

УДК 582.475.4:576.356

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PINUS SYLVESTRIS* L., ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В РАЙОНЕ СЕГЕЖСКОГО ЦБК

Р. В. Игнатенко

Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

Представлены результаты цитогенетического анализа семенного потомства *Pinus sylvestris*, произрастающей в 6,5 км от Сеgezского целлюлозно-бумажного комбината. Исследование метафазных пластинок, обработанных 1% раствором колхицина, показало, что у 60 % проростков в корневой меристеме встречаются полиплоидные клетки. Зарегистрированы также анеуплоидия, дицентрические и кольцевые хромосомы. Исследование митотического деления (без обработки колхицином) на стадиях метафазы и ана-телофазы выявило, что средний уровень патологий митоза составил $4,2 \pm 0,2$ % и не превышает нормы спонтанного мутирования – 5 %. Спектр патологий митоза представлен 10 типами: забегание, обособление, фрагментация, кольцевые хромосомы, отставание, мосты, многополюсное и хаотическое расхождение хромосом, микроядра, сложные (множественные) нарушения. Микроядра в клетках на стадии интерфазы митоза встречались у 53 % изученных проростков, их доля сильно варьировала от 0,1 до 0,8 % и в среднем составляла $0,12 \pm 0,03$ %. Анализ цитогенетических параметров у проростков *Pinus sylvestris* выявил высокую гетерогенность семенного потомства. По результатам кластерного анализа было выделено несколько групп, которые сильно различались по числу пролиферирующих клеток на стадиях метафазы и ана-телофазы: первая группа – $116,0 \pm 5,8$ шт., вторая – $200,4 \pm 6,0$ шт. и третья – $328,8 \pm 13,2$ шт. Особый интерес представляют проростки, отнесенные к третьей группе, поскольку у них более активно происходит деление клеток, увеличивается спектр типов нарушений и доля микроядер, но при этом снижается частота патологий митоза. Полученные данные могут свидетельствовать о генотоксическом воздействии на растения аэротехногенного загрязнения. Подобные исследования на данной территории осуществлены впервые, однако для понимания механизмов воздействия поллютантов на цитогенетические параметры растительных организмов необходимо их дальнейшее проведение, а также анализ состояния атмосферного воздуха вблизи Сеgezского ЦБК.

Ключевые слова: аэротехногенное загрязнение; Карелия; подзона северной тайги; микроядра; патологии митоза; популяции; цитогенетический анализ; сосна обыкновенная; число хромосом.

R. V. Ignatenko. CYTOGENETIC STUDIES OF THE SEED PROGENY OF *PINUS SYLVESTRIS* L. GROWING IN THE SEGEZHA PULP AND PAPER MILL AREA

The results of a cytogenetic analysis of the *Pinus sylvestris* seed progeny growing 6.5 km from the Segezha Pulp and Paper Mill are presented. The study of metaphase plates treated with 1% colchicine solution showed 60 % of seedlings contained polyploid cells in the root meristem. Aneuploidy, dicentric and ring chromosomes were also detected.

A study of mitotic division (without colchicine treatment) in the metaphase and ana-telophase stages revealed that the average level of mitotic pathologies was 4.2 ± 0.2 % and did not exceed the normal rate of spontaneous mutation (5 %). The spectrum of mitosis pathologies is represented by 10 types: chromosome leading, isolation, fragmentation, ring chromosomes, lagging, bridges, multipolar and chaotic chromosome divergence, micronuclei, complex (multiple) disorders. Micronuclei in cells in the mitotic interphase were found in 53 % of the examined seedlings; their proportion varied greatly from 0.1 to 0.8 % and averaged 0.12 ± 0.03 %. Analysis of cytogenetic parameters of the *Pinus sylvestris* seedlings revealed high heterogeneity of the seed offspring. Cluster analysis differentiated the offspring into several groups which differed greatly in the number of proliferating cells in the metaphase and ana-telophase: group 1 – 116.0 ± 5.8 cells, group 2 – 200.4 ± 6.0 cells, and group 3 – 328.8 ± 13.2 cells. Of particular interest are the seedling assigned to the third group, since they have more active cell division, a wider range of disorders and a higher proportion of micronuclei, but at the same time a lower frequency of mitotic pathologies. These data probably indicate the genotoxic effect of airborne industrial pollution on the plants. This was the first study of this kind in this area, but more of such studies, together with the analysis of the state of atmospheric air near the Segezha Pulp and Paper Mill, are needed to understand the mechanisms of pollution effect on cytogenetic parameters of plant organisms.

Keywords: airborne industrial pollution; Karelia; northern taiga subzone; micronuclei; mitotic pathologies; populations; cytogenetic analysis; Scots pine; number of chromosomes.

Введение

Бореальные леса выполняют важнейшие биосферные функции и имеют большое экономическое значение. Однако на протяжении последних десятилетий данные экосистемы испытывают постоянно увеличивающиеся нагрузки [Ярмишко, 2007]. В настоящее время на территории Европейского Севера России одним из основных факторов (после рубок и пожаров), который оказывает существенное влияние на функционирование лесных экосистем, является промышленное атмосферное загрязнение [Yarmishko, Ignateva, 2019]. В связи с этим необходимы исследования, направленные на выявление особенностей реакций лесных фитоценозов на изменение характеристик внешней среды. При этом важно использовать эффективные и адекватные методы оценки. Одним из таких методов является цитогенетический анализ, позволяющий на самых ранних этапах развития организма выявить нарушения, которые наступают, как правило, до появления морфологических, физиологических и других отклонений от нормы, а также дающий возможность оценить состояние всего генома [Daev et al., 2015].

