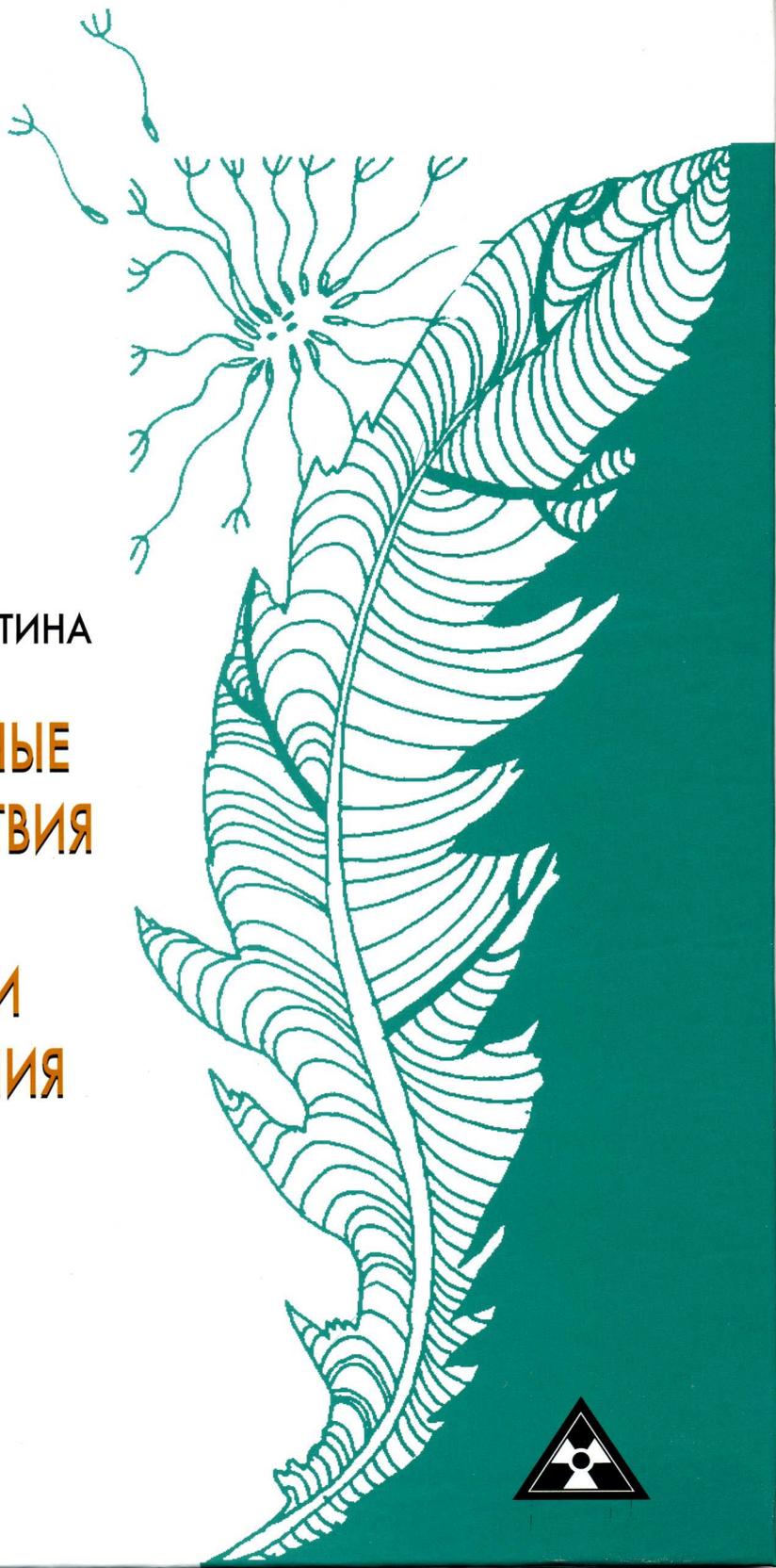


В.Н. ПОЗОЛОТИНА

ОТДАЛЕННЫЕ
ПОСЛЕДСТВИЯ
ДЕЙСТВИЯ
РАДИАЦИИ
НА РАСТЕНИЯ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В.Н. ПОЗОЛОТИНА

ОТДАЛЕННЫЕ
ПОСЛЕДСТВИЯ
ДЕЙСТВИЯ РАДИАЦИИ
НА РАСТЕНИЯ

ЕКАТЕРИНБУРГ
ИЗДАТЕЛЬСТВО «АКАДЕМКНИГА»
2003

УДК 577.391: 504.53.054 В.Н. ПОЗОЛОТИНА. ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ
ДЕЙСТВИЯ РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ. — ЕКАТЕРИН-
БУРГ: ИЗДАТЕЛЬСТВО «АКАДЕМКНИГА», 2003. —
244 С.

ISBN 5-93472-100-3

В монографии обобщены результаты многолетних исследований по радиозологии и радиобиологии растений, выполненных в Отделе континентальной радиозологии Института экологии растений и животных УрО РАН. Рассматриваются закономерности формирования отдаленных соматических и генетических последствий радиационного воздействия у растений. Проанализирована динамика пострадиационных изменений в модельных популяциях, а также проявление отдаленных последствий действия излучения в ряду семенных генераций и в чреде поколений. Приводятся результаты радиозологических и радиобиологических исследований в зонах радионуклидного загрязнения в разных географических регионах (зона аварии на Чернобыльской АЭС, территория Урала, загрязненная в результате деятельности ПО «Маяк», техногенно-нарушенные участки Алданского нагорья в Республике Саха).

Книга представляет интерес для широкого круга специалистов в области радиозологии и радиобиологии растений, генетики, общей экологии и охраны природы.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР:

акад. В.Н. Большаков

РЕЦЕНЗЕНТ:

д.б.н., проф. В.С. Безель

Работа выполнена при поддержке грантов:

РФФИ (01-05-64116,

РФФИ-Урал (01-04-96402)

ISBN 5-93472-100-3

© В.Н. Позолотина, 2003
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2003
© Оформление: Издательство
«Академкнига», 2003

ВВЕДЕНИЕ

Радионуклидное загрязнение биосферы, обусловленное испытаниями ядерного оружия и развитием ядерных технологий, к концу XX столетия приобрело глобальный характер, достигая в отдельных регионах критических уровней. В совокупности с мощной нагрузкой других техногенных факторов это обстоятельство делает особенно актуальной проблему отдаленных последствий радиационного воздействия для всего живого.

В радиоэкологии с первых шагов ее становления были определены два взаимодополняющих друг друга направления: в задачи первого входило изучение закономерностей накопления, миграции и распределения радионуклидов в природных экосистемах, второго — исследование влияния ионизирующих излучений на популяции и сообщества организмов (Тимофеев-Ресовский, 1957; Передельский, 1957; Odum, 1957; Platt, 1957). В ходе развития этих направлений между ними часто отсутствовала должная взаимосвязь. С одной стороны, работы по определению содержания радионуклидов, скорости их миграции не завершались оценкой биологических последствий этих процессов, а с другой — биологи, обнаружив изменения у живых организмов, затруднялись с интерпретацией этих данных, не имея полного представления о радиоэкологической ситуации в биогеоценозе.

Поэтому при работе в природных загрязненных экосистемах так важно сочетать решение трех задач: 1) дать общую оценку радионуклидного загрязнения региона с выяснением основных источников выбросов, их изотопного состава, динамики развития ситуации с момента загрязнения; 2) выявить подробную характеристику уровней накопления и распределения радионуклидов в компонентах экосистем, а также рассчитать создаваемую ими дозовую нагрузку в локальных местообитаниях; 3) изучить последствия хронического облучения в популяциях разных видов живых организмов.

Радионуклиды, поступившие в природные экосистемы с глобальными выпадениями или в результате аварийных выбросов и стоков, распределены очень неравномерно, что обуславливает широкий диапазон дозовых нагрузок в пределах загрязненных территорий (Тихомиров, 1972; Алексахин, 1982). Крупномасштабные эксперименты с облучением больших участков разных типов экосистем от мощных источников гамма-излучения сыграли большую роль в понимании важнейших закономерностей сукцессионных изменений в экосистемах

после облучения («Вопросы радиоэкологии», 1968), однако сложные взаимосвязи в природных сообществах модифицируют первичные эффекты облучения, не раскрывая их сути. Кроме того, при оценке биологических эффектов в биогеоценозах трудно вычленить влияние отдельных факторов из всей совокупности условий окружающей среды. Поэтому очень важно сочетать системные исследования в природных радиоактивно-загрязненных комплексах с изучением закономерностей реакций живых организмов на облучение в мелкомасштабных экспериментах, редуцирующих сложные комплексы до относительно простых систем. Созданное Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1962) направление экспериментальной радиационной биогеоценологии по-прежнему остается актуальным.

При рассмотрении отдаленных последствий действия радиации на растения мы выделяем два аспекта: во-первых, различаем соматические отдаленные последствия, которые проявляются на протяжении нескольких лет у непосредственно облученных растений; во-вторых, учитывая, что популяции существуют не только в пространстве, но и во времени, выделяем генетические отдаленные последствия, которые могут проявляться у потомков облученных растений в ряду семенных генераций и череде поколений. Предлагаемое подразделение в достаточной мере условно, поскольку нарушения в соматических клетках затрагивают также их генетические структуры. Однако отличие последствий поражения вегетативных и генеративных органов для судьбы популяций весьма существенно. Подобная классификация успешно применяется при анализе эффектов ионизирующей радиации у животных и человека (Воробцова, 2002).

Настоящая книга посвящена обобщению результатов экспериментальных работ и натурных исследований, выполненных автором в ценопопуляциях, испытывающих действие повышенного радиационного фона. Главная цель работы заключается в выявлении закономерностей формирования отдаленных соматических и генетических последствий радиационного воздействия на растения. В отдельных главах рассматриваются разные вопросы:

— изучение внутривидовой изменчивости радиочувствительности растений и связи этого феномена с процессами пострадиационного поражения и восстановления в модельных популяциях разных видов: древесных — березы и ели, травянистых — одуванчика, а также оценка динамики проявления соматических эффектов, определяющих морфологическую структуру популяций;

— исследование в многолетних экспериментах отдаленных генетических последствий облучения в ряду семенных генераций M_1 ,

M_2 , M_3 (потомство разных лет у одуванчика) и в череде поколений F_1 - F_5 ;

— изучение на примере одуванчика жизнеспособности, мутабельности и адаптивного потенциала семенного потомства растений, переживших острое облучение в первый период после аварии на Чернобыльской АЭС;

— детальная оценка радиоэкологической ситуации в Уральском регионе и изучение отдаленных последствий длительного (в течение нескольких десятков поколений) воздействия низкоинтенсивного излучения от долгоживущих искусственных радионуклидов на ценопопуляцию одуванчика;

— оценка радиоэкологической ситуации в районе крупного уранового месторождения, изучение действия повышенных концентраций тяжелых естественных радионуклидов и обусловленных ими дозовых нагрузок на локальные ценопопуляции ольхи кустарниковой.

Анализ результатов исследований свидетельствует о том, что спустя годы после острой реакции на облучение соматические отдаленные последствия проявляются у растений в разнообразных радиоморфозах, в нестабильности сроков прохождения основных фаз развития, в расширении амплитуды изменчивости разных признаков. Генетические отдаленные последствия проявляются у потомков организмов, однократно облученных в сублетальных дозах, в ряду семенных генераций и череде поколений, а также у растений, испытывающих на протяжении длительного времени действие малых доз радиации. И в том, и другом случае отмечены повышенная частота аномалий в развитии, увеличение уровня смертности и расширение диапазона изменчивости разных признаков, причем со временем утрачивает значение величины дозы облучения, полученной предшественниками.

Сходство проявления отдаленных последствий у растений после однократного острого облучения в экспериментах и длительного хронического воздействия в природных ценопопуляциях из разных географических регионов позволяет предполагать, что растения используют один и тот же арсенал ответных реакций. В их основе лежат фундаментальные механизмы, возникшие на ранних этапах эволюции биоты. Фактически после облучения происходит реализация во времени генетической программы, обеспечивающей устойчивость живых систем и возможности их адаптации в изменяющихся условиях внешней среды. Анализ собственных и литературных данных убеждает в том, что обнаруженные закономерности проявления отдаленных последствий действия радиации на растения имеют не частное, а общебиологическое значение.

Решение основных теоретических задач радиоэкологии позволит создать прочную научную базу, необходимую для выработки методологии и критериев оценки состояния среды в условиях радиационного воздействия. Обширные территории с разными типами экосистем подвергались в прошлом, испытывают в настоящее время или будут испытывать в будущем влияние малых и больших доз радиации. Дать точный прогноз отдаленных последствий облучения, по-видимому, принципиально невозможно, поскольку радиация индуцирует в живых организмах на разных уровнях их организации сложные, разнонаправленные, вероятностные процессы. В этот комплекс входят и системы репарации, и реакции, усугубляющие первичное поражение, все они могут быть модифицированы сопутствующими факторами среды. Тем не менее вероятностная оценка отдаленных последствий радиационного воздействия может и должна быть сделана корректно. Радиоэкологические исследования как в модельных, так и в природных популяциях, расширяя знания о фундаментальных механизмах обеспечения устойчивости живых систем, создают для этого необходимые предпосылки.

ПРОБЛЕМА ОТДАЛЕННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ РАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА РАСТЕНИЯ

Эволюция биологических видов на Земле протекала в условиях определенного комплекса абиотических факторов: это разнообразные химические вещества, а также физические воздействия — температура, свет, гравитация, давление атмосферы, магнитные поля т.д. Ионизирующие излучения всегда пронизывали биосферу, так как их источниками являются космические лучи и собственные радиоактивные изотопы Земли (Эйзенбад, 1968; Перцов, 1973). В ходе эволюции интенсивность излучений снижалась, что связано с радиоактивным распадом долгоживущих радионуклидов, кроме того, формирование атмосферы создавало дополнительную защиту от космических лучей. В итоге длительных эволюционных процессов живые существа приспособились к определенной интенсивности разных воздействий, в том числе выработали приспособления и к низкоинтенсивным ионизирующим излучениям.

Оценивая роль естественного радиационного фона (ЕРФ) Земли для биоты, необходимо выделить два аспекта: 1) физиологический, т.е. влияние радиации на процессы жизнедеятельности ныне живущих организмов, и 2) эволюционный, затрагивающий филогенез видов (Кузин, 1991). Французские исследователи (Planel et al., 1965) впервые показали в экспериментах, что живые организмы в условиях значительного снижения естественного радиационного фона испытывают угнетение всех физиологических реакций. Впоследствии на значительно большем материале, используя в качестве объектов исследования представителей микроорганизмов, растений, животных, в том числе млекопитающих, и при более строгих условиях экспериментов те же выводы подтвердили российские авторы (Кузин, 1986).

Эволюционная значимость ЕРФ определяется мутагенным действием ионизирующих излучений. Выделив элементарные эволюционные факторы: мутационный процесс, популяционные волны, изоляцию и отбор, Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавт. (1969) полагали, что естественный радиационный фон, инициируя мутационный процесс, является поставщиком наследственных изменений, т.е. элементарного материала для отбора.

Действие на живые организмы ионизирующих излучений большой интенсивности (вьше ЕРФ) стало основным предметом исследований радиобиологии. На первых этапах становления этой новой научной дисциплины главный интерес привлекали специфика фактора воздействия, а также разнообразие ответных реакций живых организмов на облучение. Параллельно с феноменологическим описанием эффектов создавалась теория биологического действия ионизирующих излучений (Бреславец, 1946; Фриц-Ниггли, 1961; Бак, Александер, 1963; Ли, 1963; Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, 1947).

С самого начала радиобиология складывалась как междисциплинарная наука, в ней использовались подходы и методы биофизики, цитологии, генетики, биохимии, физиологии. По мере развития исследований пришло понимание, что получаемые радиобиологами результаты служат источником новых идей в этих смежных областях, а выявленные закономерности радиационных эффектов имеют значимость не узкоспециальную, а общебиологическую, поскольку в них раскрывается новое видение фундаментальных свойств живых систем (Верховская, 1955; Тимофеев-Ресовский, 1956; Лучник, 1968; Read, 1959; Evans, 1965; Chadwick, Leenhouts, 1981).

Изучение радиационных процессов на уровне биомолекул и субклеточных структур позволило сформулировать принцип «попадания», т.е. поражения биоструктур в результате поглощения энергии квантов или действия первичных продуктов радиолита, который и сейчас лежит в основе всех теоретических построений радиобиологии. Возникли представления об «уникальных структурах», повреждения которых являются пусковым моментом для инициации множества биохимических нарушений в облученных организмах. Генетики идентифицировали эти уникальные структуры с молекулами ДНК — носителями генетической информации в клетках (Ли, 1963; Бак, Александер, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1968; Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, 1947; Chadwick, Leenhouts, 1975; Luchnik et al., 1976).

Альтернативной концепцией стало представление о множественности повреждений клеточных органелл при облучении. Суть концепции заключалась в том, что лучевое поражение клетки реализуется через деструкцию массовых структур в ходе цепных реакций. Исследования в этом направлении позволили расшифровать множество сложных причинно-следственных связей, приводящих к гибели клетки (Граевский, 1969; Кузин, 1970, 1986; Clarke, Lang, 1965; Хуг, Келлерер, 1966). Со временем противостояние этих двух концепций значительно сгладилось. Пополнение знаний о конкретных механизмах радиобиологических реакций показало, что принцип «попадания», несом-

ненно, справедлив во всех случаях, поскольку отражает дискретный характер взаимодействия излучений с веществом. Дальнейшее развитие событий в живых клетках зависит от их биологических особенностей.

В делящихся клетках доминирующую роль играют процессы поражения уникальных молекул ядерной ДНК. В клетках высокоспециализированных, где генетический код может быть представлен во многих копиях (следствие полиплоидии или многоаллельности генов, наличие собственной ДНК в многочисленных пластидах и митохондриях), большую значимость приобретают процессы множественного поражения клеточных органелл, в частности перекисного окисления липидов в мембранах, которые выполняют в этом случае роль уникальных структур.

Чрезвычайно важным не только для радиобиологии, но и биологии в целом следует считать открытие феномена пострадиационного восстановления клеток, в основе которого лежат ферментативные процессы репарации ДНК (Корогодин, 1966; Лучник, 1968; Setlow, 1968; Trosko, Mansour, 1968; Saito, Werbin, 1969; Painter, Wolff, 1973; Chadwick, Leenhouts, 1975; Setlow, Carrier, 1985; Price, 1993). Это открытие с полным правом можно считать одним из главных событий в биологии XX в. после создания Дж. Уотсоном и Ф. Криком модели двойной спирали ДНК (Акифьев, Дегтярев, 1999). После этого открытия стала проясняться основная проблема теории эволюции, связанная с противоречием между стабильностью генома, обеспечивающей продолжительное существование отдельных видов живых существ, и чрезвычайно широкой изменчивостью, наблюдаемой в пределах видов. После открытия внутриклеточных систем восстановления стало ясно, что конечный радиобиологический эффект представляет собой результирующую многих разнонаправленных реакций, которые разворачиваются на всех уровнях организации: молекулярно-клеточном, онтогенетическом, популяционном, ценотическом. Важно отметить, что как процессы поражения, так и восстановления могут быть модифицированы многочисленными сопутствующими абиотическими или биотическими факторами («Пострадиационная репарация», 1970; Тихомиров, 1972; Гродзинский, 1989; Neary, 1957; Sparrow et al., 1961; Milvy, 1973; Brown, 1983; Pozolotina, 1996). Таковы в очень кратком изложении основные вехи становления общей радиобиологии, в русле которой развиваются радиобиология и радиоэкология растений.

Большой вклад в изучение реакций растительных организмов на облучение внесла Л.П. Бреславец (1946), представившая в своей монографии фактически все феномены, вызываемые у растений облучением, — от стимуляции и многочисленных радиоморфозов до задер-

жки в росте и гибели организмов. В книге Е.И. Преображенской (1971) приведены результаты многолетних работ по оценке радиочувствительности семян многих десятков видов растений, что позволило ей установить определенные связи чувствительности видов к этому фактору с их филогенетическим возрастом (Преображенская, Тимофеев-Ресовский, 1962). Масштабные исследования в этой области были выполнены в Брукхевенской национальной лаборатории, сотрудники которой установили корреляционную связь радиоустойчивости растений с размером интерфазных хромосом (Sparrow et al., 1961, 1968, 1976). В ходе дальнейшей разработки проблемы сравнительной радиорезистентности организмов были сформулированы понятия «надежности генома» и «радиотаксономии» (Корогодин, 1982). Рассматривая устойчивость организмов к ионизирующим излучениям как фундаментальную характеристику генетического аппарата живых клеток, Б.И.Сарапульцев и С.А.Гераськин (1993) предложили оригинальную концепцию, связывающую уровни надежности генома с основными этапами биологической эволюции.

Фундаментальные исследования по действию радиации на целостные растительные организмы, в частности на их рост, развитие, продуктивность и физиолого-биохимические особенности, а также модифицирующее действие на радиочувствительность различных факторов среды проводились во многих научных центрах (Васильев, 1962; Батыгин, Савин, 1966; Савин, 1981; Sparrow et al., 1961; Deering, 1968; Conger et al., 1971; Condero, Gunckel, 1982a; Brown, 1983; Poinso-Balaguer et al., 1991). Неизменно высок авторитет киевской школы радиобиологов растений (Коломиец, 1982; Гудков, 1985; Кутлахмедов, 1985; Гродзинский, 1989; Костюк, Михеев, 1997), в работах которых освещается и обобщается широчайший круг вопросов — от молекулярно-клеточных механизмов действия радиации до математического моделирования радиобиологических реакций у высших растений.

Выдающимся вкладом в развитие общей биологии можно считать работы, выполненные в пограничной области генетики и радиобиологии. В них выделены основные категории генетических эффектов от ионизирующих излучений, оценены количественные зависимости в проявлении мутаций от дозы и мощности излучения, выявлена динамика мутационного процесса как после острого воздействия, так и в результате хронического облучения популяций растений (Дубинин, 1963, 2000; Шевченко, Померанцева, 1985; Шевченко и др., 1992; Шевченко, 1997; Сойфер, 1997; Дубинин, 2000; Catcheside, 1948; Anderson et al., 1949; Bhaskaran, Swaminathan, 1962; Avid et al., 1980; Price, 1993; Mothersill, Seymour, 1998; Moustacchi, 2000; Richardson, Jasin, 2000).

Заслуживают внимания работы по изучению действия тяжелых естественных радионуклидов на растения и их популяции, в которых, помимо изменчивости различных морфологических параметров, представлены общие закономерности мутационного процесса в ответ на облучение (Попова и др., 1984; «Тяжелые ...», 1990). Принципиально важные фундаментальные результаты получены при оценке состояния природной флоры в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (Фролова, Попова, 1990; Попова и др., 1992, 1994; Козубов, Таскаев, 1994; «Радиоэкологические исследования ...», 1993; «Воздействие ...», 1996; Шевченко и др., 1999; Федотов и др., 2002).

Несколько автономное положение по отношению к радиобиологии занимает радиоэкология, основные задачи которой сводятся, во-первых, к изучению закономерностей миграции и распределения радионуклидов по компонентам экосистем, во-вторых, к изучению биологического воздействия ионизирующих излучений на популяции и сообщества живых организмов (Передельский, 1957; Тимофеев-Ресовский, 1957; Плэтт, 1968; Odum, 1957). Ключевые исторические вехи развития этого направления в России изложены в работе И.В. Молчановой и В.Н. Позолотиной (1999).

В рамках сложившейся в радиобиологии парадигмы мы располагаем детальными знаниями о процессах, протекающих после облучения на молекулярно-клеточном и онтогенетическом уровнях, при этом остаются менее изученными закономерности реакции облученных популяций. Между тем свойства живых организмов определяются интеграцией процессов и явлений на трех уровнях организации: на клеточно-молекулярном уровне генетическая информация записана и может быть изменена при облучении, на онтогенетическом — информация реализуется в фенотипах, а на популяционном уровне она преобразуется посредством отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Иерархическая структурно-функциональная организация живых организмов предполагает многоуровневую систему ответных реакций на внешние воздействия. Сквозной анализ такого системного явления как адаптивный ответ на облучение от клеток до популяций следует проводить с большой осторожностью. То, что на одном уровне организации рассматривается как повреждение системы в результате облучения, на более высоком уровне получает принципиально другую оценку (Батыгин, 1977). Так, повреждение молекулы ДНК при облучении клетки может привести к гибели клетки, и это, несомненно, акт поражения на молекулярно-клеточном уровне. Однако меристематическая ткань, избавившись от наиболее пораженных элементов, как правило, восстанавливается за счет репопуляции полноценных клеток

(Гудков, 1985). Внутриклеточные системы восстановления способны предотвратить гибель клетки, но в процессе репарации часто возникают ошибки, которые ведут к увеличению груза генетических нарушений в геноме и могут дать негативные эффекты в следующих поколениях (Айала, Кайгер, 1988).

В пределах растения гибель верхушечной меристемы можно рассматривать как поражение на тканевом уровне, но снятие апикального доминирования приводит к развитию многовершинности и дальнейшему формированию метамерных органов из здоровых клеток, что в конечном итоге способствует поддержанию нормы на онтогенетическом уровне. Жизнь организмов, которым присуща большая изменчивость радиоустойчивости, протекает в пределах популяций. И в этом случае гибель отдельных наиболее пораженных индивидуумов ведет к сохранению генетической и физиологической чистоты на более высоком уровне биологической иерархии.

Таким образом, первопричиной изменений в популяциях и сообществах на радиоактивно загрязненных территориях являются радиобиологические эффекты у целостных организмов, которые в свою очередь обусловлены процессами, протекающими в клетках и субклеточных структурах (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Подчеркивая взаимосвязь процессов на всех уровнях организации живого, необходимо учитывать также принцип эмерджентности: целое всегда больше суммы его частей и всегда имеет особые свойства, которых нет у составляющих компонентов, не объединенных системными связями (Лежачус, 1986; Реймерс, 1994). Комплексный подход к рассмотрению отдаленных последствий воздействия радиации на живые организмы создает целостное представление о происходящих изменениях.

Действие ионизирующих излучений на популяции и сообщества организмов исследовалось разными научными коллективами в трех основных направлениях:

1. Наблюдения в зонах с повышенным уровнем содержания естественных радионуклидов, поскольку такие регионы есть на всех континентах: в Бразилии и на юге Аргентины, во Франции и в Чехии, штат Керала в Индии, урановые провинции в США, обширные урановые месторождения на юге Африки и в ряде регионов России (Эйзенбад, 1967; Перцов, 1973; «Тяжелые ...», 1990; Кузин, 1991; Stoklasa, Penkava, 1932; Grunberg, 1964; Garten et al., 1981). Кроме того, исследованы зоны, загрязненные искусственными радиоизотопами: полигоны от испытания ядерного оружия, промышленные площадки ядерных предприятий, а также зоны аварий, крупнейшие из которых Кыштымская (1957 г.), Windscale (1957 г.) и Чернобыльская (1986 г.) («Действие ...», 1988,

«Отдаленные эколого-генетические последствия ...», 2000; Anderson et al., 1949; Palumbo, 1962; UNSCEAR, 1982, 1993.)

2. Крупномасштабные эксперименты с облучением природных сообществ от мощных образцовых источников были проведены в тропических лесах в Пуэрто-Рико и в широколиственных лесах в штате Висконсин, в лесах средиземноморского типа во Франции, в хвойно-лиственных лесах в штате Джорджия и в средней полосе России («Вопросы радиоэкологии», 1968; Тихомиров, 1972; Федотов и др., 1979; Zavitkovski, Salmonson, 1975; Poinso-Balaguer et al., 1991). Для крупномасштабных экспериментов и натуральных наблюдений предварительно составлялись прогнозы исходя из имеющихся данных о радиочувствительности организмов, входящих в экосистемы. Результаты хорошо совпали фактически только для древесного яруса. Для второго яруса реальные эффекты отличались от прогнозов в 5-7 раз. Еще большие различия были получены для травянистого яруса. Причем векторы изменений были направлены в разные стороны: часть видов была угнетена при значительно меньших дозовых нагрузках, чем в экспериментах, у других наблюдали повышенную радиоустойчивость (Алексахин, 1968; Тихомиров, 1972). В крупномасштабных экспериментах впервые были установлены критические уровни облучения, приводящие к наблюдаемым изменениям в разных типах биоценозов. Так, для сосновых лесов минимальные повреждающие дозы равны 0,4-0,5 Гр, для тропических — 40 Гр, для равнинного низкотравья — 140 Гр («Вопросы радиоэкологии», 1968). Однако сложность природных сообществ не позволяла понять в полной мере механизмы наблюдаемых изменений. Требовались детальные опытные исследования.

3. Мелкомасштабные эксперименты, построенные на принципе аналитического редуционизма, позволяют более точно понять суть происходящих в экосистемах явлений. В природе мы наблюдаем интегрированный ответ на весь комплекс воздействий. Только в простых моделях возможно изучение в градиенте отдельных факторов при полном контроле остальных. Это научное направление — экспериментальная радиационная биогеоценология, было создано и развивалось Н.В. Тимофеевым-Ресовским и его школой (Тимофеев-Ресовский, Порядкова, 1956; Тимофеев-Ресовский и др., 1957; Куликов и др., 1962; Тимофеев-Ресовский, 1957, 1962; Тимофеева-Ресовская, 1963; Куликов, Молчанова, 1979). Синтез разных подходов, комплексные радиоэкологические исследования дают возможность получать все более реалистичные оценки радиационных эффектов в популяциях, обитающих в условиях радионуклидного загрязнения (Woodhead, 2003).

Анализ литературных данных позволяет выделить основные проблемы в исследовании действия ионизирующих излучений на популяции и экосистемы.

I. Внутривидовая изменчивость радиочувствительности организмов

Такие интегральные показатели радиочувствительности видов, как полулетальные (LD_{50}) и летальные (LD_{100}) дозы, полученные в эксперименте, недостаточно эффективны при прогнозировании последствий облучения природных сообществ. Экологический подход при решении данной проблемы требует учета разных типов внутривидовой изменчивости реакции организмов на облучение. Остановимся кратко на некоторых наиболее важных аспектах этой проблемы.

а). Индивидуальная изменчивость отражает генотипическое разнообразие особей, входящих в состав популяции (Мамаев, 1972; Мамаев, Семериков 1981). Каждый генотип может проявляться фенотипически по-разному в зависимости от условий среды. Исходя из этого индивидуальную изменчивость следует понимать как проявление конкретных генотипов в реальных условиях существования (Семериков, 1986; Schwaegerle et al., 2000). В природных популяциях всегда присутствуют организмы с повышенной устойчивостью к облучению и очень чувствительные. Наиболее многочисленная группа занимает, как правило, среднее положение. Численность радиоустойчивой группы определяет судьбу популяции в условиях повышенных радиационных нагрузок (Алексахин, 1982; Поспешил, Ваха, 1986; «Действие ...», 1988; Mergen, Gummings, 1965).

б). Возрастная изменчивость радиочувствительности. На протяжении онтогенеза реакция организмов на облучение меняется. Необходимо учитывать при составлении прогноза, на какую стадию развития попадает максимальная дозовая нагрузка. Детальное изучение проявлений возрастной изменчивости радиочувствительности у растений показало, что наиболее чувствительны стадии гаметогенеза, зиготы и молодых проростков. Стадии полной зрелости семян и вегетативного роста растений относительно радиоустойчивы (Батыгин, Савин, 1966; Батыгин, 1977; Гродзинский, 1989).

в). Половая изменчивость радиочувствительности. Суть этого типа изменчивости ясна по определению. У однодомных видов растений данный тип изменчивости не выражен.

г). Экологическая изменчивость радиочувствительности. Этот тип изменчивости отражает модифицирующее влияние на реакцию облученных организмов разных абиотических условий ок-

ружающей среды, не имеющих хорологического градиента: температуры, влажности, освещенности, минерального состава почв, объема эдафического пространства и т.п. Имеется множество экспериментальных данных и натуральных наблюдений, раскрывающих эту проблему («Вопросы радиоэкологии», 1968; Гродзинский, 1989). Сложность заключается в том, что комбинаторика факторов очень многообразна, а их различные сочетания могут ориентировать вектор влияния в разных направлениях, вплоть до противоположного (Спэрроу и др., 1968; Тихомиров, 1972; «Действие...», 1988). Из многих экологических факторов, определяющих радиоустойчивость семенного потомства растений, к ведущим можно отнести температуру и влажность. Как правило, в условиях пониженных температур формируются более радиочувствительные семена (Артемьева, Савин, 1987; Fabries, 1972).

д). Географическая изменчивость радиочувствительности. Данный тип изменчивости сходен с предыдущим. Специфика сочетаний абиотических факторов среды в этом случае определяется пространственной удаленностью мест обитания. В разных географических поясах формируются особые условия существования. Из опытов с культурными растениями следует, что сорта, выведенные в условиях полупустыни, проявляют высокую радиоустойчивость. Сорта степного происхождения оказались более стойкими к облучению, чем выведенные в условиях влажного климата и пониженных температур (Нуждин, Пастушенко-Стрелец, 1967; Преображенская, 1971). У дикорастущих видов, в частности сосны, также установлено, что в условиях пониженной температуры и высокой влажности формируются более радиочувствительные семена (Тихомиров, Федотов, 1985). В то же время наши исследования семян ели сибирской, сформированных на Урале и в Якутии, существенных различий в реакции на облучение не выявили (Позолотина и др., 1989). Очевидно, что решение этой проблемы неоднозначно.

Разным видам имманентно присуща генетически определенная пластичность реакций на действие факторов окружающей среды. Так, сравнение радиочувствительности семян традиционных якутских сортов пшеницы, выращенных в условиях Урала и Республики Саха, показало, что радиочувствительность сорта «Скороспелка» не зависела от климатических условий, в то же время у сорта «Якутянка-224» установлена высокая лабильность всего комплекса физиологических, цитогенетических и биохимических параметров и повышенная устойчивость к облучению после интродукции в Уральском регионе (Позолотина и др., 1992).

е). *Временная изменчивость радиочувствительности.* В разные годы погодные условия в пределах региона варьируют. Сочетание уровней температур и осадков, наличие заморозков или оттепелей и т.д. создают каждый год особые условия для жизни организмов, и в частности для их радиочувствительности. Наблюдений за один год недостаточно для объективного прогноза радиорезистентности организмов в популяциях, необходимо принимать в расчет пределы изменчивости с учетом колебаний метеоусловий данного региона (Мамаев, 1972). Последние три типа изменчивости (экологическая, географическая и временная) по существу сходны, поскольку отражают влияние условий внешней среды на радиоустойчивость организмов, обитающих в этой среде. Все многообразие факторов окружающей среды имеет смысл подразделить на абиотические и биотические агенты.

II. Модификация радиочувствительности организмов абиотическими факторами среды

Это вторая важнейшая проблема радиоэкологии, которую необходимо решать при исследовании действия ионизирующих излучений на сообщества организмов. Подчеркнем еще раз, что сложность проблемы заключается в том, что сочетания действующих факторов разнообразны, а конечный эффект не является простой суммой, как правило, факторы взаимодействуют, усиливая или ослабляя влияние друг друга («Вопросы радиоэкологии», 1968; Тихомиров, 1972; Гродзинский, 1989; Гераськин и др., 1996 а, б; Neary, 1957; Dugan, 1971; Reddy, Vaidyanath, 1978; Hartwig et al., 1990). В условиях воздействия многих абиотических факторов ситуация усложняется еще и тем, что эффекты синергизма или антагонизма зависят от интенсивности действия каждого агента. Просматривается общая закономерность: чем меньше интенсивность одного фактора, тем меньше должна быть интенсивность другого для достижения максимального синергического взаимодействия. Существование оптимального соотношения интенсивности воздействия разных агентов для максимального синергизма предполагает возможность комбинации и для максимального антагонизма, что важно не только в теоретическом смысле, но и в практических приложениях (Петин и др., 1998; Гераськин и др., 1996 а).

III. Влияние биотических факторов на устойчивость сообществ к облучению

Разнообразные биологические связи пронизывают каждое сообщество организмов, делают его единой системой с качественно новыми свойствами. В основе связей могут быть конкуренция или симбиоз,

принадлежность к одной пищевой цепи и т.п.; связи бывают прямые и опосредованные (Одум, 1986). Каждый вид в экосистеме занимает определенную экологическую нишу и находится в состоянии динамического равновесия с другими компонентами сообщества. Правило относительной внутренней непротиворечивости предполагает, что деятельность всех видов направлена на поддержание этой системы как среды собственного обитания (Реймерс, 1994). Согласно принципу сопряженной эволюции, угнетение или выпадение из состава ценоза наиболее радиочувствительных видов влечет за собой события, ведущие к перестройке всего сообщества. Так, повреждение продуцентов нежелательно для консументов, это побуждает их искать новые источники питания, что в свою очередь стимулирует разнообразие как первых, так и вторых. Изменения ценогических связей многократно наблюдали в зонах радиоактивного загрязнения, они могут изменяться даже при относительно небольших эффектах угнетения одних видов и стимуляции других («Действие ...», 1988; «Влияние ...», 1996; McCormic, Platt, 1962).

Примером опосредованного влияния абиотических и биотических факторов среды на лучевой эффект может служить эффект псевдорадиостимуляции, показанный на модельных многокомпонентных сообществах в условиях радиоактивного загрязнения (Куликов, 1957; Куликов и др., 1990). При высоких концентрациях радионуклидов в почве большая часть растений первого и второго ярусов сообщества погибала, а растения третьего яруса формировали биомассу большую, чем в контроле. Этот «стимуляционный» эффект не был прямо обусловлен облучением, усиленный рост обеспечивался большим эдафическим пространством для растений третьего яруса после гибели радиочувствительных видов первого и второго ярусов.

IV. Неоднородность мощности дозы в масштабах экосистемы

Расчет дозовых нагрузок на организмы в природных экосистемах — еще одна важная проблема радиоэкологии. Источники излучения распределяются в сообществах крайне неоднородно, поэтому установить точную дозу облучения для разных групп организмов — трудная задача. Перераспределение радионуклидов в результате процессов миграции и накопления в отдельных звеньях экосистем еще больше усиливает неоднородность дозовой нагрузки («Вопросы радиоэкологии», 1968; Тихомиров, 1972; «Действие ...», 1988; Rochedo et al., 1997). Именно поэтому при исследованиях природных ценопопуляций в условиях радиоактивного загрязнения важно точно установить источники поступления радионуклидов, изотопный состав и количественный объем выб-

росов, рассчитать уменьшение мощности экспозиционной дозы с учетом естественного радиоактивного распада. Часто физическими методами установить дозу невозможно, в этих случаях полезно использовать биодозиметрию (Ulsh et al., 2003).

Решая проблему дозиметрии, необходимо учитывать эффект экранирования, который играет защитную роль для многих видов или для части популяций. У растений многие жизненно важные органы укрыты слоем почвы. Хорошим экраном могут служить стволы деревьев («Действие ...», 1988). Разная дозовая нагрузка на отдельные группы организмов в совокупности с индивидуальной изменчивостью их радиочувствительности приводит к тому, что даже в масштабах одной популяции может наблюдаться весь спектр радиобиологических эффектов от летального до стимуляционного.

Другой принципиально важный момент, связанный с оценкой дозовой нагрузки в пределах природных популяций, определяется размером миграционных территорий. У растений, ведущих прикрепленный образ жизни, эта проблема менее очевидна, чем у животных, однако она существует. Миграционные радиусы определяются расстояниями, на которые переносятся семена или пыльца растений, а также возможностями захвата территории за счет вегетативного размножения. Реальная, накопленная доза у растений, произрастающих в определенном локальном биотопе, может существенно отличаться от расчетной величины. Таким образом, оценивая дозовые нагрузки в пределах загрязненных природных ценопопуляций, нужно принимать в расчет все факторы, влияющие на их формирование.

Возвращаясь к общебиологическому представлению о тесной взаимосвязи разных уровней организации живого, попробуем взглянуть на основные проблемы радиобиологии и радиоэкологии с другой точки зрения. После воздействия радиации на живую систему выходы прямых радиационных продуктов очень малы. Тем не менее спустя определенное время в клетках, многоклеточных организмах и в совокупностях живых организмов происходят существенные изменения, **проявляются отдаленные последствия**. Это означает, что малый выход первичных поражений влечет за собой развитие вторичных опосредованных реакций на разных уровнях организации (Тимофеев-Ресовский, 1962; Сетлоу, Поллард, 1964). Сам термин «отдаленные последствия» обладает разными оттенками смысла и разными областями применения. Одни авторы (Хесин, 1984; Виленчик, 1987) рассматривают отдаленные последствия как многоступенчатые процессы на молекулярно-клеточном уровне, подразумевая в первую очередь эффект нестабильности генома после облучения. Другие авторы, говоря

об отдаленных последствиях облучения, имеют в виду изменения, происходящие в облученном организме на протяжении всей жизни и проявляющиеся в изменении скоростей важнейших физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания, минерального обмена; в изменении темпов прохождения основных фаз развития, в появлении радиоморфозов метамерных органов (Плэтт, 1968; Савин, 1981). Третьи подразумевают под отдаленными последствиями действия радиации сукцессионные изменения в фитоценозах, связанные со сдвигами в численности разных видов, сменой доминантов, изменением типов сообществ (Вудвелл, Остинг, 1968; «Влияние ...», 1996). Фактически все перечисленное выше представляет собой звенья единой цепи, поскольку живым организмам присуща иерархическая структурно-функциональная организация, а следовательно, и многоуровневая система ответных реакций.

Первичное поражение, определяемое дозой облучения, играет важнейшую роль. Далее следует каскад вторичных изменений, затрагивающих все системы. На каждом уровне организации живого можно выделить две группы вторичных процессов: с одной стороны, ведущих к усилению начального поражения, а с другой — группу восстановительных реакций, противостоящих деструктивным тенденциям. Такой комплекс разнонаправленных процессов на разных уровнях имеет ряд общих закономерностей и в то же время несет в себе специфические черты, присущие именно этому уровню (Гродзинский, 1989; Pozolotina, 1996).

Рассмотрим трансформацию первичного поражения от действия радиации в отдаленные эффекты на примере ценопопуляций и растительных сообществ. Первичные изменения — это эффекты, непосредственно вызванные облучением. К ним относят: 1) летальный эффект для наиболее радиочувствительных особей в популяции или видов в сообществе, 2) снижение продуктивности, изменение численности популяции, их возрастной структуры, 3) угнетение ростовых процессов, уменьшение прироста биомассы, 4) снижение устойчивости к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам среды, 5) задержка или ускорение прохождения фаз развития, эффект радиостимуляции, 6) генетические и тератологические эффекты (Позолотина, 1998). Вторичные изменения — это нарушения в облученных ценопопуляциях или биоценозах, вызванные изменением внутривидовых или межвидовых отношений с учетом влияния абиотических факторов. Эти изменения постепенно накапливаются и в итоге приводят к перестройке сообщества. В других случаях восстановительный потенциал сообщества позволяет ему сохраниться неизменным в новых условиях.

Хотя принципиальное различие первичных и вторичных изменений очевидно, на практике их трудно отделить друг от друга, так как события следуют непрерывной чередой и формируют отдаленные последствия действия радиации (Тихомиров, 1972; «Действие ...», 1988; McComic, Platt, 1962). Остановимся на каждом эффекте воздействия ионизирующей радиации подробнее, проследим смену этапов первичного и вторичного поражения.

1. *Летальный эффект* — это наиболее характерный тип перестройки, при котором в экосистемах гибнут радиочувствительные виды. Много наблюдений такого рода выполнено на бывших ядерных полигонах. Облучение, как правило, полностью исключает из сообщества древесные растения и часть травянистых. Полог фитоценоза раскрывается, светолюбивые виды получают преимущество и на некоторое время становятся доминирующими. Через несколько лет сукцессия идет обратным ходом. Отрастает пневая поросль, появляются сеянцы из сохранившихся в почве семян. Через 7-10 лет древесные растения вновь доминируют, но образовавшееся сообщество качественно отличается от первого. Не все радиочувствительные виды занимают первоначальное место, часть вообще не восстанавливается («Вопросы радиоэкологии», 1968; Тихомиров, 1972; Poinso-Balaguer et al., 1991).

В зоне аварии на Чернобыльской АЭС наблюдали радиационное поражение сосновых лесов, которое привело к полному или частичному выпадению хвойных пород из древесного полога на наиболее загрязненных участках (Козубов, Таскаев, 1994). Под пологом древостоев, облученных в летальных и сублетальных дозах, доля радиочувствительных видов в первые годы после аварии существенно снизилась. В дальнейшем их участие в напочвенном покрове складывалось в разных биоценозах сообразно конкретным условиям. Иногда сообщество полностью восстанавливалось, иногда изменялось без видимых закономерностей. Количество видов другой группы, активно участвующих в пострадиационной сукцессии, — эксплерентов, значительно возросло в загрязненных лесах в первые годы после аварии. Со временем их вклад в проективное покрытие уменьшился. Последняя группа видов, роль которых сильно увеличилась в поврежденных лесах, — корневищные многолетники. В 1987-1989 гг. повышение их участия в напочвенном покрове отмечено повсеместно, однако через 5-6 лет доля корневищных многолетников начала снижаться, что можно объяснить вытеснением их листовым подростом («Влияние ...», 1996; Козубов, 1996).

2. *Снижение продуктивности и генетические нарушения у потомства* играют ключевую роль в судьбе популяций. Если на

организменном уровне по значимости поражения на первое место можно поставить меристемы, обеспечивающие рост вегетативных органов, то на уровне популяций критическими становятся процессы микро- и макроспорогенеза. Отдельный организм с пораженной репродуктивной функцией может существовать долго. Для популяции же жизнь или смерть одного индивида большого значения не имеют, а вот уровень воспроизводства потомства и его жизнеспособность очень важны. Стерилизующие дозы, как правило, на порядок величин ниже доз летальных. Кроме того, рецессивные мутации, не проявляясь сразу фенотипически, могут передаваться по наследству, увеличивая груз мутаций в последующих поколениях (Абрамов и др., 1995; Шевченко, 1979, 1997).

Исследование растений из зоны аварии на ЧАЭС свидетельствует о том, что стерильность пыльцы у некоторых видов составляла в 1986 г. от 55 до 82 % при экспозиционных годовых дозах 0.4-1800 Гр. В определенной степени этот эффект вызвал снижение семенной продуктивности и уменьшение численности растений в популяциях («Антропогенная ...», 1991; Бубряк и др., 1991; Смирнов, Суворова, 1996). Исследования, проведенные в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (Шевченко и др., 1992, 1999; Кальченко и др., 1995 а, б; Лысенко и др., 1999; Позолотина, 2001), показывают, что, несмотря на длительное время, прошедшее с момента аварии, у ряда видов растений наблюдается повышенный уровень клеток с абберациями хромосом, высокая частота хлорофильных мутаций, фиксируется индукция новых аллельных форм

В вопросах мутагенного действия радиации радиоэкология тесно смыкается с проблемами современной генетики. В настоящее время в радиобиологии разрабатывается концепция действия низкоинтенсивных ионизирующих излучений на биоту, связывающая немонотонный характер дозовой зависимости в области малых доз с изменением отношения повреждающих и репарирующих реакций в клетках (Бурлакова, 1994; Бурлакова и др., 1999; Гераськин, 1995 а, б; Гераськин, Севанькаев, 1999; Рождественский, 1999). При этом выделяют четыре качественно различных типа ответных реакций клеток в зависимости от интенсивности воздействия. При самых низких дозах генетическая эффективность облучения ниже скорости образования спонтанных нарушений. Увеличение нагрузки активизирует репарационные системы, и в результате выход генетических повреждений может быть ниже фонового уровня. Дальнейший рост дозы приводит к триггерному переключению клеток в иной режим функционирования, при котором начинают работать системы SOS-репарации (Айяла, Кайгер, 1988;

Мазурик, Михайлов, 2001). Уровень генетических повреждений при этом повышается и остается в определенном дозовом интервале стабильным, формируется плато на кривой доза-эффект. При дальнейшем увеличении дозы возможности систем репарации недостаточны, и число повреждений молекул ДНК монотонно возрастает.

Особое внимание в современной радиационной генетике уделяется проблеме пострадиационной генетической нестабильности, или дополнительной индукции мобильных генетических элементов. Отметим, что определенная мобильность присуща геному растений в нормальных условиях. Мобильные генетические элементы (МГЭ) были открыты Б. МакКлинтоком (McClintock, 1951) на кукурузе и впоследствии найдены у многих других объектов. Различают два основных класса подвижных элементов: транспозоны и ретротранспозоны. Они представляли собой фрагменты ДНК с нестабильной локализацией, способные встраиваться в структуру менделевских генов и вызывать их мутации («Мобильность ...», 1990; Гвоздев, 1998 а; Зайнуллин и др., 2001; «Mobile DNA», 1989; Lyng et al., 1996; Walbot, 1999). Ионизирующие излучения могут индуцировать дополнительный поток мобильных генетических элементов. Обзор современных данных позволяет утверждать, что МГЭ становятся функциональной частью генома, т. е. они способны участвовать в экспрессии генов и полигенов, в отклике на отбор, иными словами, МГЭ, индуцированные облучением, сами генерируют дополнительную генетическую изменчивость (Капитонов, Колчанов, 1988; Жлоба, Севанькаев, 1991; Гвоздев, 1998а,б; Лысенко и др., 1999; Дубинин, 2000; Ратнер, Васильева, 2000; Little, 1998; Mothersill, Seymour, 1998; Wright, 1998).

Генотипическая и фенотипическая вариабельность увеличивается не только в результате действия радиации, но и других стрессирующих факторов, что позволяет предполагать универсальную, общебиологическую значимость подобных перестроек генома (Бычковская, 1986; Каллис, 2000; Бычковская и др., 2002; Went, 1959; Bussey, Fieldes, 1974; Roach, Wulff, 1987; Bassi, 1991; Miao et al., 1991; Case et al., 1996; Murnane, 1996; «Maternal Effects ...», 1998). Остается открытым вопрос, каким образом изменения, вызванные малыми дозами на молекулярно-клеточном уровне, реализуются на более высоких уровнях — организменном и популяционном.

3. *Угнетение роста и развития* часто наблюдается у растений в зонах радиоактивного загрязнения. Так, у древесных растений уменьшение прироста биомассы свидетельствует о поражении камбия (Zavitskovski, Salmonson, 1975). В зоне ВУРСа низкий прирост биомассы описан как основной фенотипически проявляющийся эффект (Spigin,

1996). У таких деревьев часто встречается повышенная ветроломкость стволов, и существенная часть их оказывается сломанной в течение 2 лет. Подобное явление наблюдали в зоне аварии на ЧАЭС, причем наибольший процент гибели отмечен у деревьев низших рангов с угнетенным ростом (Козубов, Таскаев, 1994; «Влияние ...», 1996).

4. *Снижение устойчивости к болезням, вредителям и неблагоприятным абиотическим факторам*, как правило, связано с угнетением роста и развития организмов. Начавшиеся внутренние процессы деструкции довершаются внешними воздействиями как биотическими, так и абиотическими. Ослабление организмов в результате облучения снижает их иммунитет. В зоне аварии на Чернобыльской АЭС отмечено повышение численности ксилофитных насекомых в комплексе с дереворазрушающими грибами, ускоряющих гибель ослабленных деревьев (Козубов, Таскаев, 1994; «Влияние ...», 1996). Так, за счет деятельности большого соснового лубоеда погибло до 20-35 % всех живых побегов. Однако в сильно поврежденных древостоях очагов хвоегрызущих насекомых, стволовых вредителей, а также подкорного клопа не обнаружено. Причина этого явления, возможно, заключается в низкой привлекательности сильно поврежденных деревьев для этих вредителей или в высокой радиочувствительности самих насекомых («Влияние ...», 1996).

5. *Задержка или ускорение прохождения основных фаз развития*. Одна и та же доза радиации у одних организмов может ускорять темпы развития, у других — замедлять. В данном феномене важную роль играют вторичные изменения, обусловленные нарушением биотических связей. Отдаленные последствия этих эффектов трудно прогнозировать. Так, например, задержка или опережение массового вылета насекомых-опылителей может привести к тому, что большая часть цветов будет неопыленной, и урожай семян резко снизится. С другой стороны, несовпадение сроков созревания семян у облученных растений с массовым выходом жуков-зерноедов будет способствовать сохранению семенного потомства («Действие ...», 1988).

6. *Тератологические эффекты*. Во всех зонах с высоким уровнем радиоактивного загрязнения в популяциях растений обнаруживали разнообразные морфологические нарушения (уродства). Радиоморфозы могут возникать во всех органах, так как в процессе органогенеза у облученных растений часть меристематических клеток теряет способность к делению, клеточный поток прерывается и форма листа, междоузлия, корня отклоняется от нормальной. Органы нового порядка заложения, как правило, уже не несут признаков поражения (Андрущук, Мареха, 1968; Гродзинский, 1989). Облучение может вызывать

нарушения внутреннего позиционного контроля в организме, снижать жесткость нормы детерминации морфогенеза, что приводит к появлению гигантизма органов («Positional control ...», 1984). В 1987 г. в зоне аварии на ЧАЭС гигантизм хвои ели и сосны, листьев у кустарников, деревьев и травянистых растений наблюдали при мощности экспозиционной дозы от 10 до 20 мр/ч. Со временем частота встречаемости морфозов в зонах радионуклидного загрязнения уменьшалась (Гродзинский, 1989; «Антропогенная радионуклидная аномалия ...», 1991; Козубов, Таскаев, 1994; Козубов, 1996; Кальченко и др., 1995а,б; «Влияние ...», 1996; Palumbo, 1962; Dugle, Hawkins, 1984).

Значительно реже при облучении возникают уродства как результат соматических мутаций локусов, контролирующих морфогенез. Фактически это генетические нарушения, которые могут иметь наследственный или морфозный характер (Анохина, Федорова, 1983; Гродзинский, 1989; Шевченко, Померанцева, 1985). Примером могут служить хлорофильные мутации разных видов. Если изменение генома не исключает деления клеток, то мутантные клетки включаются в развивающиеся ткани и формируют растения-химеры. Если мутации возникают в генеративных органах, они передаются по наследству. Отметим, что на популяционном уровне внутриклеточные восстановительные процессы приобретают другую значимость. Способствуя выживанию облученных организмов, они увеличивают мутационный груз в популяциях, что может неблагоприятно проявиться в последующих поколениях.

Рассмотренные процессы фактически усугубляют первичное поражение, ему противостоит репарационный потенциал сообщества, который определяется восстановительными способностями особей в популяциях, а также свойствами видов, входящих в состав экосистем, их общей пластичностью или стабильностью. Восстановление фитоценоза в условиях радиоактивного загрязнения возможно двумя путями: вегетативным и семенным (Тихомиров, 1972; «Действие ...», 1988). Из основных лесообразующих видов способностью к вегетативному размножению — корневой, пневой или стволовой порослью — обладают преимущественно лиственные породы. Порослевое восстановление наблюдали у лиственных деревьев в разных зонах радиоактивного загрязнения (Козубов, Таскаев, 1994; Spirin, 1996). Отмечено, что молодые деревья более предрасположены к порослеобразованию, чем старые. Некоторые виды могут восстанавливаться этим способом многократно, даже если образующаяся поросль погибает под влиянием неблагоприятных факторов («Вопросы радиоэкологии», 1968; Тихомиров, 1972; «Действие ...», 1988).

Для других видов, в частности для хвойных пород, восстановление возможно в основном семенным путем. Этот способ затрудняется тем, что генеративные органы наиболее чувствительны к облучению, поэтому в условиях радиоактивного загрязнения формируется мало полноценных семян. Даже если брать в расчет запас качественных семян в почве или семена, занесенные в загрязненную зону ветром, хроническое облучение оставляет мало шансов для выживания радиочувствительных проростков и молодых сеянцев (Плэтт, 1968; Тихомиров, 1972; Osborn, Bacon, 1960). В частности, в зоне аварии на ЧАЭС повсеместно отмечено, что при поражении хвойных лесов происходит смена лесообразующих пород, как правило, место сосны занимает береза. Серьезную конкуренцию древесным растениям составляют злаки — на сильно задернованных участках затруднено появление молодой поросли деревьев (Вудвелл, Остинг, 1968; «Действие ...», 1988; Козубов, Таскаев, 1994; «Влияние ...», 1996).

В результате протекания в облученном сообществе конкурирующих процессов: 1) усугубляющих первичное поражение и 2) восстанавливающих прежнюю структуру, формируется качественно новая экосистема с другим набором видов растений, с другими акцентами доминирования. При этом часто проявляется феномен радиоадаптации.

Радиоадаптация — это явление, в основе которого лежит процесс формирования повышенной радиоустойчивости в популяциях организмов, длительное время обитающих в условиях хронического облучения. Примеров радиоадаптации описано достаточно много как у животных, так и у растений (Дубинин и др., 1971; Черезанова и др., 1971; Шевченко, 1979; Шевченко, Померанцева, 1985; Куликов и др., 1990; Cortes et al., 1990). Анализ литературных данных позволяет предполагать, что в основе феномена радиоадаптации, по-видимому, лежат, во-первых, популяционные механизмы, т.е. в выборках, подвергающихся длительное время хроническому облучению, происходит отбор наиболее радиоустойчивых организмов. Радиочувствительные, ослабленные, уродливые формы элиминируются естественным отбором. Во-вторых, в условиях повышенного радиационного фона реализуются онтогенетические механизмы приспособления, т.е. происходит физиологическая перестройка метаболизма организмов в пределах возможностей генотипов (Глазер, 1998; Бычковская и др., 2002).

Повышение радиустойчивости не проявляется тотально у всех организмов в ценопопуляции. В контрольных ценопопуляциях в условиях динамического равновесия со средой обитания частотное распределение организмов по признаку «радиустойчивость» обычно близко к нормальному гауссовскому, в облучаемых выборках наблюдается асимметрия,

повышается доля устойчивых растений, именно за счет этих организмов формируются более высокие средние показатели радиоустойчивости (Позолотина, Куликов, 1988; Кальченко и др, 1995а).

Таким образом, под влиянием радиационного фактора мобилизуется весь адаптивный потенциал, присущий конкретным видам. В итоге организмы из таких популяций обладают повышенной устойчивостью к повторному облучению в больших дозах. Важно отметить, что феномен радиоадаптации проявляется неустойчиво. Имеется немало работ, в которых показано понижение устойчивости к провокационному облучению у хронически облучаемых растений или отсутствие каких-либо различий между контрольными и облучаемыми выборками (Попова и др., 1992; Позолотина, 1996; Шевченко и др., 1998). Совокупность всех накопленных данных не позволяет рассматривать радиоадаптацию как конечный результат, неизменную перестройку, возникшую в популяции в результате хронического облучения. Скорее, это процесс непрерывного приспособления в облучаемых ценопопуляциях, который может быть модифицирован сопутствующими биотическими и абиотическими факторами среды.

Таким образом, обсудив основные проблемы радиоэкологии, мы должны заключить, что их решение во многих аспектах далеко от завершения. Остаются неясными следующие важные вопросы: а) конкретные механизмы формирования качественно новых ценопопуляций после облучения; б) проявление отдаленных соматических последствий у организмов и в ценопопуляциях после того, как острая фаза радиационного поражения завершена; в) различия в проявлении радиационного эффекта в ценопопуляциях при однократном остром и хроническом низкоинтенсивном облучении; г) формирование отдаленных генетических последствий у потомков растений в пострадиационных семенных генерациях и поколениях; д) неустойчивость феномена радиоадаптации; е) степень универсальности механизмов, обеспечивающих надежность функционирования биологических систем при действии различных абиогенных факторов.

Фактически все перечисленные выше вопросы объединяются проблемой отдаленных последствий действия радиации на живые организмы. Проведенные нами исследования вносят определенный вклад в решение этой проблемы и в совокупности с анализом литературного материала позволяют предполагать, что изученные феномены и механизмы, их вызывающие, имеют общебиологическое значение. Предложенный подход к пониманию процессов, развивающихся в отдаленные сроки после облучения, открывает новые возможности для изучения адаптивных реакций на другие стрессовые воздействия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении сложных радиоэкологических проблем возможно использование двух методических подходов: 1) *редукционного*, или *мерологического*, предполагающего изучение отдельных частей сложной экосистемы; 2) *системного*, или *холического*, при котором исследуются природные сообщества во всей совокупности сложных эмерджентных свойств (Тимофеев-Ресовский, 1962; Одум, 1986). В рамках первого подхода важное место занимают экспериментальные исследования, позволяющие в контролируемых условиях выявить основные закономерности реакции живых организмов на воздействие различных факторов. С учетом этого в опытных условиях нами были оценены радиочувствительность основных объектов исследования и пределы ее внутривидовой изменчивости, изучены соматические последствия облучения — на протяжении нескольких лет жизни организмов и генетические — в ряду семенных генераций и в чреде поколений их потомков. Полученные результаты экспериментов и заключения использовали для интерпретации феноменов, наблюдаемых в природных ценопопуляциях из зон радиоактивного загрязнения искусственными и естественными радионуклидами (регионы Украины, Урала, Якутии).

Растения — это очень важный компонент любой экосистемы. Во-первых, они являются основными продуцентами, усваивающими энергию солнца и преобразующими ее в энергию сложных органических соединений. Во-вторых, растения ведут прикрепленный образ жизни, их состояние отражает в полной мере условия локального местообитания. Это обстоятельство важно, учитывая неравномерный характер радиоактивного загрязнения территорий. Виды природной флоры многообразны, что позволяет исследователю сделать адекватный выбор согласно поставленным задачам (Дмитриева, Парфенов, 1991). Для экспериментального изучения внутривидовой изменчивости радиочувствительности и отдаленных соматических последствий радиационного воздействия удобно использовать многолетние растения. Так, мы для этих целей использовали древесные породы: березу повислую (*Betula pendula* Roth) и ель сибирскую (*Picea obovata* Ledeb.), а также многолетнее травянистое растение — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.). Экспериментальное изучение действия

радиации в чреде поколений проводили с использованием декоративных однолетников: георгина (*Dahlia variabilis* L.) и тагетеса (*Tagetes erecta* L.), а также одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.). Последний вид был основным тест-объектом при оценке влияния хронического действия малых доз радиации в природных популяциях зоны аварии на Чернобыльской АЭС и радиоактивно-загрязненных территорий Уральского региона. Одним из первых видов, заселяющих техногенно-нарушенные ландшафты в Алданском нагорье, в местах интенсивной геологической разведки уранового месторождения, была ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa* Rupr.). Этот вид использовали для выявления биологических эффектов повышенных концентраций тяжелых естественных радионуклидов в почвенном покрове.

2.1. Объекты исследования

Береза повислая (*Betula pendula* Roth., или *B. verrucosa* Ehrh.). Общие сведения о березе повислой, ее систематическом положении и географическом распространении приведены в обзорах и монографиях (Колесников, 1969; Горчаковский, 1975; Махнев, 1987). Березы принадлежат к семейству Betulaceae. Это однодомные, листопадные ветроопыляемые деревья с симподиальным ветвлением побегов. Листья очередные, с перистонервным жилкованием. Молодые ветки покрыты пробкой с характерными чечевичками. Корневая система мощная, как правило, поверхностная. Весной по мере раскрывания вегетативных побегов и листьев на двухгодичных побегах закладываются почки следующего года вегетации трех видов: с соцветиями, с побегами и почки с соцветиями и листьями одновременно. По внешнему виду мужские и женские соцветия хорошо различаются. Соцветия сложные: на оси соцветия в пазухе каждой кроющей чешуи лежит трехцветковый дихазий. Цветки мелкие, однополые. Цветут березы одновременно с распусканием листьев, пыльца разносится ветром. Пыльца прорастает довольно долго, около месяца, за это время семязачатки успевают сформироваться, в них происходит мегаспорогенез и образуется зародышевый мешок. Зрелый зародыш полностью заполняет семя, лишённое эндосперма. Плод — маленький орех с двумя крыльями. Плоды созревают к осени и разлетаются на большие расстояния. При прорастании семян семенная кожура сбрасывается, и семядоли зеленеют. Стержневой корень проростка замирает довольно быстро, зато боковые корни развиваются мощно и имеют много мочковидных корешков. В первые годы береза растет медленно, но на 3-4-й год темпы роста возрастают, и сеянцы успешно конкурируют с травянистой растительностью. Плодоносить растения начинают на 12-15-й год при благоприятных условиях роста.

Для экспериментальных целей нами были использованы семена, собранные в Свердловской области с индивидуальных деревьев в разных типах леса: березняках черничном, брусничном и разнотравном, расположенных соответственно на верхней, средней и нижней частях склона холма. Во всех типах насаждений преобладала береза повислая, полнота насаждений 0.7-0.8, бонитет 1.5-2, средняя высота от 18.5-21.8 м, средний возраст деревьев 60-70 лет. Семена собраны с 10 деревьев каждого участка из средней части кроны. Автор выражает глубокую благодарность А.К. Махневу за предоставленный семенной материал.

Ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa* Rupr., или *Alnus fruticosa* Rupr.). Этот вид также принадлежит к семейству Betulaceae и широко представлен во флоре восточной части Азии («Флора Сибири», 1992). Ольха кустарниковая обладает большой выносливостью. Как наиболее зимостойкий вид подрода ольховник она проникает за границу леса в лесотундре и высоко поднимается в горы. Обычно растет по берегам рек и ручьев, нетребовательна к почвам, может расти на каменистых россыпях и склонах. Именно благодаря этим свойствам ольха кустарниковая является пионерным видом, заселяющим речные наносы, горные обнажения и техногенно-нарушенные горные склоны. Высота кустарника достигает 2-3 м, листовые почки сидячие, листья от широкоэллиптических до яйцевидных. Вид однодомный, листопадный, продолжительность жизни более 100 лет. Особенности роста, морфогенеза и семенного размножения, описанные выше для березы, характерны также и для ольхи.

Семена ольхи кустарниковой были собраны в Якутии (Республика Саха) в центральной части Алданского нагорья. На обследованной территории в течение 30 лет производились геологические изыскания урановых руд, в результате которых образовались техногенно-нарушенные участки. Они расположены в основном в горных ущельях, дренируемых небольшими речками и безымянными ручьями. Склоны ущельев нарушены в ходе взрывных работ и превращены в отвалы. На промплощадках расположены штольни законсервированных шахт. Поверхность площадок покрыта обломками породы, щебенкой, наносами мелкозема и делювиальных отложений ((Михайловская и др., 1996; Позолотина и др., 2000а). На этих участках ольха кустарниковая была первым, а иногда и единственным видом из древесно-кустарниковых пород. Протяженность одной из обследованных промплощадок позволяла условно выделить участки с разным уровнем гамма-фона, создаваемым тяжелыми естественными радионуклидами ^{226}Ra и ^{238}U . Возраст ольхи достигал 15-20 лет, большинство расте-

ний плодоносило. На каждом участке семена собирали с 5-12 растений на высоте 1-1,2 м от поверхности земли; впоследствии был проведен посемейный анализ жизнеспособности семенного потомства, сформировавшегося в градиенте радиоактивного загрязнения. Подробная радиоэкологическая характеристика исследованных территорий, а также расчет дозовых нагрузок на растения даны в соответствующей главе.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Общие сведения об ели сибирской, ее систематическом положении и географическом распространении приведены в обзорах и монографиях (Козубов, Муратова, 1986; Правдин, 1975; Попов, 1999). Ель сибирская принадлежит к семейству Pinaceae, имеет огромный ареал в восточной части России, причем на границе ареала входит в непосредственный контакт с елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst., или *P. excelsa*), образуя зону интрогрессивной гибридизации (Правдин, 1975; Соколов и др., 1977). Ели — вечнозеленые деревья высотой до 60 м, очень долговечны, имеют конусовидную крону, прямой ствол и мощную корневую систему. Растения теневыносливы. Хвоя располагается спирально и держится на деревьях от двух до семи лет. Пазушные микростробилы образуются на побегах прошлого года. Микроспорофиллы в них сидят на общем стержне, располагаясь по спирали. На нижней части каждого из них имеется по два микроспорангия, вмещающие пыльцу. Мегастробилы собраны в компактные образования — шишки, состоящие из центральной оси, на которой спирально располагаются кроющие чешуи, несущие в пазухах семенные чешуи. В основании последних парами сидят семяпочки. Шишки повислые, по мере созревания изменяют окраску. Семена созревают осенью того же года, когда произошло оплодотворение, имеют большие крылья, высыпаются, как правило, осенью или зимой. При прорастании зрелый зародыш разворачивает первичный корешок, гипокотиль, эпикотиль и 6 — 8 семядолей. Через три недели у проростка развиваются настоящие листья. Семена ели сибирской, использованные нами в данной работе, были собраны с отдельных хорошо плодоносящих деревьев из средней части кроны на территории Ботанического сада УрО РАН.

