

**В.Н. Позолотина
И.В. Молчанова
Е.Н. Караваева
Л.Н. Михайловская
Е.В. Антонова**



**Современное состояние наземных экосистем
Восточно-Уральского радиоактивного следа:
уровни загрязнения, биологические эффекты**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

В.Н. Позолотина
И.В. Молчанова
Е.Н. Караваева
Л.Н. Михайловская
Е.В. Антонова

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО
РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА:
УРОВНИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ,
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ**

ЕКАТЕРИНБУРГ

2008

Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты / В.Н. Позолотина, И.В. Молчанова, Е.Н. Караваева, Л.Н. Михайловская, Е.В. Антонова — Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. — 204 с.

ISBN 978-5-98829-011-7

В монографии подведены итоги комплексных радиоэкологических исследований наземных экосистем ВУРСа. Оценены уровни содержания радионуклидов в почвенно-растительном покрове обследуемой территории и проведено ее ранжирование с выделением импактной, буферной и фоновой зон. Выявлены особенности миграции и перераспределения ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах и геохимических сопряжениях. Приведены данные, характеризующие физико-химическое состояние радионуклидов в почвах и аккумулирующую способность растений. Рассчитан интегральный запас радионуклидов в почвах ВУРСа, оценены дозовые нагрузки на некоторые виды травянистых растений.

Рассматриваются вопросы разнообразия флоры на территории ВУРСа, а также представлены результаты исследования жизнеспособности, мутабельности и радиостойчивости семенного потомства наиболее распространенных видов растений. Совокупность результатов позволила оценить отдаленные последствия действия радиации и выявить механизмы адаптации растений к хроническому действию ионизирующих излучений.

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

Ответственный редактор академик РАН
В. Н. БОЛЬШАКОВ

Рецензент доктор биол. наук, проф.
В. С. БЕЗЕЛЬ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 07-05-00070) и программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

ISBN 978-5-98829-011-7

© Коллектив авторов, 2008
© Оформление. Издательство
«Гощицкий», 2008

*В историю ушел XX век,
Прогресса век и потрясений.
Он гениев плееду породил,
Но лик природы искажил*

И. Греков

ВВЕДЕНИЕ

Ушедший в историю XX век был весьма сложным и противоречивым в сопряженном эволюционном развитии биосферы и человечества. В результате научно-технического прогресса, межгосударственных политических противостояний и войн человечество «организовало» мощные вещественно-энергетические потоки, сравнимые по масштабу со стихийным природным переносом вещества. Техногенная экспансия на биосферу оказалась настолько велика, что приходится говорить о «кризисном этапе эволюции биосферы» (Тюрюканов, Федоров, 1996; Добровольский, Никитин, 2000). В этом контексте следует рассматривать и формирование нового, глобально действующего экологического фактора — привнесенных в биосферу искусственных радионуклидов и порождаемых ими ионизирующих излучений.

Осознание важности проблемы взаимодействия живых организмов друг с другом и со средой обитания в условиях радиоактивного загрязнения и повышенного фона радиации привело к созданию новой научной дисциплины — радиационной биогеоэкологии, или радиоэкологии. Идеиное развитие радиоэкологии шло независимо и параллельно на Западе (Odum, 1957; Platt, 1957) и в России (О поведении..., 1956; Тимофеев-Ресовский, 1957; Передельский, 1957). История развития радиоэкологии подробно изложена в ряде работ (Молчанова, Позолотина, 1999; Алексахин, 2006; Aarkrog, 1996). В радиоэкологии были выделены два взаимосвязанных направления: 1) изучение закономерностей миграции, накопления и перераспределения радионуклидов в природных биогеоценозах и 2) изучение влияния ионизирующих излучений на живые организмы, популяции, сообщества и экосистемы. Основополагающий вклад в разработку радиоэкологии внесли выдающиеся русские естествоиспытатели Н.В. Тимофеев-Ресовский и В.М. Ключковский. Их идеи создали теоретический фундамент для будущих исследований, продолженных их учениками и последователями.

В послевоенные годы Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский руководил научным отделом в Лаборатории «Б» в одном из «закрытых» городов на Южном Урале, разрабатывая проблемы защиты окружающей среды от воздействия радиации (Емельянов, Гаврильченко, 2000). В 1955 г. он с группой сотрудников был переведен в Институт биологии, г. Свердловск (ныне Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург). Разделяя и пропагандируя идеи В.В. Докучаева, В.И. Вернадского, В.Н. Сукачева и Б.Б. Польнова о принципах функционирования биосферы, Н.В. Тимофеев-Ресовский формулирует многоцелевую проблему полного изучения возможного воздействия на биосферу интенсивно развивающейся атомной промышленности. На этапе формирования радиоэкологии под его руководством были проведены многочисленные экспериментальные работы. Радионуклиды рассматривались как «меченые» атомы для изучения судьбы химических элементов в биогеоценозах, а ионизирующая радиация — в качестве удобного и легко дозируемого фактора воздействия на организмы и их сообщества.

Результаты проведенных фундаментальных исследований можно свести к следующему:

- судьба радионуклидов, попадающих в биосферу, определяется их начальным распределением, последующим перераспределением, путями и скоростью миграции в основных компонентах биогеоценозов;

- в соответствии с особенностями минерального обмена живые организмы накапливают радионуклиды в разной степени; биота является активнейшим участником постоянного круговорота радионуклидов в биосфере;

- биологические эффекты ионизирующих излучений выражаются в их действии на рост, развитие, плодовитость и смертность организмов; радиочувствительность различна у разных групп и видов живых организмов, биологически значимыми могут быть даже низкие дозы хронического облучения;

- в сообществах живых организмов облучение может приводить к перестройкам и обеднению биоценозов, к повышению частоты тератологических изменений в популяциях, увеличению уровня элементарных генетических изменений в потомстве облученных организмов.

Период деятельности Н.В. Тимофеева-Ресовского на Урале совпал с Кыштымской аварией 1957 г. на ПО «Маяк». Однако и

он, и его сотрудники не были привлечены к исследованиям на загрязненной территории исключительно по политическим мотивам. Научные исследования на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) возглавил академик ВАСХНИЛ, консультант по атомной энергии при Совете Министров СССР Всеволод Маврикиевич Клечковский. Им была сформулирована основная концептуальная схема исследований, согласно которой при радиоактивном загрязнении окружающей среды главное внимание должно уделяться проблеме получения «чистой» сельскохозяйственной продукции.

В 1958 г. для выработки стратегии по ликвидации последствий аварии были созданы целевые научные организации: Опытная научно-исследовательская станция (ОНИС) при производственном объединении «Маяк», филиалы Института биофизики (ФИБ № 1 и ФИБ № 4) Минздрава СССР. Организатором ОНИС и бессменным координатором радиоэкологических исследований на территории ВУРСа был В.М. Клечковский. В целях обеспечения радиационной безопасности населения и снижения отрицательных последствий аварии коллективом ОНИС с привлечением ведущих специалистов академических институтов, Московской сельскохозяйственной академии, Министерства здравоохранения СССР было развернуто детальное изучение особенностей поведения радионуклидов в наземных, водных и агроэкосистемах (Алексахин, 2007; Пристер, 2007). Сотрудниками ОНИС Е.Н. Соколовой, А.В. Егоровым, Л.П. Маракушиной, Р.П. Пашковой, Е.В. Рябовой были получены исходные данные о содержании радионуклидов в различных почвах, поступлении их в урожай разных сельскохозяйственных культур и модифицирующем действии ряда физико-химических и экологических факторов. Группа исследователей — Г.С. Мешалкин, В.А. Семенов, В.П. Костарев, И.Г. Тепляков, Н.Н. Самарина — занималась решением проблемы получения «чистой» продукции с загрязненных земель, а также разрабатывала специальные технологии возделывания и обработки почв. Первый опыт картирования загрязненных территорий наиболее полно был отражен в работах В.Л. Андроникова, Е.Г. Смирновой, Д.Л. Кожевниковой. Рядом сотрудников — Б.С. Пристер, Н.П. Архипов, В.Ф. Гольцев, Г.Н. Романов — было изучено распределение радионуклидов по компонентам природных и агроэкосистем в зависимости от комплекса

топо-экологических условий, проведены фундаментальные исследования по агрохимии и прочности закрепления радионуклидов в почвах (Опытная научно-исследовательская..., 2003; 2006).

Согласно исходной постановке проблемы, изучению биологических эффектов у растений и животных уделялось меньшее внимание. Н.Д. Зуевым были выполнены исследования изменчивости и повреждения некоторых видов древесных и травянистых растений в условиях загрязнения. Он же показал влияние излучений на мейоз у бобов. Разные аспекты фотосинтеза у растений, обитающих в градиенте загрязнения, были изучены Р.П. Пономаревой. Важные работы по оценке лесовозобновления на загрязненных территориях были проведены Ф.А. Тихомировым, Н.Н. Мишенковым, В.П. и Л.С. Юлановыми, Р.Т. Карабанем (Тихомиров, 1972; Опытная научно-исследовательская..., 2003; 2006).

Позднее на территории ВУРСа были выполнены обширные генетические исследования, которые показали, что в популяциях растений поддерживается высокий уровень мутаций (Дубинин и др., 1971; Шевченко, Померанцева, 1985). Для некоторых видов травянистых растений детально проанализировано явление цитогенетической радиоадаптации (Черезанова и др., 1971; Шевченко, Померанцева, 1985). Полученные результаты эколого-генетических исследований флоры ВУРСа дали возможность прогнозировать последствия хронического облучения в природных сообществах зоны аварии на Чернобыльской АЭС (Абрамов и др., 1995; Кальченко и др., 1995; Шевченко и др., 1998).

Таким образом, за годы, прошедшие после Кыштымской аварии, были накоплены уникальные данные, как в научном, так и практическом плане. Их теоретическая значимость заключалась в установлении закономерностей миграции и накопления радионуклидов в разных типах экосистем и разработка на этой основе эффективных контрмер, а практическим результатом стало обеспечение радиационной безопасности населения, проживающего на загрязненной территории, и восстановление сельскохозяйственного производства на большей части площади, загрязненной в результате аварии. На отчужденной территории в головной части ВУРСа в 1966 г. был организован Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ) общей площадью 16 616 га, закрепленный за ОНИС в качестве научно-исследовательского полигона для осуществления работ по радиоэкологии и

специальному природопользованию (Тарасов, 2007; Алексахин, Пристер, 2008).

Филиал Института биофизики № 4 (ныне Уральский научно-практический центр радиационной медицины) наряду с оценкой состояния здоровья населения, проживающего на загрязненных территориях, проводил также радиоэкологические исследования на территории ВУРСа. Располагая обширными материалами о медицинских последствиях радиационной аварии, коллектив центра создал собственную базу данных, характеризующих динамику содержания долгоживущих радионуклидов в объектах окружающей среды (Медико-биологические..., 2000; Перемыслова и др., 2007).

Результаты многочисленных исследований, выполненных в первый поставарийный период на территории ВУРСа, к сожалению, долгое время не были достоянием научной общественности. Лишь в 90-е годы XX в. после Чернобыльской катастрофы появились публикации, касающиеся истории и оценки последствий Кыштымской аварии (Действие ионизирующей радиации..., 1988; Никипелов и др., 1990; Крышев, Рязанцев, 2000; Trabalka, Auerbach, 1991). Данные, характеризующие радиационную обстановку, особенности миграции радионуклидов в естественных и агроценозах на территории ВУРСа в первые поставарийные годы, наиболее полно отражены в коллективной монографии (Итоги..., 1990).

В 1993 г. после принятия «Государственной программы по радиационной реабилитации Уральского региона и мерах по оказанию помощи пострадавшему населению на период до 1995 г.» были осуществлены открытые комплексные исследования по оценке радиоэкологической ситуации в зоне Кыштымской аварии. Радиоэкологический раздел программы охватывал широкий круг вопросов — от оценки современных уровней загрязнения компонентов окружающей среды и выявления закономерностей ландшафтной миграции радионуклидов до реконструкции начального уровня загрязнения и расчета накопленных населением доз. Итоги исследований, проведенных в рамках этой программы, опубликованы в коллективных монографиях (Почвенно-экологические..., 1996; Восточно-Уральский..., 2000; Последствия техногенного..., 2002). В проведении научных исследований по радиоэкологическому разделу Государственной программы непосредственное участие принимали сотрудники Отдела континентальной радиоэкологии УрО РАН во главе с докт. биол. наук,

Заслуженным экологом РФ А.В. Трапезниковым. В дальнейшем эти работы были продолжены, и в настоящее время нами проводятся углубленные исследования головной части ВУРСа.

В данной монографии обобщены результаты, полученные авторами за весь период радиоэкологического обследования наземных экосистем ВУРСа. Представлены данные, характеризующие уровни загрязнения и перераспределение долгоживущих радионуклидов ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ в почвенном покрове лесных, луговых и агроэкосистем. Разработаны подходы к проведению ранжирования территории в градиенте загрязнения и выделены импактная, буферная и фоновая зоны. В каждой из выделенных зон с учетом их ландшафтно-геохимических особенностей изучены направленность и интенсивность миграционных потоков радионуклидов в почвенно-растительном покрове. На основе данных о концентрациях радионуклидов в корнеобитаемом слое почвы, вегетативной массе растений и их семенах рассчитаны дозовые нагрузки на разные виды, произрастающие на территории ВУРСа.

Кратко описан видовой состав облучаемых фитоценозов, дана оценка жизнеспособности, мутабельности и радиустойчивости семенного потомства некоторых распространенных видов травянистых растений. Для двух модельных видов (одуванчик лекарственный и подорожник большой) выполнен эколого-генетический анализ отдаленных последствий хронического облучения. Полученные результаты включают оценку разных типов изменчивости жизнеспособности семенного потомства в популяциях, динамику накопления и элиминации мутаций и морфозов, особенности аллозимной структуры ценопопуляций, произрастающих в градиенте загрязнения, характеристику их адаптивного потенциала и направлены на решение проблемы отдаленных последствий действия радиации на природные популяции растений.

Авторы не ставили перед собой цель дать полный обзор закономерностей миграции техногенных радионуклидов и влияния повышенного радиационного фона на популяции растений. Эти вопросы неоднократно рассматривались в других монографиях. Однако мы надеемся, что проведенный нами комплексный анализ радиоактивного загрязнения компонентов наземных экосистем ВУРСа, дозовых нагрузок и биологических эффектов хронического облучения у дикорастущих растений будет способствовать развитию радиоэкологии в целом.

ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПРОВЕДЕНИЮ ИССЛЕДОВАНИЙ

Методологические подходы к изучению поведения радионуклидов в наземных экосистемах и оценке биологического действия были разработаны в 50–60-х годах XX в. в трудах выдающихся ученых: Н.В. Тимофеева-Ресовского, В.М. Клечковского, А.А. Передельского, П. Одума, И.Н. Верховской, Р. Плэтта, Н.В. Куликова, А.Н. Тюрюканова, П.В. Рамзаева, Ф.А. Тихомирова, Д.А. Криволицкого, В.А. Шевченко, Р.М. Алексахина, Д.М. Гродзинского. В их основе лежит теория В.В. Докучаева о почвах и ландшафтах, а также учения В.И. Вернадского о биосфере и В.Н. Сукачева о биогеоценозах. Биогеохимический круговорот веществ, в который включаются и поступающие в биосферу радионуклиды, обусловлен как взаимодействием живых организмов между собой и косными компонентами среды, так и взаимоотношением живых сообществ — более или менее самостоятельных объектов природной среды.

В исследовании биогеоценозов находит широкое применение системный анализ, основанный на изучении совокупности природных объектов, обладающих известной независимостью, и в то же время связанных между собой. Эта связь может осуществляться, например, через геохимический сток веществ. Так, Н.В. Тимофеев-Ресовский рассматривал миграцию веществ в цепях биогеоценозов, как серию сопряженных процессов рассеяния и концентрирования химических элементов в организмах, почвах, водах, грунтах, атмосфере (Тимофеев-Ресовский и др., 1966). В дальнейшем на этой основе были разработаны принципы и методы радиоэкологических ландшафтно-геохимических исследований (Перельман, 1966; Тюрюканова, 1968), которые заключаются в выделении определенных участков ландшафта, так связанных общим водным стоком, что в результате на территории формируются зоны рассеяния и вторичной аккумуляции (ландшафтно-геохимические барьеры) химических веществ.

Интенсивная эксплуатация ядерно-промышленного комплекса даже в штатном режиме сопровождается дополнительным локальным поступлением радионуклидов в природную среду и,

как следствие, нарушением существующих равновесий в естественных экосистемах и агрообществах. Наиболее сильное воздействие на биообъекты, включая человека, оказывают радиационные аварии и инциденты, к сожалению, периодически случающиеся на ядерно-энергетических предприятиях (Comparative Assessment..., 1991). При однократных массивных аварийных выбросах газоаэрозольные радиоактивные выпадения локализуются в поверхностном слое почвенно-растительного покрова. Затем они включаются в миграционные потоки, характерные для соответствующей почвенно-климатической зоны, направленность и интенсивность которых в значительной степени модифицируются генезисом и особенностями исходных физико-химических форм радионуклидов.

Данные, накопленные при радиоэкологическом обследовании загрязненных территорий, свидетельствуют о необходимости их ранжирования по уровню содержания радионуклидов. Последнее облегчает интерпретацию полученных результатов и построение математических моделей, позволяет наметить стратегию дальнейшего изучения миграции и перераспределения радионуклидов в почвенно-растительном покрове и существенно снизить объем полевых исследований. Результаты ранжирования в зонах влияния предприятий ЯТЦ используются для организации разномасштабного мониторинга, оперативного слежения за перемещением излучателей в трофических цепочках, направленных к человеку, обоснования комплекса социальных мер и реабилитационных мероприятий (Бадяев и др., 1990; Международный Чернобыльский проект, 1992).

В основе ранжирования обследуемых территорий лежит принцип выделения импактной, буферной и фоновой зон. Импактная зона располагается в области максимальных концентраций радионуклидов, буферная примыкает к импактной и включает территорию, на которой прослеживается падение градиента радионуклидного загрязнения до фонового уровня. В соответствии с задачами нашего исследования были приняты во внимание значительная протяженность ВУРСа, градиент уровня загрязнения, широкое разнообразие почв и экосистем. Радиоэкологическая обстановка на территории следа осложнилась после 1967 г. в связи с другим крупным ядерным инцидентом на ПО «Маяк». После малоснежной зимы наступило

необыкновенно засушливое лето. Озеро Карачай, которое использовалось предприятием как открытое хранилище радиоактивных отходов, сильно обмелело. Донные отложения, загрязненные преимущественно ^{137}Cs , поднимались ветром с его берегов и переносились на значительные расстояния, в результате чего некоторые участки ВУРСа подверглись вторичному загрязнению (Ааркрог и др., 1998).

Все эти обстоятельства находят отражение в широком диапазоне дозовых нагрузок на живые организмы, обитающие в загрязненной зоне. Исследование радиобиологических эффектов необходимо для полноты оценки состояния природных экосистем. Выбирая объекты исследования, мы остановились на растениях, так как это очень важный структурно-образующий компонент любой экосистемы. Растения являются основными продуцентами, усваивающими энергию солнца и преобразующими ее в энергию сложных органических соединений. Кроме того, растения ведут прикрепленный образ жизни, и их состояние отражает в полной мере условия локального местообитания (Захаров, 2000). Многообразие видов природной флоры позволяет исследователю сделать адекватный выбор в соответствии с поставленными задачами.

1.1. Характеристика растительного и почвенного покрова района исследований

Обследованная территория Восточно-Уральского радиоактивного следа в административном отношении находится в пределах Челябинской и Свердловской областей. Согласно лесорастительному и геоботаническому районированию, территория района относится к Зауральской лесостепи, которая характеризуется чередованием лугово-степных пространств, березовых, березово-осиновых колков, режы сосновых лесов (Колесников, 1960; Горчаковский, 1968).

В соответствии с принципом ранжирования загрязненных территорий, при обследовании были заложены три трансекты: центральная, совпадающая с центральной осью ВУРСа, западная и восточная, расположенные на перифериях следа (рис. 1.1). Территория центральной оси ВУРСа в градиенте загрязнения была условно разделена на две зоны: импактную, охватывающую Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ),

протяженностью 30 км, и буферную — от 30 до 100 км, включающую Каменский район Свердловской области.

Импактная зона (ВУГЗ). Принимая во внимание особую значимость территории заповедника, в первую очередь провели ее углубленное почвенно-геоботаническое обследование. В постварийный период население с этой территории было эвакуировано, жилые и хозяйственные постройки снесены, а наиболее загрязненные участки подвергнуты рекультивационным мероприятиям, которые включали как удаление поверхностного слоя почв, так и размещение его с помощью специально оборудованных плугов в подпахотном горизонте на глубине 30–60 см (Тепляков, Бакуров, 2002). Статус заповедника обусловил прекращение сельскохозяйственного производства и снижение антропогенной нагрузки на его территорию. Вследствие этого на бывших пахотных землях, пастбищах и сенокосах происходит восстановление естественной лесостепной растительности.

Геоботаническое описание. В южной части заповедника в непосредственной близости от эпицентра аварии в 1957–1960 гг. наблюдалась гибель сосны (Тарасов, 2002). В настоящее время фитоценозы, ближе всего расположенные к эпицентру аварии в районе старой «лежневой» дороги, представляют собой производные леса на разных этапах восстановления (рис. 1.2, участок 1 — **Лежневка**). Среди них доминируют травянистые березовые леса: разнотравный, разнотравно-вейниковый, разнотравно-вейниковый с единичными сосной и осиной. Общее проективное покрытие обычно достигает 70%, иногда 90%. Древостой представлен в основном березой повислой (*Betula pendula*), встречаются отдельные деревья сосны (*Pinus sylvestris*) и осины (*Populus tremula*). Сомкнутость древесного полога составляет 40–60%.

Подрост формируют те же лесообразующие породы, но кроме них могут произрастать и единичные молодые деревья *Salix caprea* (ива козья). Проективное покрытие подроста деревьев сравнительно небольшое — до 5%. В состав кустарникового яруса обычно входят *Chamaecytisus ruthenicus* (раkitник русский) и *Genista tinctoria* (дрок красильный), изредка встречаются *Rosa majalis* (шиповник майский) и *Salix aurita* (ива ушастая). Высота травостоя колеблется от 50 до 90 см. Видовое разнообразие сравнительно невелико — от 29 до 36 видов. Господствуют в данных лесных сообществах *Calamagrostis arundinacea* (вейник

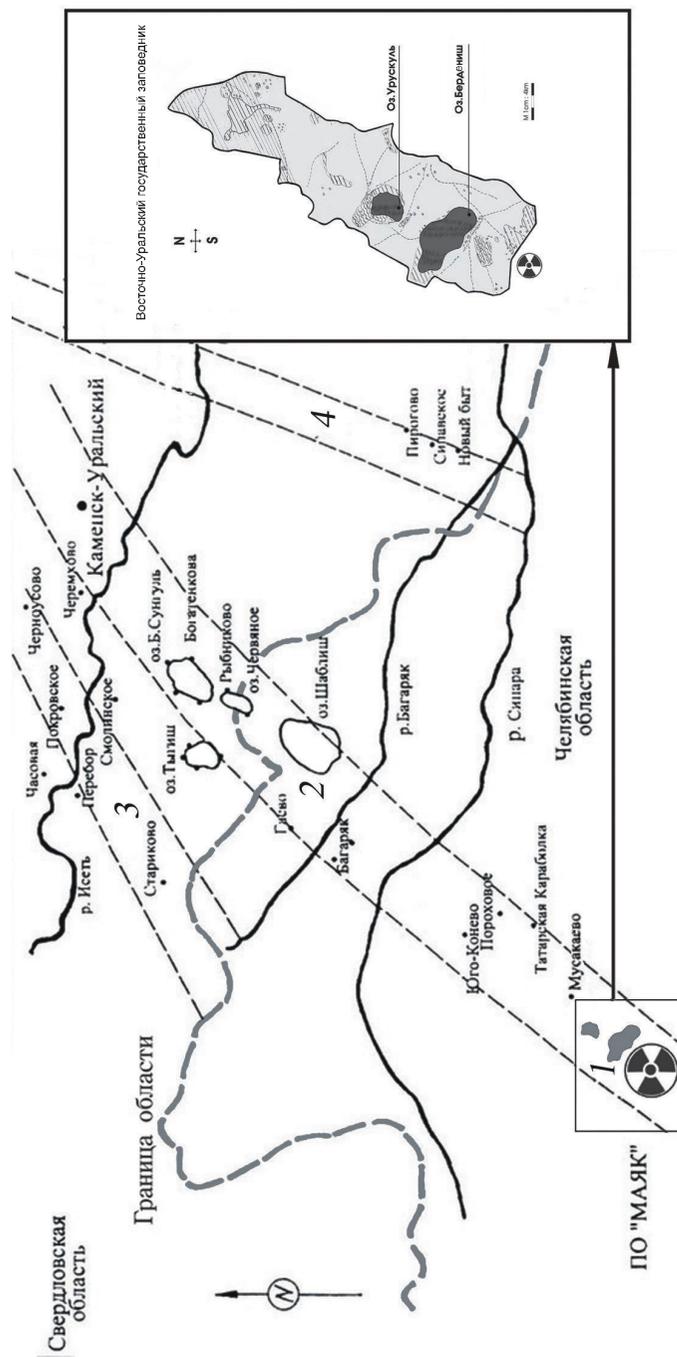


Рис. 1.1. Карта-схема территории ВУГЗ:

1, 2 — Центральная трансекта; 1 — импактная зона, 2 — буферная; 3 — западная трансекта, 4 — восточная трансекта.



