

angles in the S2 layer of wood fibers than that of 70 degrees. In *L. tulipifera*, reaction wood fibers formed with the inclination angle of 30 and 50 degrees showed remarkably small microfibril angle less than 10 degrees, this fact being similar to G-layer of tension wood.

In these species, secondary wall of reaction wood fibers showed weaker coloration than that in normal wood after both phloroglucinol-HCl and Mäule stainings, indicating the decrease of lignin content in the secondary wall of wood fibers by reaction wood formation, especially the decrease in syringyl unit of lignins. Visible-light microspectrophotometric analysis gave smaller values in the maximum absorbance in the secondary wall of reaction wood fibers formed with the inclination angle of 30 and 50 degrees compared to that of 70 degrees in each species. Reaction wood of *L. tulipifera* caused the marked swelling of secondary wall in reaction wood fibers formed with inclination angle of 30 and 50 degrees after the treatment of both phloroglucinol-HCl and Mäule reagents. In addition, the secondary wall of wood fibers in normal wood of *L. tulipifera* was not stained with phloroglucinol-HCl reagent, whereas the secondary wall was stained in purple red with Mäule reagent, indicating that the secondary wall is predominantly composed of syringyl unit in lignins.

Based on the results obtained in this study, it is considered that *P. tomentosa*, *L. tulipifera*, and *O. fragrans* form tension wood-like reaction wood in terms of growth stress and anatomical characteristics except for the absence of G-layer. In addition, growth stress, number of vessels, microfibril angle of S2 layer of wood fibers, and lignin distribution in the secondary wall of wood fibers were different among reaction woods formed with three different inclination angles. It was suggested, therefore, that the inclination angle of stem affected the changes of growth stress, leading to the anatomical changes, that is, difference of stem inclination angle caused difference in degree of development in reaction wood severity.

## INTEGRATE-EPIGENETIC ORIGIN OF THE KARELIAN BIRCH: THE HYPOTHESIS AND THE FACTS

*Isakov Yu. N.<sup>1</sup>, Soustova N.M.<sup>1</sup>, Isakov I. Yu.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Institute of Forest Genetic and Selection, Voronezh (ph. +7 4732 53 87 17), E-mail: isakov@vmail.ru

<sup>2</sup> Voronezh state academy of forestry engineering, Voronezh, Russian Federation

Abstract. Viral and genetic hypothesis of Karelian birch origin and expressions of variability are discussed. The facts, confirming this points are given. They are based on the data of morphological, anatomical cytogenetic study of Karelian birch biomorphs and on the analyses of literature data.

## ИНТЕГРАЦИОННО-ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ: ГИПОТЕЗА И ФАКТЫ

*Исаков Ю.Н.<sup>1</sup>, Соустова Н.М.<sup>1</sup>, Исаков И.Ю.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> ФГУП НИИЛГиС, г. Воронеж (тел. 4732-53- 87-17), E-mail: isakov@vmail.ru

<sup>2</sup> ГБОУ ВПО Воронежская государственная лесотехническая академия, г. Воронеж

Одной из актуальных проблем генетики является вскрытие природы фенотипической изменчивости, наблюдающейся в популяциях. Карельская берёза – таксономически не вполне определённая группировка. Локально занимая небольшие площади, она характеризуется исключительно высоким полиморфизмом по многим признакам. Одной из интересных особенностей карельской берёзы является то, что наследование признаков не подчиняется определённым закономерностям: при гибридизации вполне определённых форм в потомстве возникает практически всё разнообразие форм, но с разной частотой, в зависимости от типа скрещиваний. Такой своеобразный эффект расщепления не позволяет утверждать о наследовании какого-то определённого признака (в соответствии с менделевской теорией); вероятно, наследуется какой-то симбиотический комплекс. Сопоставление накопленных данных по биологии карельской берёзы и достижений молекулярной генетики [32] позволило предложить патогенно-генетическую гипотезу её происхождения. Высокий фенотипический полиморфизм объяснялся «индукцией мутаций (генной и геномной природы) вследствие интеграции ДНК

патогена (например, вируса) и генетического материала дерева. Встроенный чужеродный генетический материал, в зависимости от места встраивания (эффект положения) и фазы развития, модифицирует характер расщепления потомства, затрагивая регуляторные функции» [12]. Впервые на вирусную причину возникновения карельской берёзы указал Hintikka [33]. Позже, когда было установлено наследование признака «карелистости», это привлекло сторонников мутационной гипотезы. В настоящее время противопоставлять инфекционную и мутационную гипотезы происхождения карельской берёзы не имеет смысла – открыто явление вирусного мутагенеза [9]. Даже в тех случаях, когда вирус не обнаружен, это ещё не свидетельствует об его отсутствии. Существует особое, скрытое его состояние, когда интеграция генома вируса или его части с геномом хозяина, приводит к неопластической трансформации тканей, и это проявляется в форме интеграционной болезни [10].