Древесные растения обладают большой семенной продуктивностью, семена с одного дерева, будь то береза, ель или ольха, при перекрестном типе опыления являются полусибами, т.е. представляют собой относительно выровненный в генетическом отношении материал, что важно для решения поставленных нами задач. Семена с разных деревьев проращивали индивидуально, не смешивая между собой, что позволило оценить индивидуальную изменчивость радиоустойчивости деревьев по реакции

на облучение их семенного потомства. Семена использовали как в лабораторных, так и в вегетационных экспериментах. Облучению подвергали не только семена, но и молодые сеянцы. Схемы экспериментов описаны в соответствующих главах.

Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.). Одуванчик был использован в качестве основного тест-объекта как в экспериментах, так и при исследовании природных, загрязненных радионуклидами экосистем. Этот многолетний травянистый факультативно корнеотпрысковый поликарпик имеет стержневой, часто разветвленный корень. В основании надземного побега имеется плагиотропная часть, которая функционирует как корневище (Голубев, 1957). Корневая шейка одуванчика анатомически является стеблем, надземный стебель короткий, с рубцами от опавших листьев, редко поднимается над поверхностью земли.

У одуванчика различают побеги вегетативные розеточные, полурозеточные генеративные и безрозеточные генеративные, состоящие только из одной стрелки. Листья собраны в розетку, перисторассеченные или перистолопастные с более или менее отклоненными вниз треугольными, часто зубчатыми по краю боковыми долями. Форма листьев, их изрезанность, размеры изменяются в онтогенезе и под влиянием экологических условий. Наибольший прирост надземной массы одуванчика наблюдается в мае-июне. Ростовые процессы затухают в середине октября, зимой происходит массовое отмирание листьев. Соцветия закладываются в пазухах листьев с лета, большая часть их цветет после перезимовки (Ермакова, 1990).

По нашим наблюдениям, в Уральском регионе массовое цветение наблюдается в конце мая, а созревание семян — 7-15 июня. От начала цветения до полного созревания при средней температуре 10-16°С проходит 8-16 дней, что согласуется с данными других авторов (Gray et al., 1973). Соцветие одуванчика — одиночная корзинка, в которой на почти плоском цветоложе в спирально расположенных углублениях сидят от 50 до 250 мелких цветков. Цветки язычковые, ярко-желтые, тычинок 5, они прикреплены к венчику и обращены внутрь (Фролова, 1999). Пыльца может быть нормальная, дегенеративная или полностью отсутствует даже у одного и того же растения (Аревшатян, 1975). Завязь нижняя одногнездная с одной семяпочкой. Плод — семянка веретеновидной формы, длиной 3,0-4,3 мм, с ребристой поверхностью и шипиками, светло-бурого цвета. Летучка белая из простых волосков.

Одуванчик лекарственный — мезофит. Обильно растет на умеренно и сильно увлажненных почвах свежих и влажно-луговых сообществ.

Летнюю засуху легко переносит в состоянии вторичного покоя, выносит также небольшое затопление и заиление (Работнов, 1956). Вид широко распространен на всей территории Северного полушария, в частности в России он произрастает повсюду в европейской части и в Западной Сибири, кроме Арктики, во многих районах восточной Сибири и на Сахалине. Центр распространения рода — Западные Гималаи, где одуванчики появились в меловой период (Richards, 1973).

В систематическом отношении одуванчик — полиморфный вид из семейства астровых (Asteraceae). Многие авторы различают в его пределах большое количество апомиктических форм, утративших способность к перекрестному опылению и существующих на одних и тех же участках. В некоторых работах, следуя формальному подходу, заложенному А. Жорданом (Jordan, 1873), описанные разновидности выделяются в качестве видов («Флора СССР», 1964; «Определитель...», 1994), в других — в качестве микровидов или биотипов (Сукачев, 1975; Nilsson, 1947). И.Г. Аревшатян (1975) указывает, что общее количество обнаруженных апомиктических форм уже достигло 2000. В работах В.Н. Сукачева (1928), Н.И. Вавилова (1931), Е.Н. Синской (1948), Э. Майра (1968) предложено понимание вида в широком смысле слова. Придерживаясь этого воззрения, мы считаем описанные разновидности одуванчика лекарственного морфологическими формами.

Выделение многочисленных форм свидетельствует о высокой внутривидовой изменчивости одуванчика. Морфологические признаки форм устойчивы в течение длительного времени: мы наблюдали это в ходе многолетних исследований, на этот факт указывал ранее В.Н. Сукачев (1975). Вероятно, феномен связан с тем, что вид апомиктичен. Партеногенез у одуванчика не является первичной абсолютно облигатной формой размножения. О факультативном характере партеногенеза свидетельствуют описанные в Австрии популяции одуванчика, размножающиеся половым путем (Цингер и др., 1965). В исследованных нами природных ценопопуляциях встречались шесть морфологических форм, но преобладали среди них две: *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.; именно они использовались в большинстве работ.

Одуванчик лекарственный является триплоидом и имеет 24 хромосомы, $n=8$ («Хромосомные числа...», 1969; Поддубная-Арнольди, 1976; Дмитриева, Парфенов, 1991). Проверка показала, что одуванчик в изученных ценопопуляциях также имеет 24 хромосомы. Зародыш развивается из неоплодотворенного яйца с нередуцированным набором хромосом, к моменту распускания цветка в нем уже имеется многоклеточ-

ный зародыш. В.А. Поддубной-Арнольди (1976) установлено, что нередукцированное число хромосомом получается в результате реституционного деления. Суть процесса заключается в том, что после анафазы первого деления мейоза хромосомы включаются в ту же ядерную оболочку. Образовавшееся реституционное ядро делится еще раз по типу митоза и дает диадру с диплоидным набором хромосомом.

Семена одуванчика имеют период неглубокого покоя, и сразу после осыпания всхожесть их может быть невысока. При низкой температуре хранения семена сохраняют всхожесть в течение не менее 10 лет (Зеленчук, 1968). У одуванчика выделяют следующие этапы онтогенеза: проростки, ювенильные особи, имматурные, взрослые виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные, старые генеративные, субсенильные и сенильные растения. Продолжительность каждого этапа может быть разной. Общая длительность онтогенеза составляет 10-20 лет, включая продолжительность жизни вегетативных отпрысков. Партикуляция характерна для одуванчика во второй половине жизни, омоложения при этом не происходит (Жукова, 1995).

Семена одуванчика собирали с хорошо развитых средневозрастных генеративных растений на площадках, расположенных на территории Ботанического сада УрО РАН, в пойме р. Пышмы и вблизи с. Рассоха, иными словами, в отдалении от источников радиоактивного загрязнения. Эти участки рассматривались как фоновые. Из ценопопуляций выбирали хорошо развитые растения генеративной стадии, обильно плодоносящие в момент сбора. У выбранных экземпляров измеряли длину и количество листьев, число соцветий, собирали семена, после чего растения закладывали в гербарий. В первых экспериментах использовали смесь семян (с 50 растений), произрастающих в пределах локальных участков, в последующие годы семена собирали и анализировали с каждого растения отдельно.

Перед длительными вегетационными экспериментами по изучению отдаленных последствий острого облучения проводили предварительную подготовку семенного материала, выращивая растения на площадках с выровненным агрофоном в отсутствие конкуренции. Полученные семена использовали в опытах. Это позволило избежать проявления материнского эффекта, т.е. влияния условий окружающей среды, в которых формировались родительские растения (Went, 1959; Roach, Wulff, 1987). Схемы многолетних вегетационных экспериментов приведены и подробно описаны в соответствующих главах.

Кроме того, семена одуванчика собирали на площадках в зоне аварии на Чернобыльской АЭС, в пределах территории Восточно-Уральского радиоактивного следа, а также в пойменных экосистемах

р. Течи, загрязненных искусственными радионуклидами в результате деятельности ПО «МАЯК». Этот семенной материал исследовали в лабораторных экспериментах в рулонной культуре с целью оценки влияния хронического облучения в малых дозах. Подробные радиоэкологические характеристики загрязненных территорий даны в соответствующих главах. Там же приводится материал по изучению закономерностей накопления и распределения искусственных радионуклидов в почвенных профилях и растениях, а также данные по расчету дозовых нагрузок, накопленных растениями за счет долгоживущих радиоактивных элементов, аккумулярованных в верхних слоях почвы (зона ВУРСа), и данные по оценке мощности экспозиционных доз (зона аварии на ЧАЭС).

Декоративные однолетники: георгин (*Dahlia variabilis* L.) и тагетес (*Tagetes erecta* L.). Оба вида принадлежат к семейству астровые (*Asteraceae*). В опытах были использованы сорт георгина «Дружные ребята» и сорт тагетеса «Золотой шар». В условиях уральского региона они требуют выращивания рассады. В середине июня после прекращения заморозков молодые растения высаживали в открытый грунт. Георгин — высокое растение (до 1.0 м), у которого формируется большое количество ярких, разнообразно окрашенных соцветий. Максимум образования бутонов приходился на середину июля, а наибольшее количество соцветий на растениях было в конце августа. Тагетес — более низкорослый вид, в его соцветиях не наблюдается такого разнообразия форм и окраски, как у георгина. Оба вида являются перекрестно-опыляемыми, поэтому для изучения отдаленных последствий облучения в череде поколений в каждом варианте проводили искусственное опыление, после чего соцветия накрывали капроновыми колпачками для предохранения их от добавочного переноса пыльцы. Семена у обоих видов созревали в конце сентября.

2.2. Методы и критерии оценки жизнеспособности растений и их реакций на воздействие ионизирующих излучений

Как правило, термины «радиустойчивость» и «радиочувствительность» используют в радиобиологии как взаимно дополняющие (Гродзинский, 1989). Высокая радиочувствительность соответствует низкой радиустойчивости — именно в этом смысле мы используем их в своей работе. В общем случае можно утверждать, что эти понятия не совпадут при использовании разных критериев оценки. По одним параметрам организмы можно отнести к радиочувствительным, а по другим — к радиустойчивым. В этом вопросе мы сталкиваемся с проблемой выбора методов и критериев оценки, адекватных поставленным

целям (Власов, 1994). Каждому методу, а значит, и критерию присущи определенные чувствительность и специфичность. В нашей работе наблюдаемые эффекты всегда оценивались по комплексу критериев, что позволяло дать разностороннюю оценку наблюдаемым феноменам.

Лабораторное культивирование семян — надежная тест-система, позволяющая оценить их жизнеспособность, выявить морфогенетические нарушения у проростков, а также при необходимости изучить устойчивость растений к различным химическим или физическим воздействиям. В экспериментах с березой мы проращивали семена в чашках Петри на влажном субстрате из ваты и фильтровальной бумаги, при температуре 20-24° С, при искусственном (на специальных стеллажах) или естественном (в оранжерее) освещении. В каждую чашку помещали по 50 или 100 семян, в варианте по 3-5 повторностей.

В опытах с одуванчиком мы использовали рулонную культуру. Для проращивания семена выкладывали через равные промежутки на длинные полоски увлажненной фильтровальной бумаги, отступая от края 0,5-1,0 см, закрывали их слоем кальки и сворачивали полоски в рулон, один конец которого опускали в сосуд с водой, поэтому в конце опыта длину корней было легко измерять. Так создавались оптимальные условия для проявления геотропизма и фототропизма растений.

Особую проблему составляет выбор питательного раствора. Наиболее приемлема дистиллированная вода — это универсальная, нейтральная среда, поскольку в семенах изучаемых видов имеется достаточный запас питательных веществ на короткий срок проведения опыта («Растения ...», 1983). Специальные эксперименты с использованием питательной смеси Кнопса показали, что процессы роста растений в этом случае усиливаются, но принципиально результаты опытов не меняются. Очень важным моментом в проведении лабораторного эксперимента является соблюдение условий рандомизации. Чашки Петри или сосуды с рулонной культурой устанавливались на стеллажах случайным образом, кроме того, несколько раз в неделю также случайным образом проводили перестановки. Это позволило избежать направленного влияния непредвиденных факторов.

Прорастание семян — это важнейший признак их жизнеспособности. Для характеристики этого процесса используют несколько показателей, но главный из них — *всхожесть семян*. Для древесных пород существует стандарт (ГОСТ 13056.6-75), который определяет всхожесть как способность образовывать нормально развитые проростки. В экспериментах мы определяли абсолютную всхожесть, т.е. в опыт не брали заведомо пустые семена. Показатель *энергия прора-*

станции характеризует дружность появления всходов. Для культурных растений и лесных пород его определяют числом проросших семян в процентах от их общего количества за определенный срок (согласно ГОСТу 13056.6-75 для березы — за 7 дней из 15, для ели — за 10 из 20). Для дикорастущих видов стандартов не существует. Для одуванчика мы выбрали срок 7 дней исходя из собственных наблюдений за динамикой прорастания. Значимость энергии прорастания может быть велика, если фактор воздействия вызывает задержку или стимуляцию прорастания семян. Для этого критерия характерна большая индивидуальная изменчивость.

Всхожесть семян и энергия прорастания необходимый, но недостаточный комплекс критериев. При завершённом типе эмбриогенеза процессы растяжения корешка и гипокотыля, разворачивания семядолей не связаны с делением клеток, в сущности они представляют собой в большей степени коллоидно-химические реакции, чем биологические (Преображенская, Тимофеев-Ресовский, 1962), и весьма устойчивы к действию радиации. Поэтому особо важное значение имеет показатель *выживаемость растений*. В краткосрочном лабораторном эксперименте, на наш взгляд, необходимо культивировать растения до фазы развития настоящих листьев. Именно на этой фазе происходит массовый отпад проростков. Появление настоящего листа и рост корня свидетельствуют о начале функционирования апикальной и корневой меристем, поэтому для таких растений можно прогнозировать реальный шанс на дальнейший рост и развитие. Выживаемость растений можно рассчитывать двумя способами: 1) процент от числа взятых в опыт семян и 2) процент от числа взошедших семян. В большинстве случаев для целей наших работ удобнее было использовать первый, в некоторых случаях — оба способа расчета. Известно, что ионизирующие излучения изменяют скорость роста, задерживают или ускоряют развитие растений. В лабораторном эксперименте скорость роста и развития оценивали по длине корней, а также по интенсивности листообразования.

На ранних этапах онтогенеза удобно изучать частоту морфогенетических нарушений разных органов в выборках растений. Для количественной оценки тератологического эффекта используют три показателя: m_a — частота растений в Р-поколении (родители), в потомстве которых выщепляются аномальные формы; m_b — частота плодов у растений Р поколения, среди семян которых имеются мутанты; m_c — частота аномалий регистрируемого класса в М₁-поколении (Gaul, 1957, 1959; Иванов, 1974). Эти величины определяются следующим образом: $m_a = A_m/A$, $m_b = B_m/B$, $m_c = C_m/C$, где A, B, C обо-

значают соответственно общие числа растений, плодов и потомков, а A_m , B_m , C_m — аномальные формы.

Каждый из показателей имеет свои преимущества и ограничения. Величина m_a при больших дозах мутагенов описывается круто восходящей S-образной кривой, при выборках обычного объема (порядка нескольких сотен растений P) показатель быстро достигает 100 %. Величина m_b сходна по свойствам с предыдущей, но ее специфическим недостатком считается необходимость работы с малыми выборками (по числу семян в плоде). Этих недостатков лишен показатель m_c — частота аномалий в M_1 -поколении. По определению в него входят все возникшие мутации, любого типа, учету подлежит весь урожай M_1 или его репрезентативная часть. С ростом дозы мутагена величина m_c возрастает значительно медленнее, чем m_a (Иванов, 1974).

Спектр морфологических нарушений вегетативных органов может быть очень широк, так для арабидопсиса их общее число уже превышает 400. Поэтому первой задачей работы является описание основных морфологических аномалий. Особую группу у растений составляют так называемые хлорофильные мутации, или пигментные нарушения. Исследования по их систематизации позволили составить «Определитель», в котором детально описаны хлорофильные нарушения, даны названия, что значительно облегчает их учет (Калам, Орав, 1974). Следует отметить, что лишь в немногих работах выяснен истинный характер хлорофильных нарушений: они могут быть следствием генной мутации или абберации хромосом, могут передаваться по наследству или быть соматическими, но тем не менее авторы считают, что их количество может служить индикатором суммарной частоты мутирования в первом приближении. При работе с «Определителем» нужно учитывать, что такие внешние причины, как вирусные заболевания, насекомые-вредители, недостаток минеральных элементов и т.п., могут вызывать нарушения окраски листьев. Поэтому необходимо отличать специфику проявления физиологических реакций растений на внешние воздействия и не путать их с мутациями.

Почвенная культура открытого грунта удобна в тех случаях, когда в цели работы входит изучение отдаленных последствий воздействия радиации на растения на протяжении нескольких лет или необходимо получить семенной материал следующего поколения. Почвенный субстрат готовили из смеси дерново-луговой почвы и песка (2:1). Поскольку эдафическое пространство — очень сильный модифицирующий фактор (Позолотина, 1983), для каждого растения объем почвы и агрофон создавали достаточными и одинаковыми на протя-

жении всего вегетационного или полевого эксперимента. Такой способ формирования модельных популяций (на выровненном агрофоне и при отсутствии конкуренции) позволяет выявить изменчивость показателей и оценить влияние изучаемого фактора корректно и в максимальном объеме (Игнатъева, 1980).

При постановке вегетационных экспериментов мы использовали разные приемы. Так, для выращивания сеянцев березы и ели изготавливали специальные контейнеры из толстой полиэтиленовой пленки объемом около 800 см³, заполняли их однородной почвенной смесью и в каждый высаживали по одному сеянцу; в дне контейнера оставляли отверстие для стока избыточной влаги. Все сосуды с сеянцами помещали в специальные большие ящики, врытые в траншеи, чтобы избежать пересыхания и перегрева почвы. Такие индивидуальные контейнеры удобно вынимать из траншеи для облучения сеянцев на разных этапах роста. На третий год объем почвы в контейнерах стал слишком мал для растений, поэтому сеянцы пересадили методом перевалки, не травмируя корни, в более крупные сосуды объемом 4000 см³.

В полевых опытах с травянистыми растениями применяли другой подход. Их выращивали на делянках с одинаковой специально приготовленной почвенной смесью. При посадке на делянках делали разметку таким образом, чтобы для каждого растения одуванчика или тагетеса была площадь 30х30 см, для более крупных растений (георгина) размер ячеек был 50х50 см. Рандомизация повторностей разных вариантов в вегетационных опытах выдерживалась столь же строго, как и в лабораторных.

Гибель растений может быть приурочена к различным фазам онтогенеза, поэтому в полевых опытах мы регистрировали *выживаемость* на первых фазах онтогенеза и в поздние сроки вегетации, выявляя причины гибели, которые могут быть случайны или закономерны. При почвенном культивировании растений также необходимо оценивать *скорость роста* растений, измеряя длину стебля или диаметр листовой розетки, число боковых побегов и листьев. Оценку скорости роста удобно приурочить к одной и той же фазе онтогенеза (Иванов, 1974). Кроме того, важно проводить *фенологические наблюдения*, т.е. определять продолжительности основных фаз развития (прорастание, вегетативный рост, бутонизация, цветение, плодоношение, созревание семян). Воздействие многих факторов, в том числе и радиационного, проявляется именно в изменении сроков прохождения разных фенофаз, задержка темпов развития свидетельствует об угнетающем воздействии, ускорение расценивается как стимуляция. В обоих случаях речь идет фактически о нарушении скорости онтогенеза.

Цитогенетический анализ частоты хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы относится к числу наиболее информативных и чувствительных методов изучения радиационного воздействия на растения. Мы использовали в работе стандартные приемы фиксации, хранения и окраски растительных объектов (Паушева, 1988). Экспериментальным путем было установлено, что клетки в зоне роста корня у одуванчика вступают в стадию первого митоза при длине корня 9-10 мм. Такие корешки фиксировали в уксусном спирте (модифицированной смеси Карнуа — 3 части 96%-ного этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) при пониженной температуре. В дальнейшем фиксированный материал промывали в 96%-ном спирте и хранили в 70%-ном его растворе до окрашивания. Хорошие результаты дает окрашивание препаратов ацетоорсеином. Для этого фиксированные корешки слегка обсушивали на фильтровальной бумаге и помещали в краситель с добавлением 1 н. соляной кислоты для лучшей мацерации (на 9 капель красителя одна капля кислоты). При комнатной температуре окрашивание длится около 24 ч. Окрашенный корешок необходимо промыть в 45%-ном растворе уксусной кислоты, затем отделить конус нарастания, поместить его на предметное стекло в каплю того же раствора, накрыть покровным стеклом и, слегка постукивая сверху, распределить клетки конуса нарастания в виде монослоя. На препарате анализировали все делящиеся клетки на стадии анафазы или начальной телофазы. В каждом варианте учитывали не менее 500 таких клеток в 12-25 корешках. На препаратах различали несколько типов хромосомных aberrаций: одиночные и двойные фрагменты, а также одиночные и двойные мосты.

Метод провокационного острого облучения мы использовали для оценки радиостойчивости семян и вегетирующих растений в лабораторных и полевых опытах. Облучение проводили на мощных гамма-установках типа «Исследователь» с источником ^{60}Co или «Игур» с источником ^{137}Cs . Мощность дозы источников была достаточно велика, поэтому провокационное облучение объектов длилось от нескольких минут до нескольких часов. В каждом эксперименте был необлученный контроль, с которым проводилось сравнение.

2.3. Полевая дозиметрия, методы отбора проб почв и растений, определение содержания в них радионуклидов

В полевой радиэкологии исследования начинаются с выбора опытной площадки, ее описания с учетом рельефа местности, типа почв, разнообразия растительности. Важным этапом является измерение мощности экспозиционной дозы на исследуемой территории. Для

гамма-съемки мы использовали универсальный радиометр ДРГ-01Т. Мощность дозы измеряли на поверхности почвы и на высоте 1 м. В некоторых случаях использовали для работы радиометр СРП 68-01, отградуированный по ^{226}Ra и незаменимый при исследованиях в районах уранового месторождения («Радиогеохимические исследования...», 1974). Бета-радиационный фон на площадках измеряли с помощью спектрометра РСР-101М «Поиск-Припять», фиксируя поток бета-частиц у поверхности почвы. Этот прибор позволяет также в полевых условиях определять спектрометрически содержание естественных радионуклидов ^{40}K , ^{232}Th и ^{238}U . Все приборы были поверены согласно ГОСТу.

Дозовые нагрузки на биоту в техногенно-нарушенных ландшафтах рассчитывали, вычлняя вклад внешнего и внутреннего облучения, с учетом особенностей альфа и бета-излучателей (Хайн, Браунелл, 1958; Горшков, 1967; Таскаев, Шуктомова, 1980). Подробные расчеты приведены в соответствующих главах.

На исследуемых площадках закладывали почвенные разрезы. Образцы почвы отбирали слоями по 5 см с учетом площади до глубины 30 см. В непосредственной близости от разрезов отбирали растительные пробы. Древесные растения спиливали и разделяли на листья (хвою), ветки и ствол, у травянистых растений срезали надземную часть с определенной площади. Вблизи почвенных разрезов собирали семена изучаемых видов индивидуально с каждого растения по 10-20 образцов из локальной ценопопуляции.

Пробы почвы высушивали до воздушно-сухого веса, растирали и просеивали через сито с ячейками 1 мм. Растительные образцы также высушивали и озоляли при температуре 500° С.

Для определения содержания радионуклидов пользовались стандартными методами («Методические рекомендации ...», 1980; «Определение...», 1983). В подготовленных пробах содержание ^{90}Sr определяли радиохимическим способом по дочернему элементу ^{90}Y , радиометрию которого проводили на малофоновой установке УМФ-1500 с торцовым счетчиком СБТ-13. Чувствительность определения радиостронция составляет 1 Бк/кг, ошибка счета около 15%.

Содержание ^{137}Cs измеряли спектрометрически на многоканальном анализаторе АМА-02 Ф1 со сцинтилляционным детектором NaI, активированным таллием, при ошибке счета не более 30 %. В последние годы для определения концентраций ^{137}Cs использовали многоканальный гамма-анализатор фирмы Canberra Packard с полупроводниковым германиевым детектором, у которого чувствительность на порядок выше, чем у АМА-02 Ф1, и составляет 0.1 Бк/кг.

Метод определения ^{226}Ra включает его химическое выделение и очистку путем осаждения с сульфатом бария и последующее измерение активности эманации радия — радона на приборе «Альфа-4». Чувствительность определения радия составляет $1 \cdot 10^{-7}$ мг/кг, ошибка метода не превышает 15-20 % («Определение...», 1983). Содержание ^{232}Th и ^{238}U определяли фотометрически с использованием реактива арсеназо-III. Предварительно ^{232}Th и ^{238}U очищали и отделяли друг от друга на ионообменных колонках, заполненных анионитом ВП-IAП. Погрешность метода составляет 20 %, чувствительность определения 0.5 мг/кг («Определение...», 1983).

Концентрации $^{239,240}\text{Pu}$, ^{241}Am и ^{238}Pu определяли в Дании (Risø National Laboratory) радиохимическими методами, используя стандартные методики очистки на ионообменных смолах и выделения на стальные диски с помощью электроосаждения (Talvite, 1971; Harley, 1972). Количество альфа-излучателей измеряли на многоканальном альфа-анализаторе фирмы Canberra Packard, чувствительность определения составила 0.1 Бк/кг, ошибка метода не более 15 %.

Для выделения физико-химических форм радионуклидов из почвенных образцов использовали общепринятую методику (Павлоцкая, 1974). Навески почвы последовательно обрабатывали дистиллированной водой, ацетат-аммонийным буферным раствором (pH=4.8) и 1 н. раствором соляной кислоты при соотношении твердой и жидкой фазы 1:5. Разница между суммарным содержанием радионуклида и количеством его соединений, перешедших в указанные вытяжки, характеризовала долю фиксированных форм радионуклидов.

В данном разделе приведены основные использованные методики. В отдельных главах дополнительно даны подробные описания схем экспериментов и частных методических подходов, необходимых для понимания сути конкретных результатов. Все полученные данные обрабатывали статистически (Хикс, 1967; Гласс, Стэнли, 1976), используя стандартный пакет описательной статистики, t -критерий Стьюдента, одно- и двухфакторный дисперсионный анализ (модели с постоянными и смешанными эффектами), S-метод множественных сравнений Шеффе, в основном данные обработаны с помощью компьютерных программ «Статистика для Windows».

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ И ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ПОСТРАДИАЦИОННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ

Последствия радиационного воздействия на живые организмы, в частности на растения, можно рассматривать в двух аспектах, выделяя эффекты соматические, т. е. те, в основе которых лежат генетические повреждения в соматических клетках и проявляются они у непосредственно облученных организмов, и генетические, передающиеся по наследству следующим поколениям. Материал, представленный в данном разделе, касается исключительно соматических эффектов. Оригинальность полученных нами результатов заключается в популяционном подходе к рассмотрению проблемы отдаленных последствий облучения, так как учитывались разные типы внутривидовой изменчивости организмов в популяциях по их радиустойчивости и наблюдения были достаточно длительными. Закономерности развития пострадиационных процессов изучены на примере модельных популяций разных видов растений: древесной лиственной породы — березы, хвойной — ели, а также травянистого многолетника — одуванчика.

3.1. Пострадиационные изменения у березы повислой или бородавчатой (*Betula pendula* Roht., или *B. verrucosa* Ehrh.)

Изучению радиустойчивости семян березы посвящено довольно много работ (Привалов, 1963; Преображенская, 1971; Кудинов, 1975; Киселева, Юшков, 1977; Позолотина, Юшков, 1982; Schulz, 1957; Тарю, 1976). Семена как объекты исследования привлекают внимание радиобиологов в первую очередь потому, что в любом растительном сообществе имеется обширный банк семян разных видов, которые в случаях сильного поражения вегетирующих растений являются важным, а иногда и единственным резервом для восстановления популяций («Действие ...», 1988; Osborn, Bacon, 1960; Ohba, Simak, 1960). В большинстве работ приведена характеристика радиустойчивости видов, основанная только на средних показателях LD_{50} и LD_{100} (дозы, вызывающие гибель 50 и 100 % проростков). Эти данные практически ничего не проясняют в закономерностях процессов, протекающих

в ценопопуляциях после острого облучения. Для реального прогнозирования последствий облучения в природных сообществах необходима оценка основных типов внутривидовой изменчивости радиоустойчивости, а таких работ мало (Позолотина, 1980; Тихомиров, Федотов, 1985; Поспешил, Ваха, 1986; Mergen, Gummings, 1965).

Индивидуальная изменчивость радиоустойчивости березы.

Индивидуальная внутривидовая изменчивость разных признаков и свойств — одна из важнейших характеристик популяции — обусловлена генетической вариабельностью входящих в нее организмов. Точнее, фенотипическую индивидуальную изменчивость можно определить как результат экспрессии конкретных генотипов в реальных условиях внешней среды (Мамаев, 1972; Поспешил, Ваха, 1986; Семериков, 1986; Von Kossler, 1970; Schwaegerle et al., 2000).

В специальном эксперименте мы подробно проанализировали зависимость всхожести семян и выживаемости проростков березы от дозы γ -излучения (рис. 3.1). Этот опыт позволил выбрать дозовые нагрузки, вызывающие заметное подавление роста, — 100, 200 и 400 Гр, которые и использовались в последующих опытах (Киселева, Юшков, 1977). Индивидуальную изменчивость разных деревьев березы оценивали по жизнеспособности и радиоустойчивости собранных с них семян. Выборка из 10 деревьев на участке оказалась оптимальной для этой цели, поскольку позволяет получить достоверную информацию при минимальных затратах времени, необходимых для анализа данных (Wright, Freeland, 1960; Conkle, 1963). В контрольном варианте, т.е. без облучения, вариабельность всхожести семян у разных

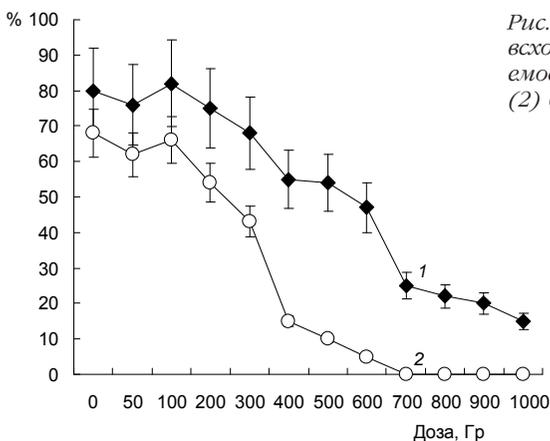


Рис. 3.1. Влияние облучения на всхожесть семян (1) и выживаемость одномесячных сеянцев (2) березы

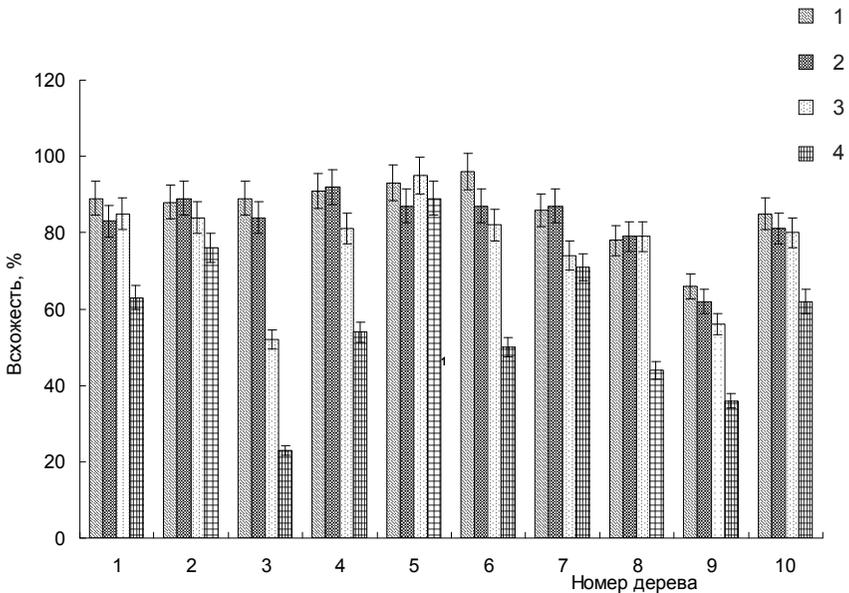


Рис. 3.2. Индивидуальная изменчивость радиоустойчивости березы, оцененная по всхожести ее семян

Доза облучения, Гр: 1 – контроль; 2 – 100; 3 – 200; 4 – 400

деревьев была незначительной (рис. 3.2). Облучение семян перед посевом в дозах 100, 200 и 400 Гр вызвало снижение их всхожести и увеличило диапазон изменчивости данного параметра. В этом проявилась разнородность выборки по радиоустойчивости входящих в нее организмов.

Размах изменчивости признака можно оценить с помощью коэффициентов вариации. Из табл. 3.1 видно, что с ростом дозы облучения вариабельность всхожести семян возрастает. Иерархический дисперсионный анализ подтвердил высокую достоверность зависимости всхожести семян от дозы облучения: $F = 95,70$ при $F_{0,01} = 4,04$, а также значимость различий в реакции на облучение у семян, собранных с разных деревьев: $F = 13,6$ при $F_{0,01} = 2,77$.

Наблюдение за развитием сеянцев продолжалось в течение месяца до формирования настоящих листьев. В этот критический период в жизни растений начинают функционировать апикальные меристемы, и в случае их поражения растения гибнут на ранней стадии развития. Проростки, преодолевшие этот барьер, с высокой вероятностью доживают до конца сезона вегетации. Из рис. 3.3 видно, что выживаемость

Таблица 3.1

Изменение коэффициентов вариации показателей жизнеспособности у березы под влиянием облучения

Доза, Гр	CV, %	
	по всхожести семян	по выживаемости сеянцев
0	2.4	3.7
100	1.8	2.5
200	6.6	6.0
400	13.7	12.8

30-дневных растений в контроле высока и слабо варьирует, а облучение в дозах 200 и 400 Гр вызвало гибель существенной части выборки. Дисперсионный анализ показал высоко достоверную зависимость выживаемости проростков березы от дозы предпосевного облучения ($F = 81,3$), а также значительные индивидуальные различия между деревьями по радиоустойчивости их семенного потомства ($F = 9,7$). Под влиянием облучения в больших дозах в несколько раз возросла изменчивость выживаемости 30-дневных сеянцев (см. табл. 3.1).

Сравнение данных по всхожести семян и выживаемости проростков позволяет выявить некоторые индивидуальные особенности растений в проявлении реакции на облучение (см. рис. 3.2 и 3.3). Так, у дерева № 3 значительная часть семян под воздействием облучения не всходит (при этом всхожесть в контроле достигает 90 %), у деревьев № 2, 5, 10, несмотря на высокие дозы радиации, семена прорастают, разворачивают семядоли, но повреждения, вызванные облучением, препятствуют их дальнейшему развитию, и большая часть сеянцев погибает к концу первого месяца жизни. Следовательно, стратегии ответов на воздействия радиации у разных растений различны (Позолотина, 1980).

Существует несколько механизмов, поддерживающих гомеостаз организмов в условиях острого облучения. Адаптационный потенциал складывается из наличия в тканях эндогенных протекторов, уровня физико-химической защищенности генома, пloidности, эффективности работы внутриклеточных восстановительных систем, способности меристем к репопуляции (Позолотина, Юшков, 1982; Гродзинский, 1989). Можно предполагать, что на стадии прорастания семян защита от облучения связана с механизмами физико-химического уровня, по-

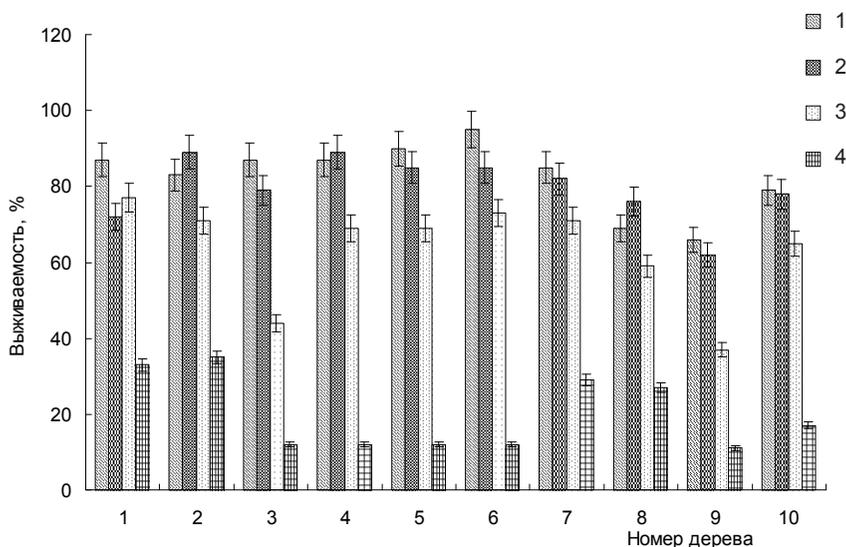


Рис. 3.3. Индивидуальная изменчивость радиустойчивости березы, оцененная по выживаемости проростков

Дозы облучения, Гр: 1 – контроль; 2 – 100; 3 – 200; 4 – 400

скольку в покоящихся семенах еще нет делящихся клеток и все процессы жизнедеятельности крайне замедлены. Ферментативные системы внутриклеточного восстановления начинают функционировать позднее, эффективность их работы определяет выживаемость проростков на стадии развития настоящих листьев и корней. Анализ показывает, что в изученной нами выборке представлены деревья, семенное потомство которых обладает разными адаптивными возможностями.

Экологическая изменчивость радиустойчивости растений.

Важным этапом работы по изучению радиочувствительности березы следует считать оценку экологической изменчивости растений по реакции на облучение собранных с них семян. Экологическая изменчивость признаков вида формируется под влиянием мозаично распределенных в пространстве факторов, не имеющих хорологического градиента (Мамаев, 1972; Махнев, 1987). К таким факторам относятся температура, влажность, освещенность, химический и физический состав почвы и др. Актуальность исследования экологической изменчивости обусловлена тем, что она характеризует норму реакции вида в

изменяющихся условиях внешней среды. Без ее учета трудно прогнозировать реакцию разных популяций на воздействие радиации и сравнивать географически удаленные популяции. Отметим, что при большом числе исследований вариабельности морфологических признаков в зависимости от условий местообитания изменчивость физиологических свойств и устойчивости организмов к разным факторам изучена слабо (Махнев, 1987). Лишь в некоторых работах отмечена зависимость радиочувствительности семян от экологических условий их формирования. Главными факторами, определяющими уровень радиостойкости семян растений, являются температура и влажность. Из литературных данных известно, что в условиях пониженной температуры и высокой влажности, как правило, формируются менее устойчивые семена (Нуждин, Пастушенко-Стрелец, 1967; Артемьева, Савин, 1987; Wells, Switzer, 1971; Fabries, 1972).

Семена березы для наших исследований были собраны в трех типах леса, существенно различающихся по уровню увлажнения: березняк черничный был расположен в верхней части склона холма, брусничный — в средней части, а разнотравный занимал нижнюю часть склона. По данным А.К.Махнева (1978), во всех трех насаждениях преобладает береза повислая, полнота насаждения 0,7-0,8, бонитет 1,5-2. Условия внутри каждого насаждения относительно однородны. Семена на каждом участке собирали с 10 хорошо плодоносящих деревьев из средней части кроны и облучали перед посевом в дозах 100, 200 и 400 Гр. Радиостойкость оценивали по всхожести семян и выживаемости сеянцев, а уровень изменчивости этого свойства — с помощью коэффициентов вариации.

Экологическую изменчивость нельзя выявить на основании средних параметров, характеризующих деревья разных типов леса. Для ее оценки необходимо подробное сравнение индивидуальной изменчивости признаков в каждой выборке. Установлено, что в березняках черничном, брусничном и разнотравном отдельные деревья различаются между собой как по всхожести семенного потомства в контроле, т.е. без облучения, так и по их реакции на облучение (рис. 3.4). Уровень изменчивости всхожести необлученных семян в насаждениях возрастал в ряду березняк черничный < брусничный < разнотравный, коэффициенты вариации были равны 2,4; 5,2; 5,8%. Наши результаты согласуются с данными А.К. Махнева (1978) по уровню вариабельности морфологических признаков у деревьев из этих лесных сообществ.

Облучение семян вызвало увеличение амплитуды изменчивости. Так, при облучении в дозе 400 Гр коэффициенты вариации по всхо-

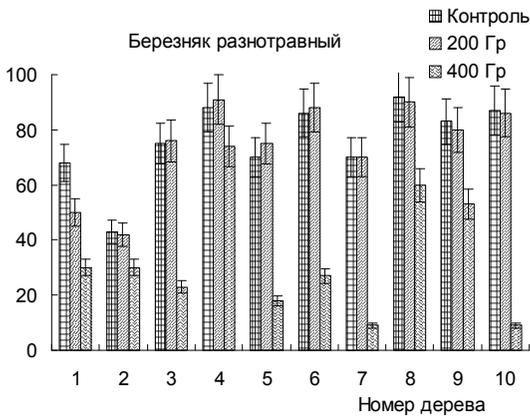
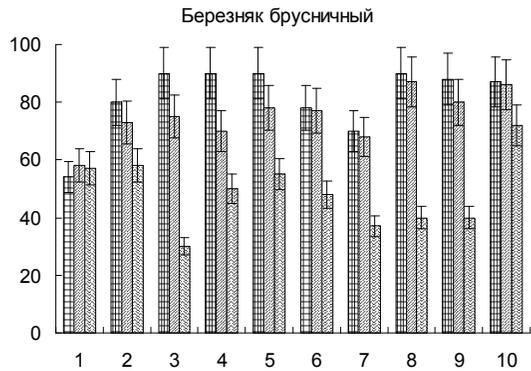
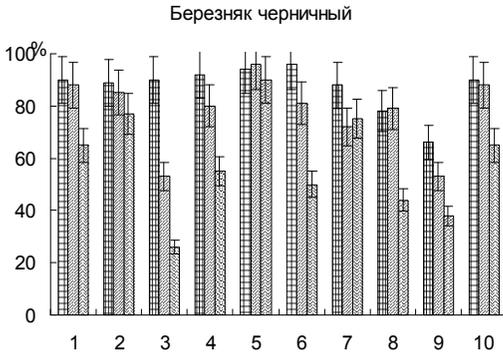


Рис. 34. Всхожесть семян березы (%) с разных деревьев из трех насаждений в зависимости от дозы облучения.

жести семян в указанном выше ряду составили 13,6; 11,0; 20,3% соответственно. В этом диапазоне проявилась «скрытая» изменчивость растений из разных типов леса по их устойчивости к воздействию радиации.

Математическая обработка данных методом иерархического дисперсионного анализа показала высоко достоверную зависимость всхожести семян от дозы облучения, а также достоверные индивидуальные различия деревьев по устойчивости к облучению их семенного потомства (табл. 3.2, блоки I–III). Проанализировав всю совокупность данных, характеризующих зависимость всхожести семян от дозы облучения, а также различия реакций на облучение в разных типах леса, мы установили, что выборки из разных сообществ существенно различаются между собой (блок IV). Эти различия могут быть обусловлены неодинаковой исходной всхожестью семян из разных насаждений или их разной радиочувствительностью.

Чтобы прояснить этот вопрос, абсолютные значения всхожести семян трансформировали в относительные (% к контролю) и еще раз провели дисперсионный анализ. Такое преобразование, исключив неоднородность всхожести необлученных семян, позволило точнее выявить реакцию на облучение. В этом случае не обнаружено достоверной разницы между тремя типами леса по радиочувствительности собранных в них семян ($F = 0,53$ при $F_{0,01} = 4,8$). Сравнение дозовой зависимости выживаемости одномесячных сеянцев из разных типов леса (усредненные данные, % к необлученному контролю) показало, что они практически накладываются друг на друга (рис. 3.5).

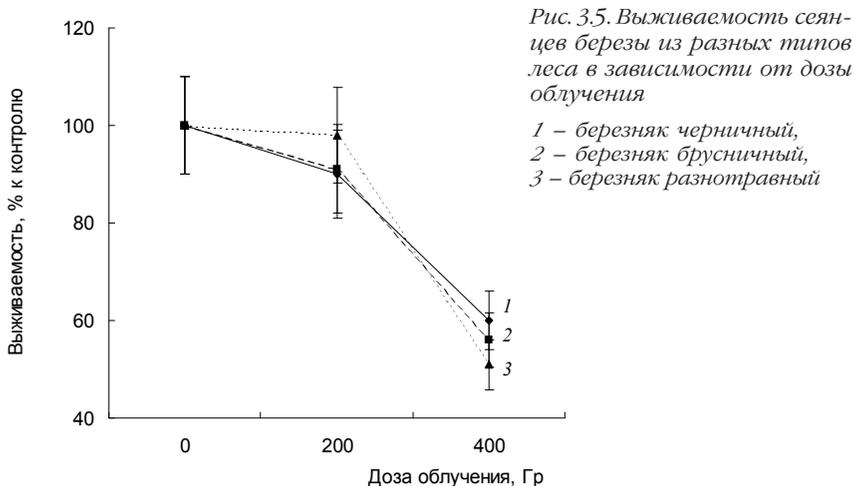
Принятой оценкой уровня изменчивости любых признаков является коэффициент вариации. Используя результаты дисперсионного анализа, можно вычислить отдельные компоненты дисперсии, среднеквадратические отклонения и коэффициенты вариации (Хикс, 1967), характеризующие индивидуальную изменчивость радиочувствительности семян с разных деревьев и экологическую изменчивость, обусловленную условиями обитания. Для этого средний квадрат Q был принят равным математическому ожиданию среднего квадрата EQ : $Q = EQ = \sigma_e^2 + n a \sigma_c^2$. Отсюда: $\sigma_e^2 = (EQ - \sigma_c^2) / n a$, $CV = \sigma_e \cdot 100 / X$, где σ_e^2 — средний квадрат ошибки; n — число повторностей в опыте; a — число градаций фактора «доза облучения»; X — среднее; CV — коэффициент вариации.

Результаты вычислений (см. табл. 3.2) свидетельствуют о том, что индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян из каждого типа леса, оцененная по CV , превышает изменчивость экологическую. Наиболее высокий уровень индивидуальной изменчи-

Таблица 3.2
 Результаты иерархического дисперсионного анализа
 по всхожести семян

Блок	Фактор	Средний квадрат	F	$F_{0.01}$	$CV, \%$	
					индивидуальной	экологической
I. Березняк черничный	Доза	5947.7	155.7	7.56	13.6	-
	Индивидуальные различия	1303.6	33.8	3.06		
	Ошибка	38.2				
II. Березняк брусничный	Доза	7216.0	73.9	7.56	11.6	-
	Индивидуальные различия	808.3	8.3	3.06		
	Ошибка	97.4				
III. Березняк разнотравный	Доза	14302.8	62.6	7.56	20.3	-
	Индивидуальные различия	2103.8	9.2	3.06		
	Ошибка	228.6				
IV. Объединенные данные	Доза	7769.0	40.9	4.0	-	8.8
	Тип леса	1678.0	8.8	4.8		
	Ошибка	190.0				

востости устойчивости к облучению наблюдается в березняке разнотравном, где отмечен самый низкий уровень всхожести семян. Следовательно, адаптивные возможности организмов к техногенным воздействиям (в данном случае — ионизирующее излучение) в достаточной степени независимы от варьирования обычных экологических факторов внешней среды. Только сильное изменение условий существования, по-видимому, может привести к появлению значимой экологической изменчивости радиочувствительности семян, уровень



которой превысил бы амплитуду индивидуальной вариабельности (Позолотина, 1982).

Возрастная изменчивость радиоустойчивости у березы. Влияние ионизирующих излучений на вегетирующие растения березы исследовано значительно в меньшей степени, чем на семена. Между тем важно определить критические дозовые нагрузки на молодые сеянцы, сопоставив их с радиочувствительностью семян, и изучить особенности развития растений после облучения их на стадии одномесячных проростков и однолетних сеянцев (Позолотина, 1985а, б).

Семена и сеянцы березы, использованные в опыте, были полусибями, т.е. потомками одного дерева. Облучение проводили на γ -установке типа «Игур» при мощности дозы 1,5 Гр/с. Семена облучали в дозах 100, 150, и 200 Гр. Первоначально облученные и необлученные семена высевали одновременно в ящики. После появления всходов, т.е. через две недели, их пересаживали в контейнеры с однородной почвенной смесью по одному растению в каждый. Всего было высажено 400 необлученных растений. Выборки, выращенные из облученных семян, насчитывали по 50 сеянцев на каждую дозу, каждое растение рассматривали как повторность.

Методика проведения полевого опыта подробно описана во второй главе. Когда сеянцы достигли возраста одного месяца, из числа необлученных отобрали партию 150 шт. и облучили их в дозах 50, 75 и 100 Гр по 50 растений на вариант. Через год из числа необлученных сеянцев вновь отобрали партию в 150 растений и облучили их в тех же дозах (50, 75 и 100 Гр по 50 штук на каждую). Эффект облуче-

ния оценивали по ростовым показателям (высоте побегов, количеству боковых ветвей и листьев, их размерам), по количеству радиоморфозов в выборках; исследовали также размеры клеток столбчатой паренхимы листьев.

Результаты наблюдений (табл. 3.3) свидетельствуют о том, что облучение семян березы в дозах 150 и 200 Гр вызвало торможение роста главного побега и листьев, а при дозе 100 Гр наметилась тенденция стимуляции ростовых процессов, хотя различия статистически недостоверны

Таблица 3.3

Влияние облучения семян и сеянцев березы на их морфогенез к концу первого сезона

Возрастное состояние	Доза, Гр	Длина побега, см	Число листьев	Длина листа, см
Семена	Контроль	2.8±0.1	4.6±0.1	2.6±0.1
	100	3.2±0.3	4.8±0.2	3.0±0.2
	150	1.9±0.2	4.5±0.2	1.8±0.2
	200	2.2±0.5	5.0±0.5	2.1±0.4
Одномесячные сеянцы	50	1.6±0.1*	6.3±0.4	1.1±0.1*
	75	1.2±0.1*	3.5±0.1*	0.8±0.1*
	100	1.2±0.1*	3.2±0.1*	0.7±0.1*

* Различия с контролем достоверны, $p < 0.05$.

Существенно возросли после облучения амплитуды изменчивости длины побега и размеров листьев, так, в контроле CV равны 3.6 и 4.0 соответственно, а при облучении в дозе 200 Гр — 22.7 и 19.0. Кроме того, предпосевное облучение в большой дозе вызвало у растений появление укороченных боковых побегов. Этот эффект связан с подавлением апикального доминирования в результате поражения клеток верхушечной меристемы (Савин, 1981).

Облучение сеянцев в возрасте одного месяца сильно затормозило рост главного побега. К концу лета облученные растения были примерно вдвое ниже контрольных, t_{St} равны 8.6 и 11.4 для вариантов с разными дозами, $t_{0.05} = 3.4$. Наряду с остановкой роста главного

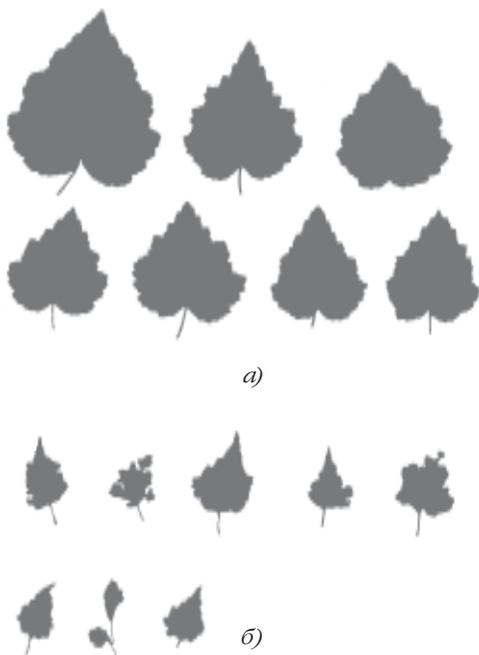


Рис. 3.6. Форма листа у контрольный (а) и облученных (б) растений.

побега у сеянцев, облученных в дозе 50 Гр, отмечено формирование укороченных боковых ветвей с большим числом мелких уродливых листьев. При облучении в дозах 75 и 100 Гр в течение сезона не было прироста побегов, через месяц многие сеянцы погибли.

У выживших облученных растений практически все листья были неправильной формы (рис. 3.6 б), словно стянуты по жилкам, их поверхность была жесткой, бугристой. Мы провели анатомический анализ листьев контрольных и облученных растений. Под микроскопом измеряли размеры клеток столбчатой паренхимы и число хлоропластов в них. Паренхимные клетки мелких уродливых листьев облученных растений были достоверно больше (длина 31.3 ± 1.1 мкм; ширина 9.4 ± 1.0 мкм), чем у крупных листьев контрольных растений (длина 24.3 ± 0.3 мкм, ширина 7.3 ± 0.4 мкм); $t_{St} = 10.3$ при $t_{0.05} = 4.3$. Отмечена также тенденция увеличения числа хлоропластов в клетках облученных растений. Очевидно, что в листьях, облученных на ранней стадии развития, нарушаются процессы деления клеток, рост листа происходит в основном за счет их растяжения. Неправильные лопастные доли листьев формируются вследствие гибели отдельных инициальных клеток, а неровная поверхность является следствием рассогласования темпов деления и дифференцировки клеток разных тканей.

Результаты наблюдений второго года показали, что сеянцы из облученных семян и контрольные перенесли зимовку по-разному. Выявлены достоверные различия по выживаемости растений между вариантами: в контроле — 92%, а при облучении семян в дозах 100, 150 и 200 Гр — 80, 64 и 36 % соответственно. Сеянцы, облученные в одномесечном возрасте в дозе 100 Гр, во время зимовки погибли полностью, а при дозах 50 и 75 Гр их выживаемость составила 44 и 20 % соответственно.

В начале второго вегетационного сезона были облучены однолетние сеянцы. Критические дозовые нагрузки для них оказались те же, что и для одномесечных сеянцев, LD_{100} составила 100 Гр. Облучение однолетних растений в дозах 50 и 75 Гр вызвало существенную задержку ростовых процессов (табл. 3.4), а разница с необлученным контролем по длине побега оказалась достоверной — t_{St} равны 4.1 и 8.2 соответственно для двух доз. Кроме того, после облучения у всех без исключения растений выборки (100%) формировались радиоморфозы листьев и побегов, аналогичные тем, что мы наблюдали у облученных одномесечных растений. Подавление апикального доминирования у сеянцев при дозе облучения 50 Гр привело к росту дополнительных боковых побегов ($t_{St} = 3.6$) и формированию многочисленных мелких листьев ($t_{St} = 6.1$).

К середине второго сезона (см. табл. 3.4.) выжившие сеянцы, облученные в одномесечном возрасте, по всем морфологическим показателям (высоте главного побега, числу боковых ветвей и листьев) достигли уровня контроля, так же как и сеянцы, выросшие из облученных семян. Листья измененной формы, отмеченные в прошлом году, опали, а вновь развившиеся во второй сезон, за редким исключением, ни формой, ни размером не отличались от листьев необлученных растений. Рост главного побега из верхушечной почки возобновился, и лишь небольшой участок на стволе со следами укороченных боковых побегов и междоузлий напоминал о травме, нанесенной растениям γ -облучением. Отсюда можно заключить, что у выживших растений произошло восстановление основных функций, поврежденных облучением. Сохранившаяся выборка была малочисленна и качественно отличалась от исходной, поскольку из нее были элиминированы наиболее радиочувствительные поврежденные организмы. Таким образом, возрастная изменчивость радиочувствительности проявилась у березы отчетливо. Доза 100 Гр была летальной для одномесечных и однолетних сеянцев, у покоящихся семян березы она вызвала лишь снижение выживаемости проростков на 12%, скорость ростовых процессов у выживших растений через три года достигла уровня контроля.

Таблица 3.4

Влияние облучения семян и сеянцев березы на морфогенез растений к концу второго вегетационного сезона

Возрастное состояние	Доза, Гр	Длина побега, см	Число боковых побегов	Число листьев	Длина листа, см
Семена	Контроль	22.7±0.9	1.1±0.2	13.6±0.2	7.7±0.2
	100	22.4±1.1	0.5±0.1*	11.7±0.4	6.4±0.7
	150	22.3±0.8	0.7±0.1	12.9±0.7	6.1±0.1
	200	24.6±2.3	0.7±0.5	13.0±2.6	6.3±0.4
Одномесячные сеянцы	50	23.4±0.8	0.4±0.1*	12.4±1.3	6.7±0.1
	75	20.2±1.7	1.0±0.2	12.0±1.3	7.0±0.4
Однолетние сеянцы	50	15.4±1.6*	2.4±0.3*	24.5±1.8*	4.0±0.2*
	75	8.8±1.4*	1.3±0.3	8.5±1.4*	3.4±0.8*

* Различия с контролем достоверны, <0.05.

Закономерности пострадиационного восстановления в модельных популяциях березы. Пострадиационное восстановление в популяциях тесно связано с индивидуальной изменчивостью организмов и является наиболее важным аспектом проблемы отдаленных последствий действия радиации. Модельные исследования позволяют вскрыть механизмы изменений, происходящих в выборках после облучения. С этой целью были проведены специальные опыты, в которых использовали семена березы, собранные с одного дерева, т.е. полусибы (Позолотина, Куликов, 1988). Модельные популяции формировали из контрольных и облученных в дозах 175, 200, 250 и 300 Гр семян. Методика выращивания сеянцев с соблюдением условий одинакового эдафического пространства и агрофона описана во второй главе.

Первоначально в каждом варианте было по 150-200 растений. Облучение в дозах 250 и 300 Гр привело к полной гибели проростков на стадии формирования настоящих листьев. В контроле и в

вариантах с облучением в дозах 175 и 200 Гр выживаемость составила 92, 80 и 67 % соответственно. В середине первого сезона в каждой выборке методом случайного отбора было оставлено по 100 семян (стартовый уровень), за которыми и проводили наблюдения в течение нескольких лет, считая эти совокупности растений модельными популяциями. Фиксировали выживаемость, изменения высоты растений, количества и величины листьев, отмечали отклонения от нормы в форме и структуре органов (табл. 3.5). Цитологический анализ позволил сделать заключение об изменении размеров клеток столбчатой паренхимы листьев на разных стадиях пострадиационного восстановления.

Анализ средних значений морфологических и анатомических показателей растений разных вариантов показал, что облучение в дозах 175 и 200 Гр вызвало подавление ростовых процессов. В первый сезон высота побегов у облученных растений была в 3-4 раза меньше, чем у контрольных, во второй и третий годы облученные семена отставали в росте только в 1.5-2 раза, т.е. со временем разница с контролем уменьшилась. Та же зависимость от дозы облучения наблюдается по критериям «количество листьев» и «длина листа».

Уменьшение со временем различий между контрольными и облученными растениями свидетельствует о восстановительных процессах, протекающих на клеточном и организменном уровнях.

Сравнение величины листьев и размеров клеток столбчатой паренхимы показало, что в первый сезон у мелких листьев облученных растений клетки по объему были больше, чем у крупных листьев контрольных семян. Высокая достоверность этих различий подтверждается методом дисперсионного анализа: $F=26.7$ при $F_{0.01}=10.9$. Повидимому, облучение вызвало сильное подавление деления клеток, и рост листьев происходил в значительной степени за счет их растяжения. К третьему году произошло сглаживание различий между контрольными и облученными растениями как по размерам листьев, так и по величине клеток столбчатой паренхимы в них.

В опытных выборках встречались растения, морфологически отличающиеся от контрольных. В первый после облучения сезон отмечено формирование семян с укороченными междоузлиями и усиленным боковым ветвлением, причем с ростом дозы облучения их число в модельной популяции возрастало (см. табл. 3.5). Этот феномен, как уже отмечалось выше, связан с подавлением апикального доминирования у побегов. Радиоморфозы листьев у облученных растений были разнообразны. В первый сезон небольшая часть растений имела жесткие, уплотненные листья неправильной формы. Ранее такие на-

Таблица 3.5

Изменение морфологических и анатомических показателей у семян березы в разные сроки после облучения

Показатели	Год наблюдений	Доза облучения, Гр		
		Контроль	175	200
Выживаемость, %	1-й	100	100	100
	2-й	96	81	80
	3-й	90	64	56
Длина побега, см	1-й	5.5±0.2	1.8±0.1	1.2±0.1
	2-й	12.2±0.2	7.8±0.3	5.6±0.3
	3-й	15.9±0.3	10.5±0.5	8.9±0.6
Число листьев на 1 растение	1-й	6.6±0.2	4.9±0.2	4.4±0.2
	2-й	11.3±0.3	7.9±0.4	5.8±0.3
	3-й	16.3±0.4	12.1±0.6	11.3±0.6
Длина листа, см	1-й	4.5±0.1	1.7±0.1	1.1±0.1
	2-й	3.5±0.1	2.5±0.1	1.8±0.1
	3-й	3.7±0.1	3.3±0.1	2.9±0.1
Длина клеток паренхимы, мкм	1-й	25.4±0.6	30.7±1.5	33.3±0.1
	2-й	28.7±0.9	30.9±1.0	30.0±1.0
	3-й	27.4±1.3	25.6±1.4	24.1±0.6
Ширина клеток паренхимы, мкм	1-й	9.0±0.3	9.2±0.1	9.5±0.9
	2-й	9.0±0.3	9.0±0.9	8.9±1.0
	3-й	7.8±0.1	7.1±0.2	7.6±0.2
Число растений с морфогами листьев, %	1-й	0	3.0	8.0
	2-й	0	26.5	14.3
	3-й	0	6.3	5.4
Число растений с укороченными междоузлиями, %	1-й	0	13.0	16.0
	2-й	0	0	0
Число растений с погибшей верхушкой, %	2-й	0	7.8	10.7
	3-й	6.6	29.7	35.7

рушения структуры листьев мы наблюдали при облучении молодых вегетирующих растений (см. рис. 3.6). На следующий год у облученных растений встречались листья, свернутые улиткой, с асимметричной листовой пластинкой, а также листья с воздушными полостями между паренхимным слоем и покровами. Важно отметить, что число морфозов во второй год было максимальным (см. табл. 3.5). Это значит, что

в клетках тканей, в которых происходила закладка органов, в первый сезон после облучения существовало много соматических нарушений. На третий год лишь у некоторых облученных растений формировались листья неправильной формы с гофрированным краем.

Каждый год у многих облученных, а после особо суровой зимы и у контрольных растений погибала верхушечная почка, однако наблюдались и различия между вариантами: у контрольных семян, как правило, рост возобновлялся из боковой почки и восстанавливалось апикальное доминирование, а у облученных растений часто развивалась многовершинность, без доминирования главного побега.

Структуру популяции и ее изменения в разные сроки после облучения наилучшим образом характеризуют частотные кривые распределения основных морфологических признаков (Филипченко, 1926). Так, у березы в контроле распределение по признаку «высота побега» близко к нормальному гауссовскому (рис. 3.7, а). В выборке с облучением семян в дозе 200 Гр вариационная кривая асимметрична и эксцессивна, диапазон изменчивости узок. Такие изменения в структуре популяции являются следствием сильного подавляющего действия радиации. При меньшей дозе облучения (175 Гр) наметилась дифференциация выборки, о чем свидетельствует вариационная кривая с двумя вершинами.

На следующем этапе дифференциация по высоте побега отмечена в обеих выборках облученных растений (рис. 3.7, б). Значит, в модельных популяциях, даже при их относительной генетической однородности, выделяются группы растений с разной реакцией на облучение, с большей или меньшей интенсивностью восстановительных процессов. Результаты наглядно показывают недостаточность, а часто и полную несостоятельность оценки лучевого эффекта на уровне популяций по средним величинам, поскольку «средних» растений в выборках может быть менее 20%.

Следующий качественно новый этап после облучения проявился на третий год. Из рис. 3.8,а видно, что морфологическая структура популяции восстанавливается. Вариационные кривые распределения признака приближаются по форме к нормальному и уже не изменяются в течение последующих лет наблюдения, если не добавляется действие побочных факторов (Позолотина, Куликов, 1988). Это подтверждают и результаты измерений длины побега у 5-летних семян (рис. 3.8,б).

Аналогичную картину можно наблюдать по критерию «длина листа» (рис. 3.9). В контроле частотные распределения этого признака близки к нормальному как в первый, так и в последующие годы жизни

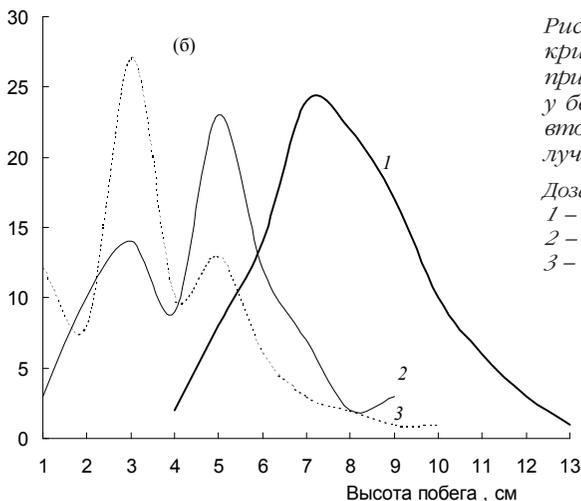
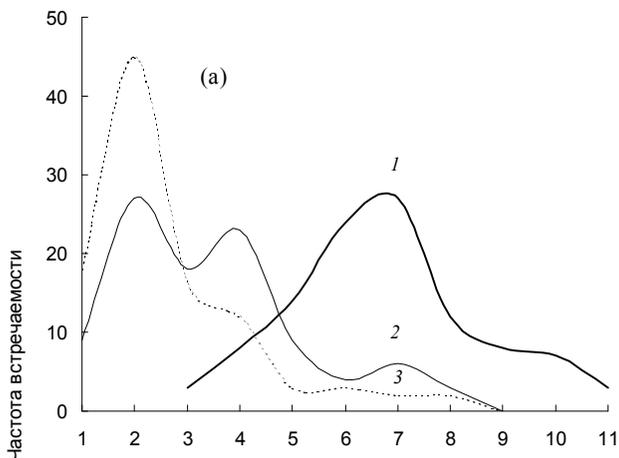


Рис. 3.7. Вариационные кривые распределения признака «высота побега» у березы в первый (а) и второй (б) годы после облучения

*Доза облучения, Гр:
1 – контроль;
2 – 175;
3 – 200*

растений. Опытные популяции в первый после облучения сезон характеризуются эксцессивными кривыми распределения с модами в области низких значений. На следующий год в выборках выделяются две неравные группы растений с большей и меньшей интенсивностью восстановления, в частности при дозе облучения 200 Гр больше численность ослабленных сеянцев. На третий год в модельных популяциях восстанавливается распределение признака «длина листа», близкое к нормальному, хотя и с меньшими, чем в контроле, значениями моды. Таким образом, изменения признаков «длина побега» и «длина листа» после облучения протекают аналогично.

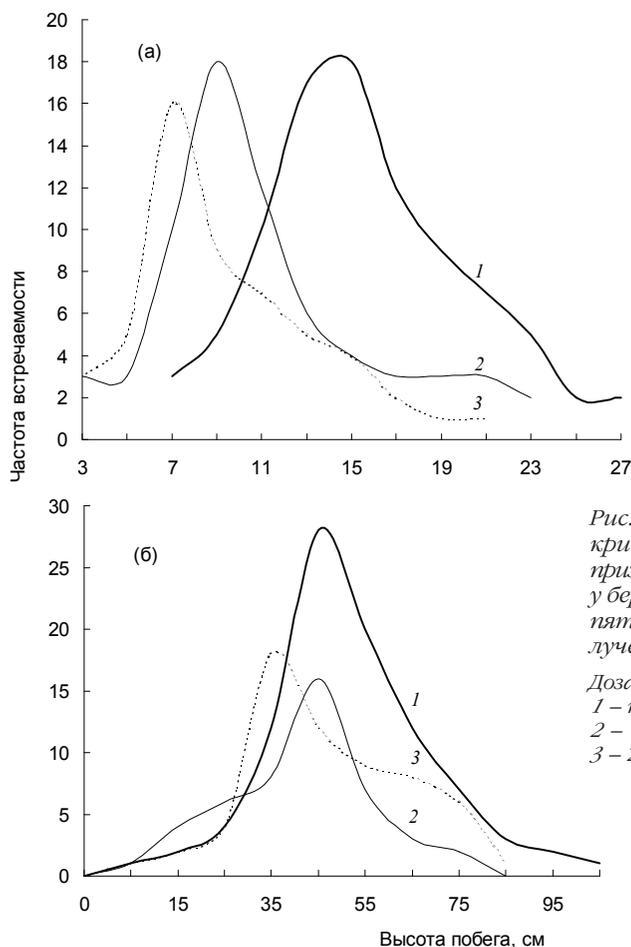


Рис. 3.8. Вариационные кривые распределения признака «высота побега» у березы на третий (а) и пятый (б) годы после облучения.

