

УДК 582.475.4:576.356(470.22)

Цитогенетическая оценка популяций *Pinus sylvestris* L. на Европейском Севере России (Республика Карелия)

Р. В. Игнатенко^{1,2*}, Н. А. Галибина^{1,3}, Б. В. Раевский^{1,4}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, 185910, Россия

² E-mail: ocean-9@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9608-9465>

³ ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1473-3574>

⁴ ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1315-8937>

* Автор для переписки

Ключевые слова: Европейский Север России, Карелия, микроядра, патологии митоза, популяции, сосна обыкновенная, число хромосом, цитогенетический анализ.

Аннотация. В данной статье представлены результаты цитогенетического анализа семенного потомства *Pinus sylvestris* L. из 5 популяций, произрастающих в бореальных лесах Европейского Севера России (Республика Карелия). На основе изучения кариотипа растений было установлено, что, помимо диплоидных клеток, некоторые проростки содержали единичные тетраплоидные и анеуплоидные клетки. Главным образом, миксоплоидные растения были обнаружены в Шелтозерском и Амбарнском участковых лесничествах. Важно отметить, что для данных популяций были характерны высокие значения таких показателей, как частота патологий митоза на стадиях метафазы и ана-телофазы ($5,3 \pm 0,6$ и $7,1 \pm 0,6$ % соответственно), а также доля клеток с микроядрами ($0,2 \pm 0,06$ и $0,1 \pm 0,04$ % соответственно) в корневой меристеме *Pinus sylvestris*. Однако, несмотря на это, семена из Шелтозерского и Амбарнского участковых лесничеств имели высокие значения по всхожести. В результате анализа aberrаций хромосом было выявлено 9 типов: фрагментация, мосты, кольцевые хромосомы, забегание, обособление, отставание, многополюсность и хаотическое расхождение хромосом, сложные (множественные) нарушения. У большинства изученных проростков наиболее распространенной патологией являлось забегание хромосом. Кроме того, исследование показало, что в популяциях *Pinus sylvestris*, произрастающих в подзоне северной тайги, доля мостов в общем спектре нарушений на стадии ана-телофазы митоза возрастает ~ в 3,5 раза по сравнению со среднетаежными популяциями. Таким образом, использование цитогенетического теста позволило оценить состояние генома *Pinus sylvestris* из разных популяций на территории Европейского Севера России и выявить ответные реакции на клеточном уровне, направленные на адаптацию растений к условиям внешней среды.

Cytogenetic evaluation of *Pinus sylvestris* L. in the European North of Russia (Republic of Karelia)

R. V. Ignatenko, N. A. Galibina, B. V. Raevsky

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, St. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation

Keywords: cytogenetic analysis, European North of Russia, micronucleus, mitotic pathologies, number of chromosomes, populations, Republic of Karelia, Scots pine.

Summary. This article presents the results of cytogenetic analysis of the *Pinus sylvestris* L. seed progeny from 5 populations growing in the boreal forests of the European North of Russia (Republic of Karelia). Based on the study of plants karyotype, it was found that in addition to diploid cells some seedlings contained single tetraploid and aneuploid cells. Mainly, mixoploid plants were found in Sheltozerskoye and Ambarnskoye forest divisions. It is important to note that these populations were characterized by high values of such indicators as the frequency of mitotic pathologies at the metaphase and ana-telophase stages (5.3 ± 0.6 and 7.1 ± 0.6 % respectively), as well as the proportion of cells with micronuclei (0.2 ± 0.06 and 0.1 ± 0.04 % respectively) in the root meristem of *Pinus sylvestris*. However, despite data received, seeds from Sheltozersky and Ambarnsky forest divisions had high germination values. Nine types of chromosome aberrations were found due to the analysis: fragmentation, bridges, ring chromosomes, lagging, chromosome leading, isolation, multipolar and chaotic chromosome divergence, complex (multiple) disorders. In most of the seedlings studied, the most common pathology was chromosome overrun. In addition, the study showed that bridges proportion in the total disturbances' spectrum at the ana-telophase stages of mitosis increases by ~ 3.5 times in *Pinus sylvestris* populations growing in the northern taiga subzone compared to the middle taiga populations. In most of the seedlings studied, the most common pathology was chromosome overrun. Thus, the use of a cytogenetic test made it possible to evaluate the state of *Pinus sylvestris* genome from different populations in the European North of Russia and to identify responses aimed at plant adaptation to environmental conditions at the cellular level.

Введение

Генетические методы исследования состояния окружающей среды важны в биоиндикации, поскольку изменение генетического материала происходит на начальных этапах развития ответной реакции организма и может передаваться последующим поколениям (Daev et al., 2015). Одним из наиболее чувствительных тестов, который характеризует состояния генома в целом, является цитогенетический анализ. При этом анализируется фундаментальный процесс в онтогенезе организмов – митотическое деление клеток, а именно, количество пролиферирующих клеток, частота и спектр патологий митоза (Butorina et al., 2001). Важно отметить, что нарушение нормального прохождения митотического цикла может вызвать многочисленные отклонения, ведущие к заболеванию и даже смерти организма (Butorina et al., 2001; Ganem, Pellman, 2012; Daev et al., 2015; Levine, Holland, 2018).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – одна из основных лесообразующих пород северной части Евразии. Обширный ареал данного вида связан с его широкой экологической пластичностью, в пределах которого климатотипы *P. sylvestris* существенно различаются по морфологическим и эколого-физиологическим признакам (Pravdin, 1964). *P. sylvestris* является перспективным видом для оценки состояния окружающей среды (Prus-Głowacki et al., 2006; Kalashnik, 2008; Mashkina et al., 2009). Так, данная древесная порода выбрана в качестве одного из референтных биологических видов, на которых базируется современная концепция радиационной защиты окружающей среды (Geras'kin et al.,

2018, 2019). Наиболее чувствительны к повреждающим воздействиям репродуктивные органы голосеменных растений, что связано с их сложной организацией и длительным генеративным циклом.