По современным представлениям, в роли постулируемого в гипотезе вируса может выступать ретровирус. «Ретровирусы представляют собой один из классов мобильных генетических элементов (МГЭ), а именно ретротранспозоны. Они размножаются с помощью обратной транскрипции, их ДНК-копии встраиваются в разные участки генома, вызывают там мутации. При своих перемещениях ретровирусы способны включать в свой состав другие гены» [7]. Встроенные в геном ретровирусные последовательности находятся в геноме многих организмов в качестве факультативного компонента. При определённых условиях начинаются массовые перемещения мобильных элементов, которые влекут за собой появление нестабильных инсерционных (вставочных) мутаций и разрывы хромосом. Эта нестабильность проявляется на клеточном, тканевом, организменном и популяционном уровнях.

Таким образом, предлагаемая гипотеза базируется на концептуально новых положениях современной генетики: 1 – принципе облигатности – факультативности в структуре и функции генотипа, что подразумевает: а) наличие в наследственной системе эукариот двух структурных компонентов генотипа – облигатного (ОК – совокупность генов ядра и цитоплазмы) и факультативного (ФК – одним из элементов которого являются МГЭ = транспозоны); б) наличие постоянной и оперативной наследственной памяти, различающихся способом кодирования, хранения и передачи наследственной информации; 2 – наличии трёх форм наследственной изменчивости: мутационной, вариационной и эпигенетической, соответствующих специфике взаимодействия компонентов триады: среда – ФК – ОК [7].

– Под *эпигенетической* изменчивостью понимают наследуемые изменения генной активности. От мутаций они отличаются тем, что меняют активность, а не структуру генетического материала. А от модификаций – тем, что вновь возникшие изменения генной активности наследуются в ряду поколений [7]. Единицей изменчивости служат эпигены – единицы динамической памяти. Эпиген – циклическая система из двух или более генов, которая имеет в простейшем случае два режима функционирования («включено» – «выключено») и способна сохранять каждый из режимов в последовательных клеточных поколениях [35]. Концепция эпигена позволяет понять явления, которые были установлены ранее, но не укладывались в рамки классической генетики. К ним относятся: длительные модификации, определённые наследственные изменения при стрессовых воздействиях (генотрофы и никотинотрофы), «поглощение» признаков при скрещивании, «мимикрия» эпигена под обычный менделевский ген [36], фенкопии и генокопии [5]. Эпигены позволяют при одном и том же генотипе иметь разные эпигенотипы, в результате чего особь оказывается химерной (мозаичной) по признакам, которые контролируются эпигенами.

Причиной возникновения эпигенетической изменчивости являются внешние и внутренние стрессы. Внешние стрессовые воздействия могут непосредственно имитировать признаки, характерные для карельской берёзы. Так, при изучении признаков древесины у 13-летних деревьев берёзы повислой и берёзы пушистой, выращенных из семян, подвергнутых гамма-облучению в дозах 1200, 2400, 3600 и 4800 рентген, выявлено следующее. Гамма-облучение вызывает формирование аномальных структур, идентичных структуре первичных аномалий узорчатой древесины карельской берёзы. Число и степень развития аномальных структур возрастают с увеличением дозы облучения. При 1200 рентген образуется 3, а при 4800 рентген – 8 аномалий на полный поперечный срез однолетнего побега [17].

Анализ анатомической структуры стебля берёзы повислой в условиях загрязнения деревьев радионуклидами после аварии на ЧАЭС, показал, что число и степень развития аномалий стебля тесно связаны с поглощённой дозой ионизирующего излучения. При поглощённой дозе 1 крад об-

разуется в среднем 20 аномалий; 0,5–0,7 град – 12–14; 0,2–0,4 град – 8–10; 150 рад – 6; 50 рад – 2 и 25 рад – 1 аномалия. С уменьшением радиационной нагрузки на вновь образуемых побегах нового прироста число аномалий уменьшается [14].