Рис. 1.2. Карта-схема ВУГЗа.

Цифрами обозначены исследованные участки: 1 – Лежневка (1а и 1б участки вдоль лежневой дороги, к западу и востоку от центральной оси следа), 2 – Бердениш, 3 – Южный Урускуль, 4 – Западный Урускуль, 5 – Северный Урускуль, 6 – Караболка, 6а – Западная граница ВУГЗа, 6б – Метлино, 7 – Северо-восточная граница ВУГЗа.

тростниковый), *Rubus saxatilis* (костяника), их обилие достигает 25% для каждого доминанта. Из сопутствующих видов с высокой степенью постоянства можно назвать *Cirsium setosum* (бодяк щетинистый), *Polygonatum odoratum* (купену пахучую) и *Trifolium medium* (клевер средний). Кроме того, довольно обычны для данных ценозов следующие виды: *Agrimonia pilosa* (репешок волосистый), *Fragaria vesca* (земляника лесная), *Galium boreale* (подмаренник северный), *Pulmonaria mollissima* (медуница мягкая), *Vicia cracca* (горошек мышиный), *Orthilia secunda* (ортилия однобокая). Такие виды, как *Galium verum* (подмаренник настоящий), *Inula hirta* (девясил шершавый), *Origanum vulgare* (душица обыкновенная), *Filipendula vulgaris* (лабазник обыкновенный), *Seseli libanotis* (жабрица порезниковая), *Vincetoxicum albowianum* (ласточник) указывают на то, что исследованные участки представляют собой остепненный вариант березовых лесов. Единично встречаются и рудеральные растения — *Urtica dioica* (крапива двудомная), *Carum carvi* (тмин обыкновенный), *Erigeron acris* (мелко-

лепестник едкий), *Plantago media* (подорожник средний), *Tussilago farfara* (мать-и-мачеха обыкновенная).

Наиболее трансформированное сообщество в районе лежневой дороги — рудеральное медуницево-бодяковое, приуроченное к центральной оси следа. На фото 1 видно, что среди растений бодяка очень много хлорофильных мутантов типа **albina**. Сообщество сформировалось на месте разнотравно-вейникового березового леса. Общее проективное покрытие в ценозе составляет 100%. Отмечаются единичные взрослые растения *Betula pendula*. Подрост образован малочисленными деревцами осины и сосны. Из кустарников встречен только шиповник. Высота травостоя в конце периода вегетации может достигать 100–120 см. В этом сообществе зарегистрировано 33 вида. К доминантам относятся *Cirsium setosum* и *Pulmonaria mollissima*, в качестве содоминанта выступает *Lathyrus pratensis* (чина луговая), в совокупности их обилие не превышает 65%. Кроме перечисленных выше растений здесь произрастают лесные и лугово-лесные виды — *Agrimonia pilosa*, *Chamaenerion angustifolium* (иван-чай узколистный), *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Poa nemoralis* (мятлик лесной), *Rubus saxatilis*, *Thalictrum simplex* (василистник простой), *Hylotelephium triphyllum* (очиток скрипун), *Origanum vulgare* и др. Встречены и лугово-рудеральные растения — *Achillea millefolium* (тысячелистник обыкновенный), *Artemisia vulgaris*, *Carum carvi*, *Euphorbia virgata* (молочай прутьевидный), *Taraxacum officinale* (одуванчик лекарственный). Отметим, что на данном участке также отмечены растения *Sanguisorba officinalis* (кровохлебка обыкновенная) с аномальными генеративными органами (фото 2).

На лежневой дороге были обследованы также участки 1а и 1б, расположенные на расстоянии 3–4 км к западу и востоку от центральной оси (см. рис. 1.2). Они заняты остепненными березовыми лесами, общее проективное покрытие которых достигает 70%. В подросте, кроме березы, встречается сосна. В травяном покрове обильно лугово-лесное разнотравье: *Calamagrostis arundinacea*, *Lathyrus pratensis*, *Galium verum*, *Inula hirta*, *Origanum vulgare*, *Filipendula vulgaris*.

В пределах заповедника расположены два крупных озера — Бердениш и Урускуль. В береговой кромке озер сформированы осоково-тростниковые заросли, среди которых доминируют *Phragmites australis* (тростник обыкновенный), *Carex vesicaria*,

C. acuta (осоки пузырчатая и острая), а содоминантами являются *Catabrosa aquatica* (поручейница водная), *Scolochloa festucacea* (тростянка овсяницевая), *Eriophorum vaginatum* (пушица влажлищная). Растительные сообщества, встреченные на юго-западном берегу оз. Бердениш (см. рис. 1.2, участок 2 — **Бердениш**), можно подразделить на две группы. Первые, наиболее трансформированные, занимают участки, которые подвергались рекультивации (рудеральное бодяково-кострецовое, лугово-рудеральное бодяково-мятликово-кострецовое, рудеральное купырево-бодяково-крапивное). В целом общее проективное покрытие в данных сообществах достигает 80–90%, а высота травостоя колеблется от 50 до 150 см. Видовое разнообразие таких ценозов сравнительно невысоко (12–32 вида). Среди рудеральных растений доминируют *Bromopsis inermis* (кострец безостый), *Cirsium setosum*, *Urtica dioica* (проективное покрытие не менее 75%). Их обширные заросли подавляют сопутствующие виды. Кроме того, они образуют грубую, трудно-разлагаемую ветошь, которая также препятствует прорастанию менее агрессивных видов и дальнейшей восстановительной сукцессии сообществ. Содомиантами в них являются такие виды, как *Poa pratensis* (мятлик луговой), *Anthriscus sylvestris* (купырь лесной). В то же время с высокой долей постоянства встречаются *Elytrigia repens* (пырей ползучий), *Melandryum album* (дрема белая), *Lithospermum officinale* (воробейник лекарственный), *Carduus crispus* (чертополох курчавый), *Convolvulus arvensis* (вьюнок полевой) и некоторые другие.

Во вторую группу можно отнести фитоценозы, которые в свое время не были подвержены значительным изменениям. Это сообщества лесных и остепненных участков. Лесные сообщества представляют собой остепненные травянистые березовые леса: овсяницево-жабрицевые и косянико-осоковые. Исследованные участки леса характеризуются небольшой сомкнутостью полога (20–30%, редко до 50%) и сравнительно богатым видовым составом (37–43 вида). Общее проективное покрытие достигает 65–70%, высота травостоя — обычно 20–40 см. Подрост сформирован основным лесообразующим видом (*Betula pendula*), изредка встречаются *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Padus avium* (черемуха обыкновенная), *Sorbus aucuparia* (рябина обыкновенная). В кустарниковом ярусе присутствуют обычные для данных лесов виды: *Cerasus fruticosa* (вишня кустарниковая), *Rosa majalis*,

Chamaecytisus ruthenicus. В травянистом ярусе доминируют *Festuca rubra* (овсяница красная), *Seseli libanotis* (жабрица порезниковая), *Carex praecox* (осока ранняя), проективное покрытие этих видов может достигать 50–75%. В качестве содоминантов произрастают *Galium boreale*, *Galium verum*, *Elymus caninus* (пырейник собачий), *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis* и др.

К группе наименее трансформированных ценозов также относятся вторичные послелесные луга (вторичный борщевиково-кострецовый луг с малиной, вторичный разнотравно-кострецовый луг). Они встречаются вдоль кромки травянистых березовых лесов. Для таких растительных сообществ характерны высокие проективное покрытие (около 100%) и видовое разнообразие (30–52 вида). Высота травостоя к концу вегетационного сезона достигает 120–150 см. В сложении таких ценозов, помимо травянистых растений, участвуют и кустарники — *Spiraea crenata* (спирея городчатая), *Rosa majalis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, но их доля невелика (до 1%). Господствуют *Bromopsis inermis*, *Rubus idaeus*, *Heracleum sibiricum* (борщевик сибирский) (проективное покрытие 50–80%), чаще всего им сопутствуют обычные луговые виды — *Dactylis glomerata* (ежа сборная), *Phleum pratense* (тимopheвка луговая), *Achillea millefolium*, а также лесные — *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Geranium sylvaticum* (герань лесная).

На участке 2 встречаются также остепненные луга, например, остепненный овсяницевый луг. Обычно такие ценозы приурочены к невысоким, довольно пологим южным склонам по берегу озера. Общее проективное покрытие достигает 100%, а видовое разнообразие, как правило, высокое (до 65 видов). Единично встречаются молодые деревья *Betula pendula*, кустарниковый ярус более выражен и образован преимущественно *Spiraea crenata*. Высота травостоя к концу вегетации не превышает 100 см. Травянистый ярус представлен характерным для данного типа сообществ набором видов: основной аспект составляют злаки и осоки — *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis* (полевица тонкая), *Stipa capillata* (ковыль волосовидный), *Carex praecox*, они же являются доминантами и содоминантами в ценозе. Достаточно постоянно встречаются типичные для остепненных лугов виды — *Fragaria viridis* (клубника), *Galium verum*, *Allium rubens*, *A. lineare* (лук красноватый и линейный), *Artemisia austriaca*, *A. commutata* (полынь австрийская и замещающая), *Phlomis tuberosa* (зопник клубненос-

ный), *Silene baschkirorum* (смолевка башкирская), *Androsace septentrionalis* (проломник северный), *Carlina biebersteinii* (колючник Биберштейна), *Trifolium montanum* (клевер горный), *Thalictrum flavum* (василистник желтый), *Verbascum phoeniceum* (корвяк фиолетовый). В то же время рассматриваемое сообщество несет некоторые признаки антропогенной трансформации, так как в его сложении принимают участие рудеральные виды — *Cirsium setosum*, *Bromopsis inermis*, *Potentilla argentea* (лапчатка серебристая), *Berteroa incana* (икотник серый), *Leonurus quinquelobatus* (пустырник пятилопастный), *Rumex acetosella* и *R. confertus* (щавель малый и конский) и др.

Растительные сообщества, отмеченные на южном берегу оз. Урускуль (см. рис. 1.2, участок 3 — **Южный Урускуль**), в целом сравнимы с лесными и остепненными сообществами в районе оз. Бердениш. В основном эти ценозы представляют собой послелесные луга (вторичный разнотравно-злаковый луг с костяницей, вторичный разнотравно-бодяково-кострецовый луг с березой). Общее проективное покрытие в данных сообществах сравнительно высокое 75–80%, высота травостоя в конце вегетации до 80–100 см. В сообществе насчитывается более 40 видов. На первые позиции выходят лугово-рудеральные, луговые и лугово-лесные виды — *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios* (вейник наземный), *Poa angustifolia* (мятлик узколистный), *P. pratensis*, *Rubus saxatilis* (проективное покрытие достигает 50–60%). Сопутствующие виды также относятся к этим ценоотическим группам — *Knautia arvensis* (короставник полевой), *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Fragaria viridis*, *Thalictrum simplex*, *Hypericum elegans* (зверобой изящный), *Pulmonaria mollissima*, *Gentiana cruciata* (горечавка крестовидная) и пр. Встречены и некоторые рудеральные виды — *Convolvulus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis* (осот полевой), *Urtica dioica*, *Lithospermum officinale*, *Leonurus quinquelobatus* и др.

Особо следует отметить участок травянистого березового леса, в котором практически сохранился первоначальный видовой состав. В этом сообществе общее проективное покрытие достигает 45% при сомкнутости древостоя 50–60%. Подрост образован в основном *Padus avium*, *Populus tremula*, изредка встречается *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус слагают *Chamaecytisus ruthenicus* и *Rosa majalis*. Высота травостоя не превышает 50–60 см,

количество видов — около 35. В травянистом ярусе господствуют преимущественно злаки — *Calamagrostis arundinacea*, *Elymus caninus*, *Poa angustifolia*, осоки — *Carex rhizina*, *C. praecox* и ягоды — *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*. Здесь же произрастают и такие лесные виды, как *Pyrola rotundifolia*, *P. minor* (грушанка круглолистная и малая), *Galium boreale*, *Lathyrus vernus* (чина весенняя). Кроме того, исследованные участки леса несут некоторые черты остепнения, в ценозе встречаются, например, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Kadenia dubia* (кадения сомнительная), *Seseli libanotis*, *Pulmonaria mollissima*, *Trifolium montanum* (клевер горный).

Фитоценозы, встреченные к западу от оз. Урускуль (см. рис. 1.2, участок 4 — **Западный Урускуль**), как и сообщества на его южном берегу, характеризуются незначительной степенью деградации. В них снижено участие рудеральных видов, а лугово-лесные и луговые виды начинают играть значительную роль. В большинстве случаев растительность представлена видами, характерными для вторичных послелесных разнотравно-злаковых лугов. Общее проективное покрытие на таких лугах достигает 100%, высота травостоя в конце вегетационного сезона — до 100–120 см и выше. В сообществе отмечается 43–49 видов. Единично встречаются кустарники (*Ribes nigrum*, *Salix aurita*, *Rosa majalis*). Доминирует преимущественно кострец *Bromopsis inermis*, но содоминанты в зависимости от степени увлажнения могут быть разные — *Chamaenerion angustifolium*, *Elytrigia repens*, *Filipendula ulmaria*, *Phleum pratense*, *Seseli libanotis*. С достаточно высоким постоянством в данных ценозах произрастают *Fragaria viridis*, *Glehoma hederacea* (будра плющевидная), *Lathyrus tuberosus* (чина клубневая), *Vicia cracca*, *Stellaria graminea* (звездчатка злаковая), *Origanum vulgare*, *Veronica spicata* (вероника колосистая), *Verbascum thapsus* (корвяк медвежье ухо) и другие виды естественных и полустественных лугов. В исследованных ценозах были обнаружены лугово-рудеральные и рудеральные виды — *Cirsium setosum*, *Chenopodium album* (марь белая), *Galeopsis bifida* (пикульник двунадрезанный), *Berteroa incana*, *Cannabis sativa* (конопля посевная), *Tanacetum vulgare* (пижма обыкновенная), *Sonchus arvensis*.

Особо следует отметить кострецово-кипрейный осиновый лес на западной границе заповедника. Он представляет собой малонарушенное растительное сообщество, в состав которого входит значительное количество лугово-лесных видов.

Сомкнутость древостоя 40–50%. Подрост образован большим количеством осины, реже встречаются черемуха (*Padus avium*) и береза пушистая (*Betula pubescens*). Кустарниковый ярус слагает в основном *Rosa majalis*, единично встречается *Ribes nigrum*. Проективное покрытие травянистого яруса достигает 90%, высота травостоя — 100–120 см. В сообществе — 35 видов. Доминирует *Chamaenerion angustifolium*, в качестве содоминанта выступает *Bromopsis inermis* (их проективное покрытие превышает 50%, а обилие — 75%). Среди сопутствующих видов можно отметить *Filipendula ulmaria*, *Heracleum sibiricum* (борщевик сибирский), *Lysimachia vulgaris* (вербейник обыкновенный), *Rubus idaeus*, *Gentiana pneumonanthe*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum minus*, *T. simplex*, изредка встречаются *Arctium tomentosum* (лопух паутинистый), *Cuscuta europaea* (повилика европейская), *Urtica dioica*, *Phragmites communis*, *Sanguisorba officinalis* (кровохлебка лекарственная), *Veronica longifolia* (вероника длиннолистная).

Из всех исследованных нами растительных ценозов наименьшей степенью нарушенности отличаются сообщества на северном берегу оз. Урускуль (см. рис. 1.2, участок 5 — **Северный Урускуль**). Для этих фитоценозов характерны высокое видовое разнообразие, значительная роль в сложении сообществ естественных, лесных и лугово-лесных видов. Рудеральные виды хотя и встречаются, но их доля невелика, и они не оказывают существенного влияния на формирование условий в данных сообществах. Большая часть участка занята кипрейно-вейниковыми и осоково-кострецово-вейниковыми березовыми лесами. Для них характерна небольшая сомкнутость полога — 40–50%. Подрост сформирован основной лесобразующей породой — *Betula pubescens*, реже встречаются *Padus avium* и *Acer negundo* (клен американский). В кустарниковом ярусе доминирует *Rosa majalis*, единично отмечена *Salix aurita*. Проективное покрытие травянистого яруса не более 60%, а высота травостоя редко превышает 60–80 см. Видовой состав сообществ достаточно разнообразен — 60–65 видов. Доминирует чаще всего *Calamagrostis arundinacea*, его обилие может достигать 75%. Для данных ценозов отмечено большое количество сопутствующих видов: *Chamaenerion angustifolium*, *Bromopsis inermis*, *Carex praecox*, *Fragaria vesca*, *Picris hieracioides*

(горлюха ястребинковидная), *Seseli libanotis*, *Veronica spicata*, *V. teucrium*, *Poa angustifolia*, *Rubus saxatilis* и др. Обычны в этих сообществах такие виды, как *Angelica sylvestris* (дудник лесной), *Gentiana cruciata*, *G. pneumonanthe* (горечавка крестовидная и легочная), *Heracleum sibiricum*, *Hieracium umbellatum* (ястребинка зонтичная), *Trifolium montanum*, *Pastinaca sativa* (пастернак полевой), *Pulmonaria mollissima*, *Platanthera bifolia* (любка двулистная), *Poa nemoralis*, *Pyrola minor*, *Vicia sylvatica*. В то же время со значительным постоянством встречаются рудеральные и лугово-рудеральные растения — *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Melilotus albus* (донник белый), *Urtica dioica*, *Tanacetum vulgare*, *Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia virgata*, *Plantago major*.

Иногда рассмотренные выше лесные сообщества заменяются вторичными разнотравно-злаковыми лугами. Общее проективное покрытие на них достигает 95%. Из деревьев и кустарников встречается поросль *Betula pendula* и *Rosa majalis*. Травостой достаточно высокий — от 70 до 100 см в конце вегетации. Количество видов в сообществе — 57. Господствует в этих луговых сообществах *Bromopsis inermis* (обилие не превышает 75%), среди сопутствующих видов можно назвать *Elytrigia repens*, *Trifolium medium*, *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Veronica teucrium*. Кроме того, можно встретить и такие виды, как *Galium mollugo*, *Lathyrus tuberosus*, *L. pratensis*, *L. pisiformis* (чина гороховидная), *Hylotelephium triphyllum*, *Linaria vulgaris* (льнянка обыкновенная), *Mentha arvensis* (мята полевая), *Origanum vulgare*, *Agrostis tenuis*, *Centaurea scabiosa* (василек шероховатый), *Carlina biebersteinii*, *Campanula glomerata* (колокольчик скученный), *Geum rivale*. Доля рудеральных видов (*Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Lithospermum officinale*, *Rumex acetosa*) невысока, и они не оказывают существенного влияния на сообщество.

На сильно эродированных участках (редко используемые дороги заповедника, придорожные каналы, просеки) встречаются синантропизированные фитоценозы — рудеральное ярутковое-осотово-бодяковое или ярутковое-маревое сообщества. Общее проективное покрытие в ценозах достигает 75%. Высота травостоя — 25–35 см, но некоторые растения, например лопух (*Arctium tomentosum*), иногда вырастают до 150 см. В сообществах насчитывается 40–47 видов. Доминантами и содоминантами в них

являются типичные рудеральные и лугово-рудеральные растения — *Chenopodium album*, *Thlapsi arvense* (ярутка полевая), *Urtica dioica*, *Artemisia vulgaris*, *Bromopsis inermis*; *Cirsium setosum*; *Plantago major*. Реже, чем доминанты встречаются *Agrimonia pilosa*, *Erodium cicutarium* (аистник цикутовый), *Galeopsis speciosa* (пикульник красивый), *Tripleurospermum perforatum* (трехреберник непахучий), *Poa annua* (мятлик многолетний), *Setaria viridis* (щетинник зеленый), *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, которые также способны выдерживать антропогенную нагрузку.

Кроме того, на колеях и межколежном пространстве заросшей дороги можно встретить лугово-рудеральное разнотравно-злаковое сообщество. Общее проективное покрытие в данном ценозе не превышает 85%. Высота травостоя в колее обычно 15–25 см, а на обочине — 50–80 см. Видовое богатство относительно невелико — 39 видов. В качестве доминантов здесь трудно выделить какой-то один вид, так как в равной степени встречаются *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis* (проективное покрытие составляет 50%), реже — *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Elytrigia repens*. Второстепенную роль в данном сообществе играют такие виды, как *Lathyrus pisiformis*, *L. pratensis*, *L. tuberosus*, *Chaerophyllum prescottii* (бутень Прескотта), *Dracocephalum thymiflorum* (змееголовник тимьяноцветковый), *Euphorbia virgata*, *Carum carvi*, *Centaurea scabiosa*.

В пойме р. Караболки вблизи истока (см. рис. 1.2, участок 6 — **Караболка**), были обследованы заросшие поля и лесные посадки по их краям. Для них характерно участие значительной доли рудеральных видов. В то же время прибрежная растительность в долине р. Караболки трансформирована слабо. Для вторичных разнотравно-злаковых лугов на обоих берегах р. Караболки характерно проективное покрытие до 100%. Иногда можно встретить единичные кусты ивы пятичичинковой (*Salix pentandra*). Высота травостоя достигает 70–80 см, видовое богатство — 26–34 вида. Господствуют в данных ценозах *Bromopsis inermis*, *Cirsium setosum*, *Poa pratensis*, их обилие невысоко — около 15–25% для каждого вида. Из сопутствующих видов со значительной степенью постоянства можно назвать *Lathyrus pratensis*, *Trifolium medium*, *Vicia cracca*, *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium pratense*, *Geum allepicum*, которые

обычны для свежих и увлажненных лугов. Доля лугово-рудеральных растений сравнительно небольшая; среди них отмечены такие виды, как *Euphorbia virgata*, *Medicago falcate* (люцерна серповидная), *Melandryum album*, *Potentilla anserina*, *Carum carvi*, *Stachys palustris* (чистец болотный) и др. Изредка в данных луговых сообществах встречаются *Senecio erucifolius* (крестовник эруколистный), *Epilobium palustre*, *Succisa pratensis* (сивец луговой) и *Lychnis chalcedonica* (зорька обыкновенная).

Узкая полоса вдоль обоих берегов р. Караболки занята осоково-крупнотравными ивовыми зарослями. Общее проективное покрытие достигает 70%, причем для кустарникового яруса оно равно 30%. В виде подроста встречаются единично растущие молодые деревья *Betula pendula* и *Salix caprea*, среди древесного яруса также отмечаются отдельные взрослые особи *Betula pendula*. Кустарниковый ярус образован в основном ивой *Salix pentandra*, изредка встречается черная смородина *Ribes nigrum*. Высота травостоя довольно значительная и колеблется в пределах 70–90 см. В сообществе произрастает около 30 видов. Доминирует в этом фитоценозе *Carex rostrata* (осока вздутая), содоминантом можно назвать *Filipendula ulmaria*, их суммарное обилие не превышает 50%. Сопутствующие виды, как и доминирующие, характерны для достаточно увлажненных местообитаний; среди них были отмечены *Equisetum fluviatile* (хвощ лесной), *Lysimachia vulgaris*, *Scirpus sylvaticus* (камыш лесной), *Angelica sylvestris*, *Agrostis gigantea*, *Galium uliginosum*, *Lycopus europaeus* (зюзник европейский), *Juncus compressus* (ситник сплюснутый). Кроме этих растений, обнаружены виды, предпочитающие более сухие местообитания — *Achillea millefolium*, *Lathyrus pratensis*, *Geranium pratense*, *Carum carvi*, *Lychnis chalcedonica*, *Senecio erucifolius*.