Цитогенетическая оценка популяций *P. sylvestris* в зависимости от условий произрастания проводилась в различных регионах России: Воронежской (Butorina et al., 2001, 2008; Pardayeva et al., 2017), Брянской (Geras'kin et al., 2018), Ленинградской (Oudalova, Geras'kin, 2011), Липецкой (Mashkina et al., 2009), Волгоградской (Sedel'nikova, Pimenov, 2021), Томской (Pimenov, Sedel'nikova, 2006; Sedel'nikova, Pimenov, 2010), Челябинской областях и Башкортостане (Kalashnik, 2008), а также Алтайском (Yegorkina, 2010), Красноярском (Goryachkina, Sizykh, 2012), Забайкальском краях (Muratova, Zubareva, 1990; Muratova, 1991), Республике Хакасия (Mashkina et al., 2012; Sedel'nikova, Pimenov, 2021) и др. Однако в литературе, которую нам удалось собрать и проанализировать, имеются единичные данные о цитогенетических исследованиях корневой меристемы проростков семян *P. sylvestris* на территории Европейского Севера России. Так, в Республике Коми была проведена оценка репродуктивной способности *P. sylvestris*, произрастающей в условиях хронического воздействия радионуклидов уранового и ториевого рядов (Evseeva et al., 2011). Авторы отмечают, что в популяциях данного вида с территории, загрязненной отходами переработки урановой руды и производства радия, увеличивается частота aberrаций хромосом в меристеме корней проростков по сравнению с контролем. Однако более детальные исследования, охватывающие

обширные территории, в данном регионе не проводились. Между тем активное освоение природных ресурсов Европейского Севера России может нанести серьезный урон таежным экосистемам региона. Вышесказанное особенно актуально для Республики Карелия, где сосновые леса занимают 64 % покрытой лесом площади (Volkov, 2008).

Материалы и методы

Материалом для исследования служили семена *P. sylvestris* урожая 2019 г., собранные в средневозрастных и спелых фитоценозах Лахденпохского, Шелтозерского, Нялмозерского и Хаутаваарского участков лесничеств (подзона

средней тайги), а также в Сумском и Амбарнском участках лесничества, расположенных в подзоне северной тайги (табл. 1, рис. 1). Семена для анализа были предоставлены отделом «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса (ЦЗЛ) Ленинградской области (ФБУ Рослесозащита).

Для оценки лабораторной всхожести семян равномерно раскладывали на двухслойной влажной фильтровальной бумаге в чашки Петри и проращивали при комнатной температуре в течение 15 дней. Лабораторную всхожесть (%) определяли, как количество проросших семян от общего числа (30 шт.) семян в каждой чашки Петри. Для каждого места сбора семян закладывали по 8 чашек Петри.

Таблица 1

Характеристика мест сбора экспериментального материала

№	Участковое лесничество	Тип леса	Географическая широта, ° с. ш.	Состав древостоя	Класс бонитета
1	Лахденпохское	черничный	61°29'36.2"	5С3Е2Б	III
2	Шелтозерское	черничный	61°21'55.1"	4Ос3Б2С1Е	II
3	Нялмозерское	осоково-сфагновый	61°46'34.2"	5С3Б2Е	Va
4	Хаутаваарское	черничный	62°18'29.8"	7С2Е1Б	IV
5	Сумское	брусничный	64°14'24.8"	9С1Б	IV
6	Амбарнское	брусничный	65°54'4"	8С2Б	IV

Примечание: порода деревьев обозначена буквами: С – сосна; Е – ель; Б – береза; Ос – осина; числовой индекс слева указывает на десятичную долю, приходящуюся на данную породу в общем запасе древостоя.

Для цитогенетического анализа использовали кончики корешков проросших семян, достигших длины 5–15 мм. Изучали следующие цитогенетические показатели: число хромосом, частота и типы патологий митоза на стадии метафазы, анаелофазы (% от общего числа делящихся клеток на тех же стадиях), частота встречаемости микроядер (Goryachkina, Sizykh, 2012; Mashkina et al., 2012). Для этого кончики корешков фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3 части 96%-го этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) в течение суток (Pravdin et al., 1972; Pukhalskiy et al., 2007). Давленные препараты готовили по стандартным методикам (Pravdin et al., 1972). Для подсчета числа хромосом перед фиксацией материал обрабатывали 1%-м водным раствором колхицина в течение 5 ч, выдерживали в 4%-м растворе железоммонийных квасцов в течение 10–15 мин и окрашивали 1%-м ацетогематоксилином. Просмотр препаратов осуществляли при помощи микроскопа Carl Zeiss Primo Star (Германия) при увеличении 40×. Для микрофотографии

использовали цифровую камеру-окуляр ADFstd 10. Для каждой популяции было проанализировано 10–16 проростков семян, обработанных 1%-м раствором колхицина и 26–33 проростков без обработки.

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel и PAST (version 4.0). Предварительно выборки анализируемых показателей проверяли на нормальность распределения с использованием критерия Шапиро-Уилка. Для установления различий между средними использовали критерии Манна-Уитни (Ivanter, Korosov, 2011). Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$ и $p < 0,01$ (обозначения на диаграммах латинскими буквами). На диаграммах приведены средние значения и их стандартные ошибки.

Результаты

Оценка лабораторной всхожести семян *P. sylvestris* показала существенные различия между

популяциями (табл. 2). Так, наилучшие показатели по всхожести были отмечены для семян из Лахденпохского участкового лесничества. Худший результат показали семена из Сумского

участкового лесничества, где в среднем проросло $40,9 \pm 5,2$ % от использованных в эксперименте семян.