В серии замечательно продуманных опытов Л.Л. Новицкой изучались особенности камбиального роста берёзы повислой в зонах с искусственно повышенным содержанием эндогенной сахарозы и при введении растворов экзогенной сахарозы возрастающей концентрации: 0 % (контроль – вода), 1,0 %, 2,5 %, 5,0 %, 10 %, 20 %, 40 %. Для каждого из типов развития тканей на стволах обычной берёзы введением растворов сахарозы разной концентрации были найдены чёткие аналоги в аномальных участках ствола узорчатых форм карельской берёзы. Продемонстрирована возможность получения у берёзы повислой структурных аномалий типа аномалий карельской берёзы с помощью использования определённых концентраций сахарозы [26].

Во всех приведённых выше примерах внешние стрессы действуют на берёзу повислую так, что у неё происходит переключение программ развития на другие, изменяющие типы дифференциации клеток камбиальной зоны и приводящие к образованию фенокопий – ненаследственных изменений, сходных с проявлением признаков аномальной структуры древесины и коры карельской берёзы [15]. Что касается берёзы карельской, признак узорчатости древесины детерминирован заложённым в её геноме внутренним фактором – МГЭ и, самое главное, наследуется по эпигенетическому сценарию в поколениях.

Нестабильность генома карельской берёзы, индуцируемая ретротранспозициями, отмечается на разных уровнях.

– *Клеточный уровень.* Детальные цитологические исследования различных форм карельской берёзы – высокоствольной, короткоствольной (полукустовидной) и кустовидной – были проведены в 1981–1985 гг. [27]. При изучении мейоза при микроспорогенезе у узорчатых форм, помимо нарушений общего характера, был отмечен ряд необычных аномалий. Среди них: 1 – изменение части клеток спорогенной ткани, сопровождающееся лизисом клеточных оболочек и образованием структур типа симпластов за счёт слияния протопластов микроспороцитов. Этот процесс наблюдался на всех стадиях мейоза, а на стадии тетрадогенеза сливались микроспоры; 2 – необычный характер образования диад и монад вследствие слияния ядер (кариомиксиса) внутри своей же клетки на завершающей стадии мейоза; 3 – образование многоядерных клеток – ценоцитов за счёт миграции ядер в процессе цитомиксиса на стадии ТП, а также большого разнообразия цитомиктических полиад, сильно изменённых по форме и размерам; 4 – наличие особых внутриклеточных структур – включений (условно так названных) – сферических, с редким выходом за пределы клетки. Интенсивность этих процессов была в наибольшей степени выражена у короткоствольных и кустовидных форм [13]. Дальнейшие исследования подтвердили нестабильный характер мейоза и расширили ранее установленный спектр генетических аномалий. Отмечены характерные изменения структуры веретена деления в первом делении – образование трёхполусной метафазы-анафазы I, серповидного веретена, трёхполусной А II, различные нарушения цитотомии, структуры хромосом – от частичной фрагментации до полной пульверизации хроматина [31]. Аналогичные аномалии (повреждение акромаминового веретена, центромерной области хромосом, резко выраженная фрагментация структуры хромосом) фиксировали многие авторы в инфицированных вирусами культурах клеток животных и растений [2]. Согласно современным представлениям, веретено деления и цитоскелет являются эпигенетическими структурами, ответственными за передачу наследственной информации от одного клеточного поколения к следующему – в митозе, либо от родителей потомкам – в мейозе [19]. В основе нарушений сегрегации наследственного материала, возможно, лежит эпигенетический механизм репрессии генов, управляющих кинетическими стадиями [6]. Описанные специфические аномалии, как следует из анализа литературных данных, отмечены у других видов растений в условиях воздействия стрессовых факторов: при техногенном воздействии [16], при отдалённой межвидовой гибридизации [18]. Эффект пульверизации хромосом воспроизведён в опыте при ингибировании репликативного синтеза ДНК в G1-S стадии клеточного цикла [1]. А.К. Буторина [4] у семян, полученных от деревьев, произрастающих в зоне Чернобыльской АЭС, установила неизвестное ранее у дуба явление – пуффинг хромосом, завершающийся выбрасыванием ядрышкоподобного тельца в цитоплазму, которое рассматривается как цитологическое проявление практиче-

ски непрерывной экспрессии рибосомных генов на протяжении митоза (феномен «остаточного ядрышка»). В настоящее время это трактуется как один из способов быстрой реорганизации генома в ответ на стрессовый фактор, когда участок хромосомы, где расположен ген устойчивости, многократно умножается (амплифицируется) и затем может переходить в экстрахромосомное состояние. Такое поведение остаточного ядрышка относят к проявлению эпигенетической изменчивости [7].