На правом берегу р. Караболки находятся сосновые посадки с зарослями малины в нижнем ярусе. Общее проективное покрытие достигает 50%. Сомкнутость древостоя значительная и приближается к 80–90%. Подрост образован порослью березы, яблони, черемухи, рябины и сосны. Основным эдификатором в данном ценозе является малина — ее обилие достигает 50%. Густые заросли малины в значительной степени подавляют другие виды, вследствие чего видовое разнообразие в этом ценозе представлено всего 15 видами. Высота травостоя — 30–50 см в конце

вегетационного сезона. Для пирогенных сообществ характерны сопутствующие виды — *Chamaenerion angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Glehoma hederacea* (будра плющевидная), *Rubus saxatilis*, *Urtica dioica*, *Solidago virgaurea* (золотарник обыкновенный), все они предпочитают богатые почвы, с высоким содержанием азота, высвобождающегося после пожаров. Искусственные сосновые насаждения сменяются естественным костяниково-вейниковым березовым лесом (фото 3). Для данного лесного сообщества характерно высокое общее проективное покрытие (80%). Сомкнутость древостоя также сравнительно велика — 60–70%. подрост образован одиночными молодыми деревьями березы (*B. pendula*), сосны и черемухи. Кустарниковый ярус сложен такими видами, как *Chamaecytisus ruthenicus*, *Crataegus sanguinea* (боярышник кроваво-красный), *Rosa acicularis*, *Salix aurita*, обилие которых крайне мало. К концу вегетации травостой достигает в высоту 50–70 см. В исследованном сообществе отмечено всего 39 видов. Господствуют в данном ценозе *Rubus saxatilis* и *Calamagrostis arundinacea*; обилие каждого вида не превышает 25%. Кроме того, здесь были встречены лесные виды — *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Polygonatum odoratum*, *Pulmonaria mollissima*, *Orthilia secunda*, *Geranium sylvaticum*) и лугово-лесные виды — *Galium verum*, *Sanguisorba officinalis*, *Seseli libanotis*, *Solidago virgaurea*, *Filipendula vulgaris*, *Gentianopsis barbata* (горечавник бородачатый), *Lupinaster pentaphyllus* (люпиновидный клевер). Произрастают здесь и некоторые лугово-рудеральные виды — *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, но они весьма малочисленны.

На расстоянии 5–6 км к западу от р. Караболки был обследован участок (фото 4), представленный вторичным послелесным разнотравно-злаковым лугом (см. рис. 1.2, участок 6а — **Западная граница ВУГЗа**). Общее проективное покрытие достигает 100%, высота травостоя в конце вегетационного сезона — до 100 см. В сообществе 40–45 видов. Доминирует преимущественно *Bromopsis inermis*, содоминанты — *Cirsium setosum*, *Vicia cracca*, *Stellaria graminea* и другие виды естественных и полустественных лугов. На той же трансекте, но за пределами заповедника на окраине н.п. Метлино, обследован участок лесозащитной полосы (рис. 1.2, участок 6б — **Метлино**). Древесный ярус представлен *Betula pendula*. Общее проективное покрытие не более 50%. Травяной покров образован лесным разнотравьем — *Polygonatum odoratum*, *Veronica*

officinalis, *Galium verum*, *Poa pratensis*. Обильны рудеральные и лугово-рудеральные виды — *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Urtica dioica*, *Arcticum tomentosum*.

Восточную часть территории заповедника занимает широкая, слабодренированная и заболоченная пойма р. Караболки. По краям заболоченных участков формируются тростниковые заросли с ивой и отдельными деревьями березы. Общее проективное покрытие в данном фитоценозе достигает 50%. Кустарниковый ярус образует *Salix pentandra* при довольно высоком обилии — до 15%. Высота травостоя весьма значительна и достигает 90–110 см, а иногда и 150 см. Видовое разнообразие крайне бедное — 9 видов. Доминирует *Phragmites communis* (тростник обыкновенный), остальные виды встречаются единично — *Agrostis tenuis*, *Cirsium setosum*, *Lysimachia vulgaris*, *Pleurospermum uralense* (ребросемянник уральский), *Poa palustris*, *Solanum dulcamara* (паслен сладко-горький). Подобные растительные сообщества встречаются и на северо-восточной границе заповедника (см. рис. 1.2, участок 7 — **Северо-восточная граница ВУГЗа**).

Таким образом, растительность исследованных нами участков ВУГЗа представляет собой комплекс синантропных и полустественных растительных сообществ на различной стадии деградации и восстановительных сукцессий. Следует отметить, что в настоящее время состояние фитоценозов обусловлено не только уровнем нарушений во время аварии и последующими рекультивационными мероприятиями, но и первоначальной антропогенной нагрузкой. Наши результаты подтверждаются и данными других авторов. Сравнение геоботанической характеристики ВУГЗа с ранее проведенными исследованиями (Смирнов, 1993 а) затруднено, поскольку в них не указаны точные координаты участков, однако все выделенные Е.Г. Смирновым типы растительных сообществ по-прежнему встречаются на территории заповедника. В современных исследованиях других авторов (Лагунов, Смагин, 2007) видовое богатство и состояние растительных сообществ ВУГЗа оцениваются очень высоко. Данная территория рассматривается как ядро экологического каркаса лесостепной зоны, которая играет важную роль в сохранении биоразнообразия и поддержания экологической стабильности в регионе. Соглашаясь с такой высокой оценкой разнообразия экосистем ВУГЗа и их видового богатства, мы считаем, что качество гено-

фонда флоры можно выявить только в ходе специальных эколого-генетических исследований.

Почвенный покров. Обследование показало, что в районе участка 1 — **Лежневка**, в непосредственной близости от промплощадки ПО «Маяк» под покровом производных березовых лесов залегают почвы, не характерные для региона и по морфологическому облику схожие с бурыми лесными. Принимая во внимание историю данной территории, мы предположили, что эти почвы вторичны. Исходный почвенный покров мог быть частично удален или нарушен в ходе строительных работ и реабилитационных мероприятий. В настоящее время почвообразование идет на останках свойственных этой территории зрелых почв. На водосборах и плакорах, как правило, в пределах мало трансформированных лесных сообществ формируются серые лесные почвы разных подтипов (см. рис. 1.2, участки 2–5). Наиболее широко распространен подтип темно-серых лесных почв. Открытые пространства вторичных послелесных и остепненных лугов заняты черноземами разной мощности и степени выщелоченности. Подробное морфологическое описание почв ВУРСа приведено в «Приложении».

В береговой зоне озер Бердениш и Урускль, в непосредственной близости от зеркала воды, почвенный покров формируется под воздействием паводковых и озерных вод. Динамизм почвообразовательного процесса отражается в неоднородности механического состава примитивно-аккумулятивных почв, в которых чередуются слои, обогащенные илом или песком. В депрессивных формах рельефа, приуроченных к озерным понижениям, пойме р. Караболки, а также на прилегающих к ней заболоченных пространствах в условиях повышенного увлажнения на глинистых отложениях развиты лугово-слоистые почвы разной степени оглеенности. Почвенный покров участков 7 и 8а (см. рис. 1.2), приуроченных к границам заповедника, представлен черноземом среднемоющим, сформированным на лессовидном суглинке. В пределах лесозащитной полосы вне территории ВУГЗа (участок 6б — **Метлино**) был вскрыт разрез антропогенно-нарушенной почвы с погребенным гумусовым горизонтом.

Физико-химическая характеристика основных почвенных разностей ВУГЗа приведена в табл. 1.1. Видно, что почвы водосборной территории (подтипы черноземов и серых лесных почв)

Таблица 1.1. Физико-химическая характеристика основных почвенных разностей ВУГЗа (средние значения при n=3)

Почва	Горизонт, глубина, см	pH водной суспензии	Гумус, %	Обменные катионы, мг-экв/100 г				Гранулометрический состав, %		
				Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	1.0-0.01	0.01-0.001	<0.001
Серая лесная суглинистая на покровных суглинках	A _d 0-2	6.2	22.0	13.0	7.5	1.9	0.4	35.0	22.0	43.0
	A 2-10	6.0	9.0	11.4	4.4	0.5	0.2	34.0	17.8	48.2
	B ₁ 10-22	6.5	1.1	7.6	2.0	0.2	0.2	35.1	18.2	46.7
	B ₂ 22 и глубже	6.4	0.8	4.2	6.6	0.4	0.3	—	—	—
Темно-серая лесная суглинистая на покровных суглинках	A _d 0-3	7.1	30.4	93.6	38.4	1.8	2.6	46.6	22.7	30.7
	A 3-40	7.1	7.0	38.8	28.5	0.5	1.8	41.2	18.1	40.7
	B 40-70	8.3	9.2	45.8	17.3	0.6	0.9	43.2	19.7	37.1
Чернозем средне-моющий на покровных суглинках	A _d 0-5	6.2	7.4	24.4	14.4	0.6	0.6	36.6	22.8	40.6
	A 5-23	6.5	5.8	26.6	11.8	0.3	0.4	40.3	18.3	41.4
	AB 23-34	6.9	3.9	28.0	9.7	0.3	0.5	37.7	20.3	42.0
	B 34-61	6.7	1.2	24.2	11.8	0.3	0.6	38.7	16.2	45.1
Лугово-слоистая суглинистая на озерных отложениях	A _d 0-5	8.1	24.0	142.0	48.0	3.6	10.0	67.9	20.8	11.3
	A 5-30	6.8	16.6	34.4	12.0	1.8	1.1	52.8	26.1	21.1
	B _g 30-50	6.8	1.2	3.9	2.3	0.2	0.2	37.9	43.9	18.2

характеризуются значениями рН водной суспензии, близкими к нейтральным. Содержание гумуса в верхнем дерновом горизонте почв составляет 7–30% и постепенно убывает с глубиной. В составе обменных оснований преобладает Са, затем в порядке уменьшения следуют Mg, К и Na. В гранулометрическом составе этих почв отмечено высокое (30–45%) содержание илистой фракции. В лугово-слоистых почвах депрессий рН водной суспензии смещается в сторону щелочных значений, содержание гумуса резко падает при переходе к горизонту В, а в составе обменных катионов содержание Na достигает 10 мг-экв/100 г почвы, в гранулометрическом составе преобладает фракция физического песка.

Буферная зона. Эта территория по площади занимает большую часть ВУРСа и характеризуется разнообразием экосистем (Почвенно-экологические..., 1996). Вдоль центральной трансекты расположена группа озер: Тыгиш, Червяное, Б. Сунгуль. Берега озер пологие, слабоизрезанные. Видовой состав растительных сообществ подобен таковому береговых кромок озер Бердениш и Урускуль. В приозерных понижениях преобладают лугово-слоистые и лугово-болотные почвы разной степени оторфованности и оглеенности. Выровненные водоразделы и пологие склоны практически повсеместно используются под пашню и пастбища. Пастбищные угодья, как правило, заняты естественной луговой растительностью с подсевом злаковых и бобовых культур. На таких формах рельефа доминируют выщелоченные черноземы и подтипы серых лесных почв. Черноземы тяжелого гранулометрического состава, для них характерны слабая выраженность оподзоливания, наличие довольно мощного гумусового горизонта и присутствие карбонатов в нижней части профиля. В депрессивных формах рельефа, западинах и нижних частях слабодренлируемых склонов встречаются лугово-черноземные почвы (см. «Приложение»).

Значительная часть обследованной территории за пределами заповедника покрыта смешанными березово-сосновыми лесами. В таких лесах в кустарниковом ярусе встречаются *Rubus idaeus*, *Rosa majalis*, *Ribes nigrum*. В растительном покрове представлены *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, *Trifolium pratense*, обильны *Geum rivale*, *G. aleppicum*. В почвенном покрове,

наряду с черноземами и серыми лесными встречаются дерново-подзолистые почвы с разной степенью выраженности процессов оподзоливания и бурые лесные.

Особый интерес представляли участки буферной зоны с максимальной плотностью первоначального загрязнения, подвергнутые рекультивации. Как уже отмечалось, комплекс этих мероприятий включал либо глубокую отвальную вспашку, в результате которой верхняя часть гумусового горизонта оказалась перемещенной и захороненной на глубине, либо удаление верхних горизонтов почвенного профиля. Несколько подобных почвенных разрезов было вскрыто при обследовании центральной трансекты. В одном из них обнаружен погребенный гумусовый горизонт, в другом — поверхностный слой был частично удален, а возраст сосново-березового насаждения к моменту обследования не превышал 20 лет (см. «Приложение»).

В табл. 1.2 приведены физико-химические свойства некоторых почвенных разновидностей буферной зоны, а также почв, подвергнутых рекультивации. Бурая лесная и дерново-подзолистая почвы отличаются слабо кислыми значениями рН водной суспензии; гранулометрический состав обогащен фракциями физического песка и физической глины. Для черноземно-луговой почвы характерны нейтральное значение рН, постепенное снижение содержания гумуса с глубиной и наличие Na в составе обменных оснований. В дерново-луговой рекультивированной почве отмечено увеличение содержания гумуса и обменного Са в погребенном горизонте. Гранулометрический состав этого горизонта обогащен илистой фракцией.

Фоновые участки располагались вне зоны аварийного выброса 1957 г. Один из них находился в березово-сосновом лесу примерно в 30 км от западной границы ВУРСа, недалеко от н.п. Рассоха. Травяной покров на обследуемом участке представлен лесным разнотравьем: *Alchemilla vulgaris* (манжетка обыкновенная), *Myosotis palustris* (незабудка болотная), *Ranunculus acer*, *Fragaria vesca*, *Vaccinium myrtillus*, *Galium boreale*, *Athyrium filix-femina* (кочедыжник женский) и видами из семейства злаков. Почва — бурая лесная суглинистая слабозадернованная на покровных суглинках. Близость населенного пункта обусловила большое количество рудеральных видов на прилегающих к лесу

лугах и пастбищах. Значения рН водной вытяжки колеблются по профилю от 5.2 до 5.7; содержание гумуса в гор. А₁ составляет 10.8%; среди обменных катионов преобладает Са²⁺ (8.2 мг-экв/100 г почвы).

Второй контрольный участок был выбран в березово-сосновом лесу с примесью осины примерно в 40 км на северо-запад от ВУРСа вблизи н.п. Шеелит. В травяном покрове — лесное разнотравье с примесью рудеральных видов: *Melandryum album*, *Rumex confertus*, *Stellaria graminea*, *Bromopsis inermis*, *Plantago media*, *Berteroa incana*, *Urtica dioica*, *Cirsium setosum*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major*. Почва — примитивно-аккумулятивная на коре выветривания гранито-гнейсов.

Таким образом, почвенно-растительный покров обследованной территории ВУРСа довольно разнообразен и является мощным экраном на пути поступления радиоактивных веществ из атмосферы на земную поверхность. Через него происходит радионуклидный обмен между атмосферой и гидросферой. При этом почвы, в которых совершаются процессы вторичного синтеза и деструкции огромного количества веществ биогенной природы, а также различного рода биогеохимические и биоэнергетические превращения, становятся основным депо радионуклидов в наземной природной среде. В почвах представлены все движущие силы, приводящие к миграции радионуклидов: конвективный перенос, капиллярный подток влаги к поверхности в результате испарения, термоперенос влаги под действием градиента температуры, диффузия свободных и адсорбированных ионов, перенос по корневым системам и с мигрирующими коллоидными частицами. Вместе с тем, почвенно-растительный покров, насыщенная жизнью оболочка биосферы, наиболее чувствительна к повреждающим лучевым воздействиям в случае радиоактивного загрязнения (Тимофеев-Ресовский, 1962; Добровольский, 1981; Кривоуцкий и др., 1988; Розанов, 1988).

1.2. Методы проведения почвенно-радиоэкологических исследований

Для оценки уровней загрязнения почвенно-растительного покрова в пределах выделенных трансект ВУРСа закладывали реперные участки, фиксируя их географические координаты.

Таблица 1.2. Физико-химическая характеристика почвы буферной зоны ВУРСа (средние значения при n=3)

Почва	Горизонт, глубина, см	рН водной суспензии	Г _{гумс} , %	Обменные катионы, мг-экв/100 г				Гранулометрический состав, % фракции размером, мм	
				Са ²⁺	Mg ²⁺	К ⁺	Na ⁺	1.0-0.01	0.01-0.001 <0.001
Бурая лесная средне-суглинистая	A ₀ 0-2	5.2	—	—	—	—	—	—	—
	A 2-14	5.6	7.8	18.2	2.9	1.7	0.1	30.2	50.3
	B ₁ 14-27	5.4	5.6	11.3	2.5	0.6	0.1	32.5	48.4
Дерново-подзолистая легко суглинистая	B ₂ 27 и глубже	5.4	4.0	5.6	1.2	0.3	0.1	33.4	48.3
	A ₀ 0-2	5.6	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁ 2-12	5.4	3.0	15.7	4.9	1.5	0.1	57.9	25.2
Черно-элювио-луговая на глинистых отложениях	A ₂ 12-34	5.9	0.8	5.2	2.8	0.3	0.1	63.8	24.3
	B ₁ 34 и глубже	5.6	1.2	4.3	1.3	0.5	0.1	60.2	30.5
	A 0-49	7.2	5.7	37.3	13.7	0.2	0.5	54.0	12.9
Дерново-луговая реккультурированная средне-суглинистая	AB _{Ca} 49-62	6.9	2.0	30.2	12.0	0.2	0.2	47.7	21.5
	B _{Ca} 62-76	6.9	0.4	22.8	6.8	0.2	0.2	48.8	22.2
	C 75-105	6.7	0.2	22.0	10.0	0.2	0.3	57.7	17.4
Дерново-луговая реккультурированная средне-суглинистая	A _d 0-5	6.1	8.1	19.2	8.4	0.4	0.2	70.9	19.0
	A 5-23	6.5	5.5	20.8	7.5	0.2	0.4	58.6	23.0
	B 23-48	6.8	3.5	20.4	8.0	0.2	0.3	60.0	25.4
A _{дгумс} 48-109	6.5	6.9	28.6	9.9	0.5	0.4	45.6	34.1	

В табл. 1.3 такие данные приведены для центральной оси следа. Поскольку западная и восточная трансекты следа являются селитебными территориями, отбор проб в их пределах приурочивали к окраинам населенных пунктов (табл. 1.4). При этом выделили участки, непосредственно примыкающие к центральной

Таблица 1.3. Местоположение реперных участков на территории центральной трансекты ВУРСа

Участок	Расстояние от ПО «Маяк», км	Место отбора проб	Координаты
Импактная зона			
1	2	Лежневка	N 55°45' E 60°50'
2	7	Бердениш	N 55°46' E 60°53'
3	9	Южный Урускуль	N 55°49' E 60°54'
4	12	Западный Урускуль	N 55°49' E 60°55'
5	15	Северный Урускуль	N 55°50' E 60°56'
6	27	Караболка	N 55°54' E 61°02'
7	30	Северо-восточная граница	N 55°55' E 61°03'
Буферная зона			
8	34	Татарская Караболка	N 55°58' E 61°10'
9	41	Пороховое	N 55°59' E 61°14'
10	53	Юго-Конево	N 56°07' E 61°14'
11	66	Багаряк	N 56°11' E 61°26'
12	73	Гасво	N 56°14' E 61°29'
13	80	Граница Свердловской и Челябинской обл.	N 56°19' E 61°28'
14	86	Северо-восточный берег оз. Тыгиш	N 56°21' E 61°33'
15	88	Северо-западный берег оз. Тыгиш	N 56°22' E 61°35'
16	94	Богатенково	N 56°22' E 61°45'
17	100	Беловодье	N 56°29' E 61°36'

трансекте (сектор А) и удаленные от нее в направлении восточной и западной границ следа (сектор Б). Вблизи населенных пунктов выбирали площадки в пределах лесных массивов, колков, старопахотных пастбищных угодий.

Таблица 1.4. Местоположение реперных участков на территории западной и восточной периферий ВУРСа

Западная трансекта		Восточная трансекта	
Сектор А	Сектор Б	Сектор А	Сектор Б
Западная граница ВУТЗа	Клевакинское	Восточная граница ВУТЗа (Метлино)	Боевка
Чернусово	Мухлынино	Травянокое	Колчедан
Черемхово	Лебяжье	Б. Грязнуха	Соколово
Покровское	Первомайский	Монастырка	Крайчиково
Перебор	Часовая	Новоисетское	Чернушка
Стариково	Исетское	Пирогово	Новый Быт
	Троицкое	Сипавское	Окулово

При изучении особенностей геохимической миграции радионуклидов использовали принципы и методы радиоэкологических ландшафтно-геохимических исследований. В этих целях в береговой зоне озер обследовали геохимические сопряжения, которые включали плакоры, склоны и их подножия. Отбор почвенных проб проводили двумя способами. Для характеристики плотности радионуклидного загрязнения на однородных по рельефу и почвенно-растительному покрову площадках методом конверта закладывали 5 почвенных полнопрофильных разрезов, располагая их по углам и на пересечении диагоналей. Такой конверт площадью 100–400 м² представительно характеризует территорию от 0.05 до 0.10 км². Пробы, отобранные в каждом разрезе, усредняли для соответствующей глубины (Сельскохозяйственная радиоэкология..., 1991). При обследовании геохимических сопряжений на каждом их элементе закладывали по 2–3 почвенных разреза. Во всех случаях одну из стенок разреза выравнивали и из нее слоями, мощность которых не превышала 5 см, отбирали пробы с учетом площади и границ генетических горизонтов (фото 6).

Пробы растений отбирали в непосредственной близости от почвенных разрезов, срезая надземную массу (3–5 кг) разнотравья или отдельных видов растений в двух повторностях. Кроме того, собирали зрелые семена некоторых видов травянистых растений, которые, помимо определения в них содержания

радионуклидов, использовали в качестве тест-объектов для оценки биологических эффектов хронического действия ионизирующих излучений. Почвенные и растительные образцы высушивали до воздушно-сухого состояния, измельчали (почву просеивали через сито с ячейками 1 мм), затем озоляли при температуре 450°C.

1.3. Методы определения радионуклидов в почвах и растениях

Содержание гамма-излучающего радионуклида ^{137}Cs в отобранных образцах определяли гамма-спектрометрическим методом, используя для этого германиевый полупроводниковый детектор с высоким разрешением (предел обнаружения составляет 1 Бк/кг). Методика определения ^{90}Sr основана на выщелачивании его из исследуемых образцов 6н соляной кислотой и выделении радионуклида в форме оксалата, затем отделении дочернего ^{90}Y от ^{90}Sr и радиометрическом измерении полученных препаратов на установке УФМ-2000 (предел обнаружения 0.2 Бк/кг). Более подробно модификации методик определения содержания ^{90}Sr в образцах из окружающей среды описаны в работе (Молчанова и др., 2006).

Для измерения содержания изотопов плутония в пробах использовали модификацию методики, разработанную сотрудниками RISØ National Laboratory в Дании (Chen et al., 1993). Она включает следующие основные этапы: выщелачивание образца смесью кислот, 2-кратную очистку раствора на ионообменной колонке, электролитическое осаждение плутония на диски из нержавеющей стали. Изотопный состав образцов определяли с помощью спектрометра типа Alpha Analyst с полупроводниковыми детекторами (PIPS) и программным обеспечением GENIE-2000. Нижний предел определения составлял 0.1 Бк/кг. Аналитические данные подвергали математической и статистической обработке.

Определяли следующие параметры:

- концентрация радионуклидов в пробах, Бк/кг;
- плотность загрязнения или запас радионуклидов в почвенном профиле — суммарное содержание радионуклидов в обследованной части почвенного профиля, нормированное на единицу площади, Бк/м²;

– интегральный запас — содержание радионуклидов в почвенно-растительном покрове определенной территории, Бк;

– изотопные отношения — отношение содержания изотопов одного элемента в выбросах предприятий ЯТЦ и объектах окружающей среды;

– радионуклидные отношения — отношение содержания изотопов разных элементов в выбросах предприятий ЯТЦ и объектах окружающей среды.

