



DOI 10.21178/2079–6080.2021.3.4
УДК 575.2

Цитогенетическая изменчивость апикальных меристем дуба черешчатого

© А.А. Попова

Cytogenetic variability of apical meristems of oak petiolate

A.A. Popova (Department of Botany and Plant Physiology, G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry Technologies)

The analysis of the variability of mitotic and nucleolar activity in the apical root meristem of acorn oak seedlings was carried out. Mitotic disorders for oak petiolate, variability of such parameters as: mitotic index, mitotic pathologies, type of nucleolus, surface area of the nucleolus, distribution of dividing cells by stages of mitosis were determined. The most sensitive parameters to the impact of urban environmental factors are identified, which can be used to assess the adaptive potential of tree objects of *g. Quercus*. The indicators of mitotic activity have a high degree of variation, with a Cv for mitotic parameters from 17 to 65 %, and for nucleolar characteristics from 10 to 150 %, depending on the biotype under study. The mitotic index has the following limits of variation: from 5 to 15 %, mitotic pathology 4 to 24 %. The most sensitive indicator is the mitotic index and pathologies of mitosis. The spectrum of pathologies expands under anthropogenic load. There are deviations in the course of mitotic division, which can be expressed as a delay in division at the prophase stage, and in a violation associated with the chromosomal apparatus. The most common are: lagging chromosomes in metaphase, anaphase, the formation of bridges in anaphase. Less common are agglutinations of chromosomes, multipolar, asynchronous mitoses, and micronuclei. Also, violations are indicated by residual nucleoli, which normally should not be detected at the stages of mitosis.

The manifestation of an adaptive response to the influence of factors will be a change in the nucleolar characteristics, a change in the intensity of cell division. The magnitude of mitosis pathologies, i. e. the percentage of dividing cells with division disorders, characterizes the mutability of offspring, which can be used in forest breeding (selection of mutable offspring) and the creation of plantings with a stable genetic apparatus (weakly mutable offspring).

Keywords: cytogenetic variability, mitotic activity, nucleolar activity, pathologies of mitosis, selection, bioindication, *Quercus*

Цитогенетическая изменчивость апикальных меристем дуба черешчатого

А.А. Попова

Проведен анализ изменчивости митотической и ядрышковой активности в апикальной корневой меристеме проростков желудей дуба черешчатого. Определены нарушения митоза для дуба черешчатого, изменчивость таких параметров, как митотический индекс, патологии митоза, тип ядрышка, площадь поверхности ядрышка, распределение делящихся клеток по стадиям митоза. Выделены наиболее чувствительные к воздействию факторов городской среды параметры, которые могут быть взяты для оценки адаптивного потенциала древесных объектов р. *Quercus*. Показатели митотической активности имеют высокую степень вариации, C_v для митотических параметров – от 17 до 65 %, для ядрышковых характеристик – от 10 до 150 % в зависимости от изучаемого биотипа. Митотический индекс имеет следующие пределы варьирования: от 5 до 15 %, патологии митоза – от 4 до 24 %. Наиболее чувствительными показателями являются митотический индекс и патологии митоза. Спектр патологий расширяется при антропогенной нагрузке. Отмечаются отклонения протекания митотического деления, которое может выражаться как в задержке деления на стадии профазы, так и в нарушениях, связанных с хромосомным аппаратом. Наиболее часто встречаются: отставания хромосом в метафазе, анафазе, формирование мостов в анафазе, реже – агглютинации хромосом, многополюсные, асинхронные митозы, микроядра. Также о нарушениях свидетельствуют остаточные ядрышки, которые в норме не должны выявляться на стадиях митоза.

Проявлением адаптивной реакции на воздействие факторов будут являться изменение ядрышковых характеристик, интенсивности деления клеток. Величина патологий митоза, то есть процент делящихся клеток с нарушениями деления, характеризует мутабельность потомства, что можно использовать в лесной селекции и для создания насаждений с устойчивым генетическим аппаратом (слабомутабельное потомство).

