

ПОЛИМОРФИЗМ НУКЛЕОЛЯРНЫХ РАЙОНОВ ХРОМОСОМ У ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

© 2018 Н.А. Калашник

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение
Федерального государственного бюджетного научного учреждения
Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Статья поступила в редакцию 07.12.2018

Проведены исследования полиморфизма нуклеолярных районов хромосом у пихты сибирской, произрастающей в различных экологических условиях (равнины, поймы и долины рек, возвышенности и предгорья, промышленное загрязнение в сравнении с контролем). Полученные результаты свидетельствуют о повышении функциональной активности нуклеолярных районов хромосом у пихты сибирской как в природных экстремальных условиях так и в условиях техногенного загрязнения.

Ключевые слова: нуклеолярные районы хромосом, пихта сибирская, различные экологические условия.

Изучение структуры кариотипа пихты сибирской проводилось на территории Казахстана [1-3], Томской области [4], Красноярского края [5-7]. Авторы, давая стандартную кариологическую характеристику (число, морфометрические параметры, морфологические типы хромосом), особое внимание уделяют полиморфизму нуклеолярных районов хромосом, которые цитологически выявляются в виде вторичных перетяжек хромосом. Исследователи отмечают, что для пихты сибирской характерен высокий полиморфизм по числу, частоте встречаемости и локализации вторичных перетяжек в хромосомных наборах. Мнения авторов о причинах данного явления неоднозначны, поэтому дальнейшие исследования в этом направлении являются актуальными.

В настоящей работе представлены результаты изучения нуклеолярных районов хромосом у пихты сибирской, произрастающей на территории Южного Урала в различных экологических условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов для исследования выбраны средневозрастные естественные насаждения пихты сибирской, произрастающие на территории Челябинской области и Башкортостана, всего исследовано 9 пробных площадей (ПП) из различных экологических условий. На выбранных ПП оценивалось жизненное состояние древостоев согласно классификации В.А. Алексеева [8]. При анализе результатов учитывались особенности климатических условий

*Калашник Надежда Александровна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики и биотехнологии растений.
E-mail: kalash.ufa@mail.ru*

районов исследования, а также комплексная характеристика интенсивности загрязненности территорий по состоянию атмосферного воздуха, водоемов и почвенного покрова [9, 10].

Описание пробных площадей.

В районе г. Златоуста одна ПП находится на расстоянии 1.5–2 км от промышленной зоны города, вторая ПП расположена на территории свалки промышленных отходов, обе ПП подвержены многолетнему сильному техногенному загрязнению. В районе промышленной зоны г. Златоуста находятся металлургический комбинат, завод металлоконструкций, абразивный завод и ряд других производств. В районе Национального парка «Таганай» ПП находится в предгорье горы Таганай, на незначительном удалении от г. Златоуст.

В районе г. Аша ПП находится в черте города, вблизи от железнодорожного полотна, подвержена также поливалентному техногенному загрязнению со стороны промышленных предприятий города – металлургического и химического заводов. В районе г. Сим ПП находится на окраине города, вблизи (200–300 м) от автотрассы. Помимо крупной автомагистрали, источником загрязнения в городе являются выбросы ОАО «Агрегат». Загрязнение этих ПП можно охарактеризовать как умеренное.

В районе пос. Веселовка ПП находится на расстоянии 20 км южнее г. Златоуста, в долине реки Ай. В районе пос. Точильный ПП находится на расстоянии 30 км северо-восточнее г. Аша в предгорье Воробьиных гор. ПП в районе пос. Караидель и пос. Павловка находятся вблизи Павловского водохранилища на достаточно большом расстоянии от промышленных предприятий. Эти ПП определены нами как оптимальные, и использованы в качестве контрольных.

В целом, для насаждений из условий техногенного загрязнения, когда выбросы загрязнителей значительно превышают ПДК, характерно наличие большого числа суховершинных деревьев, усыхание боковых побегов, пожелтение, а чаще покраснение хвои. В этих условиях состояния насаждений охарактеризованы как «сильно ослабленные» и «ослабленные». В оптимальных и контрольных условиях состояния насаждений определены как «здоровые».