Важным этапом работы было измерение мощности экспозиционной дозы на исследуемой территории. Для гамма-съемки использовали универсальный радиометр ДРГ-01Т. Мощность дозы измеряли на поверхности почвы. Бета-радиационный фон на площадках измеряли с помощью спектрометра РСР-101. Все приборы поверены согласно ГОСТу.

1.4. Методы оценки радиобиологических эффектов в локальных популяциях растений

Для оценки отдаленных последствий хронического действия радиации в зоне ВУРСа в качестве объектов исследования были выбраны 11 видов травянистых растений: дрема белая (*Melandryum album* Mill.), щавель конский (*Rumex confertus* Willd.), звездчатка злаковая (*Stellaria graminea* L.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* Leyss. Holub), подорожник средний (*Plantago media* L.), гравилат алеппский (*Geum aleppicum* Jacq.), икотник серый (*Berteroa incana* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), бодяк шерстистый (осот розовый) (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.), подорожник большой (*Plantago major* L.). Выбор этих растений обусловлен их повсеместной встречаемостью, существованием в широком диапазоне экологических условий, высокой семенной продуктивностью. Семена растений собирали по мере их созревания в пределах импактной (участки **Лежневка, Бердениш, Южный Урускуль, Северный Урускуль**) и буферной зон (участки **Тыгиш** и **Западная граница ВУГЗа**), а также на фоновых территориях, расположенных вне зоны загрязнения (участки **Рассоха** и **Шеелит**). Семена большинства видов собирали в августе — начале сентября, и только у одуванчика — в начале июня. В зависимости от поставленных задач семена собирали либо индивидуально с каждого растения (не менее 10 растений из каждой ценопопуляции), либо смесь семян с 50–70 растений.

Лабораторное культивирование семян — надежная тест-система, позволяющая оценить их жизнеспособность, выявить хлорофильные и морфологические нарушения, а также при необходимости изучить устойчивость растений к различным дополнительным воздействиям. В лабораторных экспериментах мы использовали рулонную культуру. Для проращивания семена раскладывали через равные промежутки на длинные полоски фильтровальной бумаги, смоченной водой, отступая от края на 0.5–0.7 см. Разложенные семена закрывали слоем калки и сворачивали полоски в рулон, один конец которого опускали в сосуд с водой, чтобы впоследствии было легко измерить длину корней проростков. В помещении создавали постоянные и оптимальные условия увлажнения и температуры (около 24–25 °С). Особую проблему составляет выбор питательного раствора (Растения..., 1983). Универсальной нейтральной средой считается дистиллированная вода, поскольку в семенах имеется достаточный запас питательных веществ на короткий срок проведения опыта (1 мес.). Важный момент в проведении лабораторного эксперимента — соблюдение условий рандомизации. 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.

Критерии жизнеспособности семян и оценка воздействия на них внешних факторов описаны нами более подробно ранее (Позолотина, 2003 а), поэтому остановимся на этом вопросе лишь кратко. Для характеристики процесса прорастания семян наиболее значимый показатель — всхожесть, т.е. способность образовывать нормально развитые проростки. Показатель энергия прорастания характеризует дружность появления всходов. Для каждого вида сроки подсчета этого показателя определяли исходя из предварительных экспериментов, поскольку его значимость может быть велика, если фактор воздействия вызывает задержку или стимуляцию прорастания семян. Для этого критерия характерна большая индивидуальная изменчивость. Однако всхожесть семян и энергия прорастания — необходимый, но не достаточный комплекс критериев. При завершённом типе эмбриогенеза процессы растяжения корешка и гипокотыля, разворачивания семядолей не связаны с делением клеток, в сущности, они представляют со-

бой в большей степени коллоидно-химические реакции, чем биологические (Преображенская, Тимофеев-Ресовский, 1962), причем эти процессы весьма устойчивы к действию радиации.

Большое значение имеет показатель выживаемость проростков. Причины гибели проростков могут быть случайными или закономерными, поэтому их всегда нужно учитывать при анализе данных. В лабораторном эксперименте растения культивировали до фазы развития настоящих листьев. Именно на этой фазе происходит массовая гибель проростков. Появление настоящего листа и рост корня свидетельствуют о начале функционирования верхушечной и корневой меристем. Успешно пройдя эту стадию морфогенеза, растения получают реальный шанс для дальнейшего развития. Число проростков с настоящими листьями, или, другими словами, показатель листообразования, а так же длину корней, использовали для оценки скорости ростовых процессов.

Для количественной оценки тератологического эффекта использовали два показателя: 1) частоту растений, в потомстве которых выщепляются аномальные формы; 2) частоту аномалий регистрируемого класса в семенном потомстве в расчете на всю исследованную выборку (Иванов, 1974). Поскольку спектр морфологических нарушений у разных видов может быть довольно широк (Лутова и др., 2000), для каждого вида сначала выявили основные типы морфологических аномалий. Особую группу у растений составляют так называемые хлорофильные или пигментные нарушения. Мы пользовались определителем, основанным на детальном описании хлорофильных мутаций (Калам, Орав, 1974). Следует отметить, что лишь в немногих работах выяснен истинный характер морфологических или хлорофильных нарушений: они могут быть следствием генной мутации или абберрации хромосом, могут передаваться по наследству или быть соматическими. Тем не менее, считается, что их количество может служить индикатором суммарной частоты мутирования в первом приближении.

У проростков часто встречаются аномалии, классифицированные нами как «скрученность» гипокотылей, корней или всего проростка вплоть до полного нарушения нормального геотропизма. Такое нарушение обусловлено разной скоростью деления инициальных клеток, формирующих измененный орган, или последующего растяжения, т.е. связано с генетически обусловленными

процессами регуляции морфогенеза. Л.И. Карпинская и И.С. Бузовкина (2005) показали, что признак «изгибы побегов» у редиса определяется нарушением основных регуляторных систем и обусловлен мутациями в разных локусах.

Другой часто встречаемый тип нарушений — некрозы корней и семядолей у проростков, также генетически обусловлен. В работе А.А. Томилова с соавторами (2001) было показано, что некрозы корней у арабидопсиса возникают у проростков при мутации определенных генов. В другой работе (Томилова и др., 2001) обнаружено, что образование некрозов семядолей связано с мутацией, в основе которой лежит инсерция определенного участка ДНК.

Для оценки радиостойчивости семян мы использовали метод острого облучения на гамма-установке типа «Исследователь» с источником ^{60}Co . Мощность источника была достаточно велика, и облучение семян занимало не более 2 ч. Затем облученные семена культивировали методом рулонной культуры, учитывая комплекс всех перечисленных выше критериев. Сопоставляя полученные результаты с необлученным собственным контролем, можно четко вычленить эффект провокационного облучения. Этот метод позволяет выявить скрытую изменчивость в популяции, оценить ее адаптивный потенциал в отношении радиационного фактора.

Полученные данные по жизнеспособности, мутабельности и радиочувствительности семенного потомства были обработаны статистически с использованием метода для анализа пропорций R.G. Newcombe (1998) и E.V. Wilson (1972) для независимых выборок. Проверяли следующую нулевую гипотезу $H_0: P_1 - P_2 = 0$, где P_1 и P_2 — сравниваемые пропорции двух выборок. Если нижние и верхние границы 95%-ных доверительных интервалов (CI) для разностей сравниваемых пропорций не охватывали нулевое значение, то различия между выборками считали статистически значимыми (нулевую гипотезу H_0 отвергали на уровне значимости $p = 0.05$). Кроме того, для проверки гипотез использовали асимптотический двухсторонний критерий сравнения долей (z -критерий); t -критерий Стьюдента (t_{St}); одно- и двухфакторный дисперсионный анализ; критерии множественных сравнений Фишера и Шеффе; анализ таблиц сопряженности, рассчитывая χ^2 (Хьютсон, 1971; Гмурман, 1977; Аптон, 1982;

Афифи, Эйзен, 1982; Аренс, Лейтер, 1985; Флейс, 1989). Проверку нормальности распределения проводили с помощью критериев Колмогорова-Смирнова (KS) и Шапиро-Уилкса (W).

Метод аллозимного анализа был использован для изучения структуры изоферментов у двух видов — одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) и подорожника большого (*Plantago major* L.). У одуванчика это исследование было проведено на вегетирующих растениях. В лаборатории плагиатропные части растений, привезенные из природных популяций (по 70–120 экз. из каждой), хранили в холодильнике при 5–7⁰С до появления новых этиолированных листьев. Эти листья навеской 50–100 мг растирали на холоде пластмассовым пестиком в пробирках Эппендорфа (объем 1.5 мл) с 200 мкл экстрагирующего буфера (ТРИС — 69 мМ, ЭДТА — 2.1 мМ, борная кислота — 97 мМ, меркаптоэтанол — 13 мМ, сахароза — 470 мМ, 2% PVP) (Сарапульцев, Семериков, 1996). Затем добавляли еще 400 мкл буфера и выстаивали в холодильнике около 0.5 ч. Для лучшего осаждения вносили 50 мкл CCl_4 и сразу же центрифугировали при 10000 об./мин. в течение 5 мин. Экстракт использовали сразу или хранили в кельвинаторе.

Электрофорез девяти ферментных систем: ADH (E.C.1.1.1.1), EST (E.C.3.1.1.1), FDH (E.C.1.2.1.2), GDH (E.C.1.4.1.2), GOT (E.C.2.6.1.1), 6-PGDH (E.C.1.1.1.44), PGI (E.C.5.3.1.9), SDH (E.C.1.1.1.25), DIA (E.C.1.8.1.4), проводили в 6.4%-ном ПААГ в трис-ЭДТА-боратной системе (Peacock et al., 1965). У растений из зоны ВУРСа пришлось отказаться от изучения DIA из-за плохой воспроизводимости системы. Гистохимическое окрашивание полиакриламидных гелей осуществляли по стандартным методикам (Harris, Hopkinson, 1976). Поскольку одуванчик лекарственный — триплоидный вид, классическая интерпретация данных аллозимного анализа в терминах «локус–аллель» была невозможна. В ряде работ (Bauert, 1994; Сарапульцев, Семериков, 1996) было показано, что зимограммы можно анализировать как аллозимные фенотипы, т.е. учитывая всю совокупность полосок, проявляющихся в геле. Мы использовали этот прием, выделяя зоны активности только у PGI. Спектру полосок в полиакриламидном геле (морфе или фену) фермента было присвоено цифровое обозначение и создана их четкая классификация.

Для проведения аллозимного анализа у *Plantago major* L. смесь семян высевали в отдельные ящики с почвенной смесью и выращивали растения в оранжерее. Поскольку предварительный анализ показал идентичность аллозимного состава разных вегетативных органов, для исследования брали растения целиком (по 26–96 на популяцию). Как и в случае одуванчика, изоферментный анализ проводили в 6.4%-ном ПААГ в трис-ЭДТА-боратной системе (Peacock et al., 1965). Были исследованы ADH (Е.С.1.1.1.1), EST (Е.С.3.1.1.1), GDH (Е.С.1.4.1.2), GOT (Е.С.2.6.1.1), 6-PGDH (Е.С.1.1.1.44), PGI (Е.С.5.3.1.9), SDH (Е.С.1.1.1.25), DIA (Е.С.1.8.1.4), IDH (Е.С.1.1.1.42), PGM (Е.С.5.4.2.2). Гистохимическое окрашивание образцов осуществляли по стандартным методикам (Harris, Hopkinson, 1976).

Основные критерии оценки аллозимной изменчивости. Для каждой ферментной системы одуванчика лекарственного были рассчитаны частоты встречаемости фенотипов (p), значимость различий между которыми в ценопопуляциях устанавливали при анализе таблиц сопряженности, рассчитывая с χ^2 :

$$p_j = n_j/N,$$

где p_j — частота встречаемости морфы (фена) j ; n_j — количество фена данного типа в выборке; N — объем выборки.

В качестве фенотипического внутривидового разнообразия был выбран показатель Животовского (μ), который изменяется от 1 до m , где m — количество морф и интерпретируется как среднее число фенотипов в выборке (Животовский, 1991): $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$, ошибка индекса $s_\mu \approx \sqrt{\mu} (m - \mu)/N$, где p_1, \dots, p_m — частоты морф в ценопопуляции.

Для детализации структуры ценопопуляций вычисляли долю редких морф:

$$h_\mu = 1 - (\mu/m) \text{ и ошибку } s_h = h_\mu/m.$$

Клональную структуру (клон — группа растений, обладающая одинаковым мультилокусным аллозимным фенотипом) выборок одуванчик оценивали по 6 ферментным системам (EST, FDH, GDH, GOT, 6-PGDH, PGI).

В исследуемых ценопопуляциях подорожника большого первоначально определяли частоты аллелей по формуле:

$$p_j = n_j/2N,$$

где p_j — частота встречаемости аллеля j ; n_j — количество аллелей данного типа в выборке; N — объем выборки.

Теоретически ожидаемые численности генотипов с объемом выборки N и наблюдаемыми частотами аллелей (соответствие принципу Харди-Вайнберга) рассчитывали следующим образом:

$$E_{ii} = p_i^2 N, E_{ij} = 2p_i p_j N, E_{jj} = p_j^2 N,$$

где p_i — наблюдаемая частота встречаемости аллеля i ;

p_j — наблюдаемая частота встречаемости аллеля j ; N — объем выборки. Для установления соответствия теоретических и практических значений использовали χ^2 .

Локус считали полиморфным, если частота распространенного аллеля не превышала 0.95 ($P_{0.95}$) и 0.99 ($P_{0.99}$). Долю полиморфных локусов (P) вычисляли как соотношение количества полиморфных локусов к общему числу изученных:

$$P = L_p/L,$$

где L_p — количество полиморфных локусов;

L — общее количество исследованных локусов.

Расчет средней наблюдаемой гетерозиготности в ценопопуляции (H_o) осуществляли в два этапа. Сначала определяли частоты гетерозигот в каждом локусе, затем — среднее значение по всем локусам:

$$H_o = \Sigma H_{oi}/L, \text{ причем } H_{oi} = n_{iV}/N,$$

где H_{oi} — наблюдаемая гетерозиготность по i локусу;

n_{iV} — количество гетерозигот по i локусу.

Среднюю ожидаемую гетерозиготность (H_e) также рассчитывали в два этапа:

$$H_{ei} = 1 - \sum_1^n X_i^2, H_e = \Sigma H_{ei}/L,$$

где H_{ei} — ожидаемая гетерозиготность по i локусу;

n — количество аллелей в i локусе, X_i — частота i -го аллеля.

Ошибки средней гетерозиготности вычисляли по формуле:

$$s = 1/L \sqrt{\Sigma (H_i(1-H_i)/n_i)},$$

где H_i — средняя гетерозиготность (наблюдаемая или ожидаемая),

n_i — количество особей, исследованных по i локусу.

Для анализа структуры и степени подразделенности популяций С. Райтом (Wright, 1951) была разработана система показателей, учитывающих диапазон межпопуляционных отличий частот генов. Она получила название F -статистика Райта: F_{IS} — коэффициент инбридинга особи относительно популяции (индекс фиксации Райта); F_{IT} — коэффициент инбридинга особи

относительно вида; F_{ST} — коэффициент инбридинга популяции относительно вида. Коэффициент инбридинга — это доля гомозигот с идентичными по происхождению аллелями. По отношению к особи эта трактовка означает вероятность того, что по данному локусу особь гомозиготна и имеет идентичные по происхождению аллели (Животовский, 1991). Сначала эти показатели рассчитываются для каждого локуса в отдельности, а затем усредняются для всей совокупности исследуемых локусов.

Индекс фиксации Райта в одном локусе вычисляется по формуле:

$$F_{IS} = (H_e - H_o) / H_e,$$

а F_{IS} в одном локусе для всех популяций как

$$F_{IS} = \sum((n_i/N_o)F_i), \text{ где } F_i = (H_{ei} - H_{oi}) / H_{ei},$$

где H_{oi} — наблюдаемая гетерозиготность в i популяции, в которой проанализировано n_i особей; N_o — общее количество проанализированных растений по всем популяциям.

Коэффициент F_{ST} вычисляли по формуле: $F_{ST} = \sum F_{stj} / n$,

$$F_{stj} = S_{pj} / X_j (1 - X_j), \quad S_{pj}^2 = \sum (n_i / N_o (X_{ij} - X_j))^2,$$

где F_{stj} — коэффициент инбридинга популяции относительно вида по одному аллелю j , а отклонение S_{pj}^2 частоты j аллеля по комплексу популяций; X_{ij} — частота j аллеля в i популяции; X_j — средняя частота j аллеля; n — число аллелей в локусе.

Соотношение между показателями устанавливается по формуле (Алтухов, 2003): $F_{IT} = F_{ST} + (1 - F_{ST}) F_{IS}$.

Генетическую дистанцию (D_N) по Неи (Nei, 1973) между двумя популяциями рассчитывали следующим образом: $D_N = -\ln I_n$, где I_n — уровень генетической идентичности двух популяций:

$$I_n = (\sum \sum X_{ji} Y_{ji}) / \sqrt{(\sum \sum X_{ji}^2)(\sum \sum Y_{ji}^2)},$$

где X_{ji} — частота j аллеля i локуса в популяции X ; Y_{ji} — частота j аллеля i локуса в популяции Y .

У подорожника большого по 13 локусам, из которых 3 полиморфны, выделяли аллозимный генотип каждого растения. Статистическая обработка данных аллозимного анализа у подорожника проведена в программах BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981) и STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

ГЛАВА 2. ПОЧВЕННО-РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ВУРСа

Радионуклидная нагрузка на почвенно-растительный покров во время формирования следа определялась гидрометеорологическими условиями и удаленностью территории от источника загрязнения. Максимальная плотность выпадений ^{90}Sr в ближних к эпицентру аварии частях следа приближалась к 150 МБк/м^2 и уменьшалась с расстоянием в соответствии с законами выпадения аэрозолей (Сметанина, Денисов, 2002; Тетерин, 2003). В последующем в формировании радиационной обстановки основную роль стали играть радиоактивный распад и особенности ландшафтно-геохимической миграции загрязнителей. В настоящей главе представлены результаты современных оценок уровней содержания и распределения долгоживущих радионуклидов в основных компонентах почвенно-растительного покрова импактной и буферной территорий ВУРСа.

Фоновый уровень радионуклидного загрязнения почвенно-растительного покрова в основном сформировался за счет глобального загрязнения биосферы в период массированного испытания ядерного оружия (50–60-е годы XX в.). По данным (UNSCEAR, 1993), в поясе между 50° и 60° с.ш. интегральная плотность загрязнения ^{90}Sr с учетом радиоактивного распада составляет 1.5 кБк/м^2 . Соответственно уровень содержания ^{137}Cs в 1.6 раза выше и составляет 2.4 кБк/м^2 . Фоновое содержание $^{239, 240}\text{Pu}$ в почвах разных климатических зон варьирует от 30 до 300 Бк/м^2 (Материалы российско-американских слушаний..., 2000).

В настоящее время оценка фонового уровня представляет собой довольно трудную задачу, так как в регионах с высокой техногенной нагрузкой, как правило, имеются источники дополнительного поступления радионуклидов в окружающую среду. Наши исследования (Михайловская и др., 1995), проведенные в зонах с разной техногенной нагрузкой (Центральная Якутия и Южный Урал), показали, что общий запас радионуклидов в 0–30-см слое обследованных почв Якутии для ^{90}Sr составил

1.7–3.0 кБк/м²; а для ¹³⁷Cs — 2.3–3.7 кБк/м²; величина отношения ¹³⁷Cs/⁹⁰Sr варьировала от 1.2 до 1.4, приближаясь к таковым в глобальных выпадениях. Почвы Южного Урала характеризуются, как правило, повышенным содержанием ¹³⁷Cs (4.6–6.8 кБк/м²), что связано с дополнительным поступлением этого нуклида в результате деятельности предприятий ядерно-энергетического комплекса (Ааркрюг и др., 1998). На выбранных нами контрольных участках (Рассоха, Шеелит) содержание в почвах ⁹⁰Sr составляет 2.0 (1.8–2.5) кБк/м²; ¹³⁷Cs — 4.0 (3.5–6.5) кБк/м² и ^{239,240}Pu — 0.1 кБк/м².

2.1. Уровни содержания и пространственное распределение ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs, ^{239,240}Pu в почвах импактной зоны

В табл. 2.1 приведены величины запасов радионуклидов в почвах обследованных участков ВУГЗа, которые репрезентативно характеризуют плотность загрязнения территории размером 0.2–0.5 км². Анализ этих данных показывает, что спустя 50 лет после аварии основным загрязнителем остается ⁹⁰Sr. В почвах заповедника его содержание с увеличением расстояния от ПО «Маяк» снижается с 29.3 до 0.4 МБк/м². Следует отметить, что даже минимальное содержание ⁹⁰Sr в почвах на северо-

Таблица 2.1. Запасы радионуклидов в почвах обследованных участков импактной зоны (ВУГЗа) в зависимости от расстояния от ПО «Маяк»

Участок	Расстояние, км	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	^{239,240} Pu
		МБк/м ²	кБк/м ²	
1 – Лежневка	2	29.3 (23.9–39.8)	858.5 (657.7–1244.0)	71.2 (40.9–101.6)
2 – Бердениш	7	9.7 (5.5–15.0)	315.5 (173.6–429.1)	29.1 (25.0–33.2)
3 – Южный Урускуль	9	7.5 (7.0–8.1)	221.8 (213.5–230.1)	21.2
4 – Западный Урускуль	12	4.1 (3.1–5.0)	107.6 (88.3–127.0)	–
5 – Северный Урускуль	15	4.0 (2.2–5.9)	152.3 (117.6–187.1)	10.9
6 – Караболка	27	0.16 (0.11–0.23)	24.9 (20.5–32.0)	0.7 (0.4–1.0)
7 – Северо-восточная граница	34	0.4 (0.3–0.7)	22.0 (19.0–27.0)	0.5 (0.4–0.6)
Контрольные участки	Вне зоны влияния предприятия	0.002	4.6	0.1

восточной границе заповедника на два порядка превышает контрольный уровень.

Средняя плотность загрязнения почвенного покрова ¹³⁷Cs в 20–30 раз меньше чем ⁹⁰Sr. В зависимости от расстояния от ПО «Маяк» она изменяется от 858.5 до 22.0 кБк/м², что в 4–170 раза выше фонового уровня. В целом для ²³⁹Pu отмечены те же закономерности пространственного распределения, однако его минимальное содержание в обследованных почвах ВУГЗа лишь в 5 раз превышает контрольное значение. Снижение плотности загрязнения почв радионуклидами с расстоянием от эпицентра аварии описывается экспоненциальными уравнениями, которые подробно проанализированы в разделе 2.6.

Сравнение приведенных выше данных с результатами опробования почв на участках, расположенных в широтном направлении (см. рис. 1.2, участки 1а, 1б; 6а, 6б), выявило резкое падение градиента радионуклидного загрязнения от центра к периферии:

Участок	⁹⁰ Sr, МБк/м ²	¹³⁷ Cs, кБк/м ²
1а	0.05	20.4
1б	0.14	168.0
6а	0.02	17.0
6б	0.19	–

Это подтверждает отмеченный ранее факт аналогичного изменения содержания радионуклидов в поперечном сечении следа (Итоги..., 1990).

Обращает на себя внимание и разброс в плотностях загрязнения почв обследованных участков (см. табл. 2.1). Вклад в этот разброс вносит как тип экосистем, так и ландшафтно-геохимические особенности миграции радионуклидов. Для его оценки были обследованы геохимические сопряжения, характеризующиеся наибольшим разнообразием типов растительных сообществ. Одно из них выбрано на участке 2 – Бердениш, так как на его территории произрастают разнообразные растительные сообщества с нативным и нарушенным в ходе рекультивационных работ почвенным покровом. Как видно из табл. 2.2, минимальное содержание ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs обнаружено в часто затапливаемой береговой зоне озера.

