

УДК 502.55:674.031.632.264.2:576.6

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ г. МОСКВЫ¹

© 2022 г. В. Н. Калаев^{а, *}, И. В. Игнатова^а, Н. Ю. Кулакова^б, Е. А. Калаева^а, С. А. Епринцев^а

^аФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет», Университетская пл., 1, Воронеж, 394018 Россия

^бФГБУН «Институт лесоведения РАН», ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: Dr_Huixs@mail.ru

Поступила в редакцию 04.05.2020 г.

После доработки 24.03.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Проведено цитогенетическое исследование семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающих в районах г. Москвы с разным уровнем антропогенного загрязнения. Установлены показатели и пределы изменчивости пролиферативной активности (митотической активности, долей клеток на отдельных стадиях митоза, уровня нарушений митоза) и ядрышковых характеристик (площади поверхности одиночных ядрышек, частоты встречаемости клеток с различными типами ядрышек, частоты встречаемости клеток с остаточным ядрышком на стадии мета-, ана-, телофазы митоза) семенного потомства дуба черешчатого. Выявлен полиморфизм цитогенетических показателей среди семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на обследованных территориях г. Москвы: обнаружены группы проростков с разным уровнем стабильности генетического материала (мутабельные - проростки с высоким уровнем нарушений митоза, слабомутабельные - с низким уровнем, промежуточные группы). Число выделенных групп зависит от степени антропогенного загрязнения территории. На загрязненной территории выделено 3 группы (мутабельная, слабомутабельная, промежуточная), а на экологически «чистой» - 5 групп (мутабельная, слабомутабельная и 3 промежуточные). Описаны цитогенетические характеристики проростков, входящих в выделенные группы, и установлены пределы варьирования цитогенетических показателей в зависимости от уровня загрязнения территории. Проведено общее и внутригрупповое сравнение цитогенетических показателей проростков семян дуба черешчатого, собранных на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения, с установленными ранее характеристиками семенного потомства дуба черешчатого в Воронежской области. Выявлены различия показателей пролиферативной активности и ядрышковых характеристик семенного потомства дуба черешчатого, произрастающего в разных регионах центра европейской части Российской Федерации.

Ключевые слова: митотическая активность, нарушения митоза, ядрышковые характеристики, остаточные ядрышки.

DOI: 10.31857/S0024114822010041

Начало XXI в ознаменовалось активным изучением полиморфизма у различных таксономических групп (Гулятьева и др., 2015; Нахаева и др., 2015; Грушевая и др., 2017; Калинина, Винокурова, 2017; Шейкина и др., 2019 и др.). Особое место в ряду таких исследований принадлежит цитогенетическому полиморфизму древесных растений (Карпова, 2011; Попова, 2014; Бурменко и др., 2018). Подобные исследования были выполнены и на территории г. Воронежа и Воронежской об-

ласти. Объектами выступали как местные листовые (Карпова, 2011; Попова, 2014) и хвойные виды (Калаев и др., 2010) древесных растений, так и интродуценты (Бурменко и др., 2018). Было доказано наличие в семенном потомстве проростков с разным уровнем стабильности генетического материала («мутабельные», промежуточные, «слабомутабельные»), отличающихся по ряду цитогенетических показателей (уровню и спектру патологий митоза, митотической активности, долям клеток на стадиях митоза, ядрышковым характеристикам). Выявлены различия проростков семян деревьев дуба, рододендрона, ели, продуцирующих слабомутабельное и мутабельное

¹ Исследование выполнено при поддержке РФФИ (№ 19-05-00660_А «Разработка модели оптимизации социально-экологических условий для населения крупных городов»).

потомство. Установлено, что мутабельные проростки растут медленнее (Калаев, Попова, 2014; Патент РФ 2654605, 2662650, 2681105). Это, возможно, позволит использовать показатель мутабельности как маркер скорости роста семенного потомства.

Сравнение цитогенетических показателей семенного потомства деревьев, произрастающих в разных регионах, ранее не проводилось, хотя сравнительный анализ может выявить их вероятную географическую обусловленность.

В связи с вышеизложенным целью исследования было установление цитогенетического полиморфизма семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве, и проведение сравнительного анализа полученных результатов с цитогенетическими характеристиками данного вида листовых древесных растений в г. Воронеже.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в г. Москве на проростках желудей дуба черешчатого, собранных на 2 территориях: пробной площади (пр. пл.) в 2–3 м от магистрали (Свободный просп., 37°82' с.ш., 55°75' в.д.) и пр. пл. 2 (деревья росли примерно в 300 м от шоссе (Терлецкий парк, 37°82' с.ш., 55°77' в.д.))

По данным Н.Ю. Кулаковой с соавт. (2017), в почвах на обеих пробных площадях было зафиксировано высокое содержание цинка и свинца. При этом на пр. пл. 2 содержание цинка и свинца было в 1.6–1.8 раз ниже, чем на пр. пл. 1. В почве участка № 1 на Свободном просп. содержание цинка сверху вниз по почвенному профилю изменялось от 84.28 до 53.83 мг кг⁻¹, свинца – от 26.2 до 22.3 мг кг⁻¹. В почве участка № 2 в Терлецком парке содержание цинка варьировало от 45.92 до 31.75 мг кг⁻¹, свинца – от 16.3 до 12.8 мг кг⁻¹. Во всех случаях значения были выше ПДК для почв легкого механического состава (23 мг кг⁻¹ для цинка и 6 мг кг⁻¹ для свинца).

Сбор семян осуществляли с трех деревьев на каждой пробной площади. Проращивание и приготовление постоянных давленных препаратов проводили по описанной ранее методике (Попова, 2014).

С каждого препарата/проростка анализировали не менее 1000 клеток для изучения пролиферативной активности и по 200 клеток для изучения ядрышковых характеристик. Материал просматривали с помощью светового микроскопа Laboval-4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении 40 ×

× 1.5 × 10, 100 × 1.5 × 10. Фотографии цитологических феноменов делали с использованием видеоокуляра DCM500 (Shangrao TeleView Optical Instruments Co., Ltd.).

На каждом препарате учитывали общее число просмотренных клеток, число делящихся клеток, находящихся в той или иной стадии митоза, число и тип патологий митоза. На основании полученных данных определяли митотический индекс, уровень патологий митоза с учетом клеток на стадии профазы митоза и без него, доли клеток на отдельных стадиях митоза. Патологические митозы классифицировали по И.А. Алову (1965). Среди ядрышковых характеристик анализировали число клеток с тем или иным типом ядрышка, диаметр ядрышка измеряли с помощью насадки-микрометра. Классификацию ядрышек проводили по П.В. Челидзе и О.В. Зацепиной (1988). По полученным данным были вычислены площади поверхности одиночных ядрышек (мкм²), частота встречаемости различных типов ядрышек (%).

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета статистических программ “Stadia”. Процедура группировки данных и их обработка описаны в работе Е.А. Калаевой с соавт. (2016).

Цитогенетические характеристики проростков дуба черешчатого сравнивали по следующим критериям: частоты встречаемости клеток с патологическими митозами – с использованием X -критерия рангов Ван-дер-Вардена, так как распределение этих показателей не подчиняется нормальному закону; митотический индекс, доли клеток на разных стадиях митоза и ядрышковые характеристики – по параметрическому T -критерию Стьюдента. Сравнение долей различных типов патологий митоза осуществляли с помощью Z -аппроксимации для критерия равенства частот. Кластерный анализ проводили с применением метрики “нормированный Эвклид”, стратегия классификации – группового соседа. При кластеризации проростков в матрицу данных для каждого из 40 проростков вносили значения митотического индекса с учетом клеток на стадии профазы митоза и без него, долей клеток на стадии профазы, метафазы, анафазы-телофазы митоза, уровня патологий митоза с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза и характеристики ядрышек (площадь поверхности одиночных ядрышек, доли клеток с разными типами ядрышек). Правильность классификации проростков и отнесение их в ту или иную группу была подтверждена результатами дискриминантного анализа с использованием критерия Махаланобиса. Коэффициент вариации ($C.V.$) рассчитывали согласно

рекомендациям Г.Ф. Лакина (1990). Влияние факторов “группа” и “местоположение” или факторов “дерево” и “местоположение” определяли с использованием двухфакторного дисперсионного анализа. Силу влияния вычисляли по Снедекору (%).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований выявлены цитогенетические характеристики семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. Установлено влияние фактора “дерево” на уровень патологий митоза, подсчитанный с учетом (сила влияния 6.9% ($P < 0.01$)) и без учета (сила влияния 7.0% ($P < 0.01$)) клеток на стадии профазы митоза и совместное влияние факторов “месторасположение” и “дерево” на доли клеток на стадиях ана-телофазы митоза (сила влияния 7.0% ($P < 0.05$)). На остальные цитогенетические показатели влияние указанных факторов не выявлено.

Не установлено различий между исследуемыми территориями по показателю митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы, между исследуемыми территориями.

