

УДК 576.356 : 582.475

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ РАЙОНАХ Г. КРАСНОЯРСКА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

О.В. Горячкина, О.А. Сизых

ФГБУН Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28; e-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

Представлены результаты цитогенетического исследования 8 видов хвойных растений, произрастающих на территориях с повышенным уровнем техногенного загрязнения в г. Красноярске и его окрестностях. Установлены число хромосом и частота встречаемости патологий митотического деления, выявлены случаи геномных мутаций типа миксоплоидии. У растений, произрастающих в наиболее загрязненных районах г. Красноярска, наблюдается снижение митотической активности в меристеме хвои и высокая частота встречаемости нарушений митоза. Среди сибирских видов хвойных лиственница сибирская является наиболее подходящим тест-объектом для цитогенетического мониторинга окружающей среды.

Ключевые слова: хвойные растения, цитогенетические показатели, число хромосом, миксоплоидия, митоз, патологии митоза, микроядра

Results on cytogenetical studies of 8 conifer species in anthropogenous disturbed regions of Krasnoyarsk and its environs are presented. Chromosome numbers and frequency of mitosis pathologies were determined, occurrences of genome mutations (mixoploidy) were revealed. There were the decrease of mitotic activity in the needle meristem and the high frequency of mitotic irregularities in plants growing in most polluted districts of Krasnoyarsk. Siberian larch can be recommended as most suitable test object among Siberian conifers for cytogenetical monitoring of environment.

Key words: conifer trees, cytogenetical features, chromosome number, mixoploidy, mitosis, pathological mitosis, micronuclei

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в связи с увеличением уровня антропогенной нагрузки особое значение приобретает цитогенетический мониторинг состояния экосистем, который позволяет оценивать состояние генетического аппарата растений и степень его повреждения в стрессовых условиях произрастания (Дмитриева, 2005). Цитогенетический мониторинг предусматривает оценку состояния хромосомного набора на отдельных стадиях митоза с целью выявления возможных аномалий, в первую очередь хромосомных aberrаций, возникающих спонтанно в природе или индуцированных различными мутагенными факторами. В качестве биоиндикаторов для такого рода наблюдений уже давно применяются многие виды покрытосеменных растений, исследование же голосеменных ограничено небольшим количеством видов. Имеющиеся в литературе данные по цитогенетике основных лесообразующих видов хвойных отрывочны и не отражают пределов изменчивости по цитогенетическим признакам, характерной для каждого вида в оптимальных и стрессовых условиях произрастания. В настоящее время происходит накопление данных о влиянии стрессовых факторов различной природы – интродукции, техногенного и радиационного загрязнения, экстремальных условий произрастания – на цитогенетические параметры хвойных растений

(Шафикова, 1999; Буторина и др., 2001; Седелникова, Пименов, 2007; Седелникова, 2008; Калашник, 2008; Мазурова, 2008; Егоркина, 2010).

В данной работе исследуется влияние техногенного загрязнения и интродукции на состояние митотического аппарата хвойных растений в окрестностях г. Красноярска – наиболее крупного промышленного центра юга Средней Сибири. Некоторые объекты ранее изучались с помощью кариологического метода (Владимирова, 2002; Квитко, Муратова, 2009; Муратова и др., 2009).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования служили представители местных лесообразующих видов хвойных, произрастающих в природных популяциях (пихта сибирская) и искусственных насаждениях с различным уровнем техногенного загрязнения – лиственница сибирская, ель сибирская, сосна обыкновенная (табл. 1). Кроме того, ряд цитогенетических параметров определялся у растений-интродуцентов, которые представлены в городских насаждениях (ель колючая) и в коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (лиственница Гмелина, ель аянская, ель черная). Материалом для исследования служили меристематические ткани проростков и молодой хвои.

Сбор хвои проводился в озеленительных посадках Красноярска. По данным Росгидромет, в городе отмечается высокий уровень загрязнения (Безуглая, 2009). Климатические условия определяют слабое рассеивание примесей и их накопление в атмосфере

ре. Среднегодовые концентрации бенз(а)пирена, диоксида азота, взвешенных веществ и формальдегида превышают ПДК.