При переходе к водосборной территории их запас в почвах выделенных экосистем возрастает: для ⁹⁰Sr от 6.7 до 16.7 МБк/м²,

Таблица 2.2. Запас радионуклидов в почвах различных типов экосистем на участке 2 – Бердениш

Элемент геохимического сопряжения	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr/ ¹³⁷ Cs	^{239, 240} Pu
	МБк/м ²			кБк/м ²
Береговая зона озера: урез воды, тростниковые заросли	0.27±0.05	0.06±0.01	4.6	–
пляжная зона, тростниково-осоковые заросли	2.3±0.63	0.21±0.05	11.3	–
Водосбор:				
березовый лес	8.2±0.20	0.31±0.09	26.2	25.0±6.0
опушка березового леса	10.6±0.35	0.41±0.10	25.7	–
остепненный овсяницевый луг	16.7±3.54	0.70±0.20	23.8	62.2±15.0
вторичный кострецовый послелесной луг (нативный)	13.9±2.90	0.40±0.10	34.7	33.2±9.5
рудеральный луг (антропогенно нарушенный)	6.7±0.27	0.20±0.06	35.9	–

для ¹³⁷Cs от 0.2 до 0.7 МБк/м². Облесенность территории и ее антропогенное нарушение приводят к снижению запасов ⁹⁰Sr в почвах. В лесных массивах это связано с тем, что определенная доля поллютантов депонируется в коре и древесине деревьев (Тихомиров, 1972). Анализ величин соотношений ⁹⁰Sr/¹³⁷Cs в почвах показывает, что по интенсивности миграции радионуклидов выделенные участки береговой зоны и водосбора существенно различаются. В первом случае низкие значения ⁹⁰Sr/¹³⁷Cs отражают относительно высокую миграционную способность ⁹⁰Sr в субаквальной экосистеме, что приводит к ее самоочищению (Караваева, Молчанова, 1979). Самоочищению береговой зоны озера способствует слабая выраженность поверхностных стоковых процессов. Им препятствует высокая сомкнутость растительного покрова, формирующегося в отсутствие антропогенной нагрузки.

По степени снижения плотности радиоактивного загрязнения экосистемы водосборного пространства можно расположить в следующий ряд: остепненный, овсяницевый луг > вторичный кострецовый, послелесной луг > опушка березового леса > березовый лес > рудеральный луг. Единичные определения показали, что запасы ^{239, 240}Pu в почвах обследованных растительных сообществ удерживаются на уровне 25.0–62.2 кБк/м².

Другое геохимическое сопряжение было обследовано на участке 6 – Караболка. Оно включало участок одноименной реки, пойменные и водосборные территории (табл. 2.3). Минимальную радионуклидную нагрузку испытывают донные отложения, экранированные водной толщей реки от аварийных атмосферных выпадений. На субаквальных и водосборных участках содержание радионуклидов в почвах увеличивается на порядок величин и более, варьируя в узких пределах в зависимости от элемента геохимического сопряжения и типа растительных ассоциаций. Об относительном увеличении запаса ⁹⁰Sr в почвах водосбора свидетельствует лишь возрастающая величина отношения ⁹⁰Sr/¹³⁷Cs.

Таблица 2.3. Запасы радионуклидов в почвах различных типов экосистем на участке 6 – Караболка

Элемент геохимического сопряжения	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr/ ¹³⁷ Cs	^{239, 240} Pu
	МБк/м ²			кБк/м ²
Илистые донные отложения из реки	0.006±0.001	0.004±0.001	1.5	0.02±0.01
Прирусловая пойма, осоковые заросли	0.16±0.02	0.03±0.01	5.3	1.00±0.2
Заболоченная центральная пойма	0.11±0.05	0.02±0.01	5.5	–
Водосбор:				
березовый лес	0.17±0.03	0.02±0.01	8.5	–
луг	0.23±0.02	0.02±0.01	11.5	0.40±0.05

На ранних этапах формирования аварийного следа радиоактивные выпадения задерживались растительным покровом и тонким поверхностным слоем почвы. За 50-летний период вследствие миграционных процессов произошло не только пространственное, но и вертикальное перераспределение радионуклидов в почвенном покрове. Поскольку генетические горизонты почвы различаются по объемной массе, вертикальное распределение радионуклидов оценивали по величинам концентрации и плотности загрязнения, нормированной на единицу площади.

В почвах лесных и луговых экосистем на участке 2 – Бердениш максимальные концентрации ⁹⁰Sr приурочены к 0–15-см слою (рис. 2.1). В то же время органогенные образования почв (лесная подстилка, ветошь) характеризуются минимальным

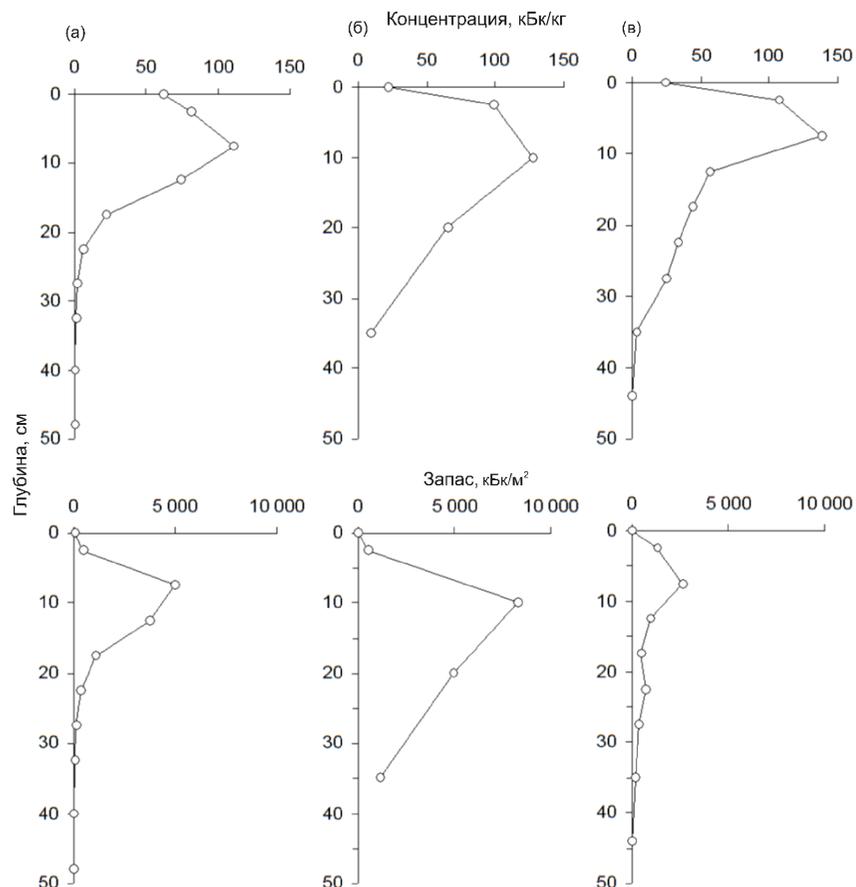


Рис. 2.1. Вертикальное распределение ^{90}Sr в почвах различных типов экосистем на участке 2 — Бердениш:

(а) березовый лес; луг: (б) нативный, (в) антропогенно нарушенный.

запасом этого радионуклида. Большая его часть сосредоточена в наиболее гумусированном слое почвенного профиля (5–20 см). За пределами этого слоя запас ^{90}Sr снижается, и на глубине 40–45 см обнаруживаются лишь «следовые» количества.

Те же особенности вертикального распределения характерны и для ^{137}Cs (рис. 2.2). Можно лишь отметить более четко выраженную область его максимального содержания на глубине 10–20 см. На рис. 2.3 представлено вертикальное распределение $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах березового леса и нативного кострецового послелесного луга.

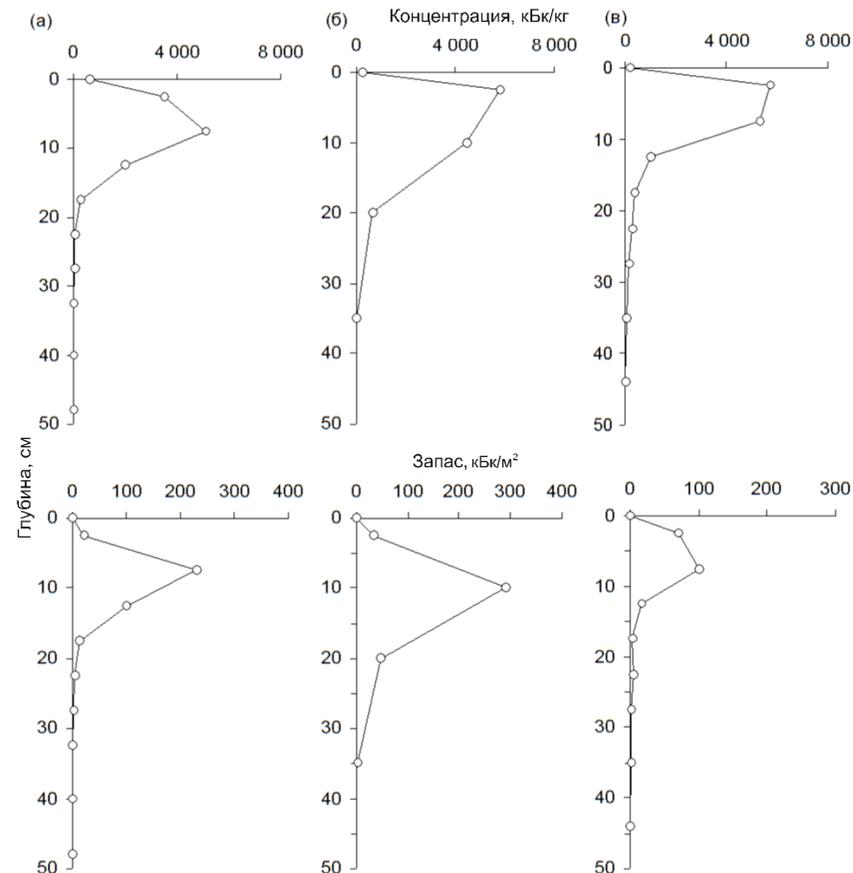


Рис. 2.2. Вертикальное распределение ^{137}Cs в почвах различных типов экосистем на участке 2 — Бердениш (а — в см. рис. 2.1).

Видно, что область максимального содержания $^{239,240}\text{Pu}$, как и ^{137}Cs , формируется в верхней (10–20 см) части почвенного профиля. Аналогичный характер вертикального распределения $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах ВУГЗа отмечен в работе (Мартюшов, Рерих, 2007).

На участке 6 — Караболка в пойме реки под тростниковыми зарослями и луговой растительностью в условиях повышенного увлажнения почв отмечается более или менее равномерное распределение содержания ^{90}Sr до глубины 20–30 см (рис. 2.4). Доля элемента в поверхностном слое почв, включая органогенный горизонт, не превышает 10% от суммарного запаса радионуклида.

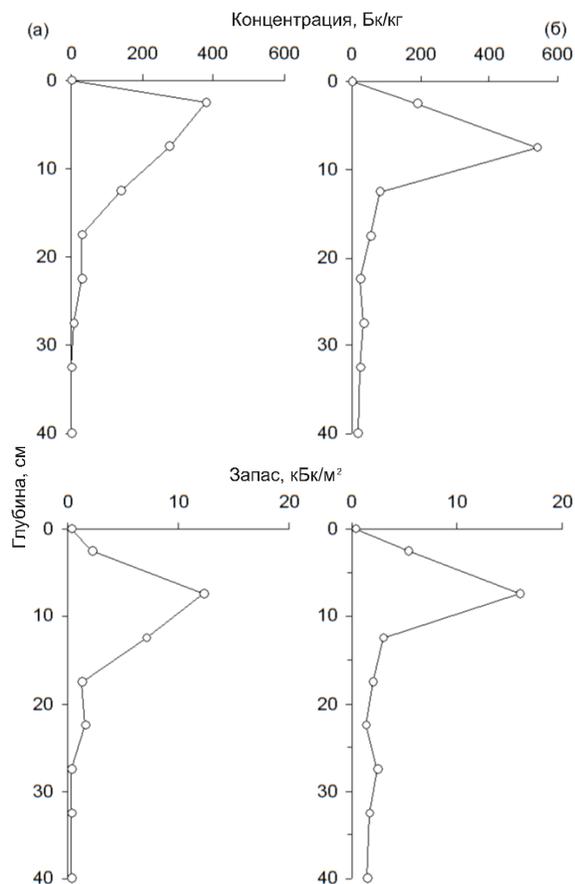


Рис. 2.3. Вертикальное распределение $^{239, 240}\text{Pu}$ в почвах различных типов экосистем на участке 2 — Бердешш (а — б см. рис. 2.1).

Нормирование приведенных данных на площадь также подчеркивает незначительный вклад этих слоев в суммарный запас ^{90}Sr . В серой лесной почве водораздела наиболее высокие концентрации и плотности загрязнения ^{90}Sr обнаружены в слое 0–5 см. На глубине более 10 см эти величины резко снижаются. Динамизм пойменного почвообразования находит отражение и в вертикальном распределении ^{137}Cs . В условиях периодического затопления под тростниковыми зарослями четко выражено смещение максимального содержания ^{137}Cs на глубину 10–15 см. В луговых почвах, характеризующихся близким к поверхности уровнем

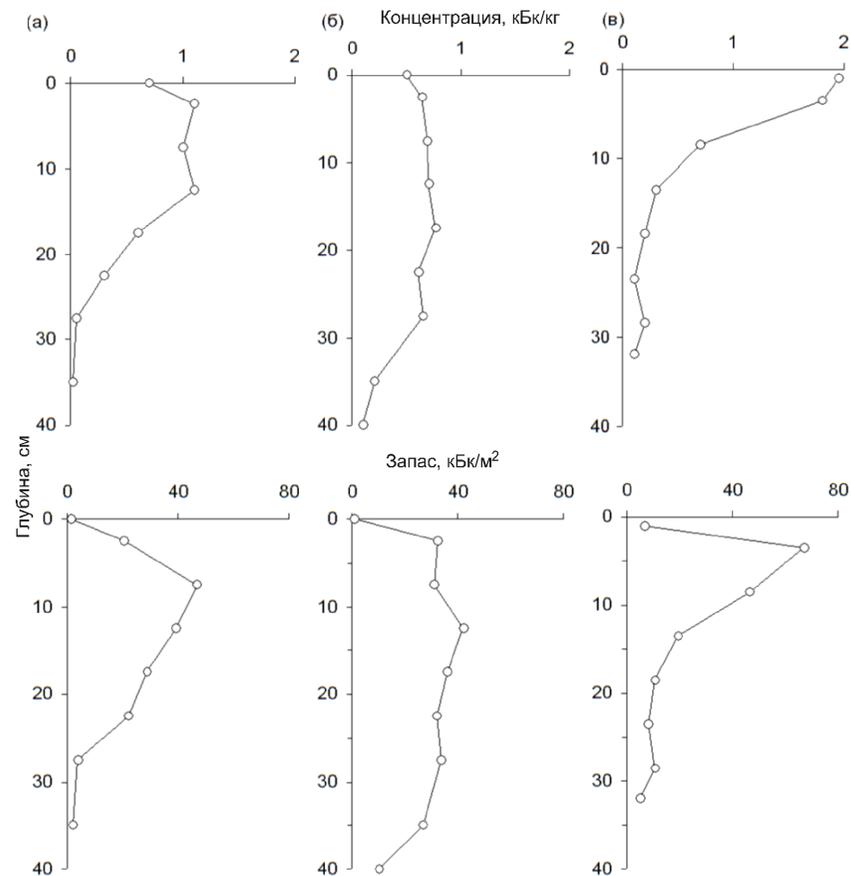


Рис. 2.4. Вертикальное распределение ^{90}Sr в почвах различных типов экосистем на участке 6 — Караболка. Пойма реки: (а) тростниковые заросли; (б) луг; (в) водораздел, березовый лес.

грунтовых вод, этот радионуклид распределяется равномерно до глубины 40 см (рис. 2.5). В лесной экосистеме основное количество ^{137}Cs удерживается в верхних слоях органического горизонта.

Таким образом, анализ вертикального распределения радионуклидов в почвах различных типов экосистем импактной зоны выявил в целом их невысокую подвижность. Этот феномен отмечался ранее нами и другими авторами при обследовании загрязненных территорий (Израэль, 1996; Молчанова, Караваева, 2001; Квасникова и др., 2008). Основное количество радионуклидов

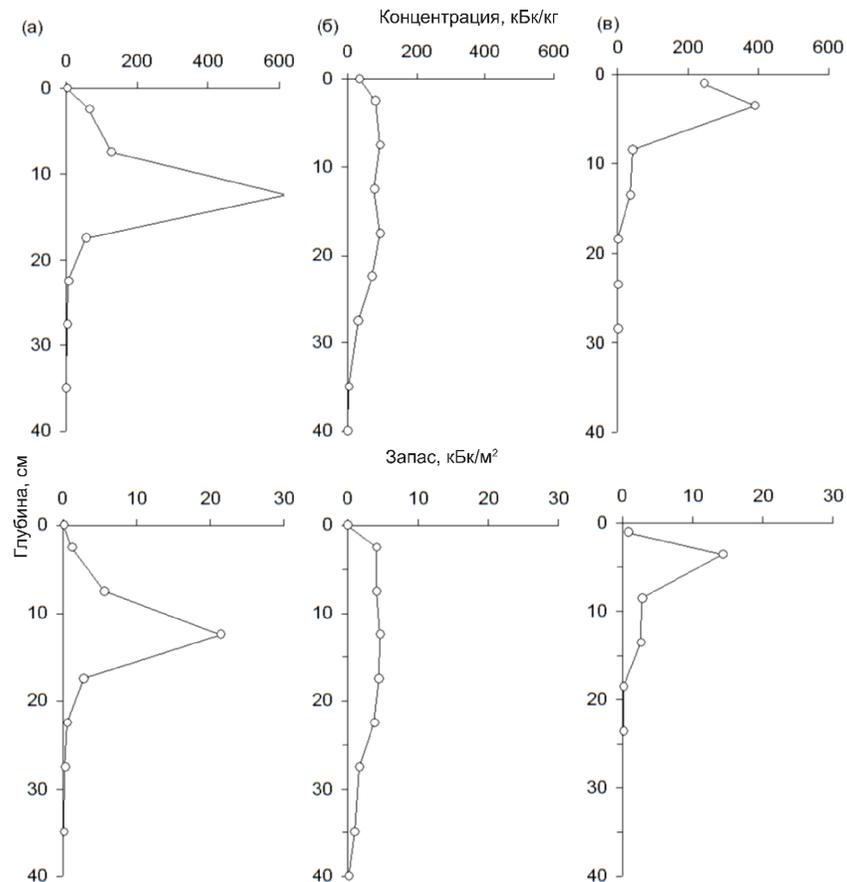


Рис. 2.5. Вертикальное распределение ^{137}Cs в почвах различных типов экосистем на участке 6 – Караболка. Пойма реки: (а) тростниковые заросли; (б) луг; (в) водораздел, березовый лес.

сосредоточено либо в верхних гумусированных слоях, либо равномерно распределяется в почвенной толще. Последний тип распределения характерен для почв с повышенным уровнем увлажнения.

2.2. Уровни содержания и пространственное распределение ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах буферной зоны

На буферной территории были обследованы участки центральной оси следа, расположенные на разном удалении от источника загрязнения, а также на западной и восточной его периферии.

ях. На фоне общего снижения запасов ^{90}Sr с увеличением расстояния от ПО «Маяк» отмечается весьма сложная картина его пространственного распределения (табл. 2.4). Так, в местах отбора проб, расположенных на небольшом удалении друг от друга, в сравнительно идентичных топоэкологических условиях, различия в содержании ^{90}Sr достигают порядка величин. Даже на расстоянии 100 км от источника загрязнения его запас в почвах составляет 57 kBq/m^2 , что почти в 30 раз превышает контрольный уровень. Плотность загрязнения ^{137}Cs почв центральной трансекты, как правило, удерживается в диапазоне $6\text{--}16 \text{ kBq/m}^2$, а $^{239,240}\text{Pu}$, — не превышает фонового уровня, за исключением участков 8 и 15.

Таблица 2.4. Запасы радионуклидов в почвах буферной территории (центральная трансекта) на разном расстоянии от ПО «Маяк», kBq/m^2

Участок	Расстояние, км	^{90}Sr	^{137}Cs	$^{239,240}\text{Pu}$
8 – Татарская Караболка	34	397 (300-450)	22.0 (18.0-35.0)	0.58 (0.40-0.70)
9 – Пороховое	41	8.2 (6.4-10.5)	17.8 (15.3-20.9)	0.20 (0.10-0.35)
10 – Юго-Конево	53	17.8 (15.6-21.0)	16.4 (15.0-18.7)	0.13 (0.10-0.15)
11 – Багаряк	66	26.0 (23.8-30.1)	10.1 (8.1-12.5)	0.17 (0.10-0.20)
12 – Гаево	73	112.0 (100.0-130.0)	9.9 (8.2-10.9)	0.30 (0.15-0.36)
13 – Граница Челябинской и Свердловской областей	80	119.0 (105.0-125.0)	6.5 (5.8-8.0)	0.19 (0.15-0.24)
14 – Северо-восточный берег оз. Тыгиш	86	63.4 (58.5-73.2)	10.8 (8.8-12.3)	0.14 (0.10-0.20)
15 – Северо-западный берег оз. Тыгиш	88	211 (196-220)	20.0 (18.5-36.0)	0.76 (0.59-0.95)
16 – Богатенково	94	13.8 (10.5-18.6)	12.6 (9.8-15.0)	0.17 (0.150-20)
17 – Беловодье	100	57.0 (45.0-63.0)	8.0 (7.6-9.4)	0.18 (15-0.22)

Как отмечалось ранее, западная и восточная трансекты следа были условно разделены на участки, непосредственно примыкающие к центральной трансекте (сектор А) и удаленные от нее (сектор Б). Усредненные значения запаса ^{90}Sr в слое почв 0–40 см в пределах западной трансекты в большинстве случаев варьируют от 1.5 до 2.9 kBq/m^2 (табл. 2.5). Наибольшие уровни загрязнения отмечены в районе н.п. Черемховское. При этом

Таблица 2.5. Запас ^{90}Sr в почвенном покрове периферийных территорий, $\text{кБк}/\text{м}^2$

Населенный пункт	Сектор А	Населенный пункт	Сектор Б
Западная трансекта			
Чернусово	1.8 (1.5–3.0)	Клевакинское	2.1 (1.8–3.5)
Черемховское	13.8 (10.3–15.6)	Мухльнино	2.5 (2.0–4.0)
Покровское	2.0 (1.8–3.5)	Лебяжье	2.5 (2.0–4.0)
Перебор	2.4 (1.5–4.0)	Первомайский	2.9 (2.2–4.5)
Стариково	2.2 (2.0–3.2)	Часовая	1.8 (1.5–3.1)
		Исетское	1.5 (1.5–2.8)
		Троицкое	1.9 (1.5–3.2)
Восточная трансекта			
Травянское	7.0 (6.0–10.2)	Боевка	1.7 (1.4–2.1)
Б. Грязнуха	3.3 (2.9–3.5)	Колчедан	1.8 (1.6–2.9)
Монастырка	3.1 (2.5–3.8)	Соколово	1.5 (1.3–2.7)
Новоисетское	1.8 (1.5–3.0)	Крайчиково	1.8 (1.5–3.1)
Пирогово	1.7 (1.6–3.2)	Чернушка	2.2 (2.0–2.6)
Сипавское	1.8 (1.5–3.3)	Новый Быт	1.6 (1.4–2.0)
		Окулово	1.7 (1.5–2.4)
Рассоха (контрольный участок)		2.0 (1.8–2.5)	

уровень содержания радиостронция в секторе А, максимально приближенном к центральной трансекте, практически не отличается от такового в секторе Б. На территории восточной трансекты отмечено повышенное содержание ^{90}Sr в н.п. Травянское. В почвах остальных населенных пунктов его содержание находится на уровне контрольных величин или несколько превышает их (н.п. Грязнуха и н.п. Монастырка).

В почвах обследуемых участков восточной трансекты содержание ^{137}Cs , как правило, удерживается на уровне 3–9 $\text{кБк}/\text{м}^2$ и лишь в отдельных случаях достигает 12–20 $\text{кБк}/\text{м}^2$. Для западной трансекты характерно более высокое содержание радиоцезия — оно в основном превышает 9 $\text{кБк}/\text{м}^2$, что указывает на поступление этого нуклида в почвенный покров как в составе аварийных выбросов 1957 г., так и за счет других источников (Молчанова и др., 1998; Aarkrog et al., 1992, 1997). Одним из них может быть ветровой сдув береговых отложений оз. Карачай в 1967 г., которое с начала 50-х годов использовалось как хранилище жидких радиоактивных отходов, образующихся при производстве оружейного плутония предприятиями ПО «Маяк».