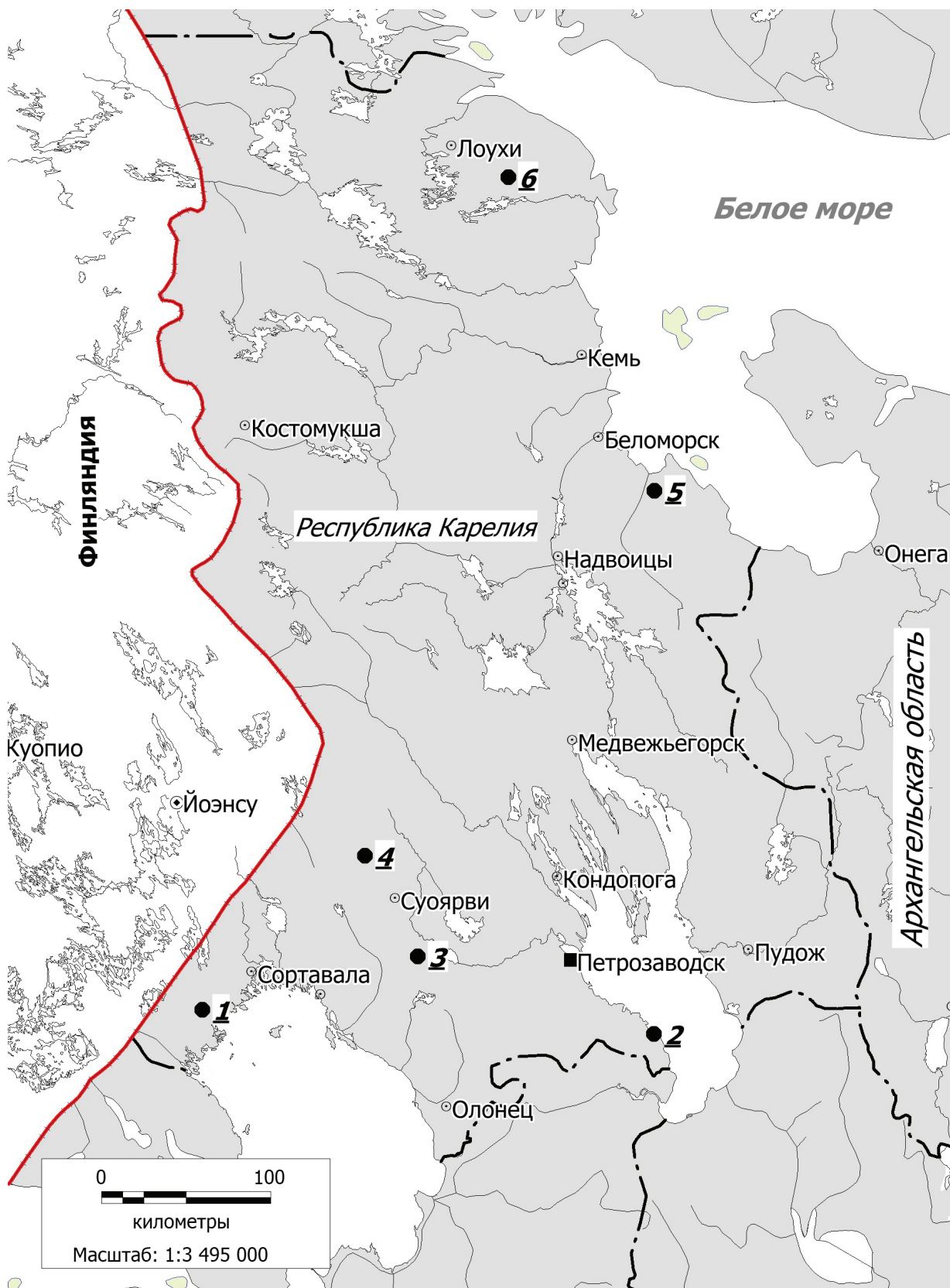


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1–6 – места сбора экспериментального материала (см. табл. 1).

Таблица 2

Лабораторная всхожесть семян деревьев из различных мест произрастания Карелии

№	Участковое лесничество	Лабораторная всхожесть, %	Варьирование признака	Коэффициент вариации
1	Лахденпохское	88,33 ± 2,27	77–93	7,3
2	Шелтозерское	74,81 ± 2,73	63–90	10,9
3	Нялмозерское	61,85 ± 3,65	43–83	17,7
4	Хаутаваарское	64,68 ± 2,35	57–71	8,9
5	Сумское	40,91 ± 5,19	17–73	42,0
6	Амбарнское	74,44 ± 2,94	63–87	11,9

Выявлено, что в корневой меристеме проростков семян *P. sylvestris*, обработанных 1%-м раствором колхицина, в диплоидном наборе содержится 24 хромосомы. У 30–60 % изученных растений наблюдали миксополиидию, когда наряду с нормальными клетками имелись анеуплоидные ($2n = 22$, $2n = 23$, $2n = 25$, $2n = 26$, $2n = 30$) (рис. 2.1, 2.2) и тетраплоидные клетки ($2n = 48$) (рис. 2.3). При этом полиплоидия чаще всего была зарегистрирована у проростков из Шелтозерского и Амбарнского участковых лесничеств, где в среднем на долю тетраплоидных клеток приходилось $4,0 \pm 1,4$ и $3,8 \pm 1,3$ % соответственно (рис. 3). Также были отмечены структурные aberrации – дицентрические (рис. 2.2) и кольцевые хромосомы (рис. 2.4).

Критерий «частота патологий митоза» является одним из самых информативных и чувствительных в цитогенетическом анализе (Pardayeva

et al., 2017). Он отражает степень воздействия различных стрессовых факторов на состояние генеративной сферы *P. sylvestris*. Наши исследования показали, что все проанализированные проростки имели различные патологии митоза. При этом меньше всего клеток с нарушениями было зафиксировано в корневой меристеме у растений из Лахденпохского участкового лесничества (рис. 4), что в среднем составило $3,6 \pm 0,4$ % от общего числа проанализированных клеток, тогда как в Амбарнской популяции *P. sylvestris* доля клеток с патологиями митоза в среднем была ~ в 2 раза выше ($7,1 \pm 0,6$ %), чем в других районах исследования. В подзоне средней тайги обращают на себя внимание высокие значения частоты патологий митоза в Шелтозерском участковом лесничестве в отличие от Лахденпохского и Хаутаваарского.

Таблица 3

Результаты исследований патологий митоза в соматической ткани *Pinus sylvestris* на стадии метафазы митоза

Участковое лесничество	Типы патологий митоза на стадии метафазы митоза, %					Число изученных клеток	Частота aberrантных клеток
	Забегание	Фрагментация	Обособление	Кольцевые хромосомы	Множественные нарушения		
Лахденпохское	1,23 ± 0,25	0,20 ± 0,08	0,17 ± 0,14	0,05 ± 0,05	0	2245	1,81 ± 0,33
Шелтозерское	1,28 ± 0,27	0,20 ± 0,17	0,20 ± 0,10	0,17 ± 0,08	0,19 ± 0,11	2550	2,08 ± 0,35
Нялмозерское	1,91 ± 0,34	0,03 ± 0,03	0	0,20 ± 0,09	0	2887	2,26 ± 0,36
Хаутаваарское	1,04 ± 0,24	0,30 ± 0,15	0,16 ± 0,09	0,13 ± 0,08	0	1981	1,63 ± 0,28
Сумское	0,79 ± 0,17	0,19 ± 0,10	0,05 ± 0,05	0,37 ± 0,12	0,03 ± 0,03	3254	1,43 ± 0,26
Амбарнское	1,59 ± 0,36	0,31 ± 0,14	0,15 ± 0,09	0,38 ± 0,15	0	1993	2,44 ± 0,48

В рамках проведенных исследований учитывался спектр патологий митоза. Выявлены 9 типов aberrаций хромосом (табл. 3, 4): фрагментация хромосом в метафазе и анафазе, мосты в ана-телофазе и кольцевые хромосомы в метафазе, забегание хромосом в метафазе и ана-

фазе, обособление хромосом и групп хромосом в метафазе и анафазе, отставание хромосом в ана-телофазе, многополюсность и хаотическое расхождение хромосом в ана-телофазе, сложные (множественные) нарушения – мосты + забегание хромосом, мост + отставание хромосом в

ана-телофазе и др. Выявлено, что во всех районах исследования на стадии ана-телофазы митоза спектр патологий был значительно шире в отличие от стадии метафазы (табл. 3, 4). У большинства изученных проростков *P. sylvestris* наиболее распространенной патологией являлось

забегание хромосом. Обращает на себя внимание тот факт, что в лесничествах, расположенных в подзоне северной тайги, доля мостов в общем спектре нарушений на стадии ана-телофазы митоза возрастает ~ в 3,5 раза по сравнению со среднетаежными популяциями.