Величина митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза ($6.51 \pm 0.49\%$ на пр. пл. 1 и $7.93 \pm 0.67\%$ на пр. пл. 2), была ниже предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (12.3–14.7%) (Калаев, 2009). В исследованиях А.А. Поповой (2014) в 2007 и 2012 г. для деревьев, произрастающих около автотрассы (8.4 ± 0.3 и $7.2 \pm 0.9\%$, соответственно), в отличие от территории в глубине лесного массива, наблюдалось возрастание митотического индекса (7.5 ± 0.3 и $6.8 \pm 0.9\%$, соответственно, различия достоверны ($P < 0.05$)). Расхождение результатов может быть объяснено разной концентрацией химических соединений в почве в исследуемых городах: в г. Москве содержание цинка в почвах было выше ПДК (Кулакова и др., 2017), в то время как в г. Воронеже превышения ПДК не отмечено (Попова, 2014).

Анализ данных литературы об изменениях митотического индекса разных видов растений, произрастающих на экологически благополучных и антропогенно загрязненных территориях, позволил обнаружить, что у проростков дуба черешчатого, выращенных из желудей, собранных рядом с хранилищем сточных вод завода по производству фосфатных удобрений (г. Кутина, Хорватия), не было выявлено изменений митотической активности по сравнению с контролем (Pavlica et al., 2000). В то же время у тополей (*Pop-*

ulus simonii Carr.), произрастающих на промышленной окраине г. Иваново-Франковска (Украина) вблизи крупного цементного завода, митотическая активность в клетках апикальной меристемы рудиментарных листьев была на 50% ниже, чем на контрольных территориях (Sluchyk et al., 2017). Для сосны обыкновенной было показано снижение митотического индекса при действии цинка, свинца и меди (Белоусов, 2011). У проростков семян *Pinus pallasiana* из гг. Мариуполя (загрязнение преимущественно выбросами металлургической промышленности), Новоамвросиевки (загрязнение выбросами крупнейшего в Европе цементного завода), Донецка (загрязнение выхлопными газами автотранспорта и выбросами металлургического завода), Кривого Рога (Первомайский железорудный отвал горно-обогатительного комбината “Северный”) максимальное количество патологий митоза отмечалось у проростков из района Криворожских рудных отвалов и Донецкого металлургического завода, где почва и воздух загрязнены тяжелыми металлами (Korshikov et al., 2019). Таким образом, реакция показателя “митотический индекс” на поллютанты зависит от индивидуальных особенностей вида, природы и дозы воздействующего агента.

Значение митотического индекса ($2.7 \pm 0.4\%$ на пр. пл. 1 и $3.2 \pm 0.7\%$ на пр. пл. 2) оказалось ниже предела, установленного для дуба в Воронежской области (3.1–4.1%) (Калаев, 2009). Различий по данному показателю между исследуемыми городами не установлено. Также не было выявлено различий по данному показателю между территориями вблизи автомагистрали и в глубине лесного массива в г. Воронеж (Попова, 2014).

Распределение клеток по стадиям митоза не отличалось на экспериментальных площадках. У семенного потомства деревьев дуба черешчатого отмечено преобладание клеток на стадии профазы митоза, что характерно для данного вида (Калаев, 2009). Доля клеток на первой стадии митоза ($61.6 \pm 2.7\%$ на пр. пл. 1 и $58.7 \pm 2.1\%$ на пр. пл. 2) оказалась ниже предела, установленного в Воронежской области (67.9–76.7%) (Калаев, 2009). А.А. Поповой (2014) было показано увеличение доли клеток на стадии профазы у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих вблизи автомагистралей.

Количество клеток на стадии метафазы митоза ($20.1 \pm 1.7\%$ на пр. пл. 1 и $20.7 \pm 1.2\%$ на пр. пл. 2) было выше предела, установленного для дуба черешчатого, произрастающего в Воронежской области (10.7–16.2%) (Калаев, 2009). Для деревьев дуба, произрастающих в г. Воронеже вблизи 9-го км Задонского шоссе, в 2007 г. данный показатель оказался ниже, чем для деревьев, произрастаю-

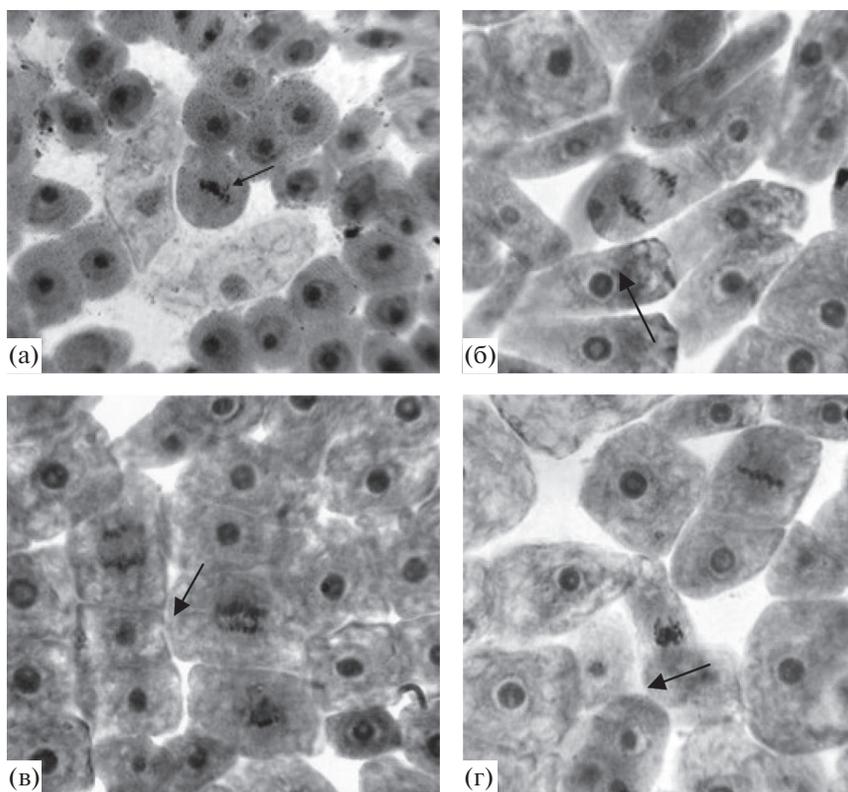


Рис. 1. Патологии митоза в клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. а – отставание хромосом в метакинезе; б – отставание хромосом в анафазе; в – мост в анафазе; г – агглютинация хромосом в профазе.

щих в глубине лесного массива, в то время как в 2012 г. различия между территориями вблизи автомагистрали (491 км автотрассы Москва–Воронеж) и в глубине лесного массива отсутствовали (Попова, 2014).

Доля клеток на стадии ана-телофазы митоза ($18.4 \pm 1.5\%$ на пр. пл. 1 и $20.6 \pm 1.3\%$ на пр. пл. № 2) была выше предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (10.7–16.7%) (Калаев, 2009). В исследованиях, проведенных в г. Воронеже в 2007 г., не установлено различий по данному показателю между территориями с разным уровнем антропогенного загрязнения, в то время как в 2012 г. отмечено повышение числа клеток на стадии ана-телофазы у проростков семян, собранных с территории в глубине лесного массива, по сравнению с территорией вблизи автомагистрали (Попова, 2014).

В клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих в г. Москве, встречались такие нарушения митоза как отставание хромосом в метафазе и анафазе митоза, мосты, агглютинация хромосом в профазе митоза (рис. 1).

Между изученными экспериментальными территориями не установлено различий по уровню патологий митоза.

На пр. пл. 1 среднее значение уровня патологий митоза составило $11.5 \pm 1.2\%$, на пр. пл. 2 – $11.3 \pm 1.1\%$. Величина данного показателя оказалась значительно выше предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (0.8–2.0%) (Калаев, 2009), что, возможно, обусловлено большей концентрацией тяжелых металлов в почве г. Москвы (Кулакова и др., 2017). При проведении цитогенетических исследований в г. Воронеже в 2007 г. не было установлено различий между территориями с разным уровнем антропогенного влияния (Попова, 2014).

По данным других авторов, различные типы загрязнителей стимулируют нарушения нормального протекания митоза в клетках растений. Так, было показано, что свинец приводит к увеличению количества патологий митоза у сосны обыкновенной (Белоусов, 2011). Повышенный уровень хромосомных aberrаций в кончиках корней проростков дуба черешчатого был обнаружен при воздействии повышенных концентраций CO_2 ,

H₂S и SO₂ в Тоскане (Италия) (Grill et al., 2004). В клетках апикальной меристемы рудиментарных листьев тополей, произрастающих в городской среде (г. Ивано-Франковск (Украина)), было обнаружено повышение частоты хромосомных aberrаций (до 4 раз) по сравнению с контрольным участком. Данные биомаркеров умеренно коррелировали с повышенными (до 4 раз) концентрациями Ni, Zn, Pb, Cd и Cu в вегетативных тканях. Максимальное увеличение числа хромосомных aberrаций (в 7 раз) было зафиксировано у тополей, произрастающих на промышленной окраине города вблизи крупного цементного завода, вероятно, вследствие загрязнения цементом и твердыми частицами асбеста (Sluchuk et al., 2017). У семенного потомства ели Тянь-Шаньской (*Picea schrenkiana* subsp. *Tianschanica*) произрастающей в г. Бишкек, наблюдалась высокая частота встречаемости нарушений митоза (3.95%) по сравнению с контрольной популяцией (0.53%), по-видимому, обусловленная адаптацией и реакцией на условия антропогенного и техногенного загрязнения городской среды (Качыбекова, Чекиров, 2020).