Ключевые слова: цитогенетическая изменчивость, митотическая активность, ядрышковая активность, патологии митоза, селекция, р. *Quercus*

Попова Анна Александровна – доцент, канд. биол. наук

E-mail: logachevaaa@rambler.ru

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»
394087, Воронежская обл., г. Воронеж, ул. Тимирязева, 8

Введение

Пролиферативная активность апикальных меристем влияет на рост и развитие растений. Хромосомный аппарат и процесс протеканий митоза и мейоза могут рассматриваться в качестве фенотипических признаков, которые изменчивы и находятся под контролем генотипа, являются результатом взаимодействия генотип–среда, каждый вид и популяция имеют специфическую цитогенетическую организацию [12]. Среди древесных видов проводятся исследования цитогенетических параметров ядрышкового и митотического аппаратов [4, 9, 10, 13], а также их изменчивости [3, 7, 8, 14]. В частности, аллозимная, генетическая и морфологическая изменчивости являются материалом для формирования баз данных по внутривидовой изменчивости хвойных растений Сибири, в которой учитываются также кариологические характеристики [11].

Цитологический уровень является фенотипическим проявлением основополагающего процесса образования соматических клеток, в нем будут отражаться изменения, сопряженные с работой генов, белков. Область знаний, связывающая молекулярно-генетические процессы с протеканием клеточного цикла и его нарушений у древесных растений остается малоизученной. Комплексная характеристика объектов по разным признакам позволяет получить более целостную картину процессов, протекающих внутри популяции, учитывающих как генетическую составляющую, так и адаптивную способность особей. Цитогенетические маркеры позволяют оценить активность делений в меристемах и наличие патологий, которые могут привести к мутациям в результате повреждения функций организма. Установлено, что среди цитологических параметров наиболее чувствительным методом выявления влияния неблагоприятных факторов внешней среды является определение цитогенетических характеристик клетки [9, 10, 14], что успешно использовалось для

оценки общего мутационного фона и влияния радиации [14] и других стрессовых факторов [7, 10]. Применение методов цитогенетического анализа в лесной селекции открывает возможности исследования особенностей биотипов и поиска дополнительных маркеров отбора.

Целью проведенного нами исследования являлось описание и оценка изменчивости митотической и ядрышковой активности в апикальных меристемах дуба черешчатого.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали проростки желудей дуба черешчатого из насаждений г. Воронежа и Воронежской области. Цитогенетические параметры были проанализированы для 7 насаждений, произрастающих при высокой антропогенной нагрузке (условия города), и 4 – в природных условиях. Собранные семена проращивались во влажном песке. При достижении корешками проростков длины 2–3 см их фиксировали в смеси 96 % этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1) в 22 ч), когда наблюдаются пики митотической активности и патологических митозов [8]. Корешки проростков окрашивались ацетогематоксилином, изготавливались и анализировались давленные микропрепараты по существующей методике [3]. С каждого микропрепарата анализировалось по 150 клеток для изучения ядрышковых характеристик и не менее 700 для изучения митоза. Материал просматривался с помощью светового микроскопа Laboval-4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении $40\times 1,5\times 10$, $100\times 1,5\times 10$. Тип патологии митоза определяли в соответствии с работами Алова [1], ядрышек – по классификации Челидзе [17].

Результаты исследований

В целом меристемы дуба являются достаточно сложным объектом из-за размеров клеток (в среднем их длина составляет от 15 до 20 мкм – круглые паренхимные или прозен-

химные; хромосомы мелкие (их размер составляет 2–3 мкм); анализ распределения клеток по стадиям митоза проводится при увеличении 8 (10)×40, изучение ядрышек – 8 (10)×90 (100) с масляной иммерсией. Также затруднение вызывают особенности проращивания желудей, долгий период необходимого покоя семян и быстрое нарастание длины корня проростка от 1,5 см, что может приводить к пропуску момента фиксации корневых окончаний.