Таблица 4
Результаты исследований патологий митоза в соматической ткани *Pinus sylvestris* на стадии ана-телофазы митоза

Участковое лесничество	Типы патологий митоза на стадии ана-телофазы митоза, %								Число изученных клеток, шт.	Частота аберрантных клеток, %
	Забегание	Фрагментация	Обособление	Отставание	Мосты	Многоплодность	Хаотическое расхождение хромосом	Множественные нарушения		
Лахденпохское	4,61 ± 0,59	0,10 ± 0,07	0	0,48 ± 0,17	0,49 ± 0,21	0,05 ± 0,05	0,21 ± 0,15	0,22 ± 0,10	2033	5,93 ± 0,67
Шелтозерское	5,12 ± 0,72	0,27 ± 0,14	0,20 ± 0,12	0,92 ± 0,26	2,47 ± 0,45	0	0,04 ± 0,04	0,52 ± 0,17	2092	9,50 ± 0,97
Нялмозерское	4,06 ± 0,46	0,15 ± 0,09	0	0,39 ± 0,14	1,76 ± 0,31	0,05 ± 0,05	0,13 ± 0,06	0,26 ± 0,09	2469	6,67 ± 0,57
Хаутаваарское	4,67 ± 0,68	0,13 ± 0,11	0,13 ± 0,09	0,25 ± 0,11	0,76 ± 0,20	0,11 ± 0,08	0	0,26 ± 0,11	1800	6,31 ± 0,64
Сумское	4,02 ± 0,46	0,26 ± 0,10	0,06 ± 0,05	0,42 ± 0,15	3,00 ± 0,56	0,04 ± 0,04	0	0,20 ± 0,07	2685	8,00 ± 0,59
Амбарнское	3,77 ± 0,45	0,11 ± 0,06	0,14 ± 0,10	1,11 ± 0,30	6,56 ± 1,08	0	0	0,76 ± 0,31	1805	12,45 ± 1,32

Исследования микроядер в корневой меристеме *P. sylvestris* из различных районов Карелии показало, что данный параметр существенно выше в популяциях из Шелтозерского участкового лесничества, чем в других популяциях (рис. 5). Так, в данной популяции у 16 из 31 изученного проростка встречались клетки с микроядрами, их средняя частота составила $0,19 \pm 0,06$ % при вариабельности данного показателя от 0,1 до 1,3 %, тогда как в самой северной популяции на территории Карелии микроядра были обнаружены у 8 из 28 проростков, среднее значение частоты встречаемости составило $0,12 \pm 0,04$ %, а вариабельность признака 0,1 до 0,9 %.

Обсуждение результатов

Основой лесных фитоценозов умеренного пояса являются хвойные растения. От их устойчивого воспроизводства зависит нормальное функционирование природных экосистем, занимающих обширные территории от лесотундры до лесостепи (Evseeva et al., 2011). Поэтому очень

важно проводить оценку состояния бореальных фитоценозов, анализируя воздействие различных естественных и антропогенных факторов. Леса Европейского Севера России ввиду особенных почвенно-климатических условий являются одними из наиболее уязвимых.

В результате цитогенетического анализа *P. sylvestris* в 6-ти участковых лесничествах Карелии были выявлены две популяции (Шелтозерская и Амбарнская), которые по ряду признаков существенно отличались от остальных. Так, цитогенетический показатель, отражающий степень повреждения ДНК, – частота патологий митоза – в данных популяциях был значимо выше, чем в других районах исследования (рис. 4). Стоит отметить, что в норме уровень спонтанного мутирования для *P. sylvestris* в средней полосе России не должен превышать 5 % (Butorina et al., 2001).

Амбарнская популяция *P. sylvestris* располагается на территории Крайнего Севера в Маанселькя-Беломорском агроклиматическом районе (подрайон Карельский Берег Iб), который характеризуется суровыми почвенно-климатическими

условиями (Atlas Karelskoy ..., 1989). Вероятно, поэтому в клетках проростков семян, собранных в Амбарнском участковом лесничестве, наблюдалась повышенная доля патологических митозов по сравнению с проростками из других районов исследования. В ходе изучения митотического деления было установлено, что у растений из данной популяции на стадии ана-телофазы преобладающим типом аномалии являлись простые и сложные мосты (табл. 4). Их преобладание в общем спектре указывает о повышении уровня мутационного процесса (хромосомные

перестройки) (Mashkina et al., 2009), а также, по мнению некоторых авторов (Simakov, 1983; Vutogina et al., 2001), может отражать возрастание репарационных способностей объектов и их возможную адаптацию к стрессовому воздействию. Об адаптации растений при действии на них неблагоприятных факторов среды может свидетельствовать и наличие миксоплоидии у изученных образцов (Kunakh, 1995). Так, в Амбарнской популяции *P. sylvestris* доля тетраплоидных клеток в 5 раз выше, чем у растений из Лахденпохского участковом лесничества. Предполагается,

