

© И.Г. Боярских, А.И. Куликова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

Комплексы геофизических и геохимических аномалий в зонах активных тектонических разломов могут оказывать генотоксичное воздействие на произрастающие здесь растения, являясь одним из факторов эволюционного преобразования растительных популяций. Определены основные цитогенетические характеристики клеток меристематической ткани проростков семенного потомства *Lonicera caerulea* L. (жимолость синяя) из природной популяции в одной из зон активных разломов Горного Алтая. Установлены изменения митотической активности, частоты встречаемости и спектра аномалий митоза в корневой меристеме жимолости синей, произрастающей в контрастных по геофизическим характеристикам условиях.

✿ **Ключевые слова:** *Lonicera caerulea*; цитогенетический анализ; митотическая активность; нарушения митоза; активный разлом; геофизические аномалии.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В ПОПУЛЯЦИИ *LONICERA CAERULEA* (ЖИМОЛОСТИ СИНЕЙ) В ЗОНЕ АКТИВНЫХ РАЗЛОМОВ

ВВЕДЕНИЕ

Активные разломы являются каналами, проводящими к поверхности планеты потоки вещества и энергии, которые воздействуют на окружающую среду. Восходящая миграция минерализованных вод и эманация газов (радон, гелий, водород, углекислота, метан, пары ртути и др.) в зонах активных разломов ведут к образованию геохимических аномалий в почве. К этим зонам часто также приурочены гравитационные и магнитные аномалии [1]. Геохимические и геофизические аномалии в зонах разломов могут вызывать широкий спектр ответных реакций у биоты [2]. Описано влияние активных разломов на распределение растительности и появление азональных биоценозов [3, 4], изменение содержания химических элементов в растениях, увеличение уровня изменчивости их морфологических и биохимических признаков [5–7]. Отмечено влияние недифференцированного комплекса факторов, связанного с разломной тектоникой, на фенотипические и цитогенетические характеристики отдельных видов древесных растений [8]. Аргументируется влияние тектонических движений на эволюцию, распространение и таксономическое разнообразие биологических систем в орогенном поясе вдоль краевой зоны Австралийского кратона [9–11]. Большинство выделенных Н.И. Вавиловым [12] центров наибольшего разнообразия культурных растений располагается в пределах тектонически активных областей. Это позволило выдвинуть гипотезу, что, помимо изоляции участков в условиях контрастного горного рельефа, являющегося результатом новейших тектонических движений, на процессы видообразования также могут влиять геомагнитные отклонения, радиационные геохимические аномалии, возникающие вследствие водородной, радоновой и других газовых эманаций из недр Земли в зонах активных разломов [13].

Неспецифичной реакцией клеток живых организмов на действие мутагенов окружающей среды является увеличение числа aberrаций хромосом в клетках меристематических тканей. Оценка генотоксичности зон активных тектонических разломов возможна с использованием цитогенетических подходов [14–15]. Для такого тестирования можно использовать многолетние высшие растения, так как они позволяют выявить эффект длительного воздействия. *Lonicera caerulea* L. сем. Caprifoliaceae Juss. (жимолость синяя) — пластичный вид с широкой экологической амплитудой. Он повсеместно распространен в горных районах центральной Евразии как доминирующий вид в кустарниковом лесном ярусе. Это обусловило выбор *Lonicera caerulea* в качестве модельного объекта наших исследований в Горном Алтае [7, 16–18].

Ранее нами была выделена популяция *L. caerulea* subsp. *altaica* Pall. [17] вблизи поселка Верх-Уймон (Усть-Коксинский район, Республика Алтай). В этой популяции наблюдается резкое увеличение полиморфизма морфологических признаков цветков, нарушение их функционального состояния, отмечаются растения с различными типами фасцированных цветков, нехарактерным расположением андрогцея и гинецея, аномалиями в строении пыльников и пыльцевых зерен. У отдельных образцов выявлены аномалии в микроспорогенезе, впервые у этого вида отмечен цитомиксис [18]. В этой статье мы изучаем цитогенетическую изменчивость семенного потомства растений этой популяции для оценки мутагенных эффектов в зонах активных

Поступила в редакцию 30.02.2017
Принята к публикации 30.05.2017

разломов и их возможной роли в микроэволюционных преобразованиях популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились у северо-западного подножия Катунского хребта, который входит в высокогорную часть Горного Алтая. Территория региона сейсмически активна в позднем плейстоцене-голоцене и в настоящее время [19]. Участок расположен на отроге низшего порядка Катунского хребта, на высоте 1250–1300 м над уровнем моря (50°10'30» с. ш., 85°42'30» в. д.). Отрог носит название Молниебойный хребтик (рис. 1, а), имеет протяженность около 2,4 км, ширину по подножию до 100 м в месте сочленения с отрогом более высокого порядка и относительную высоту до 500 м над прилегающей с запада Окольской впадиной.

Молниебойный хребтик имеет ступенчатую форму, которая обусловлена системой реактивированных древних и новейших локальных разломов. В рельефе зоны этих разломов проявляются в виде уступов на гребне хребта и логов на его склонах. На новейшую активизацию этих разломов указывают периодические сейсмогенные выбросы радона, зафиксированные в ходе наших исследований на этом участке [20]. Хребтик сложен пластиной пород эпидот-амфиболитовой фации метаморфизма, представленных чередованием зеленых (кварц-хлоритовых) сланцев, амфиболитов, гранитов

и гранитогнейсов. Различия в минералогическом составе подстилающих пород определяют неоднородность в распределении химических элементов и радионуклидов в почве и растениях [17, 20].