Оценка корневых меристем позволяет оценивать не само материнское дерево, а его потомство или особенности влияния факторов на процесс формирования желудей (на стадии зиготы), сбор материала в данном случае проводится в осенний период, а цитогенетический анализ – после периода покоя семян при +4 °С. Для оценки реакции материнского дерева возможно использование почечных меристем в весенний период, во время набухания и распускания почек, препараты в данном случае изготавливаются из апекса почки или листового черешочка.

Митотические характеристики дуба черешчатого. Для всех проростков дуба черешчатого в апикальной меристеме корня были

зафиксированы все стадии митоза без отклонений (рис. 1).

На микропрепаратах хорошо определяются профазы, метафазы, ана-телофазы. Пик митотического деления корневых и почечных меристем не совпадает, для почек необходим подбор времени фиксации. Показатели митотической активности имеют высокую степень вариации, Коэффициент вариации (Cv) для митотических параметров составляет от 17 до 65 %, для ядрышковых характеристик – 10 до 150 % в зависимости от изучаемого биотипа. Митотический индекс имеет пределы варьирования от 5 до 15 %, Cv для доли профаз составляет от 20 до 50 %, для доли метафаз – от 28 до 52 %, для доли ана-телофаз – от 22 до 38 %. Считается, что коэффициент вариации, превышающий 30 %, соответствует высокой степени вариации признака. Средние доли по фазам митоза имеют следующие значения: профаза – $40,9 \pm 3,3$ %, метафаза – $22 \pm 1,6$ %, ана-телофаза – $37,3 \pm 1,9$ %. Выявление наибольшей изменчивости по доле клеток на стадиях профазы и метафазы зависит от задержки клеток на стадии профазы.

Основные выявленные для дуба черешчатого патологии представлены на рисунке 2.

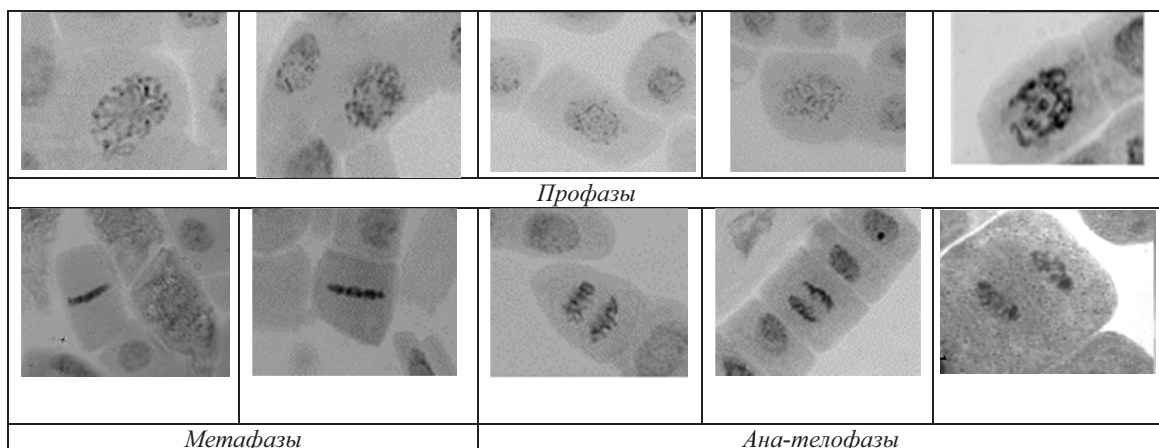


Рис. 1. Микрофотографии апикальных меристем дуба черешчатого, проходящих стадии митоза: профазы, метафазы, ана-телофазы