Для сбора образцов были выбраны три контрастных по степени загрязненности участка, расположенные в Советском (микрорайон «Зеленая роща»), Центральном и Октябрьском (Академгородок) районах города. В микрорайоне «Зеленая роща» расположен Красноярский алюминиевый завод (КРАЗ), на котором получают металлический алюминий из глинозёма с помощью электролиза. При этом выделяется огромное количество вредных газов: окись углерода, токсичный фтористый водород, а также смолистые вещества, обладающие канцерогенным эффектом. В Центральном районе основным источником загрязнения являются выбросы автотранспорта, а Академгородок является наиболее «экологически чистым» районом Красноярска.

Пихта сибирская очень чувствительна к загрязнению воздуха и не используется для озеленения крупных промышленных населенных пунктов. Тем

не менее, данный вид является важным лесообразователем на территории юга Средней Сибири, поэтому исследование ее цитогенетических показателей было проведено на прилегающей к городу территории заповедника «Столбы», испытывающей воздействие аэротехногенных выбросов (Коловский, Бучельников, 2001). В качестве материала для исследований использовались семена, собранные в долине р. Б. Сынжул.

Для фиксации материала использовали уксусный алкоголь (3 части 96° этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты). В качестве красителя использовался 1 % ацетогематоксилин (время окрашивания 12-24 ч при комнатной температуре), перед окрашиванием материал выдерживали в 4 % растворе железоаммонийных квасцов в течение 10-15 мин. Цитологические исследования проводили на временных давленных препаратах с помощью микроскопов МБИ-6 и Микмед 6. Для микрофото съемки использовали цифровую камеру-окуляр DCM 130.

Таблица 1 - Характеристика районов сбора образцов хвой и семян для цитогенетического исследования

Вид	Район сбора образцов	Уровень загрязнения
Местные лесообразующие виды		
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.)	Заповедник «Столбы», долина р. Б. Сынжул	Средний
Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i> Ledeb.)	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
	Г. Красноярск, Советский р-н	Высокий
Ель сибирская (<i>Picea obovata</i> Ledeb.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий
	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	Г. Красноярск, Советский р-н	Высокий
	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
Виды - интродуценты		
Лиственница Гмелина (<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.)	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
Ель колочая (<i>Picea pungens</i> Engelm.)	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
Ель аянская (<i>Picea ajanensis</i> Fisch. ex Carr.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий
Ель черная (<i>Picea mariana</i> B.S.P.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий

Было исследовано не менее 30 проростков или хвоинок для каждого образца. Изучали следующие цитогенетические показатели: число хромосом, частоту встречаемости и типы нарушений митоза на стадии метафазы и ана-телофазы (в % от общего

числа делящихся клеток на каждой стадии); частоту встречаемости клеток с микроядрами на стадии интерфазы (в %, на каждом препарате просматривали 1000 клеток) и количество микроядер в клетке. Статистическая обработка полученных данных

проводилась по стандартным методикам (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные виды хвойных являются диплоидами с основным числом хромосом $x=12$ (сводка: Муратова, Круклис, 1988). Некоторые деревья ели сибирской содержат в кариотипе добавочные хромосомы. Из семи растений, изученных в Академгородке г. Красноярск, у двух была обнаружена одна В-хромосома ($2n=24+1B$), у одного – две ($2n=24+2B$). Дерево с двумя добавочными хромосомами было выявлено также в э/х «Погорельский бор». Интересно, что в семенном потомстве этого дерева были обнаружены проростки с кариотипом $2n=24+3B$. Предполагается, что В-хромосомы имеют тенденцию накапливаться в последующих поколениях (Круклис, 1982). Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о более высокой частоте встречаемости добавочных хромосом в кариотипе ели сибирской из городских насаждений по сравнению с природными популяциями (Владимирова, 2002). У интродуцентов добавочные хромосомы найдены не были, хотя известны случаи их обнаружения в кариотипе ели аянской и ели колючей (сводка: Муратова, 2011).