Магнитометрические измерения на гребне хребтика, выполненные ранее, показали крайне неравномерный характер пространственного распределения магнитного поля на участке (рис. 1, б). Выявлены две ярко выраженные аномалии, положительная и отрицательная, проекция которых на земную поверхность напоминает «диполь» [17], природа аномалий до конца не ясна.

На гребне и прилегающих склонах верхней части хребтика, на участке 150 × 100 м нами ранее были выбраны пять площадок (размеры от 300 до 600 м²) для детальной ботанической, почвенной и геологической съемок (см. рис. 1, а, б). Площадки имеют сходный температурный и водный режимы, свойства почвы (гранулометрический состав, кислотность, содержание органического вещества) [17], что косвенно подтверждается сходным видовым составом растительности [21]. Вместе с тем площадки различаются по геологическим, геохимическим и геофизическим характеристикам [17], прежде всего по величине индукции магнитного поля (см. рис. 1, б). Площадка А+ расположена в зоне положительной магнитной аномалии (61 000–72 000 нТл), площадка А– — в зоне отрицательной магнитной аномалии (54 000–58 000 нТл), контрольная площадка (К) — в зоне фоновых для этой территории значений индукции

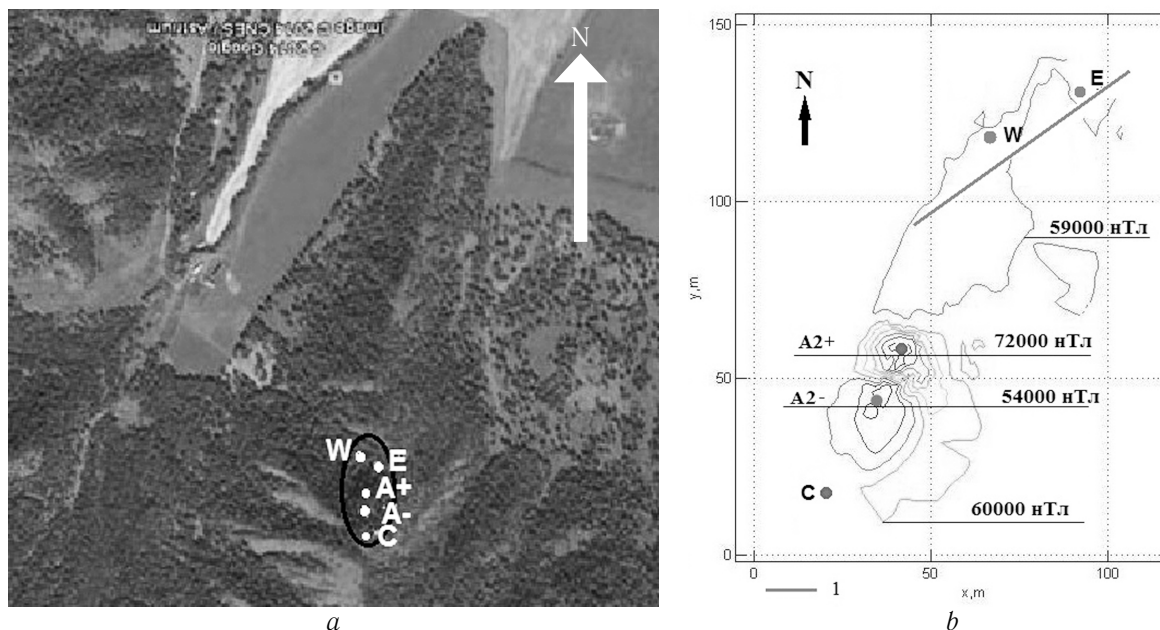


Рис. 1. Участок проведения исследований — Молниебойный хребтик (а); характеристика индукции магнитного поля на участке по данным И.Г. Боярских и др. (б) [17, 21]: С, А–, А+, Е and W — микропопуляции в зонах с контрастными геофизическими характеристиками; фоновое магнитное поле $F = 60000$ нТл; I — зона разлома

Fig. 1. Location of the study area the Molnieboi Spur (а); Anomalous magnetic field within the study area (the normal magnetic field is 60,000 nT) (modified from Boyarskikh et al., 2012) (б). С, А–, А+, Е and W — micropopulations in zones with contrast geophysical characteristics; I — the local fault zone

