

ХАРАКТЕРИСТИКА ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ ХВОЙНЫХ ВИДОВ ЮЖНОГО УРАЛА ПО ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

В результате исследования четырех южноуральских видов хвойных в различных экологических условиях произрастания обнаружены различия по структуре их кариотипов, степени активности ядрышкового организатора хромосом и уровню мутационного процесса. Наблюдаемая высокая изменчивость цитогенетических характеристик может быть обусловлена изменениями исследуемых видов под влиянием факторов среды обитания, в том числе связанными с процессами их адаптации.

Ключевые слова: хвойные растения, кариотип, хромосомные мутации, ядрышкового организатора, цитогенетические показатели.

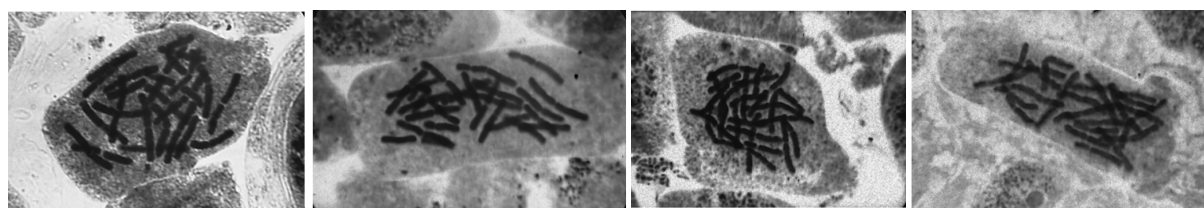
С использованием комплекса цитогенетических методов изучены сосна обыкновенная, лиственница Сукачева, ель сибирская и пихта сибирская, произрастающие на территории Южного Урала. Исследованы десятки пробных площадей указанных хвойных видов из естественных насаждений в различных экологических условиях произрастания, в том числе в контрастном природном климате (высокогорья, равнины, поймы рек) и при промышленном загрязнении различной степени интенсивности в сравнении с контрольными условиями.

В качестве материала использовались соматическая (меристема проростков семян) и генеративная (мужской гаметофит) ткани хвойных видов. Изучалась структура кариотипов [3], определялись частоты хромосомных мутаций на различных стадиях митотического (метафаза, ана-телофаза) и мейотического (метафаза I и метафаза II, ана-телофаза I и ана-телофаза II) циклов, аномальность и фертильность пыльцевых зерен [2], а также показатели ядерно-ядрышковых отношений, как параметры оценки уровня активности генов р-РНК, обеспечивающих белоксинтетические процессы [1].

В результате исследований определено, что у всех исследованных видов соматическое число хромосом $2n = 24$, в исследованной нами меристематической ткани проростков семян очень редко встречаются отдельные анеуплоидные клетки с числом хромосом 22, 23 или 25 и еще реже – полиплоидные клетки с числом хромосом 48. Все это свидетельствует о высокой стабильности исследованных видов по числу хромосом. Хромосомы изученных нами видов имеют крупные размеры, хорошо окрашиваются и четко выражены по форме. У сосны обыкновенной их абсолютная длина составляет 9–20 мкм,

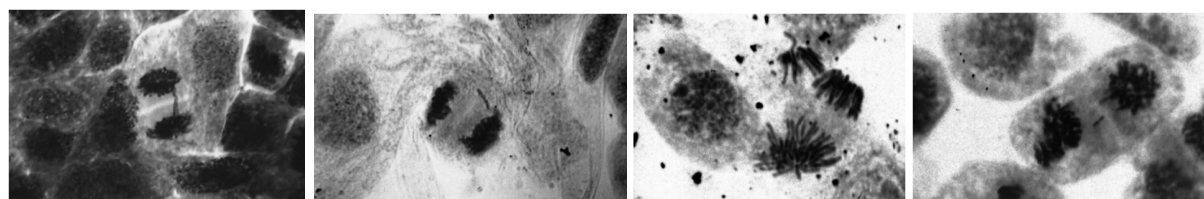
среднее значение суммарной длины 330–380 мкм. У ели сибирской и пихты сибирской абсолютная длина хромосом 8–15 мкм, среднее значение суммарной длины 270–320 мкм. У лиственницы Сукачева абсолютная длина хромосом составляет 7–13 мкм, среднее значение суммарной длины 240–260 мкм. Согласно классификации морфометрических типов хромосом [4] в хромосомных наборах исследуемых видов определены два типа хромосом – метацентрики и субметацентрики. У сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской большее число хромосом в наборах метацентрического типа и только 1–3 пары являются субметацентриками. В хромосомных наборах лиственницы Сукачева метацентрические и субметацентрические хромосомы представлены в равной степени. Характерным признаком исследованных видов является наличие в их кариотипах вторичных перетяжек хромосом (рисунок 1).