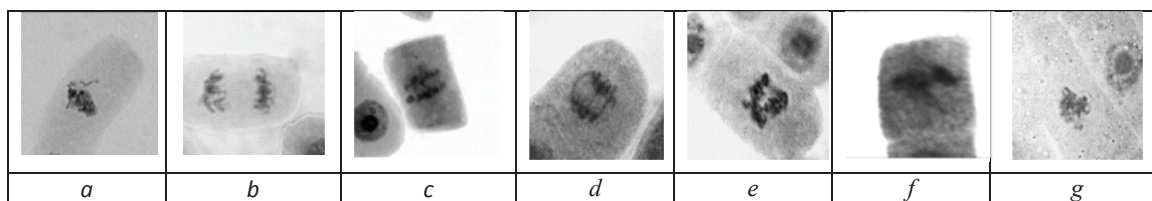


Рис. 2. Патологии митоза в клетках апикальных меристем дуба черешчатого: *a* – отставание хромосом в метакинезе; *b* – отставание хромосом в анафазе; *c, d* – мосты в анафазе; *e* – асимметричный митоз; *f* – трехполюсный митоз; *g* – агглютинация хромосом

Отмечаются отклонения, которые могут выражаться как в задержке деления на стадии профазы, так и в нарушениях, связанных с хромосомным аппаратом. Наиболее часто встречаются: отставания хромосом в метафазе, анафазе, формирование мостов в анафазе, реже – агглютинации хромосом, многополюсные, асинхронные митозы, микроядра. Также о нарушениях свидетельствуют остаточные ядрышки, которые в норме не должны выявляться на стадиях митоза. Наиболее полная классификация типов митоза представлена в работе И.А. Алова [1]. В соответствии с ней выявленные нами отклонения относятся к патологиям митоза, связанным с повреждением хромосом, митотического аппарата и с нарушением цитотомии.

Часто явление задержки на стадии профазы наблюдается при низких патологиях митоза, что может свидетельствовать о работе Checkpoint систем репарации клеточного цикла. Патологии митоза в апикальных меристемах дуба черешчатого обычно составляют от 4 до

24 %. Термин «мутабильность» рассматривается по Арефьеву [2] и понимается как количественная характеристика способности гена (кластера генов, всего генома в целом) к мутированию. Выявление мутабельности по цитогенетическим показателям характерно для основных древесных пород Центрального Черноземья [8, 15], что можно использовать в лесной селекции (отбор мутабельного потомства) и для создания насаждений с устойчивым генетическим аппаратом (слабомутабельное потомство). Основными маркерными параметрами будут являться: доля клеток с патологиями митоза, митотический индекс. В качестве дополнительных критериев отбора могут быть использованы ядрышковые характеристики, спектр патологий митоза (учет нерепарируемых нарушений, таких как агглютинации хромосом, многополюсные митозы, микроядра).

Ядрышковые характеристики дуба черешчатого. Основные типы ядрышек, определяемых для дуба черешчатого, представлены на рисунке 3.

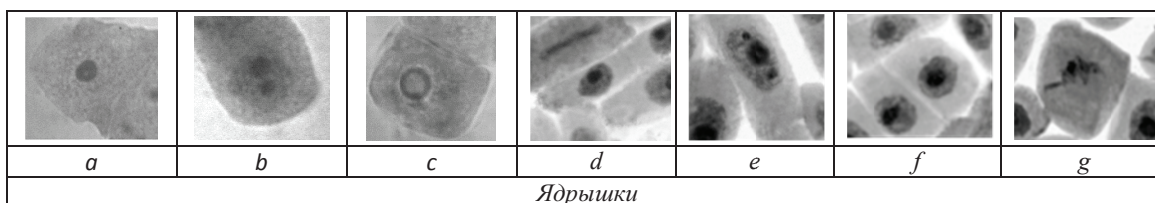


Рис. 3. Типология ядрышек [по: 17]: *a* – вакуолизированное ядрышко, *b* – компактные ядрышки, *c* – ядрышки типа «кора-сердцевина с вакуолью», *d* – ядрышки типа «кора-сердцевина», *e* – многоядрышковые клетки, *f* – микроядро в клетке, *g* – остаточное ядрышко в метафазе

Выделяются высокоактивные ядрышки следующих типов: «кора-сердцевина» и «компактное ядрышко»; умеренно активные — «кора-сердцевина с вакуолью» и «вакуолизированное». В меристемах выявлена стратегия компенсации степени синтетической активности ядрышек увеличением их размеров.