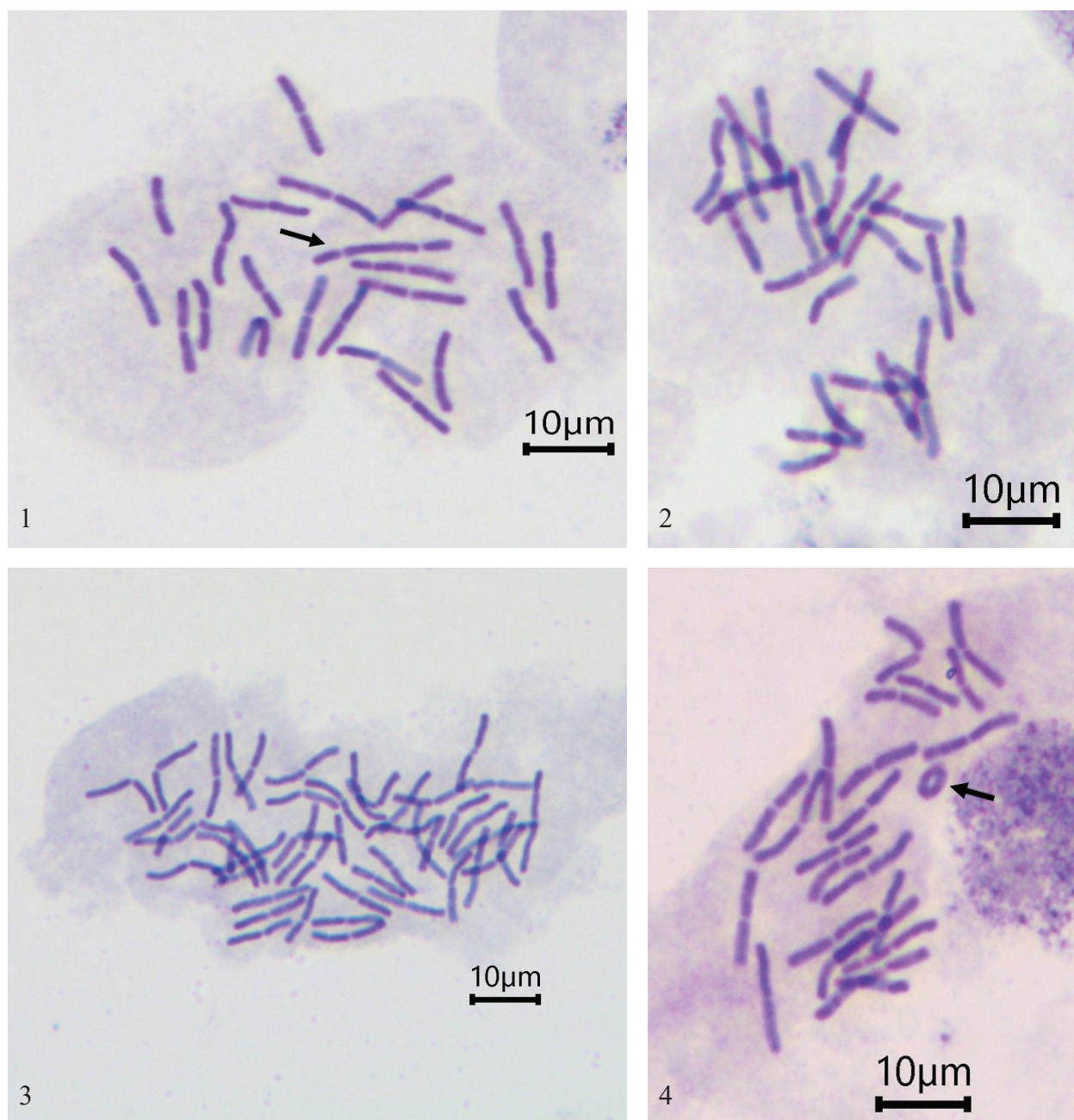


Рис. 2. Метафазные пластинки клеток корневой меристемы проростков *Pinus sylvestris*: 1 – анеуплоидная клетка ($2n-1 = 23$; дицентрическая хромосома указана стрелкой); 2 – анеуплоидная клетка ($2n = 26$); 3 – тетраплоидная клетка ($2n = 48$); 4 – клетка с кольцевой хромосомой (указана стрелкой).

что сочетание клеток разной ploидности усиливает пластичность растения в целом, обеспечивает генетическое и фенотипическое разнообразие потомства. У таких растений возникают формы хромосомного полиморфизма, связанного с повышенной геномной нестабильностью (Sedel'nikova, 2016; Sedel'nikova, Pimenov, 2021).

В корневой меристеме проростков семян *P. sylvestris*, которые были собраны в Шелтозерском участковом лесничестве, обнаружено повы-

шенное число клеток с аномальным митозом по сравнению с другими популяциями из среднетажной подзоны Карелии. Такие нарушения, как правило, исправляются в большинстве случаев репарационными системами клетки (Butorina et al., 2008). Однако значимо высокая доля клеток с микроядрами ($0,19 \pm 0,06$ %) по сравнению с проростками из других районов исследования (рис. 5) может свидетельствовать о комплексе различных факторов, оказывающих влияние на

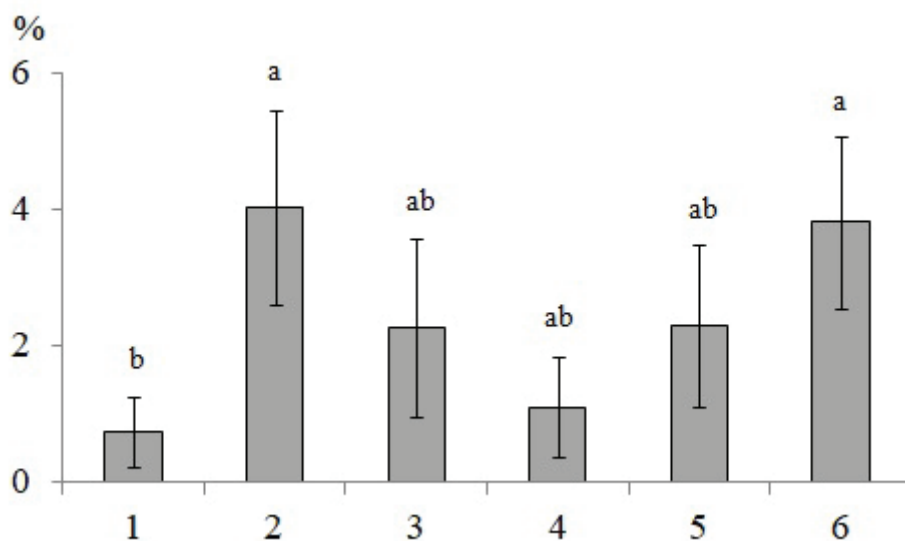


Рис. 3. Доля тетраплоидных клеток в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris* из разных мест сбора. Примечание. Здесь и далее цифрами обозначены участковые лесничества: 1 – Лахденпохское; 2 – Шелтозерское; 3 – Нялмозерское; 4 – Хаутаваарское; 5 – Сумское; 6 – Амбарнское. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,05$.

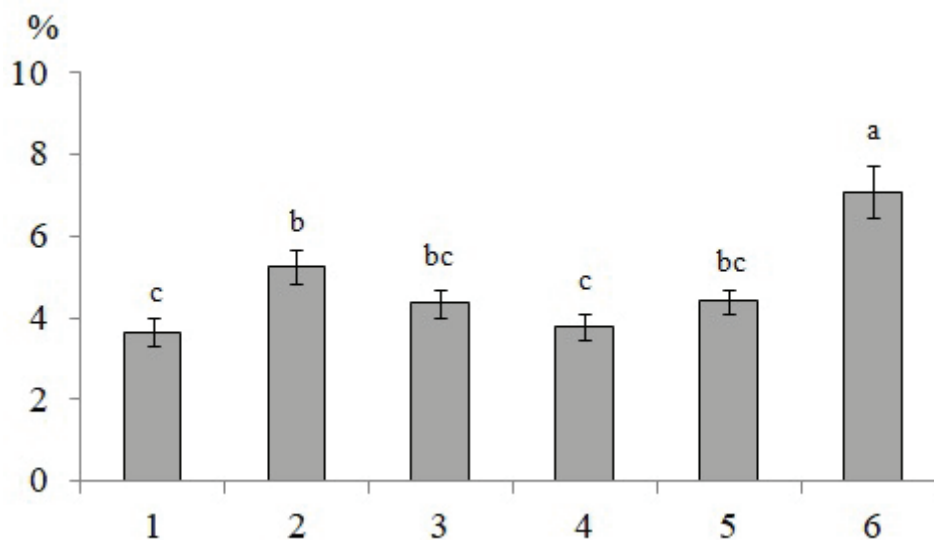


Рис. 4. Частота патологий митоза в потомстве *Pinus sylvestris* из разных мест сбора. Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,01$.