– *Организменный уровень.* Растениям присуща поливариантность индивидуального развития (онтогенеза). Одной из важных особенностей растений является их популяционно-подобная структура. Вместо понятия индивидуум, особь, для них более корректен термин «мультивидуум», под которым понимается полисистема, состоящая из множества повторяющихся единиц – фито- или метамеров, каждый из которых можно рассматривать как отдельный субиндивидуум и который аналогичен отдельной особи. Каждый субиндивидуум реализует собственную программу индивидуального развития и имеет собственный зародышевый путь клеток. Поэтому эмбриогенез у растений в ходе их онтогенеза осуществляется многократно, и это приводит к формированию ярусности и разновозрастности различных частей мультивидуума [20]. Разновозрастность частей индивидуума – причина появления внутрииндивидуальной изменчивости, связанной с взаимодействием генотип-среда.

У видов берез разнообразие субиндивидуумов представлено резко дифференцированными четырьмя морфологическими типами побегов: удлинённые вегетативные (долихобласты), удлинённые генеративные с мужскими сережками, укороченные вегетативные (брахибласты) и укороченные генеративные с женскими серёжками [23]. В кронах отдельных мультивидуумов частота встречаемости этих типов побегов изменяется в индивидуальной жизни. Такая популяционно-подобная структура и мультивидуальная изменчивость присуща и карельской берёзе. Незавершенность проблемы корректной оценки генотипа отдельного дерева как мультивидуума, т. е. с учетом разнообразия входящих в него субиндивидуумов, может быть ответственна за такие явления, которые часто встречаются при исследовании карельской берёзы, как «выздоровление», «скрытое состояние», а также быть причиной получения неоднозначных, а часто и противоречивых данных при генетическом анализе, при вовлечении в гибридизацию материала, представленного с разных ветвей одного дерева [11]. Для преодоления этого необходимо использовать аппарат статистического анализа, разработанный для изучения популяционной (групповой) изменчивости [5].

У карельской берёзы мультивидуум включает набор эпигенетических программ развития. Это наглядно демонстрируют опыты с её размножением в культуре *in vitro*. У отдельных генотипов проявляется эффект прямой регенерации из апикальной меристемы соматических клеток при отсутствии или минимальной стадии каллусообразования, у других – только через стадию каллусообразования. Однако такая изменчивость наблюдается и внутри мультивидуума. Образец, взятый с отдельного дерева при культивировании *in vitro*, привёл к появлению соматического варианта, образовавшего и стабильно поддерживающего в течение нескольких лет вместо корней каллусообразную структуру. Другой образец из кроны этого же дерева дал другие результаты [25]. Это подтверждает химерное строение карельской берёзы по эпигенетической изменчивости.

У карельской берёзы выявлен широкий полиморфизм по многим признакам. В любой выборке можно встретить узорчатые и безузорчатые особи. Н.О. Соколов разделил карельскую берёзу по внешнему виду и хозяйственной ценности на три типа: высокоствольную, короткоствольную и кустообразную, отметив, что имеются и переходные вариации [30]. Позднее их стали называть формами, приравняв к широко распространённому в лесной селекции понятию, просто учитывающему какую-то особенность деревьев («гроздешишечная» форма сосны обыкновенной, грубокожая форма берёзы и т. п.). Однако, выделенные Н.О. Соколовым типы, по нашему мнению, отражают более существенную и необычную особенность карельской берёзы – наличие у неё разных жизненных форм (деревьев, кустарников и переходных форм). Появление в одной или в разных популяциях растений разных жизненных форм (биоморф) является крайним проявлением морфологической поливариантности онтогенеза [8]. Кроме карельской берёзы, примером подобного рода являются биоморфы липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill., которые включают одноствольные, немногоствольные, многоствольные, куртинообразующие, деревья–кусты, факультативные стланики [34]. Такое резкое увеличение спектра морфологической поливариантности онтогенеза липы связано с проявлением экологического стресса, который и является причиной подъема уровня внутрипопуляционного разнообразия. В осно-