В спектре патологий митоза на обеих экспериментальных площадках преобладали отставания хромосом в метафазе. Полученные результаты согласуются с данными, полученными другими исследователями в г. Воронеже (Калаев, 2009; Попова, 2014). Доля отставаний хромосом в метакинезе и анафазе оказалась выше нормы, установленной для дуба черешчатого в Воронежской области (49.0–61.9 и 2.8–8.6% соответственно), в то время как доля мостов и агглютинаций хромосом была ниже (20.5–31.9 и 5.0–12.4% соответственно) (Калаев, 2009).

В г. Орел в экологически чистых районах (парках) в 2009 г. доля клеток апикальной меристемы почек с микроядрами составила у липы 3.8%, у тополя 2.5%, в 2012 г. – 4.3% и 3.1%, в 2015 г. – 5.1% и 3.6% соответственно. Доля клеток с микроядрами в районах со средней антропогенной нагрузкой (скверы) была достоверно выше: в 2009 г. – 9.2% у липы, 7.1% у тополя, в 2012 г. – 10.3% и 9.7%, в 2015 г. – 13.1% и 18.6% соответственно. В уличных насаждениях вдоль автомагистралей, подвергающихся интенсивному антропогенному воздействию, уровень клеток с микроядрами был значительно выше: в 2009 г. – 22.1% у липы, 17.2% у тополя; в 2012 г. – 24.3% и 18.3%; в 2015 г. – 29.4% и 19.2% соответственно. Уровень протрузий в клетках апикальной меристемы почек у липы и тополя в парках составил 1.1% и 0.98% соответственно; в скверах – 2.8% и 1.9%, у автомобильных магистралей города 7.3% и 5.2% (Ладнова и др., 2017). В Ленинградской об-

ласти в импактных популяциях сосны наблюдался более высокий по сравнению с контролем уровень геномных нарушений, характерный для действия тяжелых металлов (доля aberrантных клеток – 0.60%, хроматидных (одиночных) фрагментов и мостов – 29.33%; хромосомных (двойных) фрагментов и мостов – 47.24%; отставаний хромосом и трехполюсных митозов – 23.43%), а в районах радиоактивного загрязнения от аварии на Чернобыльской АЭС в популяциях сосны был выявлен более высокий по сравнению с контролем уровень хромосомных нарушений, характерных для действия ионизирующих излучений (доля aberrантных клеток – 0.74%, хроматидных (одиночных) фрагментов и мостов – 13.27%; хромосомных (двойных) фрагментов и мостов – 34.69%; отставаний хромосом и трехполюсных митозов – 52.04%). (Васильев и др., 2020)

Таким образом, в ходе исследования установлено, что деревья дуба черешчатого, произрастающие в г. Москве, отличаются по своим цитогенетическим показателям от деревьев дуба черешчатого и древесных растений других видов, произрастающих в г. Воронеже и других регионах Евразии и Европы. Такие показатели, как митотический индекс, доля клеток на стадии профазы и метафазы митоза, были ниже пределов, установленных в Воронежской области; другие (уровень патологий митоза, доля клеток на стадиях мета-, ана-, телофазы митоза) оказались выше. Это может быть связано с погодно-климатическими и почвенными условиями и разным содержанием тяжелых металлов в почве городов.

В клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих в г. Москве, встречались ядрышки следующих типов: “кора-сердцевина”, “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизированные и компактные (рис. 2).

Установлено влияние фактора “территория”, фактора “дерево” и их совместное воздействие на многие ядрышковые характеристики дуба (табл. 1).

Преобладающим типом ядрышек на исследуемых территориях были ядрышки типа “кора-сердцевина с вакуолью”. Этот же тип ядрышек превалировал у дуба черешчатого в г. Воронеже независимо от степени загрязненности территории (Попова, 2014).

На пр. пл. 1 доля клеток с данным типом ядрышек была меньше, чем на пр. пл. 2 (55.2 ± 1.0 и $58.2 \pm 1.0\%$ соответственно, различия достоверны ($P < 0.05$)). В г. Воронеже этот тип ядрышек реже встречался у проростков в глубине лесного массива по сравнению с территорией у автомагистрали. Величина данного показателя у дуба черешча-

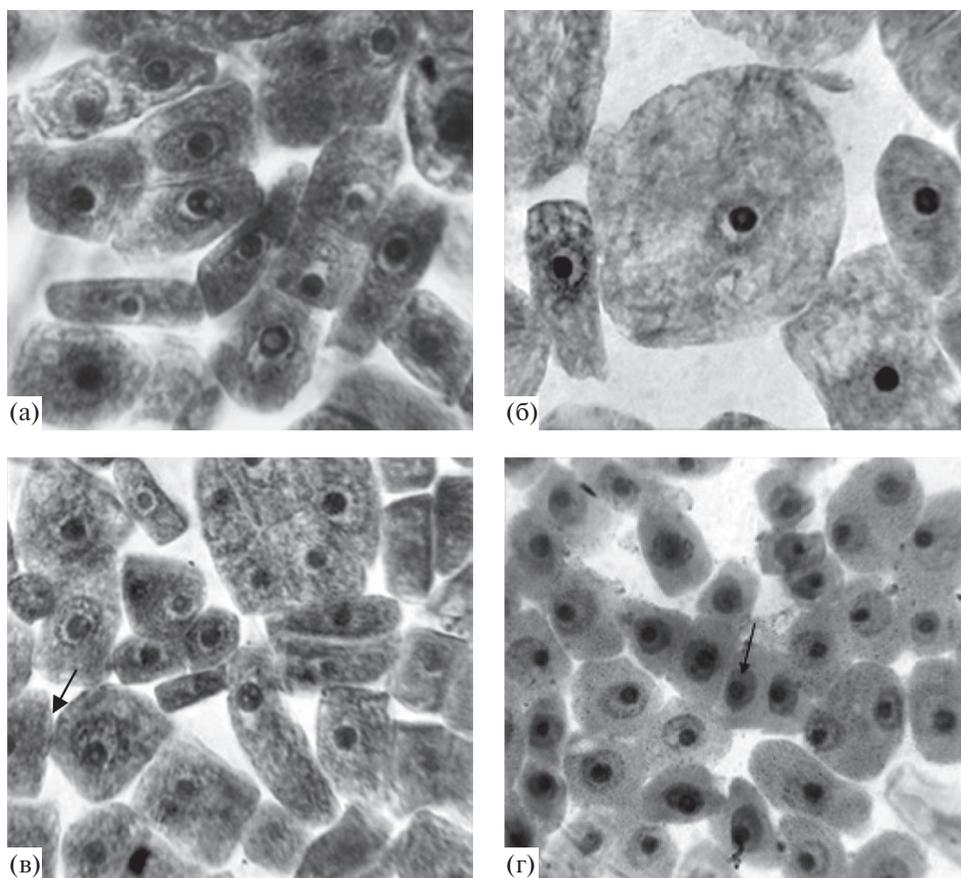


Рис. 2. Типы ядрышек в клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. а – кора–сердцевина; б – кора–сердцевина с вакуолью; в – вакуолизированное; г – компактное.

Таблица 1. Влияние фактора “месторасположение” и фактора “дерево” на ядрышковую активность семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Показатель ядрышковой активности		Сила влияния фактора, %		
		“месторасположение”	“дерево”	“месторасположение”+ + “дерево”
Доля	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	7.1***	Нет	Нет
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, %		Нет	Нет
	Вакуолизированных ядрышек, %	6.9***	Нет	Нет
	Компактных ядрышек, %		Нет	Нет
Площадь поверхности	Одиночных ядрышек, мкм ²	7.2***	6.4***	6.8**
	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.2***	6.7**	6.5***
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.1***	6.3***	7.2*
	Вакуолизированных ядрышек, мкм ²	7.2*	Нет	Нет
	Компактных ядрышек, мкм ²		Нет	Нет
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	7.2***	7.1*	7.1*
	С двумя ядрышками в ядре, %	Нет	6.7**	Нет

* – влияние фактора достоверно ($P < 0.05$); ** – влияние фактора достоверно ($P < 0.01$); *** – влияние фактора достоверно ($P < 0.001$); нет – нет влияния фактора на отклик.

того в г. Воронеже в зависимости от территории исследования и года проведения исследования колебалась от 48.2 ± 3.8 до $78.9 \pm 2.3\%$ (Попова, 2014).