Рост площади поверхности одиночных и умеренно активных ядрышек — «кора-сердцевина вакуолизированных» и «вакуолизированных» — отмечается и на территориях с высокой антропогенной нагрузкой. Это может быть объяснено усилением их метаболической активности в ответ на комплекс факторов городской среды.

Ядрышко является структурной и функциональной частью хромосом и отвечает за синтез рибосомальной РНК, где уже в цитоплазме будет происходить синтез белков. Ядрышки формируются вокруг специального района хромосом, так называемого «ядрышкового организатора», содержащего гены рРНК [5]. Установлено, что ядрышко способно варьировать в размерах, например, увеличивается в быстрорастущих клетках дрожжей. Гипертрофия ядрышка наблюдается в клетках, характеризующих злокачественную опухоль [19]. Размер ядрышка зависит от концентрации прерРНК в клетке, синтез рРНК требует больших затрат энергии, и когда клетка испытывает недостаток питания, транскрипция генов рДНК тормозится, и ядрышко уменьшается в размерах [21]. Для оценки перспективности использования совокупности цитогенетических показателей корневых меристем в селекционном процессе необходимо установление связи между изучаемыми параметрами и ростовыми процессами сеянцев как в первые годы жизни, так и в долгосрочной перспективе. Внешние факторы, воздействующие на биосистему, влияют на многие сферы их жизни. Изменение цитологических параметров деления меристем может быть вызвано степенью контролируемого окисления на ранних стадиях клеточного цикла, а также функционированием транскрипционных факторов [20, 22].

Для составления схемы селекции с учетом цитогенетического профиля необходимо дальнейшее исследование потомства изучаемых насаждений с учетом пролиферативных процессов апикальных меристем, в том числе и почечных. Основы изучения подобного наследования уже положены, например, для пробкового дуба было показано сохранение физиологических параметров родительских особей у сеянцев, даже при переносе в новые условия [23].