В Республике Карелия имеется ряд крупных предприятий, которые являются источниками техногенного загрязнения [Государственный..., 2019, 2020 и др.]. В подзоне северной тайги на берегу озера Выгозеро располагается

Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат (Сегежский ЦБК), основанный в 1939 г. В результате своей деятельности данное предприятие выбрасывает в воздушный бассейн оксиды углерода, серы, азота, сероводород и др. В период с 2008 по 2012 г. отмечался повышенный уровень загрязнения атмосферного воздуха в г. Сегеже, основным источником которого послужил сероводород [Государственный..., 2010, 2013]. Однако в последнее время сведения о выбросах загрязняющих веществ в атмосферу в Сегеже перестали публиковать в официальных документах [Государственный..., 2019, 2020].

Целью нашего исследования являлось проведение цитогенетического анализа семенного потомства *Pinus sylvestris*, произрастающей в районе Сегежского ЦБК.

Материалы и методы

В качестве материала для исследований использовали популяционную смесь семян *Pinus sylvestris* L. урожая 2018 г., собранных в среднемозрастном сосняке черничном на территории Сегежского участкового лесничества. Квартал, в котором проходил сбор семян, находился в 6,5 км южнее Сегежского ЦБК. Семена для анализа были предоставлены отделом «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса Ленинградской области (ФБУ «Рослесозащита»).

Для цитогенетического анализа у пророщенных семян использовали кончики корешков, достигших длины 5–15 мм. Изучали следующие цитогенетические показатели: число хромосом; число клеток, частоту и типы патологий митоза на стадиях метафазы, ана-телофазы (% от общего числа делящихся клеток на тех же стадиях); частоту встречаемости микроядер [Горячкина, Сизых, 2012; Машкина и др., 2012]. Для этого кончики корешков фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3 части 96% этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) в течение суток [Правдин и др., 1972; Пухальский и др., 2007]. Давленные препараты готовили по стандартным методикам [Правдин и др., 1972]. Для подсчета числа хромосом перед фиксацией материал обрабатывали 1% водным раствором колхицина в течение 5 ч, выдерживали в 4% растворе железосамонийных квасцов в течение 10–15 мин. и окрашивали 1% ацетогематоксилином. Препараты просматривали под микроскопом Carl Zeiss Primo Star (Германия) при увеличении 40х. Для микрофотосъемки использовали цифровую камеру-окуляр ADFstd 10. Проанализировано 15 проростков семян (276 метафазных пластинок), обработанных 1% раствором колхицина, и 45 проростков без обработки (9161 клетка на стадиях метафазы и ана-телофазы митоза).

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel и PAST. Выборки проверялись на нормальность с использованием критерия Шапиро – Уилка. Для оценки значимости различий применяли критерий Манна – Уитни. Кластерный анализ проводили с использованием метрики нормированного Евклида, стратегия классификации – группового соседа. В матрицу данных вносили значения следующих цитогенетических показателей каждого из проростков: число пролиферирующих клеток на стадиях метафазы и ана-телофазы митоза, долю клеток с патологиями митоза на данных стадиях, долю клеток в интерфазе с микроядрами, число типов патологий митоза. Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ «Карельский научный центр РАН».

Результаты и обсуждение

Проведенные кариологические исследования показали, что в диплоидном наборе *Pinus sylvestris*, произрастающей на территории Сегежского участкового лесничества, содержится 24 хромосомы ($2n=24$) (рис. 1, а). У 60 % изученных проростков обнаружена миксополиплоидия,

когда наряду с диплоидным числом хромосом встречались полиплоидные клетки (рис. 1, б). Полиплоидизация клеток в соматических тканях в процессе онтогенеза является широко распространенным явлением в растительном мире [Кунах, 1995]. Исследователи отмечают, что частота таких клеток возрастает при изменении условий произрастания и особенно при воздействии на растения неблагоприятных факторов среды [Кунах, 1995, 2011; Седелникова 2015; Седелникова, Пименов, 2021].

На долю анеуплоидных клеток ($2n=21$, $2n=23$, $2n=25$, $2n=26$) из общего числа проанализированных метафазных пластинок в среднем приходилось $4,1 \pm 0,3$ %. При этом чаще всего наблюдалась моносомия ($2n-1$) (рис. 1, в). В результате исследования проростков, обработанных 1% раствором колхицина, зарегистрированы структурные мутации – кольцевые (рис. 1, г) и дицентрические хромосомы (рис. 1, в).

Анализ делящихся клеток, находящихся на разных стадиях митоза (метафаза и ана-телофаза), показал, что данный параметр сильно варьирует – от 81 до 407 шт. и в среднем составляет $203,6 \pm 11,7$ шт. Ранее нами было показано, что у проростков *Pinus sylvestris*, произрастающих на территории Лахденпохского участкового лесничества, которое располагается в подзоне средней тайги на юго-западе Карелии (вдали от крупных промышленных объектов и автомагистралей), число делящихся клеток на данных стадиях митоза изменяется от 70 до 284 шт. и в среднем составляет $152,8 \pm 9,6$ шт. [Игнатенко и др., 2020]. Это существенно меньше, чем в популяциях *Pinus sylvestris* вблизи Сегежского ЦБК (U-test, $p < 0,01$). В рамках данного исследования мы не рассчитывали митотический индекс, однако можно предположить, что повышение уровня техногенного загрязнения может приводить к увеличению количества делящихся клеток. В пользу этого предположения свидетельствуют данные о том, что малые дозы радиации и химические мутагены способны стимулировать митотическую активность, а в некоторых случаях – ингибировать ее [Нариманов, Корыстов, 1997; Машкина и др., 2009].