Доза облучения, Гр:
1 – контроль;
2 – 175;
3 – 200

Распределение признака «число листьев на растении» имеет ряд особенностей. В первый год после облучения вариационные кривые в контроле и в вариантах с облучением по форме существенно не различались, значения моды были близки (рис. 3.10, а). На следующий год опытные популяции характеризовались асимметричными частотными распределениями, и разница с контролем по величине моды была более значительна (рис. 3.10, б). Лишь на третий сезон в модельных облученных популяциях наметилась дифференциация (рис. 3.10, в), вариационные кривые двухвершинны (200 Гр) или имеют плато (175 Гр). Следовательно, выявляются те же этапы восстановления, что и по «длине побега» и «длине листа», но наступают они с

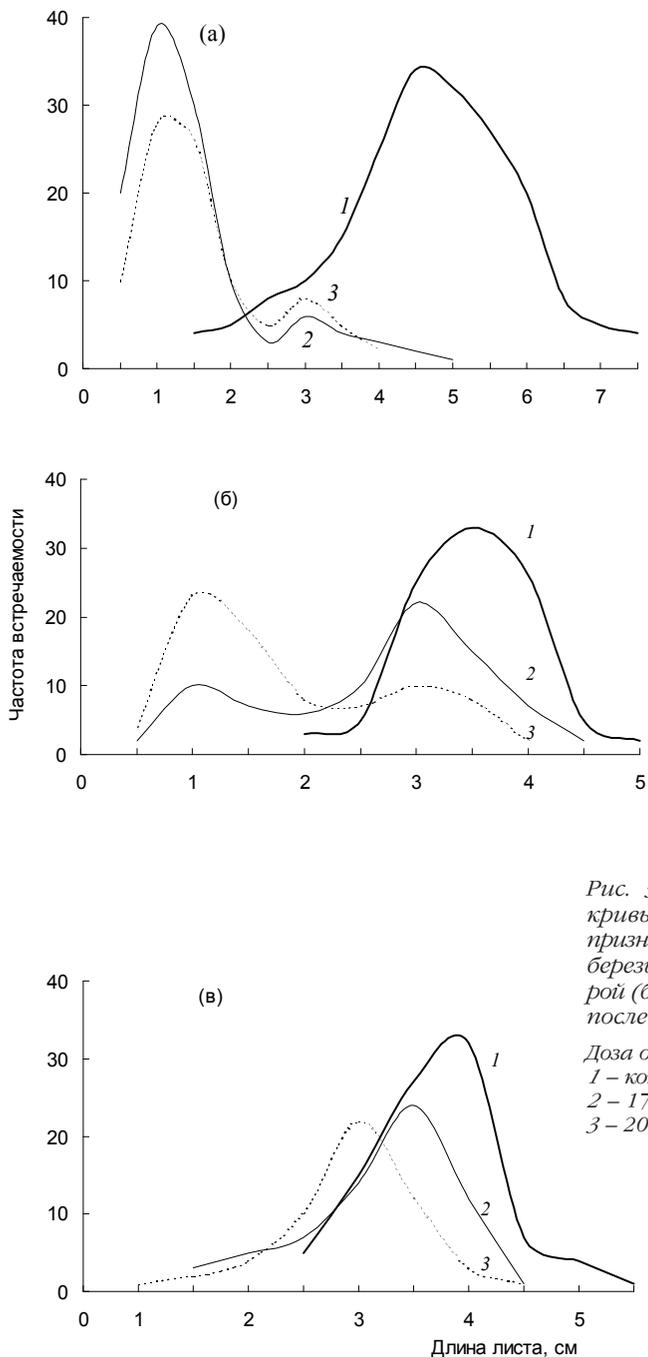


Рис. 3.9. Вариационные кривые распределения признака «длина листа» у березы в первый (а), второй (б) и третий (в) годы после облучения.

Доза облучения, Гр:
1 – контроль;
2 – 175;
3 – 200

опозданием. По-видимому, этот показатель менее мобилен, чем первые ростовые параметры, и более жестко генетически детерминирован.

Попробуем взглянуть на полученные нами данные с другой точки зрения. Для понимания сути происходящих явлений мы проанализировали кривые роста сотен растений контрольного и облученных вариантов, т.е. фактически рассмотрели динамику первых этапов онтогенеза всех изученных в эксперименте растений. Анализ всей совокупности данных позволил классифицировать их, разделив на четыре группы, характеризующиеся своими особенностями. Эти группы встречались во всех выборках, но с разной частотой в зависимости от дозы облучения растений. Схематично все типы роста представлены на рис. 3.11.

Первый тип (см. рис. 3.11, а) отличался равномерным приростом из года в год. Таким путем росло большинство контрольных растений. Встречался он также в вариантах с облучением, даже при самой большой дозе. Это означает, что часть облученных растений изначально имела мощную противолучевую защиту и успешно противостояла воздействию радиации.

Второй тип (см. рис. 3.11, б) демонстрирует интенсивный рост сеянцев в начальный период и снижение прироста в период со второго на третий год. Эти растения оказались чувствительны к другим факторам среды, в частности к температуре. Так, после особо холодной зимы у некоторых растений контрольного и опытных вариантов погибли верхушечные почки, что замедлило темп прироста. В облученных выборках растений с поврежденной верхушкой было достоверно больше (см. табл. 3.5.).

Третий тип (см. рис. 3.11, в) отличался тем, что прирост растений в первый год был меньше, чем в последующие вегетационные сезоны. Этот тип роста характерен для растений, поврежденных облучением, но имеющих интенсивные системы восстановления на клеточном и тканевом уровнях. Пережив острую фазу подавления физиологических процессов в первый период после облучения, они наверстали прирост биомассы на следующий год.

Четвертый тип (рис.3.11, г) характеризовался очень малым приростом. На третий год эта группа растений элиминировала почти полностью. Наиболее многочисленной данная выборка была в варианте с дозой облучения 200 Гр.

Таким образом, в модельных популяциях, сформированных из облученных в больших дозах семян, со временем происходит поэтапное изменение их структуры. В первый сезон давление радиационного фактора настолько велико, что ростовые процессы у всех растений сильно подавлены. Об этом свидетельствуют эксцессивные кривые

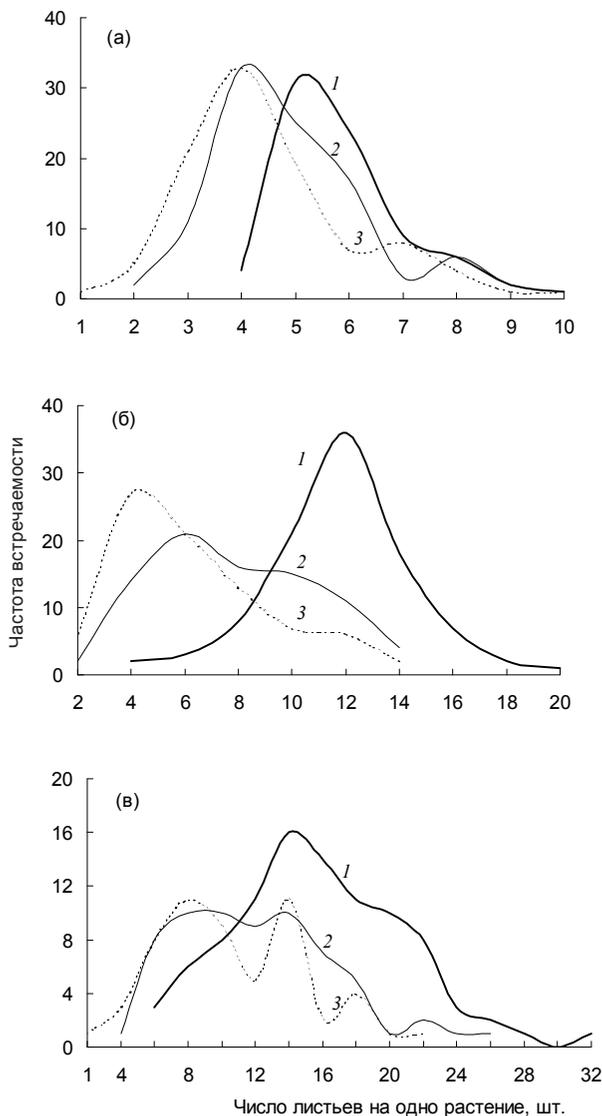


Рис. 3.10. Вариационные кривые распределения признака «число листьев на одно растение» у березы в первый (а), второй (б) и третий (в) годы после облучения

Доза облучения, Гр:
1 – контроль;
2 – 175;
3 – 200

распределения морфологических признаков с левосторонней асимметрией, узким размахом изменчивости и модами в области низких значений. Следующий этап определяется процессами восстановления, которые превалируют над деструктивными тенденциями. В этот период происходит дифференциация выборок, в которых выделяются группы растений с разной интенсивностью восстановительных про-

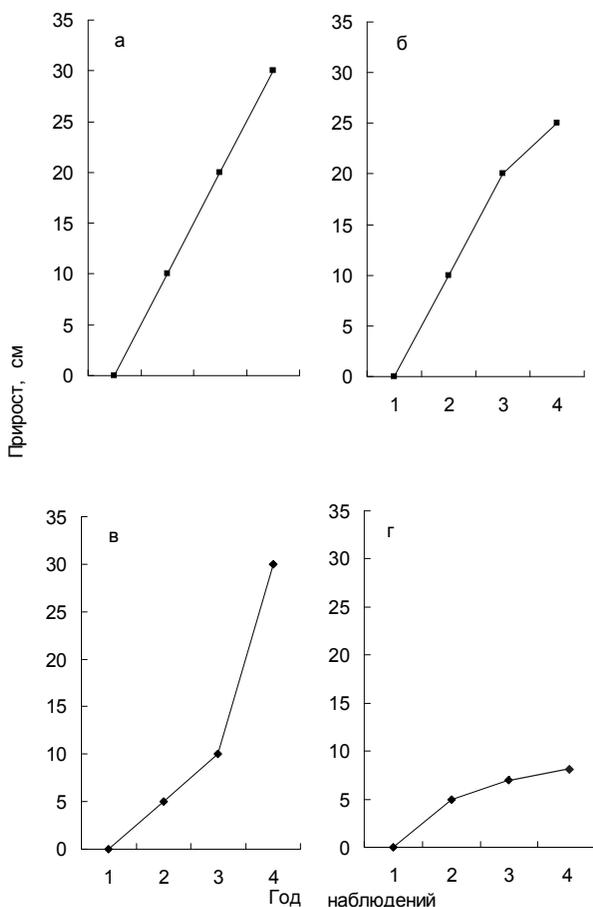


Рис. 3.11. Основные типы роста растений за период наблюдений

цессов. Вариационные кривые в этот период двухвершинны, причем чем меньше доза облучения, тем больше численность группы с ускоренным темпом восстановления.

На третий год проявилась общая направленность пострадиационных процессов на популяционном уровне, а именно, в результате этих изменений формируются качественно новые популяции с распределением морфологических признаков, близким к нормальному. Численность выборок, получивших большие дозы облучения, уменьшается за счет гибели наиболее поврежденных радиочувствительных особей. Выжившие организмы несут еще много генетических нарушений в соматических

клетках, которые проявляются в виде радиоморфозов, однако темпы прироста биомассы у них близки к контрольному уровню.

Следовательно, изменения структуры популяции после облучения определяются главным образом элиминацией наиболее поврежденных организмов, а также восстановительными процессами на онтогенетическом уровне. В результате такой реабилитации выборки уменьшаются по численности, в них остается наиболее радиоустойчивая часть от исходной совокупности. Время, необходимое для восстановления темпов роста и развития молодых сеянцев после облучения в сублетальных дозах, исчисляется 3-5 годами. К отдаленным последствиям облучения относится также длительное сохранение в соматических тканях растений клеток с генетическими нарушениями. Фенотипически эти нарушения проявляются в виде уродств при формировании новых метамерных органов. Максимальный тератологический эффект наблюдали у растений на второй год после облучения, со временем число радиоморфозов уменьшалось, но и на пятый год их было больше, чем в контроле.

3.2. Пострадиационные изменения у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Закономерности пострадиационного изменения морфологической структуры в отдаленные после облучения сроки, обнаруженные у березы, необходимо было проверить на других видах растений. Для этой цели была выбрана ель сибирская как представитель хвойных древесных пород, наиболее чувствительных к действию радиации (Позолотина и др., 1989). Эксперимент был поставлен аналогично предыдущему, т.е. семена ели (полусибы) облучали на гамма-установке «Игур» в дозах 1; 2,5; 6; 10, 15, 20, 30, 40 Гр при мощности излучения 1,38 сГр/с. Облученные и контрольные семена проращивали на влажном субстрате, а затем проростки пересаживали в контейнеры с однородной почвенной смесью. Наблюдения проводили в течение трех лет, учитывая выживаемость и морфологические параметры растений. В конце третьего сезона сеянцы высадили на площадки, общая длительность эксперимента составила 8 лет.

Полученные результаты (табл. 3.6) показали наличие четкой зависимости энергии прорастания семян от дозы облучения. Задержку прорастания вызвала уже доза 2,5 Гр, однако при облучении в дозах 2,5 — 15 Гр угнетающий эффект был временным. Достоверное снижение всхожести семян произошло при дозах облучения 20 Гр и выше. К концу сезона наблюдали существенный отпад сеянцев во всех вариантах опыта.

Таблица 3.6
Влияние облучения семян ели на их всхожесть и выживаемость сеянцев

Доза, Гр	Энергия прорастания, %	Всхожесть %	Выживаемость, %		
			1-й год	2-й год	3-й год
0	64.0±3.4	82.0±6.2	42.0±6.2	36.3±6.2	35.5±6.2
1.0	52.5±6.3	84.3±2.5	43.8±3.7	36.5±5.1	25.5±4.5
2.5	36.8±7.3*	84.0±1.1	39.8±4.8	37.2±6.2	36.0±6.4
5.0	34.6±1.4*	78.8±2.2	47.0±4.5	41.0±4.8	40.8±5.6
10.0	26.3±5.0*	81.8±6.5	41.5±4.8	38.8±3.4	34.6±3.9
15.0	8.0±2.8*	77.3±3.1	44.8±3.6	36.5±1.1	34.0±1.1
20.0	10.3±2.8*	65.8±3.7*	30.5±2.2*	24.0±3.6*	22.0±4.5*
30.0	6.3±1.7*	53.3±2.8*	13.3±2.2*	7.5±1.9*	6.8±2.0*
40.0	1.5±0.5*	29.0±3.9*	4.3±1.7*	2.3±1.4*	1.8±1.1*

* Различия с контролем статистически достоверны, $p < 0.95$

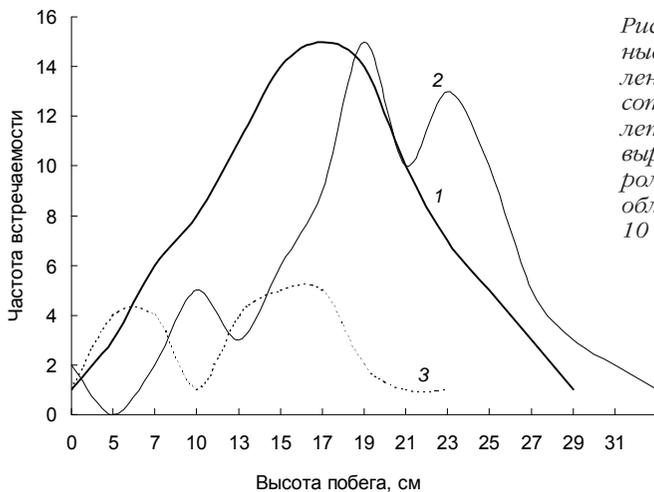


Рис. 3.12. Вариационные кривые распределения признака «высота побега» у трехлетних сеянцев ели, выращенных из контрольных семян (1) и облученных в дозах 10 (2) и 30 (3) Гр

В последующие годы выживаемость снижалась незначительно. По морфологическим показателям к концу третьего сезона у сеянцев ели отмечено проявление эффекта стимуляции ростовых процессов при дозах от 1 до 10 Гр. Подобная реакция на относительно небольшие дозы радиации описана у многих видов растений (Бреславец, 1946; Савин, 1981). Эффект связывают с тем, что облучение выводит растение из состояния гомеостаза, легкое повреждение инициирует работу восстановительных систем, стимулируя при этом все биохимические процессы в организмах (Тимофеев-Ресовский, 1956; Лучник, 1968; Гродзинский, 1989; «Radiation hormesis», 1987). Иногда подобную интенсификацию роста наблюдали после облучения растений в больших дозах, которые на первых этапах вызывали задержку деления клеток (Савин, 1981). Именно так протекали события в нашем эксперименте при облучении семян в дозах 5-10 Гр. Явно подавляющее действие на рост сеянцев оказали дозы 30 и 40 Гр. В этих вариантах у немногочисленных выживших сеянцев боковые побеги имели укороченные междоузлия, у некоторых растений хвоя была голубоватого оттенка.

Рассматривая опытные посадки в качестве упрощенной модели популяции (особи выровнены генотипически и по возрасту, растут в сходных условиях эдафического пространства), можно проанализировать в них частотные распределения морфологических признаков. На примере признака «высота побега» видно (рис. 3.12), что в вариантах с облучением обнаружены отклонения от нормального гауссовс-

кого распределения, присущего контрольным растениям. Стимулирующая доза (10 Гр) вызвала смещение моды вправо, а подавляющая (30 Гр) — влево от контроля. В обоих случаях выборки дифференцируются и кривые распределения многовершинны. Это свидетельствует об индивидуальной вариабельности молодых растений по их реакции на облучение.

Наблюдения за развитием растений разных вариантов проводили еще в течение пяти лет. К концу этого срока выживаемость необлученных растений (% к числу высаженных на площадку) составила 95%, облученных в дозе 10 Гр — 67 %, а в дозе 30 Гр — 59 %. Оценка выборок по критериям воздушно-сухой массы стволов, ветвей и хвои растений показала, что биомасса контрольных растений составила в среднем 397 105 г и была больше, чем у облученных в дозе 10 Гр (262 50 г) и 30 Гр (271 70 г). Лимиты по высоте растений были следующими: в контроле — 53-237 см, при дозе облучения 10 Гр — 58-205 см, при дозе облучения 30 Гр — 50-105 см. Очевидно, что подавляющее воздействие предпосевого облучения в дозе 30 Гр сохранилось у растений спустя 8 лет, а эффект стимуляции от облучения в дозе 10 Гр, наблюдавшийся на ранних стадиях развития, в дальнейшем не реализовался. Возможно, это связано с загущенностью посадки.

Таким образом, результаты, полученные при изучении отдаленных последствий радиационного воздействия на примере ели, выявили те же закономерности, которые мы наблюдали у березы. Для более полной картины представляло интерес изучение изменчивости радиочувствительности и модификации постлучевого эффекта у травянистых растений.

3.3. Пострадиационные изменения у одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.)

В природной ценопопуляции одуванчика преобладала морфологическая форма *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. Именно с этих растений мы собирали семена для первого этапа работы. В предварительных опытах установили диапазон эффективных доз для данного вида, а последующие исследования показали, что LD_{50} сильно варьирует в зависимости от генетических особенностей растений и погодных условий в разные годы.

Индивидуальная изменчивость радиочувствительности одуванчика. Семена, собранные с десяти отдельных растений, облучали перед посевом на γ -установке ^{60}Co типа «Исследователь» в дозах 100, 250, 500, 750 Гр при мощности излучения 41.1 Гр/с (Позолотина,

Таблица 3.7

Зависимость энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков одуванчика от дозы облучения, %

Показатель	Доза, Гр	Среднее	Лимиты	CV
Энергия прорастания	0	57.1±7.4	7.3-89.3	22.0
	100	58.3±9.2	11.6-86.0	26.8
	250	57.8±8.2	5.3-87.4	24.1
	500	58.1±6.0	10.0-81.5	17.6
	750	57.0±6.0	14.0-86.2	17.6
Всхожесть	0	84.1±4.1	56.7-93.0	8.3
	100	85.3±4.6	55.7-93.3	8.2
	250	84.4±3.2	58.3-94.6	6.4
	500	85.3±3.5	53.2-93.3	7.0
	750	86.0±3.0	54.2-94.6	5.8
Выживаемость	0	68.4±5.6	48.6-91.3	13.9
	100	68.3±5.9	44.9-85.3	14.7
	250	46.8±5.1	10.6-71.3	18.5
	500	24.6±5.9	4.8-64.9	40.6
	750	6.6±2.6	0-39.2	66.9

1989). Усредненные данные о зависимости разных показателей жизнеспособности семян от дозы облучения приведены в табл. 3.7.

Видно, что энергия прорастания семян, облученных в разных дозах, практически не отличалась от контроля. Этот показатель, характеризующий скорость роста на ранних этапах развития, очень лабилен, диапазон его изменчивости очень широк, что обусловило большой разброс лимитов и высокие коэффициенты вариации данного признака. Отсутствие различий между контрольными и облученными растениями по средним значениям энергии прорастания еще не означает, что реакция на облучение по этому показателю у разных растений была одинакова, напротив проявилась очень широкая индивидуальная варибельность ответных реакций.

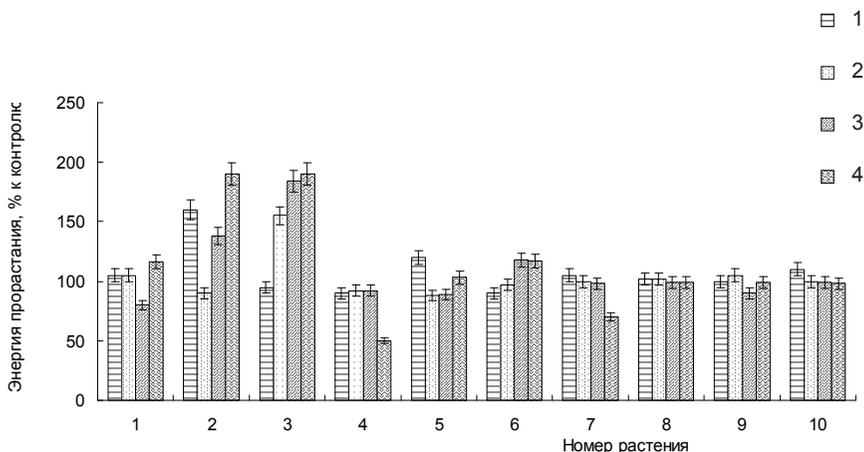


Рис. 3.13. Изменчивость энергии прорастания семян одуванчика в зависимости от дозы облучения

Доза облучения, Гр: 1 – 100; 2 – 250; 3 – 500; 4 – 750

Для более четкого сравнения радиочувствительности абсолютные значения энергии прорастания перевели в относительные — % к необлученному контролю. Из рис. 3.13 видно, что у растений № 4 и 7 наблюдалось снижение энергии прорастания при облучении в дозе 750 Гр (различия достоверны, $t_{St} = 7.9$ и 7.0 при $t_{0.05} = 4.3$), в то же время у растений № 2 и 3 высокие дозы стимулировали скорость прорастания ($t_{St} = 5.2$). Облучение семян во всем диапазоне доз не оказало существенного влияния на их всхожесть (см. табл. 3.7). Амплитуда изменчивости этого показателя невелика, очевидно, что он мало информативен при оценке индивидуальной изменчивости радиочувствительности.

Мощное влияние облучения проявилось позднее по показателям выживаемости одномесечных проростков (см. табл. 3.7). На этой стадии развития формируются настоящие листья, активно растут корни, т.е. начинают функционировать меристемы. Именно в этот переломный момент произошла массовая гибель облученных организмов. Изменчивость выживаемости, оцененная по CV , возросла в 4,5 раза с увеличением дозы. Оценка радиочувствительности по относительному показателю «выживаемость, % к контролю» позволила выделить в выборке наиболее устойчивые (например № 6) и наиболее чувствительные (№ 2, 7 и 8) растения; для последних доза 750 Гр оказалась

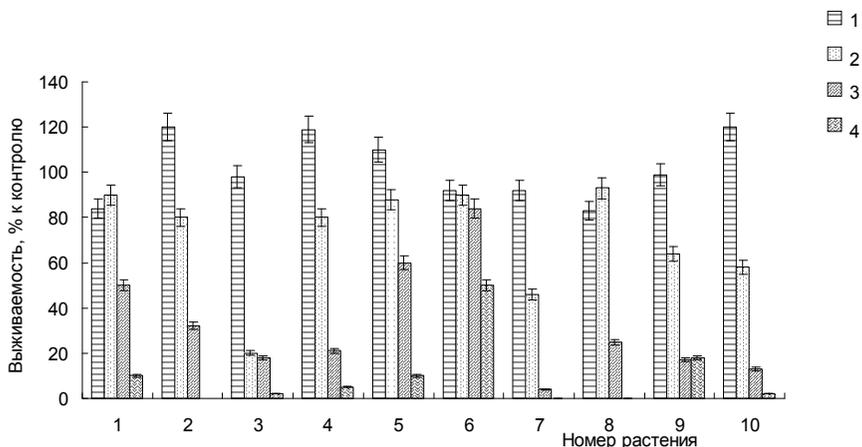


Рис. 3.14. Изменчивость выживаемости проростков одуванчика в зависимости от дозы облучения

Доза облучения, Гр: 1 – 100; 2 – 250; 3 – 500; 4 – 750

летальной (рис. 3.14). Стимуляция темпов роста, отмеченная у некоторых растений по энергии прорастания, проявилась лишь отчасти в более высокой выживаемости проростков при дозе облучения 100 Гр.

Результаты дисперсионного анализа по показателю «выживаемость проростков» (табл. 3.8) подтверждают значимость различий отдельных растений по радиочувствительности их семенного потомства и достоверное влияние дозы облучения на выживаемость проростков. Используя эти результаты, можно вычислить отдельные компоненты дисперсии, среднеквадратичные отклонения и коэффициент вариации, характеризующий индивидуальную изменчивость радиочувствительности (Хикс, 1967).

Для этого средний квадрат Q нужно принять равным математическому ожиданию среднего квадрата EQ : $Q = EQ = \sigma_e^2 + na \sigma_b^2$. Отсюда: $\sigma_b^2 = (EQ - \sigma_e^2) / na$, $CV = \sigma_b / X \cdot 100$, где σ_e^2 — средний квадрат ошибки; n — число повторностей в опыте; a — число градаций фактора «доза облучения»; CV — коэффициент вариации.

Результаты вычислений свидетельствуют о том, что $CV = 126\%$. Следовательно, индивидуальная изменчивость радиочувствительности одуванчика, оцененная по реакции на облучение его семенного потомства, при условии однородности внешних факторов среды сравнима с таковой у березы.

Таблица 3.8
**Результаты дисперсионного анализа выживаемости
 проростков одуванчика**

Фактор изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F	$F_{0.01}$
Доза облучения	4	200687	50171	203.16	3.48
Индивидуальные различия	9	18570	2063	8.35	2.56
Ошибка	100	24696	246		

Закономерности пострадиационного восстановления в модельных популяциях одуванчика. Исследование отдаленных последствий облучения одуванчика проводили в течение четырех лет. Для этого создавали модельные популяции из семян одного растения, т.е. фактически, учитывая партеногенетический тип размножения, использовали чистую линию, или клон. Семена облучали перед посевом в дозах от 40 до 400 Гр на γ -установке ^{60}Co типа «Исследователь». Растения выращивали сначала в ящиках в оранжерее, а затем в открытом грунте на делянках в условиях выровненного агрофона, равного эдафического пространства и при отсутствии конкуренции. На каждый вариант брали три повторности по 100 шт. семян в каждой. На делянки в открытый грунт пересаживали все выжившие растения. При посадке строго соблюдали условия рандомизации.

Случайным образом в эксперимент было взято растение, семена которого отличались очень высокой чувствительностью к действию радиации. Облучение в дозах 120-200 Гр вызвало достоверное снижение их всхожести (табл. 3.9), что подтверждается результатами дисперсионного анализа ($F = 4.7$ при $F_{0.05} = 3.9$). Выше было показано, что при изучении индивидуальной изменчивости радиоустойчивости одуванчика мы не отмечали зависимости всхожести семян от дозы облучения. Критической фазой в развитии растений была стадия формирования настоящих листьев, на которой произошла массовая гибель проростков, в дальнейшем отпад был незначительный. Облучение в дозах свыше 200 Гр оказалось летальным для данной выборки. Дисперсионный анализ свидетельствует о высокой значимости

Таблица 3.9
**Всхожесть, выживаемость и морфологические параметры у одуванчика в разные годы
 после предпосевного облучения семян**

Показатель	Год на- блюдения	Доза облучения семян, Гр							
		Контроль	40	80	120	160	200		
Всхожесть, %	1-й	51.0±3.9	46.0±4.5	40.5±2.2	36.5±4.5	34.0±5.0	35.0±7.8		
Выжи- ваемость, %	1-й	31.0±0.8	27.0±0.1	24.0±1.3	18.6±1.3	16.3±3.3	9.6±5.0		
	2-й	31.0±0.8	27.0±0.2	24.0±1.3	18.0±1.2	16.0±3.2	9.6±5.0		
	3-й	26.0±0.8	23.3±2.5	19.3±3.4	17.7±2.5	13.3±2.5	9.0±2.5		
Диаметр листовой розетки, см	1-й	33.5±0.7	34.7±0.8	32.6±0.9	31.2±0.9	25.3±1.2	17.6±1.0		
	2-й	44.1±1.1	44.5±1.0	44.9±1.0	42.5±1.6	42.3±2.4	29.0±2.4		
	3-й	49.8±2.8	53.0±2.4	54.2±3.6	53.8±2.8	56.2±3.6	47.6±3.1		
Число листьев, шт.	1-й	22.6±0.7	34.7±0.8	32.6±0.9	31.2±0.9	34.8±1.8	22.0±1.9		
	2-й	82.5±8.5	74.2±8.9	81.8±9.2	86.6±18.7	99.9±20.7	55.3±14.1		
	3-й	103.5±12.4	106.5±12.3	112.8±15.6	102.3±14.3	108.5±16.9	93.8±22.4		
Число растений с морфозами, %	1-й	0	22.2	37.5	69.8	85.9	93.7		
	2-й	0	4.9	6.9	14.8	8.3	25.0		
	3-й	0	0	0	1.8	2.3	7.4		

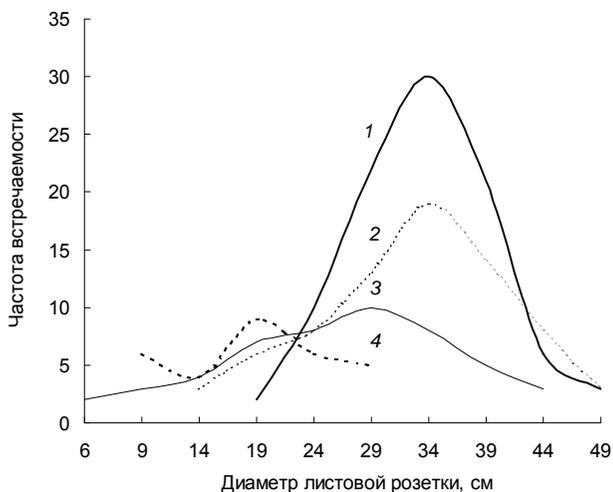


Рис. 3.15. Вариационные кривые распределения признака «диаметр листовой розетки» у одуванчика в первый год после облучения

Доза облучения,
Гр: 1 — контроль;
2 — 80;
3 — 160;
4 — 200

влияния облучения на выживаемость растений ($F = 45.1$ при $F_{0.05} = 3.9$).

Облученные растения в течение сезона отставали от контроля по скорости роста листьев. На рис. 3.15. показаны вариационные кривые изменчивости этого признака. Видно, что в контрольном варианте распределение близко к нормальному гауссовскому. Существенные отклонения появляются при облучении семян в дозах 120 и 160 Гр: наблюдается отрицательная асимметрия и увеличивается размах изменчивости в сторону низких значений, т.е. облучение вызывает значительные нарушения в морфологической структуре выборки.

Зависимость количества листьев на каждом растении от дозы облучения была более сложной. При облучении в дозах 40 — 160 Гр количество листьев на растении в первый год в среднем достоверно увеличивалось по сравнению с необлученным контролем (t_{st} равен от 4.4. до 5.0 при $t_{0.05} = 2.8$). В последующие годы достоверных различий между вариантами по этому показателю не было отмечено.

Помимо количественных различий, облучение вызвало появление множества радиоморфозов. Число растений с нарушениями формы и цвета листьев возрастало с увеличением дозы облучения (см. табл. 3.9). Радиоморфозы были разнообразны: листья с асимметричной или односторонней листовой пластинкой, спирально закрученные вокруг своей оси, с морщинистой, уплотненной или шероховатой поверхностью. Подобные изменения были описаны для многих видов растений (Бреславец, 1946; Савин, 1981). Природа этого явления заключает-

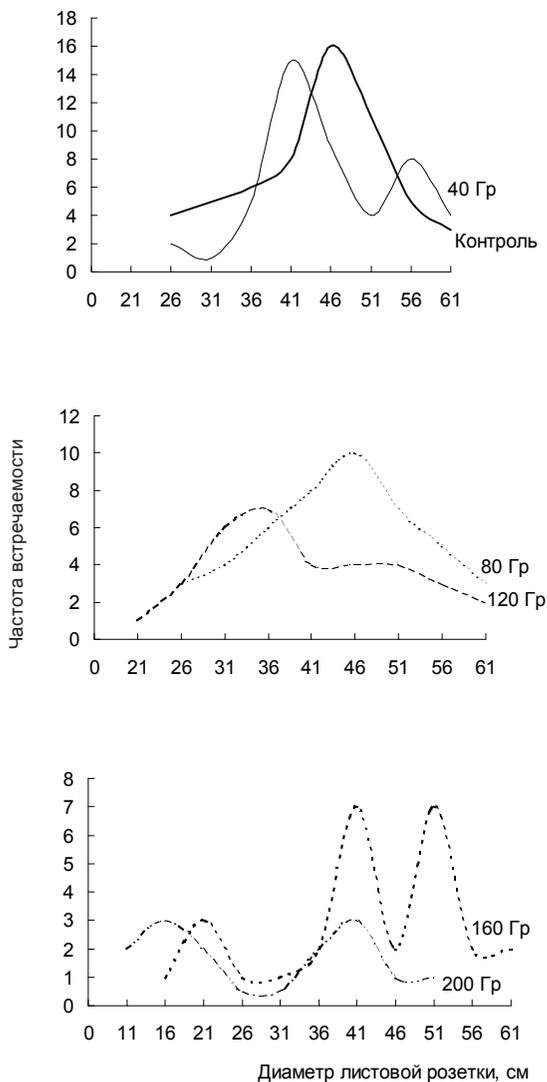


Рис. 3.16. Вариационные кривые распределения признака «диаметр листовой розетки» у одуванчика на второй год после облучения (цифры у кривых — доза облучения)

ся в том, что после облучения в разных органах часть соматических клеток погибает или существенно замедляет скорость роста. Рассогласование темпов роста тканей, нарушение позиционного контроля ведет к формированию уродливых листовых пластинок. Изменения генома не всегда вызывают гибель клеток, модифицированные клетки делятся и формируют измененную ткань. В результате облученные растения представляют собой химеры, поскольку состоят из генетически

разнородных тканей (Шевченко, Гриних, 1981; Анохина, Федорова, 1983).

Предпосевное облучение оказало угнетающее воздействие на формирование генеративных побегов: их число уменьшилось с 17,8 0,8 в контроле до 10,5 4,1 в варианте с облучением в дозе 200 Гр. Многие соцветия у облученных растений были слабо развиты и не дали полноценных семян.

На второй год выживаемость растений практически не изменилась, т.е. все растения хорошо перенесли зимовку. Достоверные различия с контролем по диаметру листовой розетки отмечены только в варианте с облучением в дозе 200 Гр ($t_{Si}=23,5$). Более информативен анализ вариационных кривых распределения этого признака (рис. 3.16). В контроле распределение было близко к нормальному, мода практически совпадала со средним значением признака. В опытных вариантах кривые распределения были либо многовершинны (при дозах 40, 160 и 200 Гр), либо асимметричны (доза 120 Гр). Важно подчеркнуть, что численность группы растений, соответствующих средним значениям признака, в реальной выборке в большинстве случаев была мала.

Анализируя совокупность данных, полученных за три года наблюдений (см. табл. 3.9), можно констатировать, что постепенно происходит уменьшение количественных различий между вариантами от сезона к сезону, т.е. в выборках облученных растений наряду с элиминацией необратимо поврежденных особей идут интенсивные процессы восстановления на онтогенетическом уровне. Главным условием реабилитации целостного многоклеточного организма является восстановление меристем. При этом возможно несколько путей: во-первых, осуществляется репарация ДНК в облученных клетках; во-вторых, элиминируются необратимо поврежденные клетки и замещаются за счет репопуляции и уцелевших; в-третьих, возможна полная элиминация необратимо поврежденных меристем и регенерация их за счет пробуждения латеральных покоящихся почек или формирования зоны деления заново (Гудков, 1985). В таких процессах участвуют сложные физиологические системы контроля соподчинения процессов роста и формообразования. Фактически мы наблюдали в эксперименте многоуровневый процесс, в который вовлечены реакции восстановления молекул и клеток, тканей и целостных организмов, а также совокупностей растений, приводящий в итоге к изменению структуры популяции (Позолотина, 1988, 1990).

В результате репарации, репопуляционного или регенерационного восстановления часть растений вновь обретает способность к росту и развитию, т.е. организмы освобождаются от груза генетических нару-

шений за счет восстановления или элиминации наиболее поврежденных клеток и тканей. В свою очередь элиминация наиболее радиочувствительных и пораженных растений приводит к качественному изменению состава популяции. О восстановительных процессах в модельных популяциях можно судить по числу терат. Доля растений с радиоморфозами листьев линейно возрастала с увеличением дозы облучения и была в первый год велика (до 93,7 %). На третий год растения, облученные в дозах 40 и 80 Гр, практически не отличались от контроля. При больших дозах облучения доля растений с нарушениями формы листьев оставалась повышенной, от 1,8 до 7,4 %, однако была существенно ниже, чем в первый сезон (см. табл. 3.9).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что однократное γ -облучение семян одуванчика оказывает неблагоприятное воздействие на рост и развитие растений в течение длительного времени. Однако пострадационные процессы восстановления, протекающие на разных уровнях организации, постепенно нормализуют жизнедеятельность растений. Через три года скорости роста и развития новых метамерных органов у облученных растений достигали уровня контроля, отдаленные последствия проявлялись в виде повышенной доли аномальных форм. Анализ динамики процессов, протекающих на онтогенетическом и популяционном уровнях после облучения, позволил яснее понять природу отдаленных соматических эффектов.

Резюме

Результаты исследований разных видов растений, помимо видовых различий в радиустойчивости, выявили общие закономерности, в частности широкий диапазон внутривидовой индивидуальной изменчивости организмов по их реакции на облучение. Этот тип изменчивости отражает результат экспрессии конкретных генотипов в реальных условиях внешней среды. Оценка экологической изменчивости радиустойчивости показала, что варьирование этого свойства, обусловленное разнообразием экологических условий на разных участках, ниже уровня индивидуальной изменчивости внутри каждого насаждения. Изучение возрастной изменчивости радиустойчивости свидетельствует о том, что вегетирующие растения на порядок величин чувствительнее к облучению, чем покоящиеся семена. Все эти типы изменчивости необходимо учитывать при характеристике радиустойчивости видов и составлении прогнозов развития ситуации в облученных природных экосистемах.

Длительные наблюдения и комплексный подход к анализу проблемы отдаленных соматических последствий облучения растений позво-

лил выявить закономерности поэтапного изменения структуры модельных популяций. На первом этапе у большинства растений в облученных выборках преобладают процессы, усугубляющие первичное радиационное поражение. Популяционный подход, учитывающий индивидуальную изменчивость, позволяющий зафиксировать эксцессивные, асимметричные частотные распределения по всем морфологическим признакам растений с узким диапазоном варьирования. При этом в каждой выборке, даже при самой высокой дозе облучения, имеется группа растений (численность ее зависит от дозы), сохранивших нормальные темпы прироста биомассы.

На втором этапе восстановительные процессы у облученных организмов начинают превалировать над деструктивными. В этот период на уровне популяций наиболее наглядно проявляется дифференциация выборок, т.е. выделение в них нескольких групп растений с разными скоростями восстановления. В основе реабилитации организмов несомненно лежат процессы репарации, репопуляции и регенерации, протекающие в клетках и тканях. Наиболее поврежденные растения при этом погибают.

На заключительном этапе в популяциях, существенно снизивших численность (доля выживших зависит от дозы облучения), завершаются процессы восстановления темпов роста и развития. Структура облученных ценопопуляций по всем морфологическим признакам приближается к контрольной выборке. Основным механизмом восстановления на популяционном уровне является отмирание наиболее поврежденных, радиочувствительных растений. В результате и у древесных, и у травянистых растений формируются качественно новые выборки, из которых элиминированы радиочувствительные организмы. По определению Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавт. (1968), изменение генотипического состава популяции можно классифицировать как элементарное адаптивное явление. Численность устойчивой к облучению группы определяет в дальнейшем судьбу популяции. Время, необходимое для восстановления выборок после облучения в дозах, близких к LD_{50} , у разных многолетних растений составляет 3-5 лет.

Отдаленные последствия облучения проявляются у организмов в большом количестве радиоморфозов, которые исчезают при отмирании метамерных органов и вновь появляются с определенной частотой при формировании новых. Это свидетельствует о феномене химерности у облученных организмов, т.е. о наличии в соматических клетках генетических повреждений, которые проявляются фенотипически по мере вовлечения этих клеток в формирование новых метамерных органов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ОТДАЛЕННЫХ РАДИАЦИОННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ В РЯДУ СЕМЕННЫХ ГЕНЕРАЦИЙ И В ЧРЕДЕ ПОКОЛЕНИЙ У РАСТЕНИЙ

Ионизирующие излучения оказывают влияние не только на процессы роста и морфогенеза облученных растений, но и на их генеративную сферу, на качество производимых потомков. Проблема последствий воздействия однократного острого облучения на жизнеспособность и мутабельность потомства является одной из наиболее актуальных в радиобиологии и радиоэкологии (Володин, 1975; Шевченко, Померанцева, 1985; «Действие ...», 1988). Эти данные важны для прогнозирования ситуации в облученных природных популяциях, где способность организмов давать полноценное потомство может оказаться решающей для судьбы сообщества. Отметим, что дозы, вызывающие нарушение репродуктивной функции, как правило, меньше доз, губительных для вегетативных органов. В настоящей главе представлены данные о воздействии однократного острого облучения на родительские (Р) растения (однолетние и многолетние) и их потомков в ряду семенных генераций M_1 , M_2 , M_3 (семена собирали с облученных многолетних растений одуванчика в течение ряда лет) и в чреде поколений F_1 , F_2 , F_3 , F_4 , F_5 , (каждое поколение выращивали из семян предыдущего, при этом облучению подвергали только семена Р-поколения).

4.1. Оценка жизнеспособности и мутабельности пострадационных семенных генераций M_1 , M_2 , M_3 у одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.)

Изменение жизнеспособности и мутабельности последовательных семенных генераций, ежегодно продуцируемых облученными многолетними растениями, — один из важных аспектов проблемы отдаленных генетических последствий радиационного воздействия. Результаты, приведенные в предыдущей главе, показали, что за три года после облучения морфологическая структура модельных популяций одуванчика (как и других многолетних растений) практически полностью восстановилась. Выжившие растения по числу и величине листьев, по количеству соцветий были подобны необлученным, но качественно

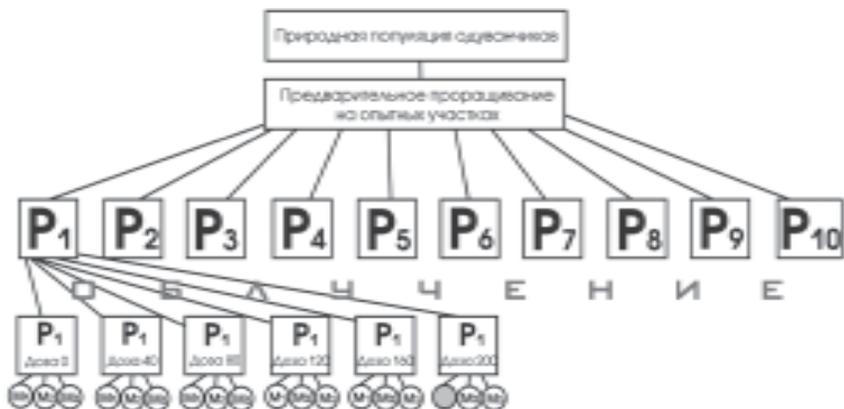


Рис. 4.1. Схема эксперимента по изучению последствий острого облучения *P*-растений в ряду последующих семенных генераций M_1 , M_2 , M_3

выборка существенно отличалась от исходной. Из нее элиминировали наиболее радиочувствительные, поврежденные организмы, а у выживших растений процессы восстановления на клеточном и онтогенетическом уровнях обеспечили нормальное формирование метамерных органов. Доля радиоморфозов листьев и соцветий значительно снизилась, хотя этот показатель и через три года был выше, чем в контроле.

С целью оценки пострадиационного восстановления репродуктивной функции одуванчика было проведено изучение семян трех последовательных генераций, которые собрали с растений контрольного и опытных вариантов и анализировали посемейно. Напомним, что у партеногенетического вида семья — это фактически одно материнское растение. Схема эксперимента показана на рис. 4.1.

Анализ жизнеспособности семян генерации M_1 показал, что их всхожесть и выживаемость проростков в вариантах с облучением в дозах 40-160 Гр в среднем не отличались от контроля. У растений, облученных в дозе 200 Гр, в первый год сформировались полностью нежизнеспособные семена (табл. 4.1). На следующий год вторая постлучевая генерация M_2 характеризовалась высокими всхожестью семян и выживаемостью проростков, только при дозе 200 Гр выживаемость M_2 была достоверно ниже, чем в контроле ($t_{51}=2.7$ при $t_{0.05}=2.1$). В генерации M_3 различий по выживаемости одномесячных растений из разных вариантов не отмечено. Эти данные свидетельствуют о постепенном восстановлении у облученных растений не только морфологического статуса, но и репродуктивной функции.

Таблица 4.1
Характеристика генераций М₁, М₂, М₃ одуванчика, собранных с облученных растений

Показатель	Генерация	Доза облучения семян родительских растений, Гр						
		Контроль	40	80	120	160	200	
Выживаемость, %	М ₁	56.2±5.9	54.6±5.6	48.2±4.9	55.9±4.6	54.5±4.3	0	
	М ₂	82.9±3.0	83.7±2.5	86.8±2.8	77.9±4.2	68.8±3.8	68.8±3.8	
	М ₃	74.2±8.1	86.2±3.7	86.6±5.8	76.9±5.7	87.3±3.0	74.7±3.6	
Частота семей с аномальными потомками (m ₀), %	М ₁	0	10	0	10	10	0	
	М ₂	10	40	40	20	20	10	
	М ₃	0	50	30	60	70	40	
Частота аномальных потомков на всю выборку (m _c), %	М ₁	0	0.06	0	0.06	0.11	0	
	М ₂	0.02	1.0	0.37	0.21	0.80	0.11	
	М ₃	0	0.45	0.23	0.73	0.68	0.34	
Частота аномальных форм в отдельных семьях (лимпиты), %	М ₁	0	0-0.5	0	0-0.6	0-0.9	0	
	М ₂	0-0.4	0-7.6	0-1.4	0-1.6	0-6.8	0-1.7	
	М ₃	0	0-1.3	0-1.1	0-2.4	0-2.2	0-1.1	

Таблица 4.2

Оценка различий семей по частоте встречаемости аномальных форм с помощью дисперсионного анализа (F -критерий)

Генера- ция	Доза облучения семян родительских растений, Гр					
	Контроль	40	80	120	160	200
M_1	0	2.2	0	2.2	10.6**	0
M_2	2.2	52.9**	4.2**	3.3*	8.2**	5.9**
M_3	0	3.1*	3.3*	3.7**	3.2*	1.3

Примечание. Различия с контролем достоверны:

* — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$.

Следующим шагом исследования стал анализ морфогенетических нарушений, проявившихся фенотипически в поколениях одуванчика в разные годы после облучения. Для оценки выхода индуцированных изменений использовали следующие показатели: m_a — частота семей, в потомстве которых имеются аномальные растения, и m_c — частота аномальных растений на всю совокупную выборку (Saul, 1959; Иванов, 1974). Из табл. 4.1 видно, что измененных форм в потомстве первой семенной генерации относительно мало.

Можно выделить наиболее часто встречаемое нарушение в генерации M_1 — это потомки, у которых вместо последовательного развития листьев одновременно из точки роста появлялись 3-4 волосовидных листа. При общей численности выборки в каждом варианте более 3500 проростков частота встречаемости аномалий была невелика (0.06 — 0.11).

Установлено, что у проростков контрольного варианта частота встречаемости изменений формы семядолей (сросшиеся, раздвоенные) составила 2.6 %, а у облученных — от 1.5 до 4.9 %, однако различия между вариантами по этому признаку статистически недостоверны. На таком же уровне частота встречаемости нарушений формы семядолей была и в следующих поколениях, поэтому эти данные не показаны в табл. 4.1. Близкие значения частоты подобных нарушений у одуванчика из условно чистых экотопов обнаружены и другими авторами (Фролова, 1998).

Во второй пострадиационной генерации M_2 98 % от общего числа измененных одномесячных растений составляли проростки с продольными белыми полосами на зеленых семядолях типа хлорофильных



Рис. 4.2. Внешний вид сросшихся близнецов в возрасте 1,5 мес. (слева) и контрольных растений (справа)

мутаций *viridoalbastriata* (Калам, Орав, 1974). Хлорофильные нарушения у облученных растений описаны многими авторами (Андрощук, Мареха, 1968; Гродзинский, 1989) и обусловлены генетическими изменениями, определяющими синтез хлорофилла в отдельных соматических клетках. Поскольку данные инициальные клетки не утратили способность к делению, они формируют особый клеточный клон, т.е. организм фактически становится химерным. Наши специальные исследования показали, что в потомстве растений с описанными выше пигментными нарушениями данный признак не воспроизводился.

Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние дозы облучения на частоту встречаемости аномальных форм в совокупной выборке ($F=44.3$ при $F_{0.01}=3.4$). Линейного роста числа морфогенетических нарушений с увеличением дозы не выявлено, но существует достоверная индивидуальная изменчивость по частоте встречаемости проростков с нарушениями в потомстве отдельных облученных растений, фактически семей (табл. 4.2). Размах изменчивости по частоте встречаемости радиоморфозов наиболее широк в варианте с облучением в дозе 40 Гр, достигая в потомстве некоторых растений 7.6 %.

Наиболее типичным нарушением в потомстве M_3 были сросшиеся близнецы, внешний вид которых показан на рис. 4.2: их число

составило 63% от общего уровня нарушений. Разного рода изменений пигментного аппарата было 8,6%, остальные изменения касались формы листьев. Линейной зависимости числа нарушений с ростом дозы облучения в этом случае также не наблюдалось.

Анализируя всю совокупность данных о появлении аномальных форм в пострадиационных генерациях одуванчика, можно заключить, что частоты их встречаемости в M_2 и M_3 были выше, чем в M_1 , причем для каждой генерации отмечен характерный, наиболее часто встречающийся тип нарушений. Подобные данные были получены при действии на растения химических мутагенов (Колотенков и др., 1967). Особо отметим, что хотя в варианте с облучением в дозе 200 Гр и наблюдалось сильное угнетение роста и развития родительских растений в первый период — семена M_1 были полностью невсхожими, а семена M_2 уступали по жизнеспособности контрольным — аномальных форм в нем было меньше, чем в большинстве опытных выборок. По-видимому, интенсивная элиминация сильно пораженных растений в этом варианте в первый год привела к уменьшению числа измененных потомков в последующих генерациях.

4.2. Последствия острого облучения семян Р-поколения (родительское) для потомков F_1 и F_2 у однолетних растений георгина (*Dahlia variabilis* L.) и тагетеса (*Tagetes erecta* L.)

Проблема генетических последствий облучения имеет еще один важный аспект. Выше мы рассмотрели жизнеспособность сестринских генераций, сформировавшихся на многолетних растениях в разные годы после облучения, а сейчас рассмотрим качество потомков в чреде поколений, полученных от облученного родоначальника (Р), а именно: дочернего (F_1), внучатого (F_2) и т.д. Начнем обсуждение вопроса с результатов исследования однолетних декоративных растений — георгина и тагетеса.

Семена родительского поколения (Р) каждого вида облучали перед посевом γ -квантами ^{60}Co на установке типа «Исследователь» в дозах 50 — 2500 Гр при мощности дозы 1 Гр/с. Из облученных и необлученных растений выращивали в оранжерее рассаду, которую затем высаживали в открытый грунт, соблюдая условия выровненного агрофона и одинакового эдафического пространства. В каждом варианте было четыре повторности по 50 растений. За ростом и развитием растений наблюдали в течение сезона, оценивая эффекты по выживаемости и комплексу морфологических критериев: высоте растений, числу бутонов и соцветий, сформировавшихся на определенный срок. Для ограничения перекрестного опыления соцветия накрывали капроновыми колпачками, предварительно проведя искусственное опыление, и в конце сезона

Таблица 4.3

Влияние облучения семян на последующие рост и развитие растений георгина на стадии вегетативного роста

Доза, Гр	Всхожесть, %	Выживаемость, %	Высота стебля, см	Число боковых стеблей
Контроль	71.0±3.6	68.5±0.8	12.8±0.4	4.4±0.3
50	78.0±2.8	65.5±4.4	13.1±0.8	3.5±0.3
100	63.9±2.8	38.0±3.0	11.7±0.8	3.9±0.3
250	60.0±3.6	35.0±1.9	9.5±0.3	3.9±0.3
500	62.6±4.4	9.0±0.2	4.7±0.3	2.8±0.6
750	62.0±5.3	2.5±0.2	5.0±1.0	3.0±0.5
1000	62.0±2.5	0	-	-

во всех вариантах с растений собирали зрелые семена. На следующий год семена первого пострадиационного поколения (F_1), не подвергая дополнительному облучению, высевали в оранжерею для получения рассады, а затем выращивали растения в открытом грунте до стадии зрелых семян, оценивая выживаемость потомков и их основные морфологические параметры. На третий год семена второго поколения (F_2) от облученных предков по той же методике вновь высевали, не подвергая облучению, и выращивали растения на опытных площадках, оценивая их рост и развитие по тому же комплексу критериев (Журавская, Позолотина, 1985; Позолотина, Журавская, 1988).

Последствия острого облучения родительских растений георгина (*Dahlia variabilis* L.) в чреде поколений. Влияние облучения на первых этапах прорастания семян георгина не проявилось, всхожесть во всех вариантах опыта была высокой, а небольшие различия между вариантами статистически недостоверны, $t_{st} < 2.05$ (табл. 4.3). Массовая гибель проростков из облученных семян произошла на стадии формирования настоящих листьев. Дисперсионный анализ подтвердил существенное влияние фактора облучения на выживаемость растений ($F=54.1$ при $p < 0.001$). Облученные растения в первой половине вегетационного сезона (конец июня) отставали от контрольных по темпам роста главного стебля и количеству боковых побегов (см. табл. 4.3). Зацвели они с опозданием на 10-12 дней по сравнению с контрольными растениями.

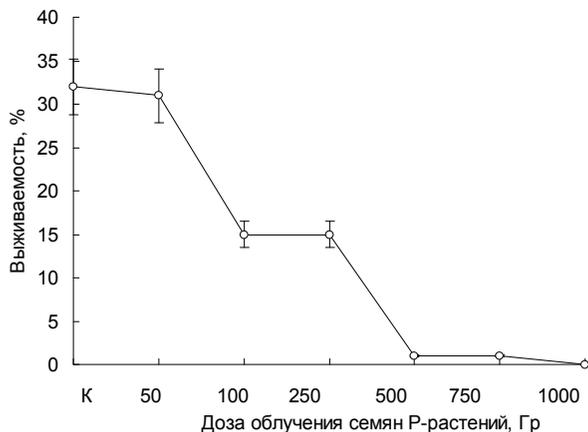


Рис.4.3. Выживаемость растений георгина к концу сезона в зависимости от дозы облучения семян

К концу сезона выживаемость облученных растений достоверно отличалась от контроля, $L_{D_{100}}$ составила 1000 Гр, при дозах облучения 500 и 750 Гр сохранились единичные растения (рис. 4.3). В результате восстановительных процессов на клеточном и организменном уровнях различия между выжившими растениями разных вариантов по высоте главного стебля к концу сезона сгладились. У контрольных растений к началу сентября сформировалось больше бутонов и соцветий, чем у облученных (рис. 4.4). Дисперсионный анализ подтвердил значимость этих различий ($F=43$, $p<0.001$), причем попарное сравнение по методу Шеффе показало, что исключение составляет вариант с дозой облучения 500 Гр. В последнем случае среди многочисленных соцветий встречались мелкие, с нарушениями формы и цвета лепестков. При дозе облучения 750 Гр немногочисленные соцветия на единичных выживших растениях были мелкими и уродливыми, все 100 % семян в них были пустыми, нежизнеспособными. В конце вегетационного сезона растений всех вариантов собрали семена. Для следующего этапа эксперимента из каждой партии отбирали только полновесные семена.

Изучение первого поколения показало, что жизнеспособность растений существенно зависит от дозы облучения родителей. Всхожесть семян F_1 в варианте с предпосевным облучением Р-поколения в дозе 500 Гр была низкой, и слабые проростки погибли через месяц, т.е. эта доза, полученная родительским поколением, оказалась летальной для потомков. Растения F_1 в вариантах с облучением родителей в дозах 100-250 Гр не отличались от контроля по всхожести семян и выживаемости растений в конце сезона, однако уступали им в темпах роста главного стебля и формирования боковых

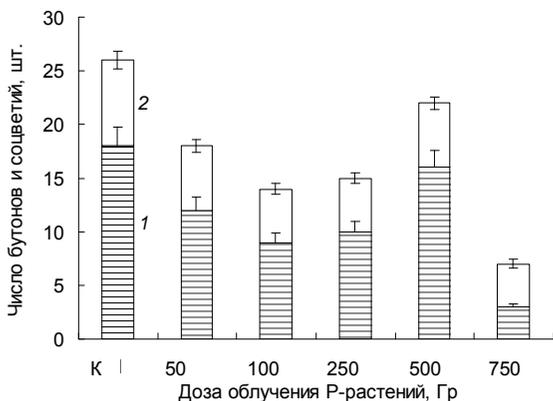


Рис.4.4. Влияние облучения на формирование бутонов (1) и соцветий (2) у георгина к концу сезона

стеблей (табл. 4.4). Дисперсионный анализ подтверждает значимость различий: критерии Фишера равны 76.9 и 12.9 соответственно. У потомков облученных растений позднее наступали основные фазы развития: бутонобразование, цветение, созревание семян. В конце сентября с растений всех вариантов собрали семена следующего постлучевого поколения.

На третий год исследовали особенности роста и развития растений второго постлучевого поколения (F_2). Как видно из табл. 4.4, всхожесть семян и выживаемость растений в этом году была несколько ниже, чем в предыдущие сезоны. Такую вариабельность этих показателей мы связываем с проявлением временной изменчивости, т.е. влиянием погодных условий разных лет на качество продуцируемых семян. Важно, что ни по одному из выбранных критериев достоверных различий между растениями разных вариантов не наблюдалось, что подтверждено результатами дисперсионного анализа

Последствия острого облучения родительских растений тагетеса (*Tagetes erecta* L.) в чреде поколений. Облучение семян перед посевом в широком диапазоне доз не вызвало уменьшения их энергии прорастания и всхожести (табл. 4.5). Влияние облучения определенно проявилось через два месяца по выживаемости растений, а дисперсионный анализ подтвердил значимость различий между вариантами в зависимости от дозы облучения ($F = 35.06$ при $p < 0.01$). У облученных растений в этом возрасте отмечен замедленный рост главного стебля по сравнению с контролем, меньше формировалось боковых побегов, причем различия достоверны: критерии Фишера равны 14.4 и 51.9. соответственно (см. табл. 4.5).

Таблица 4.4

Изменения некоторых морфологических показателей у георгина F₁ и F₂-поколений с увеличением дозы облучения Р-растений

Показатели	F ₁ -поколение					F ₂ -поколение		
	Доза облучения семян Р-растений, Гр							
	Контроль	100	250	500	0	100	250	
Всхожесть, %	72.4±5.0	78.4±3.8	74.8±5.4	10.2±3.8	46.6±6.6	55.2±8.2	60.6±9.9	
Высота стебля (июнь), см	13.0±0.8	10.0±0.8	5.8±0.5	-	13.7±1.3	14.0±3.8	13.3±0.4	
Число боковых стеблей (июнь), шт.	6.1±0.8	4.8±0.8	2.8±0.8	-	1.7±0.2	2.2±0.1	3.2±1.2	
Выживаемость (сентябрь), %	64.0±3.8	72.0±2.4	69.6±5.0	-	38.6±5.4	43.2±1.7	46.0±2.5	
Число бутонов (сентябрь), шт.	14.0±4.2	14.6±4.0	11.2±6.0	-	13.6±4.4	9.6±3.9	10.3±0.7	
Число соцветий (сентябрь), шт.	7.3±0.7	6.5±1.7	5.8±2.6	-	4.2±0.9	5.0±0.6	5.3±4.2	

Таблица 4.5
Влияние облучения семян на последующие рост и развитие растений тагетеса (Р-поколение)

Показатель	Доза облучения семян Р- растений, Гр							
	Контроль	500	1000	1250	1500	1750	2000	
Энергия прорастания, %	58.0±3.4	67.2±6.7	64.0±6.3	63.2±6.8	64.6±3.4	57.2±1.6	60.6±2.6	
Всхожесть, %	61.5±1.6	72.0±7.9	66.0±1.9	60.0±4.2	62.6±0.8	59.2±1.8	63.2±1.6	
Выживаемость (июнь), %	61.0±1.6	61.2±12.4	58.6±5.0	59.2±9.2	40.6±5.9	24.3±2.4	14.0±5.0	
Высота побега (июнь), см	20.3±1.5	16.8±1.0	14.±0.7	13.7±1.7	15.3±1.7	12.8±1.5	12.0±1.0	
Число боковых стеблей (июнь), шт.	6.6±0.1	5.3±0.2	4.7±0.3	5.2±0.6	4.0±0.3	4.2±0.6	1.7±0.3	

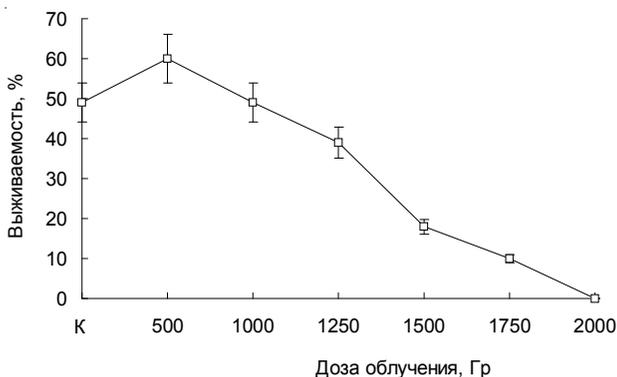


Рис. 4.5. Зависимость выживаемости P-растений тагетеса в конце сезона от дозы облучения семян

К концу сезона проявилась типичная зависимость выживаемости растений от дозы облучения (рис. 4.5): LD_{100} по этому показателю равна 2000 Гр. В варианте с облучением в дозе 1500 Гр у растений замедлился рост главного стебля ($t_{st}=2.7$), но произошла ростовая компенсация за счет дополнительного формирования боковых стеблей (рис. 4.6,а). Подобные реакции на облучение в сублетальных дозах описаны для многих видов растений (Бреславец, 1946; Васильев, 1962; Савин, 1981).

Первые цветущие растения появились 12 июля в варианте с облучением в дозе 1000 Гр. Через неделю зацвели растения некоторых других вариантов, в том числе и контрольного. В конце сезона на растениях, получивших предпосевное облучение в дозах 1250-1750 Гр, было существенно меньше раскрывшихся соцветий, чем в контроле, что свидетельствует о замедлении темпов цветения под влиянием облучения в этом диапазоне доз; дисперсионный анализ подтверждает значимость различий: критерий Фишера равен 27.7 (рис. 4.6, б). При облучении в дозе 1000 Гр у растений формировалось много бутонов, однако 28 % из них были мелкие, недоразвитые, неправильной формы. Подобные радиоморфозы встречались и в других вариантах с облучением. У необлученных растений грубых нарушений формы соцветий не отмечено. В начале октября с полноценных соцветий всех вариантов собрали семена первого пострадиационного поколения. Для следующего этапа эксперимента отбирали только неповрежденные семена, отбраковывая пустые.

Исследование первого постлучевого поколения (F_1) показало, что на первых этапах развития энергия прорастания и всхожесть семян тагетеса были довольно низки во всех вариантах опыта (менее 50 %), и мы не выявили достоверного влияния фактора облучения родителей. Очевидные различия по выживаемости растений проявились в конце сезона (рис. 4.7). Высокую достоверность влияния на жизнеспособность

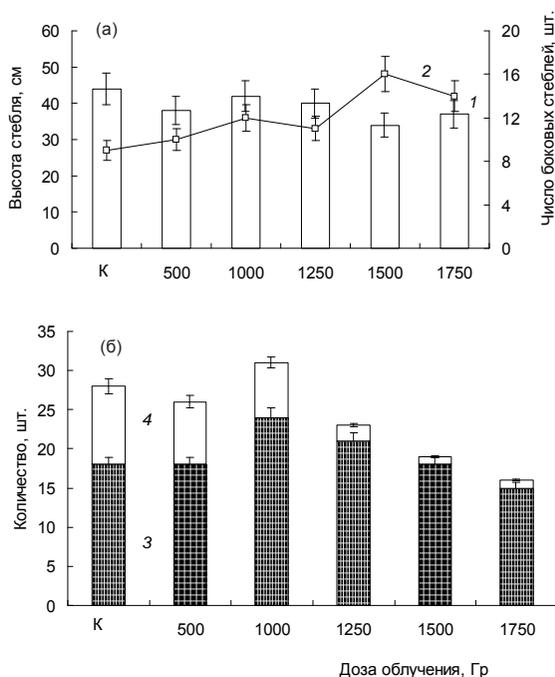


Рис. 4.6. Формирование вегетативных (а) и генеративных (б) органов у потомства к концу сезона в зависимости от дозы облучения семян:

1 – высота главного стебля, 2 – число боковых стеблей,
3 – бутоны, 4 – соцветия

способность потомства облучения родителей подтверждает дисперсионный анализ, $F=21.9$. По высоте главного стебля контрольные растения существенно опережали потомков облученных — критерий Фишера равен 8.55 ($p < 0.05$), причем метод парных сравнений Шеффе показал, что по этому признаку все варианты с облучением достоверно отличаются от контроля. При облучении в дозе 1750 Гр утнение роста главного стебля отчасти компенсировалось за счет усиленного формирования боковых стеблей (рис. 4.8, а).

Процесс цветения протекал у потомков облученных и контрольных растений по-разному. Так, при облучении Р-поколения в дозе 1750 Гр у растений F_1 насчитывалось больше бутонов и соцветий, чем в контроле (рис. 4.8, б), но из них лишь 68 % развивались нормально, остальные были мелкими, с лепестками уродливой формы, и семена в таких соцветиях в большинстве случаев были пустыми. В конце сезона с растений всех вариантов собрали семена. При

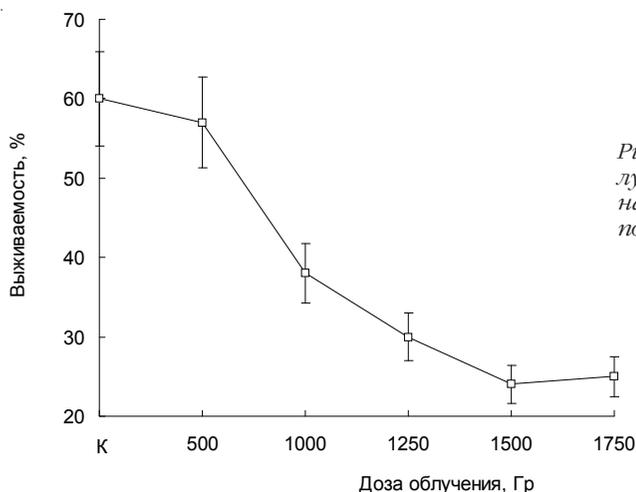


Рис. 4. 7. Влияние облучения Р-растений на выживаемость F_1 -поколения у тагетеса

подготовке следующего этапа эксперимента неполноценные семена отбраковывали.