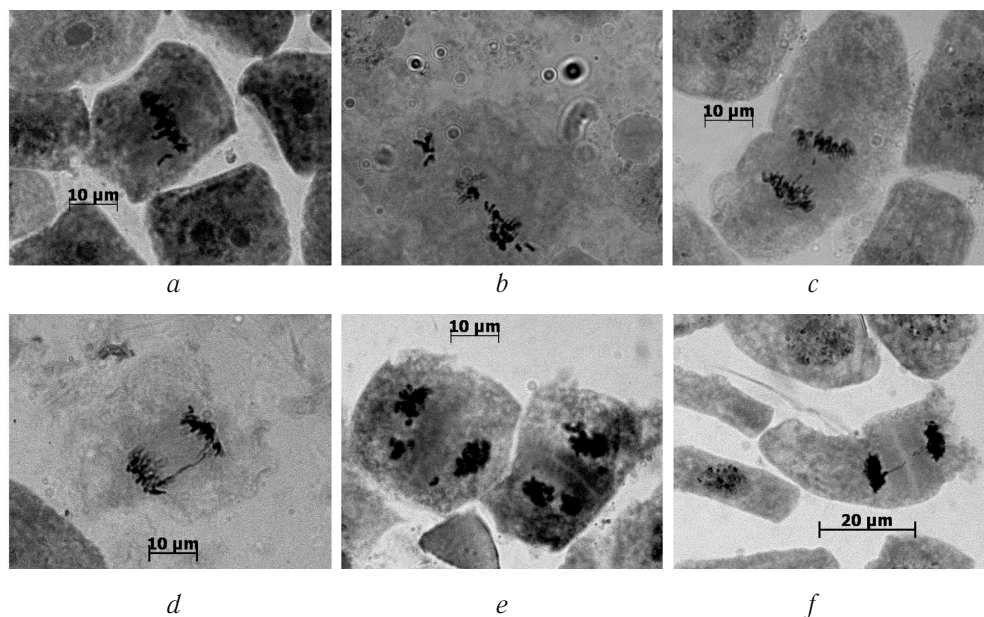


Рис. 2. Типы нарушений митоза у семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica*: *a* — одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку; *b* — неправильная группировка хромосом в метафазе; *c* — отставания хромосом в анафазе; *d* — мост в анафазе; *e* — формирование нескольких групп хромосом в телофазе; *f* — разорванный мост в телофазе

Fig. 2. Examples of abnormal mitoses in meristematic cells of seedlings: *a* — single chromosomes not included in the metaphase plate, *b* — irregular grouping of chromosomes in metaphase, *c* — lagging of chromosomes in anaphase, *d* — a bridge in anaphase, *e* — several groups of chromosomes in telophase, *f* — a broken bridge in telophase

магнитного поля 60 000 нТл. Площадки З и В заложены в зоне локального разлома, границы зоны определялись по сниженным на 500–1000 нТл значениям индукции магнитного поля. На каждой площадке были выделены и этикетированы все растения микропопуляций *L. caerulea* subsp. *altaica*.

В каждой микропопуляции были отобраны и посеяны в чашки Петри семена с 5–8 растений, всего было проанализировано около 700 апикальных корневых меристем проростков. Цитогенетический анализ проводили на временных препаратах из корневой меристемы по методике [22, 23], модифицированной для *L. caerulea* subsp. *altaica*. Проростки с длиной корешка 0,4–0,5 см фиксировали в ацетоалкоголе в 11 : 00 UTC + 06 : 00 (в это время отмечался максимум делений в корневой меристеме проростков). Затем их переносили в 70 % этиловый спирт и хранили при температуре 5 °С. Фиксированный корешок протравливали 20 мин в 4 % растворе железоммонийных квасцов, прокрашивали в растворе гематоксилина, нагревая над пламенем спиртовки для ускорения окрашивания. Затем кончик корня раздавливали в капле хлоралгидрата для просветления. Для исследования и фотографирования препаратов использовался комплекс для ввода и анализа изображений фирмы Carl Zeiss MicroImaging GmbH, включающий световой микроскоп Axioskop-40, видеокамеру AxioCam MRc5 и морфометрическое программное обеспечение AxioVision 4.6 в центре коллективного поль-

зования ЦСБС СО РАН. Для каждой микропопуляции анализировали от 19 до 27 апикальных корневых меристем проростков, в каждой апикальной меристеме — от 10 до 40 делящихся клеток.

На препаратах определяли следующие цитогенетические показатели.

1. Митотический индекс — показатель интенсивности деления клеток (митотической активности). Митотический индекс рассчитывали как долю делящихся на всех стадиях митоза клеток от общего числа проанализированных клеток [24].
2. Процентное соотношение числа клеток на разных стадиях митоза (в профазе, метафазе, анафазе и телофазе) от общего числа просмотренных клеток — для выявления возможных отклонений в продолжительности стадий митоза и регулярности прохождения клеточного цикла [25].
3. Долю нарушений митоза в меристематических клетках проростков на стадиях метафазы, анафазы и телофазы от общего числа делящихся клеток на этих же стадиях (в %). Поскольку в профазе трудно заметить какие-либо отклонения, эта стадия не учитывалась.

Считались следующие типы нарушений: одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку; неправильная группировка хромосом в метафазе; отставания, мосты и выбросы хромосом в анафазе; отставания, разорванные мосты и формирование нескольких групп хромосом в телофазе (рис. 2).

Для каждой микропопуляции был проведен анализ данных на внутригрупповую гомогенность методом χ^2 [26, 27]. Для выявления возможного генотоксичного воздействия комплекса факторов геологической среды на семенное потомство *L. caerulea* subsp. *altaica* мы сравнивали полученные цитогенетические данные по тестовым микропопуляциям А+, А–, В и З с данными по контрольной микропопуляции К. Для сравнения использовали критерий согласия χ^2 [26]. Размер выборок меристематических клеток по каждой микропопуляции для статистического анализа указан в таблице 1. Статистический анализ выполнен с использованием программ Statistica и MS Excel.

Подчеркнем, что в данной статье мы рассматриваем возможный цитогенетический отклик на *недифференцированное* воздействие комплекса факторов геологической среды в зоне активных разломов, а не на воздействие отдельных факторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате цитогенетического анализа клеток апикальной меристемы проростков семян, собранных в контрастных по геофизическим характеристикам условиях произрастания, были выявлены значительные различия цитогенетических показателей.

Анализ данных на внутригрупповую гомогенность методом χ^2 показал отсутствие статистически значимых отличий по частоте встречаемости митотических нарушений между растениями из одной микропопуляции на 0,01 % уровне значимости. Значение χ^2 -критерия между растениями из микропопуляции К составляло 2,29 ($n = 5$), в А– — 7,33 ($n = 6$), А+ — 10,74 ($n = 5$), З — 2,19 ($n = 7$), В — 6,74 ($n = 4$). Это позволило определить статистическую достоверность различий цитогенетических характеристик семенного потомства растений из тестовых микропопуляций по сравнению с контрольной микропопуляцией (см. табл. 1).