Реже встречались компактные ядрышки. Различия между территориями по частоте встречаемости компактных ядрышек выявлены не были. А.А. Поповой (2014) было показано, что на территории вблизи автомагистрали меньше компактных ядрышек, а в глубине лесного массива – вакуолизированных.

На пр. пл. 1 доля клеток с компактными ядрышками составила $1.2 \pm 0.2\%$, на пр. пл. 2 – $0.8 \pm 0.2\%$. Данный показатель в г. Воронеже в разные годы проведения исследований и в зависимости от степени загрязненности обследуемых территорий колебался от 0.3 ± 0.2 до $2.6 \pm 1.7\%$ (Попова, 2014). Различий между деревьями на каждой экспериментальной территории выявлено не было.

Доля клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” на пр. пл. 1 составляла $41.6 \pm 1.1\%$, на пр. пл. 2 – $40.0 \pm 1.0\%$. Различия между территориями не установлены. В г. Воронеже данный показатель изменялся от 19.3 ± 2.0 до $47.1 \pm 4.4\%$ в зависимости от территории и года проведения исследований (Попова, 2014).

Не установлено различий между исследуемыми территориями по доле клеток с вакуолизированными ядрышками. Среднее значение указанного показателя на пр. пл. 1 было $2.0 \pm 0.5\%$, на пр. пл. 2 – $1.1 \pm 0.2\%$. Величина данного показателя для дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, варьировала от 0.4 ± 0.1 до $3.6 \pm 2.7\%$ в зависимости от года и территории исследования (Попова, 2014).

У проростков семян *Pinus pallasiana* из гг. Мариуполя, Новоамвросиевки, Донецка, Кривого Рога высокая ядрышковая активность отмечалась у проростков из района Криворожских рудных отвалов и Донецкого металлургического завода (Korshikov et al., 2019).

Площадь поверхности одиночных ядрышек на пр. пл. 1 (53.5 ± 0.5 мкм²) была ниже, чем на пр. пл. 2 (60.6 ± 2.1 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). Ранее в г. Воронеже было показано, что у деревьев, произрастающих на территории с значительной антропогенной нагрузкой, площадь поверхности одиночных ядрышек ниже по сравнению с деревьями, произрастающими на загрязненной территории. Это явление можно объяснить угнетением (депрессией) ядрышковой активности на исследуемых территориях. Исследуемый критерий в г. Москве оказался ниже средних значений, установленных в г. Воронеже (от $75.6 \pm$

± 3.7 до 99.5 ± 2.0 мкм²) (Попова, 2014). Это свидетельствует об угнетении метаболической активности под воздействием загрязнения (Карпова и др., 2006).

Площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью” была выше на пр. пл. 2 (61.9 ± 2.0 мкм²) по сравнению с пр. пл. 1 (54.4 ± 0.6 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). А.А. Попова (2014) показала, что более высокая площадь поверхности ядрышек данного типа отмечается на территории вблизи автомагистрали. Данный показатель не выходил за пределы значений, установленных в г. Воронеже в разные годы проведения исследований на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения (от 48.2 ± 3.8 до 78.9 ± 2.3 мкм²) (Попова, 2014).

Площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина” оказался выше на пр. пл. 2 (58.8 ± 2.2 мкм²) по сравнению с пр. пл. 1 (51.9 ± 0.6 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). Полученные данные согласуются с результатами исследований А.А. Поповой (2014), показавшей, что более высокая площадь поверхности ядрышек данного типа отмечается в глубине лесного массива по сравнению с территорией вблизи автомагистрали. Данный показатель оказался ниже значений, установленных в г. Воронеже в разные годы проведения исследований на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения (от 65.0 ± 2.7 до 87.0 ± 1.8 мкм²) (Попова, 2014).

Площадь поверхности вакуолизированных ядрышек не различалась у деревьев в зависимости от территории произрастания и составила для пр. пл. 1 62.0 ± 2.2 мкм², для пр. пл. 2 – 65.6 ± 3.3 мкм². В ранее выполненных исследованиях дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, было установлено увеличение площади поверхности данного типа ядрышек в глубине лесного массива (2012 г.) или на территории вблизи автомагистрали (2007 г.) (Попова, 2014). Полученные значения исследуемого показателя попадали в пределы, описанные в работе А.А. Поповой (2014) (от 48.7 ± 8.3 до 95.0 ± 10.8 мкм²).

Площадь поверхности компактных ядрышек не различалась между исследуемыми территориями и составила для пр. пл. 1 41.1 ± 1.7 мкм², для пр. пл. 2 46.7 ± 3.3 мкм². В ранее выполненных исследованиях дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, установлено увеличение площади поверхности данного типа ядрышек в глубине лесного массива, по сравнению с территорией вблизи автомагистрали (Попова, 2014). Полученные величины площади поверхности компактных ядрышек

попадали в пределы, установленные А. А. Поповой (2014) (от 32.3 ± 8.8 до 59.7 ± 2.6 мкм²).

У деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пр. пл. 1, были обнаружены клетки с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза ($1.0 \pm 0.6\%$) (рис. 3). Полученная величина частоты встречаемости клеток с остаточными ядрышками оказалась ниже предела, обнаруженного при проведении цитогенетических исследований в Воронежской области (7.8–19.4%) (Калаев, 2009).

У исследуемых деревьев были обнаружены клетки с двумя ядрышками в ядре. На пр. пл. 2 этот показатель был выше ($1.1 \pm 0.1\%$), чем на пр. пл. 1 ($0.7 \pm 0.1\%$), различия достоверны ($P < 0.05$). Уровень клеток с двумя ядрышками оказался ниже нормы, установленной для деревьев дуба черешчатого, произрастающих в Воронежской области ($2.4\text{--}3.8\%$) (Калаев, 2009).

Таким образом, установлено, что доля клеток с разным типом ядрышек и площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизированных и компактных совпадают с аналогичными характеристиками, полученными для деревьев дуба, произрастающих в г. Воронеж. В то же время площадь поверхности одиночных ядрышек и ядрышек типа “кора-сердцевина”, частота встречаемости клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза и частота встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре оказались ниже пределов, установленных для дуба черешчатого в Воронежской области.

На основании проведенных исследований можно установить пределы изменчивости цитогенетических показателей для деревьев дуба черешчатого, произрастающих на исследуемых территориях г. Москве (табл. 2).

Была установлена высокая изменчивость некоторых показателей семенного потомства деревьев дуба черешчатого в г. Москве: митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, уровня патологий митоза, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, распределения клеток по стадиям митоза, частоты встречаемости клеток с остаточными ядрышками, двумя ядрышками в ядре, долей клеток с вакуолизированными и компактными ядрышками (табл. 3). Данное обстоятельство свидетельствует о генетической гетерогенности семенного потомства дуба черешчатого.

Используя метод кластерного анализа, удалось выделить группы с разным уровнем устойчивости генетического аппарата: мутабельная, слабомутабельная, промежуточные группы (рис. 4, 5). Как и во всех исследованиях, посвященных цитогенетическому полиморфизму (Калаев и др., 2010;

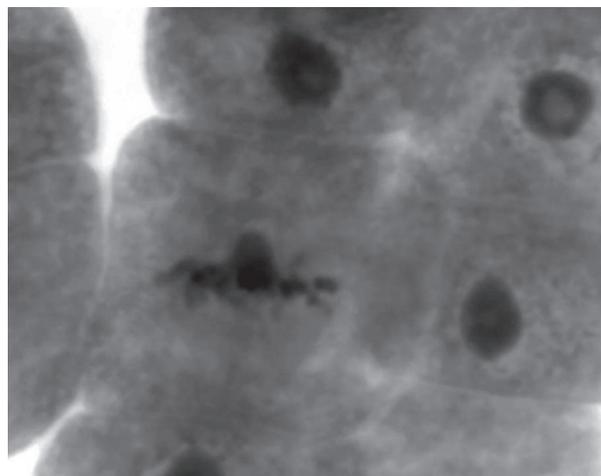


Рис. 3. Клетка с остаточным ядрышком на стадии метафазы митоза в апикальной меристеме корня проростка семенного потомства дерева дуба черешчатого, произрастающего на опытной территории с высоким антропогенного загрязнения в г. Москве.

Карпова, 2011; Попова, 2014), выделение групп было основано на величине уровня патологий митоза: в мутабельной – максимальный, в слабомутабельной – минимальный. На пр. пл. 1 было выделено 3 группы, на пр. пл. 2 – 5 групп. В исследованиях А.А. Поповой (2014) среди проростков желудей дуба, произрастающего у автомагистрали, было выделено 4 группы, в глубине лесного массива – 3.

Установлено влияние факторов “месторасположение”, “группа” и их совместное влияние на показатели митотической и ядрышковой активности (табл. 4).

В мутабельной группе на двух экспериментальных территориях отмечалось снижение доли клеток на стадии ана-телофазы митоза, увеличение частоты встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре по сравнению со слабомутабельной группой (различия достоверны ($P < 0.01$)).