У некоторых объектов были отмечены случаи миксоплоидии – присутствие единичных клеток разного уровня плоидности. В целом нужно отметить, что в меристематической ткани кончиков корешков миксоплоидия наблюдалась значительно чаще, чем в хвое. Полиплоидные клетки ($2n=48$) в меристемах проростков ели аянской и ели черной наблюдались с частотой 1,1 и 0,9 % соответственно. В хвое ели сибирской из Академгородка и микрорайона «Зеленая Роша» частота их встречаемости составила 0,15 и 0,19 %.

Миксоплоидию часто связывают с адаптацией растений к условиям произрастания, особенно при воздействии неблагоприятных факторов среды (Кунах, 1995). Так, одним из последствий клеточной полиплоидизации является увеличение уровня клеточного метаболизма. В то же время анеуплоидные клетки, образующиеся в результате нарушения митотического деления, отличаются по генетическому составу, а значит, и по свойствам, от исходных родительских. Такие клетки, как правило, не проходят через митоз и быстро погибают. Увеличение частоты встречаемости анеуплоидных клеток служит показателем слабой работы системы элиминации митотических аномалий и геномной нестабильности. Анеуплоидные клетки, содержащие 23 и 25 хромосом, единично были отмечены в меристеме проростков ели черной и пихты сибирской.

Митотические деления в большинстве клеток меристем проростков и хвои проходили нормально с правильной ориентацией хромосом в метафазе и последующим расхождением их к полюсам. При анализе образцов из городских насаждений обращает на себя внимание резкое различие числа делящихся клеток, находящихся на разных стадиях

митоза (мета-, ана-, телофаза), в меристемах хвои из районов с повышенным уровнем загрязнения и более «экологически чистом» Академгородке. Так, во всех образцах хвои из Академгородка клетки меристемы активно делились. Среднее количество делящихся клеток на препарате составляло $125,19 \pm 9,24$ у лиственницы сибирской, $123,56 \pm 9,49$ у сосны обыкновенной и $182,96 \pm 19,48$ у ели сибирской. В более загрязненных районах наблюдалось явное снижение митотической активности. В образцах из Центрального района среднее количество делящихся клеток составляло $59,00 \pm 5,55$ у ели сибирской и $52,89 \pm 5,42$ у лиственницы сибирской; в образцах из Советского района – $25,65 \pm 2,73$ и $67,22 \pm 4,20$ соответственно. Различия между образцами статистически достоверны ($p < 0,001$). У сосны обыкновенной и лиственницы Гмелина из Академгородка значение данного показателя также были довольно высокими – $123,56 \pm 9,49$ и $120,40 \pm 7,13$ клеток соответственно.

В задачи исследования не входил расчет митотического индекса, поскольку для растений характерны колебания уровня митотической активности в течение суток – циркадные ритмы (Гриф, Мачс, 1994), определение которых требует проведения отдельного анализа. Тем не менее, мы считаем возможным предположить, что высокий уровень техногенного загрязнения вызывает депрессию митотической активности у хвойных растений в городских насаждениях.

Патологии митоза в клетках меристемы хвои и проростков регистрировались на стадии метафазы и ана-телофазы. В метафазе наблюдались одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку (выбросы), хаотическое расположение хромосом на экваторе клетки, преждевременное расхождение одиночных хромосом к полюсам. В ана-телофаза спектр нарушений был значительно шире, условно их можно разделить на следующие группы: мосты, аномалии отдельных хромосом и неправильное расхождение хромосом (хаотическое, неравномерное, многополюсное). Некоторые аномалии представлены на рисунке 1.

У большинства образцов наиболее распространенной патологией являлись мосты, доля которых в общем спектре нарушений составляла от 27,3 до 91,5 % у разных видов. В результате исследований были выявлены различные типы мостов: одиночные, парные (параллельные и перекрещенные), множественные и разорванные (рис. 1, а, б). Образование их может быть связано с наличием в кариотипе дицентрической хромосомы или со слипанием теломерных участков хромосом, однако точно установить причину аномалии не всегда представляется возможным.

В некоторых клетках наряду с мостами наблюдались хромосомные фрагменты, отстаивания и выбросы, которые можно рассматривать как показатели «свежей» хромосомной перестройки. Известно, что в ряде случаев дицентрические хромосомы проходят через митоз в результате цикла «разрыв – слияние – мост» и сохраняются в течение несколь-

ких клеточных поколений (Зосимович, Кунах, 1975). Фрагменты при этом не включаются в формирующиеся дочерние ядра и лизируются ферментами или остаются в цитоплазме клетки в виде микроядер (рис. 1, з). Таким образом, уже во втором после перестройки митозе будут наблюдаться только мосты.