Заключение

Анализ цитогенетических показателей апикальных меристем проростков дуба черешчатого показал вариабельность параметров деления меристем, их изменчивость под влиянием антропогенного фактора роста в городской среде. Наиболее чувствительные из выявленных показателей — патологии митоза и митотический индекс. Выделение проростков по мутабельности характерно для древесных растений и может использоваться в лесной селекции (отбор мутабельного потомства) и для создания насаждений с устойчивым генетическим аппаратом (слабомутабельное потомство). Дуб черешчатый, береза повислая, сосна обыкновенная являются распространенными лесообразователями Центральной части России и чаще всего входят в программы лесовосстановления и научных исследований по развитию основ лесной селекции. Важно отметить, что рассмотренные нами цитогенетические показатели изменчивы для всех трёх биологических объектов и проростки поддаются разделению на группы по величине патологий митоза, что может стать основой для формирования дополнительных критериев отбора на уровне клеточной селекции.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Воронежской области в рамках научного проекта № 19-44-363001/20 и Грантом Президента РФ для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации НШ-2535.2020.11.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алов, И.А. Патология митоза / И.А. Алов // Вестник АМН СССР. – 1965. – № 11. – С. 58–66.
2. Арэфьев, В.А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов / В.А. Арэфьев, Л.А. Лисовенко. – М.: ВНИРО, 1995. – 407 с. – ISBN 5-85382-132-6
3. Буторина, А.К. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа / А.К. Буторина, В.Н. Калаев, Т.В. Вострикова, О.Е. Мягкова // Цитология. – 2000. – Т. 42, № 2. – С. 196–201.
4. Владимирова, О.С. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярска / О.С. Владимирова, Е.Н. Муратова // Экологическая генетика. – 2005. – Т. 3, № 1. – С. 18–23.
5. Гистология / Под ред. Афанасьева Ю.И. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 1989. – С. 70–71. – 672 с. – (Учебная литература для студентов медицинских институтов). ISBN 5-225-00002-9
6. Горбачев, А.А. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / А.А. Горбачев, И.Л. Прокофьев, Л.С. Жиринина // Вестник Брянского государственного университета. – 2008. – № 4. – С. 124–128.
7. Дорошев, С.А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной: автореф. дис. ... канд. биол. наук / С.А. Дорошев. – Воронеж, 2004. – 23 с.
8. Калаев, В.Н. Цитогенетический мониторинг загрязнения окружающей среды с использованием растительных тест-объектов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.Н. Калаев. – Воронеж. гос. ун-т, 2000. – 25 с.
9. Калашник, Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения / Н.А. Калашник // Экология. – 2008. – № 4. – С. 276–286.
10. Квитко, О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / О.В. Квитко. – Красноярск, 2009. – 19 с.
11. Муратова, Е.Н. Кариологический обзор голосеменных растений на основе базы данных по хромосомным числам / Е.Н. Муратова, С.Г. Князева // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2008. – Т. 1, № 3. – С. 295–307.
12. Соснихина, С.П. Инбридинг в цитогенетических исследованиях перекрестноопыляющихся растений / С.П. Соснихина // Четвертый съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н.И. Вавилова: тезисы докладов симпозиума. – М.: Наука, 1982. – С. 141.
13. Седельникова, Т.С. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири / Т.С. Седельникова, Е.Н. Муратова, А.В. Пименов, С.П. Ефремов // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 5. – С. 718–733.
14. Сенькевич, Е.В. Цитогенетика сосны обыкновенной и березы повислой в районе Нововоронежской АЭС в связи с вопросами оценки загрязнения окружающей среды: дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Сенькевич. – Воронеж, 2007. – 193 с.
15. Попова, А.А. Цитогенетический и морфологический полиморфизм семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях антропогенного загрязнения: на примере г. Воронеж: дис. ... канд. биол. наук / А.А. Попова. – Воронеж, 2014. – 142 с.
16. Стаценко, А.П. Растительные преоксидазы – маркеры химического загрязнения природных сред / А.П. Стаценко, Л.И. Тужилова, А.А. Вьюговский // Вестник ОГУ. – 2008. – № 10 (92). – С. 188–191.
17. Челидзе, П.В. Ультраструктура и функции ядрышек интерфазной клетки / П.В. Челидзе. – Тбилиси: Мецниереба, 1985. – 120 с.