В качестве материала для проведения исследований использовали меристематическую ткань проростков семян. Исследования проводили на давленных препаратах, используя методику классического кариологического анализа, модифицированную применительно к хвойным породам [11]. Вторичные перетяжки изучали на увеличенных микрофотографиях метафазных пластинок при общем увеличении $\times 2500$. По каждой ПП исследовали не менее 50 метафазных пластинок. Определяли среднее число вторичных перетяжек на кариотип, частоту их встречаемости (перетяжки с частотой встречаемости более 50% считали постоянными, менее 50% – непостоянными) и место локализации на хромосомном плече (sc), определяемое как отношение расстояния от вторичной перетяжки до центромеры к общей длине данного плеча, выраженное в процентах. Статистическую обработку результатов проводили общепринятыми методами [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что среднее число вторичных перетяжек на кариотип на исследуемых пробных площадях находится в пределах от $3,12 \pm 0,15$ до $7,34 \pm 0,27$, их общее число варьирует – от 4 до 9,

постоянных перетяжек 3–5, непостоянных перетяжек 1–4 (табл. 1). Постоянные вторичные перетяжки локализованы, как правило, на хромосомах группы I–VII (предположительно на II, III, IV и VI парах), в группе хромосом VIII–XII они встречаются реже (предположительно на IX или X парах), чаще вторичные перетяжки расположены на более коротком плече хромосомы. Непостоянные вторичные перетяжки в группе хромосом I–VII локализованы, как правило, на тех же хромосомах, что и постоянные, в группе хромосом VIII–XII они встречаются на хромосомах X, XI и XII). Некоторые вторичные перетяжки можно наблюдать на представленных микрофотографиях метафазных пластинок и систематизированных хромосомных наборах пихты сибирской исследованных ПП (рис. 1, рис. 2). Место локализации как постоянных так и непостоянных вторичных перетяжек очень сильно варьирует как внутри популяций, так и между популяциями (табл. 2).

Наибольшее число вторичных перетяжек наблюдается на ПП, находящихся в условиях сильного промышленного загрязнения, средние значения этого показателя наблюдаются на ПП, находящихся в условиях предгорий и умеренного промышленного загрязнения, наименьшие значения – в условиях равнин, пойм и долин рек, а также условиях контроля.

В целом, у пихты сибирской исследованных ПП наблюдается тенденция увеличения числа нуклеолярных районов хромосом в экстремальных условиях. Следует отметить, что именно нуклеолярные районы хромосом (или ядрышковые организаторы хромосом) участвуют в жизненно важной функции организма – механизме белкового синтеза, а в основе интенсификации любых биосинтетических про-

Таблица 1. Число вторичных перетяжек в кариотипах пихты сибирской исследуемых пробных площадей

Название пробной площади	Число вторичных перетяжек			
	постоянных	непостоянных	общее	среднее
г. Златоуст (7-ой участок)**	4	4	8	$6,05 \pm 0,25$
г. Златоуст (свалка)**	5	4	9	$7,34 \pm 0,27$
Национальный парк "Таганай"***	4	1	5	$5,42 \pm 0,20$
пос. Веселовка	3	1	4	$3,15 \pm 0,15$
г. Аша*	4	3	7	$6,24 \pm 0,26$
г. Сим*	3	3	6	$5,64 \pm 0,21$
пос. Точильный***	4	1	5	$5,21 \pm 0,19$
пос. Караидель	3	1	4	$3,21 \pm 0,16$
пос. Павловка	3	1	4	$3,12 \pm 0,15$

Примечание: * – умеренное загрязнение; ** – сильное загрязнение; *** – предгорья; без обозначений – равнины, поймы и долины рек, условия контроля