цитогенетическую систему растений. Микроядра образуются в результате нерепарированных повреждений хромосом, что служит показателем нестабильности генома (Ilinskikh et al., 1992; Kalayev et al., 2020). Присутствие микроядер в клетках является результатом длительного воздействия на растения генотоксических факторов различной природы и отражает степень нарушения экологической обстановки на территории его произрастания (Goryachkina, Sizykh, 2012; Ignatenko, 2021). В результате цитогенети-

ческого мониторинга *P. sylvestris* в Усманском и Хреновском борах Воронежской области, которые располагаются в экологически чистых условиях (в удалении от источников загрязнения), микроядра были обнаружены в незначительном количестве, в среднем 0,02 %, а доля клеток с патологиями митоза – 1,1 % (Butorina et al., 2008). Тогда как у потомства *P. sylvestris* из насаждений санитарной зоны вблизи алюминиевого завода и крупной автомагистрали данные показатели составляют в среднем 0,2 % и 7 % соответственно.

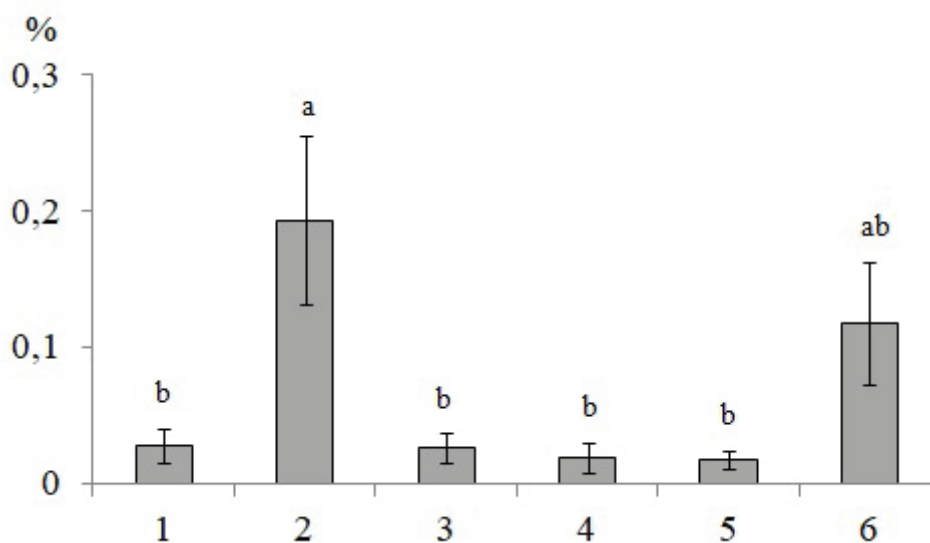


Рис. 5. Доля клеток с микроядрами в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris* из разных мест сбора. Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,01$.

Одним из факторов, который может оказывать существенное воздействие на состояние цитогенетической системы организмов, является хроническое облучение (Geras'kin et al., 2018). На территории Республики Карелия за последние 8 лет (2010–2018 гг.) отмечается значимое повышение ионизирующего излучения ($r^2 = 0,60$; $p < 0,05$) (Gosudarstvennyy doklad ..., 2014, 2020). Так, средняя годовая эффективная доза на жителя в Республике Карелия за счет всех источников ионизирующего излучения выросла с 3,82 до 4,28 м³/год за данный период. При этом на долю природных источников приходится ~ 81 %. В литературе представлены данные о повышенной частоте цитогенетических нарушений в популяциях *P. sylvestris*, которые подверглись относительно невысоким уровням длительного радиационного воздействия (Geras'kin et al., 2005, 2008). Таким образом, хроническое

воздействие низкого уровня повышающегося с каждым годом ионизирующего излучения может также вносить свой вклад в увеличение патологических процессов в клетках *P. sylvestris* в изученных популяциях Карелии.

В районе п. Шелтозеро, где располагается Шелтозерское участковое лесничество, в 1977–1981 гг. были проведены детальные поисковые работы масштаба 1 : 50000, при этом выполнялась и оценка перспектив ураноносности (Gromov, 1982). Несмотря на то, что значимых проявлений урановой минерализации не обнаружено, был показан ряд участков, отличающихся повышенными значениями содержания радиоактивных элементов и гамма-активностью в сравнении с фоновыми значениями. Основные минералы, отвечающие за повышенную радиоактивность, – это уранинит и силикаты урана. Также обнаружены многочисленные радиоак-

тивные аномалии в биогенных отложениях – торфе и сапропеле, и в водных источниках. Непосредственно на территории Шелтозерского участкового лесничества были выявлены области аномального содержания урана в торфяно-болотных отложениях и повышенных значений гамма-активности коренных пород.

Следует отметить, что Шелтозерская и Амбарнская популяции *P. sylvestris* располагаются в лесных фитоценозах II и IV классов бонитета соответственно (табл. 1). И, несмотря на высокий уровень патологий митоза, семена из данных популяций имеют высокие значения по всхожести (табл. 2), что требует дальнейшего изучения.

В ходе исследования установлено, что наименьшее число аномалий по всем изученным показателям митоза, а также лучшие результаты по всхожести семян наблюдались у потомства *P. sylvestris* из Лахденпохского участкового лесничества. Вероятно, это связано с тем, что данная территория находится в Южном агроклиматическом районе (подрайон Приозерный IVб) (Atlas Karelskoy ..., 1989), где отсутствуют крупные промышленные объекты и автотранспортные магистрали.

Заключение

Митотическое деление клеток является очень чувствительным процессом, который должен проходить с высокой точностью, чтобы гарантировать стабильность генома. Однако в результате действия неблагоприятных факторов окружающей среды на организм могут происходить нарушения в данном процессе. В результате наших исследований было установлено, что цитогенетические показатели семенного потомства

P. sylvestris из разных районов Карелии сильно варьируют в зависимости от местообитания. Так, проростки, которые были получены от растений, произрастающих в более экстремальных условиях, отличались высокой частотой патологий митоза и образованием микроядрышек.

Важно отметить, что такого рода исследования на территории Европейского Севера России являются единичными. Между тем цитогенетический мониторинг позволяет выявить патологические изменения в популяциях на ранних этапах развития организма до того, как они станут очевидными (Butorina et al., 2008). Также такие исследования могут способствовать обнаружению ценных генотипов *P. sylvestris*, которые будут использоваться в качестве материала для восстановления лесов на территории Европейского Севера России.