В цитогенетическом анализе одним из ключевых показателей, который отражает степень повреждения ДНК, является уровень патологий митоза. Об интенсивности мутационного процесса в клеточных популяциях можно судить по частоте встречаемости нарушений митоза, а о степени повреждения генетического материала свидетельствует спектр патологий [Машкина и др., 2009]. Нами обнаружено, что в корневой меристеме всех изученных

проростков имеются клетки с патологиями митоза. Значения данного показателя варьируют от 1,4 до 9,6% и в среднем составляют $4,2 \pm 0,2\%$. Как показывают исследования, в норме уровень спонтанного мутационного процесса

для *Pinus sylvestris* в средней полосе России не должен превышать 5% [Butorina et al., 2001]. На основании этих и полученных нами данных можно заключить, что в большинстве клеток митотическое деление проходит нормально.

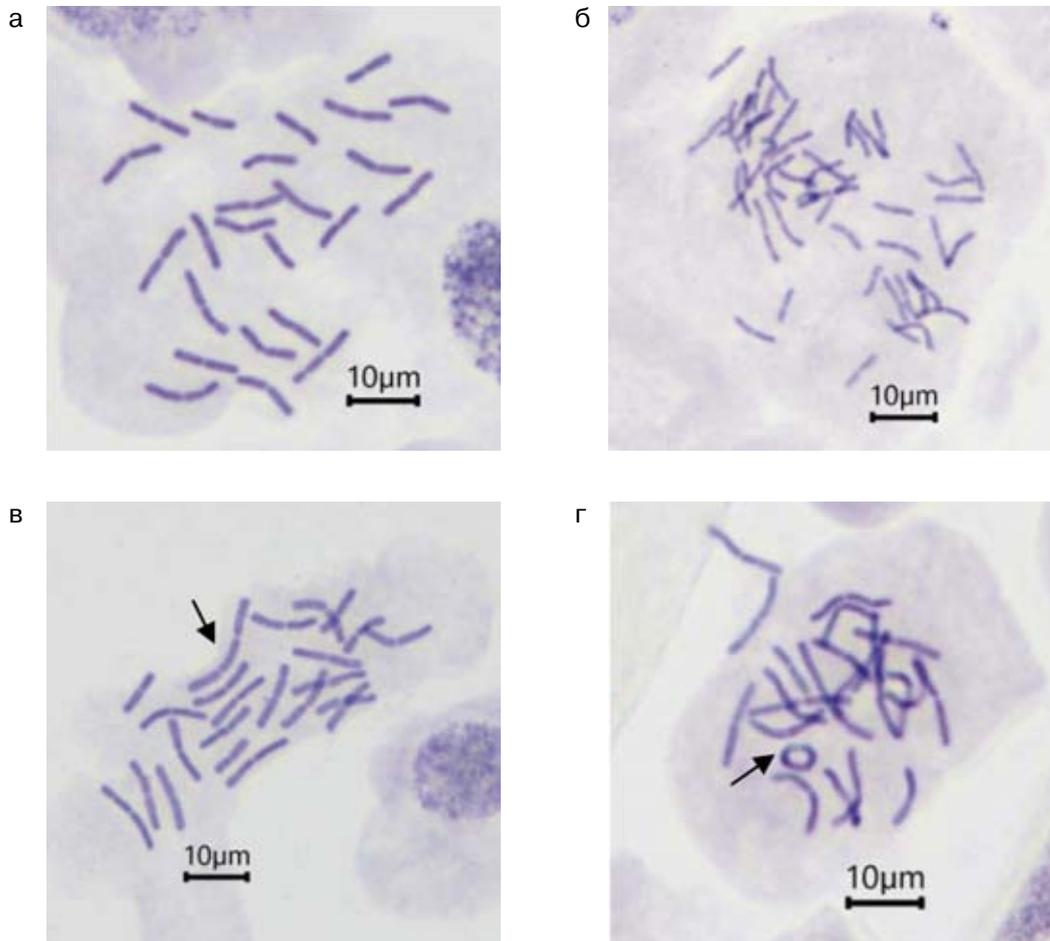


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток корневой меристемы проростков *Pinus sylvestris*: а – клетка с диплоидным набором хромосом ($2n = 24$); б – полиплоидная клетка; в – анеуплоидная клетка ($2n-1 = 23$; дицентрическая хромосома указана стрелкой); г – кольцевая хромосома (указана стрелкой)

Fig. 1. Metaphase plates of cells in the root meristem of the *Pinus sylvestris* seed progeny: а – a cell with a diploid set of chromosomes ($2n = 24$); б – polyploid cell; в – aneuploid cell ($2n-1 = 23$; dicentric chromosome is indicated by an arrow); г – ring chromosome (indicated by an arrow)

В результате исследования патологических митозов выявлено, что на стадии метафазы нарушения наблюдались реже, чем на стадии ана-телофазы. Всего в метафазных пластинках зарегистрировано 4 типа нарушений. Так, чаще всего встречались геномные мутации – забегание ($1,2 \pm 0,2\%$) и обособление ($0,2 \pm 0,09\%$) хромосом, реже структурные aberrации – фрагментация ($0,02 \pm 0,02\%$) и кольцевые ($0,2 \pm 0,08\%$) хромосомы. На стадии

ана-телофазы выявлено 9 типов патологий (рис. 2): забегание, фрагментация, обособление, отставание, мосты, многополюсность, хаотическое расхождение хромосом, микроядра, сложные (множественные) нарушения. Наиболее часто в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris* встречались такие типы нарушений, как забегание и мосты (рис. 3). В среднем на долю этих нарушений приходилось $3,2 \pm 0,3$ и $2,3 \pm 0,4\%$ соответственно.