Для оценки характера вертикального распределения радионуклидов были выбраны широко представленные на буферной территории серые лесные почвы. Результаты показали, что

85–92% от общего запаса ^{90}Sr в профиле удерживается в верхнем 20-см слое. Для ^{137}Cs характерна выраженная аккумуляция в верхнем органогенном слое (0–5 см). Этот слой удерживает до 80% ^{137}Cs от суммарного запаса в почве и идентифицируется как слой-индикатор «цезиевого» загрязнения (Молчанова и др., 1985).

Обследуемая буферная территория отличается обилием рек и озер, поэтому особое внимание было уделено изучению поведения радионуклидов в пойменно-аккумулятивных формах рельефа. Здесь в гидроморфных условиях почвообразования формируется особая совокупность почвенных разностей с периодически избыточным затоплением и близким к поверхности уровнем залегания грунтовых вод (Ковда, 1973). Важную роль в вертикальной миграции радионуклидов в таких почвах играет кольматаж, а также конвективный перенос с водными растворами в поровом пространстве. Этот перенос осуществляется как с гравитационным потоком воды, так и при капиллярном поднятии растворов. Ранее в серии экспериментальных работ нами была показана (Куликов и др., 1990) существенная роль водного фактора в поведении радионуклидов в модельной системе почва–раствор. На основании полученных данных можно прогнозировать, с одной стороны, повышение миграционной способности ^{90}Sr в переувлажненных почвах, с другой — сезонные перепады почвенного увлажнения могут приводить к выравниванию темпов миграции ^{90}Sr и ^{137}Cs за счет изменения физико-химического состояния и прочности их фиксации в почвенном поглощающем комплексе.

Для изучения особенностей поведения ^{90}Sr и ^{137}Cs в гидроморфных почвах были обследованы участки в районе озер Б. Сунгуль и Червяное (Свердловская область), попавших в область центральной оси ВУРСа. Детальное описание радиационной обстановки в этих озерах приведено в работе (Трапезников и др., 2007). Обследуемая территория включала прибрежные и плакорные участки: первые относились к аккумулятивным, а вторые — к элювиальным элементам ландшафта. Данные о распределении радионуклидов в сопряженных по стоку участках в районе оз. Б. Сунгуль приведены в табл. 2.6. В почвах прибрежной зоны концентрация ^{90}Sr в растениях и в верхнем 0–10-см слое выше, чем на плакорных участках. Пересчет содержания ^{90}Sr на единицу площади показал, что запас этого радионуклида в почвах

Таблица 2.6. Запас ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове сопряженных участков ландшафта в районе оз. Б. Сунгуль

Глубина, см	^{90}Sr		^{137}Cs	
	Бк/кг	кБк/м ²	Бк/кг	кБк/м ²
Плакор				
Разногравье	54±22	<0.01	33±13	<0.01
0–5	41±2	2.2±0.3	32±4	1.8±0.2
5–10	31±3	2.7±0.5	34±1	2.9±0.2
10–15	35±6	2.5±0.5	34±4	2.4±0.2
15–20	34±8	2.3±0.1	30±2	2.5±0.3
20–25	33±8	2.0±0.4	31±7	2.2±0.3
25–30	25±8	1.3±0.5	23±5	1.5±0.5
Суммарно:	13.0±1.8		13.3±0.7	
Прибрежье				
Разногравье	103±36	0.1	50±20	0.02
0–5	183±61	7.6±0.3	55±26	2.1±1.3
5–10	64±21	4.2±1.6	44±27	5.3±2.4
10–15	22±7	3.5±0.6	14±8	1.0±0.4
15–20	37±9	2.9±0.3	12±3	0.7±0.4
20–25	35±19	2.6±1.0	11±4	0.8±0.2
25–30	26±12	1.8±0.5	12±3	0.9±0.3
Суммарно:	22.7±1.7		10.8±4.2	

аккумулятивных участков в 1.7 раза больше, чем на водораздельном пространстве. Математическая обработка результатов путем попарного сравнения значений запасов радионуклида в сопряженных участках подтвердила высокую достоверность полученных различий ($t_{St} = 3.9$ при $t_{0.05} = 2.6$). Подобное повышение содержания ^{90}Sr в прибрежных почвах связано как с перемещением нуклида в составе твердого и жидкого поверхностного стока, так и с дополнительным поступлением в период сезонного затопления с акватории водоема, загрязненного во время Кыштымской аварии. Независимо от положения почв в ландшафте содержание и распределение в них ^{137}Cs по глубине в целом одинаковы, а обнаруженные различия носят статистически недостоверный характер.

По берегам оз. Червяное концентрация ^{90}Sr в почвах плакорной зоны изменяется от 7 до 20 Бк/кг, прибрежной — от 12 до 50 Бк/кг (табл. 2.7). Как и в районе оз. Сунгуль, общий запас ^{90}Sr в гидроморфных почвах прибрежной зоны в 2 раза выше, чем в почвах водораздельных участков, хотя достоверность полученных различий невелика ($t_{St} = 2.8$ при $t_{0.05} = 2.6$). Для ^{137}Cs отмеча-

Таблица 2.7. Запас радионуклидов в почвенно-растительном покрове сопряженных участков ландшафта в районе оз. Червяное

Глубина, см	^{90}Sr		^{137}Cs	
	Бк/кг	кБк/м ²	Бк/кг	кБк/м ²
Плакор				
0–5	13±7	0.7±0.4	36±1	2.2±0.3
5–10	16±10	1.3±0.7	36±2	3.1±0.3
10–15	21±18	1.9±1.5	29±5	2.5±0.5
15–20	12±4	1.0±0.2	15±11	1.1±0.1
20–30	7±5	0.8±0.6	н.п.о.*	–
Суммарно:	5.7±1.8		8.9±1.2	
Прибрежье				
Разногравье	150±70	0.04±0.01	22±2	0.01±0.001
0–5	50±10	3.2±0.6	177±2	13.5±0.15
5–10	35±12	1.7±1.0	10±1	1.2±0.10
10–15	20±15	1.7±1.0	13±2	1.1±0.20
15–20	12±2	1.0±0.2	10±3	0.6±0.25
20–30	17±4	3.8±0.3	н.п.о.	–
Суммарно:	11.4±1.6		16.4±0.4	

Примечание. * — здесь и в других таблицах — ниже предела обнаружения.

ется тенденция к увеличению его запасов в почвах прибрежной зоны оз. Червяное.

Таким образом, запас радионуклидов в плакорных почвах, как правило, ниже, чем в почвах прибрежья. Этому способствуют, наряду с почвенно-экологическими факторами, интенсивные эрозионные и дефляционные процессы, обусловленные высокой антропогенной нагрузкой на буферной территории.

2.3. Роль рекультивационных работ в перераспределении радионуклидов в почвах ВУРСа

Из факторов, определивших перераспределение радионуклидов и размеры их накопления в почвах ВУРСа, следует назвать рекультивационные работы, проведенные в первые послеаварийные годы на ограниченной территории с максимальной плотностью загрязнения. Как отмечалось выше, они включали частичное удаление наиболее загрязненного поверхностного слоя почвы, известкование почв, а также глубокую отвальную вспашку, в результате которой верхняя часть гумусового горизонта оказывалась перемещенной и захороненной на большей глубине. Для изучения влияния рекультивационных работ на радиоактивное загрязнение почв и вертикальное распределение радионук-

лидов были выполнены специальные исследования на импактной и буферной территориях.

В первом случае в пределах участка 2 — Бердениш выбрали разнотравно-злаковый луг с многоярусным травянистым покровом. Судя по морфологическому строению серых лесных рекультивированных почв, их поверхностный гумусовый горизонт был удален. Вновь сформировавшийся маломощный гумусовый горизонт на глубине 5–10 см переходит в горизонт В, имеющий хорошо выраженную ореховато-зернистую структуру. Для сравнения на небольшом удалении были выбраны участки разнотравно-злакового луга, не затронутые рекультивационными работами, на которых отобрали образцы серых лесных почв естественного сложения. Запас радионуклидов в 0–50-см слое (кБк/м²) в рекультивированных почвах оказался достоверно ниже, чем в почвах с ненарушенным профилем:

Почва	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
Рекультивированная.....	6 740±320	200±10
Нативная.....	14 900±800	400±25

На буферной территории (район оз. Тыгиш) в 500 м от северного берега озера были заложены почвенные разрезы в ненарушенном березовом колке (возраст деревьев 60–80 лет) и сосново-березовом насаждении (возраст 25–35 лет), отстоящих друг от друга на расстоянии 0.5 км. Небольшой возраст сосново-березового насаждения и морфологический облик почвенных горизонтов указывали на проведение на этом участке рекультивационных работ. Контрольные разрезы закладывали в березово-сосновом лесу вне зоны аварийного выброса (окрестности н. п. Рассоха). Полученные данные (табл. 2.8) показывают, что максимальная концентрация ⁹⁰Sr обнаружена в верхнем 0–5-см слое ненарушенной почвы березового колка. С глубиной она снижается и в слое почвы 20–25 см оказывается ниже предела чувствительности применяемого метода обнаружения. В сосново-березовом насаждении, почвенный покров которого был нарушен в ходе послеаварийных работ, вертикальное распределение ⁹⁰Sr носит иной характер. Наиболее высокое содержание нуклида отмечено на глубине 25–30 см, а в верхнем 0–5-см слое почвы его содержание оказалось даже меньше, чем на контрольном участке.

Концентрация ¹³⁷Cs в обследованных почвах различается незначительно. Во всех случаях самые высокие ее значения приурочены к верхнему (0–5 см), наиболее гумусированному слою почвы.

Таблица 2.8. Содержание ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в почвах северного берега оз. Тыгиш, Бк/кг

Глубина, см	Участок					
	нативный		рекультивированный		контрольный	
	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
0–5	646±23	314±100	12±1	75±42	90±15	150±3
5–10	212±40	19±1	16±6	12±4	10±2	23±2
10–15	40±4	12±1	7±1	21±13	4±1	13±1
15–20	6±2	11±1	7±5	45±35	н.п.о.	11±1
20–25	н.п.о.	11±1	11±6	11±6	н.п.о.	10±1
25–30	н.п.о.	15±9	27±6	20±1	н.п.о.	н.п.о.

В соответствии с отмеченными различиями в концентрации радионуклидов их запас в почвенном профиле разных участков составляет (кБк/м²):

	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
Нативный.....	34.3±4.5	13.6±2.2
Рекультивированный.....	5.4±0.6	15.2±2.9
Контрольный.....	1.8±0.2	6.5±0.7

На участках, находящихся в непосредственной близости друг от друга, плотность загрязнения ненарушенных почв ⁹⁰Sr достигает 34 кБк/м², а затронутых рекультивационными работами — 5.4 кБк/м². Для ¹³⁷Cs этот показатель удерживается на уровне 13.6 и 15.2 кБк/м² соответственно, что в среднем в 2 раза выше, чем в контроле.

Еще один рекультивированный разрез был вскрыт на северо-западном берегу оз. Тыгиш на старопахотной залежи. В однометровом профиле аллювиальной дерново-луговой почвы на глубине 45–95 см по морфологическим признакам выделялся погребенный гумусовый горизонт. Его генезис связан с проводимыми в свое время дезактивационными и рекультивационными работами. Максимум содержания ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs и ^{239, 240}Pu в почвенном профиле приходился на глубину 45–95 см (табл. 2.9). На этой глубине в погребенном горизонте сосредоточено основное (74%) количество ⁹⁰Sr и большая часть (39%) ¹³⁷Cs, ²³⁸Pu в количествах, соответствующих уровню глобальных выпадений,

присутствует только в верхнем 0–20-см слое. В то же время значимые (60%) количества $^{239, 240}\text{Pu}$ обнаруживаются в погребенном горизонте, что указывает на генетическую связь его с аварийными выбросами 1957 г.

Таблица 2.9. Распределение радионуклидов в почвенном профиле на северо-западном берегу оз. Тыгиш

Глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs	$^{239, 240}\text{Pu}$	^{238}Pu
	кБк/м ²		Бк/м ²	
Растения	2.9±0.04	0.002±0.001	н.п.о.	
Ветопь	0.4±0.01	0.13±0.004	1.5±0.1	0.1±0.003
0–5	3.4±0.1	1.6±0.14	17.0±1.0	1.2±0.3
5–10	5.9±0.1	2.3±0.16	24.0±2.0	1.0±0.5
10–15	8.5±0.1	2.8±0.10	36.0±3.0	2.3±0.7
15–20	9.5±0.1	2.9±0.20	45.0±3.0	1.5±0.5
20–25	3.3±0.1	0.65±0.09	6.0±0.7	н.п.о.
25–35	6.1±0.1	0.97±0.24	102±10	н.п.о.
35–45	13.2±0.2	0.96±0.16	55±3.0	н.п.о.
45–55	26.0±0.4	1.53±0.24	86±6.0	н.п.о.
55–65	29.0±0.4	1.47±0.14	76±5.0	н.п.о.
65–75	25.0±0.4	1.02±0.12	59±6.0	н.п.о.
75–85	41.0±0.5	2.50±0.20	170±14	н.п.о.
85–95	36.0±0.4	1.24±0.14	79±8.0	н.п.о.
Суммарно:	211	20	756.5	6.1

2.4. Поведение радионуклидов в разных почвах на территории ВУРСа

Как отмечалось выше, для территории ВУРСа характерно чередование лугово-степных пространств, березовых, березово-осиновых колков, реже — осиновых лесов. Этой территории также присущи разнообразные почвообразовательные процессы. На хорошо дренированных водосборах с глубоким уровнем залегания грунтовых вод формируются автономные почвы — различные подтипы черноземов, серых лесных и дерново-подзолистых почв. На плоских водоразделах и участках с затрудненным внутрипочвенным стоком преобладают полугидроморфные почвы (лугово-черноземные, луговые). Отрицательные формы рельефа с близким уровнем залегания грунтовых вод заняты гидроморфными (лугово-болотными и болотными) почвами.

Буферная зона занимает большую часть ВУРСа, поэтому в ее пределах было проведено сравнительное изучение особенностей поведения радионуклидов в разных почвах. Как и следовало

ожидать, величина запаса ^{90}Sr в почвенных профилях (0–30 см) определяется в первую очередь их местоположением на радиоактивном следе (рис. 2.6). По сравнению с восточной и западной перифериями все почвы центральной трансекты характеризуются максимальными значениями запасов ^{90}Sr . Вариабельность и мозаичность загрязнения изученных почвенных разностей не мешают сделать вывод о большем запасе ^{90}Sr в почвах лесных экосистем. Им присущ азотно-кальциевый тип круговорота веществ, который характеризуется высоким уровнем накопления биофильных элементов, наличием многолетних циклов и автономностью круговорота химических элементов. В результате этого в лесных почвах в наибольшей степени выражены процессы аккумуляции и фиксации радионуклидов, что оказывает существенное влияние на интегральный баланс излучателей на загрязненных территориях. Минимальные запасы ^{90}Sr отмечены в пахотных угодьях. Относительно невысокий уровень загрязнения пахотного слоя различных почв определяется его постоянным перемешиванием и отчуждением радионуклидов с урожаем сельскохозяйственных культур. Например, за послеаварийный период с зеленой массой кукурузы отчуждено 658 кБк/га, а с урожаем многолетних трав — 1396 кБк/га ^{90}Sr (Фирсова и др.,

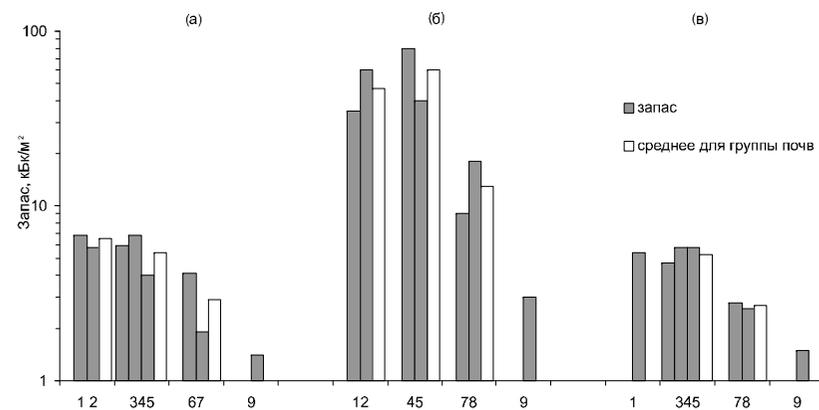


Рис. 2.6. Запас ^{90}Sr в почвах западной (а), центральной (б) и восточной (в) трансекты. Почва: 1 — дерново-подзолистая; 2 — дерново-слабоподзолистая; 3 — светло-серая лесная; 4 — серая лесная; 5 — темно-серая лесная; 6 — чернозем выщелоченный; 7 — чернозем обыкновенный; 8 — дерново-луговая; 9 — пашня.

1994; Почвенно-экологические условия..., 1996). Почвы лугового и степного типов почвообразования занимают промежуточное положение. Широкое их использование под сенокосы и пастбища также интенсифицирует процессы самоочищения, что сопровождается снижением содержания ^{90}Sr в генетическом профиле.

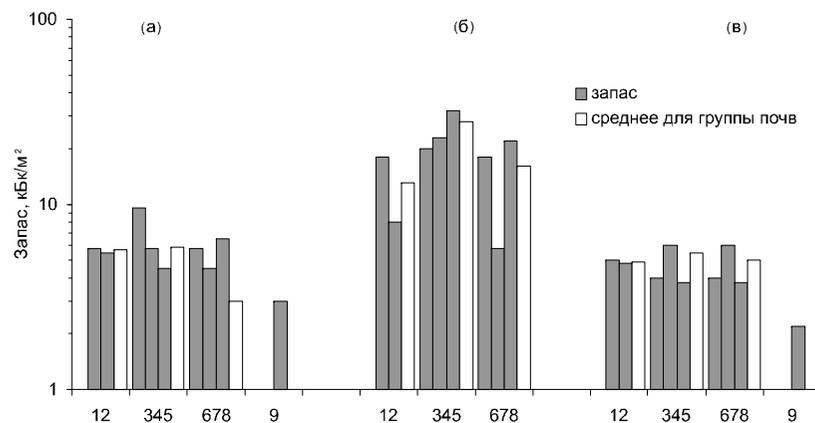


Рис. 2.7. Запас ^{137}Cs в почвах западной (а), центральной (б) и восточной (в) трансекта. Обозначения те же, что на рис. 2.6.

Для ^{137}Cs в отличие от ^{90}Sr не выявлено четкой зависимости аккумуляции в почвах от генетических свойств последних (рис. 2.7). Прочно сорбируясь минеральной частью почвы и ее верхними, обогащенными гумусом горизонтами, ^{137}Cs является слабоактивным мигрантом и его поведение практически не связано с особенностями почвообразовательного процесса. Исключение составляют почвы пахотных угодий, наименьшая плотность загрязнения которых связана, как уже отмечалось, с постоянным перемешиванием пахотного слоя и ежегодным выносом радионуклидов с сельскохозяйственной продукцией.

2.5. Накопление ^{90}Sr и ^{137}Cs растениями на территории ВУРСа

Известно, что накопление радионуклидов растениями зависит от их видовых особенностей, физико-химических свойств почв и ряда экологических факторов (Сельскохозяйственная радиоэкология, 1991; Щеглов, 2000; Молчанова и др., 2006). Для оценки поступления излучателей в растения используют различные

показатели. Один из них, коэффициент накопления (КН), характеризует отношение концентраций в сухом веществе растений и почве. В условиях широкого диапазона плотности загрязнения территории информативен другой показатель — величина коэффициента перехода (КП), рассчитанная как отношение содержания радионуклида в надземной массе растений (Бк/кг) к плотности загрязнения почв (кБк/м²) (Корнеев, Сироткин, 1986). В биогеохимии и реже в радиоэкологии применяют коэффициент биологического поглощения (КБП), с помощью которого сравнивают концентрацию элемента (радионуклида) в золе растений и почве (Ковальский, 1974).

При изучении накопительной способности растений на территории ВУРСа мы учитывали его значительную протяженность и изменение с расстоянием плотности загрязнения почвенного покрова. Поэтому пробы растений отбирали в соответствии с проведенным ранжированием в пределах импактной и буферной зон. Результаты ранее проведенных исследований (Молчанова, Караваева, 2001) показали, что коэффициенты перехода ^{90}Sr и ^{137}Cs для растений, произрастающих в разных климатических зонах, на фоновых территориях с глобальным уровнем радиоактивного загрязнения варьируют в пределах $0.5\text{--}32.0 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1} \times 10^{-3}$.

Из табл. 2.10 видно, что содержание ^{90}Sr в растениях обследованных участков импактной зоны ВУРСа снижается с расстоянием от источника загрязнения. В непосредственной близости от него концентрация ^{90}Sr в зависимости от видовой принадлежности растений варьирует от 73 000 до 537 000 Бк/кг, а на наиболее удаленном участке 6 — Караболка она изменяется от 700 до 2800 Бк/кг. Закономерного изменения величин КП и КН ^{90}Sr с расстоянием не выявлено. В пределах участков они изменяются в 4–14 раз, что связано с некоторой разнородностью почвенно-экологических условий и видовой принадлежностью растений.

Между концентрацией ^{137}Cs в обследованных группах растений на каждом участке и их удаленностью от источника загрязнения не прослеживается какой-либо определенной зависимости (табл. 2.11). Например, в растениях, произрастающих на участке 1 — Лежневка, она изменяется от 12 до 490 Бк/кг, а на более удаленном участке 2 — Бердениш — от 4 до 1480 Бк/кг. Сравнение величин содержания ^{137}Cs в растениях и почве не выявило прямой зависимости между ними (см. табл. 2.1 и табл. 2.11).

Таблица 2.10. Содержание ^{90}Sr в разных видах растений на территории ВУГЗа

Участок	Вид	Концентрация, Бк/кг сухой массы	КП, $\text{м}^2 \text{кг}^{-1} \times 10^{-3}$	КН
1 – Лежневка	Бодяк щетинистый	264 200±14 300	9.3	2.4
	Медуница мягкая	536 700±16 800	19.0	4.8
	Ракитник русский	94 745±10 536	3.3	0.8
	Вейник тростниковидный	72 896±14 567	2.6	0.7
2 – Бердениш	Крапива двудомная	165 950±23 800	22.6	1.0
	Щавель конский	51 230±10 300	4.0	0.6
	Пижма обыкновенная	159 725±5 800	12.3	1.7
	Тысячелистник обыкновенный	20 195±1 900	1.6	0.2
3 – Южный Урусуль	Подорожник большой	71 600±6 785	5.5	0.8
	Бодяк щетинистый	113 800±3 470	15.4	3.0
4 – Западный Урусуль	Ракитник русский	40 235±1 500	5.4	1.1
	Медуница мягкая	228 350±7 360	30.9	6.1
	Крапива двудомная	43 085±1 300	16.4	3.2
	Таволга обыкновенная	9 481±875	3.6	0.7
5 – Северный Урусуль	Тысячелистник обыкновенный	7 723±953	2.9	0.6
	Полынь обыкновенная	8 153±1 900	3.1	0.6
	Лопух паутинистый	11 460±1 056	4.4	0.9
	Подорожник большой	42 912± 3 270	16.3	3.2
	Костяника	50 675±2 640	13.3	2.8
	Осока острая	14 000±1 856	5.1	0.9
6 – Караболка	Бодяк щетинистый	25 746±2 700	5.9	1.0
6 – Караболка	Таволга обыкновенная	708±57	4.5	0.7
	Крапива двудомная	2 825±563	18.0	2.6

В соответствии с этим КП для одного и того же вида, например, бодяка и крапивы, произрастающих на трех разных участках, различаются в пределах порядка величин. Взаимосвязь между видовой принадлежностью растений и их накопительной способностью в отношении ^{137}Cs наиболее отчетливо проявляется на участке 2 – Бердениш, где КН для крапивы и свербиги составляют 0.24 и 0.001 соответственно. Неодинаковая способность растений к накоплению радионуклидов связана с различной потребностью их в химических аналогах радионуклидов – кальции и калии (Смирнов, 1993 б).