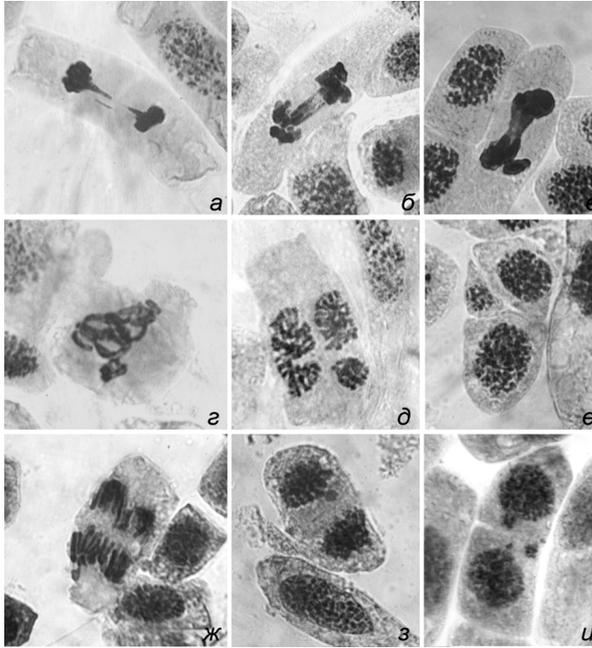


Рисунок 1 - Цитогенетические аномалии в клетках меристемы хвой разных видов хвойных: а, б – мосты на стадии анафазы; в, г – агглютинация хромосом; д, е – трехполюсный митоз и образование анеуплоидных клеток; ж – четырехполюсный митоз; з – остаточное ядрышко в телофазе митоза; и - остатки моста и микроядро в поздней телофазе митоза

Также часто отмечались аномалии, связанные с расхождением одиночных хромосом - отставания, забегания и выбросы. Вероятно, они обусловлены повреждением центромерного участка хромосомы. Отстающие и забегающие хромосомы, как правило, включаются в формирующиеся дочерние ядра на

стадии телофазы, однако в некоторых случаях происходит их обособление в микроядра. Неправильное расхождение всех хромосом в анафазе может происходить в результате нарушения функции сократительных белков веретена деления (Алов, 1972). Хаотическое, неравномерное и многополюсное расхождение хромосом могут привести к неправильному распределению генетического материала между дочерними ядрами, в результате которого образуются анеуплоидные клетки (рис. 1, д, е).

Частота встречаемости аномалий каждого типа на стадии ана-телофазы представлена на рисунке 2. Соотношение типов нарушений у образцов одного вида, произрастающих в условиях разного уровня техногенной нагрузки, сохранялось и у ели сибирской, и у лиственницы сибирской, хотя суммарная частота встречаемости аномальных ана-телофаз варьировала (табл. 2). Кроме того, сходен спектр нарушений у близкородственных видов – лиственниц Гмелина и сибирской, елей сибирской и колючей. Вероятно, спектр нарушений в большей мере обусловлен особенностями генотипа каждого рода. Крайне редко наблюдались клетки с фрагментацией и агглютинацией хромосом в митозе, их количество в разных образцах варьировало от 0,09 до 0,22 % от общего числа изученных клеток.

Фрагментация хромосом является признаком разрушения их структуры, связанного с лизированием ферментами молекул ДНК и служит показателем нестабильности генома (Stevens et al., 2007). У ели колючей в 0,1 % клеток были обнаружены остаточные ядрышки на разных стадиях митоза (рис. 1, з). Они образуются в результате ослабления конденсации хроматина на разных стадиях митоза и пуфинга рибосомных генов, что приводит к синтезу белков, обеспечивающих существование клетки в стрессовых условиях. Такие нарушения были обнаружены у лиственницы сибирской, произрастающей в зоне влияния аэрозольных эмиссий металлургических предприятий окрестностей г. Норильска (Седельникова, Пименов, 2007).