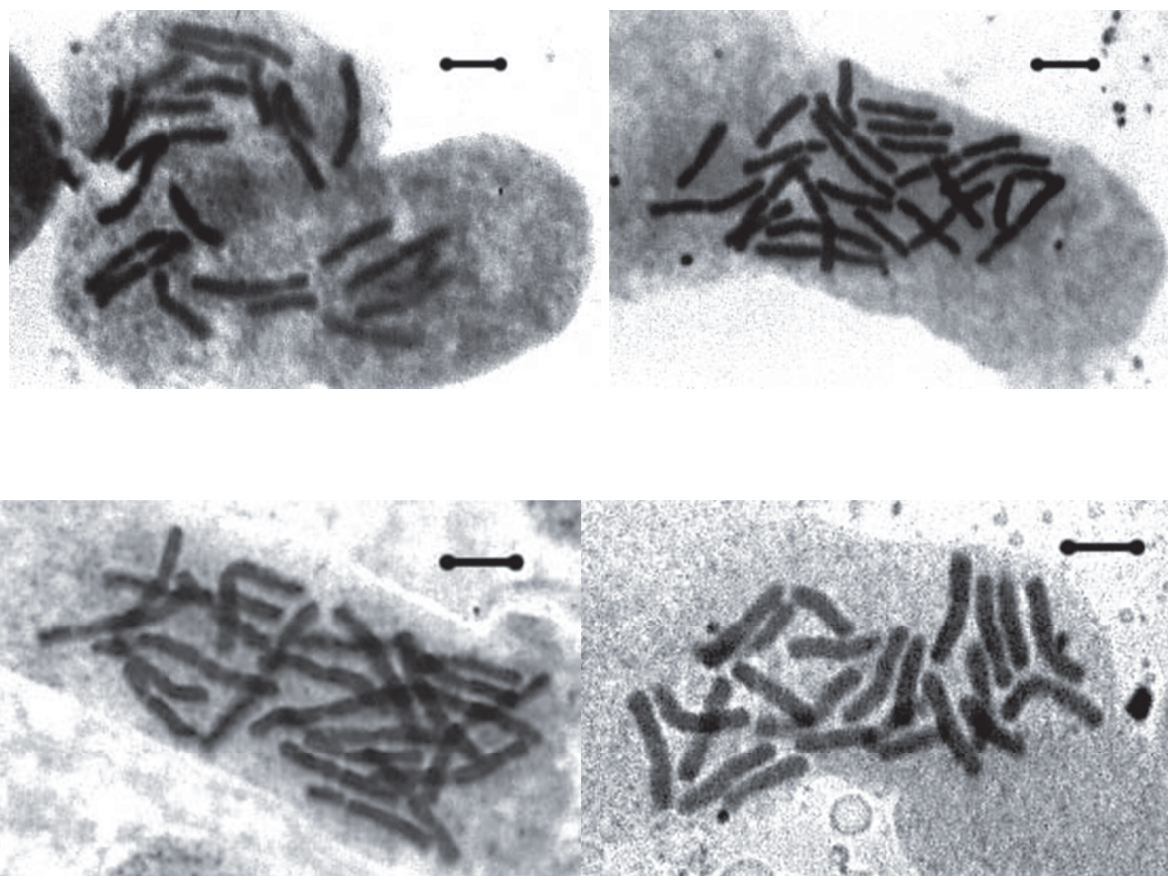


Рис. 1. Микрофотографии метафазных пластинок пихты сибирской, полученные методом классической окраски. Масштабная линия соответствует 10 мкм.

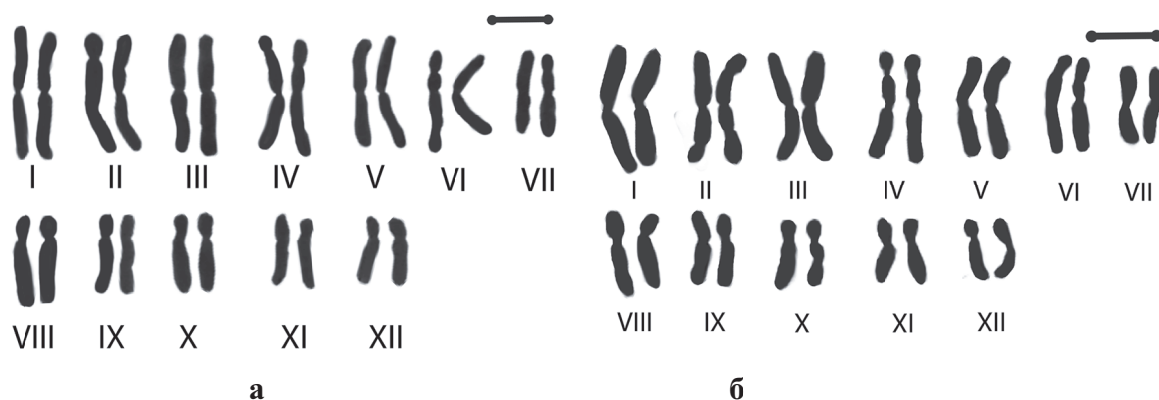


Рис. 2. Хромосомные наборы пихты сибирской исследованных ПП: а – г. Златоуст (свалка); б – пос. Веселовка. Масштабная линия соответствует 10 мкм