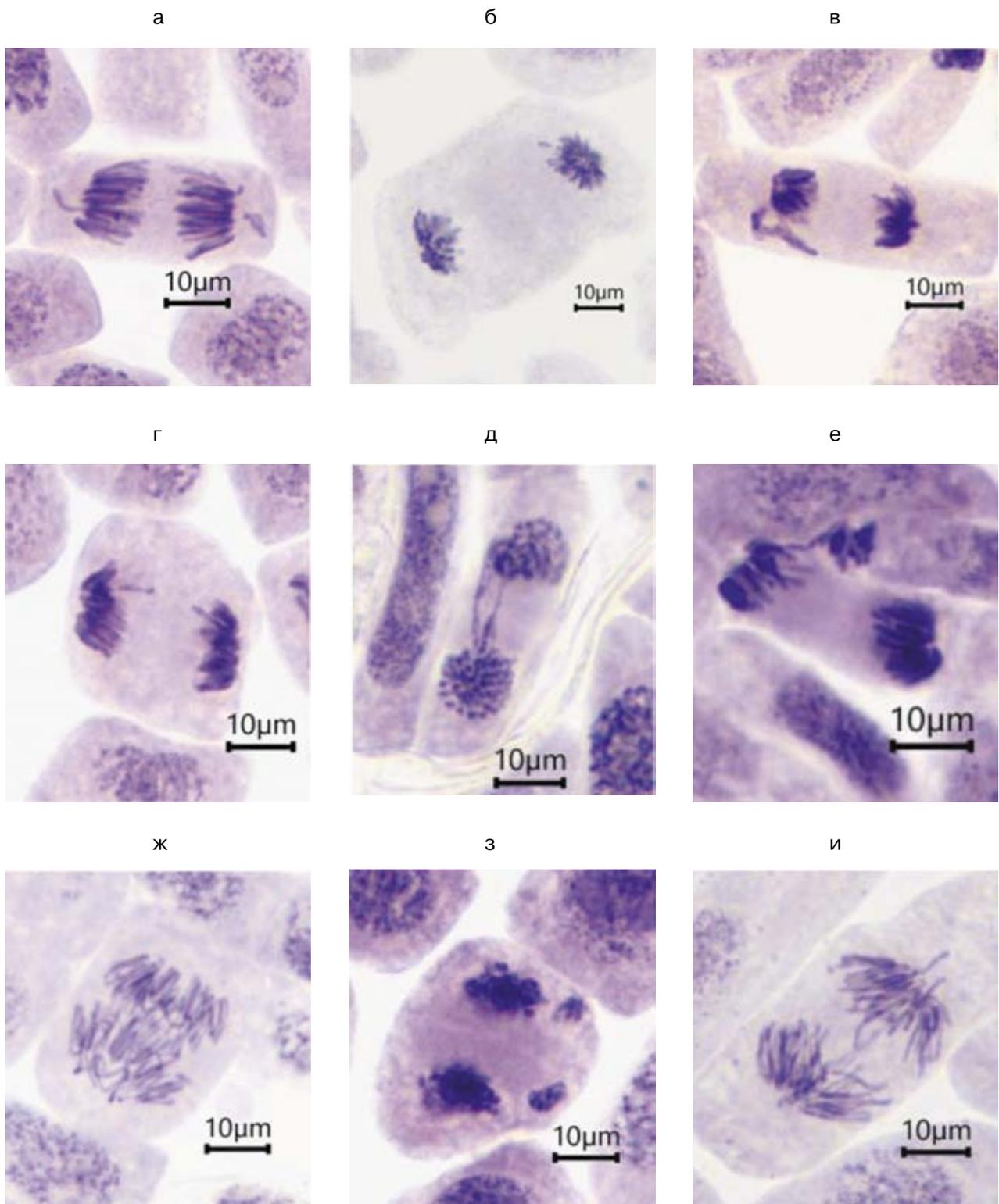


Рис. 2. Типы патологий на стадии ана-телофазы митоза в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris*:

а – забегание; б – фрагментация; в – обособление; г – отставание; д – мосты; е – многополюсность; ж – хаотическое расхождение хромосом; з – микроядра; и – сложное нарушение (мост+забегание)

Fig. 2. Types of pathologies at the stage of the ana-telophase of mitosis in the root meristem of the *Pinus sylvestris* seed progeny:

а – chromosome overrun; б – chromosome fragment; в – isolation of a group of chromosomes; г – lagging; д – double bridge; е – multipolar mitosis; ж – chaotic divergence of chromosomes; з – micronuclei; и – complex disturbances: bridge + running overrun

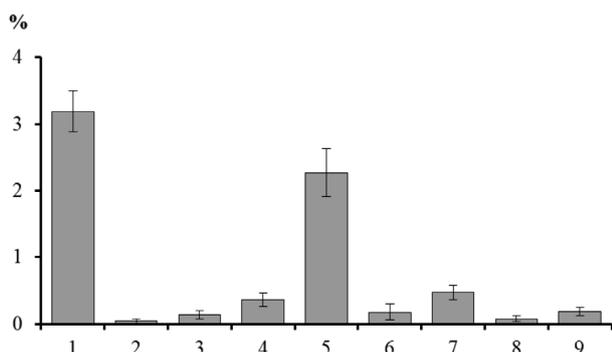


Рис. 3. Спектр нарушений митоза на стадии ана-телофазы у семенного потомства *Pinus sylvestris*.

Цифрами обозначены типы нарушений: 1 – забегание; 2 – фрагментация; 3 – обособление; 4 – отставание; 5 – мосты; 6 – многополюсность; 7 – сложные патологии; 8 – хаотическое расхождение хромосом; 9 – микроядра

Fig. 3. The spectrum of mitosis disturbances at the stage of ana-telophase in the root meristem of *Pinus sylvestris* seedlings.