Средняя частота встречаемости патологических митозов свидетельствует о том, что исследуемые

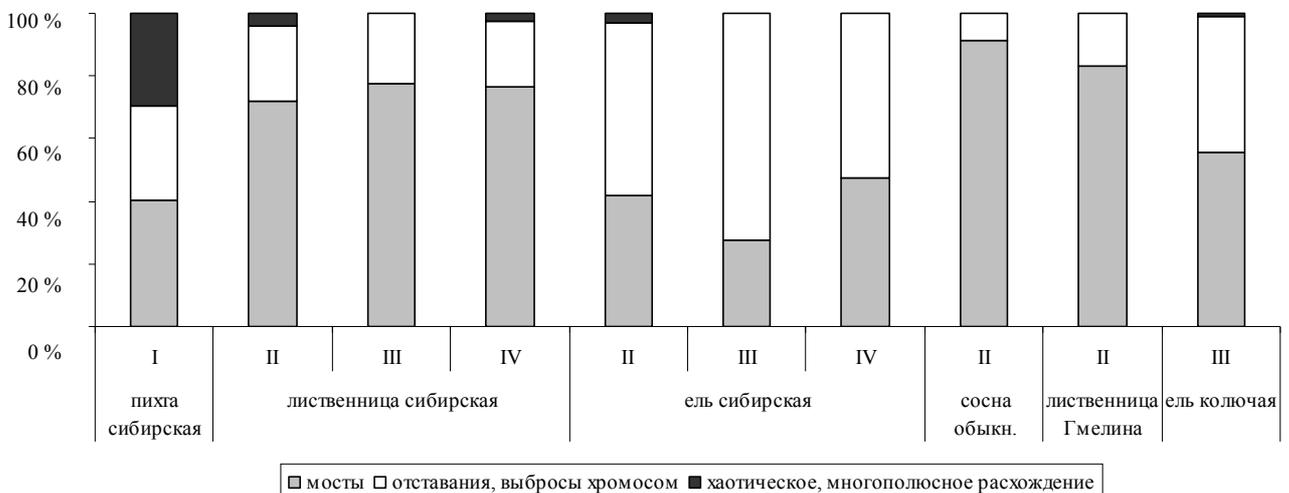


Рисунок 2 - Спектр нарушений митоза на стадии ана-телофазы. Районы сбора образцов: I – заповедник «Столбы», II – Академгородок, III – Центральный район, IV – Советский район

виды хвойных проявляют различную цитогенетическую реакцию на воздействие фактора техногенного загрязнения (табл. 2). У лиственницы сибирской из Академгородка и Центрального района средняя частота встречаемости патологических митозов практически совпадает, в то время как образцы из Советского района характеризуются достоверно более высокими значениями данного показателя ($p < 0,05$). У ели сибирской, напротив, близкая частота нарушений у образцов из Академгородка и Советского района, в Центральном районе уровень патологических митозов несколько ниже, однако различия между образцами статистически недостоверны. Цитогенетические показатели видов-интродуцентов и родственных им местных видов близки как по частоте встречаемости аномалий, так и по их спектру (рис. 2, табл. 2). Более высокую частоту встречаемости нарушений у ели из Академгородка по сравнению с лиственницами сибирской

и Гмелина, вероятно, можно объяснить расположением деревьев - исследованные деревья ели произрастают значительно ближе к автомобильной парковке. У сосны обыкновенной зарегистрирована довольно высокая частота встречаемости нарушений, поскольку этот вид чувствителен к загрязнению воздуха и практически не используется для городского озеленения. Сходные значения цитогенетических показателей обнаружены у данного вида в условиях сильного техногенного загрязнения на Южном Урале (Калашник, 2008). Цитогенетические показатели у семенного потомства пихты сибирской из заповедника «Столбы» находятся в пределах нормы (частота встречаемости нарушений $2,99 \pm 0,55$ %), однако присутствие клеток с микроядрами (0,050 %) может свидетельствовать об ослаблении системы репарации нарушений митоза и снижении геномной стабильности.