Благодарности

Исследование осуществлялось при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН, а также при поддержке научно-образовательного центра мирового уровня «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Авторы благодарят отдел «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса (ЦЗЛ) Ленинградской области (ФБУ Рослесозащита) за предоставленные для изучения семена *P. sylvestris*, а также выражают благодарность к. г.-м. н., ст. науч. сотруд. лаборатории геофизики Института геологии КарНЦ РАН, Павлу Александровичу Рязанцеву за обсуждение результатов исследования.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Atlas Karelskoy ASSR [Atlas of the Karelian ASSR]. 1989. Moscow: GUGK USSR. 40 pp. [In Russian] (Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК СССР. 1989. 40 с.).
- Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. 2001. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine. *Russian Journal of Ecology* 32(3): 198–202. DOI: 10.1023/a:1011366328809
- Butorina A. K., Yermolayeva O. V., Cherkashina O. N., Mazurova I. E., Belousov M. V., Chernodubov A. I. 2008. Perspectives of using the cytogenetic analysis in forestry from the example of assessment of state of island pine forests (Voronezh Region). *Uspekhi sovremennoy biologii [Biology Bulletin Reviews]* 128(4): 400–408. [In Russian] (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 // Успехи современной биологии, 2008. Т. 128, № 4. С. 400–408).
- Daev E. V., Dukelskaya A. V., Barabanova L. V. 2015. Cytogenetic approaches for determining ecological stress in aquatic and terrestrial biosystems. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 5(5): 441–448. DOI: 10.1134/s2079059715050056

Evseeva T. I., Belykh E. S., Maistrenko T. A., Geras'kin S. A., Brown J. E. 2011. Assessment of the reproductive capacity of *Pinus sylvestris* trees growing under conditions of chronic exposure to radionuclides of uranium and thorium series. *Russian Journal of Ecology* 42(5): 382–387. DOI: 10.1134/S1067413611050055

Ganem N. J., Pellman D. 2012. Linking abnormal mitosis to the acquisition of DNA damage. *Journal of Cell Biology* 199(6): 871–881. DOI: 10.1083/jcb.201210040

Geras'kin S. A., Dikareva N. S., Oudalova A. A., Spiridonov S. I., Dikarev V. G. 2008. Cytogenetic effects in Scots pine populations from the Bryansk region radioactively contaminated as a result of the Chernobyl NPP accident. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya [Radiation biology. Radioecology]* 48(5): 584–595. [In Russian] (**Гераськин С. А., Дикарева Н. С., Удалова А. А., Спиридонов С. И., Дикарев В. Г.** Цитогенетические эффекты в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 2008. Т. 48, № 5. С. 584–595).

Geras'kin S. A., Kim J. K., Oudalova A. A., Vasiliyev D. V., Dikareva N. S., Zimin V. L., Dikarev V. G. 2005. Bio-monitoring the genotoxicity of populations of Scots pine in the vicinity of a radioactive waste storage facility. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis* 583(1): 55–66. DOI: 10.1016/j.mrgentox.2005.02.003

Geras'kin S. A., Kuzmenkov A. G., Vasiliyev D. V. 2018. Time dynamics of cytogenetic effects in chronically exposed Scots pine populations. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya [Radiation biology. Radioecology]* 58(1): 74–84. [In Russian] (**Гераськин С. А., Кузьменков А. Г., Васильев Д. В.** Временная динамика цитогенетических эффектов в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной // Радиационная биология. Радиоэкология, 2018. Т. 58, № 1. С. 74–84). DOI: 10.7868/s0869803118010083

Geras'kin S., Volkova P., Vasiliyev D., Dikareva N., Oudalova A., Kazakova E., Makarenko E., Duarte G., Kuzmenkov A. 2019. Scots pine as a promising indicator organism for biomonitoring of the polluted environment: A case study on chronically irradiated populations. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis* 842: 3–13. DOI: 10.1016/j.mrgentox.2018.12.011

Goryachkina O. V., Sizykh O. A. 2012. Cytogenetic reactions of coniferous plants in anthropogenic disturbed areas of Krasnoyarsk and its environs. *Khvoynnye borealnoy zony [Conifers of the Boreal Zone]* 1–2: 46–51. [In Russian] (**Горячкина О. В., Сизых О. А.** Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей // Хвойные бореальной зоны, 2012. № 1–2. С. 46–51).

Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchey sredy Respubliki Kareliya v 2013 godu [State report on the environment of the Republic of Karelia in 2013]. 2014. Petrozavodsk: LLC “Verso”. 300 pp. [In Russian] (Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2013 году. Петрозаводск: ООО «Версо», 2014. 300 с.).

Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchey sredy Respubliki Kareliya v 2019 godu [State report on the environment of the Republic of Karelia in 2019]. 2020. Petrozavodsk: LLC “Verso”. 248 pp. [In Russian] (Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 году. Петрозаводск: ООО «Версо». 2020. 248 с.).

Gromov Yu. A. 1982. Report on the results of forecasting and geophysical work on a scale of 1 : 50000, batch No. 8 and batch No. 7 in the Prionezhskaya area in 1977 and 1981. TGF for the Republic of Karelia. 1982. Vol. 1. Text of the report. 157 s. Inv. No 3297. [In Russian] (**Громов Ю. А.** Отчет о результатах прогнозно-геофизических работ масштаба 1 : 50000 партии № 8 и партии № 7 на Прионежской площади в 1977 и 1981 годах. ТГФ по Республике Карелия. 1982. Т. 1. Текст отчета. 157 с. Инв. № 3297).

Ignatenko R. V. 2021. Cytogenetic studies of the seed progeny of *Pinus sylvestris* L. growing in the Segezha Pulp and Paper Mill area. *Transactions of KarRC of RAS* 11: 93–102. [In Russian] (**Игнатенко Р. В.** Цитогенетические исследования семенного потомства *Pinus sylvestris* L., произрастающей в районе Сегезжского ЦБК // Труды Карельского научного центра РАН, 2021. № 11. С. 93–102). DOI: 10.17076/eb1499

Ilinskikh N. N., Novitskiy V. V., Vanchugova N. N., Ilinskikh I. N. 1992. *Mikroyadernyy analiz i tsitogeneticheskaya nestabilnost [Micronuclear analysis and cytogenetic instability]*. Tomsk: Tomsk State University. 269 pp. [In Russian] (**Ильинских Н. Н., Новицкий В. В., Ванчугова Н. Н., Ильинских И. Н.** Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1992. 269 с.).

Ivanter E. V., Korosov A. V. 2011. *Vvedeniye v kolichestvennyuyu biologiyu [Introduction to quantitative biology]*. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University. 302 pp. [In Russian] (**Ивантер Э. В., Коросов А. В.** Введение в количественную биологию: учебное пособие для студентов биологических специальностей. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 304 с.).