На следующий год были исследованы растения F_2 -поколения тагетеса — внучатая генерация от облученных Р-растений. Выживаемость их в конце сезона существенно зависела от дозы облучения, полученной предшественниками (рис. 4.9). Дисперсионный анализ подтверждает значимость различий между вариантами ($F=43.2$, $p < 0.01$), а метод парных сравнений Шеффе свидетельствует о том, что достоверно различаются по выживаемости растения, предшественники которых были облучены в дозах 1000 — 1750 Гр. По высоте главного стебля каких-либо отличий между растениями разных вариантов не наблюдалось, но при облучении растений Р-поколения в дозах 500-1500 Гр у потомков F_2 формировалось больше боковых побегов (рис. 4.10, а). Дисперсионный анализ подтверждает достоверность влияния фактора предшествующего облучения на число боковых стеблей ($F=5.46$ при $p < 0.05$), а метод парных сравнений Шеффе подчеркивает особые различия между контролем и вариантом с дозой облучения Р-растений 1750 Гр.

Растения во всех вариантах с облучением зацвели на 7-10 дней раньше, чем в контроле, в сентябре у них насчитывалось достоверно больше бутонов и соцветий (см. рис. 4.10, б). При этом среди соцветий редко встречались отклонения по цвету или форме, аналогичные тем, что проявились в прошлом году. Данные по числу боковых ветвей у растений разных вариантов хорошо коррелируют с числом бутонов и соцветий, коэффициент корреляции равен 0.9.

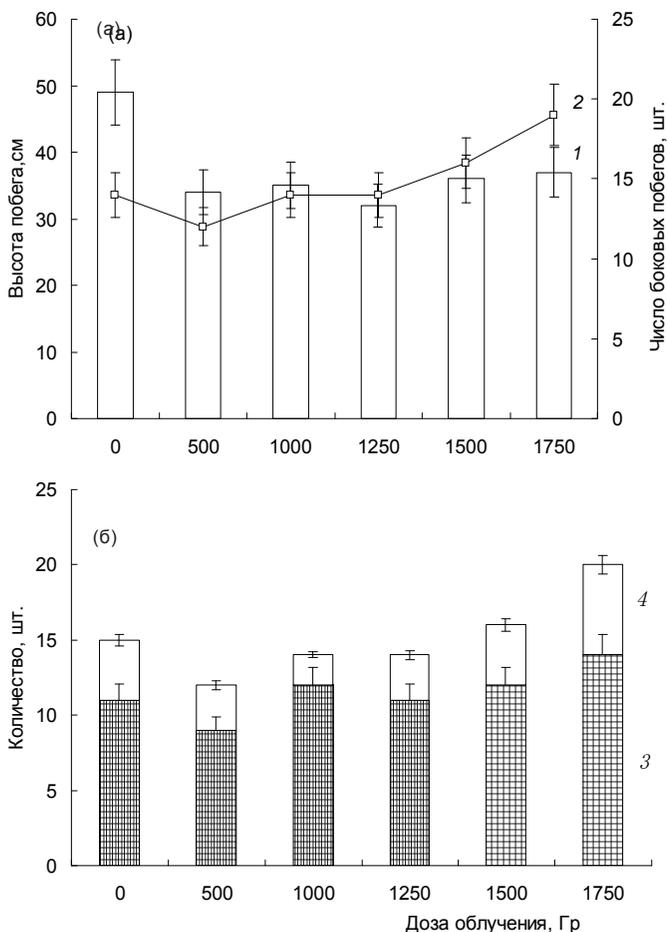


Рис. 4.8. Влияние облучения *P*-растений тагетеса на формирование вегетативных (а) и генеративных (б) органов у F_1 -поколения:

1 – высота главного стебля, 2 – число боковых стеблей,
3 – бутоны, 4 – соцветия.

В ходе экспериментов из каждой выборки потомков мы исключали заведомо нежизнеспособные пустые семена. Этот факт очень важен, поскольку в природных условиях всегда происходит подобный отбор, но даже при таком жестком отборе в течение нескольких лет зафиксирована пониженная жизнеспособность потомства от облученных родителей, а с учетом отбракованной фракции пустых семян отрицательный эффект острого облучения в чреде поколений был, вероятно, еще выше.

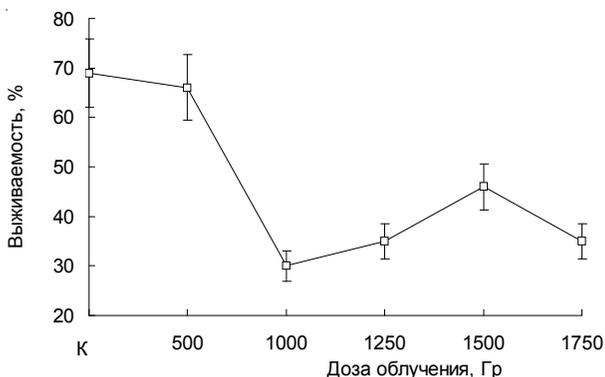


Рис. 4.9. Влияние облучения Р-растений на выживаемость F_2 -поколения у тагетеса

Таким образом, результаты исследования декоративных однолетников — георгина (*Dahlia variabilis* L.) и тагетеса (*Tagetes erecta* L.) показали, что отрицательные последствия однократного острого облучения родительских растений на стадии семян проявились в следующих F_1 и F_2 -поколениях. Эффекты выражались в снижении жизнеспособности потомков, в изменении сроков наступления основных фаз развития, в увеличении числа разнообразных морфогенетических нарушений. Исследования осложнялись тем, что эти объекты являются перекрестно-опыляемыми видами. Необходимо было проводить искусственное опыление, и не было полной гарантии, что процесс прошел успешно без примеси дополнительной пыльцы. Для дальнейших исследований мы выбрали более удобный объект — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.), у которого способ семенного размножения (нередуцированный партеногенез без псевдогамии) исключает перенос генетического материала между вариантами.

4.3. Последствия острого облучения семян Р-поколения (родительское) для потомков F_1 , F_2 , F_3 , F_4 , F_5 у одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.)

Для длительного вегетационного опыта мы выбрали из природной фоновой популяции несколько растений двух морфологических форм — *T. off.* f. *pectinatiforme* Lindb. и *T. off.* f. *dahlstedtii* Lindb. Партеногенетический тип размножения у одуванчика позволяет считать потомков одного растения практически «чистой линией», поэтому в дальнейшем мы будем использовать термины «первая линия» или «первый клон» для обозначения чреды потомков *T. off.* f. *pectinatiforme* Lindb., «вторая линия» или «второй клон» для обозначения чреды потомков *T. off.* f. *dahlstedtii* Lindb. Со временем у двух линий выявились особенности реакции на облучение, которые мы относим к разряду индивиду-

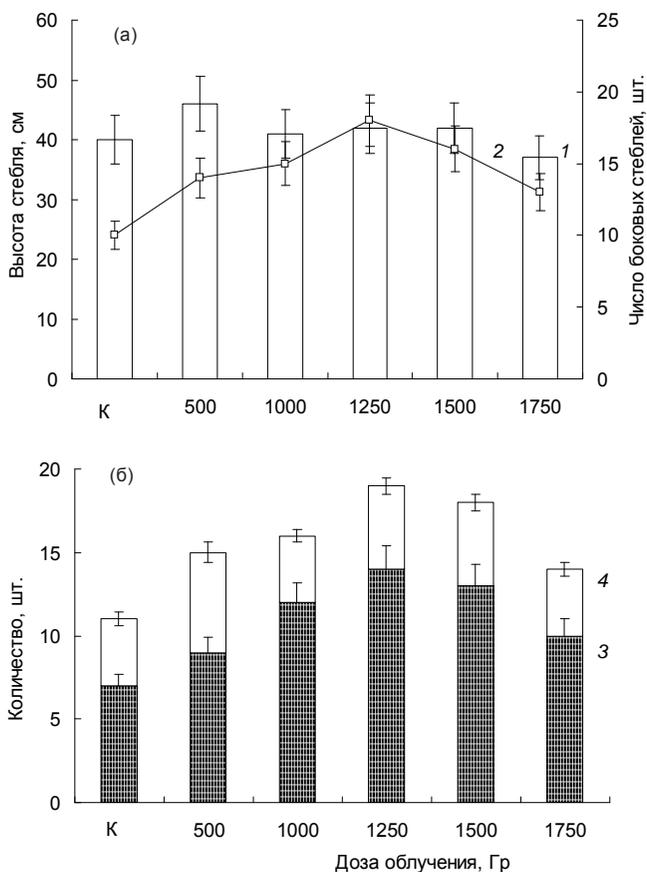


Рис. 4.10. Влияние облучения *P*-растений тагетеса на формирование вегетативных (а) и генеративных (б) органов у F_2 -поколения:

1 – высота главного стебля, 2 – число боковых стеблей, 3 – бутоны, 4 – соцветия.

альных различий родоначальников. В данной работе не ставилось цели сравнивать различия отдаленных радиационных эффектов у двух форм (*T. off. f. dahlstedii* Lindb. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb.), так как эта задача требует значительно более многочисленных выборок. Растения разных «клонов» четко различались морфологически на генеративной стадии по форме листьев, и эти различия сохранялись стабильно и однозначно в череде поколений.

Для того чтобы нивелировать влияние предшествующих условий окружающей среды (материнский эффект), все растения выращива-

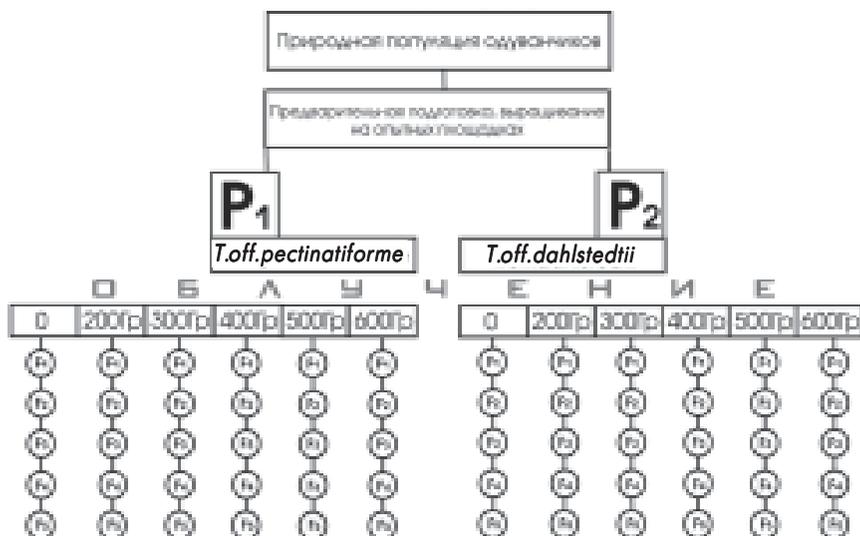


Рис. 4.11. Схема эксперимента по изучению отдаленных последствий острого облучения семян родительских растений (P) в чреде поколений $F_1 - F_5$

ли в течение сезона на экспериментальных площадках в условиях выровненного агрофона и отсутствия конкуренции. Подобная экспериментальная подготовка позволяет более аккуратно оценить реакцию разных растений на последующее воздействие (Roach, Wulff, 1987; Schwaegerle et al., 2000). Из этой выборки для длительного эксперимента взяли два родоначальника разных морфологических форм с одинаково высокими показателями жизнеспособности семян. На рис. 4.11 показана схема эксперимента.

Работа с постлучевыми поколениями проводилась в трех направлениях:

- 1). Каждый сезон в открытом грунте выращивали растения для получения семян следующего поколения, брали две повторности по 35 растений, располагая их на рандомизированных площадках. Семена, собранные с индивидуальных растений в пределах каждого варианта, смешивали. Для характеристики постлучевых поколений в лабораторных опытах из общей смеси семян брали необходимые по количеству выборки.

- 2). В лабораторных условиях проращивали семена каждого поколения для оценки их всхожести, выживаемости проростков на стадии формирования настоящих листьев, а также для определения доли ра-

Таблица 4.6

Характеристика жизнеспособности растений одуванчика (Р-поколение) в зависимости от дозы облучения

Показатель	Доза облучения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Всхожесть, %	88,0±5.0	90.6±2.5	96.6±3.4	94.0±2.5	90.6±5.8	96.6±2.5
Выживаемость, %	88.0±5.0	89.2±2.8	90.0±4.2	89.4±2.5	76.6±4.2	52.6±3.4
Длина листа, см	16,8±0.7	17.4±0.8	16.2±1.0	15.9±1.1	12.5±1.2	8.9±1.0
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshedtii</i>)						
Всхожесть, %	79.6±8.4	88.0±1.0	84.6±4.2	80.0±9.9	73.3±2.5	77.3±2.5
Выживаемость, %	76.6±8.2	84.0±2.4	80.4±4.3	76.0±5.0	67.2±2.4	49.5±2.8
Длина листа, см	16.0±0.9	16.3±0.8	17.2±1.0	15.8±1.2	13.0±1.1	9.1±1.0

стений с морфогенетическими нарушениями (в каждом варианте было около 500 проростков). Кроме того, семена F₂, F₃ и F₅-поколений подвергались дополнительному облучению в дозе 250 Гр для выявления их радиустойчивости;

3). Семена разных поколений проращивали специально для оценки уровня хромосомных aberrаций, корешки фиксировали на стадии первого митоза и в клетках меристемы анализировали не менее 500 анафаз на вариант.

Характеристика родительского (Р) поколения. Семена выбранных растений-родоначальников не различались достоверно по массе 1000 шт.: у первого она составляла 427±30 мг, а у второго — 432±22 мг. Обе партии семян обладали высокой всхожестью и оказались радиустойчивыми. Облучение в диапазоне доз 200-600 Гр слабо повлияло на первые этапы развития, и всхожесть семян практически не зависела от дозы облучения (табл. 4.6). Последствия

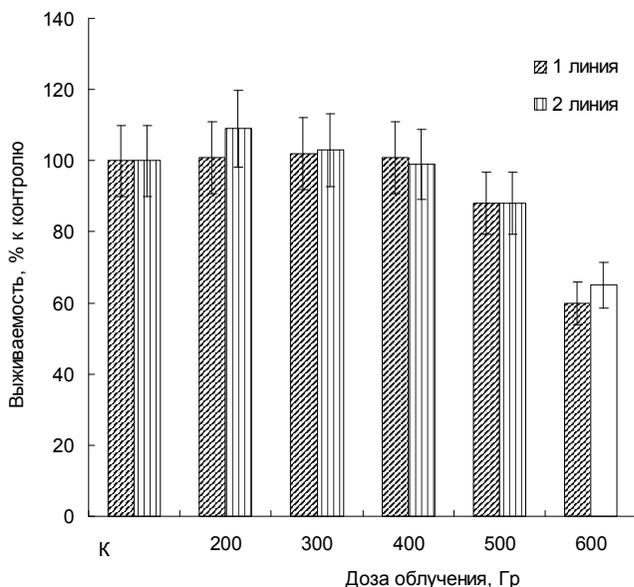


Рис. 4.12. Выживаемость растений 1-го и 2-го клонов в зависимости от дозы облучения семян (Р-поколение).

действия радиации проявились позднее — через 2 мес. выживаемость облученных в дозе 600 Гр растений была ниже, чем в контроле, они отставали также от растений других вариантов по величине листьев. Сравнение растений-родоначальников по выживаемости в зависимости от дозы облучения показало, что различия между ними недостоверны. Более четко влияние облучения проявляется при трансформации абсолютных значений в относительные (рис. 4.12). Двухмесячные растения были пересажены в мае из оранжереи в открытый грунт. В контроле и в вариантах с облучением в дозах 100-300 Гр после пересадки погибли единичные растения. При дозах 400, 500 и 600 Гр отпад был значителен, выживаемость к концу сезона составила в этих вариантах в среднем 56, 33 и 16 % от числа высаженных растений соответственно.

В дополнение к морфологической характеристике растений был сделан цитогенетический анализ числа хромосомных aberrаций в первом митозе в клетках корневой меристемы (рис. 4.13). Видно, что число нарушений хромосом значительно возросло после облучения. В контроле растения-родоначальники не различались достоверно по числу анафаз с хромосомными aberrациями (у первого растения обна-

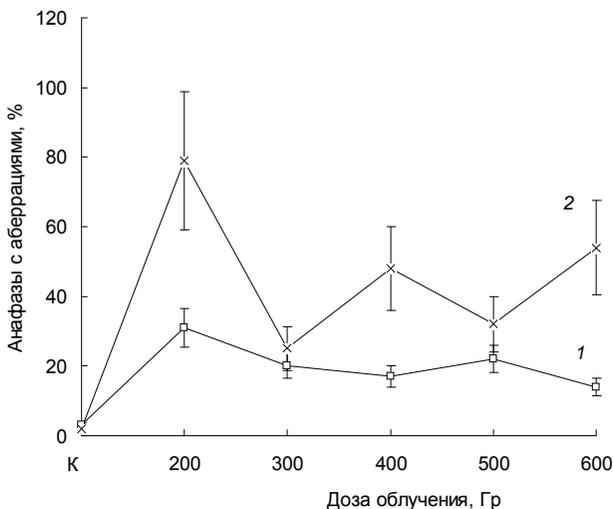


Рис. 4.13. Количество aberrантных клеток в первом митозе в зависимости от дозы облучения *P*-растений у 1-го и 2-го клонов

ружено $2.5 \pm 1.2\%$ aberrантных клеток, у второго — $1.8 \pm 0.8\%$). После облучения у *T. off. f. pectinatiforme* (первая линия) число анафаз с хромосомными нарушениями возросло примерно в 8 раз, а у *T. off. f. dahlstedtii* (вторая линия) — в 12-40 раз. Дисперсионный анализ подтверждает высокую значимость различий: критерий Фишера равен 6.2 и 9.8 соответственно. Среди aberrаций хромосом во всех вариантах преобладали фрагменты, мосты встречались на порядок величин реже. Не выявлено линейной зависимости числа aberrантных клеток от дозы облучения. По-видимому, это связано с ранней гибелью проростков, имевших большое число хромосомных aberrаций. Высеваемые из семян облученных растений по мере созревания собирали семена первого пострадиационного F_1 -поколения.

Характеристика F_1 -поколения. Семена этого поколения у двух клонов в контроле достоверно отличались по массе 1000 шт.; у *T. off. f. dahlstedtii* они были более полновесны — критерий Фишера равен 8.2 ($\rho < 0.01$). Облучение в градиенте доз родительских растений оказало подавляющее влияние на массу семян первого поколения (табл. 4.7). Однофакторный дисперсионный анализ подтвердил зна-

Таблица 4.7

Характеристика жизнеспособности семенного потомства
F₁-поколения в зависимости от дозы облучения родителей

Показатель	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Масса 1000 семян, мг	367.8±14.7	358.2±12.8	376.0±17.6	320.0±19.9	323.0±13.7	321.0±9.7
Энергия прорастания %	59.0±1.9	60.3±5.6	57.0±5.3	58.0±5.9	50.5±2.5	52.8±1.4
Всхожесть, %	59.0±1.9	60.5±5.6	58.8±5.0	63.5±3.6	50.0±1.9	52.8±1.4
Выживаемость, %	50.3±2.5	56.3±7.0	53.5±5.0	63.5±3.6	45.8±4.2	27.3±2.5
Анафазы с абберациями, %	2.2±0.8	2.3±0.8	2.1±1.0	1.2±0.5	1.6±1.1	1.4±0.8
Изменение формы семядолей, %	2.9	6.2	2.8	3.5	9.3	2.8
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshdedtii</i>)						
Масса 1000 семян, мг	451,7±10,2	499,5±13,2	473,8±23,7	394,2±25,2	354,7±13,2	360,0±5,3
Энергия прорастания, %	57,0±2,5	61,5±6,7	66,5±6,7	53,8±1,7	30,8±3,6	31,5±2,2
Всхожесть, %	65,5±3,9	62,5±7,8	68,3±4,8	63,8±3,1	38,3±3,9	32,0±2,2
Выживаемость, %	65,5±3,9	58,5±8,1	63,8±3,4	63,8±3,1	36,0±4,5	23,7±3,4
Анафазы с абберациями, %	1,7±1,0	1,6±0,8	2,8±1,1	2,2±1,1	1,5±0,9	3,2±1,4
Изменение формы семядолей, %	22,9	17,1	15,3	14,5	18,8	13,8

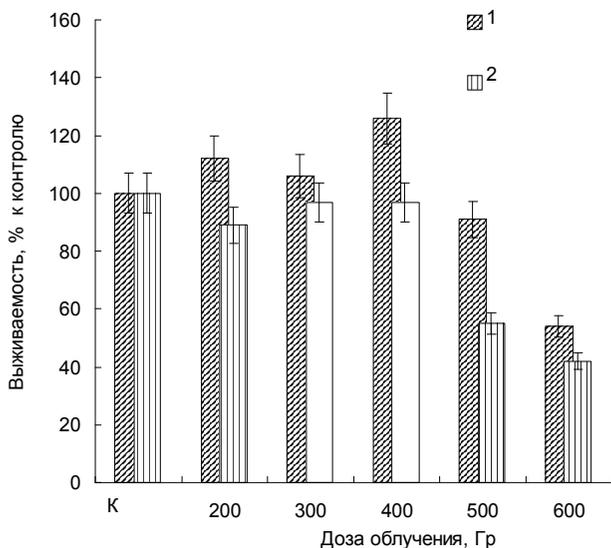


Рис. 4.14. Выживаемость растений F_1 -поколения в зависимости от дозы облучения P -растений у 1-го и 2-го клонов

чимось зависимости массы семян потомков от дозы облучения родителей в обеих линиях — критерий Фишера равен 6.3 и 8.4 ($p < 0.01$); соответственно метод парных сравнений Шеффе показал, что достоверное снижение массы семян произошло в вариантах с дозами облучения 400-600 Гр ($p < 0.05$) у растений обеих форм.

В лабораторном эксперименте при анализе семенного потомства первого поколения было установлено, что предпосевное облучение родительских растений у *T. off. f. pectinatiforme* не вызвало измененной энергии прорастания и всхожести семян их потомков (см. табл. 4.7). Во втором клоне эти показатели достоверно снижены в вариантах с дозами облучения родителей 500 и 600 Гр (соответственно $t_{St} = 5.9$ и 7.6 по энергии прорастания и $t_{St} = 4.9$ и 7.5 по всхожести семян). Через месяц наблюдали явное снижение выживаемости потомков, родители которых были облучены в дозах 500 и 600 Гр (см. табл. 4.7). Для более четкого выявления этой зависимости данные трансформировали в % к необлученному контролю.

Как видно из рис. 4.14, у *T. off. f. dahlstedtii* в вариантах с облучением предшественников в дозах 200-400 Гр разница с контролем по выживаемости проростков отсутствует, а у *T. off. f. pectinatiforme* при этих дозах облучения наметилась тенденция повышения выживаемости. При облучении предшественников в дозах 500 и 600 Гр у потомков *T. off. f. dahlstedtii* подавляющий эффект был выражен в большей степени, чем у первой формы.

Таким образом, сравнение двух клональных линий Р-поколения не выявило разницы между ними по устойчивости к γ -облучению, а у потомков F₁-поколения различия проявились отчетливо. Напомним, что различия мы связываем с индивидуальными особенностями растений-родоначальников, не делая обобщающих выводов о реакции на облучение разных морфологических форм, поскольку для этого требуются значительно большие выборки. У двух клонов отмечено еще одно существенное отличие — частота встречаемости нарушений формы семядолей в первой линии была в 2-8 раз ниже, хотя определенной зависимости этого показателя от дозы предшествующего облучения не обнаружено (см. табл. 4.7).

Особого внимания заслуживает анализ данных по числу клеток с хромосомными aberrациями. Из табл. 4.7 видно, что в обеих линиях у F₁ процент клеток с aberrациями хромосом низок и при этом не просматривается зависимости от дозы предпосевного облучения Р-растений. Этот факт объясняется тем, что при анафазном анализе мы можем фиксировать только нестабильные хромосомные нарушения (мосты и фрагменты). Клетки, имеющие такие aberrации, как правило, элиминируют уже в процессе нескольких следующих митозов. Обнаружить анафазным методом стабильные хромосомные нарушения, например транслокации, невозможно. С такой же проблемой сталкиваются исследователи при разработке методов биологической дозиметрии у животных и человека (Севаньяев и др., 1994 а, б).

Груз генетических нарушений у растений можно оценить косвенно по числу морфологических аномалий у потомков, включая хлорофильные мутации, некрозы корней и семядолей. В работах, выполненных на *Arabidopsis thaliana*, показано, что некрозы семядолей и корней могут быть результатом инсерции в геном растений мобильных генетических элементов (Томилов и др., 2001; Томилова и др., 2001; Feldmann, 1991; Tissier et al., 1999). В частности, предварительная обработка прорастающих семян ультразвуком усиливала выход трансгенных растений (Томилов и др., 1999). Ионизирующие излучения также относятся к числу факторов, способных трансформировать геном. Анализ полученных нами результатов свидетельствует о том, что частота хлорофильных нарушений в семядолях и листьях, а также частота некрозов корней в выборках первого поколения (m_c рассчитан для каждого варианта) была существенно выше при облучении Р-растений в дозах 500 и 600 Гр. Поскольку две индивидуальные линии не различались значительно между собой по этим показателям, на рис. 4.15 представлены усредненные данные. Достоверность влияния фактора облучения на частоту встречаемости морфогенетических на-

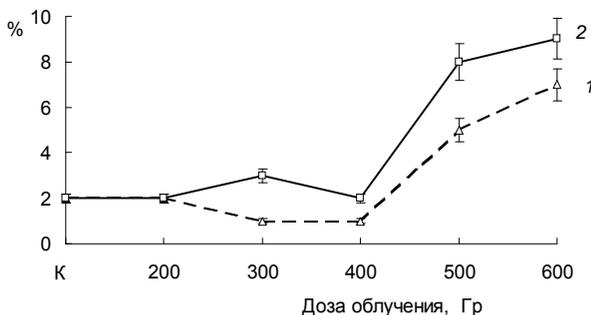


Рис. 4.15. Зависимость числа хлорофильных нарушений (1) и некрозов корней (2) у F_1 -поколения от дозы облучения P -растений (среднее для двух клонов)

рушений подтверждает дисперсионный анализ (критерий Фишера равен 11.5; $p < 0.05$), а метод парных сравнений Шеффе показывает конкретно, что различия достоверны в вариантах с облучением родителей в дозах 500 и 600 Гр ($p < 0.05$).

В полевом опыте выращивали растения следующего поколения. Гибель среди высаженных в грунт F_1 -растений в течение вегетационного сезона во всех вариантах была незначительна. Достоверное снижение размеров листьев было обнаружено в первой индивидуальной линии при облучении P -растений в дозе 600 Гр ($t_{st} = 3.2$), а во второй линии в вариантах с дозами облучения 300-400 Гр наметилась (рис.

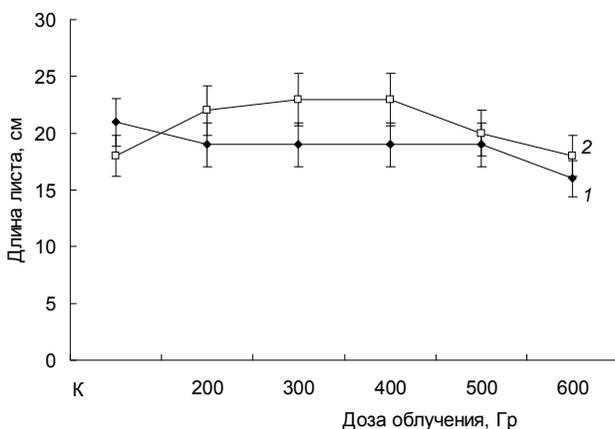


Рис. 4.16. Длина листа у F_1 -поколения 1-го и 2-го клонов в зависимости от дозы облучения P -растений

Таблица 4.8

Характеристика жизнеспособности семенного потомства
F₂-поколения после облучения Р-растений

Показатель	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Энергия прорастания, %	68.5±6.2	69.5±5.0	70.0±2.8	70.5±3.4	69.5±4.5	76.0±4.5
Всхожесть, %	74.0±5.6	79.0±5.0	77.5±2.8	75.5±2.2	67.5±2.8	77.0±4.5
Выживаемость, %	75.5±3.4	77.5±4.5	76.5±3.9	69.5±3.4	65.5±5.0	78.5±4.5
Длина листа, см	36.0±1.0	35.1±0.8	35.0±1.1	35.0±0.6	35.0±0.9	33.0±1.0
Анафазы с абберациями, %	2.6±1.5	2.2±1.5	1.4±1.0	1.8±1.0	1.5±0.7	1.5±1.0
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlstedtii</i>)						
Энергия прорастания, %	87.5±3.9	78.0±1.7	83.0±3.4	77.5±3.9	84.0±4.5	75.5±5.6
Всхожесть, %	88.0±4.5	82.0±2.2	84.0±4.5	80.0±5.0	86.5±3.4	76.0±1.7
Выживаемость, %	80.5±1.7	64.5±5.0	60.5±9.5	59.0±3.4	57.0±8.4	59.0±2.2
Длина листа, см	34.0±1.9	34.3±1.9	33.0±2.6	35.0±1.4	31.0±1.3	37.0±2.1
Анафазы с абберациями, %	2.3±1.1	1.2±1.0	1.9±1.0	1.5±1.0	1.8±1.0	2.2±1.1

4.16) небольшая стимуляция ростовых процессов, $t_{st}=4.6$ и $t_{st}=3.9$ соответственно. Отметим также, что потомки *T. off. f. dahlstedtii* зацвели на 34 дня позднее. По мере созревания во всех вариантах были собраны семена следующего постлучевого F₂-поколения.

Характеристика F₂-поколения. В лабораторном эксперименте оценивали влияние облучения семян Р-растений на потомков вто-

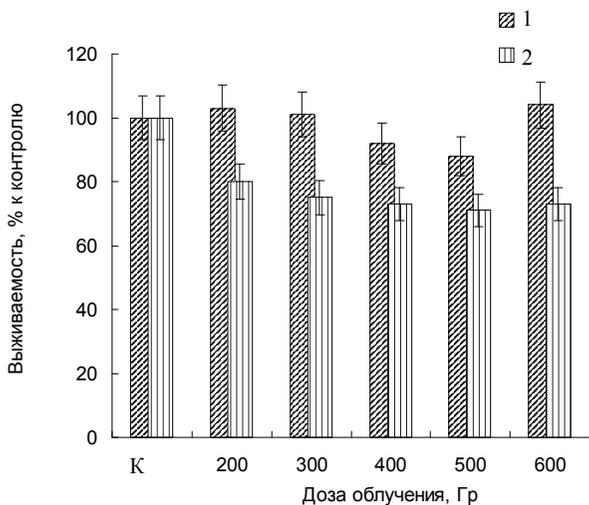


Рис. 4.17. Выживаемость растений F_2 -поколения в зависимости от дозы облучения P -растений у 1-го и 2-го клонов

рого постлучевого поколения. По энергии прорастания и всхожести семян в обеих индивидуальных линиях существенных различий между вариантами с облучением и без него не установлено (табл.4.8). Как и в первом поколении, разные варианты не различались достоверно по числу хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы.

Однако по выживаемости одномесячных проростков у *T. off. f. dahlstedtii* выявилось достоверное влияние облучения предшественника (критерий Фишера равен 7.65, $p < 0.02$). Метод парных сравнений Шеффе показал, что отличны от необлученного контроля варианты с облучением в дозах 300-600 Гр ($p < 0.05$). В первой линии достоверных различий между потомками от облученных в разных дозах P -растений не наблюдалось. Трансформация абсолютных значений выживаемости в относительные показывает эти закономерности более четко (рис. 4.17).

В вегетационном опыте гибель высаженных в грунт растений в течение сезона была очень мала, а растения разных вариантов не отличались существенно по размерам листьев (см. табл. 4.8). Этот факт можно расценивать как результат многоступенчатого отбора поврежденных растений на более ранних стадиях развития. Цветение растений наступило в разных вариантах практически одновременно, достоверных различий по числу соцветий не отмечено. По мере созревания с растений были собраны зрелые семена F_3 -поколения.

Характеристика F_3 -поколения. Различия двух клональных линий третьего поколения по массе семян были значительны: у *T. off. f. pectinatiforme* масса 1000 шт. примерно в 1.5 раза меньше (табл.

Таблица 4.9

Характеристика жизнеспособности семенного потомства
F₃-поколения после облучения Р-растений

Показатель	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Масса 1000 шт., мг	358±17	386±13	401±9	408±13	432±11	399±6
Энергия прорастания, %	28.0±5.0	26.6±5.0	14.0±2.5	18.6±4.2	36.0±3.4	35.0±5.8
Всхожесть, %	42.6±5.8	33.6±2.5	30.6±3.4	28.4±4.2	36.0±4.2	35.5±3.4
Выживаемость, %	42.0±6.7	33.3±5.0	30.0±5.0	28.0±5.8	35.3±4.2	34.0±2.5
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshstedtii</i>)						
Масса 1000 шт., мг	466±4	457±17	547±16	501±21	580±6	486±4
Энергия прорастания, %	46.0±5.8	42.6±5.0	26.0±7.5	28.0±2.5	23.3±5.8	27.3±1.7
Всхожесть, %	47.6±8.4	42.6±9.2	28.6±7.5	30.3±4.2	23.3±5.8	24.6±2.5
Выживаемость, %	47.3±7.5	42.0±6.7	28.6±7.5	30.0±5.0	22.0±6.7	22.6±2.5

4.9), что подтверждается результатами дисперсионного анализа (критерий Фишера равен 31.6). Различия между разными вариантами по массе семян ни у первого, ни у второго клона не отмечены.

Проращивание семян показало, что их энергия прорастания и всхожесть во всех вариантах были низкими, менее 50 %, при этом существенные различия по массе семян практически не отразились на их посевных качествах. У растений F₃-поколения от облученных предшественников всхожесть семян и выживаемость проростков были ниже,

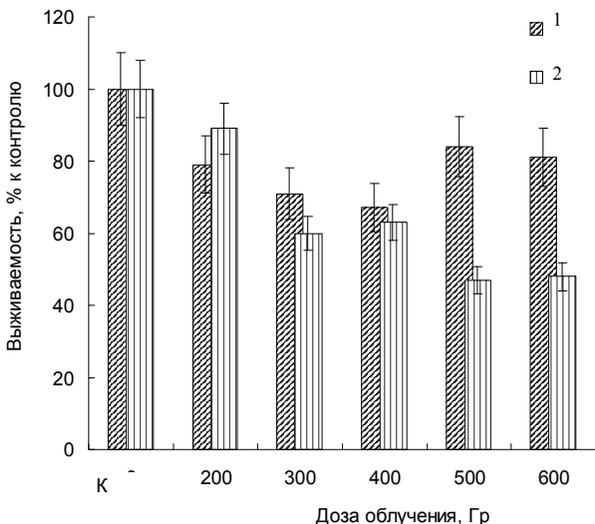


Рис. 4.18. Выживаемость растений F_3 -поколения в зависимости от дозы облучения P -растений у 1-го и 2-го клонов

чем в вариантах без облучения (см. табл. 4.9). Достоверность различий подтверждена результатами дисперсионного анализа и методом парных сравнений Шеффе (для двух клонов по всхожести семян критерий Фишера равен 3.4 и 12.6, по выживаемости — 3.1 и 9.4 соответственно при $p < 0.05$). Преобразовав абсолютные значения выживаемости в относительные (имея в виду дозы облучения P -растений), мы показали (рис. 4.18), что в вариантах с облучением в дозах 500 и 600 Гр снижение выживаемости проростков F_3 -поколения в линии *T. off. f. dahlstedtii* было больше, чем у *T. off. f. pectinatiforme*.

По числу хромосомных аберраций не обнаружено достоверных различий между вариантами (критерий Фишера равен 1.7), но у потомков облученных растений диапазон изменчивости этого показателя значительно шире, чем в контроле, что является признаком генетической нестабильности. Частота встречаемости в выборках проростков с хлорофильными нарушениями возрастала с увеличением дозы облучения родительских растений. На рис. 4.19, а, б показаны усредненные данные по этим критериям для двух клонов, поскольку существенных различий между ними не отмечено.

В вегетационном опыте в течение сезона отпад высаженных в грунт растений во всех вариантах был незначителен, не отмечено существенных различий по числу листьев, их размерам и числу цветоно-

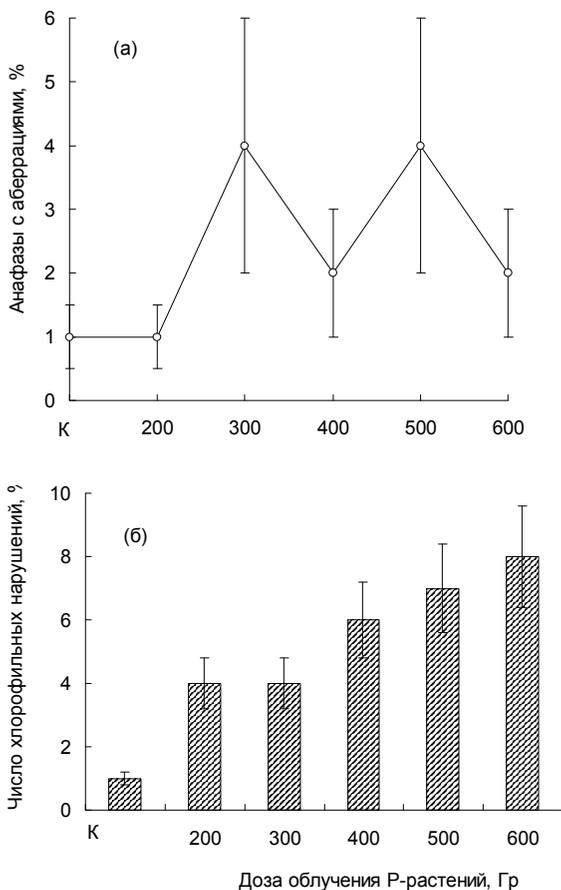


Рис. 4.19. Уровень хромосомных аббераций (а) и хлорофильных нарушений (б) у растений F₃-поколения

сов. С растений всех вариантов по мере созревания собрали семена следующего, четвертого после облучения поколения.

Характеристика F₄-поколения. Анализ семян четвертого после облучения поколения проводили по прежней схеме. Вновь проявились различия у растений двух клональных линий (табл. 4.10). В первом клоне по всем изученным критериям отмечена стимуляция ростовых процессов в вариантах с облучением Р-растений по сравнению с необлученным контролем (по энергии прорастания критерий Фишера равен 5.5, по выживаемости — 10.04, $\rho < 0.01$), особенно велики различия при дозе облучения 300 Гр.

Во втором клоне дисперсионный анализ подтвердил в целом значимость ответа на воздействие излучения (по энергии прорастания

Таблица 4.10
Характеристика жизнеспособности семенного потомства
F₄ поколения после облучения Р-растений

Показатель	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Энергия прорастания, %	42.6±2.6	48.0±3.4	62.6±7.5	47.3±5.8	54.0±4.2	46.0±6.7
Всхожесть, %	50.0±2.6	55.3±3.4	66.0±1.7	52.0±6.7	58.0±6.7	46.0±6.7
Выживаемость, %	44.3±3.4	54.0±4.2	63.3±7.6	50.0±8.4	56.0±5.0	43.3±9.2
Изменена форма семян, %	1.0	2.0	1.2	2.1	1.2	1.5
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshiedtii</i>)						
Энергия прорастания, %	60.0±3.6	60.0±2.5	61.3±5.8	54.0±9.2	33.3±4.2	46.0±7.5
Всхожесть, %	60.0±3.6	64.0±1.7	61.3±5.8	56.6±9.2	33.3±4.2	46.0±5.8
Выживаемость, %	56.6±3.4	62.6±2.5	57.3±6.7	56.6±8.4	31.3±2.5	46.0±5.8
Изменена форма семян, %	8.8	3.2	7.0	3.5	19.2	6.5

критерий Фишера равен 10.4, по выживаемости — 14.2 при $p < 0.01$), но показатели жизнеспособности в этом случае были понижены. Особенно низка выживаемость в варианте с облучением Р-поколения в дозе 500 Гр, $t_{st} = 6.7$. Преобразование абсолютных значений выживаемости в относительные более наглядно показывает особенности F₄-поколения в каждой из чистых линий (рис. 4.20).

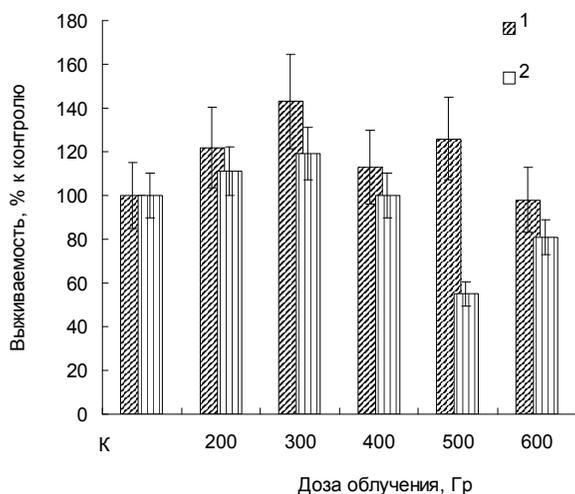


Рис. 4.20. Выживаемость растений F_4 -поколения в зависимости от дозы облучения P -растений у 1-го и 2-го клонов

Анализ частоты аномальных растений в выборках показал, что в первом клоне у растений разных вариантов нарушения формы семядолей встречались с частотой 1.2-2.1, во втором клоне частота встречаемости достоверно выше (3.2-19.2), особенно высок процент морфологических нарушений в варианте с дозой облучения родительских растений 500 Гр (см. табл. 4.10).. Подобное различие у двух линий мы уже наблюдали при анализе F_1 -поколения. Единичные хлорофильные нарушения отмечены в вариантах с облучением P -растений в разных дозах.

Каких-либо особенностей в выборках растений разных вариантов, высаженных в грунт, не отмечено. По мере созревания с растений всех вариантов были собраны семена следующего пятого после облучения поколения.

Характеристика F_5 -поколения. Сохраняя прежнюю схему эксперимента, мы проанализировали качество пятого постлучевого поколения. Масса 1000 шт. семян в вариантах с облучением предшественников в дозах 200-600 Гр не отличалась от контроля, однако наблюдались значительные различия между потомками первой и второй клональных линий (табл. 4.11), что подтверждает дисперсионный анализ — критерий Фишера равен 21.6. Как и у третьего постлучевого поколения, у F_5 показатели энергии прорастания и всхожести семян во всех вариантах были низкими, особенно у растений первого клона. Какой-либо определенной зависимости выживаемости проростков от дозы облучения P -поколения выделить невозможно (рис. 4.21). Складывается впечатление, что эффект последствия облучения

Таблица 4.11

Характеристика семенного потомства F₅-поколения
в зависимости от дозы облучения Р-растений

Показатель	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Масса 1000 шт., мг	254±50	231±30	278±36	269±38	257±58	259±59
Энергия прорастания, %	28.5±7.3	27.5±4.5	40.0±5.6	30.0±6.7	16.5±5.6	42.5±3.4
Всхожесть, %	27.5±2.8	29.5±5.6	55.5±6.2	34.0±1.7	26.5±5.0	41.5±3.4
Выживаемость, %	20.0±2.8	14.5±3.4	35.5±6.7	21.0±2.2	16.5±2.8	27.5±3.4
Число растений с листом, %	12.5±2.2	9.0±4.5	20.0±2.2	10.0±2.8	8.0±2.8	20.5±3.9
Длина корня, см	24.7±2.8	27.4±3.9	26.2±2.2	25.1±3.2	15.9±2.5	23.2±2.3
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshtedtii</i>)						
Масса 1000 шт., мг	413±60	411±31	443±81	446±71	451±37	395±33
Энергия прорастания, %	29.0±6.7	22.5±7.8	26.5±6.7	32.0±5.0	27.5±6.2	34.0±9.5
Всхожесть, %	61.0±7.3	30.0±8.9	43.5±4.5	65.5±6.2	48.0±6.7	53.0±10.0
Выживаемость, %	47.0±7.3	16.5±4.5	39.0±6.2	64.5±9.5	42.0±7.8	35.0±6.7
Число растений с листом, %	21.5±2.2	6.5±2.8	17.0±4.5	23.0±5.6	18.0±6.7	17.0±5.6
Длина корня, см	21.3±2.0	18.3±3.2	23.7±2.4	22.2±1.9	21.2±1.8	22.2±2.3

при наличии отбора на наиболее качественные семена привел через пять поколений к повышению вариабельности показателей жизнеспособности в выборках, причем не прослеживается определенной связи с величиной первоначальной дозовой нагрузки.

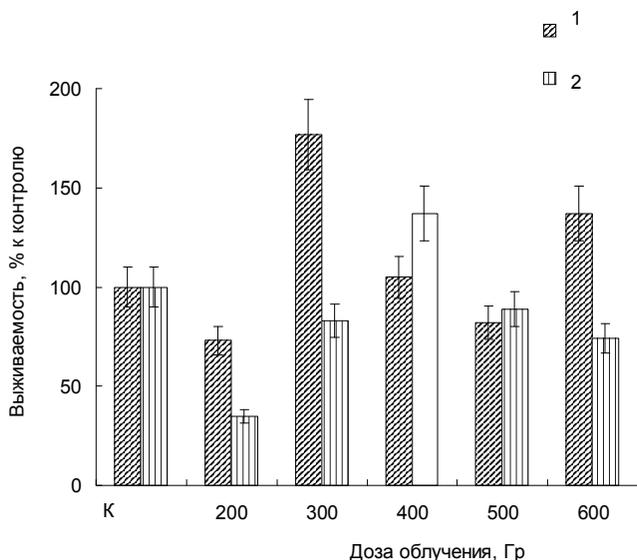


Рис. 4.21. Выживаемость растений F_5 -поколения в зависимости от дозы облучения P -растений у 1-го и 2-го клонов

В качестве дополнительной характеристики использовали показатели роста корней и скорости формирования настоящих листьев у проростков. Число растений с листом в каждом варианте коррелирует с выживаемостью проростков ($r=0.98$). Рост корней во втором клоне практически одинаков во всех вариантах, а в первом — при облучении P -растений в дозе 500 Гр у малочисленных проростков длина корней была на 40-50 % короче, чем в других выборках, $t_{Sk}=2.44$ (см. табл. 4.11).

Анализ частоты аномальных проростков в выборках (m_c) (табл. 4.12) показывает, что практически во всех вариантах с облучением P -растений повышена доля проростков, семядоли и листья которых имеют хлорофильные нарушения, а также отмечены проростки с глубокими изменениями всех органов.

Из других аномалий на ранних этапах развития растений можно отметить увеличение в некоторых вариантах доли проростков с некрозами кончиков корней и случаев нарушения формы семядолей, причем, как и в предыдущих поколениях, у первой клональной линии морфозы семядолей встречались реже, чем у второй.

В заключение рассмотрим реакции на облучение семян P -растений в наибольшей (600 Гр) и наименьшей (200 Гр) дозах в чреде

Таблица 4.12

Анализ морфогенетических аномалий у растений F₅-поколения при условии облучения Р-растений

Показатель (m _c), %	Доза облучения родительского поколения, Гр					
	Контроль	200	300	400	500	600
Первая линия (<i>T. off. f. pectinatiforme</i>)						
Глубокие изменения всех органов	-	-	-	2.5	3.0	2.5
Изменение формы семядолей	12.5	10.7	11.3	17.5	18.2	5.4
Хлорофильные нарушения семядолей	-	-	1.4	5.0	3.0	5.4
Хлорофильные нарушения листьев	-	-	2.5	5.0	3.0	3.6
Некроз корней	12.5	53.5	24.0	10.0	69.7	58.5
Вторая линия (<i>T. off. f. dahlshedtii</i>)						
Глубокие изменения всех органов	1.2	-	1.3	0.8	1.3	1.4
Изменение формы семядолей	24.0	12.0	18.0	25.2	31.2	38.0
Хлорофильные нарушения семядолей	2.2	12.0	5.1	5.0	5.0	1.3
Хлорофильные нарушения листьев	-	1.1	-	-	1.3	-
Некроз корней	13.0	27.0	18.0	10.9	54.0	12.8

поколений в каждой индивидуальной линии, оценивая их по интегральному показателю «выживаемость растений». Видно (рис. 4.22, а), что при облучении родоначальников в дозе 200 Гр у обоих клонов наблюдались небольшие флуктуации смертности около контрольного уровня на протяжении Р, F₁, F₂, F₃, F₄- поколений, и только растения F₅ в этом варианте отличались парадоксально низкой выживаемостью. После

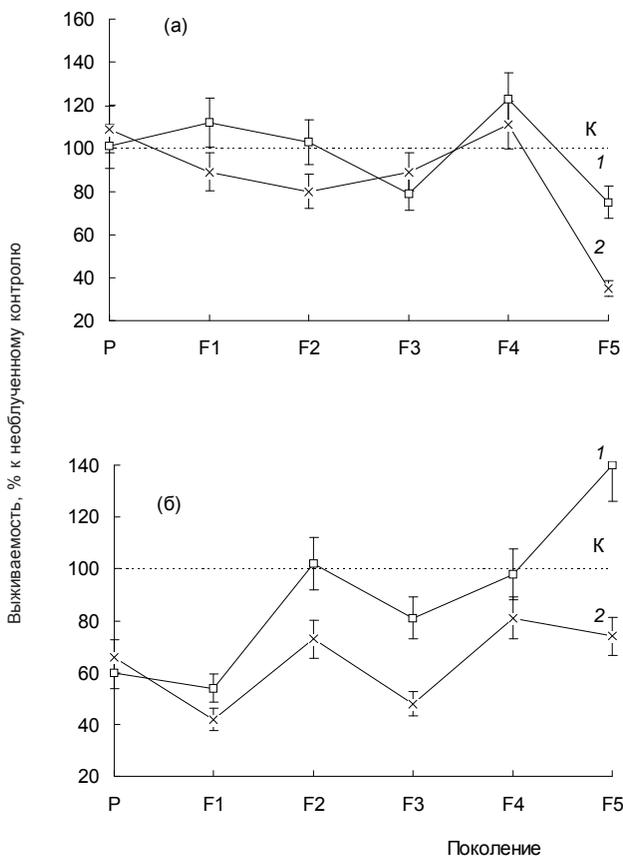


Рис. 4.22. Выживаемость потомков в череде поколений после облучения P-растений в дозе 200 Гр (а) и 600 (б) Гр.

облучения в дозе 600 Гр у линии *T. off. f. dahlshedtii* на протяжении шести поколений (включая непосредственно облученных родителей) сохраняется стабильно повышенная гибель проростков, у линии *T. off. f. pectinatiforme* эффект повышенной гибели сохраняется только в P и F₁-поколениях, а в F₅-поколении жизнеспособность потомства даже выше контрольного уровня (рис. 4.22, б).

Из комплекса критериев, по которым оценивали эффект однократного острого облучения в череде поколений, следует выделить особо, помимо выживаемости, еще частоту аномальных проростков в потомстве. Фактически на протяжении всего эксперимента мы фиксировали повышенное число хлорофильных нарушений в потомстве, полученном

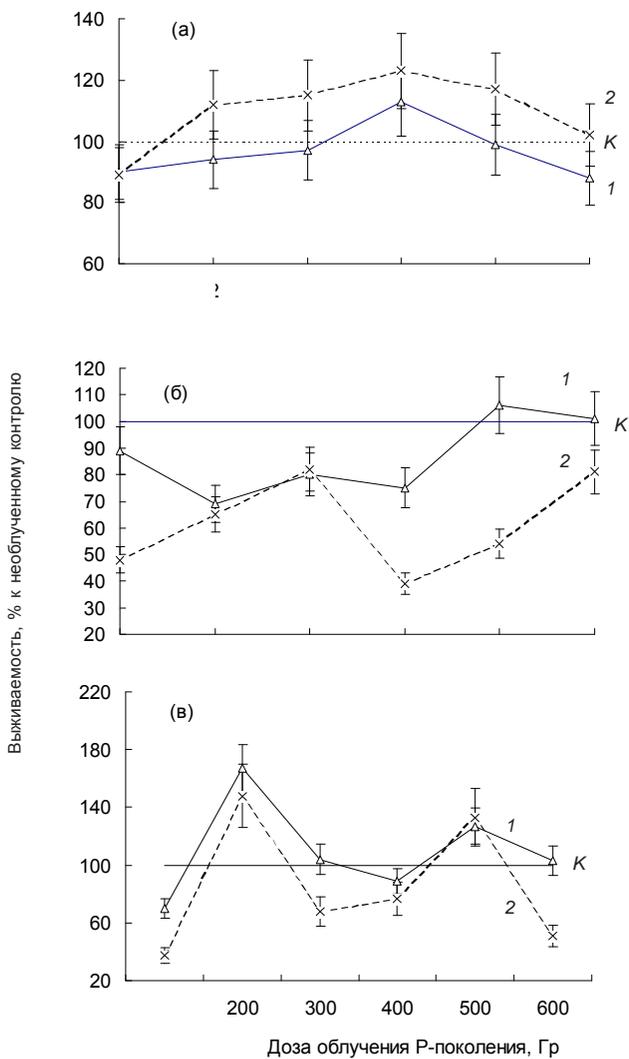


Рис. 4.23. Влияние дополнительного облучения в дозе 250 Гр на поколения F₂ (а), F₃ (б), F₅ (в) для 1-го и 2-го клонов

от облученных в больших дозах предшественников. Причем в первом поколении эта зависимость числа морфогенетических нарушений от дозы аппроксимировалась экспонентой, в третьем удовлетворительно описывалась линейным уравнением, а в пятом поколении отсутствовала какая-либо определенность в зависимости этого показателя от вели-

чины дозы облучения Р- растений. Изменения показателя с ростом дозы напоминали хаотические колебания вокруг среднего уровня, характеризующего необлученный контроль.

Влияние дополнительного облучения на F₂, F₃, F₅-поколения. Представляло интерес изучить реакцию растений разных поколений от облученных предшественников на дополнительное облучение. Это провокационное воздействие позволяет выявить скрытую изменчивость в выборках организмов, оценить их адаптационный потенциал. Семенное потомство второго, третьего и пятого поколений дополнительно облучали в дозе 250 Гр (рис. 4.23). Видно, что у *T. off. f. pectinatiforme* реакция на облучение F₂-поколения, оцененная по выживаемости проростков, во всех вариантах фактически не отличается от собственного необлученного контроля. У *T. off. f. dahlshdedtii* в некоторых вариантах отмечена даже тенденция повышения выживаемости после провокационного облучения.

Совершенно иной была реакция на провокационное облучение у третьего поколения. Фактически у всех потомков обоих клонов, независимо от дозы облучения родоначальников, облучение в дозе 250 Гр вызвало снижение выживаемости. Исключение составили потомки первой клональной линии, у которых в вариантах с облучением Р-растений в дозах 500 и 600 Гр не отмечено угнетающего эффекта. Напомним, что именно в этих вариантах прошел наиболее строгий отбор по признаку радиоустойчивость; в двух первых поколениях смертность в этих выборках была достоверно выше, чем в контроле и в вариантах с меньшими дозовыми нагрузками.

В пятом поколении в полной мере проявилась нестабильность эффекта провокационного облучения, как и прежде отмечалась нестабильность по выживаемости растений без дополнительного облучения. Только в контроле, т.е. среди потомков, предшественников которых не облучали, мы наблюдали ожидаемый подавляющий эффект дополнительного облучения. Полученные результаты позволяют заключить, что предшествующее острое облучение семян Р- растений не способствует формированию обязательной большей радиоустойчивости в чреде последующих поколений, а вызывает нестабильность ответа на дополнительное воздействие. У потомков облученных растений в ответ на провокацию с определенной вероятностью может проявиться подавляющий эффект, феномен радиоадаптации или отсутствие достоверной реакции на облучение.

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют о том, что облучение вызывает в организмах сложный комплекс процессов, который охватывает весь период онтогенеза, все сферы жизнедеятель-

ности, оказывая влияние на жизнеспособность и мутабельность потомства в последующих семенных генерациях и поколениях. В этом комплексе можно вычлениить две группы реакций: первая — в дальнейшем развивает первичное лучевое поражение, а вторая — объединяет разнообразные процессы восстановления. Разнонаправленные реакции протекают на разных уровнях организации.

На протяжении онтогенеза существует несколько барьерных этапов, представляющих собой препятствия для дальнейшего существования поврежденных облучением организмов. На этих критических стадиях, когда утраченная функция становится жизненно важной, происходит массовый отбор. В наших исследованиях установлено, что первой критической стадией с момента прорастания семян у растений является стадия формирования настоящих листьев и корней, т.е. начало функционирования как апикальной, так и корневой меристем. Именно в это время происходит массовая гибель проростков.

Определенный отбор наблюдается на регенеративных стадиях развития растений, так как ювенильные, иматурные и виргинильные возрастные состояния достаточно уязвимы. В популяциях всегда имеется группа организмов, у которых процессы деструкции после облучения преобладают над реакциями восстановления, и они погибают, не достигнув фазы цветения.

Следующий важнейший критический этап в развитии растений — гаметогенез, приуроченный к фазе цветения. На этом этапе из размножения исключаются неполноценные половые клетки. Существенный отбор происходит и на стадии формирования зародыша, поскольку доля пустых и нежизнеспособных семян в урожае облученных растений возрастает с увеличением дозы облучения.

Фактически все критические фазы — это реализованные «отказы» в сложной иерархически организованной системе организмов, реакции по принципу «все или ничего». Так, на генетическом уровне элиминируют клетки с абберациями хромосом — это «отказ» на уровне клетки, но он обеспечивает генетическую чистоту меристематической ткани. Гибель критической группы делящихся клеток означает «отказ» меристемы, который может привести к гибели организма, однако такой отказ на онтогенетическом уровне способствует поддержанию популяции в норме. Таким образом, то, что на одном уровне организации выглядит как потеря надежности, на более высоком уровне представляется необходимым условием для реализации основной стратегии — сохранения и передачи генетической информации потомству.

Полученные нами данные показывают, что все существующие барьеры не гарантируют полного исчезновения повреждений, вызван-

ных γ -облучением в последующих поколениях. Аналогичные результаты представлены и в ряде работ других исследователей (Володин, 1975; Бычковская, 1986; Votava et al., 1984; Haque, Godward, 1985). В некоторых случаях (Анохина, Федорова, 1983; Wosinska, 1980, 1982) было установлено, что облучение не оказало влияния на потомство или в последующих поколениях у растений наблюдали стимуляционный эффект, что в конечном счете также свидетельствует о нарушении гомеостаза организмов. Вероятно, такой широкий спектр наблюдаемых феноменов связан с разными дозовыми нагрузками, а также с биологическими особенностями разных видов растений.

Приведенные выше результаты можно рассмотреть также с точки зрения проявления материнского (или родительского) эффекта. В большинстве работ, посвященных этой проблеме, изучались нерадиационные воздействия и перекрестно-опыляемые виды растений, но даже в этих случаях отмечалось влияние материнского (родительского) фенотипа на потомство, которое осуществляется через цитоплазматическую ДНК, через влияние эндосперма и путем прямого воздействия факторов окружающей среды на организм родителей во время формирования потомства (Roach, Wulff, 1987). У одуванчика материнский эффект усилен, поскольку потомству от матери передается не только цитоплазматическая, но и ядерная ДНК со всеми индуцированными в ней изменениями.

Ионизирующие излучения относятся к мутагенным факторам, они вызывают генетические перестройки у всех живых организмов (Дубинин и др., 1971). Это значит, что мутации, возникшие как в соматических, так и в половых клетках, передаются в ряду семенных генераций, клонов или в чреде последовательных поколений до тех пор, пока не проявятся фенотипически и не будут элиминированы или закреплены отбором.

Из литературных данных (Дубинин и др., 1972; Nasin, 1968) известно, что ионизирующие излучения могут индуцировать реплицирующуюся нестабильность генома, которая проявляется у одноклеточных организмов в повышенной частоте мозаик, передается через сотни поколений, причем уровень мутаций со временем не только не уменьшается, но увеличивается. Это явление обнаружено и на примере хромосомных aberrаций, появляющихся у потомков облученных клеток (Evans, Scott, 1964; Mothersill, Seymour, 1998). Наиболее полные данные, демонстрирующие на протяжении многих десятков поколений проявления повышенных летальных эффектов после облучения, получены И.Б. Бычковской (1986) на одноклеточных организмах (амебы, инфузории и дрожжи). Облучение в широком диапазоне доз, по-

мимо стохастических эффектов, вызывало повышенную гибель определенной доли клеточного потомства. Изменения возникали у 100 % клеток по типу переключения триггера и были необратимыми. Популяция переходила в особое состояние, характеризующееся повышенным уровнем клеточной гибели. Поскольку прямого воздействия на ДНК в чреде потомков не происходит, предполагается (Спитковский, 1992; Murnane, 1996), что излучение может вызывать эпигенетические изменения в геноме, которые реплицируются из поколения в поколение при этом облученные клетки переходят в новый режим функционирования (Мазурик, Михайлов, 2001).

В нашей работе мы имеем дело с многоклеточными организмами, у которых эффекты, возникшие в клетках, в значительной мере модифицируются на тканевом и организменном уровнях. Сама схема проведенного эксперимента предполагала отсев из выборок заведомо нежизнеспособных семян, и это обстоятельство очень важно, поскольку в природных условиях шанс на выживание имеют только полноценные потомки. Тем не менее и у сложных растительных организмов при наличии жесткого отбора на разных уровнях организации выявляются повышенная гибель потомков и значительная доля растений с морфогенетическими нарушениями на протяжении нескольких поколений после однократного облучения родителей.

Анализ результатов позволяет предполагать, что однократное радиационное воздействие вызвало такую перестройку генома, в которой присутствуют летальные хромосомные нарушения, повышающие смертность потомков, и нелетальные, повышающие частоту морфогенетических нарушений в выборках. Причем если в первых поколениях прослеживалась четкая S-образная зависимость негативных эффектов с увеличением дозы облучения родоначальников, то в пятом пострадиационном поколении увеличился размах изменчивости выживаемости проростков, а также доли морфозов во всех вариантах, наблюдались хаотические колебания показателей без определенной связи с величиной дозы облучения родоначальника. С нестабильностью генома, индуцированной облучением и реплицирующейся в чреде поколений, мы связываем также неоднозначность реакции потомков на дополнительное облучение.

Механизмы феномена индуцированной реплицирующейся генетической нестабильности еще не совсем ясны, но наиболее убедительным объяснением нам представляется индукция излучением изменений в функционировании генома, репликация этих изменений в ряду поколений и чреде поколений. Предположительно, нарушения могут быть связаны с конформационной перестройкой структуры хроматина

(Спитковский, 1992) или с усилением дупликативной транспозиции мобильных генетических элементов, содержащих регуляторные сайты (Капитонов, Колчанов, 1988; Ратнер, Васильева, 2000).

Резюме

Представленные в данной главе результаты показали, что однократное острое γ -облучение семян оказывает повреждающее воздействие на жизнеспособность потомков этих растений в ряду семенных генераций, а также в череде поколений. Процессы восстановления после облучения охватывают все сферы жизнедеятельности, в том числе восстанавливается и репродуктивная способность. Однако семенное потомство облученных в больших дозах растений в течение нескольких лет обладает пониженной жизнеспособностью, характеризуется высоким тератологическим эффектом. В череде семенных генераций, даже после восстановления выживаемости до уровня контроля, встречается в несколько раз (от 5 до 50) больше аномальных проростков.

Облучение в больших дозах растений-родоначальников оказывает воздействие на потомков вплоть до пятого поколения. Есть основания предполагать, что γ -облучение, помимо летальных мутаций, вызывает нелетальные повреждения генома, которые реплицируются в череде поколений и реализуются в повышенной гибели потомков, в увеличении доли аномальных форм в выборках, в расширении размаха изменчивости признаков, в особенностях реакции растений на дополнительное радиационное воздействие.

**ИССЛЕДОВАНИЕ ОДУВАНЧИКА
(*TARAXACUM OFFICINALE* S.L.)
ИЗ ЛОКАЛЬНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ЗОНЫ АВАРИИ НА ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС**

Полученные нами в экспериментах и описанные в предыдущей главе данные о последствиях однократного острого облучения для последующих поколений принципиально важны. Обнаруженные закономерности способствуют пониманию процессов, протекающих в природных популяциях в зонах, загрязненных радионуклидами в результате ядерных инцидентов. После первого массированного облучения эти растения продолжают существовать в условиях хронического воздействия малых доз радиации, что существенно осложняет положение. В этой главе приведены данные, касающиеся первых этапов развития ситуации в сообществах растений в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Анализируются литературные данные и собственные результаты исследований воздействия радиоактивного загрязнения на ценопопуляции одуванчика.

**5.1. Радиоэкологическая ситуация в зоне аварии
на Чернобыльской АЭС и ее эколого-генетические
последствия для флоры**

За годы, прошедшие после аварии на Чернобыльской АЭС, выполнено множество исследований, раскрывающих разные аспекты проблемы радиоактивного загрязнения окружающей среды и позволяющих яснее представить масштабы этого события. Уточнение количеств и изотопного состава выбросов, размеров загрязненных территорий позволяет классифицировать его как глобальную радиационную катастрофу. Согласно официальным оценкам, суммарный выброс в атмосферу радионуклидов (без учета инертных радиоактивных газов) составил около 50 млн. Ки, что обусловило значительное загрязнение местности в трех направлениях — западном, северном и южном на большом удалении от АЭС («Авария ...», 1986; Израэль и др., 1987), а фактически выпадения были зарегистрированы в средних широтах всего северного полушария («Международный Чернобыльский проект», 1991; «Чернобыль ...», 1992; Aarkrog, 1988; «Research Activities ...», 1998).

Изотопный состав выбросов был очень сложным: часть из них попала в окружающую среду в виде аэрозолей, другие — в виде «горячих частиц», представлявших собой сплав топлива с материалами конструкции реактора. В разные годы после аварии радиационная обстановка определялась различными группами радионуклидов. В первый период (несколько месяцев) мощность экспозиционной дозы формировалась за счет наиболее короткоживущих изотопов: ^{99}Mo , ^{131}I , $^{132}\text{Te} + ^{132}\text{I}$, ^{140}Ba , ^{140}La и др. Их вклад был в 10–20 раз выше, чем остальных продуктов деления. На второй год радиационная обстановка определялась излучением относительно короткоживущих ^{95}Zr , ^{95}Nb , ^{106}Ru , ^{134}Cs , ^{144}Ce . Через 2–5 лет основными дозообразующими радионуклидами стали ^{90}Sr , ^{137}Cs и трансурановые элементы, их роль сохраняется и в настоящее время (Израэль и др., 1987; «Антропогенная ...», 1991).

В своих работах мы опирались на радиационную характеристику стационарных участков в 30-км зоне аварии, заложенных сотрудниками Отдела континентальной радиоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН в ходе совместных исследований с Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН, Институтом общей генетики им. НИ.Вавилова, Институтом биологии развития им. Г.К. Кольцова, Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова и др. Именно этими научными коллективами были проведены масштабные наблюдения за природными растительными сообществами в течение ряда лет («Радиационное воздействие ...», 1990; Попова и др., 1992; Козубов, Таскаев, 1994; «Воздействие радиоактивного ...», 1996; «Влияние ...», 1996).

В результате проведенных исследований было установлено, что плотность загрязнения почвенно-растительного покрова ^{137}Cs в 1986 г. в ближней зоне аварии варьировала от 3 до 1200 Ки/км² (Попова и др., 1992; Молчанова и др., 1993; Цеглов, 1999). Неоднородность распределения радионуклидов в биогеоценозах, видовые различия в накопительной способности определили большой разброс дозовых нагрузок на растения. Динамика формирования поглощенных доз была такова, что 80 % от суммарной дозы было накоплено в первый вегетационный сезон («Антропогенная ...», 1991).

В первый год загрязнение травянистых растений почти полностью определялось выпавшими из атмосферы радионуклидами. В настоящее время вклад вторичного аэрального загрязнения снизился на 3–4 порядка величин. Поскольку основная масса радионуклидов находится в корнеобитаемом слое почвы и доступна растениям, корневой путь их поступления в надземные органы сейчас преобладает («Антропогенная ...», 1991; Цеглов, 1999).