В табл. 2.12 приведены коэффициенты перехода радионуклидов в совпадающих видах растений, отобранных на импактной, буферной и фоновой территориях. Во всех случаях максимальные значения коэффициентов перехода ^{90}Sr характерны для крапивы двудомной. У остальных видов они варьируют в узких пределах – от 3.1 до 10.9. Напротив, коэффициенты накопления

Таблица 2.11. Содержание ^{137}Cs в разных видах растений на территории ВУГЗа

Участок	Вид	Концентрация, Бк/кг сухой массы	КП, $\text{м}^2 \text{кг}^{-1} \times 10^{-3}$	КН
1 – Лежневка	Бодяк щетинистый	122±31	0.10	0.040
	Медуница мягкая	490±56	0.60	0.150
	Ракитник русский	19±3	0.02	0.010
	Звездчатка злаковая	12±3	0.014	0.004
	Вейник тростниковидный	19±3	0.02	0.005
2 – Бердениш	Крапива двудомная	1 480±560	3.20	0.24
	Щавель конский	458±98	1.20	0.16
	Пижма обыкновенная	284±45	0.73	0.10
	Тысячелистник обыкновенный	190±38	0.48	0.07
	Подорожник большой	149±34	0.38	0.05
3 – Южный Урусуль	Свербига восточная	4±1	0.005	0.001
	Бодяк щетинистый	18±4	0.08	0.02
4 – Западный Урусуль	Ракитник русский	23±9	0.10	0.02
	Медуница мягкая	159±26	0.73	0.15
	Крапива двудомная	382±63	4.63	0.91
	Таволга обыкновенная	113±21	1.37	0.27
	Тысячелистник обыкновенный	93±9	1.13	0.22
5 – Северный Урусуль	Полынь обыкновенная	106±19	1.28	0.25
	Лопух паутинистый	69±8	0.83	0.17
	Подорожник большой	358±42	4.34	0.85
	Костяника	677±39	5.45	1.16
	Осока острая	290±48	2.16	0.40
6 – Караболка	Бодяк щетинистый	172±48	1.76	0.39
6 – Караболка	Таволга обыкновенная	4±1	0.13	0.02
	Крапива двудомная	18±4	0.58	0.09

Таблица 2.12. Коэффициенты перехода (КП) радионуклидов в растения, $\text{м}^2 \text{кг}^{-1} \times 10^{-3}$ на территории ВУРСа

Вид	^{90}Sr			^{137}Cs		
	Импактная	Буферная	Фоновая	Импактная	Буферная	Фоновая
Крапива двудомная	19.0	47.4	35.9	2.8	0.6	0.2
Подорожник большой	10.9	6.7	8.1	2.4	0.6	0.4
Щавель конский	4.0	6.7	4.4	1.2	0.8	0.9
Таволга вязолистная	4.0	3.1	4.4	0.7	0.5	0.4
Полынь обыкновенная	3.1	4.2	8.8	1.3	0.2	0.2
Лопух паутинистый	4.4	4.8	–	0.8	0.1	0.3

^{90}Sr у растений импактной территории, как правило, ниже, чем буферной и фоновой (рис. 2.8). Коэффициенты перехода ^{137}Cs у большинства изученных видов, независимо от условий их произрастания, меньше единицы или приближаются к ней (табл. 2.12). Исключение составляют крапива двудомная и подорожник большой, произрастающие на импактной территории.

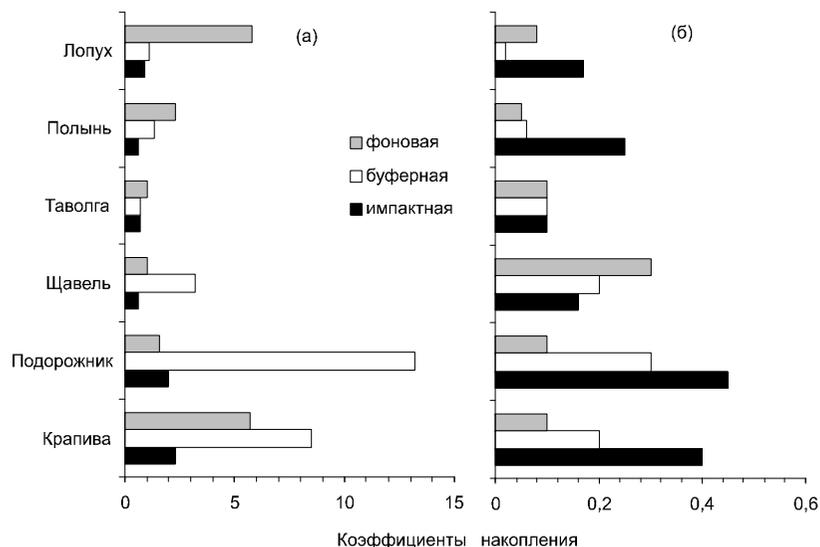


Рис. 2.8. Коэффициенты накопления ⁹⁰Sr (а) и ¹³⁷Cs (б) растениями ВУРСа.

Такая разница в аккумулирующей способности растений в зависимости от уровня загрязнения эдафической среды может быть связана с прочностью закрепления ⁹⁰Sr в почвах. Специальные опыты показали, что в почвах импактной зоны на фоне относительно низкого содержания водно-растворимого ⁹⁰Sr формируется пул соединений (кислотно-растворимых и фиксированных), трудно доступных для растений:

Территория	Водно-растворимые	Обменные	Кислотно-растворимые	Фиксированные
Импактная.....	0.5±0.01	50.1±0.40	44.5±0.70	4.9±0.40
Буферная.....	3.4±1.8	44.8±4.0	43.0±1.8	8.8±3.0
Фоновая.....	7.0±1.9	57.0±6.7	36.0±5.9	не обн.

Накопительная способность изученных растений в отношении ¹³⁷Cs снижается в ряду: импактная > буферная > фоновая территории. Во всех случаях интенсивность перехода ¹³⁷Cs в растения более чем на порядок величин ниже, чем ⁹⁰Sr.

Изучение накопления ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в семенах растений показало, что максимальная концентрация характерна для видов, произрастающих на импактной территории, она значительно снижается при переходе к буферной и в большинстве случаев

находится на пределе обнаружения в семенах растений фоновой территории (табл. 2.13). На импактной территории в наибольших количествах ⁹⁰Sr накапливается в семенах кровохлебки,

Таблица 2.13. Содержание радионуклидов в семенах разных видов растений на территории ВУРСа

Территория	Вид	Концентрация, Бк/кг	
		⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
Импактная	Крапива двудомная	28 406	267
	Подорожник большой	3536	40.0
	Щавель конский	8430	252
	Звездчатка злаковая	26 500	190
	Василек шероховатый	45 233	37.0
	Кровохлебка обыкновенная	296 900	80.0
	Дрема белая	8500	220
	Пустырник пятилопастный	27 100	10.0
Буферная	Крапива двудомная	134.7	н.п.о.
	Подорожник большой	197.0	60.8
	Одуванчик лекарственный	82.0	н.п.о.
Фоновая	Крапива двудомная	25.3	н.п.о.
	Подорожник большой	9.5	н.п.о.
	Щавель конский	5.3	н.п.о.
	Звездчатка злаковая	н.п.о.	11.0
	Дрема белая	100	21.0
	Одуванчик лекарственный	12.2	н.п.о.
	Пустырник пятилопастный	н.п.о.	6.0

василька, звездчатки, крапивы и пустырника, ¹³⁷Cs — в семенах крапивы, дремы и звездчатки.

Для некоторых растений (крапива, одуванчик, щавель) были рассчитаны соотношения удельной активности ⁹⁰Sr в семенах и надземной массе. Обнаружено, что данный показатель при переходе от фоновой зоны к импактной, снижается в 2 раза и более. Это означает, что растения из загрязненной зоны по сравнению с растениями фоновой территории обладают большей способностью защищать генеративные органы от дополнительного облучения. Наличие внутривидового полиморфизма по способности накапливать ⁹⁰Sr показано на некоторых видах луговых растений из зоны ВУРСа (Железнов и др., 2002). Доля растений, концентрирующих ⁹⁰Sr более или менее эффективно, изменяется в зависимости от уровня загрязнения. Накопление радионуклида находится в прямой зависимости от содержания его в почве, но в пределах одной плотности загрязнения контролируется генотипом растений.

2.6. Оценка интегрального запаса радионуклидов в почвах на территории ВУРСа

Ранее совместно со специалистами RISØ National Laboratory (Дания) были разработаны концептуальные подходы и проведен расчет интегральных запасов радионуклидов в почвах буферной зоны на территории ВУРСа (Aarkrog et al., 1997). Однако в этот расчет не была включена территория Восточно-Уральского государственного заповедника, поскольку отсутствовали репрезентативные данные, характеризующие уровни ее радионуклидного загрязнения. Полученные современные результаты позволили выявить закономерности изменения плотности загрязнения почв в зависимости от расстояния от ПО «Маяк» в пределах всей центральной трансекты и рассчитать запас радионуклидов в импактной зоне.

Почвенные образцы были отобраны в 2003–2007 гг., поэтому для корректных расчетов применили поправку на радиоактивный распад k (Меднис, 1974), приводя тем самым данные к уровню загрязнения 2007 г.:

$$k = \frac{A}{A_0} = 2^{-n}, \text{ где } n = \frac{t}{T_{1/2}}$$

При оценке радиоактивного загрязнения почв Восточно-Уральского радиоактивного следа (Ааркрод и др., 1998; Romanov et al., 1990) его территория рассматривалась в виде сектора с углом 15° и радиусом 300 км от условного центра — ПО «Маяк». Подобную упрощенную модель мы использовали и для расчета запаса радионуклидов в пределах ВУГЗа (6–30 км в северо-восточном направлении от ПО «Маяк»). При этом площадь моделируемой территории составила 113.1 км^2 , или 70% от общей площади заповедника (166.16 км^2). В выбранный сектор (15°) не попадают участки с периферии ВУГЗа, и в расчетах они не учитываются.

Плотность загрязнения радионуклидами почвенного покрова ВУГЗ вдоль центральной трансекты уменьшается с увеличением расстояния от ПО «Маяк» (рис. 2.9). Эта зависимость наилучшим образом описывается экспоненциальным уравнением:

$$y(x) = e^{(b_0 + b_1 \cdot x)}, \text{ где}$$

$y(x)$ — содержание радионуклидов в почве, кБк/м²;

x — расстояние от ПО «Маяк», км;

b_0 и b_1 — коэффициенты линейной регрессии.

По данным о плотности загрязнения радионуклидами (на период 2007 г.) были получены следующие коэффициенты моделей (коэффициенты приведены со значениями стандартной ошибки):

для ^{90}Sr : $b_0 = 11.857 \pm 0.240$; $b_1 = -0.227 \pm 0.014$, $R^2 = 0.96$;

для ^{137}Cs : $b_0 = 7.605 \pm 0.216$; $b_1 = -0.157 \pm 0.012$, $R^2 = 0.93$;

для $^{239,240}\text{Pu}$: $b_0 = 5.918 \pm 0.378$; $b_1 = -0.224 \pm 0.022$, $R^2 = 0.96$.

Используя найденные функции распределения плотности загрязнения почвы $y(x)$, оценили запас радионуклидов на исследуемой территории в интервале расстояний 6–30 км с помощью определенного интеграла (интеграл по поверхности в полярной системе координат):

$$I = 2\pi \times \frac{15}{360} \times 10^{-3} \times \int_6^{30} x \cdot e^{(b_0 + b_1 \cdot x)} dx, \text{ ТБк}$$

Кроме того, следует оценить неопределенность интеграла, обусловленную неопределенностью коэффициентов подынтегральных функций. Для этого достаточно найти верхнюю и нижнюю границы I , используя значения коэффициентов b_0 и b_1 с учетом их стандартных ошибок. В этом случае доверительный интервал для I будет примерно соответствовать одному стандартному отклонению.

Обобщив данные 1997 г. для буферной зоны ВУРСа и описанные выше результаты для импактной зоны, мы выявили зависимость плотности загрязнения радионуклидами от расстояния от ПО «Маяк» (рис. 2.10). Расчеты интегральных запасов радионуклидов для импактной и буферной зоны (табл. 2.14) показали, что в почвах первой зоны сосредоточено основное количество ^{90}Sr (75%) и изотопов плутония (70%). В то же время большая часть (77%) ^{137}Cs приходится на буферную территорию. Такая диспропорция в распределении радионуклидов обусловлена тем, что в загрязнение буферной территории ^{137}Cs значительный вклад внес Карачаевский инцидент 1967 г.

Таким образом, в результате углубленных исследований современной радиоэкологической ситуации на импактной и буферной территориях ВУРСа были количественно оценены:

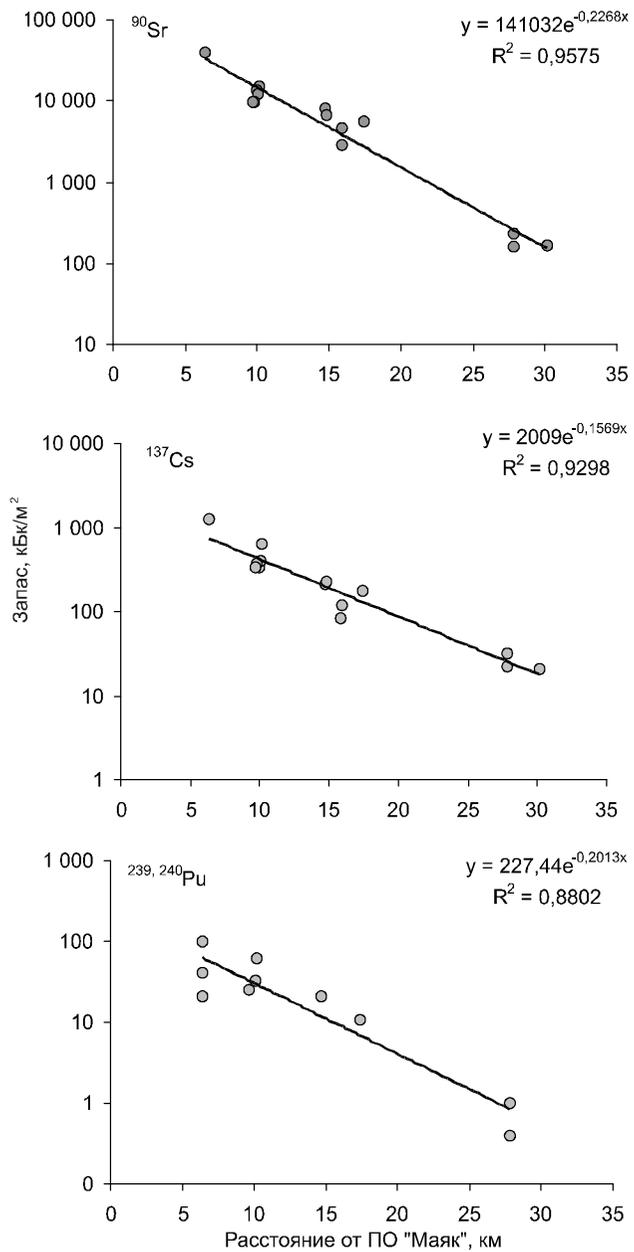


Рис. 2.9. Запас радионуклидов в почвах Восточно-Уральского государственного заповедника.

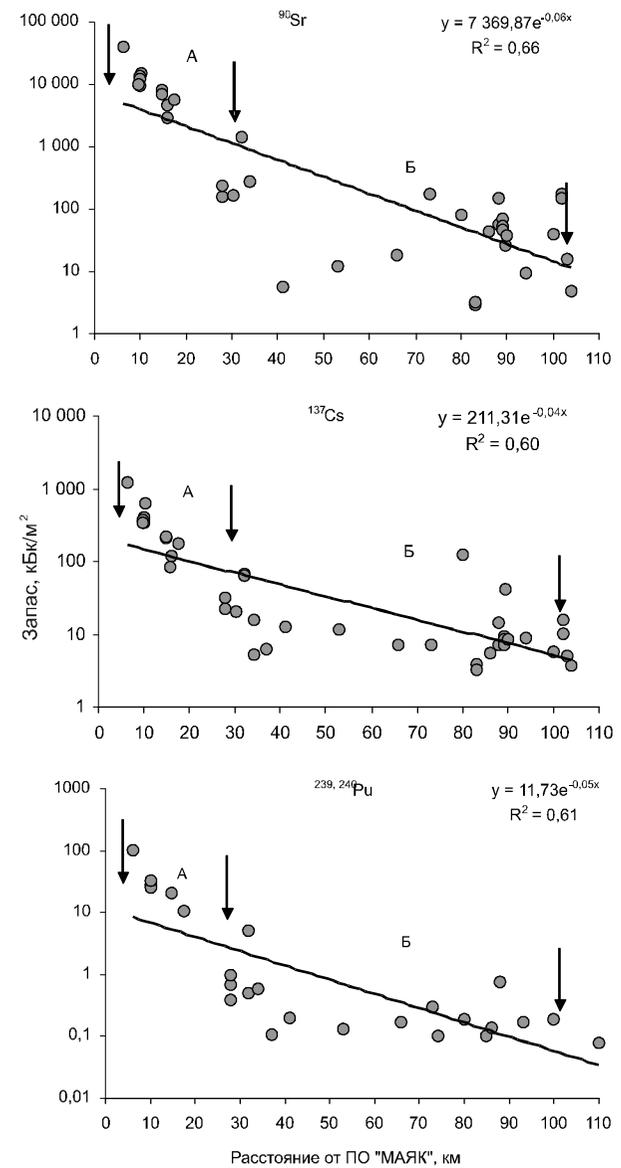


Рис. 2.10. Запас радионуклидов в почвах ВУРСа. Территория: А – импактная, Б – буферная.

Таблица 2.14. Интегральные запасы радионуклидов в почвах ВУРСа (в скобках — доверительные интервалы), ТБк

Территория	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	^{239, 240} Pu
Импактная	428.2 (286.4–643.4)	15.1 (10.2–22.4)	1.175 (0.623–2.242)
Буферная	143.0 (70.0–357.0)	51.0 (26.0–56.0)	0.5 (0.4–0.6)
Всего:	571.2	66.1	1.675

– уровни радионуклидного загрязнения и пространственное распределение радионуклидов в разных типах экосистем и на участках ландшафта, сопряженных вектором стока;

– вклад рекультивационных работ в перераспределение излучателей в почвах;

– аккумулярующая способность вегетативной массы и семян разных видов растений;

– интегральные запасы в почвах ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs, ^{239, 240}Pu.

Полученные характеристики дают возможность подойти к оценке степени воздействия излучателей на некоторые виды травянистых растений.

ГЛАВА 3. РАДИОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ В ЗОНЕ ВУРСа

Длительное существование в условиях хронического облучения предполагает накопление в ценопопуляциях растений скрытых генетических изменений, которые со временем проявляются фенотипически. Прежде чем представить данные о радиобиологических эффектах, установленных для ряда дикорастущих видов, необходимо оценить дозовые нагрузки на растения, произрастающие в градиенте радиоактивного загрязнения.

3.1. Расчет дозовых нагрузок на растения

Вклад внешнего γ -излучения от естественных и искусственных радионуклидов учитывали, измеряя мощность экспозиционной дозы с помощью дозиметра ДРГ-01Т. На фоновой территории она составила 10–11 мкР/ч, на буферной — 15–20 мкР/ч, а в импактной зоне варьировала в пределах 20–157 мкР/ч. При оценке доз, накопленных растениями за счет инкорпорированных ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs, применяли несколько подходов. Сначала на основе концентраций радионуклидов в верхних слоях почвы рассчитали поглощенные дозы на корни и корневища растений. Этот подход был особенно важен для розеточных видов (*Taraxacum officinale*, *Plantago major* и *P. media*), плагиотропная часть которых заключает в себе наиболее радиочувствительные меристемы и практически заглублена в поверхностный слой почвы. Во-вторых, для оценки дозовой нагрузки на листья и стебли использовали концентрации радионуклидов в этих органах. В-третьих, для расчета поглощенных доз на зародыши растений использовали данные о содержании радионуклидов в семенах.

Мощность поглощенной дозы (M) от инкорпорированных радионуклидов рассчитывали согласно модели (Горшков, 1967): $M = q_1 L_{(Sr+Y)} + q_2 L_{(Cs)}$, где q_1 и q_2 — измеренные удельные активности ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в почве, вегетативной массе или семенах; L — мощность поглощенной дозы (сГр/с), которую создает этот радионуклид внутри равномерно загрязненного объема при $q_0 = 3.7 \times 10^4$ Бк/г. Эта простая модель позволяет оценить в первом приближении поглощенные дозы у растений разных

видов и сравнить по данному параметру ценопопуляции из разных зон ВУРСа.

Данные о концентрациях ^{90}Sr и ^{137}Cs в вегетативной массе и семенах растений приведены в табл. 2.10, 2.11 и 2.13. Содержание радионуклидов в 0–15 см слое почвы усреднено для двух фоновых (Рассоха и Шеелит) и двух буферных участков (Западная граница ВУГЗа и Тыгиш).

Из табл. 3.1 видно, что поглощенные дозы, рассчитанные для вегетативных органов растений, на буферных участках, как правило, на порядок величин выше, чем на фоновых площадках, а на импактных различия с фоновыми достигают 3–4 порядков величин. При этом большое значение имеют видовые особенности растений. Есть виды-накопители (медуница, крапива), у которых содержание радионуклидов в стеблях и листьях и соответственно дозовые нагрузки на эти органы в несколько раз больше, чем у растений, произрастающих по соседству на тех же площадках.

Годовые поглощенные дозы на корни и корневища растений в импактной зоне составляют 73.7–785.6 мГр. Если учесть, что продолжительность жизни многих травянистых растений может достигать 20 лет, то за весь период онтогенеза корни, корневища и плагиотропные части розеточных растений, находящиеся постоянно в верхнем поверхностном слое почвы, могут накопить дозы порядка 1.5–15.7 Гр. Эти нагрузки относятся к области малых доз для растительных объектов.

У большинства видов концентрации радионуклидов в семенах меньше, чем в вегетативной массе, поскольку растения имеют физиологические и структурные барьеры, ограничивающие поступления радионуклидов в семена (Сельскохозяйственная радиоэкология, 1991). Поглощенные дозы за счет инкорпорированных радионуклидов в семенах из импактной зоны на 2–3 порядка величин больше, чем в фоновой выборке. За год хранения семена разных видов, сформировавшиеся на территории ВУГЗа, накапливают дозы от 7.7 до 835.2 мГр.

3.2. Травянистые растения как тест-объекты для исследования отдаленных последствий действия радиации

Наиболее важным условием стабильного существования популяций как в пространстве, так и во времени считается полноценное репродуктивное воспроизводство, а этот процесс у всех

Таблица 3.1. Расчет поглощенных доз на разные органы растений за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs , содержащихся в почвах, вегетативной массе и семенах

Зона ВУРСа	Концентрации в почве, Бк/кг		Растение	Поглощенная доза, мГр/мес. на		
	^{90}Sr	^{137}Cs		корни и корневища	листья и стебли	семена
Фоновая	13.5	81.5	Крапива	0.025±0.006	0.014±0.004	0.006±0.001
			Одуванчик		0.006±0.002	0.003±0.0008
			Подорожник		0.011±0.003	0.003±0.0008
			Щавель		0.003±0.0008	0.002±0.0005
			Василек		–	0.001±0.0003
			Дрёма		–	0.029±0.008
			Звездчатка		–	0.004±0.001
			Кровохлёбка		–	0.001±0.0003
Буферная	607	381	Крапива	0.240±0.07	0.037±0.01	0.032±0.008
			Одуванчик		0.091±0.03	0.020±0.005
			Подорожник		0.111±0.03	0.032±0.009
			Щавель		0.009±0.003	–
Импактная: Северный Урускуль	24 730	1 331	Крапива	6.14±1.7	–	5.95±1.6
			Подорожник		9.11±2.5	1.13±0.31
			Бодяк		6.08±1.7	–
			Щавель		–	1.40±0.39
Южный Урускуль	41 392	1 178	Крапива	10.00±2.8	–	3.18±0.89
			Одуванчик		6.46±1.8	–
			Бодяк		26.7±7.5	–
			Ракитник		9.44±2.6	–
			Медуница		53.6±15.0	–
			Подорожник		7.11±1.9	0.88±0.25
Бердениш	105 498	5 036	Василек	26.02±7.2	–	8.56±2.39
			Дрёма		–	2.05±0.57
			Звездчатка		–	1.64±0.46
			Крапива		31.69±8.8	11.0±3.08
			Одуванчик		21.56±6.03	–
			Подорожник		18.78±5.3	0.67±0.19
			Пустырник		–	6.36±1.8
			Свербига		–	1.40±0.39
			Щавель		12.13±3.4	4.06±1.14
			Пижма		37.5±5	–
			Тысячелистник		4.8±1.3	–
Лежневка	258 993	18 622	Бодяк	65.47±16.3	61.9±17.3	3.51±0.98
			Василек		–	14.7±4.11
			Звездчатка		–	10.8±3.02

Примечание: «–» – данные отсутствуют.