В мутабельной группе на пр. пл. 1 отмечалось снижение площади поверхности компактных ядрышек по сравнению с другими группами, различия достоверны ($P < 0.05$). В данной группе установлено снижение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, повышение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” и площади поверхности вакуолизированных ядрышек по сравнению со слабомутабельной группой, различия достоверны ($P < 0.05$). Показатель митотической активности в мутабельной группе оказался ниже, чем в промежуточной, различия достоверны ($P < 0.01$). Такие показатели, как доля клеток на стадии метафазы митоза, доля вакуолизированных ядрышек, площадь поверхности оди-

Таблица 2. Пределы изменчивости цитогенетических показателей у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Предел варьирования	
		Свободный проспект (опыт)	Терлецкий парк, контроль
Митотический индекс, %		[5.54–7.48]	[6.59–9.27]
Уровень патологий митоза, %		[10.06–13.86]	[9.23–13.37]
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	[56.26–66.96]	[54.54–62.76]
	Метафазы митоза, %	[16.77–23.33]	[18.4–23.08]
	Анафазы-телофазы митоза, %	[15.32–21.4]	[17.96–23.28]
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	[0–2.16]	
	С несколькими ядрышками в ядре, %	[0.38–0.94]	[0.77–1.33]
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	[53.12–57.24]	[56.09–60.21]
	Типа “кора-сердцевина”, %	[37.45–43.83]	[37.99–41.91]
	Вакуолизированных, %	[1.01–2.95]	[0.65–1.51]
	Компактных, %	[0.79–1.61]	[0.49–1.15]
Площадь поверхности	Одиночных ядрышек, мкм ²	[52.45–54.61]	[56.45–64.69]
	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	[53.15–55.69]	[57.82–65.94]
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, мкм ²	[50.67–53.03]	[54.41–63.11]
	Вакуолизированных ядрышек, мкм ²	[57.64–66.3]	[58.9–72.22]
	Компактных ядрышек, мкм ²	[37.72–44.54]	[39.81–53.49]

Таблица 3. Коэффициент вариации (С.В. (%)) цитогенетических показателей проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Пр. пл. 1	Пр. пл. 2
Митотический индекс, %		48.4	55.0
Уровень патологий митоза, %		68.2	59.6
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	28.2	22.8
	Метафазы митоза, %	53.2	36.7
	Анафазы-телофазы митоза, %	53.8	42.0
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	357.3	
	С несколькими ядрышками в ядре, %	137.9	84.8
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	12.1	11.5
	Типа “кора-сердцевина”, %	17.1	15.9
	Вакуолизированных, %	158.9	129.6
	Компактных, %	110.0	132.9
Площадь поверхности ядрышек	Одиночных, мкм ²	6.5	22.1
	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.6	21.3
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.4	24.1
	Вакуолизированных, мкм ²	18.6	25.5
	Компактных, мкм ²	21.7	34.3

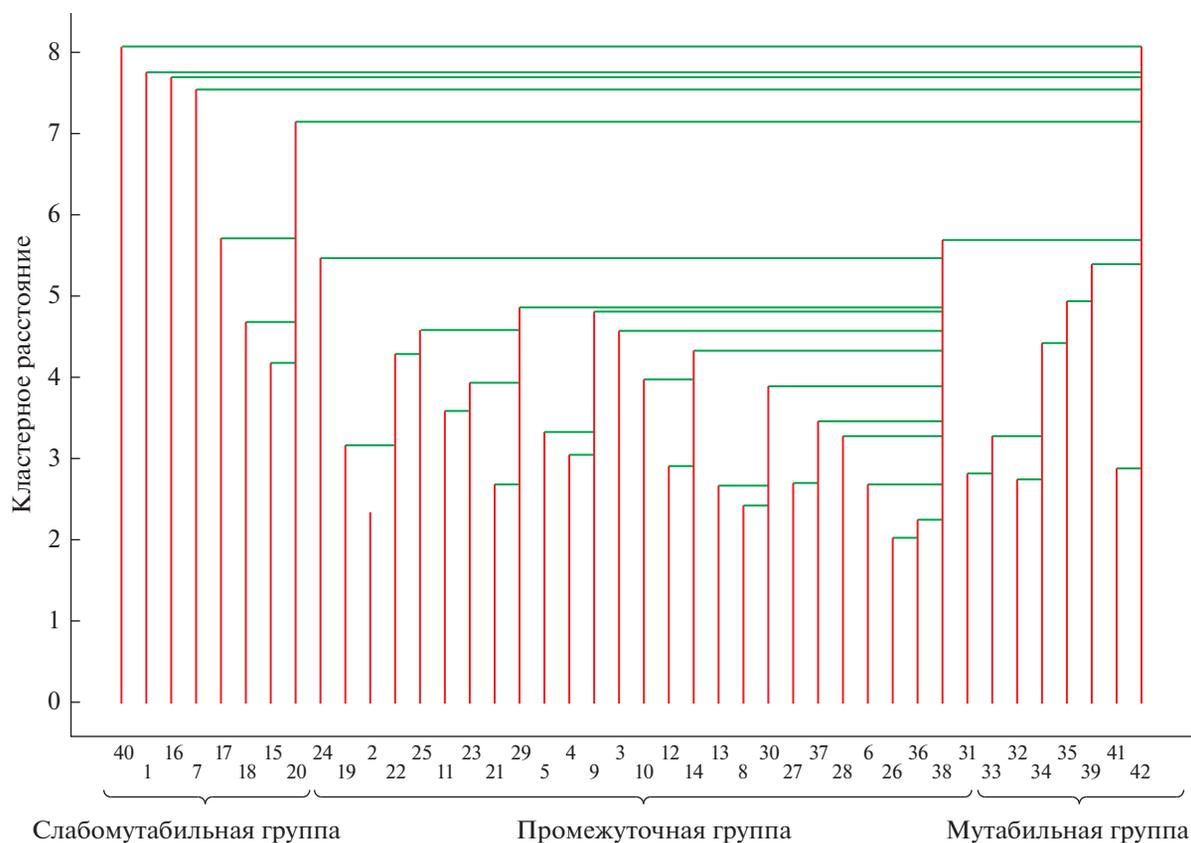


Рис. 4. Дендрограмма кластерных расстояний между проростками семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пробной площадке № 1, построенная на основании их цитогенетических показателей.

Таблица 4. Влияние фактора “месторасположение” и фактора “группа” на цитогенетические показатели семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Сила влияния фактора, %		
		“месторасположение”	“группа”	“месторасположение” + “группа”
Митотический индекс, %		7.1*	6.7**	Нет
Уровень патологий митоза, %		Нет	6.4***	5***
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	Нет	Нет	6.6**
	Метафазы митоза, %	Нет	6.9*	Нет
	Анафазы-телофазы митоза, %	Нет	Нет	6.1***
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	7.1***	6.9**	6.9**
	С несколькими ядрышками в ядре, %	7.1***	6.7**	6.6**
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	Нет	Нет	6.1***
	Типа “кора-сердцевина”, %	7.1**	Нет	5.3***
	Вакуолизированных, %	Нет	6.7**	Нет
	Компактных, %		Нет	
	Площадь поверхности ядрышек	Одиночных, мкм ²	7.0***	7.0*
	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.0***	7.0*	Нет
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.1***	6.9**	Нет
	Вакуолизированных, мкм ²	Нет	Нет	6.8**
	Компактных, мкм ²	Нет	Нет	6.8**

* Влияние фактора достоверно ($P < 0.05$); ** — влияние фактора достоверно ($P < 0.01$); *** — влияние фактора достоверно ($P < 0.001$); нет — нет влияния фактора на отклик.