18. De Simone, A. Redox changes during the cell cycle in the embryonic root meristem of *Arabidopsis thaliana* / A. de Simone, R. Hubbard, N.V. de la Torre, Y. Velappan, M. Wilson, M.J. Considine, W.J.J. Soppe, C.H. Foyer // *Antioxid Redox Signal.* – 2017. – 27 (18). – P. 1505-1519. doi:10/1089/ars.2016.6959
19. Drygin, D. The RNA Polymerase I Transcription Machinery: An Emerging Target for the Treatment of Cancer / D. Drygin, W.G. Rice, I. Grummt // *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* – 2010. – 50. – P. 131–156.
20. Galvan, V. Studies of variability in Holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp.) through acorn protein profile analysis / V. Galvan [et al.] // *J. Proteomics.* – 2011. – V. 74 (8). – P. 1244–1255.
21. Lin, T.-F. OBE3 and WUS interaction in shoot meristem stem cell regulation / T.-F. Lin, S. Saiga, M. Abe, T. Laux // *PLoS One.* – 2016. – 11 (5): e0155657. doi: 10.1371/journal.pone.0155657.
22. Neumuller, R.A. Conserved Regulators of Nucleolar Size Revealed by Global Phenotypic Analyses / R.A. Neumuller, T. Gross, A.A. Samsonova, A. Vinayagam, M. Buckner, K. Founk, Ya. Hu, S. Sharifpoor, A.P. Rosebrock, B. Andrews, F. Winston, N. Perrimon // *Science Signaling.* – 2013. – 6 (289). – P. 70.
23. Ramirez-Valiente, J.A. Evolutionary potential varies across populations and traits in the neotropical oak *Quercus oleoides* / J.A. Ramirez-Valiente, J.R. Etterson, N.J. Deacon, J. Cavender-Bares // *Tree Physiol.* – 2019. – 39 (3). – P. 427–439. doi: 10.1093/treephys/tpy108.

REFERENCES

1. Alov I.A. Patologija mitoz. *Vestnik AMN SSSR*, 1965, no. 11, pp. 58–66. (In Russian)
2. Aref'ev V.A., Lisovenko L.A. Anglo-russkij tolkovyj slovar' geneticheskikh terminov. Moscow, 1995, 407 p. ISBN 5-85382-132-6. (In Russian)
3. Butorina A.K., Kalaev V.N., Vostrikova T.V., Myagkova O.E. Citogeneticheskaja harakteristika semennogo potomstva nekotoryh vidov drevesnyh rastenij v uslovijah antropogennogo zagrjaznenija g. Voronezha. *Cytology*, 2000, T. 42, no. 2, pp. 196–201. (In Russian)
4. Vladimirova O.S., Muratova E.N. Kariologicheskie osobennosti eli sibirskoj (*Piceae obovata* Ledeb.) v uslovijah antropogennogo zagrjaznenija g. Krasnojarska. *Jekologicheskaja genetika [Ecology genetics]*, 2005, T. 3, no. 1, pp. 18–23. (In Russian)
5. Gistologija. Pod red. Afanas'eva Ju.I. 4-e izd., pererab. i dop. Moscow, 1989, pp. 70–71, 672 p. ISBN 5-225-00002-9. (In Russian)
6. Gorbachev A.A., Prokof'ev I.L., Zhirina L.S. Reakcija lesnoj rastitel'nosti na promyshlennoe zagrjaznenie na primere sosny obyknovennoj (*Pinus sylvestris* L.). *Vestnik Brjanskogo gosudarstvennogo universiteta [Bulletin of the Bryansk State University]*, 2008, no. 4, pp. 124–128. (In Russian)
7. Doroshev S.A. Vlijanie antropogennyh stressorov na izmenchivost' citogeneticheskikh pokazatelej u sosny obyknovennoj, abstract. dis. ... kand. biol. nauk. Voronezh, 2004, 23 p. (In Russian)
8. Kalaev V.N. Citogeneticheskij monitoring zagrjaznenija okruzhajushhej sredy s ispol'zovaniem rastitel'nyh test-ob'ektov, abstract. dis. ...kand. biol. nauk. Voronezh, 2000, 23 p. (In Russian)
9. Kalashnik N.A. Hromosomnye narushenija kak indikator ocenki stepeni tehnogennogo vozdeystvija na hvojnye nasazhdenija. *Jekologija [Ecology]*, 2008, no. 4, pp. 276–286. (In Russian)
10. Kvitko O.V. Citogeneticheskaja i kariologicheskaja harakteristika pihty sibirskoj (*Abies sibirica* Ledeb.): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Krasnojarsk, 2009, 19 p. (In Russian)
11. Muratova E.N., Knjazeva S.G. Kariologicheskij obzor golosemennyh rastenij na osnove bazy dannyh po hromosomnym chislam. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Serija: Biologija [Journal of the Siberian Federal University. Series: Biology]*, 2008, T. 1, no. 3, pp. 295–307. (In Russian)