цессов лежит изменение активности генома, в том числе, той его части, которая ответственна за синтез рРНК [13-16]. Вероятно, пихта сибирская, произрастающая в более экстремальных условиях претерпевает значительное давление стрессовых факторов, что приводит к активизации латентных нуклеолярных локусов, то есть подключаются компенсаторные механизмы для обеспечения полноценного функционирования генома.

Полученные данные в целом согласуются с результатами исследований у пихты сибир-

ской ядрышкообразующих районов хромосом, проведенных ранее другими авторами. Анализ этих результатов показывает наличие высокого полиморфизма по числу, частоте встречаемости и локализации вторичных перетяжек в кариотипах исследуемого вида. Так, в хромосомных наборах пихты сибирской, произрастающей в различных частях ареала авторами обнаружено разное число вторичных перетяжек. Например, у пихты сибирской, произрастающей на территории Казахстана обнаружено три постоянные вторичные пе-

Таблица 2. Локализация вторичных перетяжек в кариотипах пихты сибирской исследуемых пробных площадей

Группы хромосом	Локализация постоянных вторичных перетяжек (sc)	Локализация непостоянных вторичных перетяжек (sc)
г. Златоуст (7-ой участок)		
I- VII	38,63; 44,34; 55,38; 65,35	48,25; 56,34; 68,70
VIII-XII		44,38
г. Златоуст (свалка)		
I- VII	40,74; 46,42; 53,57; 62,96; 76,92	47,05; 58,82; 77,27
VIII-XII		42,86
Национальный парк "Таганай"		
I- VII	41,65; 50,18; 65,23; 70,38	
VIII-XII		45,25
пос. Веселовка		
I- VII	51,18; 64,24; 72,13	
VIII-XII		50,31
г. Аша		
I- VII	39,16; 45,24; 54,80; 64,13	50,34; 60,25; 72,16
VIII-XII		
г. Сим		
I- VII	40,25; 48,16; 62,13	55,72; 67,13
VIII-XII		44,16
пос. Точильный		
I- VII	36,17; 56,55; 64,13; 73,26	47,15
VIII-XII		
пос. Караидель		
I- VII	42,55; 55,18; 65,13	
VIII-XII		58,13
пос. Павловка		
I- VII	40,76; 58,75; 71,18	
VIII-XII		48,65

ретьяжки на хромосомах I, II и III пар [1-3]. У пихты сибирской, произрастающей на территории Красноярского края обнаружено четыре постоянные вторичные перетяжки на хромосомах I, II, III и VI пар и три непостоянные вторичные перетяжки на хромосомах IV, V и X пар [5-7]. Наибольшее число вторичных перетяжек обнаружено у пихты сибирской, произрастающей в различных экологических условиях на территории Томской области. Так, в условиях суходола обнаружено пять постоянных вторичных перетяжек на I, II, III, IV, и V парах и две непостоянные вторичные перетяжки на V и VIII парах хромосом, а у болотной экоформы пихты сибирской обнаружено семь постоянных вторичных перетяжек на I, II, III, IV и V парах хромосом и три непостоянные вторичные перетяжки на VIII, IX и XII парах хромосом [4]. То есть, у пихты сибирской в экологически неблагоприятных условиях также наблюдается тенденция увеличения активности нуклеолярных районов хромосом, что, вероятно, связано с процессами ее адаптации к этим условиям.

ВЫВОДЫ

1. Результаты исследования девяти пробных площадей пихты сибирской показали, что в условиях предгорий и промышленного загрязнения у данного вида наблюдается увеличение числа функционирующих нуклеолярных районов хромосом (увеличивается общее и среднее число вторичных перетяжек на кариотип, а также число перетяжек с постоянной и непостоянной локализацией).