У исследуемых видов в изученных нами условиях произрастания выявлен высокий полиморфизм по морфометрическим параметрам хромосом и суммарной длине диплоидного набора, а также по числу вторичных перетяжек на кариотип, частоте их встречаемости в хромосомных наборах и локализации на хромосомных плечах. Наиболее показательным отличием хвойных насаждений из условий высокогорий, а также критического и сильного промышленного загрязнения является наличие в их хромосомных наборах большего числа вторичных перетяжек, чем в насаждениях из равнинных и относительно чистых условий произрастания. Так, в условиях высокогорий и промышленного загрязнения в хромосомных наборах сосны обыкновенной и ели сибирской наблюдается 6–8, пихты сибирской 5–6, лиственницы Сукачева 4–5 по-



а) б) в) г)

Рисунок 1. Микрофотографии метафазных пластинок: а – сосна обыкновенная; б – ель сибирская; в – лиственница Сукачева; г – пихта сибирская. Увеличение: объектив х90, окуляр х10.



а) б) в) г)

Рисунок 2. Микрофотографии ана-телофазных пластинок с нарушениями: а – сосна обыкновенная (хромосомный мост); б – ель сибирская (отставшая хромосома); в – лиственница Сукачева (трехполюсность); г – пихта сибирская (фрагмент). Увеличение: объектив х90, окуляр х10.

стоянных вторичных перетяжек. В равнинных и относительно чистых условиях произрастания на метафазных пластинках сосны обыкновенной и ели сибирской обнаружено 3–5, пихты сибирской 3–4, лиственницы Сукачева 1–3 постоянных вторичных перетяжки.

Подтверждением более высокой степени активности рибосомальных генов в условиях высокогорий и сильного промышленного загрязнения являются показатели средних значений ядерно-ядрышковых отношений, которые на пробах из условий природного и антропогенного стресса, как правило, на 3–4 единицы ниже, чем на контрольных (чем меньше показатель, тем больше относительный объем ядрышек). Это, несомненно, определяет тенденцию увеличения активности ядрышкообразующей системы в экстремальных условиях.

Результаты исследования уровня хромосомных нарушений в соматической ткани хвойных показали, что в условиях загрязнения у всех из исследованных видов увеличивается процент аномалий и наблюдается более широкий их спектр. Так, уровень хромосомных нарушений, выявленных на стадии ана-телофазы митоза, в условиях критического загрязнения в 10,25–11,69 раза, в условиях сильного и умеренного загрязнения в 1,05–5,06 раза выше, чем в относительно чистых условиях. В условиях загрязнения в основном наблюдаются 4–6 из выявленных типов аномалий, а в контрольных и фоновых условиях, как

правило, наблюдается не более 3–4 типов. Примечательно, что в условиях высокого техногенного загрязнения среди структурных мутаций основную долю составляют фрагментации хромосом, а среди геномных наиболее характерны случаи отрыва отдельных хромосом или группы хромосом от ахроматинового веретена. И то, и другое создает потенциальную возможность потери делящейся клеткой части хромосомного материала, что, безусловно, является патологическим фактором. В условиях высокогорий уровень хромосомных нарушений, выявленных на стадии ана-телофазы митоза, у сосны обыкновенной в 5,06–8,47 раза, а у ели сибирской в 2,16–3,06 раза выше, чем в равнинных условиях. Характерным в этих условиях является наличие большого числа хроматидных и хромосомных мостов, появление которых может быть обусловлено нарушением явления комплементарности ввиду множественных хромосомных перестроек (рисунок 2).