Состояние флоры в зоне аварии начали оценивать практически в первые месяцы после нее («Эколого-генетические последствия ...», 1988). В соответствии с предварительным прогнозом наибольшую чувствительность к радиационному загрязнению проявили хвойные породы. В ближней к ЧАЭС зоне площадью 500-600 га острое облучение привело к полной гибели древостоев в первые месяцы после аварии; накопленные дозы составили 80-100 Гр. Зона сильного поражения со временем расширялась по мере накопления дозы и составила через четыре года около 3000 га.

В зоне среднего поражения площадью около 12 000 га (поглощенные дозы 3-4 Гр) у растений разных видов наблюдалось наибольшее количество морфологических аномалий («Радиационное воздействие ...», 1990; Козубов, Таскаев, 1994; Козубов, 1996; «Влияние ...», 1996). Радиационное воздействие привело также к некоторым функциональным нарушениям, а именно: временным сдвигам этапов морфогенеза, изменению ориентации побегов в пространстве, стимуляции ростовой деятельности и сокращению продолжительности жизни.

Однако наряду с процессами поражения в сообществах протекали и восстановительные реакции. По времени после аварии исследователи (Козубов, Таскаев, 1994; Козубов, 1996) выделили три основных этапа развития событий: а) первый этап — мощное острое облучение в первый сезон, вызвавшее сильное угнетение древостоев, вплоть до гибели хвойных пород; б) второй этап — хроническое облучение при значительных мощностях экспозиционной дозы, длился до конца 1986 г., в это время наблюдали некрозы точек роста, подавление новообразования метамерных органов, отмирание ослабленных деревьев; в) третий этап — хроническое облучение в небольших дозах, в этот период нарастали восстановительные процессы, связанные с ростом вегетативных органов, функционированием репродуктивной сферы. В большинстве насаждений третий этап завершился к 1990-1992 гг. (Козубов, 1996).

В 1986-1988 гг. было проведено обследование семян нескольких десятков видов травянистых растений с разных участков 30-км зоны аварии («Эколого-генетические последствия ...», 1988; Попова и др., 1992). Исследования показали, что обстановка, сложившаяся в первый вегетационный сезон после аварии, еще не привела к ощутимым изменениям у обследованных растений. Практически ни для одного вида растений не было выявлено отклонений в морфологических признаках, выходящих за пределы нормы реакции вида, на большинстве участков у растений сформировались полноценные семена. У некоторых видов растений (например, у березы) в 1987 г. в наиболее загрязнен-

ных насаждениях семена были более полновесными, чем в фоновых, с высокими уровнями энергии прорастания и всхожести (Молчанова и др., 1993; Юшков и др., 1993). Однако можно было предполагать, что последующее хроническое облучение приведет к накоплению в популяциях повреждений, которые выявятся через несколько лет (Плэтт, 1968; Гродзинский, 1989).

Результаты дальнейших исследований показали, что у двух десятков объектов природной флоры варибельность таких показателей, как масса 1000 шт. семян и их всхожести носит случайных характер. В большинстве случаев не наблюдалось связи между уровнем радиоактивного загрязнения и продуктивностью растений (Попова и др., 1992). По-видимому, несмотря на мощное радиационное воздействие, обследованные популяции сохранили присущий им уровень изменчивости ростовых параметров и способность производить потомство. Для большинства травянистых растений 30-км зоны аварии прогнозировали благоприятную перспективу дальнейшего развития (Фролова и др., 1996).

Однако в ходе мониторинговых исследований было обнаружено несколько видов травянистых растений, обладавших широким спектром морфологических отклонений. К числу таких видов относятся подорожник ланцетолистный, фиалка утренняя, одуванчик лекарственный, скерда кровельная и некоторые другие (Дмитриева, Парфенов, 1991; Позолотина и др., 1991; Попова и др., 1992; Зяблицкая и др., 1990; Шевченко, Гриних, 1990; Шевченко и др., 1995). Например, у подорожника из 30-км зоны аварии уставлено большое число радиоморфозов, падение доли фертильных генеративных побегов, причем прослеживалась тенденция возрастания числа повреждений с повышением уровня загрязнения (Попова и др., 1992; Попова, Фролова, 1996). Репродукция семян в условиях питомника (Попова и др., 1992; Фролова и др., 1996) показала, что у потомков встречается много тератологических изменений, особенно в строении соцветий.

Обращает на себя внимание тот факт, что у семян подорожника из зоны аварии не изменился уровень хромосомной аберраций (Попова и др., 1992). У других видов растений в ходе цитогенетического анализа (Дмитриева, Парфенов, 1991; Зяблицкая и др., 1990; Шевченко, Гриних, 1990; Молчанова и др., 1993; Динева и др., 1994; Абрамов и др., 1995) получены данные, свидетельствующие о возрастании числа хромосомных нарушений. Наблюдения за динамикой мутационного процесса в хронически облучаемых популяциях арабидопсиса выявили повышение мутационного груза, который со временем снижался, но и через пять лет превышал спонтанный уровень в 4-8 раз (Шевченко и др., 1999). Кроме того, у этого весьма радиоустойчивого

вида был обнаружен высокий уровень белкового полиморфизма, что также может быть связано с усилением мутационного и рекомбинационного процессов. Отклонения в микроспорогенезе проявились в большей частоте встречаемости ваху-реверсий у ячменя (Виленский, Шевченко, 1990; «Антропогенная ...», 1991).

Высокий уровень стерильности пыльцы в первые годы после аварии был обнаружен также у фиалки утренней. Однако интродукция семенного потомства этого вида в условиях северного региона (Попова и др., 1994) показала пониженный выход стерильных пыльцевых зерен у потомков с сильно загрязненных мест. Авторы связывают этот факт с повышением общей неспецифической резистентности растений под действием отбора. Отмечены («Влияние...», 1996) изменения в структуре травянистых ценозов под пологом леса с сильно поврежденным древостоем: выпадение наиболее радиочувствительных видов и одновременное возрастание числа сорных растений

Таким образом, краткий обзор результатов исследования природной флоры из зоны аварии на ЧАЭС показывает, что для большинства видов не установлено существенных отклонений в уровнях изменчивости таких важнейших показателей, как жизнеспособность семян и способность к продолжению рода. У отдельных видов, которые можно считать индикаторами радиационного поражения, наблюдаются многочисленные тератологические изменения, расширяется диапазон изменчивости разных признаков, возрастает мутабильность. Мы полагаем, что видом-индикатором является и изучаемый нами одуванчик лекарственный. Результаты исследования этого растения из Чернобыльской 30-км зоны приведены ниже.

5.2. Оценка жизнеспособности семенного потомства одуванчика из локальных ценопопуляций в зоне аварии на ЧАЭС

В нашем распоряжении были семена одуванчика, собранные в 1988 г. с разных участков зоны Чернобыльской аварии П.И. Юшковым — старшим научным сотрудником Отдела континентальной радиоэкологии ИЭРИЖ, которому автор выражает глубокую благодарность за предоставленную возможность исследовать этот материал.

Первый участок был расположен непосредственно в г. Чернобыле, где на заброшенных огородах и лужайках преобладали разнотравные сообщества с большой долей сорных видов. В год аварии мощность экспозиционной дозы в городе колебалась от 0.01 до 0.03 мЗв/ч, а к 1988 г. она снизилась до 0.001-0.003 мЗв/ч. Следовательно, суммарная поглощенная доза за вегетационный сезон в 1986 г. была 2.5-4.0 Зв, а в 1988 г. 0.01-0.03 Зв (Попова и др., 1992).

Таблица 5.1

Характеристика семенного потомства одуванчика с разных по уровню радионуклидного загрязнения участков

Показатель	Ценопопуляция		
	уральская	чернобыльская	яновская
Масса 1000 шт., мг.	595±3 (544-624)	511±8 (433-570)	447±5 (392-490)
Энергия прорастания, %	76.5±4.3 (7.3-89.3)	19.5±3.4 (9.0-55.0)	17.0±3.4 -
Всхожесть, %	94.4±2.5 (56.7-93.0)	63.6±2.8 (50.0-89.0)	40.0±2.4 -
Выживаемость, %	92.4±2.8	44.3±6.4	34.0±2.4
Анафазы с абберациями хромосом, %	3.4±1.2	4.5±1.1	10.7±2.8
Аномальные проростки, %	4.2	9.1	41.3

На участках сбора семян одуванчика в 1988 г. мощность экспозиционной дозы, измеренная с помощью дозиметра ДРГ-01Т, составляла около 0.001 — 0.003 мЗв/ч.

Второй участок был расположен в 1.5-2 км к западу от АЭС (пос. Янов) на опушке «рыжего» леса, т.е. в зоне с летальным поражением сосновых насаждений. В августе 1986 г. мощность экспозиционной дозы гамма-излучения варьировала от 0.04 — до 8 мЗв/ч, а в 1989 г. — от 0.05 до 0.6 мЗв/ч. Суммарная поглощенная доза составляла в год аварии от 800 до 1600 Зв, а в 1989 г. — от 3 до 6 Зв (Попова и др., 1992). Непосредственно в месте произрастания одуванчика в 1988 г., как установлено П.И.Юшковым, мощность экспозиционной дозы была 0.19 мЗв/ч.

В качестве контрольной выборки использовали семена, сформировавшиеся в Уральском регионе. Партии семян из уральской, чернобыльской и яновской зон обследовали по критерию масса 1000 семян, включая в каждую партию семена с 25 растений. Полученные результаты (табл. 5.1) свидетельствуют о том, что семена уральской зоны более полновесны и амплитуда изменчивости этого показателя у них минимальна. Семена из яновской зоны по массе достоверно меньше семян из чернобыльской и тем более уральской партий.

Проращивание семян в лабораторном эксперименте показало, что семена из зоны аварии на ЧАЭС характеризовались более низкими темпами прорастания. Разница между партиями по энергии прорастания высоко достоверна ($t_{st}=10,8$ при $t_{0,01}=4,6$), хотя варибельность этого показателя очень значительна. По всхожести семена с яновского участка выходят за нижний предел изменчивости всхожести, определенный нами для семян уральской и чернобыльской партий. Известно, что лимиты по всхожести семян одуванчика с разных участков 30 км зоны в 1986 г. составляли 61-90 % («Эколого-генетические ...», 1988), следовательно, качество семян растений, произраставших в течение трех лет при наиболее мощной радиационной нагрузке, ухудшилось.

Через месяц с начала проращивания выживаемость проростков из зоны с повышенным радиационным фоном была достоверно ниже, чем в уральской партии, у последних отмечена более высокая скорость формирования настоящих листьев. Исследование частоты хромосомных aberrаций в корневой меристеме проростков показало повышенное число цитогенетических нарушений у растений из зоны радиоактивного загрязнения (см. табл. 5.1).

В дополнение к количественным характеристикам семян из разных зон был проведен анализ качественных изменений в потомстве одуванчика, произраставшего в течение трех лет в зоне с повышенным радиационным фоном. Для оценки использовали показатель m_c — частоту измененных проростков на всю совокупную выборку (Gaul, 1959). Общий объем выборки в чернобыльской партии был 15 тыс. проростков, из них 0.14 % описаны как растения с видимыми хлорофильными изменениями, т.е. уровень нарушений в этой партии был выше фонового (для уральской генерации — 0.02 %). Характерно, что наибольшее число морфологических нарушений в чернобыльской и яновской партиях (40 %) составляли сросшиеся близнецы. Остальные изменения касались формы семядолей и листьев, чаще спирально закрученных с уродливой листовой пластинкой или волосовидных, растущих одновременно пучком по 3-4 листа.

Эти результаты согласуются с полученными нами ранее экспериментальными данными по влиянию острого однократного гамма-облучения на жизнеспособность и мутабельность последующих семенных генераций одуванчика (Позолотина, 1990). В опыте у M_3 , т.е. третьей постлучевой генерации, типичным морфологическим нарушением были сросшиеся близнецы, как и у третьей генерации растений, произраставших в условиях хронического облучения. В яновской партии уровень аномальных проростков был также очень высок — 41,3%, из них 7,9 % составляли хлорофильные нарушения (см. табл. 5.1).

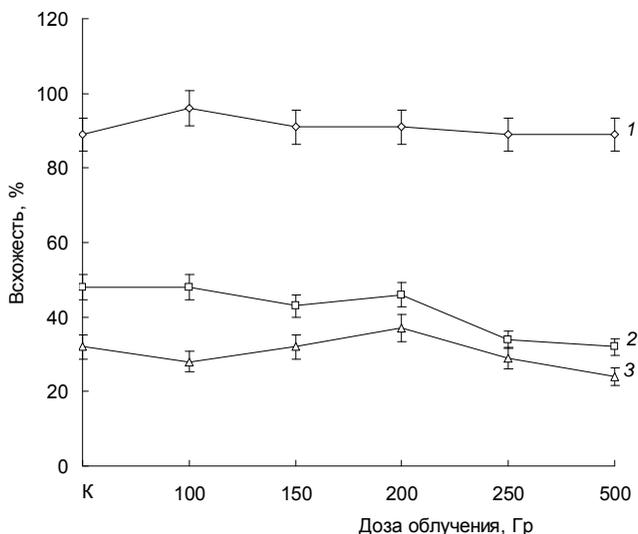


Рис. 5.1. Всхожесть семян из разных зон (1 – уральская, 2 – чернобыльская, 3 – яновская) в зависимости от дозы облучения

Представляло интерес изучение скрытой изменчивости растений из разных зон по их устойчивости к дополнительному радиационному воздействию в широком диапазоне доз. По всхожести обнаружены (рис. 5.1.) достоверные различия между тремя партиями семян (уральской, чернобыльской и яновской) и полное отсутствие зависимости от дозы облучения. Последствия провокационного радиационного воздействия проявились позже — на стадии формирования настоящих листьев у проростков. Поскольку в контроле уровни выживаемости были различны, абсолютные значения мы трансформировали в относительные (% к контролю). Как видно из рис. 5.2, яновская семенная генерация обладает пониженной устойчивостью к провокационному облучению, в то время как достоверных различий по радиоустойчивости семян уральской и чернобыльской партий не обнаружено. Отметим, что по литературным данным («Экологогенетические ...», 1988) в 1986 г. не было выявлено достоверных различий в радиоустойчивости семян одуванчика из контрольной и облучаемых популяций.

Объем семенного материала из чернобыльской зоны позволял оценить индивидуальную изменчивость радиоустойчивости растений. Используя результаты иерархического дисперсионного анализа (см. табл.

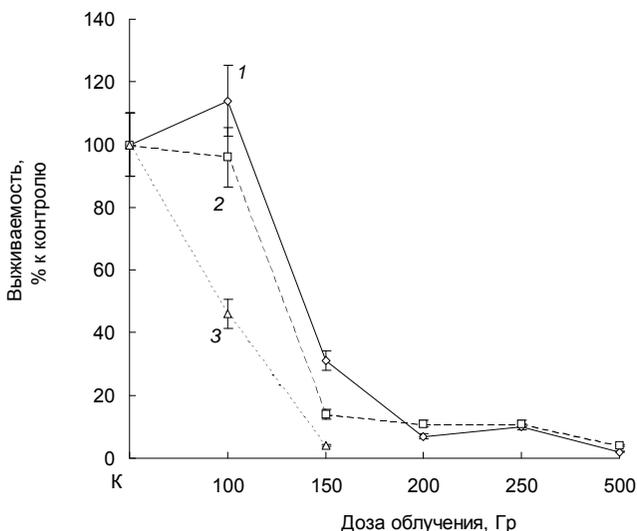


Рис. 5.2. Зависимость выживаемости проростков одуванчика из разных зон (1 – уральская, 2 – чернобыльская, 3 – яновская) от дозы дополнительного облучения

5.2) и метод расчета математического ожидания среднего квадрата (Хикс, 1967), мы вычислили среднеквадратичную ошибку и коэффициент вариации, характеризующий индивидуальную изменчивость растений по этому свойству в чернобыльской партии. Расчеты показали, что CV равен 13,0 %, что согласуется с результатом, полученным ранее для одуванчика уральского региона, где $CV = 12,6$ % (Позолотина, 1989).

Установлено, что семенное потомство с разных растений в пределах каждой ценопопуляции (фактически это отдельные клоны или чистые линии) существенно различалось по радиоустойчивости.

Семена из яновской и уральской партий в 1989 г. были высеяны в оранжевую посадочные ящики (четыре повторности по 100 шт. в каждой), а затем растения были пересажены в грунт для наблюдений за процессами морфогенеза в течение нескольких лет и изучения жизнеспособности их семенного потомства в ряду нескольких поколений. Существенных различий в росте и развитии растений из разных зон не обнаружено. По количеству и размерам листьев растения разных вариантов не отличались друг от друга (табл. 5.3). Особых тератологических эффектов в выборках ювенильных растений при пересадке их в открытый грунт также не было отмечено, за исключением нескольких сросшихся близнецов в яновской партии.

Таблица 5.2

Результаты дисперсионного анализа по показателю выживаемость проростков для черновыльської выборки

Фактор	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F	$F_{0.01}$
Доза облучения	5	25426	5085.3	31.68	3.11
Индивидуальные различия	9	26816	2868.5	17.87	2.50
Ошибка	180	28893	160.5		

Таблица 5.3

Характеристика ювенильных растений одуванчика из уральской и яновской партий на момент высадки растений в грунт

Показатель	Партия семян	
	уральская	яновская
Выживаемость, %	45.1±5.4	36.8±2.8
Число листьев, шт.	7.2±1.8	6.7±1.5
Длина листа, см	9.4±0.9	9.1±1.1

Многолетние растения одуванчика из разных зон произрастали на площадках в условиях выровненного агрофона два года, не отличаясь существенно по морфологическим параметрам. Неожиданный феномен проявился на третий год. У растений из зоны п. Янов весной было обнаружено множество морфологических нарушений вегетативных и генеративных органов. Особенно грубыми и многочисленными были поражения цветоносов и соцветий: сросшиеся цветоносы имели 72 % растений, при этом 2-4 генеративных побега срастались в единую трубку, на конце которой формировались сросшиеся уродливые соцветия. Полноценных семян в них не образовалось. Тератологические эффекты в уральской выборке не были отмечены. На следующий год после отмирания уродливых органов вновь сформировавшиеся листья

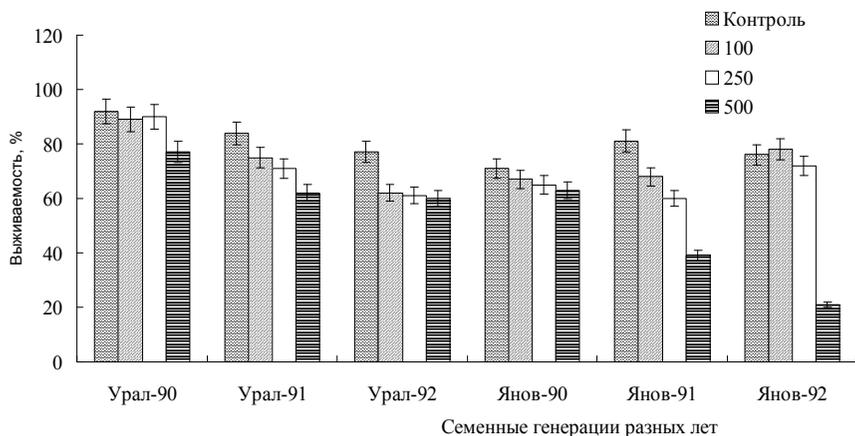


Рис. 5.3. Выживаемость разных семенных генераций из уральской и яновской зоны в зависимости от дозы (Гр) провокационного облучения.

и генеративные побеги яновских растений не отличались от контрольных. В 1992 г. после сбора очередной семенной генерации эксперимент был завершен.

Подобный феномен повышения уровня терат был отмечен и у других видов растений в поставарийных репродукциях, в частности у подорожника (Попова, Фролова, 1993, 1996). Особенно обращала на себя внимание пятая после аварии репродукция, в которой частота встречаемости аномальных проростков была максимально высокой. Количество семей, содержащих аномальные проростки, достигало 68 %. Наблюдалась корреляционная связь между уровнем загрязнения участков сбора семян и числом аномалий, т.е. выборки проростков с наиболее загрязненных территорий сильнее других были отягощены аномальными всходами. Указанные авторы связывают наблюдаемое явление с накоплением нарушений в репродуктивной сфере подорожника, вызываемых длительным хроническим облучением.

Исследуемая нами третья семенная генерация одуванчика из п. Янов выдержала мощное острое облучение в 1986 г. и хроническое облучение в период 1987-1988 гг. В течение этого времени в ценопопуляции прошел отбор, наиболее пораженные организмы и их семенное потомство погибли. Однако у выживших растений в соматических и половых клетках, несомненно, накапливались генетические нарушения. Хотя на площадки были пересажены только наиболее полно-

ценные проростки, они также несли в себе скрытые повреждения. Клетки с такими повреждениями были массово вовлечены в органогенез на третий год, что, по-видимому, и обусловило всплеск морфологических нарушений у растений в этот сезон.

Рассмотрим качество семенных генераций, которые сформировались на растениях яновской партии в 1990, 1991 и 1992 годах. Достоверных различий между этими выборками и контролем по энергии прорастания, всхожести семян, а также по выживаемости проростков не установлено. Показатели для всех генераций были высокими и отличались небольшим интервалом изменчивости. Каждый год проводили провокационное облучение семян из разных выборок в дозах 100, 250 и 500 Гр с целью проверки их радиостойчивости. На рис. 5.3 представлены данные по выживаемости проростков из разных партий в условиях дополнительного облучения. Видно, что в вариантах без облучения различий по этому показателю между выборками из разных партий и сборами разных лет нет. Потомки растений из зоны п. Янов в 1991 и 1992 гг. оказались более чувствительны к облучению. Проведенный дисперсионный анализ свидетельствует о достоверности влияния облучения на выживаемость проростков ($F=9.6$), а также о различиях по этому показателю между генерациями разных лет из зоны п. Янов и контрольной выборкой ($F=5.2$).

Резюме

Приведенные в данной главе результаты свидетельствуют о том, что одуванчик лекарственный относится к тем сравнительно немногочисленным видам растений, у которых явно проявились последствия остро, а затем хронического облучения в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Исследовав третью поставарийную генерацию, мы обнаружили низкую всхожесть семян и выживаемость проростков, кроме того, были зарегистрированы повышенный уровень хромосомных аберраций в корневой меристеме и значительная доля аномалий среди проростков.

Выращивание растений из п. Янов на стационарных площадках в условиях Уральского региона показало отсутствие различий с контролем по морфологическим признакам в течение двух лет культивирования и выявило резкое возрастание тератологического эффекта у вегетирующих растений на третий сезон. Особенно часто встречались грубые нарушения формы генеративных побегов: 72 % растений в яновской выборке имели сросшиеся цветоносы и уродливые соцветия. Семенные генерации, вызревшие в условиях уральского региона (исключение составляют уродливые соцветия, где полноценных семян

не было), не отличались по всхожести и выживаемости проростков от контрольной выборки, но показали неоднозначную реакцию на дополнительное, провокационное облучение.

Таким образом, результаты исследования семенного потомства растений одуванчика из природных ценопопуляций, произраставших в течение трех лет в условиях мощного радиационного воздействия, непротиворечиво согласуются с данными, полученными нами ранее в экспериментах. Культивирование на «чистых площадках» привело к исчезновению достоверных различий по всхожести семян и выживаемости проростков в разных вариантах, но у потомков из зоны аварии на ЧАЭС сохранилась высокая доля аномальных форм в выборках и различия в реакции на провокационное облучение по сравнению с контролем.

ИЗУЧЕНИЕ НАКОПЛЕНИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И БИОЛОГИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ НА РАСТЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В ЭКОСИСТЕМАХ РАДИОАКТИВНО-ЗАГРЯЗНЕННЫХ ЗОН УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

В Уральском регионе сложилась особая радиэкологическая ситуация. Ядерные инциденты, обусловившие его радиоактивное загрязнение, произошли в 50-е и 60-е гг. Для изучения последствий длительного воздействия малых доз ионизирующих излучений на растительные организмы необходимы детальные исследования. К числу важнейших задач в ходе решения этой проблемы можно отнести: 1) выявление основных источников загрязнения; 2) определение уровней содержания радионуклидов в почве — основном депо их накопления; 3) оценка поступления радионуклидов в растения; 4) расчет дозовых нагрузок на наиболее чувствительные, меристематические ткани растений; 5) исследование особенностей популяций растений, подвергающихся длительному облучению низкой интенсивности.

6.1. Радиэкологическая ситуация на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа

29 сентября 1957 г. на ПО «МАЯК» произошел взрыв емкости, содержавшей 20 млн. Ки радиоактивных отходов, из-за нарушения системы охлаждения емкости и ее саморазогрева. В результате взрыва образовалось радиоактивное облако, содержавшее около 2 млн. Ки радиоактивных веществ, которое, двигаясь в северо-восточном направлении, рассеялось и осело на территории Челябинской, Свердловской и Тюменской областей (Никипелов и др., 1989, 1990; «Итоги изучения ...», 1990). Так сформировался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) протяженностью 300 км и площадью 23 тыс. км² при плотности загрязнения ⁹⁰Sr на границе 0.1 Ки/км² (рис 6.1).

Начиная с 1951 г. ПО «Маяк» стало использовать в качестве хранилища радиоактивных отходов оз. Карачай — небольшой естественный водоем, расположенный на территории промышленной площадки. Из-за большого объема сбросов площадь зеркала водоема в отдельные годы в два раза превышала первоначальную. В 1967 г. после малоснежной зимы наступило жаркое и засушливое лето, оз. Карачай сильно обмелело, береговая полоса обнажилась. Мелкий песок и ил, загрязненные радио-

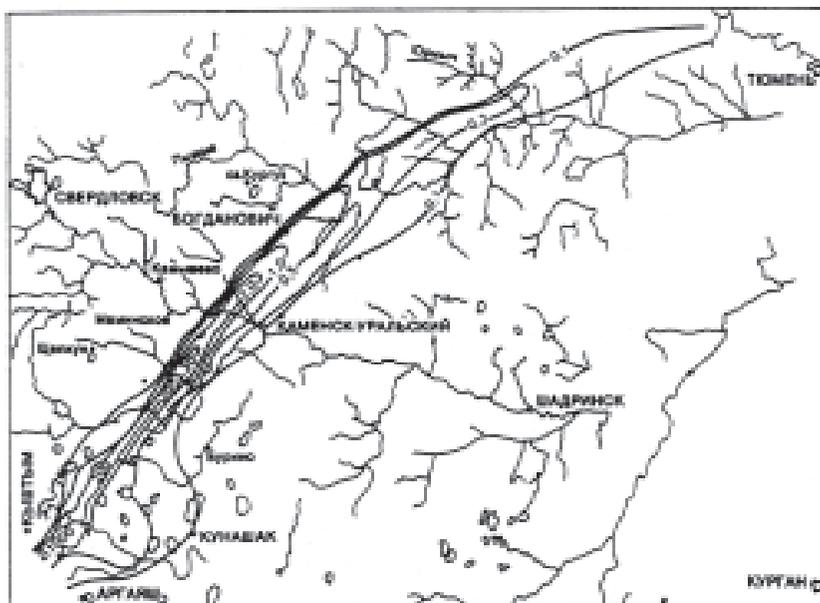


Рис. 6.1. Схема размещения Восточно-Уральского радиоактивного следа

нуклидами, поднимались ветром с его берегов и переносились на значительные расстояния, формируя пятнистое загрязнение территории. Общий вынос радиоактивных материалов оценен примерно в 600 Ки, в его составе преобладал ^{137}Cs . Большая часть радионуклидов выпала в пределах ВУРСа. Вне его границ была загрязнена территория в восточном направлении длиной 15 км при ширине 3 км с плотностью загрязнения по ^{137}Cs более 2 Ки/км². К началу 90-х годов в оз. Карачай было сосредоточено около 120 млн. Ки долгоживущих радионуклидов. В результате рекультивационных работ, проводимых предприятием, площадь зеркала водоема постепенно уменьшается. В то же время фильтрационные потоки приводят к загрязнению грунтовых и подземных вод.

Первые сведения об этих ядерных инцидентах появились в открытой печати несколько десятилетий спустя («Итоги ...», 1990; Nikipelov, 1989; Nikipelov et al., 1990; Romanov et al., 1990; «Заключение комиссии ...», 1991; Izrael et al, 1993; Булатов, 1996). В настоящее время радиэкологическая ситуация в зоне ВУРСа относительно стабильна. Однако сохраняется потенциальная опасность, связанная с тем, что в санитарно-защитной зоне ПО «Маяк» сосредоточено более 1 млрд. Ки радиоактивных отходов, из них более 90 % составляют высокоактивные, жидкие отходы, хранящиеся в емкостях, подобных той, что взорвалась в 1957 г.

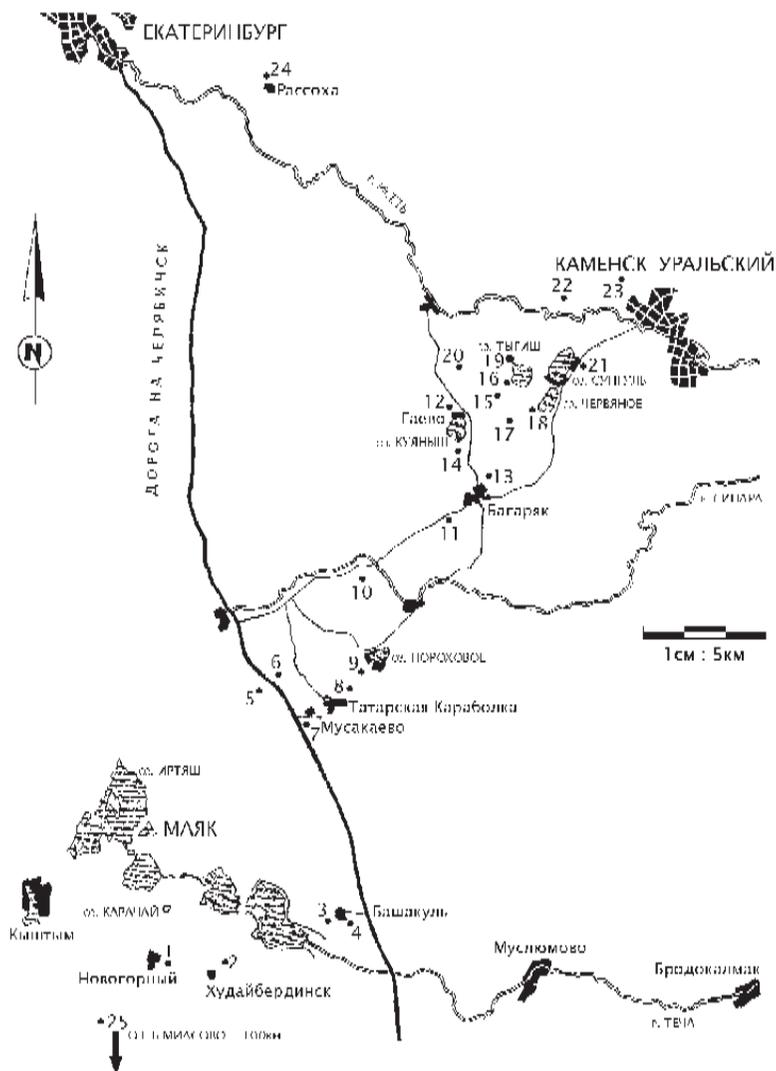


Рис. 6.2. Схема района исследования

В настоящее время природные экосистемы Южного и Среднего Урала загрязнены техногенными радионуклидами разного генезиса. Во-первых, это глобальные, радиоактивные выпадения из атмосферы — результат испытаний ядерного оружия, проведенных в Северном полушарии в 50-60-е годы (Гусев, Беляев, 1986). Во-вторых, региональные и локальные выбросы, поступившие в окружающую среду в ре-

зультате штатной деятельности и аварийных ситуаций на ядерных предприятиях, крупнейшее из которых — производственное объединение «МАЯК» (Крышев, Рязанцев, 2000). Оценка вклада радионуклидов из разных источников в суммарное загрязнение Уральского региона была главной задачей совместных исследований Института экологии растений и животных УрО РАН и Risø National Laboratory (Дания). Часть данных, полученных при непосредственном участии автора, приведены в данной главе. Расчет вкладов ^{90}Sr , ^{137}Cs и трансурановых элементов, поступивших в окружающую среду в результате двух крупных ядерных инцидентов: Кыштымской аварии 1957 г. и ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай в 1967 г., был затруднен тем, что радионуклиды от разных событий выпали фактически на одну и ту же территорию. Отсутствуют полные сведения об изотопном составе разных источников загрязнения. Кроме того, доступные места отбора проб не всегда были достаточны для репрезентативной характеристики ситуации. Поэтому приведенные в работе оценки вкладов двух инцидентов основаны на ряде допущений и справедливы в пределах указанных доверительных интервалов (Ааркрод и др., 1997, 1998 а, б; Молчанова и др., 1998; Aarkrog et al., 1997).

На территории ВУРСа было заложено несколько трансект, главная из которых совпадала с центральной осью следа. Эта трансекта начиналась в Челябинской области у границы заповедника, организованного после аварии и охватившего наиболее загрязненную часть следа, и протянулась в северо-восточном направлении примерно на 70 км (рис.6.2, пункты 5-23). Кроме того, к западу и к востоку от центральной оси на расстоянии 15 и 20 км было заложено еще по две трансекты. Определение уровней загрязнения почвенно-растительного покрова на этих участках позволило оценить радиоэкологическую ситуацию на западной и восточной периферии ВУРСа (Молчанова и др., 1994а, 1998; Молчанова, Караваева, 2001).

Контрольные разрезы закладывали за пределами зоны аварийного выброса, вблизи населенного пункта Рассоха (пункт 24 на карте-схеме, см. рис. 6.2) и в районе Ильменского биосферного заповедника на берегу оз. Б. Миассово (пункт 25). Еще несколько площадок было исследовано к югу от ПО «Маяк» вблизи г. Новогорный и с. Худайбердинск (пункты 1, 2) и к востоку вблизи с. Башакуль (пункты 3, 4).

На всех участках выбирали более или менее однородные площадки преимущественно в лесных массивах, колках, на целинных или старопашотных землях, поскольку именно на таких участках сохранились почвы, имеющие естественное сложение со времени аварии. Образцы почв в разрезах отбирали слоями по 5 см с учетом площади и мощ-

ности генетических горизонтов до глубины 30-40 см. Исключение составляет почвенный разрез в пункте 19 (см. рис. 6.2) на берегу оз. Тыгиш, где глубина отбора проб была 100 см. На большинстве обследованных площадок преобладали серые лесные почвы.

Фоновый уровень радиоактивного загрязнения на Урале. Прежде чем выявить вклад радионуклидов аварийного происхождения, необходимо оценить фоновый уровень радиоактивного загрязнения на Урале, сформировавшийся в результате глобальных атмосферных выпадений радионуклидов от испытаний ядерного оружия в Северном полушарии. Наиболее массивные поступления были в 1959 и 1963 гг. По данным UNSCEAR (1982), в широтном поясе между 50° и 60° с. ш. интегральная плотность загрязнения ^{90}Sr с учетом радиоактивного распада составляет 1,5 кБк/м², уровень содержания ^{137}Cs в 1,6 раза больше, т.е. 2,4 кБк/м². Интегральная плотность выпадений $^{239,240}\text{Pu}$ составляет с учетом радиоактивного распада 0,0367 от содержания ^{90}Sr , т.е. около 60 Бк/м². Фоновый уровень ^{241}Am равен 25 Бк/м². Такие уровни глобальных радиоактивных выпадений характерны для Дании (Aarkrog et al., 1995). Мы считаем допустимым сравнение Уральского региона с Данией, поскольку они расположены в одном широтном поясе и сопоставимы по количеству годовых осадков.

В каждом регионе фон определяется, помимо глобальных, еще и региональными выпадениями. На выбранных нами фоновых участках (пункты 24 и 25) содержание ^{90}Sr равно 1,6 кБк/м², т.е. близко к уровню, обусловленному глобальными выпадениями. Однако отношения $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ оказались более высокими: 2,5 — вблизи оз. Б.Миассово, 3,2 — около с.Росоха, т.е. в почвах присутствует избыточный ^{137}Cs (табл. 6.1). Литературные данные (Крышев, Рязанов, 2000) свидетельствуют о том, что территория Уральского региона загрязнена в определенной степени ^{137}Cs от чернобыльских выпадений. Таким образом, совокупность данных позволяет заключить, что фоновый уровень загрязнения почвенно-растительного покрова ^{137}Cs на Урале выше, чем в европейских странах на той же географической широте.

В дальнейших расчетах были использованы следующие величины, характеризующие фоновый уровень радиоактивного загрязнения Уральского региона: 1,6 кБк/м² — для ^{90}Sr ; 2,56 кБк/м² — для ^{137}Cs ; ($^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr} = 1.6$).

Общая характеристика распределения радионуклидов в почвах на территории ВУРСа. Проведенный анализ (Aarkrog et al., 1997; Aarkrog и др., 1998 а) показал, что почти на всех участках почвенные горизонты сохранили естественное сложение, основное количество радионуклидов сосредоточено в верхнем 0-20-см слое. Содержание

Таблица 6.1

Плотность загрязнения почв Уральского региона техногенными радионуклидами (слой почвы 0-30 см)

№ участка	Расстояние, км	Направление	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	^{239,240} Pu	²³⁸ Pu	²⁴¹ Am
			кБк/м ²		Бк/м ²		
1	7	юго-восток	16.0	29.0	660	73.5	145.3
2	12	юго-восток	18.0	94.0	1300	217.0	250.0
3	25	восток	19.0	49.0	770	49.1	136.0
4	25	восток	15.4	50.0	710	25.0	96.6
5	32	северо-восток	2068.0	93.0	5200	75.0	475.0
6	34	"-"	397.0	22.0	580	6.5	69.1
7	34	"-"	6.0	7.3	106	16.7	20.4
8	37	"-"	4.6	8.9	109	4.5	29.0
9	41	"-"	8.2	17.8	201	12.6	43.4
10	53	"-"	17.8	16.4	133	11.8	25.2
11	66	"-"	26.0	10.1	169	2.6	35.2
12	80	"-"	119.0	6.5	190	4.3	38.7
13	73	"-"	112.0	9.9	300	1.7	39.6
14	74	"-"	3.0	6.4	77	3.3	31.3
15	86	"-"	63.4	10.8	143	2.7	27.5
16	86	"-"	24.0	9.3	Не определяли		
17	83	"-"	3.6	3.8	"-"		
18	85	"-"	93.0	14.5	"-"		
19*	88	"-"	211.2	20.0	756	6.1	95.9
20	85	"-"	4.0	12.3	104	2.1	25.0
21	93	"-"	13.8	12.6	168	5.1	40.8
22	100	"-"	57.0	8.0	185	2.5	41.0
23	110	"-"	3.2	9.3	83	-	26.0
24	126	север	1.6	5.0	Не определяли		
25	55	юго-запад	1.6	4.0	96	9.2	29.0

* Глубина почвенного слоя 0-95 см.

⁹⁰Sr на глубине 25-30 см составляет в среднем 1,5 % от его общего запаса в слое 0-30 см, включая растительный покров. Содержание ¹³⁷Cs и трансурановых элементов в нижних слоях было меньше 1 % от общего запаса и часто находилось ниже предела обнаружения.

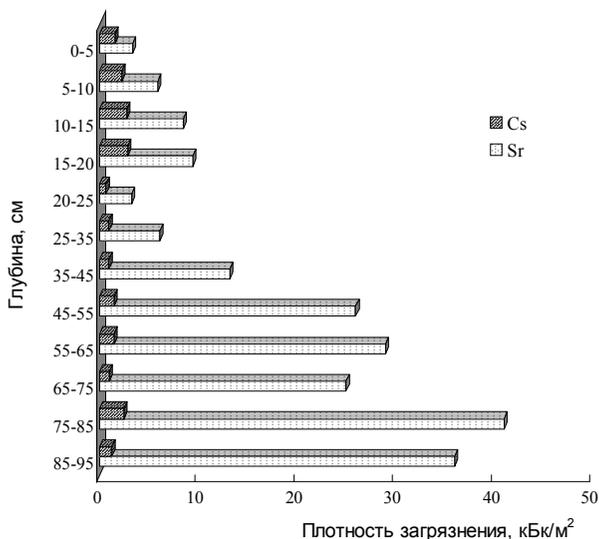


Рис. 6.3. Вертикальное распределение радионуклидов в почвенном профиле на северо-восточном берегу оз. Тыгиш

Исключение составил почвенный разрез на участке № 19, расположенном в пределах центральной оси ВУРСа на северо-западном берегу оз. Тыгиш (см. рис. 6.2). Он исследован до глубины 95 см. В этом месте верхний слой почвы, загрязненный в результате Кыштымской аварии 1957 г., был захоронен в ходе рекультивационных работ, продолжавшихся до 1967 г. Рассмотрим вертикальное распределение на примере ^{90}Sr и ^{137}Cs (рис. 6.3). Наибольшая концентрация ^{90}Sr обнаружена на глубине 50-90 см. Можно предполагать, что эти радионуклиды поступили в почву в результате Кыштымской аварии 1957 г., а верхние слои были загрязнены позднее вследствие ветрового переноса радионуклидов с оз. Карачай. Этот участок представляет особый интерес в плане определения изотопных отношений разных радионуклидов от кыштымской аварии и от карачаевского инцидента, необходимых для расчета вклада двух событий в загрязнение Уральского региона.

Радиоэкологическая ситуация на западной и восточной периферии ВУРСа подробно описана ранее (Молчанова и др., 1998; Молчанова, Караваева, 2001). Плотность загрязнения почв ^{90}Sr и ^{137}Cs превышает фоновый уровень примерно в 2-3 раза. В целом западный участок ВУРСа характеризуется более высоким содержанием ^{137}Cs по сравнению с восточным. По-видимому, это обусловлено дополнительным загрязнением территории за счет ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай. В то же время данные показывают, что расширения загрязненных площадей за счет перераспределения долгоживущих радионуклидов за последующие годы не произошло.

Оценка запаса радионуклидов в 0-30 см слое почвы в пределах центральной оси ВУРСа дает общее впечатление об уровнях загрязнения этой территории (см. табл. 6.1). Видно, что на площадке, наиболее близкой к источнику загрязнения (№ 5), запас всех радионуклидов максимален, плотность загрязнения снижается по мере удаления в северо-восточном направлении, однако наблюдается большая неоднородность отношения $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ на разных участках. Этот факт обусловлен тем, что в одних случаях основным источником загрязнения является Кыштымская авария, а в других — ветровой перенос с берегов оз. Карачай. В ряде работ (Никипелов и др., 1989, 1990; Aarkrog et al., 1992) для расчетов использована величина отношения $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ в кыштымских выпадениях, равная 71. Для донных отложений оз. Карачай величина отношения $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ равна 0.3 (Nikipelov et al, 1990). Указанные отношения мы использовали в дальнейших расчетах.

Оценку вклада ^{90}Sr и ^{137}Cs от Кыштымской аварии и Карачаевского сдува для каждого места отбора проб проводили, используя систему из четырех уравнений: $x + y = a$; $v + \rho = b$; $-71x + v = 0$; $-0.3y + \rho = 0$, где x, y — плотность загрязнения ^{137}Cs от кыштымских и карачаевских выпадений соответственно (кБк/м²); v, ρ — плотность загрязнения ^{90}Sr от кыштымских и карачаевских выпадений соответственно (кБк/м²); a — суммарное содержание ^{137}Cs в местах отбора проб (кБк/м²) за вычетом вкладов глобальных и чернобыльских выпадений (последние определяли по содержанию ^{134}Cs); b — суммарное содержание ^{90}Sr в местах отбора проб (кБк/м²) за вычетом вклада глобальных выпадений.

Проведенные расчеты вклада ^{90}Sr и ^{137}Cs от двух ядерных инцидентов позволили разделить все исследованные в пределах центральной оси ВУРСа участки (см. табл. 6.1) на две группы: площадки 1 — 4, 14, 20, 23 были идентифицированы как загрязненные преимущественно в результате карачаевского сдува и вкладом кыштымских выпадений здесь можно пренебречь; площадки 5, 6, 12, 13, 19 и 22 загрязнены преимущественно в ходе Кыштымской аварии.

Полученные эмпирические данные мы использовали для расчета неизвестных отношений $^{239,240}\text{Pu}/^{137}\text{Cs}$ в ветровом сдуве с оз. Карачай и отношения $^{239,240}\text{Pu}/^{90}\text{Sr}$ в кыштымских выпадениях. Отношения $^{239,240}\text{Pu}/^{137}\text{Cs}$ рассчитывали, исходя из запасов радионуклидов в почвах первой группы участков за вычетом вклада глобальных выпадений. Оказалось, что это отношение (r) изменяется с расстоянием (d , км) от оз. Карачай и описывается регрессионным уравнением: $r = 0.025e^{-0.0186d}$. Аналогично было рассчитано отношение $^{239,240}\text{Pu}/^{90}\text{Sr}$ (q) для площадок второй группы. Оно незначительно варьировало в зависимости от расстояния, поэтому было взято его среднее значение: $q = 0.0018 \text{ } 0.0007$.

Уникальную возможность для определения неизвестных отношений $^{239,240}\text{Pu}/^{137}\text{Cs}$ в карачаевских выпадениях и $^{239,240}\text{Pu}/^{90}\text{Sr}$ в кыштымском выбросе мы получили на площадке № 19. В этом месте верхний слой, загрязненный в результате Кыштымской аварии 1957 г., оказался захоронен на глубине 50-90 см в ходе рекультивационных работ. Расчеты показали, что искомые отношения достоверно выше тех, что рассчитаны первым способом: $r' = 0.0118 \text{ } 0.0024$; $q' = 0.0029 \text{ } 0.0008$.

Оценка вклада ^{90}Sr , ^{137}Cs и трансурановых элементов от двух событий в загрязнение почв Уральского региона. Для расчета запаса радионуклидов, поступивших в почвенно-растительный покров в результате двух аварийных ситуаций, могут быть использованы экспоненциальные уравнения, описывающие уменьшение содержания радионуклидов с расстоянием от источника загрязнения: $y = e^{(a+bx)}$, где a и b — эмпирически полученные для каждого радионуклида коэффициенты; y — содержание радионуклида, кБк/м²; x — расстояние от ПО «Маяк», км. Интегрируя уравнения, мы получили оценку вклада ^{90}Sr от Кыштымской аварии в 15-градусном секторе в интервале расстояний от 30 до 300 км от места взрыва, поскольку образцами из более близких к эпицентру мест мы не располагали. Запас ^{90}Sr составил 0.2 ПБк (доверительный интервал равен 0.1 — 0.4 ПБк). Из работы Г.Н. Романова с соавт. (Romanov et al., 1990) следует, что теоретически вклад ^{90}Sr от Кыштымской аварии в 1996 г. должен быть около 1 ПБк, причем около 50 % общего количества находится в ближней 30-км зоне. Следовательно, наша средняя оценка, равная 0.2 ПБк, ниже расчетной величины.

Вклад ветрового переноса ^{137}Cs с берегов оз. Карачай был рассчитан в зоне 60-градусного сектора в интервале расстояний от 7 до 150 км от озера. Запас ^{137}Cs составил 72 ТБк (доверительный интервал от 50 до 110 ТБк). По официальным данным («Заклчение...», 1991), поступление радионуклидов из этого источника оценивается в 600 Ки, из них 75 %, т.е. 450 Ки приходится на ^{137}Cs . С учетом периода полураспада ^{137}Cs эта величина в настоящее время должна составить 225 Ки, или 8.3 ТБк, что почти на порядок величин ниже полученной нами оценки. Сравнение наших данных по радиоактивному загрязнению разных участков ^{137}Cs с полученными ранее (Izrael et al., 1993; Tsaturov et al., 1993) показывает хорошее совпадение только на площадках 1 и 2, расположенных к югу от ПО «Маяк». Уровни загрязнения в северо-восточном направлении по нашей оценке превышают указанные величины в 2 раза и более. Возможно, выявленные различия связаны с заниженной официальной оценкой поступления радионуклидов с берегов оз. Карачай, или в этом регионе были и другие инциденты с выбросом ^{137}Cs в окружающую среду. Расчеты (Аарк-

рог и др., 1998 а) показали, что на исследованной территории суммарный запас $^{239,240}\text{Pu}$ составляет не менее 1 ТБк.

Полученные отношения $^{238}\text{Pu}/^{239,240}\text{Pu}$ составляли 0.0115 0.0024, а $^{241}\text{Am}/^{239,240}\text{Pu}$ — 0.117 0.027 (см. табл.6.1), т.е. были в 3 раза меньше величин, характерных для глобальных выпадений, и значительно ниже, чем в топливных элементах ядерных реакторов. Такие данные характерны для оружейного плутония.

Особого анализа заслуживает ситуация на участках № 1 — 4 (см. рис. 6.2 и табл. 6.1), расположенных к югу (г. Новогорный, с. Худайбердинск) и востоку (с. Башакуль) от ПО «Маяк». Уровни содержания всех изученных радионуклидов в почвах на этих площадках были выше фоновых. Вероятно, загрязнение почвенно-растительного покрова произошло здесь в результате штатной работы ядерного предприятия, поскольку вклад кыштымских и карачаевских выпадений в этих зонах несущественен. Об этом же свидетельствуют и более высокие по сравнению с глобальными выпадениями отношения $^{238}\text{Pu}/^{239,240}\text{Pu}$: так, на площадках № 3, 4 оно составляет 0.050, а на площадке № 2 — 0.166. Расчеты показывают, что на участке 2 вблизи с. Худайбердинска вклад ^{90}Sr от рутинных операций ПО «Маяк» в 10 раз, а ^{137}Cs — в 20 раз превышает уровень глобальных выпадений.

Уровни накопления радионуклидов растениями в зоне ВУРСа. При радиоактивных выпадениях из атмосферы древесные растения являются мощным фильтром, способным задерживать в кронах до 80-90 % радионуклидов. С первых дней первично задержанные радиоактивные частицы вовлекаются в процессы нисходящей миграции под действием ветра, осадков, с опадом листьев и хвои. В последующие 2-4 года после выпадений наблюдается нисходящая миграция радионуклидов в системе подстилка — почва. По некоторым данным (Никипелов и др., 1989, 1990), через 30 лет после Кыштымской аварии в подстилке оставалось 34 % от всего запаса ^{90}Sr , остальное его количество было в почве. В настоящее время радионуклиды поступают в растения практически полностью корневым путем.

Отдельные участки территории, загрязненной в результате аварии 1957 г., подвергались рекультивации путем захоронения верхнего загрязненного слоя в подпахотные горизонты. Плантажный плуг перераспределял поверхностное загрязнение в слое 30-40 см, снижая концентрацию ^{90}Sr примерно на 80 %. Переместитель горизонтов обеспечивал захоронение радионуклидов на глубину около 30-70 см при снижении концентрации в пахотном горизонте в 10-50 раз («Итоги...» 1989). Площадка № 19 служит примером участка, рекультивированного вторым способом. На территории ВУРСа довольно много дре-

весных насаждений, произрастающих как на загрязненных нетронутых, так и на рекультивированных площадках. Представляло интерес выявить уровни накопления радионуклидов разными породами древесных растений (Aarkrog et al., 1992; Karavaeva et al., 1994) и оценить эффективность рекультивационных мероприятий.

Образцы березы (*Betula pendula* Roth) и сосны (*Pinus silvestris* L.) отбирали на площадках № 18 и 19 в пределах центральной оси ВУРСа. В качестве контроля использовали образцы этих пород из Ильменского заповедника (площадка № 25 на рис. 6.2). Содержание радионуклидов в образцах деревьев приведено в табл. 6.2.

Гомологичные органы березы и сосны с разных участков практически не различаются по уровню накопления ^{137}Cs . Это связано с тем, что уровни загрязнения почв этим радионуклидом относительно невелики, он находится в почвах преимущественно в фиксированной форме и мало доступен растениям (Куликов, Молчанова, 1979). Иная ситуация с накоплением ^{90}Sr . Береза накапливает этот радионуклид в 1.5-5 раз больше, чем сосна, что согласуется с данными других авторов (Алексахин, Нарышкин, 1977). Возможно, это связано со способностью березы накапливать в больших количествах кальций. Поскольку стронций является химическим аналогом кальция, он также накапливается этим видом в больших количествах (Алексахин, Равикович, 1968). Различия в накопительной способности видов также могут быть обусловлены особенностями корневой системы и ее распределением в почвенном профиле: у березы в 1.5- 2 раза больше масса активно всасывающих корней в 0-30-см слое почвы по сравнению с сосной (Тихомиров, 1972).

Сравнение накопления ^{90}Sr в разных частях березы на фоновом, импактном и рекультивированном участках (см. табл. 6.2) показало, что на импактном участке листья были загрязнены в 5.3. раза больше, мелкие ветки — в 16,5 раза, кора — в 22 раза; на рекультивированном участке различия с фоном в уровнях загрязнения тех же частей деревьев составили 2-5 раз, различия статистически достоверны при $p < 0.05$. Следовательно, эффект от дезактивационного мероприятия можно оценить положительно. Из всех частей древесных растений наименее была загрязнена древесина: в ней содержится в 3-15 раз меньше ^{90}Sr , чем в листьях, хвое, мелких ветках и коре. Это связано с тем, что радионуклид первоначально концентрируется в периферических годичных кольцах, а диффузия в ядро идет очень медленно (Алексахин и др., 1970).

Накопление радионуклидов травянистыми растениями изучали в основном без разделения вегетативной массы на биологические виды. Полученные результаты свидетельствуют о том, что коэффициенты накопления (КН) для ^{90}Sr , рассчитанные как отношения concentra-

Таблица 6.2

Содержание радионуклидов в древесных растениях из разных участков зоны ВУРСа, Бк/кг возд.-сух. массы

Участок	Вид и часть дерева	^{90}Sr	^{137}Cs
Загрязненный	<i>Betula pendula</i> Roht.: листья	269±24	4.7±1.2
	мелкие ветки	594±23	4.6±0.8
	кора у основания ствола	659±35	11.2±1.4
	кора середины	427±19	7.2±1.8
	кора вершины	936±88	3.5±1.0
	древесина	95±5	0.4±0.1
Рекультивированный	<i>Betula pendula</i> Roht.: листья	106±10	11.1±1.9
	мелкие ветки	178±10	3.5±1.7
	кора у основания ствола	165±8	3.3±1.5
	кора середины	196±14	3.5±1.0
	кора вершины	139±13	3.7±1.2
	древесина	13±1	2.1±1.1
	<i>Pinus silvestris</i> L.: хвоя	65±14	5.1±1.0
	мелкие ветки	58±17	3.0±1.3
	кора у основания ствола	70±2	16.8±2.5
	кора середины	30±18	6.2±1.5
	кора вершины	52±1	13.5±2.2
	древесина	10±1	1.6±0.2
Фоновый	<i>Betula pendula</i> Roht.: листья	51±6	10.5±2.7
	мелкие ветки	36±3	5.7±2.0
	кора у основания ствола	28±2	17.0±4.0
	кора середины	31±4	6.0±1.8
	кора вершины	34±2	6.7±1.1
	древесина	7±1	0.7±0.2
	<i>Pinus silvestris</i> L.: хвоя	20±12	8.6±1.1
	мелкие ветки	16±3	11.0±1.0
	кора у основания ствола	14±1	24.1±3.1
	кора середины	17±3	7.5±1.6
	кора вершины	28±1	3.2±1.4
	древесина	3±1	1.2±0.2

ции радионуклида в сухой массе растений (Бк/кг) к концентрации в 0-20-см слое воздушно-сухой почвы (Бк/кг), оказались близкими к единице (табл. 6.3). Аналогичные расчеты для ^{137}Cs показали, что КН меньше на порядок величин. Следовательно, вынос этого радионуклида из почвы растениями очень мал.

Таблица 6.3

Содержание радионуклидов в наземной массе растений

Проба	^{90}Sr		^{137}Cs	
	Бк/кг	КН	Бк/кг	КН
Разнотравье	38.9±0.5	1.08	5.4±0.1	0.11
Одуванчик	43.8±0.7	1.20	6.8±0.7	0.14

Из всего многообразия видов травянистых растений особо выделим одуванчик лекарственный, поскольку именно этот вид мы использовали в дальнейшем для оценки биологического действия малых доз радиации. Для примера была выбрана площадка вблизи оз. Тыгиш на центральной оси ВУРСа. Анализ данных (см. табл. 6.3) позволяет сделать заключение о том, что коэффициенты накопления для одуванчика практически не отличаются от средних величин, полученных для разнотравья.

6.2. Оценка дозовых нагрузок на растения в зоне ВУРСа

Физические и химические анализы — традиционный путь определения силы воздействия тех или иных факторов на природные объекты, которые обретают смысл не сами по себе, а только после оценки их токсичности или вредности для живых организмов (Захаров, 2000). Комплексный подход к оценке реальной ситуации в зонах радиоактивного загрязнения предполагает после определения концентраций радионуклидов в основных компонентах экосистемы следующие этапы работы: расчет дозовых нагрузок и изучение биологических эффектов в локальных популяциях.

Со времени Кыштымской аварии 1957 г. радиоэкологическая ситуация в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа претерпела значительные изменения. Рассеянные при взрыве радиоактивные отходы содержали преимущественно короткоживущие радионуклиды, причем наиболее значителен вклад $^{144}\text{Ce} + ^{144}\text{Pr}$ и $^{95}\text{Zr} + ^{95}\text{Nb}$. Основную опасность в перспективе представлял долгоживущий ^{90}Sr , находящийся в равновесии с дочерним продуктом распада ^{90}Y : их содержание в изотопной смеси было около 5.4 % («Итоги...», 1990). Выпавшая смесь характеризовалась наличием гамма-излучения с суммарной энергией на момент образования следа 7.63 МэВ на один распад ^{90}Sr , принятого в качестве «реперного» радионуклида, а также бета-излучения с суммарной активностью примерно в 3 раза большей,

чем гамма-составляющая. Основная часть дозовой нагрузки была получена живыми объектами на территории ВУРСа в течение первых четырех лет (Никипелов и др., 1990). За прошедшие годы энергия гамма-излучения снизилась с 7.6 до 0.004 Мэв на один распад ^{90}Sr , что привело к снижению мощности экспозиционной дозы гамма-излучения на высоте 1 м в 2800 раз. Накопленная с момента аварии экспозиционная доза составляет 0.5 Р в расчете на плотность загрязнения 1 Ки/км² ^{90}Sr (Никипелов и др., 1989).

Как показали наши исследования, плотность загрязнения территории ВУРСа в пределах центральной оси в середине 90-х годов варьировала от 1.5 до 55 Ки/км², значит, в первый период после аварии с учетом поправки на радиоактивный распад она составляла от 3.8 до 140 Ки/км². Следовательно, расчетная накопленная доза гамма-излучения на разных участках составляет от 1.6 до 70 Р. В настоящее время радиоактивное загрязнение вследствие Кыштымской аварии обусловлено практически только $^{90}\text{Sr} + ^{90}\text{Y}$ и значимо в основном по бета-активности. Однако, как уже отмечалось ранее, имелись и другие источники загрязнения этой территории. В частности, во время ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай произошло значительное, пятнистое загрязнение участков долгоживущим ^{137}Cs , типичным гамма-излучателем.

В разные годы мы исследовали несколько локальных ценопопуляций, произрастающих в пределах центральной оси ВУРСа: участок 1 — примерно в 400 м от оз. Тыгиш в березовом колке, где под разреженным травяным покровом формируется серая лесная почва; участок 2 — неподалеку от границы заповедника на опушке березового колка, почва серая лесная, травяной покров густой, сообщество разнотравно-злаковое; участок 3 — на северо-западном берегу оз. Тыгиш, старопахотная залежь, почвы дерново-луговые, травяной покров густой, с преобладанием злаков и одуванчика, проективное покрытие 90 %; участок 4 — на центральной оси ВУРСа на северном берегу оз. Б.Сунгуль недалеко от эвакуированного с. Четыркино, почва дерново-луговая, травяной покров густой, сообщество разнотравно-злаковое; участок 5 — вблизи с. Багаряк, напочвенный покров густой, проективное покрытие 90-95 %, сообщество разнотравно-однолетне-мятликовое.

За пределами загрязненной зоны выбраны три фоновые площадки: первая — в пойме р. Пышмы, почвы на участке аллювиально-слоистые, травяной покров густой, сообщество разнотравно-злаковое, вторая — близ с. Рассоха и третья — на территории Ботанического сада УрО РАН. На двух последних площадках почвы дерново-подзолистые, травяной покров густой, проективное покрытие достигает 95 %,

сообщество разнотравно-злаковое. Присутствие на всех без исключения участках таких синантропных видов растений, как одуванчик, лапчатка, лотик, подорожник, клевер ползучий, свидетельствует об антропогенном воздействии.

Мощность экспозиционной дозы измеряли на всех площадках с помощью дозиметра ДРГ-01Т. На фоновых участках она была равна 7-9 мкР/ч, в пределах центральной оси ВУРСа достигала 15-21 мкР/ч, что не превышает верхней границы фонового уровня для Уральского региона. Мы используем для удобства внесистемные единицы измерения, поскольку они наиболее часто употребляются. Относительно невысокие уровни мощности экспозиционной дозы связаны с тем, что основным накопленным радионуклидом в зоне ВУРСа является бета-излучатель ^{90}Sr .

В качестве объекта исследования при оценке биологического действия малых доз радиации в условиях многолетнего загрязнения использовали одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.). Плагитропная часть надземного побега и верхушечная точка роста у одуванчика практически не возвышаются над поверхностью почвы, поэтому допустимо использовать для расчета дозы облучения наиболее радиочувствительных меристематических клеток простую модель, предполагающую, что точка роста погружена в равномерно загрязненный объем почвы. Для данного растения такое предположение корректно еще и потому, что цветоносы поднимают соцветия над поверхностью почвы только на несколько дней, и к этому моменту наиболее чувствительные стадии гаметогенеза и зиготы уже закончены. Семена находятся в корзинках-соцветиях около двух недель, после чего вновь попадают в почву. Учитывали также установленный нами факт, что коэффициент биологического перехода ^{90}Sr в надземную массу близок к единице, а концентрации ^{137}Cs в ней на порядок величин ниже, чем в почве.

Отдельно рассчитывали вклад ^{90}Sr и ^{90}Y , находящегося с ним в равновесном состоянии, а также вклад ^{137}Cs в общую дозовую нагрузку. При этом мощность поглощенной дозы составляет $M = q_1 L_{(\text{Sr}+\text{Y})} + q_2 L_{(\text{Cs})}$, где q_1 и q_2 — измеренные нами удельные активности каждого радионуклида в поверхностном слое почвы, L — мощность поглощенной дозы, сЗв/с, которую создает этот радионуклид внутри равномерно загрязненного объема при $q_0 = 3,7 \cdot 10^4$ Бк/г (Горшков, 1967). Из результатов расчетов (табл. 6.4) видно, что на площадках, с которых мы собирали семена одуванчика, добавочная дозовая нагрузка за счет искусственных радионуклидов (без учета естественного радиационного фона) примерно в 4-70 раз выше, чем на фоновом участке.

Таблица 6.4

Концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в 0-5-см слое почв в зоне ВУРСа и обусловленные ими дополнительные дозовые нагрузки на меристематические ткани одуванчика

Участок	Концентрация, Бк/кг		Мощность дозы, мкр/ч	Годовая доза, мр
	^{90}Sr	^{137}Cs		
Фоновый	15	31	1.6	14.0
1	646	314	31.8	278.7
2	3316	293	116.6	1021.4
3	394	68	15.0	121.4
4	173	55	7.5	65.6
5	90	110	6.8	59.6

Сравнительное изучение действия на растения ^{90}Sr и ^{137}Cs , внесенных в питательный раствор, и влияние облучения от закрытых источников в адекватных дозах («Антропогенная ...», 1991) показало, что под действием облучения от внешних источников на первых этапах наблюдалась активация роста корней, которая затем сменялась угнетением и последующим восстановлением. При той же дозе облучения от ^{137}Cs , внесенного в раствор, с первых суток у растений наблюдалось длительное ингибирование роста корней, угнетающий эффект был на 60-70 % более сильным. Биологическая эффективность раствора ^{90}Sr по отношению к ^{137}Cs , оцениваемая по ростовым реакциям, была примерно в 2-40 раз выше для разных объектов.

Максимальные значения биологической эффективности радионуклидов, находящихся в растворе, неправомочно переносить на условия загрязнения почв, где они находятся преимущественно в связанном состоянии. Если взять минимальные значения биологической эффективности ^{90}Sr и ^{137}Cs в открытых источниках, то рассчитанные дозовые нагрузки необходимо увеличить в 2-2.5 раза (в зависимости от доли ^{90}Sr и ^{137}Cs на участках). Но и при таких условиях дозовые нагрузки на корневые меристемы не выходят за пределы диапазона малых доз для данного растительного объекта.

6.3. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из зоны ВУРСа

Популяционно-экологические исследования в ботанике имеют ряд существенных особенностей, которые связаны с приуроченностью растений к определенным территориям, широкой распространенностью вегетативного размножения, полиплоидии, интрогрессивной гибриди-

зации, самооплодотворения и апомиксиса (Синская, 2002). Для партеногенетических видов (к их числу относится одуванчик) популяцией принято считать группу особей, происходящих из одного или нескольких клонов или чистых линий, занимающих определенный ареал и отделенную от соседних совокупностей пространством с меньшей численностью данного вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В партеногенетических популяциях, так же как и в обычных, идут внутривидовые процессы отбора и конкуренции между особями (Петров, 1979; Рубцова, 1989). Поскольку цель нашей работы связана с определением особенностей организмов в популяциях, испытывающих техногенный стресс, не столь существенно определить границы всего ареала популяции, как важно выделить участки, в той или иной степени загрязненные радионуклидами, и изучить локальные ценопопуляции, понимая под ними совокупность особей данного вида, длительное время произрастающих на этой территории.

Первое исследование семян одуванчика из зоны ВУРСа мы провели в 1991 г., собрав их с 50 растений на участке вблизи оз. Тыгиш (участок № 1 согласно описанию и табл. 6.4) и на фоновых площадках вне зоны радиоактивного загрязнения (в Белоярском районе и вблизи с. Рассоха). Проращивание семян в лабораторном эксперименте показало, что выборки существенно различаются по жизнеспособности (табл. 6.5). Выживаемость растений на стадии образования настоящих листьев с участка близ оз. Тыгиш была выше, чем в партиях из обоих фоновых участков ($t_{51} = 2.4$ и 4.0 соответственно при $t_{0.05} = 2.1$). Важно отметить, что ускорение темпов роста и развития проростков из зоны ВУРСа выходило за рамки вариабельности, характерной для фоновых выборок. Данные этого эксперимента и весь наш предыдущий опыт свидетельствуют о том, что обычно к месячному сроку в контроле у проростков развивается по одному настоящему листу, а у растений из района оз. Тыгиш их было, за редким исключением, по два или три (Позолотина и др., 1992).

Анализ качественных морфологических нарушений у растений с разных участков показал, что только в выборке из зоны ВУРСа обнаружены хлорофильные нарушения. Частота встречаемости аномалий формы листьев и семядолей укладывалась в диапазон изменчивости, установленный для фоновой выборки (Позолотина, 1990).

Цитогенетическое исследование клеток корневой меристемы проводили дважды, фиксируя проростки на стадии первого митоза в феврале и июле. Абсолютные значения уровня хромосомных aberrаций в разные месяцы существенно различались (см. табл. 6.5), что подтверждено дисперсионным анализом ($F = 20.2$ при $F_{0.01} = 7.2$).

Таблица 6.5

Морфофизиологическая и цитогенетическая характеристика семян одуванчика с разных по уровню загрязнения участков

Показатель, %	Зона ВУРСа (участок 1)	Фон 1 (Белоярский район)	Фон 2 (с. Рассоха)
Всхожесть	94.1±2.8	82.5±3.4	76.3±2.8
Выживаемость	60.7±3.8	50.7±1.7	40.3±3.4
Частота проростков с нарушениями формы семядолей	3.4	0.5	2.5
Частота проростков с нарушениями формы листьев	0.7	0.8	0.6
Частота проростков с хлорофильными нарушениями	0.4	0	0
Анафазы с абберациями хромосом			
в феврале	19.8±3.1	11.1±2.2	5.2±2.2
в июле	7.5±0.9	5.8±1.4	1.6±0.5

Эти различия числа цитогенетических повреждений в зависимости от сезона года связаны, по-видимому, с биологическими ритмами, определяющими жизнеспособность семян, и в частности работу восстановительных систем, репарирующих повреждения хромосом. Однако обнаруженная закономерность повышения числа хромосомных аббераций у растений из зоны ВУРСа осталась неизменной.