The numbers indicate the types of mitosis disturbances: 1 – chromosome overrun; 2 – chromosome fragmentation; 3 – isolation of a group of chromosomes; 4 – chromosome lagging; 5 – bridges; 6 – multipolar mitosis; 7 – complex (multiple) violations; 8 – chaotic divergence of chromosomes; 9 – micronuclei

Наличие нерепарированных повреждений хромосом в большинстве случаев приводит к формированию микроядер, что вызывает нестабильность клеточных популяций [Ильинских и др., 1992]. Как известно, на рост значений данного показателя оказывают существенное влияние условия окружающей среды [Муратова, Седельникова, 2004; Горячкина, Сизых, 2012; Pardayeva et al., 2017]. Анализ наших данных показал, что в изученной выборке проростков *Pinus sylvestris* микроядра в клетках на стадии интерфазы митоза встречались достаточно часто (у 53 % образцов) и их доля сильно варьировала – от 0,1 до 0,8 %. В среднем доля клеток с микроядрами составляла $0,12 \pm 0,03$ %. Тогда как в семенном потомстве *Pinus sylvestris*, произрастающих вдали от крупных промышленных объектов на территории Сумского участкового лесничества (Беломорский район, Республика Карелия), доля клеток с микроядрами была существенно ниже и в среднем составила $0,02 \pm 0,007$ %. Предполагаем, что такое значительное увеличение доли клеток с микроядрами в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris*, произрастающих вблизи Сегежского ЦБК, может быть связано с аэротехногенным загрязнением данной территории.

Отметим, что полученные нами данные согласуются с результатами других авторов. Так, в частности, цитогенетические исследования

Pinus sylvestris, проведенные в Усманском бору в Воронежской области (эталон экологически безопасной территории), показали, что доля клеток с микроядрами в корневой меристеме не превышает 0,02 % [Butorina et al., 2007; Буторина и др., 2008; Машкина и др., 2009]. Тогда как у проростков *Pinus sylvestris* из насаждений, располагающихся в санитарной зоне вблизи ОАО «Алюминий Черноземья», доля клеток с микроядрами составила в среднем $0,2 \pm 0,03$ %, а число патологий митоза значительно превышало норму [Буторина и др., 2008]. Авторы предполагают, что полученные данные свидетельствуют о сильном воздействии антропогенного загрязнения на цитогенетическую систему изученных растений.

Нами также проведен кластерный анализ, в результате которого изученные проростки *Pinus sylvestris* были разделены на три группы. Для первой группы (12 шт., 27 % от общего числа проростков) характерно низкое число клеток, находящихся на стадиях метафазы и ана-телофазы ($116,0 \pm 5,8$ шт.), и небольшая доля клеток с микроядрами ($0,09 \pm 0,04$ %) (рис. 4, а, б). Во второй группе (24 шт., 53 %) число пролиферирующих клеток на данных стадиях митоза возрастает в 2 раза ($200,4 \pm 6,0$ шт.), а доля клеток с микроядрами увеличивается в 1,5 раза ($0,13 \pm 0,04$ %). Что касается третьей группы (9 шт., 20 %), число анализируемых клеток в ней варьирует от 285 до 407 шт., а на долю клеток с микроядрами приходится в среднем $0,16 \pm 0,06$ %.

Необходимо подчеркнуть, что число клеток в третьей группе на стадии метафазы возрастает в среднем в 3,2 раза, а на стадии ана-телофазы – в 2,4 раза по сравнению с первой группой. По всей видимости, у проростков из третьей группы происходит задержка митоза при переходе от метафазы к анафазе. Здесь осуществляется одна из проверок целостности генетического материала. При обнаружении слабых дефектов включается система ликвидации повреждений ДНК и восстановления ее исходной структуры [Машкина и др., 2009].

Стоит отметить, что частота патологий митоза в разных группах статистически значимо не отличается (рис. 4, в), а самое меньшее количество типов нарушений было у первой группы (рис. 4, г). Что касается самих типов патологий, то отличия между группами выявлены только по доле мостов. Так, она составляла в среднем $1,1 \pm 0,3$ и $3,0 \pm 0,8$ % для первой и третьей групп соответственно (U-test, $p < 0,05$). Возникновение мостов обусловлено объединением фрагментов, содержащих центромеру, в результате чего образуется дицентрическая хромосома, которая растягивается между