ве классификации жизненных форм лежат разные типы ветвления – вертикальный и латеральный. Для деревьев характерен первый тип ветвления, для кустарников – второй [21]. Именно наличие в одной популяции разных жизненных форм – от кустарника до дерева первой величины при отсутствии влияния внешних стрессовых факторов – один из наиболее поразительных фактов, присущих карельской березе. Дело в том, что в систематике берез жизненная форма является одним из наиболее важных диагностических признаков. Так, например, по одной из классификаций берёзы подсекции *Albae* отличаются от подсекции *Fruticosa* как раз тем, что первые – деревья, а вторые – кустарники [29]. Выходит, что в одной популяции присутствуют подвыборки, которые могут быть приравнены как бы к разным видам? Такая необычная «многовидовая» структура популяции карельской берёзы является предметом продолжающегося спора об её систематическом положении.

– Молекулярно-генетический анализ соматонального варианта, полученного в культуре *in vitro*, показал отсутствие различий по электрофоретическим спектрам изученных микроклональных растений в клоне и между SSR-профилями этих растений и исходного дерева при наличии существенных фенотипических различий в последнем случае [24]. К таким же выводам привело изучение возможности паспортизации клонов карельской берёзы методом ПЦР с полуслучайными праймерами – semi-RAPD [22]. Сравнение нуклеотидных структур 16 S р ДНК берёзы повислой (в том числе карельской берёзы) и берёзы пушистой также не выявило между ними различий [28]. Идентичность нуклеотидных структур при существенных фенотипических различиях образцов свидетельствует об эпигенетическом характере этих фенотипических различий и подтверждает эпигенетический статус соматонального варианта карельской берёзы [15]. Возможно, более перспективным, с учётом предлагаемой гипотезы, может быть использование IRAP-метода классификации геномной ДНК между близко расположенными последовательностями ретротранспозонов и его модификаций, с помощью которого удалось выявить структурные элементы геномов некоторых травянистых и одного древесного вида [3].

Таким образом: 1. Представленные факты не противоречат вирусно-генетической гипотезе происхождения карельской березы.

2. Карельская берёза может быть использована в качестве эпигенетической модели для изучения одного из вариантов естественной генетической инженерии древесных растений, когда в качестве вектора-переносчика, способного к введению и встраиванию чужеродной ДНК (РНК) в растение-хозяин, выступает вирус.

3. Популяционно-подобная структура деревьев карельской берёзы и «многовидовая» структура её популяций требует разработки методологических подходов для корректного проведения генетического анализа и решения прикладных вопросов селекции.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Азатян Р.А., Авакян В.А., Захарян М.С. Образование перестроек хромосом на рубеже фаз G-S под действием больших доз 5-фтор-2-дезоксинурина (ФУДР) // Цитология и генетика. 1983. Т. 17. № 1. С. 27–30.
2. Блюмкин В.Н., Жданов В.М. Влияние вирусов на хромосомный аппарат и деление клеток. М.: Медицина, 1973. 268 с.
3. Боронникова С.В. Молекулярно-генетический анализ генофондов редких и исчезающих видов растений Пермского края // Автореф. дис.... докт. биол. наук. Уфа. 2009. 44 с.
4. Буторина А.К., Исаков Ю.Н. Пуффинг хромосом в метафазе-телофазе митотического цикла у дуба черешчатого // Доклады Академии наук СССР. 1989. Т. 308. № 4. С. 987–989.
5. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Популяционный семинар, Йошкар-Ола, 1998. С. 13–23.
6. Вершинин А.В. Эпигенетика специфических районов хромосом // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1200–1214.
7. Голубовский М.Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот // Молекулярные механизмы генетических процессов: Молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. М.: Наука, 1985. С. 146–162.
8. Жукова Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 455–461.
9. Засухина Г.Д. Система вирус – клетка как модель для изучения регуляции процессами репарации и мутагенеза // Мутагенез и репарация в системе вирус – клетка. М.: Наука, 1983. 232 с.
10. Зильбер Л.А. Вирусно-генетическая теория возникновения опухолей. М.: Медицина, 1968. 242 с.