Значительно меньше цитогенетических нарушений было в меристемах проростков из с. Рассохи, а в фоновой выборке из Белоярского района обнаружен минимальный уровень, сравнимый с контрольным значением, установленным для одуванчика другими авторами («Эколого-генетические ...», 1988). Различия между выборками с разных участков статистически достоверны ($F=7.1$ при $F_{0.05}=4.0$). Мы связываем этот феномен с хроническим воздействием малых доз ионизирующих излучений.

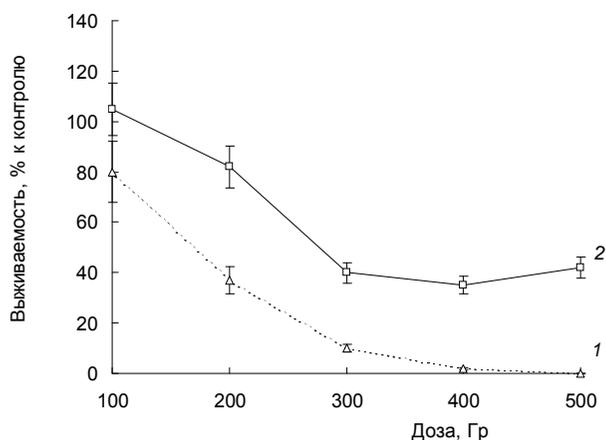


Рис. 6.4. Влияние облучения на выживаемость одуванчика с разных участков

1 — фондовая выборка;
2 — выборка из зоны ВУРСа

Обобщая полученные результаты, можно констатировать, что в условиях хронического облучения уровень хромосомных aberrаций в меристематических тканях растений повышен, но их жизнеспособность при этом не только не страдает, но и наблюдается ускорение темпов роста и развития. Явление гормезиса при действии малых доз радиации описано для многих видов растений и животных (Кузин, 1991; Parsons, 2000). Этот феномен некоторые авторы рассматривают как положительное, стимулирующее действие излучения на живые организмы, но, возможно, он является свидетельством нарушения регуляции клеточного цикла («Radiation hormesis», 1987; Boothman et al., 1998) и как следствие нарушения гомеостаза выходом темпов роста и развития за пределы нормы реакции.

С целью выявления скрытой изменчивости физиологических особенностей растений из разных локальных ценопопуляций и проверки их адаптационных возможностей мы облучили дополнительно семена в больших дозах. Результаты показали, что выборки, сформировавшиеся на участке из зоны ВУРСа, обладали большей радиоустойчивостью (рис. 6.4). Так, в партии семян из района оз. Тыгиш при облучении в дозах 400 — 500 Гр у 20 % растений через месяц сформировалось по два мелких настоящих листа, а у проростков с фоновых участков при этих дозах облучения выживаемость была близка к нулю.

Таким образом, семенное потомство растений из зоны ВУРСа характеризовалась повышенным в 4-5 раз уровнем цитогенетических нарушений в клетках меристемы, ускоренными темпами роста и развития и повышенной устойчивостью к дополнительному облучению, т.е. был обнаружен феномен радиоадаптации. Подобное повышение

Таблица 6.6
Характеристика семян из зоны ВУРСа

Участок	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Выживаемость, %	Число анафаз с хромосомными aberrациями, %
Фон - 1	80.6±2.5	86.3±3.4	77.6±13.0	2.4±1.1
Фон - 2	68.0±5.4	66.2±7.1	46.4±6.3	1.7±0.5
1	52.0±3.4	65.2±2.5	60.4±4.2	5.8±0.9*
2	39.6±4.6	74.6±3.4	74.2±3.4	2.6±0.8
3	41.0±2.9	63.0±8.8	70.6±8.8	4.6±1.1*
4	65.3±2.1	74.5±3.6	61.0±5.2	6.1±0.7*
5	33.5±2.7	61.5±4.6	56.4±4.7	1.9±0.5

* Различия с фоном достоверны, $p < 0.05$.

радиоустойчивости организмов в результате длительного облучения в малых дозах, по мнению разных авторов (Черезанова и др., 1971; Шевченко, Померанцева, 1985), обусловлено генетической и физиологической перестройкой организмов в локальных ценопопуляциях за счет изменений в пределах нормы реакции на молекулярном, клеточном и организменном уровнях, а также за счет отбора более радиоустойчивых форм. Важную роль в формировании повышенной радиоустойчивости, по-видимому, играют системы репарации генетического материала (Куликов и др., 1971; Wolf, 1998; Moustacchi, 2000).

Спустя несколько лет мы вновь собрали семена на площадке в районе оз. Тыгиш (участок № 1), а также на некоторых других площадках в пределах центральной оси ВУРСа (участки № 2, 3, 4, 5). Концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в поверхностном слое почвы на всех участках и создаваемые ими мощности экспозиционной дозы показаны в табл. 6.4.

Лабораторные исследования показали, что у семян из зоны ВУРСа энергия прорастания понижена. Однако, учитывая высокую естественную вариабельность этого показателя, жизнеспособность семян нужно оценивать по комплексу критериев. Всхожесть семян и выживаемость проростков практически не отличались от контроля (табл. 6.6). Не наблюдалось также опережающих темпов роста и развития, как это было отмечено в 1990 г. Достоверное различие касалось повышенной частоты aberrантных клеток в корневой меристеме у семян, сформировавшихся на большинстве участков в зоне ВУРСа. Во всех выборках встречались морфологические нарушения, затронувшие в основном формы семядолей и листьев, но их число не превышало фонового уровня.

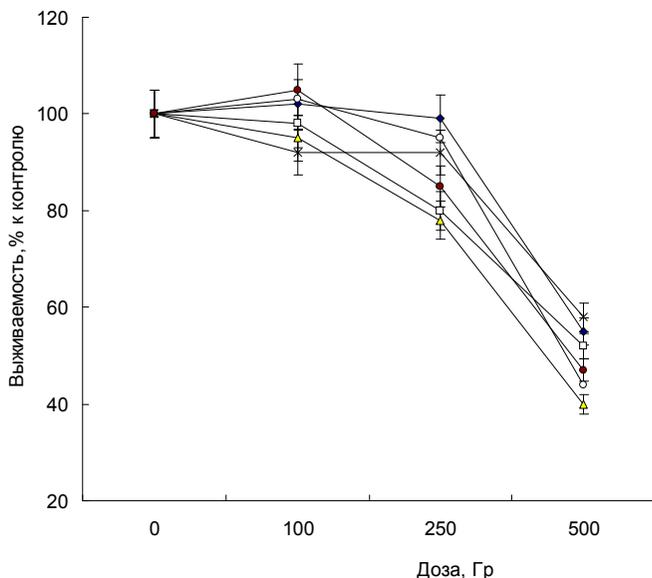


Рис. 6.5. Радиоустойчивость семенного потомства из разных ценопопуляций зоны ВУРСа и фоновой

- ◆ фоновый
- ▲ Уч. 2
- ✱ Уч. 4
- Уч. 1
- Уч. 3
- Уч. 5

Тест на устойчивость к дополнительному облучению, позволяющий выявить скрытую изменчивость, показал, что достоверных различий по радиоустойчивости между семенами с разных участков нет (рис. 6.5). Отсутствие проявления радиоадаптации в этом сезоне во всех ценопопуляциях зоны ВУРСа, в том числе и на участке 1, где он был зафиксирован ранее, позволило сделать вывод о нестабильности этого эффекта (Позолотина, 1996; Pozolotina et al., 1998).

Литературные данные по проблеме хронического воздействия низкоинтенсивного излучения на растения весьма неоднозначны. В работах ряда авторов (Черезанова и др., 1971; Кузин, 1991; Шевченко и др., 1992), выполненных в зонах радиоактивного загрязнения, в том числе и в зоне ВУРСа, показано проявление у растений явления гормезиса, т.е. ускорения темпов роста и развития. В условиях повышенного радиационного фона отмечен (Попова и др., 1992) подавляющий эффект или не обнаружено определенной связи количественных показателей с вариабельностью гамма-фона. Отчасти противоречивость

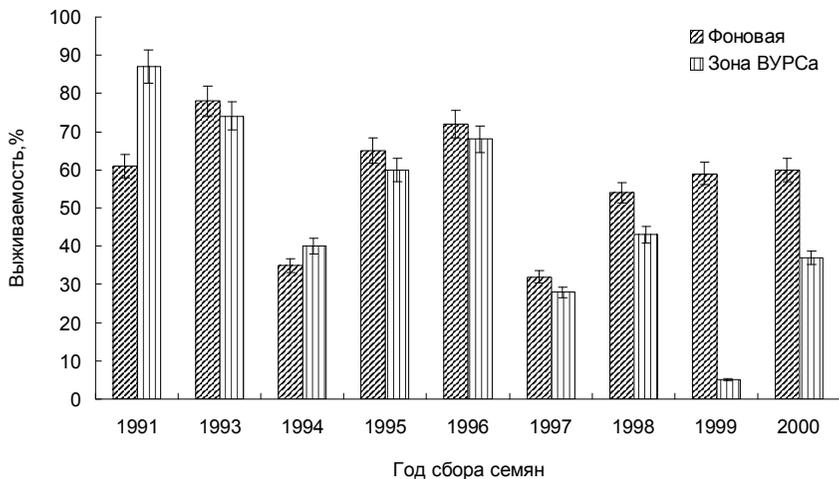


Рис. 6.6. Временная изменчивость выживаемости проростков из ценопопуляций зоны ВУРСа и фоновой

результатов связана с разными дозовыми нагрузками и разной чувствительностью объектов. Однако это объяснение не раскрывает сути процессов, протекающих у живых организмов при длительном воздействии малых доз радиации.

Существенное дополнение в понимание проблемы вносит исследование изменчивости жизнеспособности семенного потомства с одних и тех же участков в течение ряда лет (Позолотина, 2001, 2002). Источником изменчивости в данном случае являются особенности реализации генотипов отдельных растений в меняющихся погодных условиях в разные годы, но при постоянно повышенном радиационном фоне. Рассмотрим результаты исследований ценопопуляции из зоны центральной оси ВУРСа вблизи оз. Тыгиш (участок № 1), проведенные в период с 1991 по 2000 гг. На этой площадке в состав ценопопуляции одуванчика входило несколько морфологических форм: *T. off. f. dahlshtedtii*, *T. off. f. penicilliforme*, *T. off. f. ostentfeldii*, из них преобладала первая. Определение форм выполнено по гербарному материалу М.С. Князевым, с.н.с. Ботанического сада УрО РАН, которому автор выражает признательность за помощь в работе. Оказалось, что определение принадлежности растений из зоны ВУРСа к той или иной форме сопряжено с трудностями, поскольку часто у одного растения наблюдались признаки разных форм. В качестве фоновой выборки служила ценопопуляция из Ботанического сада, в которой

затруднений с определением форм не возникло, преобладала *T. off. f. dahlshtedtii*.

Отметим, что семена на всех участках каждый год собирали с растений, находящихся на стадии развития «средневозрастные генеративные». Жизнеспособность семенного потомства оценивали по комплексу критериев, но, поскольку данные по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков коррелировали между собой, рассмотрим временную (хроногенную) изменчивость последнего, наиболее важного интегрального показателя (рис. 6.6).

Анализ данных за десять лет показывает, что диапазон изменчивости выживаемости семенного потомства на загрязненном участке существенно шире, чем в фоновой выборке. Например, как уже детально обсуждалось выше, в первый год (урожай 1991 г.) проростки отличались большей выживаемостью и ускоренными темпами роста. С 1993 по 1997 гг. существенной разницы по жизнеспособности проростков между выборками из загрязненной и фоновой зон не отмечено, хотя флуктуации этого показателя от сезона к сезону довольно большие. В 1998 г. и особенно в 1999 г. жизнеспособность семенного потомства с участка в районе оз. Тыгиш была достоверно ниже, чем на фоновой площадке (t_{Si} равен 3.1 и 8.7 соответственно). В 2000 г. выживаемость проростков повысилась, но осталась достоверно ниже фонового уровня ($t_{Si} = 3.3$).

Следовательно, в одной и той же ценопопуляции, расположенной в пределах центральной оси ВУРСа, в разные годы был зафиксирован весь спектр описанных ранее эффектов действия малых доз радиации: стимулирующий, т.е. показатели жизнеспособности семенного потомства выше, чем в фоновых выборках; подавляющий, с очень высоким уровнем смертности, и индифферентный, без достоверных различий с фоном.

Определенную роль в изменчивости жизненности потомства могут играть погодные условия, меняющиеся от сезона к сезону, а также естественные биологические процессы, например старение организмов в локальных ценопопуляциях, хотя мы старались избегать этого влияния, выбирая для сбора семян растения на средней генеративной стадии развития. Принципиально важно, что амплитуда изменчивости изученного нами признака, определяющего существование популяции во времени, в импактных выборках была значительно шире, чем в фоновых. Более убедительным объяснением наблюдаемого феномена нам представляется то, что растительные организмы, испытывающие в течение многих поколений воздействие малых доз радиации, приобрели реплицирующуюся генетическую нестабильность, которая прояв-

ляется в высокой частоте хромосомных aberrаций, повышенной изменчивости жизнеспособности потомства и неоднозначной реакции его на дополнительное облучение. Необходимо принимать в расчет также прямое влияние малых доз радиации, способных порождать эффекты синергизма или антагонизма при взаимодействии с другими экологическими факторами среды.

Остановимся более подробно на характеристике ценопопуляции с участка 1 близ озера Тыгиш за 1998-1999 гг. В эти годы вновь ярко проявились различия жизнеспособности семян из зоны ВУРСа с фоновой выборкой, только в этот раз в импактной выборке наблюдался подавляющий эффект. Вегетирующие растения, с которых собирали семена, оценивали по числу и размерам листьев, а также по числу соцветий (табл. 6.7). Видно, что различия по морфологическим параметрам у растений из разных ценопопуляций в большинстве случаев не существенны. Оценка семенного потомства по массе 1000 шт. семян показала, что разброс данных в разные годы достаточно велик, но достоверных различий между выборками из фоновой и импактной зон не наблюдалось. В ходе дальнейшего исследования семенного материала в экспериментах было показано, что, несмотря на отсутствие существенной разницы по морфологическим параметрам материнских растений и массе собранных с них семян, жизнеспособность этих семян сильно различалась.

Поскольку данные по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков коррелируют между собой, проанализируем наиболее важный показатель — выживаемость проростков из фоновой и импактной выборок с учетом индивидуальной изменчивости (рис. 6.7). Видно, что в ценопопуляции из зоны ВУРСа в течение этих лет формировалось менее жизнеспособное потомство, чем в фоновой выборке. Дисперсионный анализ также подтверждает значимость различий (для урожая 1998 г. $F=2.2$, в 1999 г. — $F=8.79$, $\rho<0.05$), а метод множественных сравнений Шеффе показал, что в 1998 г. потомство шести растений из десяти достоверно отличалось от среднего фонового уровня, и именно эти индивидуальные различия обусловили разницу средних величин. В 1999 г. достоверно отличались все десять растений.

Показатель «длина корня» позволяет оценить скорость роста проростков (рис. 6.8). В 1999 г. по этому показателю отмечены достоверные различия между вариантами: большинство проростков из зоны ВУРСа имели более низкие темпы роста ($F=10.3$, $\rho<0.05$). Существенные индивидуальные различия между растениями по длине корня их потомков установлены также внутри каждой выборки. Обращает

Таблица 6.7

Морфологическая характеристика вегетирующих растений одуванчика и масса 1000 шт. семян с участка № 1 (ВУРС) и фонового

Год сбора семян	Длина листа, см	Число листьев	Число соцветий	Масса 1000 шт. семян, мг
Фоновый, 1998 г.	25,4±1,1 (19-37)	14.0±1,2 (6-26)	4,6±0,3 (3-8)	261.2±13.0 (202-347)
ВУРС, 1998 г.	23,6±0,9 (15-33)	13,9±0,9 (7-24)	4,2±0,4 (2-9)	288.8±11.3 (235-328)
Фоновый, 1999 г.	28.4±1.6 (20-37)	16.0±1.2 (8-30)	5.1±0.6 (4-9)	370.1±80.0 (240-520)
ВУРС, 1999 г.	24.8±1.4 (18-35)	13.5±1.2 (7-26)	5.0±0.6 (4-9)	370.3±30.1 (270-430)

на себя внимание очень широкая амплитуда изменчивости этого показателя в импактной выборке в 1999 г.: у немногочисленных выживших проростков он варьировал от 3 до 62 мм, в то время как в контроле этот параметр изменялся от 14 до 50 мм.

Поскольку длину корня измеряли у каждого проростка, появилась возможность не только оценить индивидуальную изменчивость между родительскими растениями, но и изменчивость в пределах семейных выборок. У партеногенетических видов потомство одной особи и есть семья. Все семейные выборки из зоны ВУРСа характеризовались левосторонне-асимметричными кривыми распределения признака «длина корня», что свидетельствует о преобладании в потомстве проростков с замедленным темпом роста вегетативных органов. В фоновой ценопопуляции у 30 % семей обнаружены распределения признака «длина корня», близкие к нормальному гауссовскому, остальные имели отклонения с виде левосторонней асимметрии или были двухвершинными. Последний тип распределения указывает на дифференциацию выборки, т.е. наличие в ней двух групп с высоким и низким темпами роста корней.

Особый интерес представляет изучение частоты встречаемости аномальных проростков в потомстве из фоновой и импактной ценопопуляций. Анализ проведен посемейно (m_n), а также в среднем на

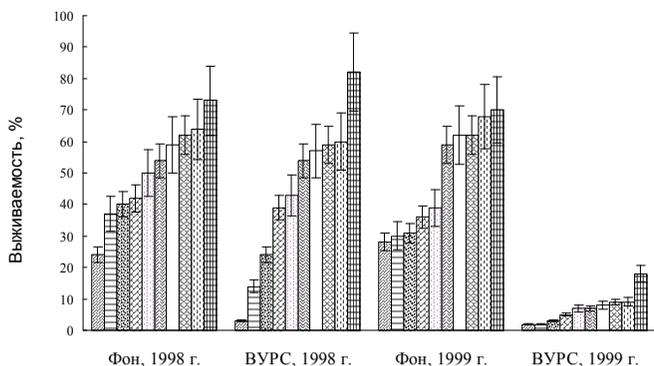


Рис. 6.7. Индивидуальная изменчивость выживаемости проростков из зоны ВУРСа и фоновой ценопопуляции

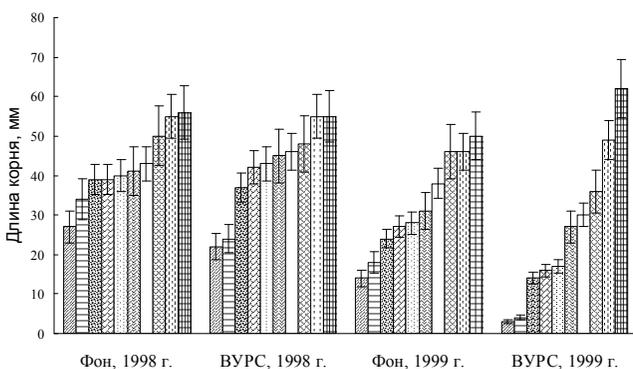


Рис. 6.8. Индивидуальная изменчивость длины корня у проростков из зоны ВУРСа и фоновой ценопопуляции

выборку (m_c), так как последний показатель более информативен (табл. 6.8). В выборках из зоны ВУРСа в разные годы достоверно чаще встречались проростки, у которых все органы (корни, гипокотили, семядоли) были уродливы. Велика частота встречаемости проростков с отклонениями в форме семядолей (сросшиеся, раздвоенные, разного размера), причем достоверной разницы между фоновой и импактной ценопопуляциями по этому типу нарушений не обнаружено. Хлорофильные нарушения семядолей и листьев также встречались в изучаемых выборках, причем у проростков из зоны ВУРСа отмечается тенденция увеличения их частоты.

Таблица 6.8

Частота встречаемости аномальных проростков (m_c) в ценопопуляциях с разным уровнем радионуклидного загрязнения

Год	Участок	Изменения всех органов	Изменения семядолей		Изменения листьев	
			форма	цвет	форма	цвет
1998	Фоновый	0.05±0.02	21.1±2.2	0.5±0.1	1.8±0.6	0.7±0.4
	ВУРС	1.5±0.2*	19.1±2.4	0.6±0.2	2.5±1.2	0.6±0.2
1999	Фоновый	1.5±0.5	26.8±3.6	2.3±1.2	4.2±1.6	0.9±0.5
	ВУРС	5.3±1.5*	25.6±4.1	4.3±2.1	8.0±3.1	1.0±0.5

* , $p < 0.05$.

Посеменной анализ в пределах каждой ценопопуляции выявил значительные различия между семьями по числу аномальных потомков. Так, в выборке с загрязненного участка количество проростков с глубокими нарушениями всех органов в разных семьях варьировало от 0 до 33.3, а в фоновой — от 0 до 4.4 %.

Для изучения адаптационного потенциала растений очень важно знать их реакцию на провокационное облучение. Всхожесть семян, сформировавшихся в зоне ВУРСа в 1999 г., была так низка, что после облучения выживали единичные проростки. В 1998 г. эффект дополнительного облучения четко выявился по ряду показателей (табл. 6.9). У растений с фонового участка облучение в дозах 100 и 250 Гр не вызвало какого либо угнетения всхожести семян, выживаемости проростков, а также темпов роста настоящих листьев и корней. У растений из зоны ВУРСа процессы формирования корней и листьев под влиянием провокационного облучения в тех же дозах существенно замедлились.

Цитогенетический анализ (см. табл. 6.9) семян урожая 1998 г. показал, что уровень хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы составил для фоновой выборки 1.18 0.60 % (проанализировано 1442 анафаз), а для выборки из зоны ВУРСа — 5.11 1.62 % (проанализировано 920 анафаз), различия статистически достоверны при $p < 0.05$. В спектре хромосомных нарушений преобладали фрагменты.

Дополнительное облучение семян с фонового участка вызвало повышение числа хромосомных aberrаций в клетках корневой мери-

Таблица 6.9

Оценка радиоустойчивости семенного потомства из ценопопуляций зоны ВУРСа и фоновой

Участок	Доза, Гр	Всхожесть	Выживаемость	Число с листом	Длина корня	Клетки с аберрациями, %
Фоновый	100	107	87	102	95	11.1±2.1*
	250	106	102	101	109	35.6±4.9*
ВУРС	100	91	89	59*	65*	7.3±2.7
	250	98	98	98	72*	20.1±3.5*

* Различия с фоном достоверны, <0.05 .

ствы: при облучении в дозе 100 Гр — на порядок величин, а в дозе 250 Гр — в 30 раз (см. табл. 6.9). У семенного потомства из зоны ВУРСа достоверно (\approx в 4 раза) увеличился уровень аберраций только после облучения в дозе 250 Гр, а при дозе 100 Гр число поврежденных существенно не повысилось.

Есть некоторое противоречие в проявлении эффектов на дополнительное облучение, оцененных по цитогенетическим и морфологическим параметрам. На молекулярно-клеточном уровне у растений с фонового участка повреждающий эффект был более сильным, в то время как по выживаемости проростков и темпам формирования настоящих листьев и корней различий с необлученным контролем не отмечалось. У растений из зоны ВУРСа достоверно снизилась скорость роста настоящих листьев и корней, а повышение числа хромосомных аберраций было не столь значительным. Такие результаты могут быть следствием интенсивных процессов элиминации поврежденных меристематических клеток и восстановления пролиферативного пула за счет ускоренного деления уцелевших клеток у проростков фоновой выборки. Не исключено, что у этих растений отрицательные последствия дополнительного облучения проявились бы позднее.

Рассмотрим вопрос о хроногенной, т.е. временной изменчивости свойства радиоустойчивости семенного потомства, сформировавшегося в зоне ВУРСа. В 1991 г. была установлена более высокая, чем в фоновой выборке, устойчивость к дополнительному облучению (Позо-

лотина, 1992). В 1993-1997 гг. не проявилось различий с фоновой выборкой в реакции на дополнительное облучение. В 1998-1999 гг. устойчивость к предпосевному облучению, оцененная по ростовым параметрам 30-дневных проростков, оказалась ниже, чем в фоновой ценопопуляции. В целом можно констатировать нестабильность ответной реакции семенного потомства из этой зоны на провокационное облучение.

Таким образом, приведенные выше результаты позволяют заключить, что длительное существование локальной ценопопуляции после радиационного инцидента в условиях воздействия малых доз ионизирующих излучений приводит к высокой генетической нестабильности у растений: на молекулярном уровне она проявилась в повышении числа хромосомных aberrаций, на организменном — в изменении темпов роста и развития растений на ранних этапах онтогенеза, на популяционном — в увеличении частоты встречаемости морфологических аномалий, в большой амплитуде изменчивости разных показателей жизнеспособности, причем колебания выживаемости зафиксированы как в сторону снижения (подавляющий эффект), так и повышения параметра (эффект гормезиса) относительно фоновой необлучаемой выборки. Столь же неустойчиво проявлялся и феномен радиоадаптации: в некоторые годы выборка из зоны ВУРСа демонстрировала повышенную радиустойчивость к дополнительному облучению, в другие годы этого эффекта не наблюдалось или радиустойчивость была снижена.

Для более глубокого понимания проблемы действия низкоинтенсивного излучения мы предприняли попытку рассмотреть влияние малых доз в более широком градиенте радиационных нагрузок, увеличив число исследованных ценопопуляций за счет участков в пойме р. Течи.

6.4. Радиоэкологическая ситуация в пойменных экосистемах р.Течи

В 1949-1956 гг. производственное объединение «Маяк» сбрасывало в р. Течу жидкие радиоактивные отходы. Основные причины сбросов — отсутствие надежных технологий переработки и хранения радиоактивных отходов, а также недостаточное представление о возможных последствиях радиоактивного загрязнения. Всего за указанный период было сброшено 76 млн. м³ сточных вод общей активностью по бета-излучателям 100 ПБк («Заключение...», 1991; «Комплексная оценка...», 1994). Сбросы различались в разные годы по суммарной активности и радионуклидному составу. Данные за 1951 г. (⁸⁹Sr — 8,8 %; ⁹⁰Sr — 11,6%; ⁹⁵Zr, ⁹⁵Nb — 13,6%; ^{103,106}Ru —



Рис. 6.9. Населенные пункты на р. Тече

25,9%; ^{137}Cs — 12,2 %; редкоземельные элементы — 26,8 %) показывают относительно высокий процент в смеси долгоживущих изотопов ^{90}Sr и ^{137}Cs . В США в начале 50-х годов на ядерном предприятии в Ханфорде также практиковались прямые сбросы радиоактивных отходов в р. Колумбию, но в состав изотопной смеси входили только короткоживущие радионуклиды (Cate et al., 1990).

Пик сбросов на предприятии «Маяк» приходился на период с марта 1950 г. по октябрь 1951 г., когда планомерно удалялось в реку в среднем 4300 Ки делящихся материалов в сутки по бета-излучателям, а непредусмотренные сбросы достигали 100 000 Ки. С 1951 г. все технологические отходы были переключены на оз. Карачай («Медико-биологические ...», 2000).

В 1951-1964 гг. в верховье р. Течи был построен каскад искусственных водохранилищ, включивший в себя ранее существовавшие пруды и обводные каналы (рис. 6.9). Эта система ограничила поступление радионуклидов в реку, однако к тому времени большая часть поймы и дно реки были уже в значительной степени загрязнены. В настоящее время основным источником поступления радионуклидов в реку являются Асановские болота, расположенные в верховье, кроме того обнаружена миграция радиоактивных веществ из каскада водохранилищ и обводных каналов («Генезис...», 1993).

Поймой называют самую низкую, покрытую растительностью часть дна речной долины, которая полностью или частично затопляется во время половодий и паводков. Своим происхождением пойма обязана эрозионно-аккумулятивной деятельности реки. Генезис речных пойм определяется горизонтальными русловыми деформациями, которые осуществляются за счет размыва одного берега реки и намыва материала на другой — так искривляются или спрямляются излучины. Скорость размыва берегов зависит от прочности горных пород, в которых выработаны долины. Если преобладают пески и супеси, русловые деформации протекают легко, и берега могут размываться со скоростью 5-15 м/год, что приводит к формированию широкопойменных долин (Чернов, 1999).

Пойма формируется также при зарастании в маловодные годы высоких побочней в основном ивой, которая впоследствии прочно укореняется. Во время затопления заросших участков растения замедляют скорость течения потока, и из воды начинают осаждаться взвешенные частицы, образуя слой пойменного наилака. Здесь поселяются многие виды травяной растительности и начинают развиваться пойменные почвы, при этом наилок превращается в супесь или суглинок (Чернов, 1999).

В ходе развития пойм их рельеф и ландшафт изменяются под воздействием водных потоков в половодье. При затоплении поймы растет в высоту, поскольку на задернованной поверхности водный поток резко снижает скорость и из него осаждаются взвешенный материал. Такие условия пойменного почвообразования способствуют формированию ландшафтно-геохимических барьеров, на которых аккумулируются многие макроэлементы, а также радионуклиды. Периодическое избыточное увлажнение примыкающих к реке пойменных участков, близкий к поверхности уровень залегания грунтовых вод создают благоприятные условия для образования органических веществ, способствующих горизонтальной и вертикальной миграции радионуклидов (Куликов и др., 1990; Просянкин и др., 2000).

Река Теча принадлежит к Обь-Иртышской речной системе, она вытекает из оз. Иртыш и впадает в р. Исеть с правого берега, длина реки — 243 км («Ресурсы...», 1973). Основные притоки — реки Мишеляк, Зюзелга, Басказык и Шутышка — к середине лета пересыхают. Питается река преимущественно снеговыми тальми водами. По особенностям строения долины и русла р. Течу можно разделить на две части. Первый участок — от истока до с. Муслюмово (примерно 78 км) — долина реки прямая, пойма двухсторонняя, шириной 2-2,5 км. В верхнем течении река формирует заболоченную зону шириной около 200-1000 м — Асановские болота. Мощность тор-

фяного слоя болота составляет от 0,1 до 3 м. Ежегодно во время паводков пойма затопливается на глубину до 2 м.

На втором участке в среднем и нижнем течении русло реки извилистое, она протекает по долине с низкими склонами, поросшими кустарником: ширина долины около 1,5 км, склоны сложены суглинистыми грунтами, местами скальными. Пойма луговая или кустарниковая, умеренно пересеченная старицами. Берега несимметричны: один — крутой, высотой 2,5–3 м, другой — пологий, и часто сменяются. Дно реки представлено илистыми, песчано-илистыми и песчаными отложениями.

В бассейне реки почвенный покров по повышению включает темно-серые и серые, а в понижениях — луговые, иногда выщелоченные почвы. В верховье поймы покрыта смешанным лесом, а в низовье местность лесостепная, где древесные растения (в основном березы и ивы) представлены в виде «колок». Среди травянистых растений преобладают тростник, камыш, рогоз, осока. Часто встречается луговое разнотравье: мятлик, овсяница, лисохвост, лапчатка, одуванчик, лютик, клевер.

Результаты исследований р. Течи за 10 лет, в которых автор принимала участие, опубликованы ранее (Трапезников и др., 1993, 1999, 2000; Aarkrog et al., 2000; Trapeznikov et al., 1993 а, б, 1994, 1995, 1998, 1999). Реперные участки закладывали на правом и левом берегах реки в интервале расстояний 95–237 км от источника загрязнения. Фоновый участок был выбран за пределами зоны воздействия на берегу р. Исети в 9 км от места впадения в нее р. Течи. Следует отметить, что загрязнение этого участка превышает глобальный уровень примерно в 2 раза. Причиной повышенного фона можно считать вклад радионуклидов с площади водосбора от штатной работы и аварийных инцидентов на ядерных предприятиях Урала и аварии на Чернобыльской АЭС. Почвенные разрезы закладывали на разном расстоянии от русла реки: 5–10 м — в прирусловой пойме и 40–50 м — в центральной пойме. Образцы почв отбирали в разрезах слоями с учетом площади отбора и генетических горизонтов. Максимальная глубина отбора 30 см, как правило, соответствовала уровню залегания грунтовых вод.

Радиоактивное загрязнение пойменных ландшафтов мы оценивали в трех направлениях: пространственном вдоль реки, по ширине затопляемой зоны, а также по глубине почвенного профиля (Молчанова и др., 1994а; Караваева и др., 1997; Трапезников и др., 1999; Pozolotina et al., 1993, 1998, 1999; Trapeznikov et al., 1998, 1999; Aarkrog et al., 2000).

Радионуклиды в прирусловой и центральной поймах р. Течи. На всем протяжении реки содержание радионуклидов в прирусловых пойменных почвах превышает фоновый уровень на один-два порядка величин, при этом поведение ^{90}Sr и ^{137}Cs сильно различается (табл.6.10). Концентрации ^{137}Cs резко падают по мере удаления от истока, в низовье реки различия с фоновым значением составляют 12 раз, а в верховье — 350 раз. Что касается ^{90}Sr , то на всем протяжении реки в прирусловых поймах невозможно выявить четкой тенденции падения его концентраций с расстоянием от источника сбросов. Различия в поведении двух основных загрязнителей объясняются меньшей миграционной способностью ^{137}Cs , так как этот элемент прочно сорбируется в грунтах и пойменных почвах верховья реки.

В целом полученные нами данные свидетельствуют о неравномерности пространственного загрязнения прирусловой поймы р.Течи, в частности не представляется возможным выявить четкую зависимость уровня содержания радионуклидов на площадках, приуроченных к разным берегам. Такой характер пространственного распределения радионуклидов, по-видимому, определяется руслоформирующей деятельностью самой реки и особенностью ландшафтов на разных берегах.

Почвенно-растительный покров периодически заливаемой центральной поймы р. Течи (30-50 м от русла) также характеризуется повышенным содержанием радионуклидов (табл. 6.11). В некоторых работах («Медико-биологические...», 2000; Chesnokov et al., 1998) показано, что с увеличением расстояния от уреза воды содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвах снижается. Однако не всегда ситуация складывается таким образом. Концентрации радионуклидов в центральной пойме иногда могут быть более высокими, чем в прирусловой. Это связано с длительным застаиванием на пониженных участках центральной поймы загрязненных вод р. Течи во время паводков и осаждением из них тонкодисперсных частиц, обогащенных радионуклидами.

В центральной пойме градиент падения плотности загрязнения с увеличением расстояния от истока реки практически не выражен ни для ^{90}Sr , ни для ^{137}Cs , что связано с большой неоднородностью ее рельефа. Подобные колебания плотности загрязнения, зависящие от характера речного русла и рельефа поймы, отмечены и в других исследованиях («Медико-биологические...», 2000).

На участках прирусловой и центральной пойм, испытывающих воздействие реки, вертикальное распределение радионуклидов в почвах имеет важную особенность. Выраженный градиент падения концен-

Таблица 6.10

Содержание радионуклидов в почвенно-растительном покрове прирусловой поймы р. Течи

Место отбора проб	Глубина, см	⁹⁰ Sr		¹³⁷ Cs		
		Бк/кг	кБк/м ²	Бк/кг	кБк/м ²	
Бродокалмак (95 км) правый берег	Разногравье	1142±45	700.2	186±24	2505.0	
	0-10	1553±130		7930±210		
	10-20	1313±250		7287±100		
	20-30	1506±530		3069±250		
	левый берег	30-40	1693±215	576.0	5619±270	1932.0
		0-10	5079±190		10003±97	
		10-20	365±90		6105±50	
		20-30	145±56		46±17	
Лобаново (156 км) правый берег	30-40	57±3	82.2	33±3	168.1	
	Разногравье	800±150		35±16		
	0-10	291±60		838±300		
	10-20	230±50		266±70		
	левый берег	20-30	172±20	89.1	300±200	201.1
		Разногравье	945±300		18±6	
		0-10	136±10		280±40	
		10-20	228±45		585±200	
Анчугово (166 км) правый берег	20-30	292±80	226.2	530±200	235.1	
	Разногравье	1230±41		39±15		
	0-10	932±25		1200±400		
	10-20	608±115		670±400		
	левый берег	20-30	562±12	96.1	340±100	145.0
		Разногравье	500±80		40	
		0-10	320±30		488	
		10-20	324±40		505	
Бугаево (177 км) правый берег	20-30	278±35	87.9	375	88.1	
	Разногравье	2016±580		10±1		
	0-10	195±75		275±150		
	10-20	266±100		170±70		
	левый берег	20-30	338±160	228.7	370±300	167.0
		Разногравье	1580±117		16±4	
		0-10	654±115		690±150	
		10-20	544±80		430±220	
Першинское (214 км) правый берег	20-30	692	121.3	430±100	94.1	
	Разногравье	745		22±3		
	0-10	280		242±25		
	10-20	75		39±6		
	левый берег	20-30	34	286.4	21±12	154.1
		Разногравье	1032		6±2	
		0-10	680		417±40	
		10-20	1006		695±70	
Затеченское (237 км) правый берег	20-30	616	231.1	245±45	84.1	
	Разногравье	400		40		
	0-10	1500		775±100		
	10-20	277		60±16		
	20-30	212		13±4		

(Окончание табл. 16.10)

Место отбора проб	Глубина, см	⁹⁰ Sr		¹³⁷ Cs	
		Бк/кг	кБк/м ²	Бк/кг	кБк/м ²
Фоновый участок	Разнотравье	10±0.4	3.4	10	7.0
	0-10	16±0.5		30±15	
	10-20	8±0.1		22±12	

траций с глубиной наблюдался только на площадках вблизи сел За-теченское и Першинское. На большинстве участков концентрации радионуклидов незначительно изменяется по глубине почвенного профиля (см. табл. 6.10 и 6.11). Выравнивание миграционной способности ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в пойменных почвах отчасти обусловлено избыточным увлажнением. Кроме того, на характер распределения радионуклидов в почвенных профилях, по-видимому, оказывает влияние перемещение органо-минеральных тонкодисперсных частиц с поверхностными и паводковыми водами, частичный смыв песчаных наносов в реку и перекрытие их свежим речным аллювием, т.е. вертикальное распределение в значительной мере определяется генезисом пойменных почв.

В пользу такого объяснения свидетельствуют также данные о физико-химическом состоянии радионуклидов в пойменных почвах и прочности их фиксации на почвенных частицах. В момент сброса сточных вод радионуклиды находились преимущественно в растворе, но с течением времени в процессе взаимодействия с почвенно-поглощающим комплексом произошла трансформация их физико-химических форм («Медико-биологические...», 2000). Основная часть ¹³⁷Cs прочно фиксировалась почвой, включаясь в кристаллическую решетку глинистых минералов, ⁹⁰Sr лишь частично сорбировался почвенными частицами по методу ионного обмена. В настоящее время в пойменных почвах р. Течи подвижные формы ⁹⁰Sr составляют 89 %, на долю прочно фиксированных приходится 11 %, у ¹³⁷Cs преобладают прочно фиксированные формы 98.4%, обменные и кислоторастворимые составляют 1.6 % (Pozolotina et al., 1999; Михайловская и др., 2002).

Гидрологический режим реки (периодические половодья и паводки, сток поверхностных вод) делает радиоэкологическую ситуацию в пойме очень динамичной. Векторы горизонтальной миграции радионуклидов направлены как в сторону реки, так и от нее: с одной стороны, возможно поступление дополнительных количеств радионуклидов в пойму с водным потоком от Асановских болот во время половодий, с другой — возможно вторичное поступление радионуклидов из пойменных почв в реку. Косвенно об этом свидетельствуют полученные нами данные о том, что на протяжении реки водный сток возрастает

Таблица 6.11

Содержание радионуклидов в почвенно-растительном покрове центральной поймы р. Течи

Место отбора проб	Глубина, см	⁹⁰ Sr		¹³⁷ Cs	
		Бк/кг	кБк/м ²	Бк/кг	кБк/м ²
Бродокалмак (95 км) правый берег	Разнотравье	64±5	15.5	31±10	205.4
	0-10	16±7		2186±155	
	10-20	42±6		1268±95	
	20-30	37±8		140±15	
левый берег	30-40	18±6		46±5	
	0-10	243±21	143.0	172±106	45.5
	10-20	130±50		69±19	
	20-30	39±6		59±9	
30-40	19±4	64±3			
Бугаево (177 км) правый берег	Разнотравье	2090±200	613.9	10	476.0
	0-10	1470±100		1320±230	
	10-20	2080±150		1250±215	
	20-30	1270±140		1310±450	
Першинское (214 км) правый берег	Разнотравье	375±55	34.1	10	56.1
	0-10	250±40		585±100	
	10-20	80±5		30±7	
	20-30	18±2		5	
левый берег	Разнотравье	2580±300	375.6	10	125.0
	0-10	1050±160		470±150	
	10-20	890±50		350±40	
	20-30	750±80		240±80	
Затеченское (237 км) правый берег	Разнотравье	97±20	24.1	40	58.1
	0-10	190±55		490	
	10-20	55±15		54	
	20-30	13±5		43	
Фоновый участок	Разнотравье	39±6	4.2	10	5.9
	0-10	32±4		60±18	
	10-20	10±2		10	
	20-30	5±0.6		10	

за счет притоков в десять раз, в то же время концентрация ⁹⁰Sr в воде снижается только в два раза, т.е. пропорционального разбавления не происходит (Трапезников и др., 1993).

Поступление радионуклидов в растения. В первые годы после загрязнения реки концентрации радионуклидов в растительности поймы мало отличались от их содержания в почвах («Медико-биологические...», 2000). Однако уже в 1955-1956 гг. в разнотравье обнаруживались преимущественно ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs — их вклад в суммарную активность составлял примерно 46 % и 10 %. К началу 70-х годов спад концентраций радионуклидов в почвах вниз по течению реки был более резким, чем в растениях. Расстояние полууменьшения содержа-

Таблица 6.12

Содержание радионуклидов в надземной массе разных видов растений, Бк/кг, и коэффициенты накопления (КН) на участке в верховье р. Течи

Проба	^{90}Sr	КН (^{90}Sr)	^{137}Cs	КН (^{137}Cs)
Разнотравье - фоновый уровень	10±0.4	2.50	10±0.5	0.16
Разнотравье	1142±19	0.758	186±26	0.028
Злаки	911±59	0.605	143±16	0.021
Щавель	1501±48	0.997	244±49	0.036
Черда	2179±56	1.446	550±49	0.082
Лопух	2388±49	1.585	167	0.025
Одуванчик	3060±25	2.032	121±33	0.018
Крапива	3308±184	2.196	89	0.013
Бобовые	3709±320	2.462	222	0.033
Лютик	3716±173	2.467	138±11	0.021

ния ^{90}Sr в почве составляло 80-85 км, а в траве — в 3-4 раза больше; для ^{137}Cs — 20 и 60 км соответственно. Непропорциональность перехода изотопов в растения связана, по-видимому, с их разной доступностью растениям на разных участках поймы. В 80-е годы отмечена («Медико-биологические...», 2000) важная особенность: с увеличением плотности загрязнения почв коэффициенты перехода радионуклидов в растения снижались.

Рассмотрим поглощение радионуклидов более детально на примере площадки в прирусловой пойме вблизи с. Бродокалмак (примерно в 100 км от истока), для некоторых видов растений которой определены концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs , а также КН (табл. 6.12). Видно, что разные виды обладают различной накопительной способностью: большие КН ^{90}Sr обнаружены у бобовых и лютика, а максимальное количество ^{137}Cs накапливает черда.

Вне зависимости от видовых особенностей растений коэффициенты биологического поглощения ^{90}Sr много выше, чем ^{137}Cs . В целом удельная масса разнотравья по сравнению с массой почвы мала, поэтому, несмотря на высокие концентрации радионуклидов в расчете на

сухую массу, их вклад в площадное загрязнение почвенно-растительного покрова минимален. С другой стороны, растения являются первым звеном в пищевой цепи, ведущей к человеку. Высокие концентрации радионуклидов в растениях пойменных экосистем, обнаруженные на всем протяжении р. Течи, представляют опасность для населения прибрежных населенных пунктов и заставляют вводить ограничения на использование поймы реки (Позолотина и др., 2000 б; Cabianca et al., 2000).

6.5. Оценка дозовых нагрузок на растения в пойменных ландшафтах р. Течи

В пойме р. Течи наибольшие значения мощностей экспозиционных доз гамма-излучения отмечались в период массированных сбросов радиоактивных отходов. Так, в августе 1951 г. у истока реки они доходили до 180 Р/ч, на берегу Метлинского пруда — до 5.5 Р/ч («Медико-биологические...», 2000). Основными источниками излучения являлись загрязненные донные отложения и почвы затопляемой части поймы. Мощности доз снижались с расстоянием от места сброса на один-два порядка величин. Изменение гамма-полей по ширине прибрежной поймы во многом зависело от ее рельефа, но в большинстве случаев максимальные значения фиксировали вблизи уреза воды.

В 1953 г. в районе с. Бродокалмак мощность экспозиционной дозы в прирусловой пойме колебалась от 0.324 до 2.120 Р/ч. Со временем мощности экспозиционной дозы в пойме реки уменьшались за счет ограничения сбросов и процессов естественного распада радионуклидов. Нами показано (Позолотина и др., 2000 б), что в конце 90-х годов в районе пос. Бродокалмак мощность экспозиционной дозы на высоте 1 м на правом и левом берегах реки варьировала от 7 до 140 мкР/ч, т.е. снизилась за прошедшие 45 лет примерно в 16 000 раз. Для исследований в пойме р. Течи мы выбрали пять участков: два — на правом берегу и три — на левом.

Участок 1 располагался на правом берегу в районе центральной периодически затопляемой поймы. Тип сообщества — разнотравно-злаковый луг. Расстояние от берега около 50 м, берег высокий, примерно 4-5 м. В месте отбора проб напочвенный покров многоярусный, травяной покров густой, высотой 20-70 см, проективное покрытие — 90 %. Растительность представлена неравномерно, чаще пятнами, куртинами. Доминируют злаки, осока. Обильно представлены щавель конский, одуванчик, лютик едкий, мышиный горошек, чина, клевер ползучий. Менее обильны осот, ромашка лекарственная, лапчатка, тысячелистник. Тип почвы — дерново-луговая с погребенным гуму-

совым слоем. Мощность экспозиционной дозы в центральной пойме варьировала от 15 до 44 мкР/ч.

Участок 2 находился на правом берегу в прирусловой пойме примерно в 5-7 м от уреза воды. В этом месте есть пологий спуск к реке. Берег затопляемый, что видно по илистым и песчаным наносам и отмершей массе водорослей, покрыт ивняком, ольхой. В месте отбора проб напочвенный покров многоярусный, травяной покров густой, высокий (средняя высота 0,5 м, максимальная до 1 м), проективное покрытие — 100 %. Тип сообщества — разнотравно-злаковый. Доминируют злаки, осока, череда. Обильно представлен щавель конский. Менее обильны осот, ромашка лекарственная, лапчатка, одуванчик. Остальные виды встречаются рассеянно, единично. Почвенный разрез представлен аллювиально-слоистой пойменной почвой. В районе почвенного разреза прослеживается пятнистость радионуклидного загрязнения, мощность экспозиционной дозы, измеренная с помощью дозиметра ДРТ-01Т, на поверхности почвы колебалась от 80 до 94 мкР/ч, единичные измерения — до 174 мкР/ч.

На левом берегу р. Течи выбрано геохимическое сопряжение, охватывающее надпойменную террасу реки, склон и прирусловую часть поймы.

Участок 3 располагался на террасе высотой 1,5 -2 м над урезом воды. В растительном покрове преобладали сплошные заросли крапивы, одуванчиков, реже встречались злаки. Почва дерново-луговая. Мощность экспозиционной дозы — 16-21 мкР/ч. Участок затопливается во время паводков.

Участок 4 представляет собой склон от речной террасы к прирусловой пойме. Травяной покров составляют злаки, одуванчик, разнотравье. Почва темно-серая лесная с бурыми гумусовыми затеками, ниже 20 см темно-серая с яркими охристыми пятнами, на глубине 65-70 см и ниже залегают слои песка. Гамма-фон на поверхности в месте закладки разреза составлял 85-90 мкР/ч, а на глубине 50-60 см — 35 мкР/ч.

Участок 5 находился в пределах узкой прирусловой поймы, примерно в 3 м от береговой линии. Древесно-кустарниковый ярус представлен ивой и ольхой. В травяном покрове доминируют злаки, на поверхности 3-4-см слой ветоши. Почва аллювиально-слоистая, на глубине 20 см и ниже встречается галька, покрытая охристым налетом. На глубине 50 см отмечено поступление в почвенный разрез грунтовых вод. Мощность экспозиционной дозы на поверхности почвы 80-90 мкР/ч. Присутствие на всех участках синантропных видов (лапчатка, клевер ползучий, подорожник) свидетельствует о том, что территория испытывает антропогенное (рекреационное) воздействие.

Таблица 6.13

Концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в 0-5-см слое пойменных почв р.Течи и обусловленные ими дополнительные дозовые нагрузки на меристематические ткани одуванчика

Участок	Концентрация, Бк/кг		Мощность дозы, мкР/ч	Годовая доза, мР
	^{90}Sr	^{137}Cs		
Фоновый	15	31	1.6	14.0
1. Центральная пойма, правый берег	72	2564	92	808
2. Прирусловье, правый берег	4348	9489	472	4135
3. Терраса, левый берег	255	266	18	153
4. Склон, левый берег	4072	4277	290	2561
5. Прирусловье, левый берег	1951	10830	442	3872

Для расчета текущих дозовых нагрузок на наиболее чувствительные меристематические ткани одуванчика, произрастающего в пойме р.Течи, мы воспользовались методикой расчетов, описанной выше. Данные о концентрациях ^{90}Sr и ^{137}Cs в поверхностном слое почвы и результаты расчета дозовых нагрузок на всех выбранных в прирусловой и центральной поймах реки участках приведены в табл. 6.13. Градиент повышения г-фона хорошо выражен, накопленная за счет распада радионуклидов годовая доза отличается от таковой на фоновом участке в 10-300 раз.

Сравнение мощностей экспозиционной дозы в зоне ВУРСа и в пойме р. Течи свидетельствует о том, что пойменные ценопопуляции испытывают в несколько раз более мощные нагрузки за счет искусственных радионуклидов (см. табл. 6.4 и 6.13).

6.6. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из пойменных экосистем р. Течи

На выбранных пойменных участках в состав ценопопуляции одуванчика входило несколько морфологических форм: *T. off. f. pectinatiforme*, *T. off. f. penicilliforme*, *T. off. f. aequolobum*, *T. off. f.*

Таблица 6. 14

Морфологическая характеристика вегетирующих растений
из ценопопуляций в пойме р. Течи

Участок	Длина листа, см	Число листьев	Число соцветий	Масса 1000 шт. семян, мг
Фоновый Белоярский р-н	28.8±1.6. (20-36)	16.8±2.2 (8-30)	6.1±0.6 (4-10)	370±80
1. Центральная пойма, правый берег	15.5±1.3 (11.0-22.5)	21.0±3.2 (8-37)	6.2±0.8 (3-10)	270±60
2. Прирусловье, правый берег	29.2±1.2 (19-35)	20.7±2.2 (10-38)	6.8±1.1 (3-17)	
3. Терраса, левый берег	18.5±1.5 (12.0-28.5)	23.0±3.4 (12-50)	8.2±0.9 (6-16)	340±80
4. Склон, левый берег	23.8±1.6 (15.1-33.5)	15.8±1.8 (7-27)	8.0±0.9 (3-14)	380±80
5. Прирусловье, левый берег	24.4±1.5 (16.0-35.5)	12.0±1.9 (5-30)	5.0±0.5 (2-9)	420±30

dahlshedtii, *T. off. f. reflexilobum*. Определение форм выполнено по гербарному материалу М.С. Князевым. Важно отметить, что, как и на площадке в зоне ВУРСа, определение принадлежности растений к той или иной форме вызвало большие затруднения, поскольку признаки разных форм наблюдались у растений одновременно в разных сочетаниях. Однако удалось установить, что преобладающей формой на всех участках была *T. f. pectinatiforme*, и семена именно с этих растений мы использовали в экспериментах. Эта же форма преобладала и на фоновом участке в пойме р. Пышмы. Семена собирали с растений, находившихся на стадии развития «средневозрастная генеративная».

Морфологическая характеристика растений из разных ценопопуляций (выборки по 20-30 шт.) включала количество листьев на растении и их размеры, число соцветий, массу 1000 шт. семян (табл. 6.14). Видно, что наименьшие размеры листьев оказались у растений центральной поймы как правого, так и левого берегов. У этих ра-

Таблица 6. 15

Жизнеспособность семенного потомства одуванчика, сформировавшегося в пойме р. Течи

Участок	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Выживаемость, %	Число растений с листом, %	Длина корня, мм
Фоновый	42.2±4.7	54.2±6.5	50.5±7.6	33.3±2.8	42.5±2.4
1. Центральная пойма, правый берег	30.0±5.8	42.6±2.5	32.5±2.1	13.8±4.0	33.2±4.0
2. Прирусловье, правый берег	39.2±4.6	42.4±5.8	29.4±3.1	20.2±4.6	52.1±6.1
3. Терраса, левый берег	56.8±5.8	67.4±6.1	54.8±3.7	32.4±4.6	38.9±3.6
4. Склон, левый берег	41.1±6.5	72.3±7.6	67.7±7.6	36.3±4.6	26.7±2.8
5. Прирусловье, левый берег	30.4±2.8	41.7±4.5	38.7±4.2	27.3±4.2	36.3±3.8

стений наблюдалась ростовая компенсация за счет увеличения числа листьев. Мы полагаем, что эта особенность растений связана с усиленной рекреационной нагрузкой на данные участки. В остальных случаях достоверной разницы с фоновой выборкой из поймы р. Пышмы в Белоярском районе по всем морфологическим показателям не обнаружено. Показатели массы 1000 шт. семян варьируют в пределах 270-420 мг и отличаются от фоновой выборки незначительно.

Усредненные данные, характеризующие семенное потомство растений, приведены в табл. 6.15. На первый взгляд, какой-либо определенной связи показателей жизнеспособности семенного потомства с уровнем радиоактивного загрязнения участков не прослеживается. Поскольку данные по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков коррелируют между собой, более подробно анализируем на каждом участке индивидуальную изменчивость наиболее важного интегрального показателя — выживаемости пророс-

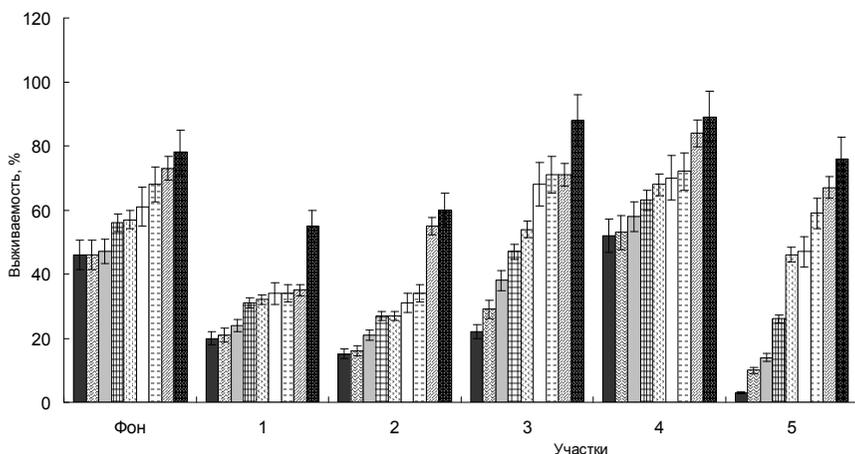


Рис. 6.10. Индивидуальная изменчивость жизнеспособности семенного потомства из ценопопуляций поймы р. Течи

тков. Из рис. 6.10 видно, что амплитуда изменчивости этого показателя для большинства выборок, испытывающих длительное облучение низкой интенсивности, шире, чем для фоновой ценопопуляции. Исключением являются растения с участка 4, семенное потомство которых обладает высокими показателями жизнеспособности и относительно узким интервалом изменчивости.

Дисперсионный анализ подтвердил достоверность индивидуальных различий между растениями по жизнеспособности семенного потомства в пределах каждого участка по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков ($F = 15,2, 11,2$ и $5,4$ соответственно). Кроме того, обнаружены значимые различия между фоновой и импактными выборками с участков 1, 2, 4, 5 по всем выбранным критериям — для разных показателей критерий Фишера равен от 2,89 до 26,40.

В дополнение к анализу выживаемости рассмотрим данные, характеризующие скорость роста растений на первых этапах развития. Как видно из табл. 6.15, высокая выживаемость проростков на участке 4 не сопровождается быстрой скоростью роста корней. Наиболее длинные корни сформировались у растений с максимально загрязненного участка 2 в прирусловой пойме на правом берегу. Длину корней измеряли у каждого проростка, поэтому мы можем оценить также внутрисемейную изменчивость данного показателя. Среди семей из поймы р. Течи примерно у половины вариационные кривые распределения

Таблица 6.16

Частота встречаемости аномальных проростков одуванчика в выборках

Участок	Все органы	Семядоли		Листья	
		цвет	форма	цвет	форма
Фоновый	1.9±0.8	1.8±0.2	28.2±2.7	1.6±0.5	4.2±1.2
1. Центральная пойма, правый берег	3.7±1.2	8.6±3.4	26.1±5.8	0.8±0.2	13.1±5.4
2. Прирусловье, правый берег	3.1±0.9	13.2±2.5	22.1±5.4	8.8±3.1	5.9±1.9
3. Терраса, левый берег	1.7±0.3	7.7±1.5	20.3±4.6	0.5±0.2	8.5±2.4
4. Склон, левый берег	1.9±0.2	2.9±1.2	41.5±7.1	5.0±1.2	6.5±1.3
5. Прирусловье, левый берег	3.3±0.9	2.4±1.1	24.1±5.7	10.0±3.7	2.5±1.2

признака были двухвершинными, у остальных — левосторонне-асимметричными.

Большой интерес представляет анализ частоты встречаемости морфологических аномалий в разных выборках (табл. 6.16). Видно, что в большинстве облучаемых ценопопуляций формируется больше потомков, имеющих глубокие изменения всех органов, а также проростков с хлорофильными нарушениями семядолей и листьев.

Рассмотрим изменчивость жизнеспособности семенного потомства, сформировавшегося на одной из наиболее загрязненных площадок (участок 5, прирусловая пойма, левый берег) за период с 1994 по 2000 гг. В отдельные годы (1994, 1998 гг.) выживаемость семенного потомства не отличалась от фона или была достоверно ниже (рис. 6.11), например в 1995, 1996, 1999 и 2000 гг. Преимущество импактной выборки над фоновой отмечено в 1997 г., хотя назвать его эффектом гормезиса нельзя — за указанные годы темпы роста и развития растений на ранних этапах развития ни разу не выходили за пределы видовой нормы реакции, характерной для фоновой ценопопуляции.

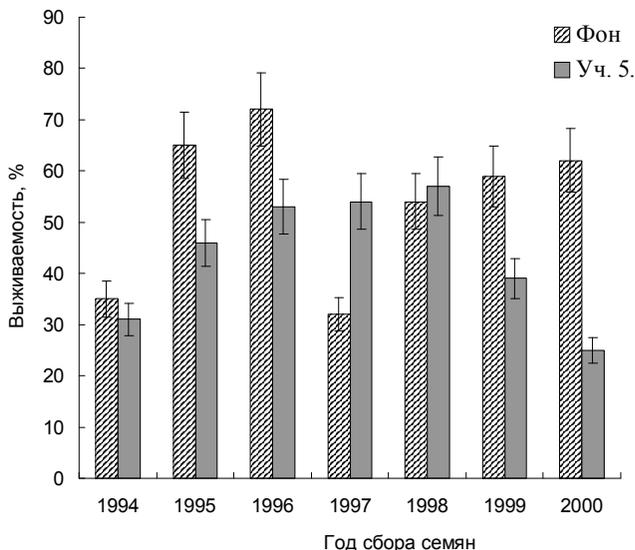


Рис. 6.11. Временная изменчивость выживаемость семенного потомства с участка 5 в пойме р. Течи и в фоновой ценопопуляции

Одна из важнейших задач экологии — ответить на вопрос, что в большей степени определяет устойчивость организмов к тем или иным воздействиям: генотип или условия среды обитания. В некоторых работах (Моран, 1973) показано, что роль генного потока между популяциями не столь существенна у растений, как ожидалось из теоретических представлений. Селективные условия среды как будто много эффективнее для дивергенции, чем обмен генетическим материалом. Всегда ли картина такова?

Анализируя результаты, характеризующие разные ценопопуляции, мы обратили внимание на сходство по выживаемости проростков выборок с участков 1 и 2, расположенных в центральной и прирусловой поймах правобережья (см. рис. 6.10). Можно предполагать, что пространственная изоляция между участками не достаточно велика и происходит обмен генетического материала за счет переноса семян, т.е. в сущности на этих участках произрастает единая популяция. Выборки с участков 3, 4, 5, напротив, демонстрируют все разнообразие групповых характеристик. Пространственных барьеров в этом случае также не существует, но условия среды (различия по уровню радионуклидного загрязнения составляют два порядка величин) играют важную роль.

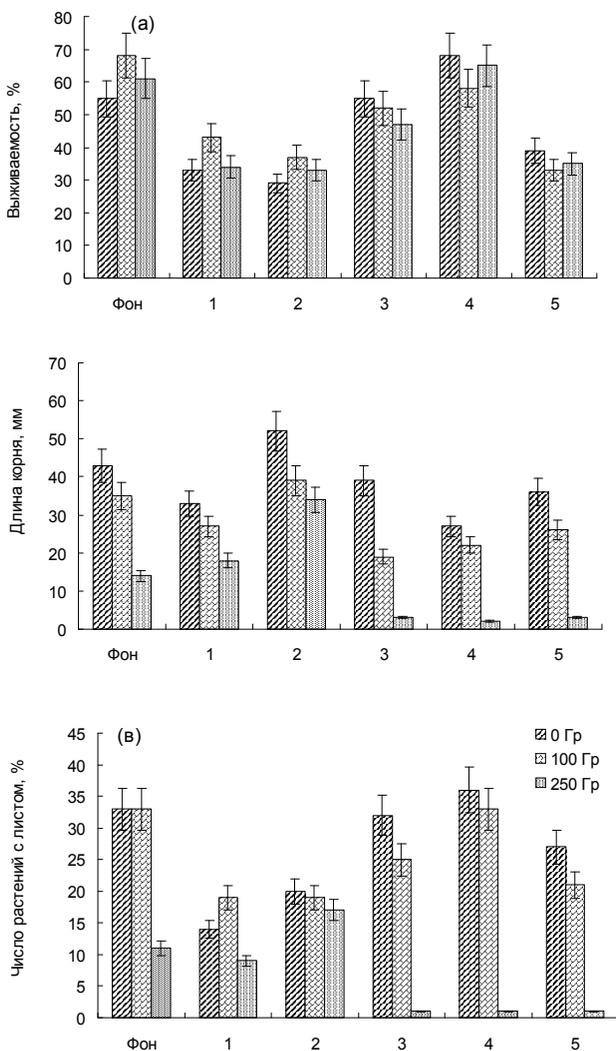


Рис. 6.12. Влияние дополнительного облучения семян с разных участков (1-5) поймы р. Течи на выживаемость проростков (а), длину корня (б) и темпы листообразования (в)

Для оценки адаптационного потенциала семенного потомства, сформировавшегося в условиях повышенного радиационного фона, семена подвергли дополнительному провокационному облучению в дозах 100 и 250 Гр при мощности дозы 1.5 Р/с. По показателям

энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков не обнаружено отрицательного действия провокационного облучения, что подтверждает и дисперсионный анализ: критерии Фишера равны 0.43, 0.33, 0.15 соответственно. На рис. 6.12, а показано отсутствие подавляющего эффекта облучения в этих дозах по критерию выживаемости растений. В некоторых выборках наблюдалась даже тенденция повышения выживаемости проростков при облучении в дозе 100 Гр.

Однако угнетение отчетливо проявилось в снижении скорости роста корней и формировании у проростков первого настоящего листа, что свидетельствует о задержке клеточного деления в меристематических тканях (рис. 6.12, б, в). Во всех вариантах опыта облучение в дозе 250 Гр вызвало угнетение ростовых процессов, особенно чувствительными оказались растения левобережных ценопопуляций. Вновь обращает на себя внимание сходство ответной реакции на провокационное облучение в пределах выборок с правобережья (участки 1, 2) и левобережья (участки 3-5). Напомним, что площадки на правом и левом берегах разделяет расстояние примерно в 5 км. Полученные результаты позволяют рассматривать выборки растений с двух участков на правом берегу как единую популяцию. То же самое можно сказать о трех участках левобережья, расстояние в 25 м, разделяющее их, не является препятствием для распространения семян, а также для оккупации территории за счет вегетативного размножения организмов, и, следовательно, совокупность растений на трех площадках — единая популяция.

Дисперсионный анализ также подтвердил значимость влияния дополнительного облучения на скорости роста корней и процессы формирования настоящих листьев (F равны 11.1 и 40.1 соответственно). Сравнение импактных выборок из пойменных экосистем р. Течи с фоновой по методу Шеффе свидетельствует о том, что растения с левобережья в результате дополнительного облучения были угнетены в большей степени, чем фоновые, а с правобережья — в меньшей. Видимо, при формировании радиустойчивости семенного потомства большую роль играет генетическое родство между организмами, произрастающими на площадках в отсутствие изоляционных барьеров, чем радиационная нагрузка на конкретные материнские растения. Подобное большее сходство облучаемых популяций между собой, чем с удаленным контролем, наблюдали на территории ВУРСа на примере василька шероховатого и другие исследователи (Лысенко и др., 1999).

Интересно и непротиворечиво дополняют морфологический анализ цитогенетические данные, полученные для двух выборок с наиболее

Таблица 6.17

Влияние провокационного облучения на число хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы

Участок	Доза, Гр	Клетки с aberrациями, %
Фоновый	0	1.18±0.60
	100	11.1±2.1*
	250	35.6±4.9*
№ 2	0	8.55±2.42
	100	6.7±2.4
	250	12.0±2.7
№ 5	0	5.91±2.21
	100	7.4±2.2
	250	23.7±3.8*

* Различия с необлученным контролем достоверны, $p < 0.05$.

загрязненных участков с правого и левого берегов (табл. 6. 17). Видно, что провокационное облучение вызвало у семян фоновой выборки повышение числа хромосомных нарушений в 10 раз при дозе облучения 100 Гр и примерно в 30 раз — при дозе облучения 250 Гр. В выборке с левобережья (участок 5), где и без провокационного облучения уровень хромосомных aberrаций был выше контрольного в пять раз, при облучении в дозе 250 Гр он повысился в 4 раза, а в дозе 100 Гр дополнительного повышения не наблюдалось.

В выборке семян с максимально загрязненного участка правобережья (№ 2) у растений после провокационного облучения в дозах 100 и 250 Гр уровень хромосомных aberrаций достоверно не повысился. Фактически для этой выборки не отмечены значимые различия с необлученным контролем ни по одному морфологическому или цитогенетическому показателю.

Таким образом, результаты исследований ценопопуляций одуваника в пойме р. Течи непротиворечиво согласуются с данными работ, выполненных на территории ВУРСа. Более того, эти два блока исследований существенно дополняют друг друга, расширяя градиент радиационных нагрузок и подтверждая сходство индуцированных эффектов в широком диапазоне малых доз.

Резюме

За прошедшие после ядерных инцидентов годы процессы перераспределения радиоактивных веществ не привели к расширению загрязненной территории в Уральском регионе. Наибольшие концентрации ^{90}Sr наблюдаются в пределах центральной оси Восточно-Уральского радиоактивного следа. Оценка общих запасов радионуклидов, выполненная с использованием оригинальных методических приемов, показала, что в результате Кыштымской аварии на территорию ВУРСа поступило 0,1-0,4 ПБк ^{90}Sr , что удовлетворительно согласуется с оценками, полученными другими авторами. Количество ^{137}Cs , перенесенного в 1967 г. с берегов оз. Карачай, оказалось значительно выше официальных оценок (примерно на порядок величин) и равно 72 ТБк. Различия обусловлены, по-видимому, заниженной оценкой поступления радионуклидов из этого источника. Кроме того, по нашим данным, в результате Кыштымской аварии и ветрового переноса с оз. Карачай в окружающую среду поступило не менее 1 ТБк $^{239,240}\text{Pu}$.

Концентрация ^{90}Sr в различных частях древесных растений (в древесине, коре, ветках, листьях и хвое) в зоне ВУРСа в 2-30 раз превышает фоновый уровень, причем это избыточное загрязнение зависит не только от содержания радионуклида в почве, но и от его распределения в почвенном профиле и от видовых особенностей растений. Содержание ^{137}Cs сходно в гомологичных органах березы и сосны из разных мест обитания, а максимум накопления отмечен в коре деревьев.