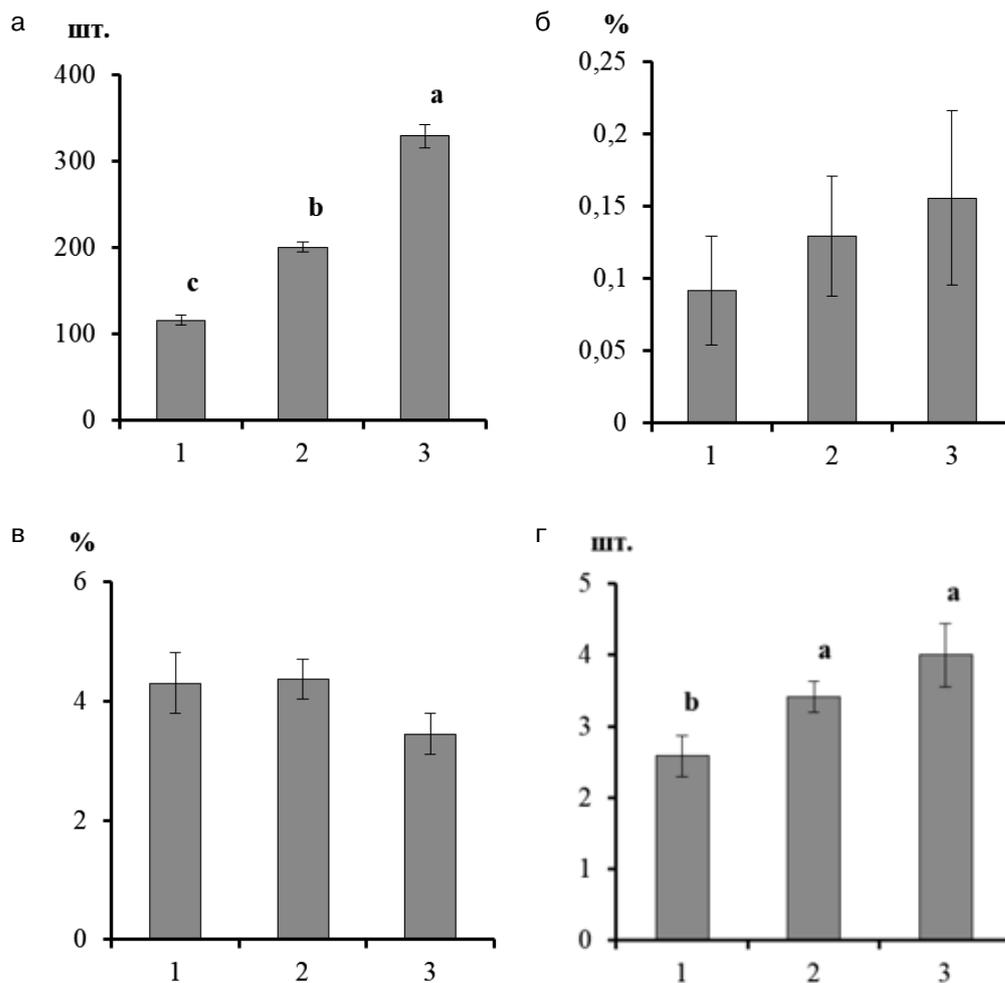


Рис. 4. Изменение цитогенетических параметров у проростков *Pinus sylvestris*:

а – число пролиферирующих клеток на стадии метафазы и ана-телофазы; б – доля клеток с микроядрами на стадии интерфазы; в – частота патологий митоза; г – число типов патологий митоза.

По оси абсцисс расположены номера групп. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,001$ (а) и $p < 0,05$ (г)

Fig. 4. Changes in cytogenetic parameters in *Pinus sylvestris* seedlings from 3 groups:

а – the number of proliferating cells at the stage of metaphase and ana-telophase; б – the proportion of cells with micronuclei at the interphase stage; в – frequency of mitosis pathologies; г – the number of types of mitosis pathologies.

The abscissa indicates the group numbers. Various Latin letters mark statistically significant differences between the mean values at $p < 0.001$ (a) and $p < 0.05$ (r)

группами ана-телофазных хромосом и образует мост [Pardayeva et al., 2017]. Данный тип патологии связан с нарушением синтеза ДНК и РНК, а также разрывом молекулы ДНК [Муратова, Седельникова, 2004]. При этом может происходить перераспределение генетического материала, что, вероятно, повышает диапазон нормы реакции организма [Симаков, 1983]. Увеличение частоты встречаемости мостов в спектре патологий митоза может также свидетельствовать об активной работе системы репараций [Калаев, 2009]. Интересно, что в наших исследо-

ваниях в результате анализа различных типов патологий в общей выборке выявлена положительная корреляция между увеличением числа мостов и долей клеток с микроядрами (тест ранговой корреляции Спирмена $r = 0,39$; $p < 0,01$). Это указывает на повышение уровня мутационного процесса, особенно у растений из третьей группы. Об этом свидетельствует и наличие у 78% изученных проростков из данной группы сложных (множественных) патологий митоза, таких как мост+забегание, мост+обособление, мост+микроядра.

Заключение

Pinus sylvestris является признанным индикатором состояния окружающей среды [Kalashnik, 2008; Машкина и др., 2009; Гераськин и др., 2018]. Длительный репродуктивный цикл (более двух лет) у данного вида способствует накоплению в семенном материале некоторого количества повреждений ДНК, достаточного для индикации внешнего воздействия. Исследование семенного потомства деревьев *Pinus sylvestris*, произрастающих вблизи Сегежского ЦБК, показало, что аэротехногенное загрязнение, вероятно, оказывает генотоксическое воздействие на данные растения. Использование кластерного анализа позволило выделить три группы, что указывает на генетическую неоднородность семенного материала. При этом особый интерес представляют проростки, отнесенные к третьей группе, поскольку у них более активно происходит деление клеток, увеличивается спектр типов нарушений и доля микроядер, но при этом снижается частота патологий митоза.

Таким образом, представленное исследование может стать отправной точкой для проведения дальнейшего цитогенетического мониторинга вблизи Сегежского ЦБК, а также указывает на необходимость постоянного контроля за состоянием атмосферного воздуха в г. Сегеже.

Автор благодарит отдел «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса Ленинградской области (ФБУ «Рослесозащита») за предоставленные для изучения семена *Pinus sylvestris*, Л. А. Ефимову за помощь в подготовке части микропрепаратов и их анализ, руководителя аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН К. М. Никерова и научного сотрудника лаборатории экологической физиологии растений Института биологии КарНЦ РАН А. А. Игнатенко за обсуждение полученных результатов.

Исследование осуществлялось при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0185–2019–0093), а также при поддержке научно-образовательного центра мирового уровня «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Литература

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.