Митотическое деление в большинстве клеток меристем проростков проходило нормально, с правильной ориентацией хромосом в метафазе и последующим расхождением их к полюсам. Максимальное число делящихся клеток на разных стадиях митоза отмечено в меристемах проростков семян, собранных в зоне локального разлома (микропопуляции З и В) (см. табл. 1). У семенного потомства растений из микропопуляции З эти различия, по сравнению с контрольной микропопуляцией, были статистически значимыми (см. табл. 1).

Доля клеток на стадии профазы во всех микропопуляциях, кроме А+, превышала соответствующие значения микропопуляции К; различие между микропопуляциями З и К было статистически значимым (см. табл. 1). Доля клеток на стадии метафазы во всех микропопуляциях, кроме А–, была достоверно выше соответствующих значений микропопуляции К. Статистически значимых различий по доле клеток в анафазе между микропопуляциями не выявлено. Доля клеток в телофазе в микропопуляции К была достоверно выше, чем в микропопуляциях А– и В (см. табл. 1).

В проростках, полученных из семян разных мест сбора, выявлены различия по частоте встречаемости митотических нарушений в клетках апикальной корневой меристемы (рис. 3).

В проростках семян из тестируемых микропопуляций отмечено возрастание суммарного числа митотических аномалий, отличия от контрольного уровня были статистически значимыми везде, кроме микропопуляции З (см. табл. 1). Наибольшая частота встречаемости митотических нарушений зафиксирована в клетках апикальной меристемы проростков семян из зоны отрицательной магнитной аномалии (А–).

Соотношение типов хромосомных aberrаций зависело от места произрастания растений (рис. 4). В микропопуляции К отмечен почти полный спектр выявленных аномалий, причем они представлены практически в равных долях по фазам митоза (метафаза — 38 %, анафаза — 38 %, телофаза — 24 %).

Таблица 1

Цитогенетические показатели апикальной корневой меристемы семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica* в зависимости от места произрастания

Cytogenetic indices of seedling meristems *L. caerulea* subsp. *altaica* depending on the fruit of sampling location

Микропопуляция	Проанализировано клеток, шт.	МИ, %	Частота встречаемости клеток на стадиях, %				МН, %
			профазы	метафазы	анафазы	телофазы	
К	4474	63,3	57,9	1,7	0,8	2,9	7,6
А–	1543	64,2	59,7	2,1	0,6	1,8**	19,2**
А+	2686	61,1	55,0	2,4**	1,0	2,7	13,8**
З	3398	71,4**	64,8**	2,3**	1,0	3,3	9,8
В	1284	67,8	61,7	2,7**	1,3*	2,1*	13,9*

Отличие от контроля достоверно, критерий χ^2 , * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$; МИ — митотический индекс; МН — митотические нарушения; Statistically significant differences between cytogenetic indices of seedling meristems from the test sites and control site for $p < 0.05$ (*) and 0.01 (**)

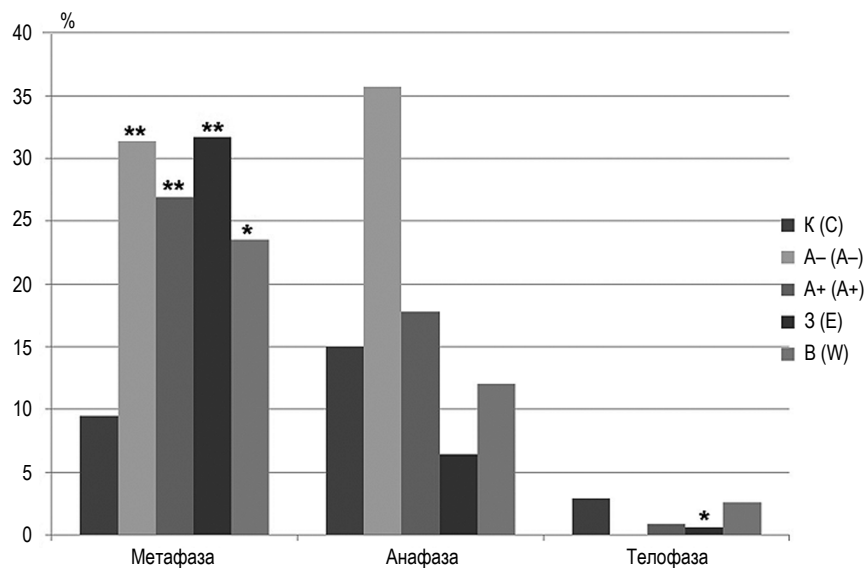


Рис. 3. Частота встречаемости нарушений на разных стадиях митоза в меристематических клетках проростков семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica* в зависимости от места произрастания (отличие от контроля достоверно, критерий χ^2 , * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$). К, А-, А+, Э и В — микропопуляции в зонах с контрастными геофизическими характеристиками

Fig. 3. Proportions of abnormal mitoses in meristematic cells of seedlings depending on the fruit sampling location. The difference from the control is reliable, the χ^2 criterion, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$. C, A-, A+, E and W — micropopulations in zones with contrast geophysical characteristics

за — 31 %, телофаза — 31 %). Наименьший спектр нарушений митоза характерен для зоны отрицательной магнитной аномалии. Здесь отмечено только три типа аномалий митоза: одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку (71 %), неправильная группировка хромосом в метафазе (5 %) и отставания хромосом в анафазе (24 %). Для зоны положительной магнитной аномалии характерен наибольший спектр нарушений: преобладали одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку (75 %); в анафазе отмечены отставания, мосты и выбросы, которые составили в сумме 20 % всех аномалий. Спектр митотических нарушений в микропопуляции Э характеризовался наибольшим количеством аномалий на стадии метафазы (84 %); в анафазе отмечены отставания и мосты (13 %). В микропопуляции В наблюдалось увеличение нарушений в метафазе: одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку (62 %), и неправильная группировка хромосом (13 %); меньше нарушений отмечено в анафазе (19 %) и телофазе (6 %).