12. Sosnihina S.P. Inbriding v citogeneticheskikh issledovaniyah perekrestnoopyljajushhihsja rastenij. *Chetvertij s'ezd Vsesojuznogo obshhestva genetikov i selekcionerov imeni N.I. Vavilova, tezisy dokladov simpoziuma* [Four sections of the All-Union Society of Geneticists and Breeders named after N.I. Vavilov, abstracts of the symposium reports]. Moskow, 1982, p. 141. (In Russian)
13. Sedel'nikova T.S., Muratova E.N., Pimenov A.V., Efremov S.P. Kariologicheskie osobennosti bolotnyh i suhodol'nyh populjacij *Picea obovata* v Zapadnoj Sibiri. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical journal], 2004, T. 89, no. 5, pp. 718–733. (In Russian)
14. Sen'kevich E.V. Citogenetika sosny obyknovennoj i berezy povisloj v rajone Novovoronezhskoj AJeS v svjazi s voprosami ocenki zagrzaznenija okruzhajushhej sredy [dis. ... kand. biol. nauk. Voronezh, 2007, 193 p. (In Russian)
15. Popova A.A. Citogeneticheskij i morfologicheskij polimorfizm semennogo potomstva derev'ev duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v uslovijah antropogennogo zagrzaznenija: na primere g. Voronezh, dis. ... kand. biol. nauk. Voronezh, 2014, 142 p. (In Russian)
16. Stacenko A.P., Tuzhilova L.I., V'jugovskij A.A. Rastitel'nye preoksidazy – markery himicheskogo zagrzaznenija prirodnyh sred. *Vestnik OGU* [Bulletin of Orenburg State University], 2008, no. 10 (92), pp. 188–191. (In Russian)
17. Chelidze P.V. Ul'trastruktura i funkcii jadrjshek interfaznoj kletki. Tbilisi, 1985, 120 p. (In Russian)
18. De Simone A., Hubbard R., de la Torre N.V., Velappan Y., Wilson M., Considine M.J., Soppe W.J.J., Foyer C.H. Redox changes during the cell cycle in the embryonic root meristem of *Arabidopsis thaliana*. *Antioxid Redox Signal*, 2017, no. 27 (18), pp. 1505–1519. doi:10.1089/ars.2016.6959
19. Drygin D., Rice W.G., Grummt I. The RNA Polymerase I Transcription Machinery: An Emerging Target for the Treatment of Cancer *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol*, 2010, no. 50, pp. 131–156.
20. Galvan V., Valledor L., Navarro Cerrillo R.M., Gil Pelegrín E., Jorrín-Novo J.V. Studies of variability in Holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp.) through acorn protein profile analysis. *J. Proteomics*, 2011, v. 74 (8), pp. 1244–1255.
21. Lin T.F., Saiga S., Abe M., Laux T. OBE3 and WUS interaction in shoot meristem stem cell regulation. *PLoS One*, 2016, no. 11 (5): e0155657. doi: 10.1371/journal.pone.0155657
22. Neumuller R.A., T. Gross, A.A. Samsonova, A. Vinayagam, M. Buckner, K. Founk, Hu Ya., Sharifpoor S., Rosebrock A.P., Andrews B., Winston F., Perrimon N. Conserved Regulators of Nucleolar Size Revealed by Global Phenotypic Analyses *Science Signaling*, 2013, no. 6, p. 70.
23. Ramirez-Valiente J.A., Etterson J.R., Deacon N.J., Cavender-Bares J. Evolutionary potential varies across populations and traits in the neotropical oak *Quercus oleoides* *Tree Physiol.*, 2019, no. 39 (3), pp. 427–439. doi: 10.1093/treephys/tpy108.

Статья поступила в редакцию 15.06.2021