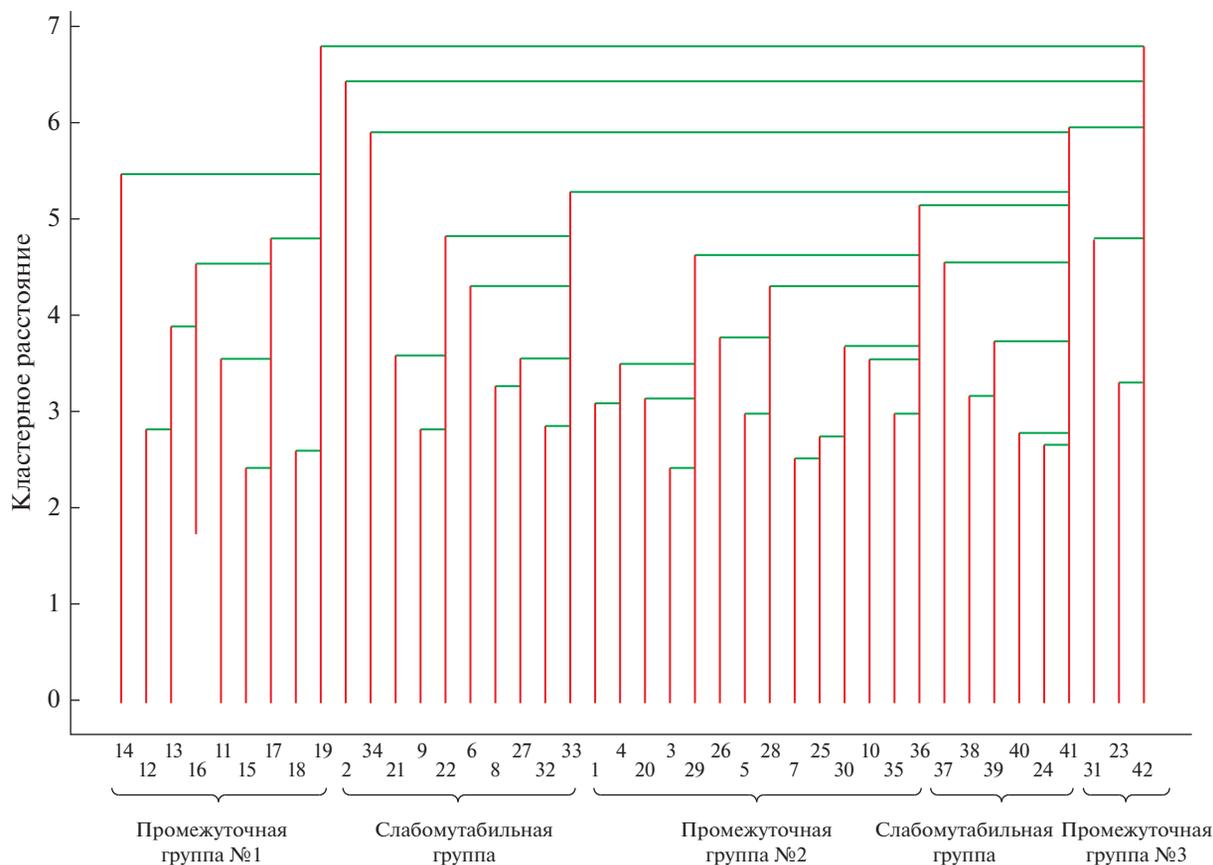


Рис. 5. Дендрограмма кластерных расстояний между проростками семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пробной площадке № 2, построенная на основании их цитогенетических показателей.

ночных ядрышек, площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина” были выше в мутабельной, чем в промежуточной группе. Для мутабельной группы проростков на пр. пл. 2 был характерен низкий показатель митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, доли клеток на стадии ана-телофазы митоза по сравнению со слабомутабельной группой, различия достоверны ($P < 0.05$). Однако в данной группе показатель частоты встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре и доли клеток с компактными ядрышками были выше, различия достоверны ($P < 0.05$). По сравнению с промежуточными группами здесь отмечалось повышение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, площади поверхности вакуолизированных ядрышек и снижение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина”, различия достоверны ($P < 0.05$).

В мутабельной группе отмечалось возрастание митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза, на пр. пл. 2

($6.3 \pm 0.5\%$) по сравнению с пр. пл. 1 ($5.0 \pm 0.3\%$), различия достоверны ($P < 0.01$).

По остальным показателям митотической активности (митотический индекс, подсчитанный без учета клеток на стадии профазы митоза, уровень нарушений митоза, подсчитанный с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, распределение клеток по разным стадиям митоза) не установлено различий между экспериментальными территориями.

У проростков, входящих в мутабельную группу, на пр. пл. 2 отмечалось увеличение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, уменьшение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” и площади поверхности вакуолизированных ядрышек по сравнению с пр. пл. 1, различия достоверны ($P < 0.05$). Также на пр. пл. 2 спектр нарушений митоза был шире, чем на пр. пл. 1. В спектре наибольшее число нарушений приходилось на отставание хромосом в метакинезе, а наименьшее — на мосты.

На пр. пл. 2 наблюдалось повышение митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза, различия достоверны

Таблица 5. Пределы изменчивости цитогенетических показателей в выделенных группах проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель	Мутабельная группа		Слабомутабельная группа	
	Сильно-загрязненная территория	Слабо-загрязненная территория	Сильно-загрязненная территория	Слабо-загрязненная территория
Митотический индекс, %	[4.2–5.8]	[5.0–7.7]	[2.2–6.4]	[6.4–14.9]
Уровень патологий митоза, %	[14.0–27.7]	[15.1–28.4]	[3.8–14.3]	[5.2–8.8]
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	[50.3–70.9]	[48.7–67.5]	[23.5–65.2]
	Метафазы митоза, %	[15.9–34.9]	[16.4–32.7]	[14.2–39.7]
	Анафазы-телофазы митоза, %	[7.8–20.2]	[12.6–22.2]	[18.3–39.2]
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками на стадии мета-, ана-, телофазы митоза, %	Не обнаружены	Не обнаружены	[0–10.7]
	С несколькими ядрышками в ядре, %	[0.03–2.7]	[0.8–2.1]	[0–0.9]
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	[48.7–58.3]	[56.3–66.2]	[55.1–68.3]
	Типа “кора-сердцевина”, %	[38.1–46.8]	[31.0–41.7]	[26.1–40.0]
	Вакуолизированных, %	[1.5–5.3]	[1.0–1.4]	[0–8.8]
	Компактных, %	[0–1.8]	[0–1.1]	[0.1–3.3]
	Одиночных, мкм ²	[54.1–54.1]	[54.5–57.4]	[49.0–58.4]
Площадь поверхности ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	[54.3–58.4]	[54.9–57.1]	[49.3–60.6]
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	[51.9–57.7]	[52.5–59.5]	[47.7–55.3]
	Вакуолизированных, мкм ²	[61.6–74.1]	[55.3–64.7]	[47.8–66.8]
	Компактных, мкм ²			[26.1–46.4]

($P < 0.01$). По остальным показателям различий между территориями не было выявлено. В спектрах преобладали отставания хромосом в метакинезе.

На пр. пл. 2 в двух из трех промежуточных групп проростков отсутствовала агглютинация хромосом в профазе.

Наибольшее число проростков вошло в промежуточную группу. В работе А.А. Поповой (2014) был получен такой же результат. На пр. пл. 1 мутабельная и слабомутабельная группы оказались одинакового объема.

Таким образом, в результате проведенных исследований можно установить пределы варьирования цитогенетических показателей в выделенных группах проростков семян дуба черешчатого, собранных на территориях с различной антропогенной нагрузкой в г. Москве (табл. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Установлены показатели и пределы изменчивости пролиферативной активности (митотиче-

ской активности, долей клеток на разных стадиях митоза, уровня и спектров нарушений митоза) и ядрышковых характеристик (площади поверхности одиночных ядрышек, частоты встречаемости клеток с различными типами ядрышек, частоты встречаемости клеток с остаточным ядрышком на стадии мета-, ана-, телофазы митоза) у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. Проведено сравнение установленных цитогенетических показателей с ранее выявленными в Воронежской области. Показано, что митотический индекс, подсчитанный с учетом клеток на стадии профазы митоза, доля клеток на стадии профазы митоза были ниже пределов, установленных в Воронежской области, уровень патологий митоза, подсчитанный с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, доля клеток на стадиях метафазы, ана-, телофазы митоза оказались выше.

2. Установлено, что доля клеток с разным типом ядрышек и площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизи-

рованных и компактных ядрышек не отличаются у деревьев дуба, произрастающих в г. Москве и Воронеже. В то же время площадь поверхности одиночных ядрышек и ядрышек типа “кора-сердцевина”, частота встречаемости клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза и частота встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре в г. Москве оказались ниже пределов, установленных для деревьев дуба черешчатого в Воронежской области.

3. Выявлен полиморфизм цитогенетических показателей семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на обследованных территориях г. Москвы. На более загрязненной территории выявлено 3 группы проростков, а на контрольной – 5 групп проростков по стабильности генетического материала: “мутабильная”, “слабомутабельная” и промежуточные. Описаны цитогенетические характеристики проростков, входящих в выделенные группы. В “мутабильной” группе отмечено высокое значение уровня патологий митоза и отсутствие клеток с остаточными ядрышками. “Слабомутабельная” группа характеризуется низким значением числа патологий митоза.

4. Семенное потомство из слабомутабельной группы может использоваться для создания лесонасаждений, семенное потомство из мутабельной группы – послужить материалом для лесной селекции.