11. *Исаков И.Ю.* Карельская береза как объект генетических исследований // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології // Зб. наук. пр. / Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова. К.: Логос. С. 78–81.
12. *Исаков Ю.Н.* О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма берёзы карельской // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. «Фенетика популяций». М. 1985. С. 65–66.
13. *Исаков Ю.Н., Пожидаева И.М.* Генетическая нестабильность карельской березы // Тез. докл. конф. «Молекулярные механизмы генетических процессов». М. 1987. С. 77–78.
14. *Исаков Ю.Н., Косиченко Н.Е., Буторина А.К., Пожидаева И.Н.* Генетика и селекция в лесоводстве // Сб. научн. тр. Воронеж. ЦНИИЛГиС, М. 1991. С. 65–72.
15. *Исаков Ю.Н.* О возможности эпигенетического проявления и наследования некоторых признаков у древесных растений // Матер. IX Всеросс. популяц. семинара. «Особь и популяция – стратегия жизни». Уфа: Изд. Дом ООО «Вилли Окслер». 2006. Ч. II. С. 439–443.
16. *Калашник Н.А.* Оценка степени техногенного воздействия на хвойные насаждения по уровню хромосомных нарушений в соматической ткани // Матер. междунар. конф. «Мониторинг и оценка состояния растительного мира». Минск: ИОО «Право и экономика», 2008. С. 314–317.
17. *Косиченко Н.Е., Исаков Ю.Н., Щетинкин С.В.* Проявление признаков узорчатой древесины в потомстве берёзы при гамма-облучении семян // Матер. IV Всесоюз. совещ., «Фенетика природных популяций». М. 1990. С. 129–130.
18. *Лучникова С.В.* Цитогенетические механизмы образования нередуцированных мужских гамет у отдаленного гибрида сливы // Тез. докл. II съезда ВОГиС. Санкт-Петербург. 2000. С. 217.
19. *Малецкий С.И.* Полиплоидия и аналоговая форма наследственности у растений // Факторы экспериментальной эволюции организмов. Киев: Логос, 2008. В 4-х т. Т. 4. С. 19–24.
20. *Малецкий С.И.* Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция» // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 4. С. 819–852.
21. *Малецкий С.И.* Введение в популяционную биологию и генетику растений. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 1995. 155 с.
22. *Матвеева Т.В., Машикина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А.* Молекулярная паспортизация клонов карельской берёзы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. Т. VI. № 3. 2008. С. 18–23.
23. *Магомедмирзаев М.М.* Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 1990. 232 с.
24. *Машикина О.С., Баранов О.Ю., Исаков Ю.Н.* Морфологические, цитологические и молекулярно-генетические особенности мутантного клона карельской берёзы // Матер. междунар. научн.-практич. конф. «Наука о лесе XXI века». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2010. С. 244–248.
25. *Машикина О.С., Исаков Ю.Н., Недосекина В.Ю., Землянухина О.А.* Некоторые особенности размноженных *in vitro* клонов карельской берёзы на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях // Матер. междунар. научно-практич. конф. «Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов в системе устойчивого развития». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2007. С. 283–286.
26. *Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В.* Экспериментальная индукция структурных аномалий тканей ствола древесных растений по типу карельской берёзы // Труды IV Международного симпозиума «Строение, свойства и качество древесины». Т. 1. Санкт-Петербург, 2004. С. 99–101.
27. *Пожидаева И.М., Исаков Ю.Н., Иевлев В.В.* Изучение возможности увеличения генетического разнообразия в популяциях древесных растений путем использования моделей естественных интеграционных систем (на примере берёзы карельской) // Научный отчет по теме. Архив ЦНИИЛГиС, 1985. С. 1–29.
28. *Пантелеев С.В.* Секвенирование гена 16S рРНК хлоропластной ДНК берёз // Матер. междунар. научн. конф. «Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2009. С. 116–118.
29. *Пономарев Н.А.* Березы СССР. М.-Л., Гослесбумиздат, 1932. 247 с.
30. *Соколов Н.О.* Карельская берёза. Петрозаводск. 1950. 116 с.
31. *Соустова Н.М., Исаков Ю.Н.* Особенности мейоза при микроспорогенезе у разных форм карельской берёзы // Проблемы лесоведения и лесоводства. Гомель: Институт леса НАН Беларуси. 2005. С. 179–181.
32. *Хесин Р.Б.* Непостоянство генома. М. Наука, 1984. 472 с.
33. *Hintikka T.N.* Die «visa» – Kraukheit der Birke in Finnland, Zeitsch. // Pflanzenkrankh und Gallenkunde. 1922. № 32. P. 193–210.
34. *Чистякова А.А.* О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Вып. 2. С. 129–138.
35. *Чураев Р.Н.* Гипотеза об эпигене // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ АН СССР, 1975. С. 77–94.
36. *Чураев Р.Н.* Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42, № 9. С. 1276–1296.