Уровень хромосомных нарушений, выявленных на стадии метафазы митоза, в условиях критического загрязнения в 7,5–16,05 раза, в условиях сильного и умеренного загрязнения в 1,25–3,50 раза выше, чем в фоновых условиях. В условиях загрязнения, как правило, наблюдаются 4–5 типов аномалий, а в контрольных и фоновых условиях в основном наблюдается не более 1–3 типов. Основную долю нарушений в условиях загрязнения составляют структурные мутации, представленные множествен-

ными фрагментациями хромосом, имеют место случаи обнаружения кольцевых и дицентрических хромосом. Геномных мутаций значительно меньше, в основном это анеуплоидные или полиплоидные клетки, несколько реже – клетки с дополнительными хромосомами. В условиях высокогорий уровень хромосомных нарушений, выявленных на стадии метафазы митоза, у сосны обыкновенной в 3,6–6,4 раза, а у ели сибирской в 1,5–2,5 раза выше, чем в равнинных условиях. Характерным в этих условиях является наличие большего числа кольцевых и дополнительных хромосом (рисунок 3).

Результаты изучения генеративной ткани хвойных показали, что у всех исследуемых нами видов в пробах с загрязненных территорий аномалии в процессе мейоза наблюдаются значительно чаще, чем на контрольных пробах.

Так, средний уровень нарушений на одну стадию мейоза в условиях загрязнения различной степени интенсивности составляет 2,1%–9,88%, в контрольных и фоновых условиях только 0,5%–1,8%. В условиях загрязнения наблюдается более широкий спектр нарушений, характерна более частая встречаемость нарушений структурного характера – фрагментаций, хромосомных мостов, кольцевых хромосом, от-

мечено также большое число отставаний, выбросов и слияний хромосом. Наиболее часто нарушения в процессе мейоза наблюдаются на стадии ана-телофазы II, в основном за счет образования триад. У ели сибирской в горных условиях средний уровень нарушений на одну стадию мейоза составляет 2,33–3,2%, в условиях поймы реки – только 0,5%. В горных условиях также наблюдается более широкий спектр нарушений, характерна частая встречаемость хромосомных мостов и триад (рисунок 4).

Результаты исследования пыльцевых зерен показали, что в условиях загрязнения и высокогорий у исследованных хвойных видов увеличивается процент аномалий и наблюдается более широкий их спектр. Так, потенциальная фертильность пыльцы, выявленная использованными цитологическими методами, в условиях критического загрязнения составила 62,0%–68,6%; в условиях сильного загрязнения – 72,5%–82,3%; в условиях умеренного загрязнения – 82,9%–89,4%; в относительно чистых, контрольных условиях – 82,4%–93,7%. В условиях высокогорий фертильность пыльцевых зерен составила 77,2% и 81,0%, в то время как в условиях поймы реки – 92,5%. В условиях загрязнения и высокогорий в основном наблюдаются 5–6 из выявленных типов анома-

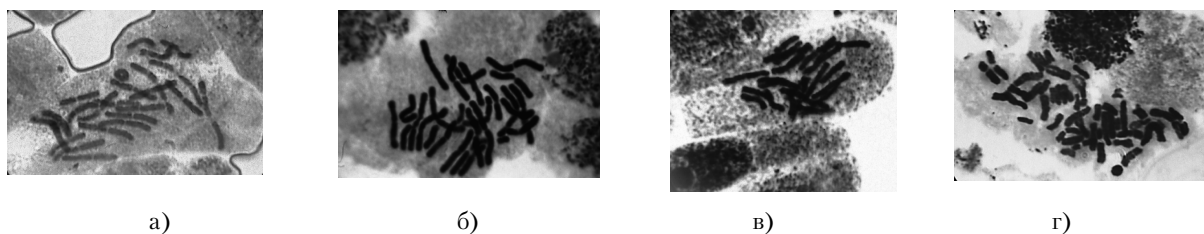


Рисунок 3. Микрофотографии метафазных пластинок с нарушениями:
а – сосна обыкновенная (кольцевая хромосома); б – ель сибирская (V-хромосома); в – лиственница Сукачева (анеуплоидная клетка); г – пихта сибирская (множественные фрагментации, кольцевой фрагмент).

Увеличение: объектив x90, окуляр x10.