Таблица 2 - Цитогенетические показатели клеток меристемы хвои у пяти видов хвойных растений из озеленительных насаждений г. Красноярска

Вид	Происхождение	Частота встречаемости нарушений митоза, %			Частота встречаемости клеток с микроядрами, %
		на стадии метафазы	на стадии ана-телофазы	все стадии	
Лиственница сибирская	Академгородок	0,64±0,21	4,26±0,87	3,07±0,56	-
	Центральный р-н	1,38±0,55	2,58±0,55	2,92±0,41	-
	Советский р-н	3,29±0,77	9,62±0,86	8,45±0,79	0,016
Ель сибирская	Академгородок	3,47±0,47	4,89±0,54	4,10±0,35	0,020
	Центральный р-н	3,79±0,66	3,80±0,47	3,67±0,38	-
	Советский р-н	3,49±1,18	3,85±0,77	4,04±0,72	-
Сосна обыкновенная	Академгородок	1,61±0,50	7,94±1,17	4,74±0,53	0,004
Лиственница Гмелина	Академгородок	1,72±0,46	3,94±0,57	2,92±0,38	-
Ель колючая	Центральный р-н	0,69±0,25	5,81±0,79	3,27±0,43	0,004

Большинство нарушений, возникающих в ходе митоза, элиминируется с помощью систем репарации. Клетки, содержащие структурные аномалии хромосом, такие как фрагментация, агглютинация, кольцевые структуры, как правило, быстро погибают и не участвуют в развитии организма. Однако при значительном воздействии на организм стрессовых факторов, таких как изменение условий произрастания и техногенное загрязнение, может происходить накопление нерепарированных нарушений, которые дестабилизируют работу митотического аппарата. Одним из механизмов, обеспечивающих перевод накопившихся в течение некоторого времени латентных повреждений генома в морфологически идентифицируемые клеточные формы, является механизм постмитотической микронуклеации (Ильинских и др., 1988). Наличие в клетках микроядер является результатом длительного воздействия на растение генотоксических факторов различной природы и отражает степень нарушения экологической обстановки на территории его произрастания.

Клетки с микроядрами на стадии интерфазы были выявлены только у некоторых образцов, с очень низкой частотой встречаемости (табл. 2). Они

представляли собой небольшие по размеру, хорошо оформленные округлые образования ядерного материала, расположенные в цитоплазме клетки на некотором удалении от основного ядра. В целом клетки с микроядрами были отмечены только у образцов с высокой частотой нарушений в ана-телофазе митоза (табл. 2). Известно, что микроядра могут быть образованы ацентрическими фрагментами, возникшими в результате структурных нарушений хромосом, или целой хромосомой при повреждении веретена деления (Schmid, 1975). Поскольку в наших образцах размер микроядер составлял от 14,7 до 23,5 % диаметра основного ядра клетки, можно предположить, что более вероятным механизмом их формирования у хвойных является обособление отстающих или выброшенных хромосом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что у всех изученных видов митотические деления в большинстве клеток меристемы проростков и хвои проходили нормально с правильной ориентацией хромосом в метафазе и последующим расхождением их к полю-