Для пойменных ландшафтов р. Течи, также загрязненных в результате деятельности ПО «МАЯК», характерны повышенные уровни радионуклидов на всем протяжении реки. При этом участки центральной поймы в ряде случаев аккумулируют радионуклиды в большей степени, чем прирусловые. Особенности пойменного почвообразования накладывают отпечаток на миграционную способность радионуклидов вдоль реки и по ширине затопляемой зоны, на их распределение в почвенном профиле, а следовательно, и на поступление их в растения.

Дозовые нагрузки за счет искусственных радионуклидов на наиболее чувствительные меристематические ткани растений превышают фоновые в 1.5-10 раз на территории ВУРСа и в 2.5-40 раз — в пойменных ландшафтах р. Течи.

Длительное исследование локальных ценопопуляций одуванчика, произрастающих в условиях радионуклидного загрязнения, позволи-

ло выявить весь спектр эффектов, описанных при длительном действии на живые организмы малых доз радиации: стимулирующий, подавляющий, индифферентный, причем нет определенной связи наблюдаемых эффектов с величиной дозовой нагрузки. Обнаруженная нестабильность эффектов является, на наш взгляд, свидетельством того, что продолжительное радиационное воздействие в широком диапазоне малых доз индуцирует нелетальные изменения в геноме, реплицирующиеся в чреде поколений. Возникшая эпигенетическая нестабильность проявляется на всех уровнях организации: на молекулярно-клеточном наблюдается повышение числа хромосомных аберраций, на организменном — изменяются скорости развития растений на ранних этапах онтогенеза, на популяционном — увеличивается диапазон изменчивости разных показателей и возрастает тератологический эффект в семенном потомстве. Не исключено также прямое действие малых доз радиации, вызывающее при взаимодействии с другими экологическими факторами среды синергические или антагонистические эффекты у растений.

ИЗУЧЕНИЕ НАКОПЛЕНИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И БИОЛОГИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ НА РАСТЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ ЕСТЕСТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В РАЙОНЕ АЛДАНСКОГО НАГОРЬЯ РЕСПУБЛИКИ САХА

В предыдущей главе были рассмотрены данные о радиоактивном загрязнении наземных биогеоценозов искусственными радионуклидами, главным образом ^{90}Sr и ^{137}Cs , которые можно считать биогенными элементами, поскольку они являются химическими аналогами Ca и K. В процессе поиска и разработки урансодержащих рудных месторождений возможно образование зон, характеризующихся повышенным содержанием естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{226}Ra в компонентах природных экосистем. В данной главе приведены материалы, обобщающие результаты комплексного радиоэкологического исследования техногенных ландшафтов Южной Якутии, в ходе которого выявлены особенности миграции и распределения в почвенно-растительном покрове ^{226}Ra и ^{238}U , а также оценено их биологическое воздействие на растения на примере ольхи кустарниковой (*Dushekia fruticosa* Rupr.).

7.1. Характеристика радиоэкологической ситуации в районе геологической разведки уранового месторождения на Алданском нагорье

Прежде чем обсуждать закономерности миграции и накопления тяжелых естественных радионуклидов в южных районах Республики Саха (Якутия), кратко рассмотрим результаты оценки уровня глобальных радиоактивных выпадений. Мониторинг за этими выпадениями, сформировавшимися в верхних слоях атмосферы во время испытания ядерного оружия и выпадающими на земную поверхность в течение многих лет, ведется во всем мире. О закономерностях миграции основных реперных радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове разных географических зон накоплен большой материал (Моисеев, Рамзаев, 1975; Тюрюканова, 1976; Куликов и др., 1990). Якутия мало изучена в этом отношении. Проблема тем более важна, что в центральных районах республики в 70-е годы было проведено несколько серий так называемых «мирных» ядерных взрывов (Булатов, 1996).

Исследуемая территория находится в центральной части Алданского нагорья, в зоне средней тайги, на высоте 700-800 м над ур. м.

Таблица 7.1

Плотность загрязнения искусственными радионуклидами
30-см слоя почвы, кБк/м²

Место отбора проб	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	¹³⁷ Cs/ ⁹⁰ Sr
Алданское нагорье	2.6±0.5	3.7±0.8	1.4
Центральная Якутия	3.0±0.6	3.7±0.8	1.2

Для ключевого участка характерны типичные для холодного гумидного климата почвы — подбуры (Таргульян, 1971). Таким почвам свойственна кислая реакция водной вытяжки (рН 4,2-5,4) с постепенным увеличением величины рН до 6,2-6,5 на глубине 25-36 см, и резкое падение содержания гумуса с глубиной. Склоны сопок покрыты смешанным лесом, в котором представлены лиственница сибирская, ель сибирская, кедровый стланик, ольха кустарниковая, ива Шверина, чозения, березы. В кустарничковом ярусе преобладают багульник и голубика, отмечено большое разнообразие травянистых растений, мхов и лишайников (Михайловская и др., 1995, 1996).

Результаты исследований плотности загрязнения почвенно-растительного покрова приведены в табл. 7.1. Сравнивая содержание радионуклидов в почвах Алданского нагорья и Центральной Якутии (пойма р. Лены в окрестностях г. Якутска), можно заключить, что различия между ними недостоверны. По литературным данным (Aarkrog et al., 1995), к началу 90-х годов плотность загрязнения почв ⁹⁰Sr в Северном полушарии на широте 50-60° составляла 1.5 кБк/м², а ¹³⁷Cs — 2.4 кБк/м². Повышенные плотности загрязнения почв искусственными радионуклидами в Республике Саха, возможно, связаны с большим количеством атмосферных осадков и спецификой рельефа.

Изучение вертикального распределения радионуклидов в почвенных профилях показало, что основной запас ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs находится в верхнем 0-5-см слое почвы и постепенно снижается с глубиной (рис. 7.1). Концентрации ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs, характер их распределения в почвенно-растительном покрове свидетельствуют о том, что эти долгоживущие радионуклиды поступили на земную поверхность в составе глобальных радиоактивных выпадений из атмосферы. Вклада каких-либо других источников искусственных радионуклидов не отмечено.

Перейдем к рассмотрению зоны радиоактивного загрязнения естественными тяжелыми радионуклидами ряда ²³⁸U (ТЕРН). Расположенное здесь крупное урановое месторождение относится к гидротермаль-

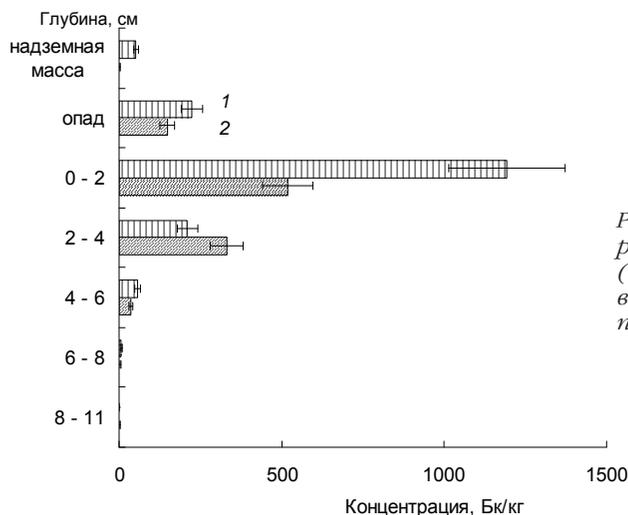


Рис. 7.1. Вертикальное распределение ^{137}Cs (1) и ^{90}Sr (2) в почвенно-растительном покрове

ному гидросоматическому типу (Губкин и др., 1964). На данной территории в течение 30 лет проводились геологические изыскания урановых руд, в ходе которых образовались многочисленные техногенно-нарушенные участки. Они расположены в основном в горных ущельях, дренируемых небольшими речками и безымянными ручьями. Горные склоны, как правило, нарушены при взрывных работах и превращены в отвалы, вершины которых представляют собой промплощадки, покрытые щебнем, обломками вскрышной и горной породы, наносами мелкозема и делювиальных отложений. Выветривание горных пород из отвалов приводит со временем к расширению территорий, загрязненных радионуклидами и включению их в биологический круговорот (Титаева, Таскаев, 1983; «Тяжелые ...», 1990; Собакин, Молчанова, 1994, 1996; Михайловская и др., 1996). В качестве контрольной площадки был выбран склон сопки, удаленной от нарушенных участков не менее чем на 3 км и не испытывающей техногенного воздействия. Почвы и флористический состав растительного покрова фонового и техногенно-нарушенных участков были идентичны.

В почвах, не подверженных техногенному воздействию, содержание ^{226}Ra варьировало от 4,9 до $5,2 \cdot 10^{-7}$ мг/кг, а ^{238}U — от 0,3 до 1,3 мг/кг. На нарушенных участках концентрация радионуклидов в почве и мелкоземе изменялась в более широких пределах, превышая контрольный уровень в 100-1000 раз. Максимальное содержание ТЕРН, обнаруженное в мелкоземе, составляло: для ^{226}Ra — $12 \cdot 10^{-5}$ мг/кг, для ^{238}U — 1090 мг/кг. Содержание ^{232}Th на техногенно-нарушенных участках (0,6 — 3 мг/кг) было выше, чем на контрольных, однако

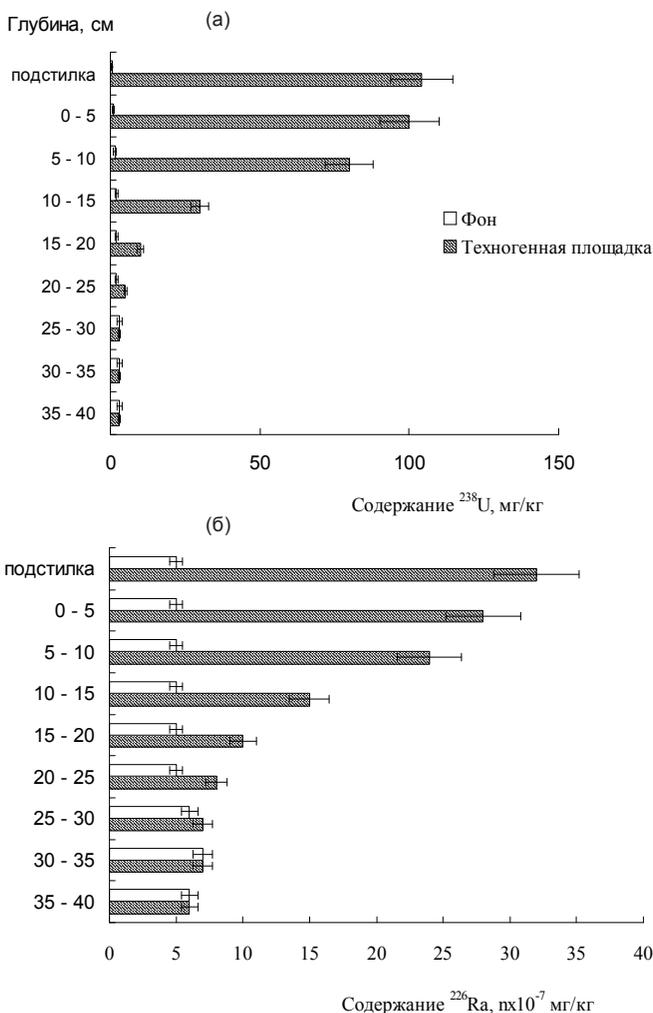


Рис. 7.2. Вертикальное распределение ^{238}U (а) и ^{226}Ra (б) в почвенном профиле фоновой и техногенно-нарушенной площадок

в целом не выходило за рамки средних фоновых мировых величин (Собакин, Молчанова, 1994; Михайловская и др., 1996).

На рис. 7.2 показано типичное вертикальное распределение естественных тяжелых радионуклидов в контроле и в зоне уран-радиевого загрязнения. Видно, что на контрольном участке верхние органогенные горизонты обеднены ураном, но его концентрации увеличиваются вниз по профилю. Распределение радия не дифференцировано, видимо, вынос

Таблица 7.2
Содержание ^{226}Ra и ^{238}U в золе ольхи кустарниковой

Участок	Часть растения	Содержание, мг/кг		КБП	
		^{226}Ra , $\text{n} \cdot 10^{-7}$	^{238}U	^{226}Ra	^{238}U
Фоновый	Листья	20±4	0.9±0.2	4.5	0.7
	Ветки	36±3	1.4±0.3	8.1	1.1
Техногенно-нарушенный	Листья	429±52	5.0±0.2	0.4	0.05
	Ветки	700±15	8.2±2.1	0.7	0.09

последнего из верхних слоев почвы компенсируется его биогенной аккумуляцией. В зоне загрязнения содержание ^{226}Ra в слое лесной подстилки и верхнем горизонте примерно на один порядок, а ^{238}U — на два порядка величин выше, чем в контроле. Начиная с глубины 25-30 см содержание радионуклидов на техногенном и фоновом участках идентично. Приуроченность уран-радиевого загрязнения к верхним слоям почвы свидетельствует о преобладании аэральюг пути поступления радионуклидов в составе продуктов выветривания горных пород, слагающих отвалы.

Концентрации ^{226}Ra в древесных и травянистых растениях, произрастающих на промплощадках, превышают контрольный уровень в 15-80 раз, а ^{238}U — в 3-8 раз (табл. 7. 2). В то же время величины коэффициентов биологического поглощения (КБП), рассчитанные как отношения концентраций радионуклидов в золе растений и субстрате, на техногенно-загрязненных участках оказываются ниже, чем на фоновой территории (Михайловская, 1996).

Для объяснения этой закономерности были проведены специальные исследования (Собакин, Молчанова, 1996), в ходе которых отбирали образцы почв, мелкозема и произрастающей там ольхи кустарниковой на разном расстоянии от отвала. Предположили, что уменьшение содержания урана и радия в субстрате и возрастание при этом КБП у растений может быть связано с относительно большей подвижностью радионуклидов в условиях кларкового содержания и их легкой доступностью растениям. Прямая оценка доли обменных и кислоторастворимых форм радионуклидов свидетельствует о том, что, действительно, по мере удаления от отвала содержание доступных растениям форм возрастает (табл. 7.3). Корреляционный анализ выявил высоко достоверную зависимость между КБП растениями урана

Таблица 7.3

Содержание ^{238}U (мг/кг) и ^{226}Ra ($n \cdot 10^{-7}$ мг/кг) в мелкозем и листьях, в скобках указаны КБП для листьев ольхи кустарниковой (Собакин, Молчанова, 1996)

Расстояние от отвала, м	Содержание в субстрате				Содержание в листьях	
	валовое		подвижные формы, %		^{226}Ra	^{238}U
	^{226}Ra	^{238}U	^{226}Ra	^{238}U		
0	2850±10	840±10	12.3	7.4	150 (0.05)	15 (0.02)
80	272±5	80±3	26.0	18.3	65 (0.23)	5 (0.06)
200	100±5	30±3	40.0	28.0	120 (1.2)	2 (0.06)
400	6.1±0.6	1.8±0.1	50.2	31.2	15 (2.5)	1 (0.5)

и радия и содержанием в субстрате подвижных форм их соединений ($r=0.90-0.95$ при $p<0,05$).

Таким образом, в зоне максимального загрязнения преобладают прочнофиксированные формы урана и радия, поэтому они менее доступны растениям, чем на участках, удаленных от техногенно-нарушенного склона. Возможно, определенную роль в наблюдаемом феномене играет физиологический барьер (корневой барьер), присущий растениям. Известно, что в условиях повышенного содержания токсичных элементов в почвах растения способны ограничивать их поступление в ткани корня и дальнейшее продвижение в надземные органы (Ковалевский, 1991; Шершунова и др., 1984).

Отметим, что накопление ^{232}Th растениями фонового и техногенно-нарушенных участков практически не различалось. Небольшие колебания в содержании этого элемента в мелкозем нивелируются уже в первом звене трофической цепи (Михайловская и др., 1996).

7.2. Оценка дозовых нагрузок в зоне радиоактивного загрязнения

Вынесенные на дневную поверхность ТЕРН создают повышенный радиационный фон, в результате чего природные сообщества подвергаются хроническому облучению в малых дозах. Кроме того, живые организмы получают дополнительное облучение за счет инкорпорированных радионуклидов. Дозиметрия в естественных биогеоценозах является очень важной проблемой, поскольку спектр радионуклидов разнообразен

Таблица 7.4

Содержание радионуклидов в почвах
и формируемый ими гамма-фон

Гамма-фон, мкР/ч	Содержание в почве	
	^{226}Ra , $n \cdot 10^{-7}$ мг/кг	^{238}U , мг/кг
250	880	215
400	1108	299
700	1640	432
1200	3000	840

зен, их территориальное распространение мозаично и способности к миграции и накоплению в разных компонентах экосистем различны.

Гамма- и бета-радиационный фон на обследованной территории мы измеряли с помощью радиометра СРП-68-01 и спектрометра РСР-101М «Поиск-Припять». Мощность экспозиционной дозы фиксировали на высоте 1 м — именно на этой высоте формируется основная масса семян ольхи. Поток β -частиц определяли у поверхности почвы. Отметим, что установлена достоверная корреляция данных по мощности дозы, измеренной с помощью радиометра СРП-68-01 и по содержанию основных ТЕРН в почве (табл. 7.4). Спектрометр РСР-101М «Поиск-Припять» позволяет в полевых условиях анализировать спектры важнейших естественных радионуклидов: ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th . Данные лабораторных анализов показали хорошую сходимость результатов по содержанию ТЕРН, определенных радиохимически и измеренных с помощью прибора.

Дозовые нагрузки на растения в техногенно-нарушенных ландшафтах мы рассчитывали, вычлняя вклад внешнего облучения и внутреннего (за счет инкорпорированных радионуклидов) с учетом особенностей альфа и бета — излучателей. Фактически все альфа и бета-частицы, испускаемые при распаде, полностью поглощаются растительными тканями, поскольку их объем превышает длину пробега этих частиц. Для расчетов мы использовали методические подходы, предложенные в ряде работ (Хайн, Браунелл, 1958; Таскаев, Шуктомова, 1980).

Мощность экспозиционной дозы **внешнего гамма-излучения** определяли с помощью прибора СРП-68-01, поверенному по ^{226}Ra , затем рассчитывали поглощенную дозу. Мощность эквивалентной поглощенной дозы, создаваемой бета-излучением урана и радия — **внешнее бета-излучение**, — рассчитана по формуле: $D = 8,10 E q g(h)$,

Таблица 7.5

Мощность поглощенной эквивалентной дозы, рассчитанная для ольхи кустарниковой в разных местах произрастания, на расстоянии 100 см над поверхностью почвы (в скобках указан % от суммарной мощности)

Суммарная мощность дозы н ¹⁰ - ² мкЗв/ч	Внутреннее облучение, н ¹⁰ - ² мкЗв/ч			Внешнее облучение, н ¹⁰ - ² мкЗв/ч	
	²³⁸ U	²²⁶ Ra	²³² Th	гамма	бета
21 (100%)	0.6 (2.9%)	3.4 (16.2%)	0.086 (0.4%)	15 (71%)	2 (9.5%)
1100 (100%)	12 (1.1%)	35 (3.1%)	0.086 (0.007%)	950 (86.4%)	103 (9.4%)

где E — средняя энергия бета-излучения, равная 1,3 Мэв; q — плотность бета-частиц на поверхности почвы (измерена с помощью прибора РСР-101, в частиц/см²·мин); h — расстояние от поверхности почвы до уровня, на котором производится расчет мощности дозы, (в нашем случае измерения проводили на расстоянии 100 см, так как на этом уровне находится основная масса семян ольхи); $g(h)$ — функция, учитывающая ослабление бета-излучения в воздухе, определялась по формуле, приведенной в монографии Дж. Хайна и Г. Браунелла (1958).

Мощность поглощенной эквивалентной дозы **внутреннего облучения** рассчитывали по формуле, приведенной в работе А.И. Таскаева и И.И. Шуктомовай (1980). $D = 51,2 E C Q$, где 51,2 — коэффициент, учитывающий размерность, приняту в формуле; E — средняя энергия частиц на один распад в Мэв (для ²³⁸U = 4.18 Мэв, ²²⁶Ra = 4.78 Мэв, ²³²Th = 3.98 Мэв); C — концентрация изотопа в ткани мКи/г сырого веса (определяли радиохимически); Q — коэффициент качества, равный для альфа-частиц 10, а для бета-излучения — 1.

Анализ данных табл. 7.5 показывает, что на уровне 100 см от поверхности почвы гамма-излучение вносит основной вклад в суммарную дозу (71-86,4 %), на долю внешнего бета-излучения приходится примерно 9,5 %. Вклад инкорпорированных радионуклидов (²³⁸U, ²²⁶Ra, ²³²Th) варьирует от 0,01 до 16,2%, наибольшее влияние оказывает ²²⁶Ra. С увеличением уровня загрязнения (фона) доза, вносимая инкорпорированными радиоизотопами, уменьшается. В дальнейшем мы будем ука-

зывать только мощность экспозиционной дозы гамма-излучения на площадках, поскольку его вклад намного превышает долю внешнего бета-излучения и дозовую нагрузку от инкорпорированных радионуклидов.

7.3. Оценка жизнеспособности и радиоустойчивости семенного потомства ольхи кустарниковой (*Dushekia fruticosa* Rupr.), произрастающей в зоне загрязнения ТЕРН

Последствия воздействия ТЕРН остаются предметом научных дискуссий (Бурлакова, 1994). Во многих работах (Кузин, 1991; «Тяжелые ...», 1990) показаны явления радиационного горемезиса, т.е. повышение выживаемости и плодовитости, ускорение процессов роста и развития, возрастание устойчивости к инфекциям и неблагоприятным факторам среды под действием малых доз этих излучателей. Однако в других исследованиях установлено угнетение роста и развития растений (Cannon, 1952; Востокова, 1961), повышение риска возникновения канцерогенеза и генетических нарушений в потомстве облученных в малых дозах организмов (Leonard et al., 1979; Шумный и др., 1993).

Из многообразия растений Якутии, изученных нами в плане их радиочувствительности (Журавская и др., 1997), в данной работе для оценки биологического действия повышенного фона радиации выбрана ольха (*Dushekia fruticosa*, Rupr.), поскольку она является первым кустарниковым видом, спонтанно заселяющим изученные техногенно-нарушенные территории. Возраст растений на площадках составлял 10-20 лет, большинство из них обильно плодоносило. Для изучения влияния радиоактивного загрязнения на растения во всей полноте градиента на территории условно выделили семь площадок с гамма-фоном 20-40; 100-150; 200-300; 400-500; 600-700; 800-900; 1000-1100 мкР/ч. Семена ольхи собирали с 5-12 растений на каждом участке, что позволило не только оценить в среднем жизнеспособность семенного потомства по комплексу ростовых критериев, но и учесть индивидуальную изменчивость показателей в выборках. Анализ хромосомных аберраций в клетках корневой меристемы проводили на временных окрашенных ацетоарсеином препаратах, просматривая по 40-48 корешков (около 500 анафаз) на вариант (Позолотина и др., 2000а).

Используя дополнительное провокационное облучение семян, исследовали уровень адаптации растений к радиационному фактору в зависимости от давления этого фактора на материнские растения в период формирования семян. Облучение проводили γ -квантами ^{60}Co на установке «Исследователь» при мощности дозы 15,7 Р/с.

Для характеристики семенного потомства нами был использован комплекс критериев (табл. 7.6). Анализ результатов показывает, что

Таблица 7.6

Характеристика жизнеспособности семян ольхи в зависимости от радиационных условий в местах произрастания

Гамма-фон, мкР/ч	Масса 1000 шт. семян, мг	Энергия прорастания, %	Выживаемость, %	Листообразование, %	Анафазы с аберрациями, %
Фоновый участок	340 (287-397)	19.6±4.2 (0.5-37.5)	38.2±5.3 (17.5-60.0)	23.0±3.7 (7.5-44.5)	2.5±1.7
100-150	399 (383-418)	19.0±4.1 (0.3-46.5)	31.8±3.6 (27.5-50.0)	19.3±2.8 (7.8-40.6)	7.5±2.1
200-300	342 (330-383)	32.2±2.3 (6.3-46.5)	53.7±2.7 (36.3-79.0)	33.7±2.4 (17.3-46.0)	3.6±2.1
400-500	374 (244-441)	32.0±3.8 (30.6-34.0)	53.4±2.9 (49.6-60.0)	32.2±3.1 (26.0-50.6)	3.3±2.6
600-700	405 (397-417)	30.6±4.0 (23.7-48.5)	55.8±4.2 (47.6-72.0)	41.3±3.2 (32.6-59.3)	-
800-900	312 (297-320)	41.5±3.6 (26.0-60.0)	58.3±3.5 (42.0-74.5)	37.0±4.8 (25.3-56.0)	4.9±2.3
1000-1200	255 (241-270)	37.1±4.6 (23.0-75.5)	52.5±3.5 (36.5-84.0)	34.7±4.7 (24.3-53.3)	2.3±1.3

масса семян, сформировавшихся в условиях разной радиационной нагрузки, варьирует, при этом не наблюдается определенной связи с мощностью поглощенной дозы. Не отмечено также корреляции массы семян с такими показателями, как их энергия прорастания, всхожесть и выживаемость проростков. Семена, собранные с фоновых (мощность экспозиционной дозы 20-40 мкР/ч) площадок, уступают по энергии прорастания потомству, сформировавшемуся при мощности экспозиционной дозы свыше 200 мкР/ч.

Данные по выживаемости проростков дополняют представление о лучшей жизнеспособности семенного потомства, сформировавшегося в условиях повышенного радиационного фона. Выборки были достаточно представительны, в контроле исследованы посемейно семена с 12 деревьев, на площадках с повышенным фоном — с 5-10 деревьев. Проведенный дисперсионный анализ подтверждает значимость индивидуальных различий семенного потомства с разных растений ($F=38.34$ при $F_{0.01}=6.98$), а также достоверность влияния радиационных условий на

площадках на выживаемость проростков ($F=5.80$ при $F_{0,01}=4.82$). Отметим, что диапазон изменчивости всех показателей в облучаемых выборках шире и сдвинут в сторону более высоких значений.

Очень важным критерием, характеризующим начало функционирования апикальной меристемы проростков, является число растений с настоящими листьями через месяц с момента проращивания (см. табл.7.6). Видно, что процесс листообразования также более успешно идет в выборках, сформировавшихся в условиях радиационного фона от 200 до 1200 мкР/ч, что подтверждено статистически ($F=29.44$ при $F_{0,01}=4.82$). Анализ хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы показал, что в спектре нарушений преимущественно встречаются фрагменты, мосты зафиксированы единичные. В целом достоверного влияния радиационного фактора на частоту хромосомных aberrаций у семенного потомства не обнаружено ($F=0.7$, при $F_{0,05}=2.4$). Даже в варианте с гамма-фоном 100-150 мкР/ч различия с контролем по уровню хромосомных нарушений статистически недостоверны ($t_{Si}=1,85$ при $t_{0,05}=2,1$).

Таким образом, результаты наших исследований свидетельствуют о более высокой жизнеспособности семян ольхи кустарниковой, сформировавшихся в условиях повышенного радиационного фона. Лишь в одном случае (фон 100-150 мкР/ч) можно говорить о тенденции повышения уровня хромосомных aberrаций у семян облучаемой выборки растений. В целом полученные данные свидетельствуют об эффекте пострадиационной стимуляции. Подобные результаты получены и другими исследователями на растительных объектах (Mewissen et al., 1959; «Тяжелые ...», 1990). По всем критериям показано отсутствие линейной зависимости качества семенного потомства от уровня (от 100 до 1200 мкР/ч) повышенного радиационного фона на участках произрастания материнских растений. Это характерно для действия малых доз на все живые объекты (Кузин, 1991).

В ряде работ (Журавская, 1993; Журавская и др., 1995) было изучено влияние повышенного гамма-фона на те же вегетирующие растения ольхи кустарниковой, с которых нами были собраны семена. Основное внимание было уделено изменчивости биохимических характеристик, в частности особенностям фотосинтеза. Установлено, что в условиях гамма-фона 200-400 мкР/ч наблюдается увеличение суммарного содержания хлорофилла в листьях ольхи и, как следствие, повышение интенсивности фотосинтеза. Кроме того, отмечена активация фермента рибулозо-1,5-дифосфат карбоксилазы. С дальнейшим ростом гамма-фона активность фермента и содержание хлорофилла снижаются. Изучение энзиматических защитных систем ольхи пока-

зало, что активность пероксидазы как в условиях естественного гамма-фона, так и повышенного была очень низка, по-видимому, этот фермент не играет значительной роли в системе антиоксидантной защиты. Протекторную функцию выполняют низкомолекулярные антиоксиданты, содержание которых в листьях растений возросло с увеличением радиационного фона от 170 до 590 мкэкв/г. Отмечено также увеличение содержания белка на 1 г ткани листа с ростом дозой нагрузки (Журавская, 1993).

Приведенные выше данные позволяют более точно интерпретировать установленный нами факт повышенной жизнеспособности семян, сформировавшихся в условиях загрязнения ТЕРН. Отметим, что в реальных условиях практически невозможно отделить химическое действие тяжелых естественных радионуклидов от радиационной составляющей. Адаптационные механизмы, по-видимому, были разнообразны и охватывали весь спектр воздействий в совокупности, обеспечив в итоге нормальное прохождение наиболее чувствительных стадий формирования семенного потомства. Повышенное содержание низкомолекулярных антиоксидантов создавало в тканях материнских растений защитный потенциал на биохимическом уровне. Кроме того, интенсификация основных физиологических процессов и, как следствие, повышение содержания белка в тканях вегетирующих растений в условиях хронического облучения оказали положительное влияние на качество семян.

Чтобы решить вопрос, каков уровень адаптированности семенного потомства к радиационному фактору и зависит ли он от условий произрастания материнских растений и общей жизнеспособности семян, было использовано провокационное облучение семян с разных площадок в дозах 50, 100 и 150 Гр. Эффект оценивали по выживаемости одномесячных проростков. Для более четкого сравнения лучевого эффекта у разных выборок абсолютные значения трансформировали в относительные, а данные в пределах выборки усреднили (рис. 7.3). Анализ результатов свидетельствует о том, что при провокационном облучении семян в больших дозах выживаемость проростков с участков, существенно загрязненных ТЕРН, выше, чем у генерации с фоновой территории. Дисперсионный анализ подтвердил значимость влияния условий формирования семян на их радиоустойчивость ($F=8.18$ при $F_{0,01}=4.20$). Хотя линейная зависимость в проявлении этого эффекта от уровня загрязнения участков отсутствует, наиболее устойчивые к облучению семена сформировались на участках с максимальным уровнем содержания ТЕРН. Можно предполагать наличие преадаптационных особенностей у этих семян, сформировавшихся еще в пределах материнского организма.

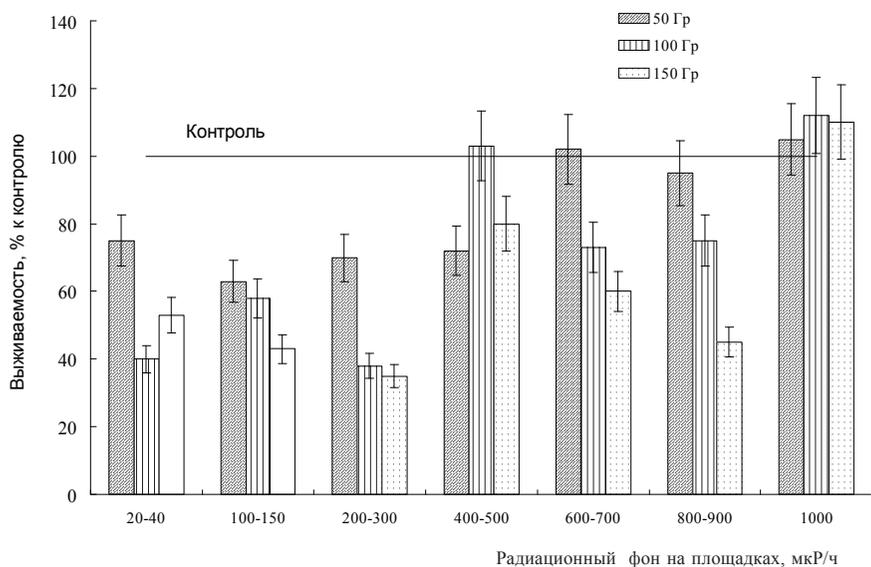


Рис. 7.3. Выживаемость семенного потомства ольхи, сформировавшегося в условиях повышенного радиационного фона, в зависимости от дозы дополнительного облучения

По литературным данным (Roach, Wulff, 1987; Kirkpatrick, Lande, 1989), материнский эффект у перекрестно-опыляемых видов включает в себя три класса явлений: во-первых, влияние на потомство оказывает цитоплазматическая ДНК, во-вторых, важен вклад эндосперма, который содержит важные ферменты, оказывающие влияние на первые этапы роста зародыша, и, в-третьих, большую роль играет сам материнский организм, ткани которого защищают эмбрион, формируют его основные свойства и структуру, производят своеобразную селекцию наиболее приспособленного потомства.

Вероятно, растения, первыми внедрившиеся 15-20 лет назад на радиоактивно-загрязненные площадки, прошли достаточно жесткий отбор, их физиолого-биохимические особенности, в частности высокий уровень эндогенных антиоксидантов, обеспечивают не только их собственное выживание, но и защищают формирующееся потомство. В данном случае мы имеем дело не только с материнским эффектом, но и сами потомки испытывают воздействие радиации с первых, самых чувствительных стадий гаметы и зиготы, а значит, уже на этом этапе происходит отбор наиболее приспособленных организмов. В литературе известны данные (Шевченко, Померанцева, 1985; Wolf, 1998) о том, что чем более жесткие радиационные условия складываются на локальных площад-

ках, тем эффективнее работают системы защиты и восстановления, тем эффективнее идет селекция наиболее радиоустойчивых потомков.

Материнский отбор, в котором фенотип матери влияет на выносливость ее потомков, — это частотно-зависимый отбор, он может заставить популяцию временно развиваться не адаптивно существующим условиям, но этот механизм очень эффективен, когда имеется сходство условий существования родителей и потомков (Kirkpatrick, Lande, 1989). Вероятно, именно этим объясняется установленная нами повышенная устойчивость к провокационному облучению у семян с наиболее загрязненных ТЕРН площадок.

Приведенные выше результаты характеризуют только одну семенную генерацию, но, учитывая данные, представленные в предыдущей главе, можно прогнозировать, что существует высокая временная изменчивость наблюдаемого феномена. Велика вероятность того, что в другие годы мы не обнаружим повышенной жизнеспособности и радиоустойчивости семенного потомства, собранного с тех же растений, подобно тому, как это проявилось в ценопопуляциях одуванчика из радиоактивно-загрязненных зон Уральского региона.

Резюме

Комплексное радиоэкологическое исследование техногенных ландшафтов Алданского нагорья Республики Саха показало, что уран-радиевое загрязнение приурочено к верхним слоям почвенного профиля, т.е. преобладает аэральный путь поступления радионуклидов с продуктами выветривания горных пород. С увеличением уровня загрязнения коэффициенты биологического поглощения у растений уменьшаются. Это связано с тем, что в загрязненных зонах преимущественно содержатся прочнофиксированные формы урана и радия. Кроме того, существенную защитную роль играет, по-видимому, корневой барьер растений. Дозовая нагрузка определяется в основном внешним гамма-фоном. Вклад внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов составляет максимально 16% и уменьшается с ростом уровня загрязнения почвы.

В условиях повышенного радиационного фона у ольхи кустарниковой формируются более жизнеспособные семена по сравнению с таковыми с фонового участка. Показана повышенная устойчивость к дополнительному радиационному воздействию семенных генераций растений, произрастающих в условиях хронического облучения. Можно предполагать, опираясь на данные, приведенные в предыдущей главе, что повышенная жизнеспособность и радиоустойчивость семенного потомства ольхи с радиоактивно загрязненных участков являются лишь частным случаем проявления нестабильности генома, индуцированной повышенным радиационным фоном.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема отдаленных последствий действия радиации на живые организмы в природных условиях была поставлена основателями научного направления «радиоэкология» с первых шагов ее формирования (Тимофеев-Ресовский, 1957, 1962; Platt, 1957). Ядерные технологии развивались, а вместе с ними в биосфере возрастало влияние глобально действующего фактора — ионизирующих излучений. Однако в те годы не было достаточно эмпирических данных и можно было лишь наметить пути к решению этой проблемы. К началу 60-х годов предполагалось, что для составления прогнозов развития событий в облучаемых природных экосистемах будет достаточно установить в лабораторных условиях радиочувствительность основных видов растений и животных, входящих в состав биоценоза, и обработать эти данные с помощью мощной вычислительной техники. В ходе наблюдений за природными сообществами в зонах ядерных аварий, бывших полигонов для испытаний ядерного оружия, а также при проведении крупномасштабных радиоэкологических экспериментов эти ожидания оправдались лишь в малой степени. Процессы, наблюдавшиеся в реальных условиях, были неслучайны, их определяли сложные причинно-следственные связи, но предсказуемы они были только частично.

Обращаясь к разделам математики, занимающихся проблемами прогноза, мы находим подтверждение тому, что к концу 70-х годов сложилось представление об особом классе процессов, характеризующемся нелинейной динамикой. Поведение сложных систем (к ним относятся все живые организмы и их сообщества) может быть предсказано только на небольшой промежуток времени. Сложное, иерархическое строение систем, вероятностный характер протекающих в них процессов накладывают принципиальные ограничения в области прогноза («Экологические системы», 1981; Свирежев, 1987; Малинецкий, Курдюмов, 2001).

Исследуя проблему отдаленных последствий влияния радиации на растения, мы выделили в ней два аспекта: во-первых, соматические отдаленные последствия, которые проявляются на протяжении нескольких лет у непосредственно облученных растений; во-вторых, генетические отдаленные последствия, которые будут проявляться у потомков облученных растений в ряду генераций и чреде поколений.

Одной из важнейших задач при изучении отдаленных соматических последствий действия радиации на растения в природных условиях

является необходимость оценки внутривидовой изменчивости радиоустойчивости организмов во всем многообразии проявления феномена. Решению этой задачи посвящена значительная часть нашей работы. В результате исследований разных видов растений (древесных — береза и ель, травянистых — одуванчик) выявлен широкий диапазон индивидуальной изменчивости организмов по их устойчивости к радиационному воздействию. Оценка экологической изменчивости радиоустойчивости показала, что варьирование этого свойства, обусловленное разнородностью экологических условий на разных участках, ниже уровня индивидуальной изменчивости внутри каждого насаждения. Изучение возрастной изменчивости радиоустойчивости свидетельствует о том, что вегетирующие растения на порядок величин чувствительнее к облучению, чем покоящиеся воздушно-сухие семена. Все эти типы изменчивости необходимо учитывать при характеристике радиоустойчивости видов и составлении прогнозов развития ситуации в облученных природных экосистемах.

Длительные наблюдения и комплексный подход к анализу проблемы отдаленных соматических последствий облучения растений позволили выявить закономерности поэтапного восстановления структуры модельных популяций. На первом этапе у большинства растений в облученных выборках преобладают процессы, усугубляющие первичное радиационное поражение. Популяционный подход, учитывающий индивидуальную изменчивость, фиксирует эксцессивные частотные распределения всех морфологических признаков растений с узким диапазоном варьирования. При этом в каждой выборке, даже при самой высокой дозе облучения, имеется группа растений, сохранивших нормальные темпы прироста биомассы, и ее численность зависит от дозы.

На втором этапе восстановительные процессы у облученных организмов начинают превалировать над деструктивными. В этот период на уровне популяций наиболее наглядно проявляется дифференциация выборок, т.е. выделение в них нескольких групп особей с разными скоростями восстановления. В основе реабилитации организмов, несомненно, лежат процессы, протекающие в клетках и тканях. Наиболее поврежденные растения в этот период погибают.

На заключительном этапе в популяциях, существенно снизивших численность (доля выживших зависит от дозы облучения), завершаются процессы восстановления темпов роста и развития. Структура ценопопуляций облученных растений по всем морфологическим признакам приближается к контрольной выборке. Основными механизмами восстановления являются отмирание наиболее поврежденных,

радиочувствительных растений, а также репарация на клеточно-тканевом и онтогенетическом уровнях у выживших. В результате и у древесных, и у травянистых растений формируются качественно новые выборки, из которых элиминировали радиочувствительные организмы. По определению Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавт. (1968), изменение генотипического состава популяции можно классифицировать как элементарное адаптивное явление. Численность устойчивой к облучению группы определяет в дальнейшем судьбу популяции. Время, необходимое для восстановления выборок после облучения в дозах, близких к LD_{50} , у разных многолетних растений составляет 3-5 лет.

Отдаленные последствия облучения проявляются у организмов также в большом количестве радиоморфозов. Некоторые из грубых нарушений морфогенеза связаны с гибелью отдельных инициальных клеток, клеточный поток прерывается, и в результате формируются вегетативные и генеративные органы уродливой формы. В некоторых случаях нарушаются тонкие механизмы позиционной регуляции. Радиоморфозы исчезают при отпаде измененных метамерных органов и вновь появляются с высокой частотой при формировании новых. Мутации в соматических клетках ведут к химерности облученных растений, генетические повреждения проявляются фенотипически по мере вовлечения этих клеток в формирование новых метамерных органов.

Генетические последствия однократного острого облучения были изучены в ряду последовательных семенных генераций и поколений на нескольких видах травянистых растений. Результаты показали, что однократное острое гамма-облучение семян родительских растений оказывает повреждающее воздействие на жизнеспособность потомков, продуцируемых многолетниками в течение ряда лет (семенные генерации). Процессы восстановления после облучения охватывают все сферы жизнедеятельности растений, в том числе восстанавливается и репродуктивная способность. Однако семенное потомство облученных в больших дозах растений в течение нескольких лет обладает пониженной жизнеспособностью, характеризуется относительно высокой частотой терат. В ряду семенных генераций, даже после восстановления выживаемости до уровня контроля, встречается в несколько раз (от 5 до 50) больше аномальных проростков.

Облучение в сублетальных дозах растений-родоначальников (Р-поколение) оказывает воздействие на жизнеспособность потомков вплоть до пятого поколения. На протяжении всего эксперимента мы фиксировали повышенное число хлорофильных нарушений в потомстве, полученном от облученных в больших дозах предшественников.

Причем в первом поколении эта зависимость числа морфогенетических нарушений от дозы описывалась экспонентой, в третьем — линейным уравнением, а в пятом поколении отсутствовала какая-либо определенность в зависимости этого показателя от величины дозы облучения Р- растений. Изменения показателя с ростом дозы напоминали хаотические колебания вокруг среднего уровня, характеризующего необлученный контроль. В пятом поколении в полной мере проявилась нестабильность эффекта провокационного облучения.

Экспериментальный материал позволил сделать определенные выводы о соматических и генетических последствиях действия острого облучения на растения. Необходимо было проверить реальность этих заключений на природных популяциях, учитывая при этом принципиально иной характер дозовой нагрузки. Максимальные мощности экспозиционной дозы после ядерных аварий формируются в течение относительно короткого времени (3-4 года), в дальнейшем живые организмы подвергаются длительное время действию малых доз радиации. Авария на Чернобыльской АЭС в 1986 г. создала именно такую ситуацию. В зоне аварии было выявлено (Попова и др., 1992; Шевченко и др., 1999) большое разнообразие биологических эффектов. Наши данные свидетельствуют о том, что одуванчик лекарственный относится к тем сравнительно немногочисленным видам-индикаторам, у которых явно проявились последствия острого, а затем хронического облучения в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Исследовав третью поставарийную генерацию, мы обнаружили низкие всхожесть семян и выживаемость проростков, кроме того, были зарегистрированы повышенный уровень хромосомных аберраций в корневой меристеме и значительная доля аномальных форм.

Выращивание растений из п. Янов на стационарных площадках в условиях Уральского региона показало отсутствие различий с контролем по морфологическим признакам в течение двух лет культивирования и выявило резкое возрастание тератологического эффекта у вегетирующих растений на третий сезон. Особенно часто встречались грубые нарушения формы генеративных побегов. Около 72 % растений в яновской выборке имели сросшиеся цветоносы и уродливые соцветия. Семенные генерации, вызревшие в условиях Уральского региона (исключение составляют уродливые соцветия, где полноценных семян не было), не отличались по всхожести и выживаемости проростков от контрольной выборки, но неоднозначно реагировали на дополнительное провокационное облучение.

Таким образом, результаты исследования семенного потомства растений одуванчика из природных ценопопуляций, произраставших в

течение трех лет в условиях мощного радиационного воздействия, непротиворечиво согласуются с данными, полученными нами ранее в экспериментах. Культивирование на «чистых площадках» привело к исчезновению достоверных различий по всхожести семян и выживаемости проростков в разных вариантах, но у потомков из зоны аварии на ЧАЭС сохранилась высокая доля аномальных форм в выборках и различия в реакции на провокационное облучение по сравнению с контролем.

Радиоэкологическая ситуация в Уральском регионе оценивается как неблагоприятная, причем основные ядерные инциденты, сформировавшие ее, произошли в 50-60-е годы. Следовательно, изучая природные ценопопуляции в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (результат Кыштымской аварии в 1957 г. и ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай в 1967 г.) и в пойме р. Течи, загрязненной прямыми сбросами радиоактивных отходов ПО «Маяк», мы имеем дело с отдаленными последствиями, затрагивающими десятки поколений у травянистых растений. Поскольку одним из основных загрязнителей территорий является бета-излучатель ^{90}Sr , мы не могли судить о радиационной нагрузке по мощности экспозиционной дозы. Потребовалась работа по выявлению всех источников радионуклидного загрязнения, детальная оценка радиоэкологической обстановки и изучение основных этапов ее формирования во времени.

Нами установлено, что в Уральском регионе за прошедшие после ядерных инцидентов 1957 и 1967 гг. процессы перераспределения радиоактивных веществ не привели к расширению загрязненной территории. Наибольшие концентрации ^{90}Sr наблюдаются в пределах центральной оси Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) и значительно снижаются к периферии.

Оценка общих запасов радионуклидов, выполненная с использованием оригинальных методических приемов, показала, что в результате Кыштымской аварии на территорию ВУРСа поступило **0,1-0,4 ПБк ^{90}Sr** , что удовлетворительно согласуется с оценками, полученными другими авторами. Количество ^{137}Cs , перенесенного в 1967 г. с берегов оз. Карачай, оказалось значительно выше официальных оценок (примерно на порядок величин) и равным **72 ТБк**. Различия обусловлены, по-видимому, заниженной оценкой поступления радионуклидов из этого источника. Кроме того, по нашим данным, в результате Кыштымской аварии, ветрового переноса с оз. Карачай и рутинных операций на ядерных объектах в окружающую среду поступило не менее **1 ТБк $^{239,240}\text{Pu}$** .

Концентрация ^{90}Sr в различных частях древесных растений (в древесине, коре, ветках, листьях и хвое) в зоне ВУРСа в 2-30 раз превышает

фоновый уровень, причем это избыточное загрязнение зависит не только от содержания радионуклида в почве, но и от его распределения в почвенном профиле и от видовых особенностей растений. Содержание ^{137}Cs сходно в гомологичных органах березы и сосны из разных мест обитания, максимум накопления отмечен в коре деревьев.

Исследование пойменных ландшафтов р. Течи, также загрязненных в результате деятельности ПО «МАЯК», показало, что для них характерна повышенная загрязненность радионуклидами на всем протяжении реки. При этом участки центральной поймы, являющиеся своего рода геохимическими барьерами, аккумулируют радионуклиды в ряде случаев в большей степени, чем прирусловые. Особенности пойменного почвообразования накладывают отпечаток на миграционную способность радионуклидов вдоль реки и по ширине затопляемой зоны, на их распределение в почвенном профиле, а следовательно, и на поступление их в растения. Сложный гидрологический режим поймы усугубляет пространственную неравномерность ее загрязнения, делает возможным вторичный перенос радионуклидов из почв в речную сеть, способствует увеличению темпов их миграции в глубь почвенного профиля. На всем протяжении реки обнаружены высокие концентрации ^{90}Sr в травянистых растениях пойменных экосистем. Удельная масса разнотравья по сравнению с массой почвы мала, поэтому его вклад в площадное загрязнение почвенно-растительного покрова невелик, однако растения являются первым звеном в пищевой цепи, ведущей к человеку, и это обстоятельство влияет на радиационную обстановку в прибрежных селах.

Оценка дополнительной дозовой нагрузки в зоне ВУРСа и в пойме р. Течи в настоящее время выявила превышение ее по сравнению с фоновым уровнем в 4-45 раз (без учета естественного радиоактивного фона). Длительные регулярные исследования локальных ценопопуляций одуванчика, произрастающих в условиях радионуклидного загрязнения (ВУРС и пойма р. Течи), позволили выявить весь спектр эффектов, описанных в литературе при хроническом действии малых доз радиации. Причем не обнаружено определенной связи наблюдаемых эффектов с величиной дозовой нагрузки. Выявленная нестабильность эффектов является, на наш взгляд, следствием того, что продолжительное радиационное воздействие в широком диапазоне малых доз индуцирует нелетальные изменения в геноме, реплицирующиеся в чреде поколений. Индуцированная облучением нестабильность генома проявляется на разных уровнях организации: у семенного потомства выявлено повышение числа хромосомных аберраций, изменение темпов роста и развития, усиление тератологического эффекта,

увеличение диапазона изменчивости разных показателей. Не исключено также прямое действие малых доз радиации, вызывающее у растений в совокупности с другими экологическими факторами среды синергические или антагонистические эффекты.

Важным этапом работы стало комплексное радиоэкологическое исследование техногенных ландшафтов Южной Якутии. Оно показало, что уран-радиевое загрязнение приурочено к верхним слоям почвенного профиля, т.е. преобладает аэральный путь поступления радионуклидов с продуктами выветривания горных пород. С увеличением уровня загрязнения коэффициенты биологического поглощения у растений уменьшаются. Это связано с тем, что в загрязненных зонах преимущественно содержатся прочнофиксированные формы урана и радия. Кроме того, существенную роль играет корневой барьер. Дозовая нагрузка определяется в основном внешним гамма-фоном. Вклад внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов составляет максимально 16% и уменьшается с ростом уровня загрязнения почвы. В условиях повышенного радиационного фона у ольхи кустарниковой формируются более жизнеспособные семена по сравнению с таковыми с фонового участка. Устойчивость к радиационному фактору семенных поколений растений, произрастающих в условиях хронического облучения, также более высока. Зависимость радиорезистентности семян от уровня техногенной нагрузки на участках произрастания родительских форм нелинейна. Можно предполагать, опираясь на данные, приведенные ранее, что повышенные жизнеспособность и радиоустойчивость семенного потомства ольхи с радиоактивно загрязненных участков — лишь частный случай проявления неустойчивости генома, индуцированной хроническим облучением.

Все функции живого организма зависят от взаимодействия между факторами внешней среды и генетически определяемыми физиологическими процессами: с одной стороны, физиологическая и генетическая природа организмов и популяций может рассматриваться как мера отражения условий внешней среды, с другой — выяснение особенностей внешней среды способствует определению основ физиологической устойчивости организмов, обитающих в этой среде (Алексахин, 1968). Действие ионизирующих излучений в больших однократных дозах или в малых пролонгированных нарушает сбалансированный характер течения процессов, установившийся в природе в ходе эволюции. Принято считать, что существуют принципиальные различия в ответе живых организмов на острое воздействие радиации и на пролонгированное облучение в малых дозах (Кузин, 1991; Oliver, 1964; Condero, Gunckel, 1982 a, b; Satta et al., 2002). Действительно, в зависимости от мощно-

сти дозы ионизирующих излучений организмы реализуют разные стратегии генетически закрепленной программы (Севанькаев, 1991; Бурлакова и др., 1999; Гераськин, 1998; Рождественский, 1999; Эйдус, 1999). Однако анализ отдаленных последствий облучения — однократного острого, проявляющегося в ряду семенных генераций и чреде поколений, а также хронического низкоинтенсивного в природных популяциях, обитающих на загрязненных искусственными и естественными радионуклидами территориях, показывает, что по прошествии длительного времени эффекты действия радиации разной интенсивности феноменологически очень сходны. Принципиально важен установленный факт — отсутствие линейной зависимости от дозы облучения отдаленных эффектов радиационного воздействия у растений.

Радиационные эффекты проявляются на разных уровнях организации, можно выделить ключевое звено, связывающее эти уровни и приводящее в итоге к эволюционно значимым сдвигам в сообществах организмов. Нам представляется, что в ответ на кратковременное острое или длительное слабое воздействие ионизирующих излучений в клетках растений возникают перестройки генома, ведущие к его радиационно-индуцированной нестабильности.

Разнообразие количественных признаков живых организмов традиционно объясняют полиморфизмом структуры генов, а морфогенетические изменения под действием разных факторов физической или химической природы — возникновением мутаций. В последние годы появился новый эпигеномный подход к анализу наследования количественных признаков без изменения первичной структуры ДНК. Проблема немутационной изменчивости генома чрезвычайно актуальна, она фактически меняет существующую в биологии парадигму (Хесин, 1984; Спитковский, 1992; Кутмин, Брагина, 2001; Lyng et al., 1996; Baverstock, 2000). Выделяют два основных механизма ее возникновения: во-первых, наследственная изменчивость, обусловленная усилением индукции мобильных генетических элементов, во-вторых, конформационные перестройки генома, изменяющие активность генов, регулирующие процессы дифференцировки клеток.

Облучение — один из факторов, способный переводить клеточное потомство в особое состояние, характеризующееся рядом особенностей, не свойственных нормальным клеткам (Мазурик, Михайлов, 2001; Hall, 1988). При этом проявляются отсроченная гибель клеток, дестабилизация хромосом, в клетках возрастает вероятность возникновения мутаций, изменяется их радиочувствительность (Жлоба, Севанькаев, 1991; Гераськин, 1998; Бычковская и др., 2002; Little, 1998; Mothrsill et al., 1998; Trott, Teibe, 1998; Ninaber, Goodfellow, 1999).

Подобное явление наблюдали не только у одноклеточных организмов, но и у многоклеточных: оно проявлялось в индукции реплицирующихся генных мутаций и хромосомных aberrаций (Дубинин, 1978; Митрофанов, 1994; Evans, Scott, 1964), в увеличении числа соматических клеток с микроядрами у потомков облученных людей (Возилова и др., 1998; Пелевина и др., 1996), в изменении продолжительности жизни и увеличении канцерогенного риска у животных (Москалев, 1991), в существенном росте числа морфологических аномалий у потомков растений, испытывавших острое или хроническое радиационное воздействие (Володин, 1975; Позолотина, 1990; Сидоров, 1992; Попова, Фролова, 1993). В этих случаях потенциальные геномные изменения сохранялись не только в процессе репликации ДНК, но и в ходе дифференцировки клеток, и проявлялись у потомков спустя длительное время после воздействия.

Углубленное исследование реплицирующейся генетической нестабильности, ее зависимости от дозовой нагрузки выполнено на одноклеточных организмах (амебах, дрожжах, инфузориях, водорослях) И.Б. Бычковой (1986). Облучение, помимо стохастических эффектов, индуцировало в чреде потомков на многие десятки поколений повышенную гибель клеток, процент которой зависел от дозы облучения. При этом форма кривой доза-эффект не зависела от времени, прошедшего после облучения, и резко отклонялась от линейной зависимости. Так, в диапазоне доз до 4 Гр частота гибели не отличалась от контрольной. Повышение дозы воздействия от 5 до 400 Гр давало один и тот же высокий уровень гибели клеток. Но самое неожиданное проявление действия радиации заключалось в том, что в результате размножения клеток, взятых на разных стадиях эксперимента, появлялось потомство, характеризующееся той же самой частотой гибели. Это значит, что индуцированные облучением генетические изменения затрагивают практически все клетки. Ясного понимания механизмов, приводящих к подобным эффектам, в настоящее время нет. Особенно это касается проявления феномена нестабильности у многоклеточных организмов, где на первичные процессы поражения молекул и клеток накладывается стохастика сложных и разнообразных физиологических реакций.

Нам представляется важным тот факт, что подобные нарушения в геноме вызывают факторы разной физической и химической природы, в том числе и немутагенные (Бычкова, 1986; Сидоров, 1992; Дубинин, 2000; Каллис, 2000). Это позволяет предполагать, что механизмы реализации наблюдаемых феноменов связаны именно с эпигенетическими нарушениями.

Интерпретируя с этой точки зрения полученные нами данные, можно заключить, что радиационно-индуцированная нестабильность генома клеток проявляется на всех уровнях организации: на молекулярно-клеточном — наблюдается повышение числа хромосомных аберраций, на организменном — изменяются скорости развития растений на разных этапах онтогенеза, возрастает тератологический эффект в семенном потомстве, на популяционном — увеличивается диапазон изменчивости различных признаков и свойств живых организмов. Это дает им в целом эволюционное преимущество, поскольку позволяет менять адаптационную стратегию, а значит, более адекватно реагировать на изменение условий внешней среды. Однако, с другой стороны, переключение стратегий в природных условиях может быть усилено или ослаблено воздействием других экологических факторов, поэтому оценка жизнеспособности организмов, длительно облучаемых в малых дозах или потомков от облученных в больших дозах предшественников, столь неоднозначна. Мы полагаем, что именно реплицирующаяся нестабильность генома, индуцированная предшествующим облучением, не позволяет однозначно подтвердить или опровергнуть наличие феномена радиоадаптации.

Представленные в работе данные могут быть использованы для прогнозирования ситуаций в природных комплексах после облучения той или иной интенсивности, что имеет очень важное прикладное значение, учитывая, сколь обширные территории подвержены радионуклидному загрязнению. И хотя полученные результаты свидетельствуют о наличии ограничений на предсказуемость событий в сложных экосистемах, они могут быть использованы для вероятностной оценки отдаленных последствий действия радиации как в больших, так и в малых дозах. Прогноз должен учитывать увеличение изменчивости разных морфологических признаков и физиологических свойств растений, произрастающих в условиях повышенной радиационной нагрузки. Амплитуда колебаний может смещаться как в сторону увеличения всех параметров, тогда мы будем наблюдать явление гормезиса, так и в сторону уменьшения. Можно прогнозировать, что столь же непостоянно будет проявление радиоадаптации.

Отдаленные последствия радиационного воздействия изучены нами на разных видах растений: представлены древесные породы, травянистые однолетние и многолетние растения с разными типами размножения. География исследованных регионов также достаточно широка: зона аварии на Чернобыльской АЭС, проблемные территории Уральского региона, техногенно-нарушенные в ходе геологоразведки уранового месторождения участки Алданского нагорья в Респуб-

лике Саха. Исследования в природных экосистемах логично дополнены экспериментальными разработками. Все это позволяет нам аргументировано сформулировать несколько принципиально важных закономерностей проявления отдаленных последствий радиационного воздействия на растения:

— Выделение в общей картине последствий радиационного воздействия соматических эффектов (проявляются у непосредственно облученных организмов) и генетических (наблюдаются у потомков) в значительной степени условно. Обычно последние нарушения непосредственно связывают с повреждением наследственного аппарата; у соматических эффектов генетическая природа изменений не столь очевидна. Принципиальная разница заключается в том, что в первом случае повреждения происходят в соматических клетках организма, а во втором — генетические нарушения затрагивают репродуктивную сферу.

— Формирование отдаленных соматических последствий радиационного воздействия происходит у облученных организмов поэтапно в течение длительного времени. Суть феномена заключается в тесной интеграции разнонаправленных процессов на разных уровнях организации живого, при этом биологическая значимость протекающих реакций оценивается неоднозначно. В частности, нелетальные генетические нарушения ведут к возникновению нестабильности генома, обычно надежно защищенного. Этот феномен проявляется двойственно: с одной стороны, он позволяет клеткам менять адаптационную стратегию, но с другой — делает их более уязвимыми к действию сопутствующих факторов среды, а накопленный груз нелетальных мутаций проявляется фенотипически на протяжении нескольких лет после облучения в виде уменьшения прироста биомассы, морфогенетических нарушений, изменения сроков фаз развития.

— Формирование отдаленных генетических последствий может существенно ограничить существование популяции во времени, поскольку генеративная сфера повреждается при меньших дозовых нагрузках, чем вегетативная. Груз нелетальных генетических изменений может передаваться последующим семенным поколениям и поколениям, поддерживая в них нестабильность генома. В силу этого обстоятельства у потомков облученных организмов наблюдается повышенная смертность на ранних стадиях развития, увеличивается амплитуда вариабельности различных признаков, высок уровень разнообразных морфологических аномалий, неоднозначна реакция на дополнительное провокационное облучение. Нами установлено, что, несмотря на жесткий отбор по признаку выживаемость в чреде пяти поколений и от-

существование каких-либо других направленных воздействий, со временем происходит дестабилизация генома вне зависимости от величины доз острого облучения, полученных родоначальниками.

— В основе ответной реакции на облучение лежат фундаментальные, эволюционно закрепленные механизмы, обеспечивающие устойчивость живых систем и возможность их адаптации к изменяющимся условиям среды. При формировании отдаленных эффектов облучения у растений важна не только физическая природа фактора, но и еще в большей степени важен спектр реакций живых систем на всех уровнях их организации, который в основе своей является результатом развертывания во времени генетической программы сохранения и передачи наследственного материала. Возможны разные варианты ответных реакций, которые реализуются в соответствии с интенсивностью внешнего воздействия, условиями окружающей среды — как биотическими, так и абиотическими.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ааркрод А., Дальгаард Х., Нильсен С.П., Позолотина В.Н.* и др. Изучение вклада наиболее крупных ядерных инцидентов в радиоактивное загрязнение Уральского региона // *Экология*, 1998 а. № 1. С. 36-42.
- Ааркрод А., Дальгаард Х., Нильсен С.П.* и др. Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов (Кыштым, 1957; оз. Карачай, 1967): По результатам анализа почвенных образцов, отобранных в Челябинской и Свердловской обл. в 1990-1995 гг. // *Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Заречный*, 1998 б. Вып. 1. С. 5-49.
- Ааркрод А., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н.* и др. Долгоживущие радионуклиды в почвенно-растительном покрове Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Атом. энергия*, 1997. Т.83. Вып. 6. С. 465-468.
- Абрамов В.И., Динева С.В., Рубанович А.В., Шевченко В.А.* Генетические последствия радиоактивного загрязнения популяций *Arabidopsis thaliana*, произрастающих в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС // *Радиац. биология. Радиоэкология*, 1995. Т.35. Вып.5. С. 676-689.
- Авария на Чернобыльской АЭС и ее последствия: Информация, подготовленная для совещ. экспертов МАГАТЭ (25-29 авг. 1986 г., Вена). М.: Гос. ком. по использованию атомной энергии СССР, 1986. Ч. 2. Прилож.
- Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика. М.: Мир, 1988. Т. 3. 335 с.
- Акифьев А.П., Дегтярев С.В.* Атропный принцип в биологии и радиобиологии // *Радиац. биология. Радиоэкология*, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 5-9.
- Алексахин Р.М.* Современное состояние и задачи радиационной биогеоценологии // *Вопросы радиоэкологии / Под ред. В.И.Баранова*. М., 1968. С. 8-30.
- Алексахин Р.М.* Ядерная энергия и биосфера. М.: Энергоатомиздат, 1982. 215 с.
- Алексахин Р.М., Нарышкин М.А.* Миграция радионуклидов в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1977. 141 с.
- Алексахин Р.М., Нарышкин М.А., Бочарова М.А.* К вопросу об особенностях и количественном прогнозировании кумулятивного накопления Sr в древесных растениях // *Докл. АН СССР*, 1970. Т. 193. № 5. С. 1192-1194.
- Алексахин Р.М., Равикович М.М.* Сравнительное накопление и распределение кальция, магния и стабильного стронция в различных орга-

нах березы и сосны // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968. Т. 78. Вып. 3. С. 118-122.

Андрошук А.Ф., Мареха Л.Н. Индуцированная пестролистность ячменя в M_1 , ее наследственность и микроспорогенез // Цитология и генетика, 1968. Т. 2. № 1. С. 30-34.

Анохина В.С., Федорова Г.А. Изменчивость в M_2 сортов желтого люпина под влиянием гамма-облучения // Экспериментальный мутагенез в интродукции, акклиматизации и селекции. Саранск, 1983. С. 48-54.

Антропогенная радионуклидная аномалия и растения / Под ред. Д.М. Гродзинского. Киев: Лыбидь, 1991. 160 с.

Аревшатян И.Г. Систематика армянских видов рода *Taraxacum officinale* Weber. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1975. 24 с.

Артемяева В.В., Савин В.Н. Роль экологических факторов в формировании радиорезистентности растений // Радиобиология: Информ. бюл., 1987. № 33. С. 49-50.

Бак З., Александер П. Основы радиобиологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 500 с.

Батыгин Н.Ф. Системы надежности в онтогенезе высших растений // Системы надежности клетки. Киев, 1977. С. 136-144.

Батыгин Н.Ф., Савин В.Н. Использование ионизирующей радиации в растениеводстве. Л.: Колос, 1966. 162 с.

Бреславец Л.П. Растение и лучи Рентгена. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 193 с.

Бубряк И.И., Науменко В.Д., Гродзинский Д.М. Формирование генетических нарушений в пыльце березы в условиях радионуклидной аномалии // Радиобиология, 1991. Т.31. Вып. 4. С. 564-570.

Булатов В.И. Россия радиоактивная. Новосибирск: ЦЭРИС, 1996. 272 с.

Бурлакова Е.Б. Эффект сверхмалых доз // Вестн. РАН, 1994. Т. 64. Вып. 5. С. 425-431.

Бурлакова Е.Б., Голощапов А.Н., Жижина Г.П., Конрадов А.А. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах // Радиационная биология. Радиозэкология, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 26-34.

Бычкова И.Б. Проблема отдаленной радиационной гибели клеток. М.: Энергоатомиздат, 1986. 160 с.

Бычкова И.Б., Степанов Р.П., Федорцова Р.Ф. Особые долговременные изменения клеток при воздействии радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиозэкология, 2002. Т. 42. № 1. С. 20-35.

- Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система // Тр. Бюро по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109-134.
- Васильев И.М.* Действие ионизирующих излучений на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 224 с.
- Верховская И.Н.* Метод меченых атомов в биологии. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 452 с.
- Виленский Е.Р., Шевченко В.А.* Влияние радионуклидных загрязнений Чернобыльской аварии на ваху-локус пыльцевых зерен ячменя // Биологические и радиоэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции: Тез. докл. 1 Междунар. конф. М., 1990. С. 164.
- Виленчик М.М.* Нестабильность ДНК и отдаленные последствия воздействия облучения. М.: Энергоатомиздат, 1987. 192 с.
- Власов В.В.* Реакция организма на внешнее воздействие: Общ. закономерности развития и метод. пробл. исслед. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1994. 344 с.
- Влияние ионизирующего излучения на сосновые леса в ближайшей зоне Чернобыльской АЭС / Ю.Д. Абатуров, А.В. Абатуров, А.В. Быков и др., М.: Наука, 1996. 240 с.
- Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). В 2 т. Сыктывкар, 1996. Т. 2. 114 с. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 145).
- Возилова А.В., Аклеев А.В., Бочков Н.П., Катососва Л.Д.* Отдаленные цитогенетические эффекты хронического облучения населения Южного Урала // Радиационная биология. Радиоэкология, 1998. Т. 38. Вып. 4. С. 586-590.
- Володин В.Г.* Радиационный мутагенез у растений. Минск: Навука і тэхніка, 1975. 192 с.
- Вопросы радиоэкологии. М.: Атомиздат, 1968. 331 с.
- Воробцова И.Е.* Генетические и соматические эффекты ионизирующей радиации у человека и животных (сравнительный аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология, 2002. Т. 42. № 6. С. 639-643.
- Востокова Е.А.* Влияние повышенной естественной радиоактивности на растения // Ботан. журн., 1961. Т. 46. № 5. С. 676-680.
- Восточно-Уральский радиоактивный след: Пробл. реабилитации населения и территорий Свердловской обл. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 285 с.