Разница между микропопуляциями по спектру нарушений в метафазе была достоверна при $p < 0,01$ (критерий χ^2), по спектру нарушений в анафазе и телофазе при $p < 0,25$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Митотический индекс — показатель активности деления, изменение которого может говорить о влиянии неблагоприятных факторов на изучаемый объект. В за-

висимости от природы стресса и характера причиненных повреждений реакция клеток апикальной меристемы может быть различной. До определенных уровней стрессовые воздействия действуют как катализатор процесса деления клеток, но при их усилении происходит подавление митотической активности [28, 29].

Увеличение митотической активности в микропопуляциях Э и В происходит за счет увеличения частоты встречаемости клеток на всех стадиях деления, однако больше всего увеличивается доля клеток в профазе. Вероятно, это может происходить из-за задержки митоза в одной из контрольных точек G2/M, главным условием для преодоления которой является завершенная репликация ДНК: старт митотического деления блокируется у большинства эукариот при повреждениях или неоконченной репликации ДНК [30]. Возможно, в результате такой задержки клетки позже вступают в профазу, и мы наблюдаем на препаратах больше клеток в самой продолжительной стадии митоза — профазе, в то время как в остальных микропопуляциях клетки находятся на более поздних стадиях или уже окончили деление.

Благодаря усилению процессов репарации клеточных систем на критических стадиях деления клетки значительно снижается количество нарушений на более поздних стадиях митоза. Увеличение меристематической активности рассматривают как компенсационный механизм меристемы на возросшую гибель клеток в результате цитогенетических аномалий. Возрастание митотического индекса за счет увеличения числа клеток на стадии профазы обусловлено повреждением хромо-

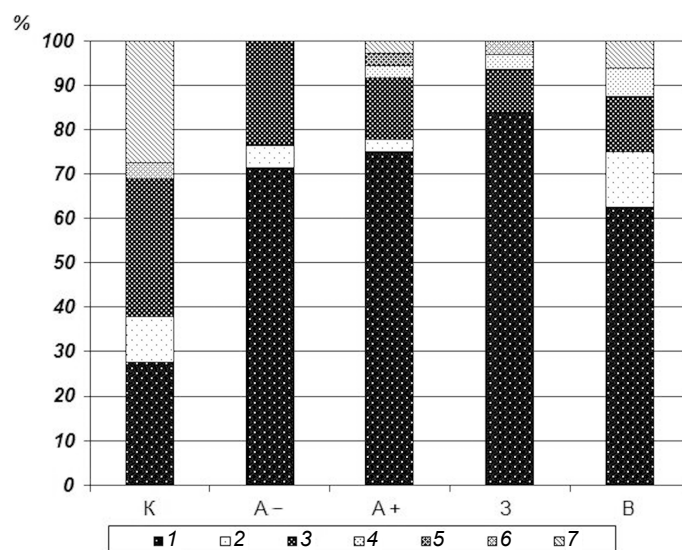


Рис. 4. Спектр нарушений митоза в клетках апикальной корневой меристемы проростков у семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica* в зависимости от места произрастания: 1 — одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку, 2 — неправильная группировка хромосом в метафазе, 3 — отставания хромосом в анафазе, 4 — мосты в анафазе, 5 — выбросы хромосом в анафазе, 6 — разорванные мосты в телофазе, 7 — формирование нескольких групп хромосом в телофазе

Fig. 4. The range of abnormal mitoses in meristematic cells of seedlings depending on the fruit sampling location. Legend: lagging of chromosomes in prometaphase (1), irregular grouping of chromosomes in metaphase (2), lagging of chromosomes in anaphase (3), bridges in anaphase (4), chromosome ejections in anaphase (5), broken bridges in telophase (6), several groups of chromosomes in telophase (7)

сом, что препятствует переходу клеток из одной стадии в другую [29, 31].

Частота митотических нарушений отражает степень повреждения ДНК. Небольшое количество нарушений, наблюдаемое в контрольных образцах на всех стадиях митоза, является следствием спонтанных мутаций, которые обычно связывают с реакцией растений на изменения погодных условий [32, 33]. В то же время статистически значимое увеличение частоты аномалий митоза в апикальной корневой меристеме семенного потомства из микропопуляций А-, А+ и В, находящихся в сходных микроклиматических условиях, вероятнее всего, обусловлено воздействием недифференцированного комплекса факторов, связанных с активными тектоническими процессами. В микропопуляции З уровень встречаемости аномалий митоза был незначительно выше контрольных значений. Однако нужно учитывать наблюдаемую здесь самую высокую митотическую активность, в результате которой большинство клеток с нарушениями могло элиминировать.

Образцы из разных микропопуляций различались по спектру нарушений митоза. Наблюдаемые аномалии можно разделить на две группы: 1) нарушения, связанные с повреждением хромосом (одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку, отставания в анафазе, мосты, отставания в телофазе), и 2) нарушения, связанные со сбоем в формировании веретен де-

ления (неправильная группировка хромосом в метафазе и телофазе). Наиболее часто встречались аномалии из первой группы.