5. Для целей мониторинга в качестве контроля следует использовать показатели, полученные для данного вида растений на данной территории, поскольку результаты, полученные на разных видах растений в разных регионах, могут заметно отличаться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алов И.А. Патология митоза (формы патологии, классификация, количественная характеристика) // Вестник АМН СССР. 1965. № 11. С. 58–66
- Белоусов М.В. Влияние тяжелых металлов на цитогенетическую изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.): Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2011. 160 с.
- Бурменко Ю.В., Баранова Т.В., Калаев В.Н., Сорокопудов В.Н. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства интродуцентов на примере *Rhododendron ledebourii* Rojark // Turczaninowia. 2018. Т. 21. № 1. С. 164–173.
- Васильев Д.В., Дикарева Н.С., Гераськин С.А. Многолетние исследования популяций сосны обыкновенной из районов с разным уровнем и спектром антропогенного загрязнения // Тенденции развития науки и образования. 2020. № 64-1. С. 81–88.
- Грушевская И.В., Игнатова А.Н., Малыш Ю.М., Трепашко Л.И., Токарев Ю.С., Фролов А.Н. Генетический полиморфизм природных изолятов *Nosema pyrausta* (*microsporidia: nosematidae*) // Экологическая генетика. 2017. № 1. С. 38–43.
- Гультяева Е.И., Казарцев И.А., Шайдаюк Е.Л. Молекулярно-генетический полиморфизм *Puccinia triticina* в Южном Дагестане – центре совместной эволюции возбудителя бурой ржавчины и пшеницы // Генетика. 2015. Т. 55. № 4. С. 390–397.
- Калаев В.Н. Цитогенетические реакции листовых древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2009. 414 с.
- Калаев В.Н., Попова А.А. Цитогенетические характеристики и морфологические показатели семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения // Вестник ВГУ. Серия химия, биология, фармация. 2014. № 4. С. 63–72.
- Калаева Е.А., Артюхов В.Г., Калаев В.Н. Теоретические основы и практическое применение математической статистики в биологических исследованиях и образовании. Воронеж: Издательский дом ВГУ, 2016. 282 с.
- Калаев В.Н., Артюхов В.Г., Попов В.Н., Игнатова И.В. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства сосны обыкновенной на востоке Воронежской области // Лесоведение. 2010. № 4. С. 56–65.
- Калинина Е.А., Винокурова Н.В. Особенности хромосомного полиморфизма *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) из озера Чайка национального парка “Куршская коса” // Экологическая генетика. 2017. Т. 15. № 3. С. 27–33.
- Карпова С.С. Влияние антропогенного загрязнения на цитогенетический полиморфизм семенного потомства березы повислой (*Betula pendula* Roth) в естественных и искусственных древостоях: Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2011. 149 с.
- Карпова С.С., Калаев В.Н., Артюхов В.Г., Трофимова В.А., Осташкова Л.Г., Савко А.Д. Использование морфологических характеристик ядрышек клеток корней проростков березы повислой для определения степени загрязнения окружающей среды // Известия РАН. Сер. биол. 2006. № 1. С. 86–94.
- Качыбекова А.К., Чекиров К.Б. Кариологические особенности ели Тянь-Шаньской (*Picea schrenkiana* subsp. *Tianschanica*) в условиях антропогенного загрязнения г. Бишкек // Электронный научный журнал “Universum: Химия и биология”. 2020. № 6(72). URL: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/9516>.
- Кулакова Н.Ю., Колесников А.В., Баранова Ю.А., Голубева М.В. Исследование адаптационных возможностей дуба черешчатого (*Quercus robur*) к автотранспортному загрязнению // Russian J. Agricultural & Socio-Economic Sciences. 2017. Т. 2. № 62. С. 239–249.
- Ладнова Г.Г., Федотова И.Э., Курочицкая М.Г., Силутина В.В. Цитогенетические изменения в клетках апикальной меристемы зеленых насаждений города в зависимости от уровня антропогенной нагрузки // Юг России: экология, развитие. 2017. Т. 12. № 3. С. 146–152.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1990. 352 с.
- Нахаева В.И., Александрова Т.В., Рубцова А.В. Генетический полиморфизм в популяциях *Trifolium repens*,

произрастающих в различных условиях окружающей среды г. Омска // Успехи современного естествознания. 2015. № 1. С. 49–53.

Патент Российской Федерации № 2654605 МПК А01Н 1/04 (2006.01); А01Н 5/00 (2006.01). Способ оценки по цитогенетическим показателям качества семян *Rhododendron ledebourii* Rojark / Баранова Т.В., Калаев В.Н., Бурменко Ю.В.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2016140096; заявл. 11.10.2016, опубл. 21.05.2018, Бюл. № 15. — 16 с.

Патент Российской Федерации № 2662650, МПК А01Н 1/04 (2006.01); А01Н 5/00 (2006.01). Способ отбора материнских растений *Rhododendron ledebourii* Rojark., продуцирующих семенное потомство с разным уровнем стабильности генетического материала / Баранова Т.В., Калаев В.Н., Бурменко Ю.В.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2016139879, заявл. 10.10.2016, опубл. 26.07.2018, Бюл. № 21. — 13 с.

Патент Российской Федерации № 2681105, МПК А01Н 1/04 (2006.01). Способ отбора материнских растений *Picea pungens* Engelm., продуцирующих семенное потомство с разным уровнем стабильности генетического материала и лучшими морфометрическими показателями / Баранова Т.В., Калаев В.Н.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2018114226, заявл. 17.04.2018, опубл. 04.03.2019, Бюл. № 7. — 7 с.

Попова А.А. Цитогенетический и морфологический полиморфизм дуба черешчатого семенного потомства

деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях антропогенного загрязнения (на примере г. Воронеж): Дис. ... степени канд. биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2014. 142 с.

Челдизе П.В., Зацепина О.В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи современной биологии. 1988. Т. 105. № 2. С. 252–268.

Шейкина О.В., Криворотова Т.Н., Гладков Ю.Ф. Генетический полиморфизм и дифференциация семян сосны обыкновенной разных селекционных категорий по ISSR-маркерам // Лесотехнический журн. 2019. № 4. С. 15–24.

Grill D., Müller M., Tausz M., Strnad B., Wonisch A., Raschi A. Effects of sulphurous gases in two CO₂ springs on total sulphur and thiols in acorns and oak seedlings // Atmospheric Environment. 2004. V. 38. No. 23. P. 3775–3780.

Korshikov I., Belonozhko Y., Lapteva H. Cytogenetic abnormalities in seed progenies of *Pinus pallasiana* d. Don stands from technogenic polluted lands in the steppe of Ukraine // Ekológia (Bratislava). 2019. V. 38. № 2. P. 117–125.

Pavlica M., Besendorfer V., Roša J., Papeš D. The cytotoxic effect of wastewater from the phosphoric gypsum depot on common oak (*Quercus robur* L.) and shallot (*Allium cepa* var. *ascalonicum*) // Chemosphere. 2000. V. 41. № 10. P. 1519–1527.

Sluchyk V., Sluchyk I., Shyichuk A. Assessment of both environmental cytotoxicity and trace metal pollution using *Populus simonii* Carr. as a bioindicator // Environmental Monitoring & Assessment. 2017. V. 186. P. 6645–6650.

Cytogenetic Polymorphism of the Common Oak's Seed Progeny under the Conditions of Anthropogenic Pollution's in Moscow

V. N. Kalaev^{1, *}, I. V. Ignatova¹, N. Yu. Kulakova², E. A. Kalaeva¹, and S. A. Eprintsev¹

¹Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh, 394018 Russia

²Institute of Forest Science of the RAS, Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030, Russia

*E-mail: Dr_Huixs@mail.ru

A cytogenetic study of the seed progeny of the common oak (*Quercus robur* L.) trees growing in various districts of Moscow with different levels of anthropogenic pollution was carried out. Indicators and variability limits of proliferative activity (mitotic activity, proportion of cells at certain stages of mitosis, level of mitosis failures) and nucleolar features (surface area of a single nucleolus, occurrence frequency of cells with different types of nucleoli, occurrence frequency of cells with residual nucleolus at the stage of meta-, ana, telophase of mitosis) of the seed progeny of the common oak. Polymorphism of cytogenetic parameters was revealed among the seed progeny of common oak trees growing in the studied areas within Moscow: groups of seedlings with different levels of genetic material stability were found (mutable – seedlings with a high level of mitotic disturbances, resistant – with a low level, intermediate groups). The number of identified groups depends on the area's anthropogenic pollution degree. On the contaminated area, 3 groups were identified (mutable, resistant, intermediate), and on the one with a “clean” environment – 5 groups (mutable, resistant and 3 intermediate). The cytogenetic characteristics of the seedlings included in the selected groups were described, as well as the limits of the cytogenetic parameters variation depending on the level of pollution of the territory. A total and intragroup comparison was carried out regarding cytogenetic parameters of common oak seedlings collected in territories with different levels of anthropogenic pollution with the previously established characteristics of common oak seedlings in the Voronezh region. Differences were revealed in the proliferative activity indicators and nucleolar characteristics of the common oak's seed progeny growing in different regions of the centre of the European part of the Russian Federation.

Keywords: mitotic activity, mitosis failures, nucleolar features, residual nucleoli.

Acknowledgements: The study was carried out with a support from RFBR (№ 19-05-00660_A “Developing a socio-economic condition optimisation model for large cities population”).