- Вудвелл Дж. М., Остинг Дж. К.* Действие хронического g-облучения на развитие растительных сообществ старых полей // Вопросы радиоэкологии / Под ред. В.И. Баранова. М., 1968. С.86-108.
- Гвоздев В.А.* Подвижная ДНК эукариот. Ч. 1. Структура, механизмы перемещения и роль подвижных элементов в поддержании целостности хромосом // Сорос. образ. журн., 1998 а. №. 8. С. 8-14.
- Гвоздев В.А.* Подвижная ДНК эукариот. Ч. 2. Роль в регуляции активности генов и эволюции геном // Сорос. образ. журн., 1998 б. №. 8. С. 15-21.
- Генезис и концепция Государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. Екатеринбург: Ин-т промэкологии УрО РАН, 1993. 65 с.
- Гераськин С.А.* Критический анализ современных концепций и подходов к оценке биологического действия малых доз ионизирующего излучения // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995 а. Т. 35. Вып. 5. С. 563-570.
- Гераськин С.А.* Концепция биологического действия малых доз ионизирующего излучения на клетки // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995 б. Т.35. Вып.5. С. 571-580.
- Гераськин С.А.* Закономерности формирования цитогенетических эффектов малых доз ионизирующего излучения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Обнинск, 1998. 50 с.
- Гераськин С.А., Дикарев В.Г., Дикарева Н.С., Удалова А.А.* Влияние раздельного действия ионизирующего излучения и солей тяжелых металлов на частоту хромосомных aberrаций в листовой меристеме ярового ячменя // Генетика, 1996 а. Т. 32. № 2. С. 272-278.
- Гераськин С.А., Дикарев В.Г., Дикарева Н.С., Удалова А.А.* Влияние комбинированного действия ионизирующего излучения и солей тяжелых металлов на частоту хромосомных aberrаций в листовой меристеме ярового ячменя // Генетика, 1996 б. Т. 32. № 2. С.279-288.
- Гераськин С.А., Сарапульцев Б.И.* Стохастическая модель индуцированной нестабильности генома // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т. 34. Вып. 4. С. 451-462.
- Гераськин С.А., Севаньяев А.В.* Универсальный характер закономерностей индукции цитогенетических повреждений низко дозовым облучением и проблема оценки генетического риска // Радиационная биология. Радиоэкология, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 35-40.
- Глазер В.А.* Запрограммированные перестройки генетического материала в онтогенезе // Сорос. образ. журн., 1998. № 8. С. 22-29.

- Гласс Дж., Стэнли Дж.* Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
- Голубев В.Н.* Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Ботан. журн., 1957. Т. 42. № 7. С. 1055-1072.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Горшков Г.В.* Проникающие излучения радиоактивных источников. Л.: Наука, 1967. 207 с.
- Граевский Э.Я.* Сульфгидрильные группы и радиочувствительность. М.: Атомиздат, 1969. 145 с.
- Гродзинский Д.М.* Радиобиология растений. Киев: Наук. думка, 1989. 384 с.
- Губкин М.П., Подкопаев В.А., Гамзиков Б.А.* Отчет о геолого-съёмочных работах масштаба 1:50 000, проведенных Эльконской партией в 1961-1963 гг. ТУКЭ, 1964. 154 с.
- Гудков И.Н.* Клеточные механизмы пострадиационного восстановления растений. Киев: Наук. думка, 1985. 223 с.
- Гусев Н.Г., Беляев В.А.* Радиоактивные выбросы в биосфере: Справочник. М.: Энергоатомиздат, 1986. 224 с.
- Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз / Д.А. Криволюцкий, Ф.А. Тихомиров, Е.А. Федоров и др. М.: Наука, 1988. 240 с.
- Динева С.Б., Абрамов В.И., Шевченко В.А.* Сравнительная радиоустойчивость хронически облучаемых популяций арабидопсиса // Радиационная биология. Радиоэкология, 1994. Т. 34. Вып. 2. С. 177-181.
- Дмитриева С.А., Парфенов В.И.* Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга. Минск: Навука і тэхніка, 1991. 231 с.
- Дубинин Н.П.* Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. М.: Госатомиздат, 1963. 240 с.
- Дубинин Н.П.* Потенциальные изменения в ДНК и мутации. М.: Наука, 1978. 247 с.
- Дубинин Н.П.* Радиационный и химический мутагенез. М.: Наука, 2000. 465 с.
- Дубинин Н.П., Куренная О.Н., Курлапова Л.Д., Тарасов В.А.* Индуцированная реплицирующаяся нестабильность в делящихся дрожжах *Schizosaccharomyces rombe* // Генетика, 1972. Т.8. № 5. С. 65-77.
- Дубинин Н.П., Шевченко В.А., Померанцева М.Д.* Действие ионизирующих излучений на популяции: Радиационно-генет. аспекты // Современ-

ные проблемы радиобиологии. Т. 2. Радиоэкология. М., 1971. С. 183-227.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и системат. положение // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н.Павлова, Т.А. Работнова. М., 1990. Т. 8. С. 210-269.

Жлоба А.А., Севаньяев А.В. Идентификация аберраций хромосом, отражающих нестабильность генома потомков облученных клеток // Докл. АН СССР, 1991. Т. 316. № 5. С. 1239-1244.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Гос. ком. РФ по высшему образованию, 1995. 224 с.

Журавская А.Н. Экологические особенности радиочувствительности семян растений Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 32 с.

Журавская А.Н., Кершенгольц Б.М., Кулилюк Т.Т., Щербакова Т.М. Энцимологические механизмы адаптации растений к условиям повышенного естественного радиационного фона // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т.35. Вып. 3. С. 349-355.

Журавская А.Н., Позолотина В.Н. Реакция на предпосевное гамма-облучение семян у *Tagetes erecta* в P и F₁-поколениях // Действие ионизирующих излучений на растения. Свердловск, 1985. С. 12-22.

Журавская А.Н., Позолотина В.Н., Кершенгольц Б.М. Радиочувствительность семян растений Центральной Якутии // Экология, 1997. №1. С.19-23

Зайнуллин В.Г., Шапошников М.В., Москалев А.А., Таскаев А.И. Современные аспекты радиобиологии *Drosophila melanogaster*. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 102 с.

Заключение комиссии по оценке экологической ситуации в регионе производственного объединения «МАЯК», организованной по распоряжению Президиума Академии наук. N 1140-501 // Радиобиология, 1991. Т. 31. Вып. 3. С. 436-452.

Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. М.: Центр экол. политики России, 2000. 30 с.

Зеленчук Т.К. Видовой состав и количество жизнеспособных семян в почве и на ее поверхности под луговой растительностью // Ботан. журн., 1968. Т. 53. № 12. С. 1755-1765.

Зяблицкая Е.Я., Спирин Е.В., Санжарова Н.И., Алексахин Р.М. Генетический и биологический эффекты действия хронического облучения посевов озимой ржи радиоактивными выпадениями от аварии на

- Чернобыльской АЭС // Радиобиология, 1990. Т. 30. Вып. 3. С. 291-299.
- Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса. Сер. Проблемы космической биологии. Т. 27. М.: Наука, 1974. 191 с.
- Игнатьева И.П. Сравнительное исследование популяций клоповника сорного (*Lipidum ruderales* L.) в природных условиях и в культуре // Изв.АН СССР. Сер. биол., 1980. № 6. С. 903-925.
- Израэль Ю.А., Петров В.Н., Авдюшин С.И. и др. Радиоактивное загрязнение природных сред в зоне аварии на Чернобыльской атомной электростанции // Метеорология и гидрология, 1987. № 2. С. 5-18.
- Итоги изучения и опыт ликвидации последствий аварийного загрязнения территории продуктами деления урана / Под ред. А.И.Бурназяна. М.: Энергоатомиздат, 1990. 143 с.
- Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллинн: Валгус, 1974. 60 с.
- Каллис Х.А. Среда как генератор адаптивных изменений // Современные концепции эволюционной генетики / Под ред. В.К.Шумного, А.Л.-Маркеля. Новосибирск, 2000. С. 168-174.
- Кальченко В.А., Рубанович А.В., Шевченко В.А. Генетические процессы в хронически облучаемых природных популяциях *Centaurea scabiosa* L., произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995 а. Т. 37. Вып. 5. С. 708-719.
- Кальченко В.А., Шевченко В.А., Рубанович А.В. и др. Генетический эффект в популяциях *Pinus silvestris* L. из Восточно-Уральского радиоактивного следа, зоны контроля аварии на Чернобыльской АЭС и района испытаний ядерных устройств на Семипалатинском полигоне // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995 б. Т. 37. Вып. 5. С. 702-707.
- Капитонов В.В., Колчанов Н.А. Эволюционная значимость наличия в мобильных генетических элементах регуляторных сайтов, реагирующих на среду // Генетика, 1988. Т. 24. № 9. С. 1696-1703.
- Караваева Е.Н., Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Поведение ^{90}Sr и ^{137}Cs в пойменных почвах р. Течи и Исети // Атом. энергия, 1997. Т.83. Вып. 6. С. 462-465.
- Киселева В.Н., Юшков П.И. О сравнительной радиочувствительности семян березы пушистой и березы бородавчатой // Радиобиология, 1977. Т. 17. Вып. 1. С. 133-136.
- Ковалевский А.Л. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука, 1991. 294 с.
- Козубов Г.М. Радиобиологические исследования лесных древесных растений в районе аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на

Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.): В 2 т. Сыктывкар, 1996. Т. 2. С. 4-18. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 145.)

Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные: Морфол. обзор и кариология. Л.: Наука, 1986. 192 с.

Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиозоологические исследования древесных растений. СПб: Наука, 1994. 256 с.

Колесников Б.П. Леса Свердловской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 64-125.

Коломиец К.Д. Биосинтез белков и радиационные эффекты в клетке. Киев: Наук. думка, 1982. 182 с.

Колотенков П.В., Зоз Н.Н., Макарова С.И. Супермутагены. М.: Наука, 1976. 508 с.

Комплексная оценка радиозоологической обстановки на реке Тече: Отчет о НИР Гидромет. Челябинск, 1994. 99 с.

Корогодин В.И. Проблемы пострадиационного восстановления. М.: Атомиздат, 1966. 228 с.

Корогодин В.И. Радиотаксоны и надежность генома // Радиобиология, 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 147-154.

Костюк А.Н., Михеев А.Н. Проблема фенотипического стресса и адаптации у растений // Физиол. и биохимия культурных растений, 1997. Т. 29. № 2. С.81-92.

Крышев И.И., Рязанцев Е.П. Экологическая безопасность ядерно-энергетического комплекса России. М.: ИздАТ, 2000. 384 с.

Кудинов М.П. Устойчивость представителей рода *Betula* к g- лучам // Лесоведение и лесное хозяйство, 1975. Вып. 9. С. 76-81.

Кузин А.М. Структурно-метаболическая гипотеза в радиобиологии. М.: Наука, 1970. 222 с.

Кузин А.М. Структурно-метаболическая теория в радиобиологии. М.: Наука, 1986. 290 с.

Кузин А.М. Природный радиоактивный фон и его значение для биосферы Земли. М.: Наука, 1991. 117 с.

Куликов Н.В. Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза // Ботан. журн., 1957. Т. 42. № 3. С. 377-394.

Куликов Н.В., Альшиц Л.К., Позолотин А.А., Тарчевская С.В. Изменение радиочувствительности растений в результате предварительного лучевого воздействия // Радиобиология, 1971. Т.11. Вып. 4. С.630-633.

- Куликов Н.В., Молчанова И.В. Континентальная радиоэкология. М.: Наука, 1979. 176 с.
- Куликов Н.В., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. Радиоэкология почвенно-растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 172 с.
- Куликов Н.В., Порядкова Н.А., Агафонова С.В., Тимофеев-Ресовский Н.В. О действии излучателей на фитоценозы и влияние последних на миграцию и перераспределение радиоизотопов в почве // Сб. трудов лаб. биофизики УФАН СССР. Свердловск, 1962. Вып. 22. С. 31-47.
- Кутлахмедов Ю.А. Количественные закономерности радиобиологических реакций многоклеточного растительного организма: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1985. 36 с.
- Кутмин А.И., Брагина Е.Ю. Эпигенетический крест // Эволюция жизни на Земле. Матер. II Междунар. симпоз. Томск, 2001. С.105-107.
- Лекавичус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 275 с.
- Ли Д.Э. Действие радиации на живые клетки. М.: Госатомиздат, 1963. 288 с.
- Лучник Н.В. Биофизика цитогенетических поражений и генетический код. Л.: Медицина, 1968. 234 с.
- Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. Изменчивость полиморфных систем *Centaurea scabiosa* L. под действием хронического облучения // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39. Вып. 6. С. 623-629.
- Мазурик В.К., Михайлов В.Ф. Радиационно-индуцируемая нестабильность генома: феномен, молекулярные механизмы, патогенетическое значение // Радиационная биология. Радиоэкология, 2001. Т. 41. Вып. 3. С. 272-289.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М.: Мир, 1968. 579 с.
- Малинецкий Г.Г., Курдюмов С.П. Нелинейная динамика и проблема прогноза // Вестник РАН, 2001. Т. 71. № 3. С. 210-232.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 289 с.
- Мамаев С.А., Семериков Л.Ф. Актуальные проблемы популяционной биологии // Экология, 1981. № 2. С.5-14.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость уральских берез по биологическим свойствам семян // Тр. Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1978. Вып. 116. С. 11-62.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.

- Медико-биологические и экологические последствия радиоактивного загрязнения реки Течи / Под ред. А.В. Аклеева, М.Ф.Киселева. М., 2000. 531 с.
- Международный Чернобыльский проект. Оценка радиол. последствий и защит. мер: Докл. Междунар. консультатив. комитета. М.: ИздАТ, 1991. 96 с.
- Методические рекомендации по санитарному контролю за содержанием радиоактивных веществ в объектах внешней среды. М.: Здравоохранение СССР, 1980. 336 с.
- Митрофанов Ю.А.* Индуцированная изменчивость хромосом эукариот. М.: Наука, 1994.140 с.
- Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н.* Поведение ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове некоторых районов Республики Саха (Якутия) // Экология, 1995. № 6. С. 444-447.
- Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н.* Поведение тяжелых естественных радионуклидов в техногенных ландшафтах Южной Якутии // Экология. 1996. № 3. С.203-206.
- Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Позолотина В.Н., Караваева Е.Н.* Экспериментальная оценка водной миграции радионуклидов в почвах поймы р. Течи // Почвоведение.. 2002. № 9. С. 1129-1133.
- Мобильность генома растений / Пер с англ. С.А.Гостимского, Г.П. Мирошниченко; Под ред. Ю.П. Винецкого. М.: Агропромиздат, 1990. 272 с.
- Моисеев А.А., Рамзаев П.В.* Цезий-137 в биосфере. М.: Атомиздат, 1975. 182 с.
- Молчанова И.В., Караваева Е.Н.* Эколого-геохимические аспекты миграции радионуклидов в почвенно-растительном покрове. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 161 с.
- Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н.* и др. Радионуклиды в гидроморфных почвах зоны радиационной аварии на Южном Урале // Радиация. Экология. Здоровье. 1994 а. Ч. 1. Изучение эколого-радиационной обстановки региона. Екатеринбург, С.66-72
- Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н.* и др. Закономерности поведения радионуклидов в пойменных ландшафтах реки Течи на Урале // Экология, 1994 б. №3. С.43-49
- Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н.* и др. Радионуклиды в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Дефектоскопия, 1998. №4. С.87-92.

- Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Юшков П.И., Позолотина В.Н., Куликов Н.В.* Миграция и биологическое действие радионуклидов в лесных биогеоценозах зоны ЧАЭС // Дефектоскопия, 1993. № 7. С. 47-53.
- Молчанова И.В., Позолотина В.Н.* Радиоэкологические исследования в России // Экология, 1999. № 2. С. 99-104.
- Моран П.* Статистические процессы в эволюционной теории. М.: Наука, 1973. 288 с.
- Москалев Ю.И.* Отдаленные последствия воздействия ионизирующих излучений. М.: Медицина, 1991. 464 с.
- Никипелов Б.В., Микерин Е.И., Романов Г.Н.* и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 г. и ликвидация ее последствий // Recovery Operation in the Event of a Nuclear Accident or Radiological Emergency: Proc. Symposium. Vienna: IAEA, 1989. P. 373-403.
- Никипелов Б.В., Романов Г.Н., Булдаков Л.Н.* и др. Об аварии на Южном Урале 29 сентября 1957 г. // Информ. бюл. Межвед. совета по информ. связи и связям с общественностью в обл. атом. энергии. М., 1990. С. 39-48.
- Нуждин Н.И., Пастушенко-Стрелец Н.А.* Влияние экологических условий выращивания растений на радиочувствительность семян // Экспериментальные работы по влиянию ионизирующих излучений на организм. М., 1967. С.37-49
- Одум Ю.* Экология. В 2 т. / Пер. с англ. Ю.М.Фролова; Под ред. В.Е.Сokolova. М.: Мир, 1986. Т.1-2.
- Определение редких и радиоактивных элементов в минеральном сырье / Л.И.Земцов, Н.А.Степанова, Е.И.Железнова и др.; Отв. ред. Г.В.Остроумов. М.: Недра, 1983. 252 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 524 с.
- Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв (Оренбургская область, 1954 г.) / А.Г.Васильев, В.М. Боев, Э.А.Гилева и др. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 288 с.
- Павлоцкая Ф.И.* Миграция радиоактивных продуктов глобальных выпадений в почвах. М.: Атомиздат, 1974. 215 с.
- Паушева З.П.* Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 270 с.
- Пелевина И.И., Готлиб В.Я., Кудряшова О.В.* и др. Нестабильность генома после воздействия радиации в малых дозах (в 10-километровой

зоне аварии на ЧАЭС и в лабораторных условиях) // Радиационная биология. Радиоэкология, 1996. Т.36. Вып.4. С. 546-560.

Передельский А.А. Основания и задачи радиоэкологии // Журн. общ. биол., 1957. Т. 18, № 1. С. 17-30.

Перцов Л.А. Ионизирующие излучения биосферы. М.: Атомиздат, 1973. 286 с.

Петин В.Г., Жураковская Г.П., Комарова Л.Н., Рябова С.В. Зависимость синергизма факторов окружающей среды от их интенсивности // Экология, 1998. № 5. С. 383-389.

Петров Д.Ф. Генетические основы апомиксиса. Новосибирск: Наука, 1979. 280 с.

Плэтт Р.Б. Экологическое действие ионизирующей радиации на организмы, сообщества и экосистемы // Вопросы радиоэкологии / Под ред. В.И.Баранова. М., 1968. С. 31-56.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.

Позолотина В.Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян двух видов березы // Экология, 1980. № 4. С. 52-56.

Позолотина В.Н. Экологическая изменчивость радиочувствительности семян березы бородавчатой // Экология, 1982. № 4. С. 88-90.

Позолотина В.Н. Влияние предпосевного облучения семян на морфогенез сеянцев березы в условиях разного эдафического пространства / / Модификация лучевого поражения семян растений. Свердловск, 1983. С. 13-23.

Позолотина В.Н. Влияние облучения на морфогенез сеянцев двух разнотипных видов березы // Действие ионизирующих излучений на растения. Свердловск, 1985 а. С. 23-33.

Позолотина В.Н. Особенности развития сеянцев березы под влиянием ионизирующего излучения // Экология. 1985 б. № 4. С. 78-80.

Позолотина В.Н. Пострадиационные изменения в росте и развитии у *Taraxacum officinale* Wigg. // Действие ионизирующих излучений на семена и вегетирующие растения. Свердловск, 1988. С. 9-17

Позолотина В.Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян *Taraxacum officinale* Wigg. // Радиоустойчивость и постлучевое восстановление растений. Свердловск, 1989. С. 17-25.

Позолотина В.Н. Отдаленные последствия радиационного воздействия на растения // Радиобиология, 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 655-660.

Позолотина В.Н. Адаптационные процессы у растений в условиях радиационного воздействия // Экология, 1996. № 2. С.111-116.

- Позолотина В.Н.* Действие ионизирующих излучений на сообщества организмов // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин / Под ред. А.В.Трапезникова, С.М. Вовка. Заречный, 1998. Вып. 1. С.183-200.
- Позолотина В.Н.* Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология, 2001. № 3. С. 117-124.
- Позолотина В.Н.* Характеристика локальных ценопопуляций растений из радиоактивно-загрязненных зон Уральского региона // Вопросы радиац. безопасности. 2002. Спец. выпуск. С. 6-18.
- Позолотина В.Н., Журавская А.Н.* Отдаленные последствия предпосевного гамма-облучения семян *Dahlia variabilis* L. в поколениях P, F₁, F₂ // Действие ионизирующих излучений на семена и вегетирующие растения. Свердловск, 1988. С.18-26.
- Позолотина В.Н., Журавская А.Н., Альшиц Л.К.* и др. Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости радиочувствительности у пшеницы // Радиобиология, 1992. Т. 32. Вып. 4. С. 580-587.
- Позолотина В.Н., Куликов Н.В.* Особенности пострадиационного восстановления в модельных популяциях березы // Экология, 1988. №1. С. 28-33.
- Позолотина В.Н., Куликов Н.В., Журавская А.Н.* Некоторые экологические аспекты радиочувствительности ели сибирской // Радиоустойчивость и послучевое восстановление растений. Свердловск, 1989. С.26-34.
- Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н.* и др. Отдаленные последствия хронического облучения растений в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиобиология, 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 851-855.
- Позолотина В.Н., Собакин П.И., Молчанова И.В.* и др. Миграция и биологическое действие на растения тяжелых естественных радионуклидов // Экология, 2000 а. № 1. С. 17-23.
- Позолотина В.Н., Трапезников А.В., Кабианка Т., Бексон А.П., Симмондс Дж.* Расчет дозовых нагрузок населения пос. Бродокалмака от загрязнения р. Течи // Атом. энергия, 2000 б. Т. 88. Вып. 1. С. 60-66.
- Позолотина В.Н., Юшков П.И.* Роль плоидности в радиочувствительности семян березы бородавчатой и березы пушистой // Радиобиология. 1982. Т.22. Вып. 4. С. 564-567.
- Позолотина В.Н., Юшков П.И., Куликов Н.В.* Жизнеспособность семенных генераций одуванчика в зоне ЧАЭС // Экология, 1991. № 5. С. 81-84.

- Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяц.-геогр. изменчивость и ее лесовод. значение. Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.
- Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука, 1992. 144 с.
- Попова О.Н., Фролова Н.П. Ранние признаки проявления морфологической изменчивости в потомстве пятой послеаварийной репродукции *Plantago lanceolata* L. в зоне аварии // Радиозэкологические исследования в 30-километровой зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 1993. С. 64-75. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 130).
- Попова О.Н., Фролова Н.П., Таскаев А.И. Эколого-географическое испытание семенного потомства *Viola matulina* Клок. из 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1994. Т. 34. Вып. 6. С. 872-876.
- Попова О.Н., Фролова Н.П. Тератологическая изменчивость в потомстве *Plantago lanceolata* L. из аварийной зоны Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). Сыктывкар, 1996. Т. 2. С. 38-46. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 145).
- Попова О.Н., Шершунова В.Н., Коданева Р.П. и др. Уровень хромосомных аномалий в природной популяции *V. cracca* L. в условиях экспериментального урано-радиевого загрязнения // Радиобиология, 1984. Т. 24. Вып. 3. С. 397-400.
- Поспешил М., Ваха И. Индивидуальная радиочувствительность, ее механизмы и проявления. М.: Энергоатомиздат, 1986. 112 с.
- Пострадиационная репарация / Под ред. В.П.Парибока. М.: Атомиздат, 1970. 336 с.
- Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 203 с.
- Преображенская Е.И. Радиоустойчивость семян растений. М.: Атомиздат, 1971. 231 с.
- Преображенская Е.Н., Тимофеев-Ресовский Н.В. Возможная связь радиоустойчивости с филогенетической системой у культурных растений // Докл. АН СССР, 1962. Т. 143. № 5. С. 1219-1222.
- Привалов Г.Ф. Чувствительность семян некоторых видов древесных растений к ионизирующим лучам // Радиобиология, 1963. Т. 3. Вып. 5. С. 770-772.

- Просьянников Е.В., Силаев А.Л., Кошелев И.А.* Экологические особенности поведения ^{137}Cs в поймах рек // Экология, 2000. №2. С.151-154.
- Работнов Т.А.* *Taraxacum officinale* Wigg. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., 1956. Т. 3. С. 667-670.
- Радиогеохимические исследования: Метод. рекоменд. / Г.М. Баранов, А.А. Смыслов, М.И. Тяхтин и др.; Отв. ред. А.А. Смыслов. М.: Мин-во геологии СССР, 1974. 144 с.
- Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева; Коми научный центр УрО АН СССР. Сыктывкар, 1990. 136 с.
- Радиоэкологические исследования в 30-км зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 1993. 188 с. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 127).
- Растения в экстремальных условиях минерального питания: Эколого-физиол. исслед. /Под ред. М.Я.Школьника, Н.В.Алексеевой-Поповой Л.: Наука, 1983. 176 с.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А.* Мобильные генетические элементы (МГА): «эгоистическая ДНК» или функциональная часть генома? // Современные концепции эволюционной генетики / Под ред. В.К.Шумного, А.Л. Маркеля. Новосибирск, 2000. С. 128-150.
- Реймерс Н.Ф.* Экология: Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.
- Ресурсы поверхностных вод. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. Т. 11.848 с.
- Рождественский Л.М.* Концепция биологического действия ионизирующей радиации низкого уровня: Анализ проблемы в аспектах пороговости эффектов и радиочувствительности / радиореактивности биоструктур различного уровня организации // Радиационная биология. Радиоэкология, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 127-144.
- Рубцова З.М.* Эволюционное значение апомиксиса. Л.: Наука, 1989. 154 с.
- Савин В.Н.* Действие ионизирующего излучения на целостный растительный организм. М.: Энергоиздат, 1981. 120 с.
- Сарапульцев Б.И., Гераськин С.А.* Генетические основы радиорезистентности и эволюция. М.: Энергоатомиздат, 1993. 208 с.
- Свирижев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 366 с.
- Севаньяев А.В.* Современное состояние вопроса количественной оценки цитогенетических эффектов в области низких доз радиации // Радиобиология, 1991. Т. 31. Вып. 4. С. 600-605.

- Севаньякаев А.В., Моисеенко В.В., Цыб А.Ф.* Возможности применения методов биологической дозиметрии для ретроспективной оценки доз в связи с последствиями аварии на Чернобыльской АЭС: Оценка доз на основе анализа нестабил. хромосом. аберраций // Радиационная биология. Радиоэкология, 1994 а. Т. 34. Вып. 6. С. 782-792.
- Севаньякаев А.В., Моисеенко В.В., Цыб А.Ф.* Возможности применения методов биологической дозиметрии для ретроспективной оценки доз в связи с последствиями аварии на Чернобыльской АЭС: Оценка доз на основе анализа стабил. хромосом. аберраций // Радиационная биология. Радиоэкология, 1994 б. Т. 34. Вып. 6. С. 793-797.
- Семерилов Л.Ф.* Популяционная структура древесных растений: На прим. видов дуба европ. части СССР и Кавказа. М.: Наука, 1986. 140 с.
- Сетлоу Р., Поллард Э.* Молекулярная биофизика. М.: Мир, 1964. 437 с.
- Сидоров В.П.* Продленный мутагенез и морфогенез у растений при действии радиации, алкилирующих мутагенов и гербицидов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1992. 53 с.
- Синская Е.Н.* Динамика вида. М.; Л.: Сельхозиздат, 1948. 527 с.
- Синская Е.Н.* О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. Л.: Сельхозиздат, 1963. 124 с. (Проблема популяций у высших растений. Вып. 2).
- Синская Е.Н.* Проблемы популяционной ботаники. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 195 с.
- Смирнов Е.Г., Суворова Л.И.* Оценка и прогноз биологического действия радиоактивного загрязнения на растительный покров в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). Сыктывкар, 1996. Т. 2. С. 27-37.
- Собакин П.И., Молчанова И.В.* Радиоэкологические исследования техногенно-нарушенных участков ландшафта в зоне уранового месторождения Республики Саха (Якутия) // Дефектоскопия, 1994. № 9. С. 74-78.
- Собакин П.И., Молчанова И.В.* Подвижность естественных радионуклидов и их поступление в растения в условиях техногенного ландшафта // Экология, 1996. № 1. С. 30-32.
- Сойфер В.Н.* Репарация генетических повреждений // Сорос. образ. журн., 1997. № 8. С. 4-13.
- Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А.* Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. 163 с.

- Спитковский Д.М.* Концепция действия малых доз ионизирующих излучений на клетки и ее возможные приложения к трактовке медико-биологических последствий // Радиобиология, 1992. Т. 32. Вып. 3. С. 382-400.
- Спэрроу А.Х., Шейпер Л.А., Вудвелл Дж.М.* Радиоустойчивость сосны (*Pinus rigida* L.) в условиях 10-летнего хронического β -облучения ^{60}Co // Вопросы радиозоологии / Под ред. В.И. Баранова. М., 1968. С. 109-132.
- Сукачев В.Н.* Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). Изд. 4-е, доп. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1928. С. 1-232.
- Сукачев В.Н.* К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // Избр. тр. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л., 1975. С. 126-141.
- Таргульян В.О.* Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. 268 с.
- Таскаев А.И., Шуктомова И.И.* Парциальный вклад отдельных изотопов U, Ra, Th, Rn в общую поглощенную дозу растительности на участках повышенной радиоактивности // Миграция и биологическое действие естественных радионуклидов в условиях северных биогеоценозов. Сыктывкар, 1980. С. 150-168: (Коми фил. АН СССР, № 46).
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений // Биофизика, 1956. Т. 1. Вып. 7. С. 616-627.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии // Ботан. журн., 1957. Т. 42. № 2. С. 161-194.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии: Докл. по опубл. работам, представл. для защиты уч. ст. докт. биол. наук. Свердловск: УФАН СССР, 1962. 46 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 301 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И., Корогодин В.И.* Применение принципа попадания в радиобиологии. М.: Атомиздат, 1968. 227 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Порядкова Н.А.* О радиостимуляции растений // Ботан. журн., 1956. Т. 41. № 11. С. 1620-1623.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Порядкова Н.А., Сокурова Е.Н., Тимофеева-Ресовская Е.А.* Работы по экспериментальной биогеоценологии. 1. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных и пресноводных биогеоценозов // Сб. работ лаб. биофизики УФАН СССР. 1957. Вып. 9. С. 202-250.

- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Тимофеева-Ресовская Е.А. Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 30. 77 с.
- Титаева Н.А., Таскаев А.И. Миграция тяжелых естественных радионуклидов в условиях гумидной зоны. Л.: Наука, 1983. 252 с.
- Тихомиров Ф.А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. М.: Атомиздат, 1972. 176 с.
- Тихомиров Ф.А., Федотов И.С. Радиочувствительность семян различных популяций сосны обыкновенной // Радиобиология, 1985. Т. 25. Вып. 3. С. 419-422.
- Томилов А.А., Томилова Н.В., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Инсерционный мутагенез *Arabidopsis thaliana*: увеличение эффективности трансформации прорастающих семян в результате обработки ультразвуком // Генетика, 1999. Т. 35. №9. С. 1214-1222.
- Томилов А.А., Томилова Н.В., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Идентификация гена, включенного в контроль развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana* // Генетика, 2001. Т. 37. № 1. С. 36-45.
- Томилова Н.В., Томилов А.А., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Идентификация гена, мутация в котором обуславливает возникновение некрозов семядолей проростков *Arabidopsis thaliana* // Генетика, 2001. Т. 37. № 4. С. 494-503.
- Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Чеботина М.Я. и др. Радиоактивное загрязнение реки Течи на Урале // Экология, 1993. № 5. С. 72-77.
- Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Юшков П.И. и др. Исследование радиоэкологической ситуации в реках Тече и Исети, загрязненных сбросами ПО «Маяк» // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин / Под ред. А.В.Трапезникова, С.М. Вовка. Заречный, 1999. Вып. 2. С. 20-66.
- Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Молчанова И.В. и др. Радиоэкологическая характеристика речной системы Теча-Исеть // Экология, 2000. № 4. С. 248-256.
- Тюрюканова Э.Б. Экология стронция-90 в почвах. М.: Атомиздат, 1976. 128 с.
- Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Р.М. Алексахин, Н.П.Архипов, Р.М. Бархударов и др. М.: Наука, 1990. 368 с.

- Федотов И.С., Кальченко В.А., Рубанович А.В., Игонина Е.В., Шевченко В.А. Восстановление после воздействия ионизирующих излучений сосновых лесонасаждений в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 2002. Т. 42. Вып. 6. С. 740-744.
- Федотов И.С., Тихомиров Ф.А., Карабань Р.Т., Пристеп Б.С. Действие гамма-излучения на вегетативные и репродуктивные органы сосны (*Pinus silvestris* L.) // Проблемы прикладной радиоэкологии. М., 1979. С. 53-67. (Тр. Ин-та прикладной геофизики. Вып. 38).
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Л.: ГИЗ, 1926. 272с.
- Флора Сибири / Сост. М.Н.Ломоносова, Н.М.Большаков, И.М. Красноборов и др. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. 312 с.
- Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 29. 797 с.
- Фриц-Ниггли Х. Радиобиология, ее основы и достижения. М.: Атомиздат, 1961. 368 с.
- Фролова Н.П. Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* Wigg в условиях техногенных загрязнений // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, 1998. С. 41-50. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 158).
- Фролова Н.П. Семенное размножение *Taraxacum officinale* Wigg в различных природных фитоценозах // Репродуктивная биология растений на севере. Сыктывкар, 1999. С. 63-74. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 160).
- Фролова Н.П., Попова О.Н. Мониторинг семян хронически облучающихся природных популяций *Plantago lanceolata* L. Изменчивость в потомстве // Радиобиология, 1990. Т. 30. Вып. 4. С. 446-449.
- Фролова Н.П., Попова О.Н., Таскаев А.И. Исследование воздействия радиоактивных выпадений на природные фитоценозы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). Сыктывкар, 1996. Т. 2. С. 19-26. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 145).
- Хайн Дж., Браунелл Р. Радиационная дозиметрия. М.: Изд-во иностр. лит., 1958. 508 с.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Хикс Х. Основные принципы планирования эксперимента. М.: Мир, 1967. 406 с.
- Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.Л. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с.

- Хуг О., Келлерер А. Стохастическая радиобиология. М.: Атомиздат, 1966. 183 с.
- Цингер Н.В., Поддубная-Арнольди В.А., Петровская Т.П., Полунина Н.Н. К вопросу о причинах апомиксиса: Гистол. исслед. женских генератив. органов апомиктических представителей *Taraxacum* и *Citrus* // Тр. МОИП, 1965. Т. 13.
- Чернобыль: Пять трудных лет // Сб. материалов о работах по ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС в 1986-1991 гг. М.: Атомиздат, 1992. 384 с.
- Черезжанова Л.В., Алексахин Р.М., Смирнов Е.Г. О цитогенетической адаптации растений при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Генетика, 1971. Т. 7. № 4. С. 30-37.
- Чернов А.В. Речные поймы — их происхождение, развитие и оптимальное использование // Сорос. образ. журн., 1999. Вып. 12. С. 47-53.
- Шевченко В.А. Радиационная генетика одноклеточных водорослей. М.: Наука. 1979. 236 с.
- Шевченко В.А. Интегральная оценка генетических последствий действия ионизирующих излучений // Радиационная биология. Радиоэкология, 1997. Т. 37. Вып. 4 С. 569-575.
- Шевченко В.А., Кальченко В.А., Абрамов В.И. и др. Генетические эффекты в популяциях растений, произрастающих в зонах Кыштымской и Чернобыльской аварий // Радиационная биология. Радиоэкология, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 162-169.
- Шевченко В.А., Печкуренков В.Л., Абрамов В.И. Радиационная генетика природных популяций. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Шевченко В.А., Померанцева М.Д. Генетические последствия действия ионизирующих излучений. М.: Наука, 1985. 279 с.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И. Химерность у растений. М.: Наука, 1981. 212 с.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum*, подвергающихся хроническому облучению в районе Чернобыльской АЭС // Радиобиология, 1990. Т. 30. Вып. 6. С. 728-733.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И., Абрамов В.И. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum* L., произрастающих в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология, 1998. Т. 38. Вып. 3. С. 330-336.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И., Шевченко В.А. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum*, подвергающихся храни-

- ческому облучению в районе Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т. 35. Вып. 5. С. 695-701.
- Шершунова В.И., Попова О.Н., Кочан И.Г.* Особенности выноса растениями из почвы U-238 и Ra-226 в зависимости от содержания радионуклидов в почве // Радиация как экологический фактор при антропогенном загрязнении. Сыктывкар, 1984. С. 37-42. (Коми фил. АН СССР, № 67).
- Шумный В.К., Железнов А.В., Будашкина Е.Б.* и др. Оценка последствий воздействия ядерных испытаний и других антропогенных загрязнений на растительные объекты // Генетические эффекты антропогенных факторов среды: Исслед. последствий радиационных загрязнений районов Алтайского края. Новосибирск, 1993. Вып. 1. С. 91-106.
- Щеглов А.И.* Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах: По материалам 10-лет. исслед. в зоне влияния аварии на ЧАЭС. М.: Наука, 1999. 268 с.
- Эйдус Л.Х.* О проблеме экстраполяции дозовой зависимости цитогенетических повреждений от больших доз к малым // Радиационная биология. Радиоэкология, 1999. Т. 39. Вып. 1. С. 177-180.
- Эйзенбад М.* Радиоактивность внешней среды. М.: Атомиздат, 1967. 332 с.
- Экологические системы. Адаптивная оценка и управление / Под ред. К.С. Холлинга. М.: Мир, 1981. 397 с.
- Эколого-генетические последствия аварии на ЧАЭС для флоры. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1988. 60 с.
- Юшков П.И., Чуева Т.А., Куликов Н.В.* Влияние радиации на березу бородавчатую в зоне аварии на ЧАЭС // Экология, 1993. № 5. С. 40-45.
- Aarkrog A.* The radiological Impact of the Chernobyl Debris Compared with that from Nuclear Weapons Fallout // J. Environ. Radioactivity, 1988. Vol. 6. P. 151-162.
- Aarkrog A., Dahlgaard H., Frissel V.* et al. Sources to Anthropogenic Radionuclides in the Southern Urals // J. Environ. Radioactivity, 1992. Vol. 15. P. 69-80.
- Aarkrog A., Botter-Jensen L., Chen Qing Jiang* et al. Environmental Radioactivity in Denmark in 1992 and 1993. Risø-R-756. Roskilde, 1995. P. 128.
- Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P.* et al. Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: estimates based on soil samples collected in the South Urals (1990-1995) // The Science of the Total Environment, 1997. Vol. 201. P. 137-154.

- Aarkrog A., Trapeznikov A.V., Molchanova I.V.* et al. Environmental modelling of radioactive contamination of flood plains and sorlakes along the Techa and Iset rivers // *J. of Environ. Radioactivity*, 2000. Vol. 49. P. 243-257.
- Anderson E.G., Longley A.E., Li C.H., Retherford K.L.* Hereditary effects produced in maize by radiation from the Bikini atoll bomb. 1. Studies on seedling and pollen of the exposed generation // *Genetics*, 1949. Vol. 34. № 6. P. 639-646.
- Avid D., Fluhr R., Edelman M., Galun E.* Progeny analysis of the interspecific somatic hybrids: *Nicotiana tabacum* (GMS) + *Nicotiana glauca* with respect to nuclear chloroplast markers // *Theor. and Appl. Genet.*, 1980. Vol. 56. P. 145-150.
- Bassi P.* Repetitive non-coding DNA: A possible link between environment and gene expression in plant? // *Biol. Zent.*, 1991. Bd 110. S. 1-13.
- Baverstock K.* Radiation-induced genomic instability: a paradigm-breaking phenomenon and its relevance to environmentally induced cancer // *Mutat.*, 2000. Vol. 454. № 1-2. P. 89-109.
- Bhaskaran S., Swaminathan M.S.* Chromosome aberrations, changes in DNA content and frequency and spectrum of mutations induced by X-rays and neutrons in polyploids // *Radiat. Bot.*, 1962. Vol. 1. № 2. P. 166-181.
- Boothman D.A., Odegaard E., Yang C.R.* et al. Molecular analyses of adaptive survival responses (ASRs): role of ASRs in radiotherapy // *Hum. Exp. Toxicol.*, 1998. Vol. 17. № 8. P. 448-453.
- Brown J.M.* Radiosensitizers and radioprotectors: current status and future prospects // *Radiation research: Proc 7th Intern. Cong. Radit. Res.* Amsterdam, 1983. P. 281-289.
- Bussey H., Fieldes M.A.* A model for stably inherited environmentally induced changes in plants // *Nature*, 1974. Vol. 251. Okt. 25. P.708-709.
- Cabianca T., Bexon A.P., Pozolotina V., Trapeznikov A., Simmonds J.* Preliminary assessment of current radiation doses to the population of Brodokalmak from contamination of the Techa River // *J. of Environ. Radioactivity*, 2000. Vol. 50. P. 193-206.
- Cannon H.* Botanical prospecting for ore deposits // *Science*, 1960. Vol. 152. № 3427. P. 591-598.
- Case A.L., Lacey E.P., Hopkins R.G.* Parental effects in *Plantago lanceolata* L. II. Manipulation of grandparental temperature and parental flowering time // *Heredity*, 1996. Vol. 76. P. 287-295.
- Catcheside D.G.* Genetic effects of radiation // *Advances in genetics*. N-Y.: Acad. Press., 1948. Vol. 2. P. 271-358.

- Cate S., Ruttenberg A.J., Conklin A.W.* Feasibility of an epidemiologic study of thyroid neoplasia in persons exposed to radionuclides from the Hanford Nuclear facility between 1944- 1956 // *Health Phys.*, 1990. Vol. 59. P. 169-178.
- Chadwick K.H., Leenhouts H.P.* The repair of potentially lethal damage: an alternative approach // *Radiat. and Environ. Biophys.*, 1975. Vol. 11. P.319-325.
- Chadwick K.H., Leenhouts H.P.* The molecular theory of radiation biology. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Spriger-Verlag, 1981. 377 p.
- Chesnokov A.V., Govorun A.P., Linnik V.G., Sheherbak S.B.* Cs-137 contamination of the Techa flood plain near village Muslumovo // *Proc. Intern. Sympos. On Radiation Measurements and Applications. Michigan*, 1998. P.1-4.
- Clarke I.D., Lang J.* The inactivation of mitochondrial enzymes by gamma radiation in vitro // *Radiat. Res.*, 1965. Vol. 25. № 1. P. 566-572.
- Condero R.E., Gunckel J.E.* The effects of acute and chronic gamma irradiation on *Lupinus albus* L. 1. Effects of acute irradiation on the vegetative apex and general morphology // *Environ. Exp. Bot.*, 1982 a. Vol. 22. № 3. P. 105-126.
- Condero R.E., Gunckel J.E.* The effects of acute and chronic gamma irradiation on *Lupinus albus* L. 2. Effects of acute irradiation on floral development // *Environ. Exp. Bot.*, 1982 b. Vol. 22. № 3. P. 127-137.
- Conger B.V., Hileman J.R., Nilan R.A., Konzak C.F.* The influence of temperature on radiation-induced oxygen-dependent and independent damage in barley seeds // *Radiat. Res.*, 1971. Vol. 46. № 3. P. 601-612.
- Conkle M.T.* The determination of experimental plot size and share in loblolly and slash pines // *North Carolina state Coll. Sch. Forest*. 1963. Tech. rep. № 17. P. 1-51.
- Cortes F., Dominguez I., Mateos S., Pinero J., Mateos J.C.* Evidence for an adaptive response to radiation in plant cells conditioned with X-rays or incorporated tritium // *Int. J. Radiat. Biol.*, 1990. Vol. 57. № 3. P. 537-541.
- Deering R.A.* Radiation studies of *Blastocladiella emersonii* // *Radiat. Res.*, 1968. Vol. 34. № 1. P. 87-109.
- Dugan V.L.* A kinetic analysis of spore inactivation in a composite heat and gamma radiation environment // *Space Life Sciences*, 1971. Vol. 2. № 3. P. 495-505.
- Dugle J.R., Hawkins J.L.* Leaf development and morphology in ash: influence of gamma-radiation // *Can. J. Botany*, 1984. Vol. 24. № 8. P. 1458-1468.

- Evans H. J.* Effects of radiation on meristematic cells // *Radiat. Bot.*, 1965. Vol. 5. № 2. P.171-183.
- Evans H.J., Scott D.* Influence of DNA synthesis on the production of chromatid aberrations by X rays and maleic hydrazide in *Vicia faba* // *Genetics*, 1964. Vol. 49. № 1. P. 17-38.
- Fabries M.* Quelques aspects acologiques et biogeographiques de l'irradiation chronique d'une phytocenose terrestre de type mediterraneen: These doct. Spec. Biogeogr. Toulouse // *Univ. Paul Sabatier*, 1971. Rapp. CEA, 1972. № 4300. 100 p.
- Feldmann K.A.* T-DNA insertion mutagenesis in *Arabidopsis*: Mutational spectrum // *Plant J.*, 1991.Vol. 1. P.71-82.
- Garten C.T., Bondiotti E.A., Walker R.L.* Comparative uptake of uranium, thorium and plutonium by biota inhabiting a contaminated Tennessee flood-plane // *J. Environ. Qual.*, 1981. Vol. 10. № 2. P. 207-210.
- Gaul H.* Für Frage der ontogenetischen Elimination mutierter Zellen nach Röntgenbestrahlung von Samen // *Naturwissenschaften*, 1957. Bd 44. № 21. P. 566-571.
- Gaul H.* Über die Chimärenbildung in Gerstenpflanzen nach Röntgenbestrahlung von Samen // *Flora*, 1959. Bd 147. P 207-241.
- Gray E., McGehee E.M., Carlisle D.E.* Seasonal variation in flowering of common dandelion // *Weed Sci.*, 1973. Vol. 21. № 3. P. 43-45.
- Grunberg H.* Genetical research in area of high natural radioactivity in South India // *Nature*, 1964. Vol. 204. № 4953. P. 18-20.
- Hall B.G.* Adaptive evolution that requires multiple spontaneous mutations. 1. Mutations involving an insertion sequence // *Genetics*, 1988. Vol. 120. P. 887-897.
- Haque M.L., Godward M.B.E.* Effects of seeds irradiation on M_1 achenes of *Lactuca* and *Cichorium* // *Environ. and Exp. Bot.*, 1985. Vol. 25. № 1. P. 53-65.
- Harley J.H.* Health and Safety Laboratory Procedures Manual // *HASL*, 1972. Vol. 300. P. 602.
- Hartwig A., Schlepegrell R., Beyersmann D.* Indirect mechanism of lead-induced genotoxicity in cultured mammalian cells // *Mutat.Res.*, 1990. Vol. 241. № 1. P. 75-82.
- Izrael Yu.A., Tsaturov Yu.S., Petrov V.N.* et al. Reconstruction of the Real Pattern of Terrain Radioactive Contamination from Accidents and Nuclear Tests based on Present-day and other Data // *Proc. Intern. Sympos. Remediation and Restoration of Radioactive-contaminated Sites in Europe.* Antwerp, 1993. P. 325-350.

- Jordan A.* Remarques sur le fait de l'existence en societe a l'etat sauvage des especes vegetales affiness et sur d'antres faits relatefs a la question de l'espece. Lyon, 1873. 23 p.
- Karavaeva E.N., Kulikov N.V., Molchanova I.V., Pozolotina V.N., Yushkov P.I.* Accumulation and distribution of long-living radionuclides in the forest ecosystems of the Kyshtym accident zone // J. The Science of the Total Environment, 1994. Vol. 157. P. 147-151.
- Kirkpatrick M., Lande R.* The evolution of maternal characters // Evolution, 1989. Vol. 43. № 3. P. 486-503.
- Leonard A., Delpoux M., Decat L., Leonard E.D.* Natural Radioactivity in Southwest France and its possible genetic consequences for mammals // Radiat. Res., 1979. Vol. 77. № 1. P. 170-181.
- Little J.B.* Radiation-induced genomic instability // Int. J. Radiat. Biol., 1998. Vol. 74. № 6. P. 663-671.
- Luchnik N.V., Fesenko E.V., Ovchinnikova V.G.* Kritical periods of mitotic cycle: influence of aminopterin and thymidine on production of chromosomal aberrstions by radiation in *Crepis capillaris* // Mutat. Res., 1976. Vol. 34. P. 367.
- Lyng F., O'Reilly S., Cottell D.C., Seymour C.B., Mothersill C.* Persistent expression of morphological abnormalities in the distant progeny of irradiated cells // Radiat. Environ. Biophys., 1996. Vol. 35. P. 273-283.
- Maternal Effects as Adaptations. Eds. T.A. Mousseau, C.W. Fox. New York, Oxford: Oxford University Press, 1998. 375 p.
- McClintock B.* Chromosome organization and genetic expression // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1951. Vol. 16. P. 13-47.
- McCormic J.F., Platt R.B.* Effects of ionizing radiation on a natural plant community // Radiat. Bot., 1962. Vol. 2. № 3. P. 161-168.
- Mergen F., Gummings J.* Germination of *Pinus rigida* seeds after gamma irradiation // Radiat. Bot., 1965. Vol. 5. № 1. P. 39-51.
- Mewissen D.J., Damblon J., Baca Z.M.* Comparative sensitivity of plants from a wild plant grown on uraniferous and nonuraniferous soils // Nature, 1959. Vol. 183, № 4673. P. 1449.
- Miao S.L., Bazzar F.A., Primack R.B.* Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago major*: the third generation // Ecology, 1991. Vol. 72. № 5. P. 1634-1642.
- Milvy P.* Control of free radical mechanisms in nucleic acid systems: studies in radioprotection and radiosensitization // Fed. Proc., 1973. Vol. 32. № 8. P. 1895-1902.

- Mobile DNA / Eds. D.E.Berg, M.M. Howe. Washington, D.C.: Amer. Soc. Microbiol., 1989. 972 p.
- Mothersill C., Crean M., Lyons M.* et al. Expression of delayed toxicity and lethal mutations in the progeny of human cells surviving exposure to radiation and other environment mutagens // *Int. J. Radiat. Biol.*, 1998. Vol. 74. № 6. P. 673-680.
- Mothersill C., Seymour M.T.* Mechanisms and implications of genomic instability and other delayed effects of ionizing radiation exposure // *Mutagenesis*, 1998. Vol. 13. № 5. P. 421-426.
- Moustacchi E.* DNA damage and repair: consequences on dose-responses / *Mutat. Res.*, 2000. Vol. 464. № 1. P. 35-40.
- Murnane J.P.* Pole of induced genetic instability in the mutagenetic effects of chemicals and radiation // *Mutat. Res.*, 1996. Vol. 367. № 1. P. 11-23.
- Nasim A.* Repair-mechanisms and radiation-induced mutations in Fission yeast // *Genetics*, 1968. Vol. 59. P. 327-333.
- Neary G.J.* Dependence on oxygen and temperature of the sensitivity of broad bean roots to g-irradiation // *Nature*, 1957. Vol. 180. P. 248-249.
- Nikipelov B.V.* Experience in managing the radiological consequences of the accidental release of radioactivity which occurred in the Southern Urals in 1957 // IAEA SM 316/55. Vienna, 1989.
- Nikipelov B.V., Nikiforov A.S., Kedrovsky O.L., Strakhov M.V., Drozhko E.K.* Practical rehabilitation of territories contaminated as a result of implementation of Nuclear Material Production Defence Programmes / Oak Ridge National Laboratory, USA, 1990.
- Nilsson H.* Totale Invertierung der mikrotypen eines minimiareals von *Taraxacum officinalis* // *Hereditas*, 1947. Vol. 33. № 1-2. P. 47-51.
- Ninaber A., Goodfellow J.M.* DNA conformation and dynamics // *Radiat. Environ. Biophys.*, 1999. Vol. 38. Issue 1. P. 23-29.
- Odum E.P.* Radiation Ecology // *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia; Penna: W.B. Saunders Co, 1957. P.452.
- Ohba K., Simak M.* Effect of X-rays on seeds of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) from different provinces // *Silve genetica*, 1960. Vol. 10. № 3. P.84.
- Oliver R.* A comparison of the effects of acute and protracted gamma-radiation on the growth of seedlings of *Vicia faba*. II. Theoretical calculations // *Int. J. Radiat. Biol.*, 1964. Vol. 8. № 5. P. 475-488.
- Osborn T.S., Bacon J.A.* Radiosensitivity of seeds // *Radiat. Res.*, 1960. Vol. 13. № 6. P. 686-690.
- Painter R.B., Wolff S.* Apparent absence of repair replication in *Vicia faba* after X-irradiation // *Mutat. Res.*, 1973. Vol. 19. P. 133-137.

- Palumbo R.F.* Recovery of the land plants at Enivetik Atoll following a nuclear detonation // *Radiat. Bot.*, 1962. Vol. 1. № 2. P. 182-189.
- Parsons P.A.* Hormesis: an adaptive expectation with emphasis on ionizing radiation // *J. Appl. Toxicol.*, 2000. Vol. 20. № 2. P. 103-112.
- Planel G., Soleilhavoup I. P., Tixador R.* Recherches sur l'action des radiations ionisantes naturelles sur la croissance d'êtres unicellulaires // *C.R. Acad. sci. D.*, 1965. Vol. 260. P. 3770-3773.
- Platt P.B.* Long-range effects of radiation on natural plant populations of the granite outcrops in the Southeastern U.S. / AEC progress report. 1957.
- Poinsot-Balaguer N., Castet R., Tabone E.* Impact of Chronic Gamma Irradiation on a Mediterranean Forest Ecosystem in Cadarache (France) // *J. Environ. Radioactivity*, 1991. Vol. 14. P. 23-36.
- Positional control in plant development / Eds. P.W. Barlow, D.J. Carr. Cambridge, London etc.: Cambridge Univ. Press, 1984. 502 p.
- Pozolotina V.N.* The effect of ionizing radiation on communities of organisms // *Radioecology and the Restoration of Radioactive Contaminated Sites*. Dordrecht; Boston; London, 1996. P. 225-234. (NATO ASI Series. Series 2: Environment; Vol. 13).
- Pozolotina V.N., Mikhailovskaya L.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N.* Water transport of ^{90}Sr and ^{137}Cs in the Techa river flood-plain soils // Proc. of the 4th Intern. Conf. on Environmental Radioactivity in the Arctic. Edinburg, Scotland 20-23 Sept. Osters, 1999. P. 244-245.
- Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.* et al. Radioactive contamination of topsoil in the lower reaches of Techa river in the Urals // *Environmental Radioactivity in the Arctic and Antarctic*. Proc. of the First Intern. Confer. Osters, 1993. P. 129-134.
- Pozolotina V., Molchanova I., Karavaeva E., Aarkrog A., Nielsen S.P.* Distribution and Biological Effects of Radionuclides in Terrestrial Ecosystems Affected by Nuclear Enterprises in the Southern Urals // Proc. of Inter. Workshop Radiation Exposures by Nuclear Facilities, 9-12 July, 1996. Portsmouth, England, 1998. P. 382-386.
- Price A.* The repair of ionizing radiation-induced damage to DNA // *Semin. Cancer Biol.*, 1993. Vol. 4. № 2. P. 201-204.
- Radiation hormesis // *Health Phys.*, Special issue on radiation hormesis, 1987. Vol. 52. № 5. P. 317-678.
- Read J.* Radiation biology of *Vicia faba* in relation to the general problem. Oxford: Blacwell, 1959. 270 p.

- Reddy T.P., Vaidyanath K.* Synergistic interaction of gamma rays and some metallic salts in the induction of chlorophyll mutation in rice // *Mutat. Res.*, 1978. Vol. 52. № 3. P. 361-365.
- Research Activities about the Radiological Consequences of the Chernobyl NPS Accident and Social Activities to Assist the Sufferers by the Accident / Ed. by T. Imanaka. Kyoto: Research Reactor Institute, Kyoto University, 1998. 278 p.
- Richards A.* The origin of *Taraxacum agamospecies* // *Bot. J. Linn. Soc.*, 1973. Vol. 66. № 3.
- Richardson C., Jasin M.* Frequent chromosomal translocations induced by DNA double-strand breaks // *Nature*, 2000. Vol. 405. № 6787. P. 687-799.
- Roach D.A., Wulff R.D.* Maternal effects in plants // *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1987. Vol. 18. P. 209-235.
- Rochedo E.R.R., Conti L.F.C., Paretzke H.G.* PARATI –A dynamic model for radiological assessments in urban areas. Part II. Specifications of individuals and populations, their radiation exposures and variabilities / *Radiat. Environ. Biophys.*, 1997. Vol. 36. P. 183-193.
- Romanov G.N., Nikipelov B.V., Drozhko E.G.* The Kyshtym Accident: Causes, scale and radiation characteristics // *Proc. of Seminar on Comparative Assessment of the Environmental Impact of Radionuclides released during Three Major Nuclear Accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl.* Luxemburg. Commission of the European Communities. EUR 13574, 1990. P. 25-40.
- Saito N., Werbin H.* Evidence for a DNA photoreactivating enzyme in higher plants // *Photochem and Photobiol.*, 1969. Vol. 9. № 4. P. 389-392.
- Satta L., Antonelli F., Belli M. et al.* Influence of a low background radiation environment on biochemical and biological responses in V79 cells // *Radiat. Environ. Biophys.*, 2002. Vol. 41. № 3. P. 217-224.
- Schulz E.* Röntgenmutation bei der Birke // *Der Züchter*, 1957. Bd 27. № 3. S. 56-60.
- Schwaegerle K.E., McIntyre H., Swingley C.* Quantitative genetics and the persistence of environmental effects in clonally propagated organisms // *Evolution*, 2000. Vol. 54. № 2. P. 452-461.
- Setlow R.B.* Steps in the repair of DNA: fact and fancy // *Recovery and repair mechanisms in radiobiology.* Brookhaven Symp. Biol. Brookhaven, 1968. Vol. 20. P. 1-16.
- Setlow R.B., Carrier W.L.* The disappearance of thymine dimers from DNA: an error correcting mechanisms // *Physiol. Plant.*, 1985. Vol. 18. № 4. P. 1115-1120.

- Sparrow A.H., Cuany R.L., Miksche J.P., Schairer L.A.* Some factors affecting the responses of plants to acute and chronic radiation exposures // *Radiat. Bot.*, 1961. Vol. 1. № 1. P. 10-36.
- Sparrow A.H., Rogers A.F., Schwemmer S.S.* Radiosensitivity studies with woody plants. 1. Acute gamma-irradiation survival data for 28 species and predictions for 190 species // *Radiat. Bot.*, 1968. Vol. 8. № 2. P.149-186.
- Sparrow A.H., Schwemmer S.S., Thompson K.H.* Radiosensitivity studies with woody plants. III. Predictions of limits of probable acute and chronic LD₅₀ values from of lognormal distributions of interphase chromosome volumes in gymnisperms // *Radiat. Res.*, 1976. Vol. 65. № 2. P. 315-326.
- Spirin D.A.* Effects of ionizing radiation on organisms of terrestrial ecosystems in the East Urals radioactive track territory// *Radioecology and the Restoration of Radioactive-Contaminated Sites*. Dordrecht; Boston; London, 1996. P. 235-244.
- Stoklasa J., Penkava J.* Biologie des Radiums und Uraniums. Berlin: Parey, 1932. 958 S.
- Talvitie N.A.* Radiochemical determination of plutonium in environmental and biological samples by ion exchange // *Anal. Chem.*, 1971. Vol. 43. P. 1827-1830.
- Tapio L.* Ionisoivan sateilyn vaikutus varastoruivien ja liotettujen metsapuiden siementen idantaan ja taimien alkukeni tykseen // *Sylva fenn.*, 1976. Vol. 10. № 1. P. 20-37.
- Timofeeff-Ressovsky N.W., Zimmer K.* Biophysik. Bd 1. Das Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig: Verlag S. Hirzel, 1947. 269 S.
- Tissier A.D., Marillonnet S., Klimyuk V.* et al., Multiple independent defective suppressor-mutator transposon insrtions in *Arabidopsis*: a tool for functional genomics // *Plant Cell.*, 1999. Vol.11. P. 1841-1852.
- Trapeznikov A., Aarkrog A., Molchanova I.* et al. Radioecological Characteristics of the Techa Jset-Tobol Rivers, including Flood plain Ecosystems (The Uraes) // *Radiation Exposures by Nuclear Facilities: Proc. of Intern. Workshop*. Portsmouth, England, 1998. P. 387-391.
- Trapeznikov A., Aarkrog A., Kulikov N.* et al. Radioactive contamination of the Ob river system from the Nuclear enterprise «Mayak» in the Urals / / *Environmental Radioactivity in the Arctic and Antarctic: Proc. of the First Intern. Confer.* Kirkenes, Osters, 1993 a. P. 135-150.
- Trapeznikov A., Aarkrog A., Pozolotina V.N.* et al. Radioactive Pollution of the Ob River System from Urals Nuclear Enterprise «Majak» // *J. Environ. Radioactivity*, 1994. Vol. 25. P. 85-98.

- Trapeznikov A., Aarkrog A., Pozolotina V.* et al. Migration of long-lived radionuclides in the river and flood plain ecosystems of the Ob — Irtysh basin, subject to Mayak influence // Proc. of the 4th Intern. Conf. on Environmental Radioactivity in the Arctic. Edinburg, Scotland. 20-23 Sept. 1999. IIIsteras, 1999. P. 244-245.
- Trapeznikov A., Pozolotina V., Aarkrog A.* et al. Radionuclides in the Ob — Irtysh river system and their contribution to pollution of the Arctic // Environmental Radioactivity in the Arctic: Proc. of the Second Intern. Confer. Oslo, IIIsteras, 1995. P. 68-71.
- Trapeznikov A.V., Pozolotina V.N., Chebotina M.* et al. Radioactive contamination of the Techa river, the Urals // Health Phys., 1993. Vol. 65. № 5. P. 481-488.
- Trosko J.E., Mansour V.H.* Response of tobacco and *Haplopappus* cells to ultraviolet irradiation after posttreatment with photoreactivating light // Radiat. Res., 1968. Vol. 8. № 3. P. 334-344.
- Trott K., Teibe A.* Lack of specificity of chromosome breaks resulting from radiation-induced genomic instability in Chinese hamster cells // Radiat. Environ. Biophys., 1998. Vol. 37. P. 173-176.
- Tsaturov Yu.S., Anisimova L.I.* Radionuclide Contaminated Territories of Russia: Identification, Restoring and Rehabilitation Aspects // Proc. Intern. Sympos. Remediation and Restoration of Radioactive-contaminated Sites in Europe. Antwerp, 1993. P. 309-324.
- Ulsh B., Hinton T.G., Congdon J.D.* et al. Environmental biodosimetry: a biological relevant tool for ecological risk assessment and biomonitoring // J. of Environ. Radioactivity, 2003. Vol. 66. Issues 1-2. P. 121-139.
- UNSCEAR. Reports on ionizing radiation to the General Assembl. United Nations. New York, 1982. 473 p.
- UNSCEAR. Ionizing Radiation: Sources and Biological Effects. United Nations. New York, 1993. 465 p.
- Zavitkovski J., Salmonson B.J.* Effects of gamma radiation on biomass production of ground vegetation under broadleaved forests of Northern Wisconsin // Radiat. Bot., 1975. Vol. 15. № 4. P. 337-348.
- Von Kossler F.* Ursachen der verschiedenen Strahlenempfindlichkeit und modifizierende Faktoren // Biologische Rundschau, 1970. Bd 8. № 5. S 331-345.
- Votava V., Votavova L., Cerny J.* Vliv chronickeho gama ozareni na hlavni kvantitativni znaky ozimeho zita v generacich G₁ a G₂ // Genetika a Slechteni, 1984. Vol. 20. № 4. P. 301-310.

- Walbot V.* UV-B damage amplified by transposons in mais // *Nature*, 1999. Vol. 397. № 6718. P. 398-399.
- Wells O.O., Switzer G.L.* Variation in rust resistance in Mississippi loblolly pine // *South. Forest. Tree Improve. Proc. conf.*, 1971. P. 25-30.
- Went F.W.* Effects of environment of parent and grandparent generations on tuber production by potatoes // *Amer. J. Bot.*, 1959. Vol. 16. P. 277-282.
- Wolf S.* The adaptive response in radiobiology: evolving insights and implications // *Environ. Health Perspect.*, 1998. Vol. 74. № 6. P. 681-687.
- Woodhead D.S.* A possible approach for the assesment of radiation effects on populations of wild organisms in radionuclide-contaminated environments? // *J. of Environ. Radioactivity*, 2003. Vol. 66. Issues 1-2. P. 181-213.
- Wosinska A.* Wplyw roznych dawek promiennosci gamma ^{60}Co na kilka cech morfologicznych astra chinckiego (*Callistephus chinensis* Nees) w pokoleniu M_1 i M_2 // *Acta agrobot.*, 1980. Vol. 33. № 1. P. 5-29.
- Wosinska A.* Wplyw promieni gamma ^{60}Co na przezywalnosc rostin astra chinckiego (*Callistephus chinensis* Nees) w warunkach polowych pokoleniu M_1 // *Acta agrobot.*, 1982. Vol. 35. № 2. P. 277-283.
- Wright E.G.* Radiation-induced genomic instability in haemopoietic cells // *Int. J. Radiat. Biol.*, 1998. Vol. 74. № 6. P. 681-687.
- Wright J.W., Freeland F.D.* Plot size and experimental efficiency in forest genetic research // *Tech. Bull. Mich. Agr. Exp. Studies*, 1960. № 280. P.1-28.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. Проблема отдаленных последствий радиационного воздействия на растения	7
ГЛАВА 2. Объекты и методы исследования	
2.1. Объекты исследования	28
2.2. Методы и критерии оценки жизнеспособности растений и их реакций на воздействие ионизирующих излучений	34
2.3. Полевая дозиметрия, методы отбора проб почв и растений, определение содержания в них радионуклидов	39
ГЛАВА 3. Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости радиочувствительности растений и закономерностей пострадиационного восстановления	
3.1. Пострадиационные изменения у березы повислой или бородавчатой (<i>Betula pendula</i> Roht., или <i>B. verrucosa</i> Ehrh.)	42
3.2. Пострадиационные изменения у ели сибирской (<i>Picea obovata</i> Ledeb.)	65
3.3. Пострадиационные изменения у одуванчика лекарственного (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.)	68
ГЛАВА 4. Экспериментальная оценка отдаленных радиационных последствий в ряду семенных генераций и чреде поколений у растений	
4.1. Оценка жизнеспособности и мутабельности пострадиационных семенных генераций M_1 , M_2 , M_3 у одуванчика (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.)	79
4.2. Последствия острого облучения семян р-поколения (родительское) для потомков F_1 и F_2 у однолетних растений георгина (<i>Dahlia variabilis</i> L.) и тагетеса (<i>Tagetes erecta</i> L.)	84

4.3. Последствия острого облучения семян р-поколения (родительское) для потомков F ₁ , F ₂ , F ₃ , F ₄ , F ₅ у одуванчика (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.)	94
ГЛАВА 5. Исследование одуванчика (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.) из локальных ценопопуляций зоны аварии на Чернобыльской АЭС	
5.1. Радиоэкологическая ситуация в зоне аварии на Чернобыльской АЭС и ее эколого-генетические последствия для флоры	121
5.2. Оценка жизнеспособности семенного потомства одуванчика из локальных ценопопуляций в зоне аварии на ЧАЭС	125
Глава 6. Изучение накопления, распределения и биологического действия на растения искусственных радионуклидов в экосистемах радиоактивно-загрязненных зон уральского региона	
6.1. Радиоэкологическая ситуация на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа	134
6.2. Оценка дозовых нагрузок на растения в зоне ВУРСа	146
6.3. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.) из зоны ВУРСа	149
6.4. Радиоэкологическая ситуация в пойменных экосистемах р.Течи	162
6.5. Оценка дозовых нагрузок на растения в пойменных ландшафтах р. Течи	171
6.6. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика (<i>Taraxacum officinale</i> s.l.) из пойменных экосистем р. Течи	173
Глава 7. Изучение накопления, распределения и биологического действия на растения тяжелых естественных радионуклидов в районе Алданского нагорья республики Саха	
7.1. Характеристика радиоэкологической ситуации в районе геологической разведки уранового месторождения на Алданском нагорье	184

7.2. Оценка дозовых нагрузок в зоне радиоактивного загрязнения	189
7.3. Оценка жизнеспособности и радиостойкости семенного потомства ольхи кустарниковой (<i>Dushekia fruticosa</i> Rupr.), произрастающей в зоне загрязнения ТЕРН	192
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	198
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	210

Научное издание

Позолотина Вера Николаевна

**ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЕЙСТВИЯ
РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ**

Художественный редактор: И. Цаплин

Технический редактор: Н. Гощицкий

Оформление обложки: Е.Воронова

Компьютерная верстка: А. Исаев

ЛР № 071852 от 30.04.99 г.

Подписано в печать 15.08.2003 г.

Формат 60x90 ¹/₁₆

Бумага писчая

Гарнитура «Academy»

Печать офсетная

Печатных листов 16,78

Тираж 200 экз.

Заказ №

Цена договорная

Издательство «Академкнига»

620034, Екатеринбург, ул. Толедова, 43а

Отпечатано с диапозитивов

Издательства «Академкнига»

в типографии «Чароид»

623751, г. Реж, ул. О.Кошевого 16.