Увеличение доли нарушений митоза в клетках апикальной меристемы семенного потомства всех тестовых микропопуляций наблюдалось на стадии метафазы. Преобладающим типом нарушений были одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку, наименьшее их количество отмечено в микропопуляции К. Такие нарушения могут быть показателем «свежей» хромосомной перестройки и связаны с повреждением хромосомы [34].

Единичные случаи неправильной группировки хромосом в метафазе, отмеченные в микропопуляциях К, А+ и В, связаны с повреждениями веретена деления и могут привести к неравномерному распределению хромосом между дочерними клетками.

В анафазе чаще всего отмечались отставания хромосом, которые, так же как и отставания в метакинезе, встречались во всех микропопуляциях. Считается, что отставание хромосом в анафазе также связано с их повреждением [32, 34].

Образование хромосомных мостов, отмеченное в семенном потомстве микропопуляций А+, З и В, Восток, может быть вызвано слипанием теломерных участков хромосом [25]. На границе метафазы и анафазы есть вторая контрольная точка, критичным показателем являет-

ся состояние веретена деления, в связи с чем вступление в анафазу у эукариот блокируется в случае наличия дефектов веретена [30]. На это указывает и увеличение доли клеток в метафазе.

Признаком снижения репарационных способностей считают увеличение частоты встречаемости нарушений в анафазе, а уменьшение, наоборот, может быть признаком их возрастания [25]. В то же время присутствие мостов может отражать возрастание репарационных способностей объектов и возможную их адаптацию к стрессовому воздействию [32, 33]. Такое кажущееся противоречие объясняется тем, что мосты считаются следствием воссоединения имеющих центромер фрагментов хромосом и слипанием их теломерных участков [34].

В телофазе в единичных случаях отмечены отставания хромосом и неправильная их группировка. Такие аномалии могут быть следствием многополюсного митоза или неправильного распределения хромосом в метафазе. Разорванные мосты в микропопуляции З, в совокупности с мостами в анафазе и увеличением митотического индекса (как и в микропопуляции В), говорят о наличии адаптационной реакции у растений на условия произрастания в зоне локального разлома и увеличении их способностей к восстановлению.

По всей видимости, большинство клеток с нарушениями быстро погибает и не участвует в дальнейшем развитии организма, на что указывает низкий процент встречаемости аномалий на стадии телофазы. По этому показателю различия между микропопуляциями были малы.

Изучаемые микропопуляции находятся в условиях одинакового температурного и водного режима, почвы имеют сходный гранулометрический состав, значения кислотности и содержание органического вещества, площадки имеют сходный видовой состав растительности. В связи с этим выявленные различия цитогенетических показателей микропопуляций связаны с влиянием факторов геологической среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*, расположенная в зоне активных разломов, отличается гетерогенностью по цитогенетическим характеристикам. Семенное потомство из тестовых микропопуляций различается по уровню и спектру аномалий митоза в меристематических клетках проростков, а также по длительности прохождения отдельных фаз митоза.

Практически во всех тестируемых микропопуляциях отмечалось увеличение частоты нарушений митоза у проростков семян по сравнению с контрольной. В спектре аномалий митоза семенного потомства из всех тестовых микропопуляций наблюдалось увеличение доли нарушений в метафазе по сравнению

с контрольной микропопуляцией, где митотические нарушения в небольших количествах и в равных частях отмечаются в метафазе, анафазе и телофазе. Увеличение митотической активности и появление мостов на стадиях анафазы и телофазы, вероятнее всего, являются адаптационной реакцией меристематических клеток апикальной меристемы проростков семян на комплекс факторов, связанных с сейсмотектонической активностью.

Результаты проведенных исследований указывают на увеличение генотоксичности среды в зоне активных разломов под воздействием недифференцированного комплекса аномалий, связанных с тектоническими процессами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование было частично поддержано грантами РФФИ 15-37-50800 и 16-34-00199.

ЛИТЕРАТУРА

1. Handy MR, Hirth G, Hovius N, editors. Tectonic Faults: Agents of Change on a Dynamic Earth. Cambridge: MIT Press; 2007.
2. Florinsky IV, editor. Man and the Geosphere. New York: Nova Science; 2010.
3. Виноградов Б.В. Примеры связи растительности и почв с новейшей тектоникой // Ботанический журнал. — 1955. — Т. 40. — № 6. — С. 837–844. [Vinogradov BV. Examples of relationships between vegetation, soils and neotectonics. *Journal Botanique de l'URSS*. 1955;40(6):837-844. (In Russ.)]
4. Бгатов В.И., Лизалек Н.А., Кужельный Н.М., Шаламов И.В. Геологическая среда и наземная растительность. — Новосибирск: СНИИГГИМС, 2007. [Bgatov VI, Lizalek NA, Kuzhelny NM, Shalamov IV. Geological Environment and Terrestrial Vegetation (Exemplified by Siberia). Novosibirsk: Siberian Research Institute of Geology, Geophysics, and Mineral Resources; 2007. (In Russ.)]
5. Trifonov VG, Karakhanian AS. Active faulting and human environment. *Tectonophysics*. 2004;380:287-294. doi: 10.1016/j.tecto.2003.09.025.
6. Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б., Беляев В.В., Бурлаков П.С. Влияние тектонических нарушений (дегазация, наведенные токи, вариации геомагнитного поля) севера Русской плиты на окружающую среду (на примере Архангельской области) // Вестник КРАУНЦ. — 2009. — № 2. — Вып. 14. — С. 77–89. [Kutinov YG, Chistova ZB, Belyaev VV, Burlakov PS. Effects of the tectonic structures (degassing, induced currents, variations of the geomagnetic field) on the environment of the northern part of the Russian Plate (exemplified by the Arkhangelsk Region). *Bulletin of*