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

Горячкина О. В., Сизых О. А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярск и его окрестностей // Хвойные бореальной зоны. 2012. № 1–2. С. 46–51.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 году. Петрозаводск: Версо, 2020. 248 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году. Петрозаводск: Карелия, 2010. 296 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2012 году. Петрозаводск: Два товарища, 2013. 328 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2018 году. Петрозаводск: Принт, 2019. 314 с.

Игнатенко Р. В., Галибина Н. А., Ефимова Л. А. Цитогенетическая характеристика *Pinus sylvestris* L. в лесных фитоценозах Карелии // Всероссийская научно-практическая конференция «Современное лесное хозяйство – проблемы и перспективы» (Воронеж, 3–4 декабря 2020). Воронеж, 2020. С. 36–39.

Ильинских Н. Н., Новицкий В. В., Ванчугова Н. Н., Ильинских И. Н. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Изд-во ТГУ, 1992. 269 с.

Калаев В. Н. Цитогенетические реакции листовых древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж, 2009. 47 с.

Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе // Биополимеры и клетка. 1995. Т. 11, № 6. С. 5–40.

Кунах В. А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика. 2011. Т. 12. С. 7–14.

Машкина 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

Машкина 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.

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания // Хвойные бореальной зоны. 2004. Т. 22. № 1–2. С. 128–140.

Нариманов А. А., Корыстов Ю. Н. Стимулирующее действие малых доз ионизирующего излучения

на развитие растений // Радиационная биология. Радиоэкология. 1997. Т. 37, № 3. С. 312–319.

Правдин Л. Ф., Бударрагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. Т. 2. С. 67–75.

Пухальский В. А., Соловьев А. А., Бадаева Е. Д., Юрцев В. Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М.: Колос, 2007. 198 с.

Седельникова Т. С. Изменчивость размера генома хвойных в экстремальных условиях произрастания // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135, № 5. С. 514–528.

Седельникова Т. С., Пименов А. В. Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 4. С. 353–362. doi: 10.31857/S0006813621040116

Симаков Е. А. О пострadiационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля // Радиобиология. 1983. Т. 23, № 5. С. 703–706.

Ярмишко В. Т. Некоторые подходы к оценке состояния лесных фитоценозов, подверженных воздействию аэротехногенного загрязнения // Актуальные проблемы геоботаники: III Всерос. шк.-конф. Лекции. 2007. С. 377–382.

Butorina A. K., Cherkashina O. N., Ermolaeva O. V., Chernodubov A. I., Avdeeva I. A. Cytogenetic monito-

ring of the Usmansky and Khrenovskoy autochthonic pine stands // Biol. Bull. 2007. Vol. 34, no. 4. P. 423–426.

Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine // Russ. J. Ecol. 2001. Vol. 3. P. 198–202. doi: 10.1023/a:1011366328809

Daev E. V., Dukelskaya A. V., Barabanova L. V. Cytogenetic approaches for determining ecological stress in aquatic and terrestrial biosystems // Russ. J. Genet. Appl. Res. 2015. Vol. 5, no. 5. P. 441–448. doi: 10.1134/s2079059715050056

Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands // Russ. J. Ecol. 2008. Vol. 39, no. 4. P. 261–271. doi: 10.1134/s106741360804005x

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

Yarmishko V. T., Ignateva O. V. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula // Biol. Bull. 2019. Vol. 46, no. 6. P. 636–645. doi: 10.1134/S106235901906013X

Поступила в редакцию 08.10.2021

References

Butorina A. K., Ermolaeva O. V., Cherkashina O. N., Mazurova I. E., Belousov M. V., Chernodubov A. I. Perspektivy ispol'zovaniya tsitogeneticheskogo analiza v lesovodstve na primere otsenki sostoyaniya ostrovnykh borov Voronezhskoi oblasti [Perspectives of using the cytogenetic analysis in forestry from the example of assessment of state of island pine forests (Voronezh Region)]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2008. Vol. 128, no. 4. P. 400–408.

Geras'kin S. A., Kuz'menkov A. G., Vasil'ev D. V. Vremennaya dinamika tsitogeneticheskikh effektov v khronicheski obluchaemykh populyatsiyakh sosny obyknovЕННОI [Time dynamics of cytogenetic effects in chronically exposed Scots pine populations]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2018. Vol. 58, no. 1. P. 74–84. doi: 10.7868/s0869803118010083

Goryachkina O. V., Sizykh O. A. Tsitogeneticheskie reaktsii khvoynykh rastenii v antropogenno narushennykh raionakh g. Krasnoyarska i ego okrestnostei [Cytogenetic reactions of coniferous plants in anthropogenic disturbed areas of Krasnoyarsk and its environs]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2012. No. 1–2. P. 46–51.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2019 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2019]. Petrozavodsk: Verso, 2020. 248 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2009 godu [State

Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2009]. Petrozavodsk: Karelia, 2010. 296 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2012 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2012]. Petrozavodsk: Two tovarishcha, 2013. 328 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2018 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2018]. Petrozavodsk: Print, 2019. 314 p.

Ignatenko R. V., Galibina N. A., Efimova L. A. Tsitogeneticheskaya kharakteristika *Pinus sylvestris* L. v lesnykh fitotsenozakh Karelii [Cytogenetic characteristics of *Pinus sylvestris* L. in forest phytocenoses in Karelia]. *Vseross. nauchno-praktich. konf. «Sovr. lesnoe khozyaistvo – problemy i perspektivy»* (g. Voronezh, 3–4 dek. 2020) [All-Russ. sci.-pract. conf. «Current forestry – problems and prospects» (Voronezh, Dec. 3–4, 2020)]. Voronezh, 2020. P. 36–39.