Kalashnik N. A. 2008. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands. *Russian Journal of Ecology* 39(4): 261–271. DOI: 10.1134/s106741360804005x

Kalayev V. N., Ignatova I. V., Kalayeva Ye. A. 2020. Cytogenetic polymorphism of seed progeny of white spruce trees (*Picea glauca* (Moench) Voss) during the introduction in the Voronezh Region. *Turczaninowia* 23, 3: 185–204. [In Russian] (**Калаев В. Н., Игнатова И. В., Калаева Е. А.** Цитогенетический полиморфизм семенного по-

томства деревьев ели белой (*Picea glauca* (Moench) Voss) при интродукции в Воронежской области // Turczaninowia, 2020. Т. 23, № 3. С. 185–204. DOI: 10.14258/turczaninowia.23.3.16

Kunakh V. A. 1995. Genome variability in plant somatic cells. 2. Natural variability. *Biopolimery i kletka* [Biopolymers and cell] 11(6): 5–40. [In Russian] (**Кунях В. А.** Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе // Биополимеры и клетка, 1995. Т. 11, № 6. С. 5–40).

Levine M. S., Holland A. J. 2018. The impact of mitotic errors on cell proliferation and tumorigenesis. *Genes and development* 32(9–10): 620–638. DOI: 10.1101/gad.314351.118

Mashkina O. S., Kalayev V. N., Muraya L. S., Lelikova Ye. S. 2009. Cytogenetic response of seed progeny of Scots pine to combined anthropogenic pollution in the area of Novolipetsk metallurgical combine. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics] 3: 17–29. [In Russian] (**Машикина О. С., Калаев В. Н., Мурая Л. С., Леликова Е. С.** Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого металлургического комбината // Экологическая генетика, 2009. № 3. С. 17–29). DOI: 10.17816/ecogen7317-29

Mashkina O. S., Tikhonova I. V., Muratova Ye. N., Muraya L. S. 2012. Cytogenetic features of seed progeny of dwarf pines in the South of Eastern Siberia. *Khvoynyye borealnoy zony* [Conifers of the Boreal Zone] 1–2: 127–135. [In Russian] (**Машикина О. С., Тихонова И. В., Муратова Е. Н., Мурая Л. С.** Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на Юге Восточной Сибири // Хвойные бореальной зоны, 2012. № 1–2. С. 127–135).

Muratova Ye. N. 1991. Chromosomal mutations in Scotch pine in Southern Transbaikalia. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series] 5: 689–699. [In Russian] (**Муратова Е. Н.** Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая, 1991. № 5. С. 689–699).

Muratova Ye. N., Zubareva O. N. 1990. Cytogenetic study of the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in the zone of emissions from a thermal power plant. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series] 3: 36–41. [In Russian] (**Муратова Е. Н., Зубарева О. Н.** Цитогенетическое изучение сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в районе выбросов тепловой электростанции // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая, 1990. № 3. С. 36–41).

Oudalova A. A., Geras'kin S. A. 2011. Dynamics and ecological-genetic variability of cytogenetic disturbances in Scots pine populations experiencing technogenic impact. *Zhurnal obshchey biologii* [Biology Bulletin Reviews] 72(6): 455–471. [In Russian] (**Удалова А. А., Гераськин С. А.** Временная динамика и эколого-генетическая изменчивость цитогенетических эффектов в испытывающих техногенное воздействие популяциях сосны обыкновенной // Журнал общей биологии, 2011. Т. 72, № 6. С. 455–471).

Pardayeva E. U., Mashkina O. S., Popov V. N. 2017. State of *Pinus sylvestris* L. generative sphere according to cytogenetic analysis in changing climate conditions on the territory of Voronezh oblast. *Contemporary Problems of Ecology* 3: 271–276. DOI: 10.1134/s1995425517030088

Pimenov A. V., Sedel'nikova T. S. 2006. Mitotic anomalies in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) seedlings from drained eutrophic bog. *Bot. Zhurn.* 91(10): 1537–1544. [In Russian] (**Пименов А. В., Седельникова Т. С.** Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на евтрофном осушенном болоте // Бот. журн., 2006. Т. 91, № 10. С. 1537–1544).

Pravdin L. F. 1964. *Sosna obyknovennaya. Izmenchivost, vnutrividovaya sistematika, selektsiya* [Scots pine. Variability, intraspecific taxonomy, selection]. Moscow: Publishing house "Science". 192 pp. [In Russian] (**Правдин Л. Ф.** Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика, селекция. М.: Изд-во «Наука», 1964. 192 с.).

Pravdin L. F., Budaragin V. A., Kruklis M. V., Shershukova O. P. 1972. Methods of karyologic investigation of conifers. *Lesovedeniye* [Forestry] 2: 67–75. [In Russian] (**Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклиз М. В., Шершуква О. П.** Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение, 1972. Т. 2. С. 67–75).

Prus-Głowacki W., Chudzińska E., Wojnicka-Póltorak A., Kozacki L., Fagiewicz K. 2006. Effects of heavy metal pollution on genetic variation and cytological disturbances in the *Pinus sylvestris* L. population. *Journal of Applied Genetics* 47(2): 99–108. DOI: 10.1007/BF03194607

Pukhalskiy V. A., Solovyev A. A., Badayeva Ye. D., Yurtsev V. N. 2007. *Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rasteniy* [Practicum on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: Kolos. 198 pp. [In Russian] (**Пухальский В. А., Соловьев А. А., Бадаева Е. Д., Юрцев В. Н.** Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М.: Изд-во «Колос», 2007. 198 с.).

Sedel'nikova T. S. 2016. Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions. *Biology Bulletin Reviews* 6(2): 177–188. DOI: 10.1134/S2079086416020079

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. 2010. Chromosomal mutations in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in a hydromorphic environment: first case of a giant chromosome detection. *Biology Bulletin* 37(4): 351–356. DOI: 10.1134/S1062359010040047

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. 2021. Variability of chromosome number and chromosomal rearrangements in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in arid conditions of the Lower Volga and Southern Siberia. *Bot. Zhurn.* 106(4): 353–362. [In Russian] (**Седельникова Т. С., Пименов А. В.** Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири // Бот. журн., 2021. Т. 106, № 4. С. 353–362). DOI: 10.31857/S0006813621040116

Simakov Ye. A. 1983. Postradiation the restoration of cytogenetic damage in seedlings of seeds of various forms of potato. *Radiobiologiya [Radiobiology]* 23(5): 703–706. [In Russian] (**Симаков Е. А.** О пострадиационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля // Радиобиология, 1983. Т. 23, вып. 5. С. 703–706).

Volkov A. D. 2008. *Tipy lesa Karelii [Forest types of Karelia]*. Petrozavodsk: KarRC of RAS. 180 pp. [In Russian] (**Волков А. Д.** Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2008. 180 с.).

Yegorkina G. I. 2010 Characterization of Scotch pine seeds by cytogenetic parameters (Altai kraï). *Lesovedeniye [Forestry]* 6: 39–45. [In Russian] (**Егоркина Г. И.** Цитогенетические параметры сосны обыкновенной в Алтайском крае // Лесоведение, 2010. № 6. С. 39–45).