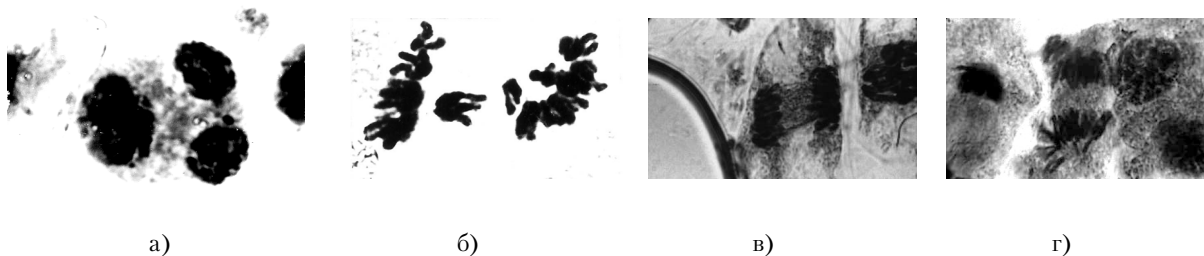


Рисунок 4. Микрофотографии клеток мужского гаметофита с нарушениями:
а – сосна обыкновенная (триада ядер с фрагментом в телофазе II); б – сосна обыкновенная (слипание хромосом в ана-телофазе I); в – пихта сибирская (хромосомный мост в ана-телофазе I); г – пихта сибирская (выброс хромосом за пределы пластинки в ана-телофазе I).

Увеличение: объектив x90, окуляр x10.

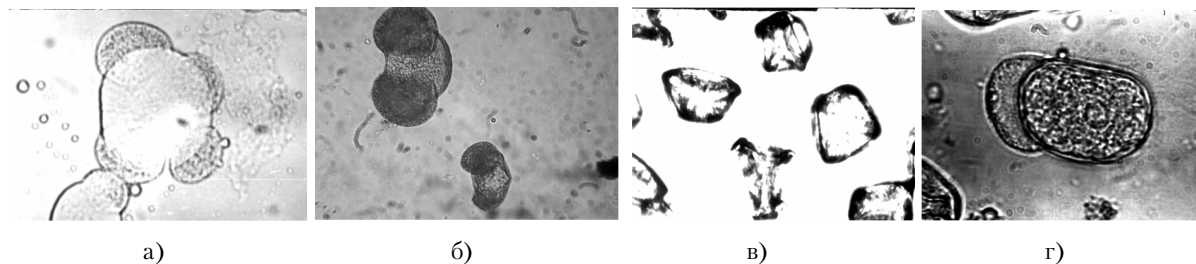


Рисунок 5. Микрофотографии пыльцевых зерен: а – сосна обыкновенная (гипертрофированное с четырьмя воздушными мешками); б – ель сибирская (нормальное и мелкое); в – лиственница Сукачева (деформированные, с неравномерно окрашенным содержимым); г – пихта сибирская (с одним воздушным мешком). Увеличение: объектив x40, окуляр x10.

лий. Более всего встречаются стерильные и мелкие пыльцевые зерна, а также пыльцевые зерна без воздушных мешков. В контрольных и фоновых условиях, как правило, наблюдается не более 3 типов аномалий (рисунок 5).

В целом у исследованных южноуральских видов хвойных в различных экологических условиях произрастания обнаружены различия по структуре кариотипов, степени активности ядрышкового организатора хромосом и уровню мутационного процесса. Наблюдаемая у хвойных видов высокая хромосомная изменчивость, по мнению различных исследователей, может быть обусловлена обширностью за-

нимаемых ими ареалов, географическими условиями произрастания, генетической адаптацией растений к экологическому разнообразию, а также генетико-автоматическими процессами, происходящими в малых изолированных популяциях. Результаты, полученные нами, также позволяют установить влияние фактора среды обитания на изменчивость у хвойных видов многих цитогенетических характеристик, выявить некоторые тенденции структурного преобразования их кариотипов, расширить представления о хромосомных механизмах адаптации этих видов к различным условиям произрастания.

Список использованной литературы:

1. Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн. 1995. Т. 80. №2. С. 82–85.
2. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
3. Правдин Л.Ф., Бударягин В.А., Круклис М.В. и др. // Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. №2. С. 67–72.
4. Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Homocladure for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. Bd .52. S. 201–220.