сам. Наиболее очевидная цитогенетическая реакция на фактор техногенного загрязнения в условиях г. Красноярска выявлена у лиственницы сибирской – образцы данного вида из Советского района характеризовались снижением митотической активности, повышенной частотой патологий митоза и появлением клеток с микроядрами. Виды-интродуценты лиственница Гмелина и ель колючая, вероятно, успешно приспособились к новым условиям произрастания и проявляют высокую степень устойчивости к техногенному загрязнению.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алов, И.А. Цитофизиология и патология митоза / И.А. Алов. – М.: Медицина, 1972. – 264 с.
- Безуглая, Э.Ю. (ред.). Ежегодник. Состояние загрязнения атмосферы в городах на территории России за 2008 год. / Э.Ю. Безуглая. – Санкт-Петербург: ГУ ГГО Росгидромета, 2009. – 221 с.
- Буторина, А.К. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной / А.К. Буторина, В.Н. Калаев, А.Н. Миронов, В.А. Смородинова, И.Э. Мазурова, С.А. Дорошев, Е.В. Сенькевич // Экология. – 2001. – № 3 – С. 216-220.
- Владимирова, О.С. Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания / О.С. Владимирова // Цитология. – Т. 44, № 7. – 2002. – С. 712-718.
- Гриф, В.Г. Ритмы митотической активности и клеточные циклы в меристемах растений / В.Г. Гриф, Э.М. Мачс // Цитология. – 1994. – Т. 36, № 11. – С. 1069-1085.
- Дмитриева, С.А. Методология биотестирования состояния окружающей среды на основе цитогенетических исследований / С. А. Дмитриева // Тез. V междунар. совещ. по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений. – СПб, 2005 – С. 31-32.
- Егоркина, Г.И. Цитогенетические параметры сосны обыкновенной в Алтайском крае / Г.И. Егоркина // Лесоведение. – 2010. – № 6. – С. 39-45.
- Ильинских, Н.Н. Использование микроядерного теста в скрининге и мониторинге мутагенов / Н.Н. Ильинских, И.Н. Ильинских, В.Н. Некрасов // Цитология и генетика. – 1988. – Т. 22, № 1. – С. 67-72.
- Зосимович, В.П. Уровень, типы и происхождение аберраций хромосом в культуре изолированных тканей растений / В.П. Зосимович, В.А. Кунах // Генетика. – 1975. – Т. 11, № 6. – С. 37-46.
- Калашник, Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения / Н.А. Калашник // Экология. – 2008. – №4. – С. 276-286.
- Квитко, О.В. Кариологическая характеристика пихты сибирской в Средней Сибири / О.В. Квитко, Е.Н. Муратова // Цитология. – 2010. – Т. 52, № 2. – С. 161-167.
- Коловский, Р.А. Биоиндикация в заповеднике «Столбы»: оценка и прогноз / Р.А. Коловский, М.А. Бучельников // Тр. / Государственный зап-к "Столбы". – Красноярск, 2001. – Вып. 17. – С. 226-244.
- Круклис, М. В. Мейотическое поведение и характер наследования В-хромосом ели сибирской / М.В. Круклис // IV-ый съезд ВОГИС им. Н. И. Вавилова: Тез. докл. – Кишинев: Штиинца, 1982. – Ч. 2. – С. 247-248.
- Кунах, В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе / В.А. Кунах // Биополимеры и клетка. – 1995. – Т. 11, № 6. – С. 5-40.
- Лакин, Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие. / Г.Ф. Лакин – 3-е изд. – М.: Высшая школа, 1990. – 293 с.
- Мазурова, И.Э. Цитогенетика лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в условиях интродукции и антропогенного стресса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16., 03.00.15. – Воронеж, 2008. – 23 с.
- Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений / Е.Н. Муратова, М.В. Круклис. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1988. – 117 с.
- Муратова, Е.Н. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей / Е.Н. Муратова, Т.В. Карпюк, О.С. Владимирова, О.А. Сизых, О.В. Квитко // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН. – 2008. – №9. – С. 99-108.
- Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений: *Pinaceae* (*Picea-Pinus*) / Е.Н. Муратова // Бот. журн. – 2011. – № 10. – С. 1389-1404.
- Седельникова, Т.С. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов // Изв. РАН. Сер. биол. – 2007. – № 2. – С. 244-247.
- Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности). Автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.00.05 / Т.С. Седельникова – Красноярск, 2008. – 34 с.
- Шафикова, Л.М. Цитогенетические особенности сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Л.М. Шафикова. – Красноярск, 1999. – 20 с.
- Heddle, J.A. The DNA content of micronuclei induced in mouse bone marrow by Y-irradiation: evidence that micronuclei arise from acentric chromosomal fragments / J.A. Heddle, A.V. Carrano // Mutat. Res. – 1977. – V. 44, N 1. – P. 63-69.
- Schmid, W. The micronucleus test / W. Schmid // Mutat. Res. – 1975. – V. 31, N 1. – P. 9-15.
- Stevens, J.B. Mitotic cell death by chromosome fragmentation / J.B. Stevens, G. Liu, S.W. Bremer, K.J. Ye, W. Xu, J. Xu, Y. Sun, G.S. Wu, S. Savasan, S.A. Krawetz, C.J. Ye, H.H.Q. Heng // Cancer Research. – 2007. – V. 67. – P. 7686-7694.

Поступила в редакцию 14 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.