REFERENCES

- Alov I.A., Patologiya mitoza (formy patologii, klassifikatsiya, kolichestvennaya kharakteristika) (Mitosis pathology (forms of pathology, classification, quantitative characteristics)), *Vestnik AMN SSSR*, 1965, No. 11, pp. 58–66.
- Belousov M.V., *Vliyanie tyazhelykh metallov na tsitogeneticheskuyu izmenchivost' sosny obyknovЕННОЙ (Pinus sylvestris L.)*. Diss. kand. biol. nauk (The influence of heavy metals on the cytogenetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)). Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2011, 160 p.
- Burmenko Y.V., Baranova T.V., Kalaev V.N., Sorokopudov V.N., Tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva introdutsentov na primere *Rhododendron ledebourii* Pojark (Cytogenetic polymorphism of seed progeny of introduced plants on the example of *Rhododendron ledebourii* Pojark.), *Turczaninowia*, 2018, Vol. 21, No. 1, pp. 164–173.
- Chelidze P.V., Zatssepina O.V., Morfofunktsional'naya klassifikatsiya yadryshek (Morphofunctional classification of nucleole), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1988, Vol. 105, No. 2, pp. 252–268.
- Grill D., Müller M., Tausz M., Strnad B., Wonisch A., Raschi A., Effects of sulphurous gases in two CO₂ springs on total sulphur and thiols in acorns and oak seedlings, *Atmospheric Environment*, 2004, Vol. 38, No. 23, pp. 3775–3780.
- Grushevaya I.V., Ignatieva A.N., Malyshev J.M., Tokarev Y.S., Frolov A.N., Trepashko L.I., Genetic polymorphism of natural isolates of *Nosema pyrausta* (Microsporidia: Nosematidae), *Russian J. Genetics: Applied Research*, 2018, Vol. 8, No. 2, pp. 135–139.
- Gulyaeva E.I., Kazartsev I.A., Shaydayuk E.L., Molecular-genetic polymorphism of *Puccinia triticina* in Southern Dagestan relating to the center of the common evolution between agent causing leaf rust and wheat, *Russian J. Genetics*, 2019, Vol. 55, No. 4, pp. 418–425.
- Kachybekova A.K., Chekurov K.B., available at: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/9516>
- Kalaev V.N., Artyukhov V.G., Popov V.N., Ignatova I.V., Tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva sosny obyknovЕННОЙ na vostoке Voronezhskoi oblasti (Cytogenetic polymorphism of pine seeds in Eastern Voronezh region), *Lesovedenie*, 2010, No. 4, pp. 56–65.
- Kalaev V.N., Popova A.A., Tsitogeneticheskie kharakteristiki i morfologicheskie pokazateli semenogo potomstva derev'ev duba chereschatogo (*Quercus robur* L.), proizrastayushchikh na territoriyakh s raznym urovnem antropogennogo zagryazneniya (Cytogenetic characteristics and morphological parameters of english oak seed progeny oak (*Quercus robur* L.), growing in territories with different levels of anthropogenic pollution), *Vestnik VGU. Seriya khimiya, biologiya, farmatsiya*, 2014, No. 4, pp. 63–72.
- Kalaev V.N., *Tsitogeneticheskie reaktsii listvennykh drevnykh rastenii na stressovye usloviya i perspektivy ikh ispol'zovaniya dlya otsenki genotoksichnosti okruzhayushchei sredy*. Diss. d-ra biol. nauk (Cytogenetic reactions of deciduous woody plants to stress conditions and prospects for their use for assessing the genotoxicity of the environment. Doctor's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2009, 414 p.
- Kalaeva E.A., Artyukhov V.G., Kalaev V.N., *Teoreticheskie osnovy i prakticheskoe primenenie matematicheskoi statistiki v biologicheskikh issledovaniyakh i obrazovanii* (Theoretical basics and practical application of mathematical statistics in biological research and education), Voronezh: Izdatel'skii dom VGU, 2016, 282 p.
- Kalinina E.A., Vinokurova N.V., Osobennosti khromosomnogo polimorfizma *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) iz ozera Chaika natsional'nogo parka "Kurshskaya kosa" (Peculiarities of chromosomal polymorphism *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) from lake Chaika of the national park "Curonian Spit"), *Ekologicheskaya genetika*, 2017, Vol. 15, No. 3, pp. 27–33.
- Karpova S.S., Kalaev V.N., Artyukhov V.G., Trofimova V.A., Ostashkova L.G., Savko A.D., The use of nucleolar morphological characteristics of birch seedlings for the assessment of environmental pollution, *Biology Bulletin*, 2006, Vol. 33, No. 1, pp. 73–80.
- Karpova S.S., *Vliyanie antropogennogo zagryazneniya na tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva berezy povisloi (Betula pendula Roth) v estestvennykh i iskusstvennykh drevostoyakh*. Diss. kand. biol. nauk (Influence of anthropogenic pollution on cytogenetic polymorphism of seed progeny of silver birch (*Betula pendula* Roth) in natural and artificial stands. Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2011, 149 p.
- Korshikov I., Belonozhko Y., Lapteva H., Cytogenetic abnormalities in seed progenies of *Pinus pallasiana* d. Don stands from technogenic polluted lands in the steppe of Ukraine, *Ekologia (Bratislava)*, 2019, Vol. 38, No. 2, pp. 117–125.
- Kulakova N.Y., Kolesnikov A.V., Baranova Y.A., Golubeva M.V., Issledovanie adaptatsionnykh vozmozhnostei duba chereschatogo (*Quercus robur*) k avtotransportnomu zagryazneniyu (The study of adaptive capacity of oak (*Quercus robur*) to motor transport pollutions), *Russian J. Agricultural & Socio-Economic Sciences*, 2017, Vol. 2, No. 62, pp. 239–249.
- Ladnova G.G., Fedotova I.E., Kurochitskaya M.G., Silyutina V.V., Tsitogeneticheskie izmeneniya v kletkakh apikal'noi meristemy zelenykh nasazhdenii goroda v zavisimosti ot urovnya antropogennoi nagruzki (Cytogenetic changes in cells of the apical meristem of green planting of the city depending on the level of anthropogenic load), *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2017, Vol. 12, No. 3, pp. 146–152.
- Lakin G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 351 p.
- Nakhaeva V.I., Aleksandrova T.V., Rubtsova A.V., Geneticheskii polimorfizm v populyatsiyakh *Trifolium repens*, proizrastayushchikh v razlichnykh usloviyakh okruzhayushchei sredy g. Omska (Genetic polymorphism in *Trifolium repens* population growing in different environmental conditions in the city of Omsk), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2015, No. 1, pp. 49–53.
- Pavlica M., Besendorfer V., Roša J., Papeš D., The cytotoxic effect of wastewater from the phosphoric gypsum depot on common oak (*Quercus robur* L.) and shallot (*Allium cepa* var. *ascalonicum*), *Chemosphere*, 2000, Vol. 41, No. 10, pp. 1519–1527.
- Popova A.A., *Tsitogeneticheskii i morfologicheskii polimorfizm duba chereschatogo semenogo potomstva derev'ev duba chereschatogo (Quercus robur L.) v usloviyakh antropogennogo zagryazneniya (na primere g. Voronezh)*. Diss.

kand. biol. nauk (Cytogenetic and morphological polymorphism of the pedunculate oak seed progeny of the pedunculate oak trees (*Quercus robur* L.) under conditions of anthropogenic pollution (case study of Voronezh). Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2014, 142 p.

Sheikina O.V., Krivorotova T.N., Gladkov Y.F., Geneticheskii polimorfizm i differentsiatsiya semyan sosny obyknovvennoi raznykh selektsionnykh kategorii po ISSR-markeram (Genetic polymorphism and seed differentiation Scots pine seeds of different selection categories using ISSR-markers), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2019, No. 4, pp. 15–24.

Sluchyk V., Sluchyk I., Shyichuk A., Assessment of both environmental cytotoxicity and trace metal pollution using *Populus simonii* Carr. as a bioindicator, *Environmental Monitoring & Assessment*, 2017, Vol. 186, pp. 6645–6650.

Sposob otbora materinskikh rastenii Picea pungens Engelm., produtsiruyushchikh semennoe potomstvo s raznym urovnem stabil'nosti geneticheskogo materiala i luchshimi morfometricheskimi pokazatelyami, 2019, March 04.

Sposob otbora materinskikh rastenii Rhododendron ledebourii Pojark., produtsiruyushchikh semennoe potomstvo s raznym urovnem stabil'nosti geneticheskogo materiala, 2018, July 26.

Sposob otsenki po tsitogeneticheskim pokazatelyam kachestva semyan Rhododendron ledebourii Pojark, 2018, May 21.

Vasil'ev D.V., Dikareva N.S., Geras'kin S.A., Mnogoletnie issledovaniya populyatsii sosny obyknovvennoi iz raionov s raznym urovnem i spektrom antropogennogo zagryazneniya (Long-term studies of Scots pine populations from areas with different levels and spectrum of anthropogenic pollution), *Tendentsii razvitiya nauki i obrazovaniya*, 2020, No. 64-1, pp. 81–88.