- the Kamchatka Regional Association "Educational-Scientific Center". Series Earth Sciences. 2009; 2(14):77-89. (In Russ.)]
7. Boyarskikh IG, Shitov AV. Intraspecific variability of plants: The impact of active local faults. In Florinsky IV, editor. Man and the Geosphere. New York: Nova Science; 2010. P. 145-167.
 8. Вьюхина А.А., Омельченко Е.И., Шиманская Е.И., и др. Применение методов биотестирования для индикации закономерностей варьирования фенотипических и цитогенетических изменений растений-индикаторов в зависимости от степени тектонической нарушенности зоны произрастания // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. — 2013. — № 1. — С. 45–51. [Vyukhina AA, Omelchenko GV, Shimanskaya EI, et al. Application of biotesting methods to indicate variation regularities in phenotypic and cytogenetic changes of plants-indicators depending on the extent of tectonic dislocation of growth zone. *Izvestiya Vuzov. Severo-Kavkazskii Region. Series Natural sciences*. 2013;(1):45-51. (In Russ.)]
 9. Heads M. A biogeographic review of *Parahebe* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1994;115(1):65-89. doi: 10.1111/j.1095-8339.1994.tb01769.x.
 10. Heads M. Biogeographic disjunction along the Alpine fault, New Zealand. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1998;63(2):161-176. doi: 10.1006/bjil.1997.0177.
 11. Heads M. Biological disjunction along the West Caledonian fault, New Caledonia: A synthesis of molecular phylogenetics and panbiogeography. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2008;158(3):470-488. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00866.x.
 12. Vavilov NI. The theory of the origin of cultivated plants after Darwin. In: Vavilov NI. Origin and Geography of Cultivated Plants. Cambridge: Cambridge University Press; 1992. P. 421-442.
 13. Syvorotkin VL. Hydrogen degassing of the Earth: Natural disasters and the biosphere. In Florinsky IV, editor. Man and the Geosphere. New York: Nova Science Publishers; 2010. P. 307-347.
 14. Grant WF. Chromosome aberrations in plants as a monitoring system. *Environmental Health Perspectives*. 1978;27:37-43.
 15. Grant WF. Higher plant assays for the detection of genotoxicity in air polluted environments. *Ecosystem Health*. 1998;4(4):210-229. doi: 10.1046/j.1526-0992.1998.98097.x.
 16. Боярских И.Г., Худяев С.А., Платонова С.Г., и др. Изменение биохимических и морфологических характеристик *Lonicera caerulea* в тектонически активной зоне долины р. Джазатор (Горный Алтай) // Геофизические процессы и биосфера. — 2011. — Т. 10. — № 4. — С. 44–65. [Boyarskikh IG, Khudyaev SA, Platonova SG, et al. Change in biochemical and morphological characteristics of *Lonicera caerulea* in tectonically active zone of the Dzhazator river valley (Altai Mountains). *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. 2012;48(7):747-760. (In Russ.)]. doi: 10.1134/S000143381207002X.
 17. Боярских И.Г., Сысо А.И., Худяев С.А., и др. Особенности элементного и биохимического состава *Lonicera caerulea* L. в локальной геологически активной зоне Катунского хребта (Горный Алтай) // Геофизические процессы и биосфера. — 2012. — Т. 11. — № 3. — С. 70–84. [Boyarskikh IG, Syso AI, Khudyaev SA, et al. Specific features of elemental and biochemical composition of *Lonicera caerulea* L. in local geologically active zone of the Katun Range (Altai Mountains). *Geophysical Processes and Biosphere*. 2012;11(3):70-84. (In Russ.)]
 18. Куликова А.И., Боярских И.Г. Особенности формирования репродуктивных структур у тератной формы *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) // Ботанический журнал. — 2014. — Т. 99. — № 2. — С. 193–205. [Kulikova AI, Boyarskikh IG. Peculiarities of reproductive structures formation in the abnormal form of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Caprifoliaceae). *Botanical Journal* (Moscow). 2014;99(2):193-205. (In Russ.)]
 19. Лукина Н.В. Активные разломы и сейсмичность Алтая // Геология и геофизика. — 1996. — Т. 37. — № 11. — С. 71–74. [Lukina NV. Active faults and seismicity in Altai. *Russian Geology and Geophysics*. 1996;37(11):68-71. (In Russ.)]
 20. Боярских И.Г., Сысо А.И., Мажейка Й. Изменение геофизических и почвенно-геохимических характеристик среды и метаболизм растений в локальной зоне активных сеймотектонических проявлений Горного Алтая // IX международная биогеохимическая школа «Биогеохимия техногенеза и современные проблемы геохимической экологии»; август 24–28, 2015; Барнаул. С. 73–76. [Boyarskikh IG, Syso AI, Mazheika I. Izmenenie geofizicheskikh i pochvenno-geokhimicheskikh kharakteristik sredy i metabolismm rastenii v lokal'noi zone aktivnykh seismotektonicheskikh proyavlenii Gornogo Altaya (Conference proceedigs) IX mezhdunarodnaya biogeokhimicheskaya shkola "Biogeokhimiya tekhnogeneza i sovremennye problemy geokhimicheskoi ekologii"; 2015 August 24-28. Barnaul. P. 73-76. (In Russ.)]
 21. Куликова А.И., Боярских И.Г. Репродуктивная способность *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая // Сибирский экологический журнал. — 2015. — № 4. — С. 608–616. [Kulikova AI, Boyarskikh IG. Reproductive ability of *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) in the local area of geological and geophysical heterogeneity in the Altai Mountains. *Contemporary Problems of*