Il'inskikh N. N., Novitskii V. V., Vanchugova N. N., Il'inskikh I. N. Mikroyadernyi analiz i tsitogeneticheskaya nestabil'nost' [Micronuclear analysis and cytogenetic instability]. Tomsk: Tomsk State Univ., 1992. 269 p.

Kalaev V. N. Tsitogeneticheskie reaktsii listvennykh drevesnykh rastenii na stressovye usloviya i perspektivy ikh ispol'zovaniya dlya otsenki genotoksichnosti okruzhayushchei sredy [Cytogenetic reactions of the leaf trees on stress and their prospective use for evaluation of genotoxicity of environment]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Voronezh, 2009. 47 p.

Kunakh V. A. Genomnaya izmenchivost' somaticheskikh kletok rastenii. 2. Izmenchivost' v prirode [Genome variability in plant somatic cells. 2. Natural variability]. *Biopolimery i kletka* [Biopolymers and Cell]. 1995. Vol. 11, no. 6. P. 5–40.

Kunakh V. A. Plastichnost' genoma somaticheskikh kletok i adaptivnost' rastenii [Genome plasticity of somatic cells and plant adaptability]. *Molekulyarnaya i priklad. genetika* [Molecular and Appl. Genetics]. 2011. Vol. 12. P. 7–14.

Mashkina O. S., Kalaev V. N., Muraya L. S., Lelikova E. S. Tsitogeneticheskie reaktsii semennogo potomstva sosny obyknovЕННОI na kombinirovannoe antropogennoe zagryaznenie v raione Novolipetskogo metallurgicheskogo kombinata [Cytogenetic response of seed progeny of Scots pine to combined anthropogenic pollution in the area of Novolipetsk metallurgical combine]. *Ekol. genetika* [Ecol. Genetics]. 2009. No. 3. P. 17–29. doi: 10.17816/ecogen7317–29

Mashkina O. S., Tikhonova I. V., Muratova E. N., Muraya L. S. Tsitogeneticheskie osobennosti semennogo potomstva karlikovykh sosen na Yuge Vostochnoi Sibiri [Cytogenetic features of seed progeny of dwarf pines in the South of Eastern Siberia]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2012. No. 1–2. P. 127–135.

Muratova E. N., Sedel'nikova T. S. Genomnye i khromosomnye mutatsii u sosny obyknovЕННОI (*Pinus sylvestris* L.) v ekstremal'nykh usloviyakh proizrastaniya [Genomic and chromosomal mutations in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in extreme conditions]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2004. Vol. 22, no. 1–2. P. 128–140.

Narimanov A. A., Korystov Yu. N. Stimuliruyushchee deistvie mal'nykh doz ioniziruyushchego izlucheniya na razvitie rastenii [Stimulating effect of small doses of ionizing radiation on plant development]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation biol. Radioecol.]. 1997. Vol. 37, no. 3. P. 312–319.

Pravdin L. F., Budaragin V. A., Kruklis M. V., Shershukova O. P. Metodika kariologicheskogo izucheniya khvoinykh porod [Methods of karyologic investigation of conifers]. *Lesovedenie* [Forest Science]. 1972. Vol. 2. P. 67–75.

Pukhal'skii V. A., Solov'ev A. A., Badaeva E. D., Yurtsev V. N. Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rastenii [A tutorial on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: Kolos, 2007. 198 p.

Sedel'nikova T. S. Izmenchivost' razmera genoma khvoinykh v ekstremal'nykh usloviyakh proizrastaniya [Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2015. Vol. 135, no. 5. P. 514–528.

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Izmenchivost' chisla khromosom i khromosomnye perestroiki u *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v zasushlivykh usloviyakh Nizhnego Povolzh'ya i Yuzhnoi Sibiri [Variability of chromosome number and chromosomal rearrangements in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in arid conditions of the Lower Volga and Southern Siberia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2021. Vol. 106, no. 4. P. 353–362.

Simakov E. A. O postradiatsionnom vosstanovlenii tsitogeneticheskikh povrezhdenii v prorostkakh semyan raznykh form kartofelya [The postradiation recovery of cytogenetic damages in the seed sprouts of different forms of potatoes]. *Radiobiol.* [Radiobiol.]. 1983. Vol. 23, no. 5. P. 703–706.

Yarmishko V. T. Nekotorye podkhody k otsenke sostoyaniya lesnykh fitotsenozov, podverzhennykh vozdeistviyu aerotekhnogennogo zagryazneniya [Some approaches to assessing the state of forest phytocenoses exposed to airborne industrial pollution]. *Aktual'nye probl. geobotaniki: III Vseros. shk.-konf. Lektzii* [Topical issues of geobotany: III All-Russ. school-conf. Lectures]. 2007. P. 377–382.

Butorina A. K., Cherckashina O. N., Ermolaeva O. V., Chernodubov A. I., Avdeeva I. A. Cytogenetic monitoring of the Usmansky and Khrenovskoy autochthonic pine stands. *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34, no. 4. P. 423–426.

Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine. *Russ. J. Ecol.* 2001. Vol. 3. P. 198–202. doi: 10.1023/a:1011366328809

Daev E. V., Dukelskaya A. V., Barabanova L. V. Cytogenetic approaches for determining ecological stress in aquatic and terrestrial biosystems. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2015. Vol. 5, no. 5. P. 441–448. doi: 10.1134/s2079059715050056

Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands. *Russ. J. Ecol.* 2008. Vol. 39, no. 4. P. 261–271. doi: 10.1134/s106741360804005x

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

Yarmishko V. T., Ignateva O. V. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula. *Biol. Bull.* 2019. Vol. 46, no. 6. P. 636–645. doi: 10.1134/S106235901906013X

Received October 08, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Игнатенко Роман Викторович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ocean-9@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Ignatenko, Roman

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ocean-9@mail.ru