2. У пихты сибирской, произрастающей в экстремальных условиях, вероятно, происходит активизация латентных нуклеолярных локусов, то есть подключаются компенсаторные механизмы, обеспечивающие организмам процессы адаптивных изменений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бударягин В.А. Кариотип пихты сибирской Казахского Алтая // Цитология. Т.14., №1. 1972. С. 130-133.

2. Бударагин В.А. Кариотип пихты сибирской Джунгарского Алатау // Леса и древесные породы Северного Казахстана. Л.: Наука, 1974. С. 81-84.
3. Бударагин В.А. Кариотипы основных хвойных видов Казахстана // Тр.Каз.НИИЛХа. Алма-Ата: Кайнар, 1980. Т.2: Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. С. 116-122.
4. Седельникова Т.С. Кариологическое изучение болотной и сухоходольной популяций пихты сибирской (*Abies sibirika* Ledeb.) / Т.С.Седельникова Т.С., А.В. Пименов // Известия РАН. Серия биологическая. 2005. № 1. С. 23-29.
5. Квитко О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirika* Ledeb.) : автореферат дис. кандидат биологических наук : 03.00.05 / Квитко Ольга Викторовна. – Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 2009. – 19 с.
6. Квитко О.В. Кариологические особенности пихты сибирской (*Abies sibirika* Ledeb.) в низкогорье Восточного Саяна / О.В. Квитко, Е.Н. Муратова // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 1. С. 72-80.
7. Квитко О.В. Цитогенетическая характеристика пихты сибирской в усыхающих древостоях высокогорья Западного Саяна / О.В. Квитко, Е.Н. Муратова, Е.В. Бажина // Сибирский экологический журнал. 2011, № 6. С. 871-878.
8. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51-57.
9. Комплексный доклад о состоянии окружающей среды Челябинской области в 2004 году. Челябинск: Министерство радиационной и экологической безопасности Челябинской области. Управление Федеральной службы по надзору в сфере природопользования по Челябинской области. 2005. 221 с.
10. Проблемы экологии: Принципы их решения на примере Южного Урала / Под.ред. Н.В. Старовой. – М.: Наука, 2003. 287 с.
11. Правдин Л.Ф. Методика кариологического изучения хвойных пород // Л.Ф. Правдин, В.А. Бударагин, М.В. Круклис, О.П. Шершуклова / Лесоведение. 1972. №2. С 67-75.
12. Вольф В.Г. Статистическая обработка данных. – М.: Колос, 1966. 255 с.
13. Дуброва Н.А. Ядрышковые организаторы хромосом как адаптивный элемент вида // Журнал общей биологии. 1989. Т. 50. № 2. С 213-217.
14. Дуброва Н.А. Изучение полиморфизма ядрышкообразующих хромосом у видов рода *Actaea* L. (*Ranunculaceae* Juss.) // Н.А. Дуброва, Л.А. Малахова / Цитология и генетика. 1980. Т.14. № 5. С.3-8.
15. Машкин С.Н. Сезонная динамика числа и размеров ядрышек и ядерно-ядрышковых отношений у представителей подсемейства сливовых при их интродукции // С.Н. Машкин, М.И. Назарова / Цитология. 1976. Т.18. № 12. С. 1438-1443.
16. Шахбазов В.Г. Некоторые особенности ядрышка и ядра в клетках гибридного лука // В.Г. Шахбазов, Н.Г. Шестопалова / Докл. АН СССР. 1971. Т.196. № 5. С. 1207-1208.

POLYMORPHISM NUCLEOLAR CHROMOSOME REGIONS IN *ABIES SIBIRIKA* UNDER DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

© 2018 N.A. Kalashnik

The South-Ural Botanical Garden-Institute – Subdivision of the Federal State Budgetary Scientific Institution of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences

Polymorphism of nucleolar regions of chromosomes have been studied in *Abies sibirika* under different ecological conditions (plains, river valleys and floodplains, hills and foothills, under industrial pollution as compared to a control one). The results provide evidence for an enhancing of extreme environmental factors and technogenic pollution on functional activity of nucleolar regions chromosomes in *Abies sibirika*.

Keywords: nucleolar chromosome regions, *Abies sibirika*, different ecological conditions.