- Ecology*. 2015;8(4):503-511. (In Russ.). doi: 10.1134/S1995425515040101.
22. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1980. [Pausheva ZP. Praktikum po citologii rastenij. Moscow: Kolos; 1980. (In Russ.)]
23. Singh RJ. Plant Cytogenetics. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press; 2003.
24. Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, et al. Campbell Biology in Focus. 14th ed. New York: Pearson Education; 2013.
25. Машкина О.С., Калаев В.Н., Мурая Л.С., Леликова Е.С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное воздействие в районе Новолипецкого металлургического комбината // Экологическая генетика. — 2009. — Т. 7. — № 3. — С. 17–29. [Mashkina OS, Kalaev VN, Muraya LS, Lelikova ES. Cytogenetic response of seed progeny of scots pine to combined anthropogenic pollution in the area of Novolipetsk metallurgical combine. *Ecological Genetics*. 2009;7(2):17-29. (In Russ.)]
26. Glantz SA. Primer of Biostatistics. 7th ed. New York, NY: McGraw-Hill; 2012.
27. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. — Л.: ЛГУ, 1982. [Glotov NV, Zhivotovsky LA, Khovanov NV, Khromov-Borisov NN. Biometrics. Leningrad: Leningrad State University; 1982. (In Russ.)]
28. Буторина А.К., Калаев В.Н. Анализ чувствительности различных критериев цитогенетического мониторинга // Экология. — 2000. — № 3. — С. 206–210. [Butorina AK, Kalaev VN. Analysis of sensitivity of different criteria in cytogenetic monitoring. *Russian Journal of Ecology*. 2000;(31):186-189. (In Russ.)]. doi: 10.1007/BF02762819.
29. Vostrikova TV, Butorina AK. Cytogenetic responses of birch to stress factors. *Biology Bulletin*. 2006;33(2):185-190. doi: 10.1134/S1062359006020142.
30. Morgan DO. The Cell Cycle: Principles of Control. London: New Science Press; 2007.
31. Alberts B, Johnson A, Lewis J, et al. Molecular Biology of the Cell. 4th ed. New York: Garland Science; 2002.
32. Буторина А.К., Калаев В.Н., Миронов А.Н., и др. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной // Экология. — 2001. — № 3. — С. 216–220. [Butorina AK, Kalaev VN, Mironov AN, et al. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32:198-202. (In Russ.)]. doi: 10.1023/A:1011366328809.
33. Kalaev VN, Butorina AK. Cytogenetic effect of radiation in seed of oak (*Quercus robur* L.) trees growing on sites contaminated by Chernobyl fallout. *Silvae Genetica*. 2006;55(3):93-101.
34. Горячкина О.В., Сизых О.А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярск и его окрестностей // Хвойные бореальной зоны. — 2012. — Т. 30. — № 1–2. — С. 46–51. [Goryachkina OV, Sizykh OA. Tsitogeneticheskiye reaktsii khvoynykh rasteniy v antropogenno narushennykh rayonakh g. Krasnoyarska i yego okrestnostey. *Khvoynyye boreal'noy zony*. 2012;30(1-2):46-51. (In Russ.)]

VARIABILITY OF CYTOGENETIC DISTURBANCES IN *LONICERA CAERULEA* (BLUE HONEYSUCKLE) POPULATION IN AN ACTIVE FAULT ZONE

I.G. Boyarskikh, A.I. Kulikova

For citation: *Ecological genetics*. 2017;15(2):62-70

✿ **SUMMARY: Background.** In active fault zones, geophysical and geochemical anomalies may have a genotoxic effect on plants growing there, as one of the factors of evolutionary transformation of plant populations. **Materials and methods.** We applied a cytogenetic analysis to evaluate the genotoxic effect on a *Lonicera caerulea* L. (blue honeysuckle) natural population in one of the active fault zones in the Altai Mountains. **Results.** We derived principal cytogenetic indices (i.e., mitotic, prophase, metaphase, anaphase, and telophase indices as well as proportion and range of abnormal mitoses) for meristematic cells of *Lonicera caerulea* seedlings. The increase in the mitotic activity of meristematic cells from the sites in the local fault zone is connected with the occurrence of the prophase-metaphase block to prevent consequences of an increased cell death (as a result of abnormal mitoses in these phases) and to compensate their losses by a greater number of divisions. We observed the increase in the proportion of abnormal mitoses in samples from almost all the test sites, compared with the control site. This demonstrates the increase in the genotoxic effect of geophysical and geochemical anomalies in these sites. The range of abnormal mitoses of samples from all the test sites shows the increase in the proportion of abnormalities in metaphase, compared to the control site where they can be equally found in metaphase, anaphase, and telophase. **Conclusion.** The results demonstrate changes of mitotic activity, frequency of occurrence and the spectrum of mitotic anomalies in the root meristem of blue honeysuckle, which grows in conditions with contrast geophysical characteristics.

✿ **KEYWORDS:** *Lonicera caerulea*; cytogenetic analysis; mitotic activity; abnormal mitosis; active fault; geophysical anomaly.

✿ Информация об авторах

Ирина Георгиевна Боярских — канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории интродукции пищевых растений. Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск. E-mail: irina_2302@mail.ru.

Алена Игоревна Куликова — младший научный сотрудник лаборатории интродукции пищевых растений. Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск. E-mail: kulikovaai@ngs.ru.

✿ Information about the authors

Irina G. Boyarskikh — Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia. E-mail: irina_2302@mail.ru.

Alena I. Kulikova — Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia. E-mail: kulikovaai@ngs.ru.