живых организмов наиболее радиочувствителен. Семена растений являются удобным объектом для изучения влияния хронического облучения. В покое находящиеся в них изменения находятся в скрытом виде и проявляются только при прорастании. Качество семян определяется условиями, в которых они сформировались, и генетическими особенностями родительских растений. Проращивая семена в стандартизированных условиях экспериментов, мы избегаем влияния на проростки множества прямых и опосредованных факторов, которые в природе индуцируют высокую изменчивость вегетирующих растений. Можно предположить, что последствия пролонгированного облучения у разных видов растений будут различаться.

Ниже представлены результаты изучения жизнеспособности, радиочувствительности и мутабельности семенного потомства 9 видов, произрастающих в зоне ВУРСа: дремы белой, щавеля конского, звездчатки злаковой, костреца безостого, подорожника среднего, гравилата алеппского, икотника серого, крапивы двудомной, бодяка щетинистого. Полученные данные являются частью продолжающегося исследования флоры в зоне ВУРСа и дают общее представление о состоянии семенного потомства травянистых растений, сформировавшихся в градиенте радионуклидного загрязнения. На их основе будут выделены растения-индикаторы для углубленного изучения отдаленных последствий действия малых доз радиации во всем многообразии их проявлений у разных видов.

Дрема белая (*Melandrium album* (Mill.) Garcke) — короткокорневищный поликарпик, двулетнее растение высотой 40–100 см из сем. Caryophyllaceae Juss. Стебель прямой, опушенный, сверху железисто-волосистый. Нижние листья эллиптические, суженные в черешок, верхние — ланцетные, сидячие. Растение двудомное с разнополовыми цветками. Лепестки цветов белые. Размножается преимущественно семенами. Вид диплоидный: $2n = 24$, $x = 12$ (Дмитриева, Парфенов, 1991). Гемикриптофит или терофит, мезофит. Цветет в течение всего лета, семена вызревают в конце августа. Часто встречается на лугах, полях, залежах, пустырях (Куликов, 2005). Относится к числу радиоустойчивых видов (Преображенская, 1971).

Жизнеспособность семенного потомства. Энергия прорастания семян дремы белой из разных ценопопуляций была высокой

(рис. 3.1), однако отмечены значимые различия по этому критерию между выборками ($F(3, 76) = 19.18, p \ll 0.001$). Сравнение качества семенного потомства на буферном (Западная граница ВУГЗа — ЗГ ВУГЗа) и фоновом (Шеелит) участках показало, что по всхожести, выживаемости проростков и скорости образования настоящих листьев различий нет ($p = 0.191–0.649$). По скорости роста корней проростки различались существенно: в фоновой выборке длина корней у проростков была почти в 4 раза больше, чем в буферной ($p = 0.011$).

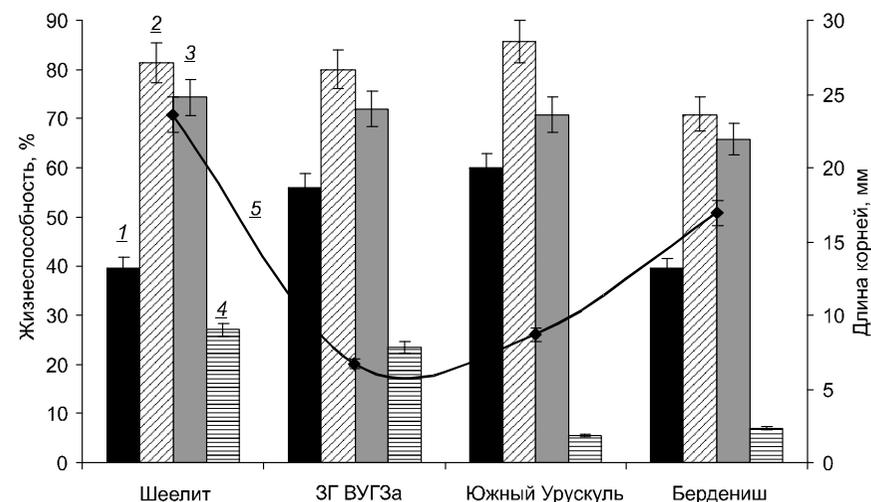


Рис. 3.1. Основные показатели жизнеспособности семенного потомства дремы из разных ценопопуляций: 1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть семян, 3 — выживаемость проростков, 4 — листообразование, 5 — длина корней.

Выживаемость и число проростков с настоящими листьями у растений из двух импактных ценопопуляций (Северный Урускуль и Бердениш) были сходными ($p = 0.477–0.627$), а длина корней у проростков из второй импактной ценопопуляции оказалась в 2 раза больше ($p \ll 0.0001$). Скорость формирования листьев в данных выборках была в 4–5 раз меньше, чем в фоновой ($p \ll 0.0001$).

Учитывая наиболее важные с прогностической точки зрения показатели (скорость роста корней и листьев), можно заключить,

что жизнеспособность семенного потомства из импактных ценопопуляций была ниже, чем из фоновых.

Радиочувствительность семенного потомства. Важнейшая характеристика семенного потомства — устойчивость к дополнительному облучению — позволяет выявить скрытую изменчивость физиологических процессов, присущих растениям, и оценить адаптивный потенциал ценопопуляций, произрастающих длительное время в градиенте загрязнения. Семена облучали перед посевом в дозах 100–400 Гр. Анализ данных по энергии прорастания, всхожести семян, а также выживаемости проростков приводит к одинаковым заключениям, поэтому на рис. 3.2 представлены результаты только по выживаемости.

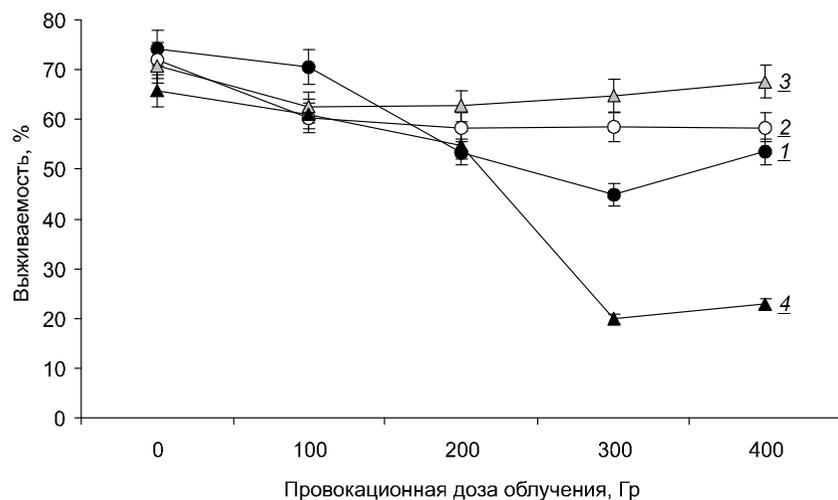


Рис. 3.2. Зависимость выживаемости проростков дремы от дозы провокационного облучения из разных ценопопуляций:

1 — Шеелит, 2 — ЗГ ВУГЗа, 3 — Северный Урускуль, 4 — Бердениш.

Выживаемость проростков в контрольном варианте, т.е. без провокационного облучения, во всех выборках не различалась ($p = 0.191-0.649$). Наибольший угнетающий эффект дополнительного облучения проявился в ценопопуляции Бердениш. Дозовая кривая имеет типичный *S*-образный вид, зависимость от фактора «провокационное облучение» значима ($F(4, 15) = 20.74$, $p = 0.00001$). Также высокосignимы ее различия со всеми цено-

популяциями ($p = 0.000024-0.002137$). Выживаемость проростков дремы на импактном (Северный Урускуль) и буферном (ЗГ ВУГЗа) участках практически не зависела от облучения во всем диапазоне доз ($F(4, 15) = 0.621-1.09$, $p = 0.396-0.655$). Выборка с контрольного участка заняла промежуточное положение по радиостойкости.

Оценка влияния дополнительного облучения на ростовые процессы, наиболее важные для дальнейшего выживания проростков, представлена на рис. 3.3, а. У проростков фоновой и буферной ценопопуляций в контроле процесс листообразования проходил успешно. Реакция на дополнительное облучение по этому показателю описывается классической *S*-образной кривой «доза-эффект». При облучении в дозах 300 и 400 Гр настоящие листья у проростков уже не развиваются ни в одном из вариантов.

Импактная ценопопуляция (Северный Урускуль), в которой не было отмечено снижения всхожести семян и выживаемости проростков при облучении, имела самую низкую долю проростков с настоящими листьями ($p \ll 0.001$), причем подавление ростовых процессов наблюдалось уже при облучении в дозе 100 Гр. Незначительной была доля проростков с настоящими листьями и в импактной выборке Бердениш, хотя при дозе облучения 100 Гр проявился небольшой эффект стимуляции и доля проростков с настоящими листьями возросла в 1.5 раза по сравнению с собственным необлученным контролем.

Анализ данных по длине корней (рис. 3.3, б) показал, что эффект облучения определяется изначальной скоростью роста корней. В буферной и импактной Северный Урускуль ценопопуляциях длина корней проростков и в контроле была небольшой, после облучения она изменилась слабо, опустившись до нижнего предела роста. В двух других выборках — фоновой и импактной Бердениш — средняя на выборку длина корней изначально достигала 24 и 17 мм соответственно. По мере увеличения дозы провокационного облучения длина корней снижалась постепенно (влияние фактора «доза облучения» значимо, $F(4, 15) = 25.4-151.1$, $p \ll 0.001$). Критической дозой можно считать 200 Гр, после которой длина корней у проростков стала минимальной во всех ценопопуляциях. Отметим, что у 41.6% проростков фоновой и 23.2% импактной (Бердениш) выборок развивались боковые корни, тогда как в двух других ценопопуляциях

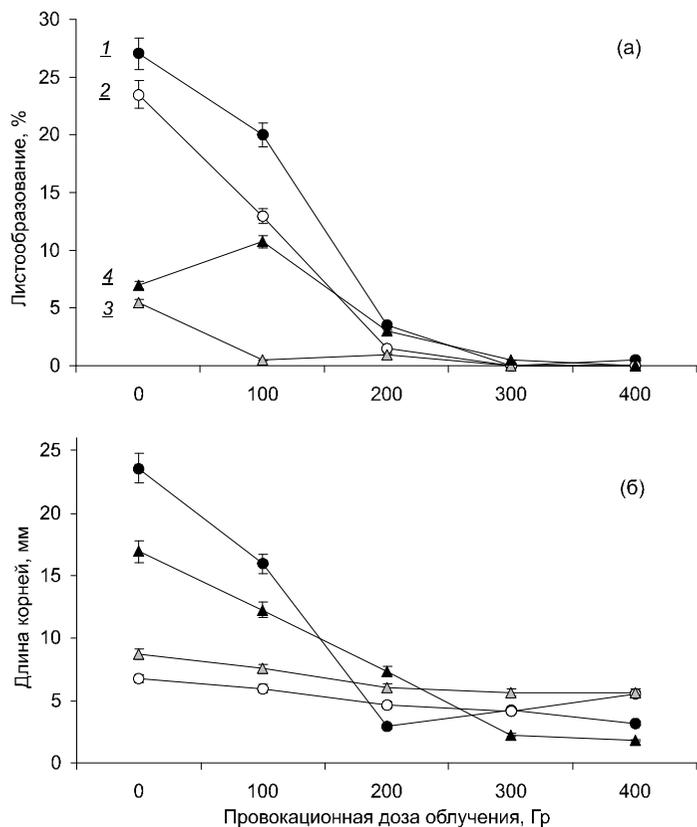


Рис. 3.3. Зависимость процесса листообразования (а) и скорости роста корней (б) от дозы облучения у проростков дремы из разных ценопопуляций: 1 – Шеелит, 2 – ЗГ ВУГЗа, 3 – Северный Урускуль, 4 – Бердениш.

(ЗГ ВУГЗа и Северный Урускуль) боковые корни имели только 6–9% проростков.

Мутабельность семенного потомства. Оценку и сравнение мутабельности семенного потомства проводили по частоте встречаемости следующих морфологических нарушений у проростков: изменения формы и цвета семядолей, некрозы корней и семядолей, нарушенный гелиотропизм у проростков, скрученный гипокотиль. Как правило, в фоновой выборке в варианте без дополнительного облучения доля проростков с нарушениями разных типов была минимальной (рис. 3.4). Важно отметить, что провокационное облучение в разных дозах практически не повлияло

на частоту встречаемости всех типов нарушений у проростков фоновой ценопопуляции. Это означает, что скрытая мутабельность в этой выборке незначительна – в пределах статистической ошибки ($F(4, 15) = 0.205-1.75, p = 0.191-0.932$).

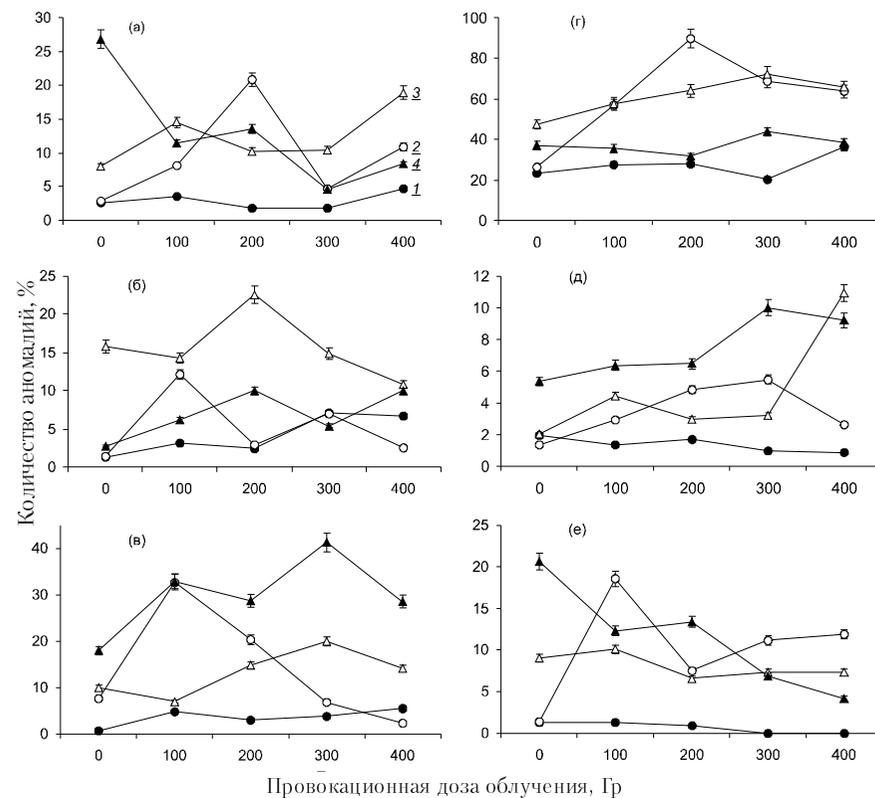


Рис. 3.4. Проявление морфологических аномалий у проростков дремы из разных ценопопуляций в условиях дополнительного облучения.

Ценопопуляция: 1 – Шеелит, 2 – ЗГ ВУГЗа, 3 – Северный Урускуль, 4 – Бердениш; а – форма семядолей, б – некроз семядолей, в – цвет семядолей, г – некроз корня, д – нарушен гелиотропизм, е – гипокотиль скручен.

Противоположенная картина обнаружена в ценопопуляциях зоны ВУРСа, где проростки с разнообразными морфозами встречались гораздо чаще даже без дополнительного облучения. Так, в импактной выборке Бердениш чаще, чем в фоновой, встречались проростки с измененной формой семядолей ($p = 0.000008$),

в импактной выборке Северный Урускуль — со скрученным гипокотилем и некрозами семядолей ($p = 0.0018-0.0078$), в буферной — с некрозами настоящих листьев ($p = 0.002456$).

Провокационное облучение позволило во всей полноте выявить скрытые повреждения, присущие выборкам из зоны ВУРСа. Доля проростков с разными типами морфозов в вариантах с облучением иногда возрастала, иногда уменьшалась без связи с уровнем радиоактивного загрязнения местообитания. Эта закономерность проявилась в отношении всех отмеченных аномалий в развитии, за редким исключением. Например, доля проростков со скрученным гипокотилем в импактной ценопопуляции Северный Урускуль была относительно постоянной, не зависела от дозы провокационного облучения и варьировала в пределах 6.6–10.1% от числа выживших проростков.

Таким образом, жизнеспособность семенного потомства дремы белой в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа была достаточно высокой и значимо не отличалась по всхожести семян и выживаемости проростков от фоновой выборки. По скорости формирования корней и листьев потомство из импактных ценопопуляций уступало фоновой. Мутабельность в выборках из зоны ВУРСа была повышена. Провокационное облучение не повлияло на частоту встречаемости морфозов у проростков фоновой выборки, однако выявило скрытую изменчивость, присущую ценопопуляциям загрязненных территорий.

В условиях дополнительного облучения выживаемость проростков фоновой и буферной ценопопуляций практически не снижалась, зато по ростовым показателям наблюдалась классическая S-образная зависимость. Импактная ценопопуляция с участка Бердениш — единственная, где выживаемость проростков после облучения существенно снижалась. Изучение ростовых параметров показало, что эффект облучения определяется изначальной скоростью роста корней и листьев. В тех выборках (Северный Урускуль и Западная граница ВУГЗа), где длина корней и число проростков с настоящими листьями и в контроле были низкими, действие провокационного облучения привело к полному подавлению роста даже при относительно небольшой дозе.

Щавель конский (*Rumex confertus* Willd.) — многолетний травянистый поликарпик из семейства Polygonaceae Juss.

(Работнов, 1980) с хорошо развитым корневищем. Гемикриптофит, часть его особей уходит в зиму с зелеными листьями, где у большинства растений продолжается подснежный рост. Цветение наблюдается в первых числах июня и завершается в течение 9–12 дней, созревание плодов происходит в первой половине июля, а естественное их осыпание — поздно осенью и зимой. Соцветие у щавеля — метелка. Цветки актиноморфные, обоопольные или раздельнополюе, с простым околоцветником. Опыление перекрестное, размножается в основном семенами. Плод — трехгранный орешек, имеет желвачки, благодаря которым не тонет в воде и легче переносится ветром. Семя плотно прилегает к околоплоднику, трехгранное, светло-коричневое. Вид тетраплоидный: $2n = 40$, $x = 10$ (Дмитриева, Парфенов, 1991). Относится к числу радиостойчивых видов (Преображенская, 1971). В Брукхевенской национальной лаборатории для представителей рода *Rumex* был описан (Flaccus et al., 1974) уникальный феномен активного расселения растений в направлении к точечному источнику гамма-излучения и формирование за счет семенного размножения мощных колоний при мощности дозы свыше 0.06 Гр/ч.

Жизнеспособность семенного потомства. Во всех исследованных ценопопуляциях семена щавеля конского прорастали дружно, энергия прорастания семян незначительно отличалась от их всхожести (рис. 3.5). Исключение составила импактная ценопопуляция Бердениш, для которой была характерна наименьшая энергия прорастания семян (55%), причем значимо ниже их всхожести ($N = 400$, z-критерий, $p = 0.00001$).

С увеличением дозовой нагрузки на материнские растения щавеля энергия прорастания семян снижалась. Значимые различия обнаружены между фоновой ценопопуляцией (Рассоха) и импактными (Южный Урускуль, Бердениш) выборками (множественные сравнения Фишера, $p = 0.0001-0.024$). Выживаемость проростков в разных ценопопуляциях варьировала незначительно (от 70 до 76%; z-критерий, $p = 0.0563-0.663$).

Анализ скорости листообразования показал, что доля проростков с настоящими листьями в фоновой ценопопуляции составила 44%, с увеличением дозовых нагрузок на участках их доля незначительно увеличивается, затем этот показатель снижается, и в импактной выборке Бердениш он составляет 25%. Различия

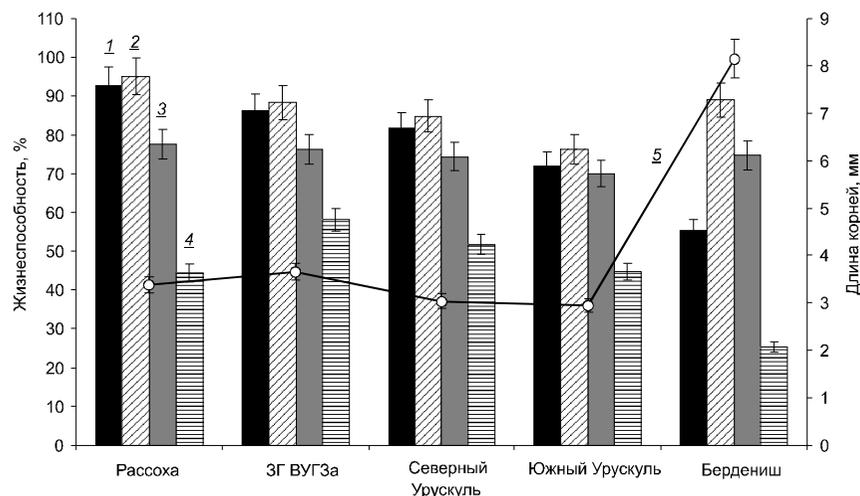


Рис. 3.5. Значения основных показателей жизнеспособности семенного потомства щавеля из разных ценопопуляций: 1 – энергия прорастания, 2 – всхожесть, 3 – выживаемость, 4 – листообразование, 5 – длина корней.

между последней ценопопуляцией и остальными выборками высокозначимы (z -критерий, $p = 0.00001$).

Для проростков всех ценопопуляций были характерны небольшие средние значения длины корней (до 10 мм). При этом длина корней у проростков из импактной ценопопуляции Бердениш была более чем в 2 раза выше ($p \ll 0.001$). Низкая скорость листообразования у проростков этой выборки позволяет предположить, что таким образом проявился феномен физиологической компенсации. Диапазон изменчивости длины корней в ценопопуляции Бердениш составил 2–25 мм, а в остальных выборках – 1–13 мм и 1–7 мм. С помощью тестов для проверки характера распределения показано, что всем выборкам присуще левостороннее распределение длин корней ($KS = 0.159–0.284$; $p < 0.01$; $W = 0.672–0.943$; $p \ll 0.001$).

Радиочувствительность семенного потомства. При анализе зависимостей «доза-эффект» абсолютные значения показателей в каждой ценопопуляции щавеля рассчитывали в % к собственному необлученному контролю. Это позволило более четко выявить эффект провокационного облучения и сравнить разные выборки. В фоновой ценопопуляции обнаружена близкая к

классической дозовая зависимость по выживаемости проростков (рис. 3.6). Диапазон доз, в котором сохраняется способность проростков поддерживать гомеостаз, составил 100–200 Гр (F -критерий, $p = 0.078–0.166$). При облучении в дозах 300–400 Гр выживаемость проростков относительно необлученного контроля значительно снижается до 72% ($p = 0.0198$).

Для семенного потомства буферной ценопопуляции квазипороговую дозу выделить невозможно, и в ней выживаемость проростков снижалась с ростом дозы постепенно ($p = 0.000018–0.09$). Для импактной ценопопуляции Северный Урускуль квазипороговая доза составила 100 Гр, что в 2 раза меньше по сравнению с фоновой выборкой. Отметим, что выживаемость проростков из ценопопуляций, произрастающих на берегах оз. Урускуль, при облучении в дозах 300–400 Гр не различалась ($p > 0.05$). Дополнительное облучение во всем диапазоне доз не привело к существенному изменению выживаемости проростков из импактной ценопопуляции Бердениш ($p = 0.061–0.381$), что может свидетельствовать об относительно большей радиостойкости данной ценопопуляции по сравнению с другими выборками из зоны ВУРСа.

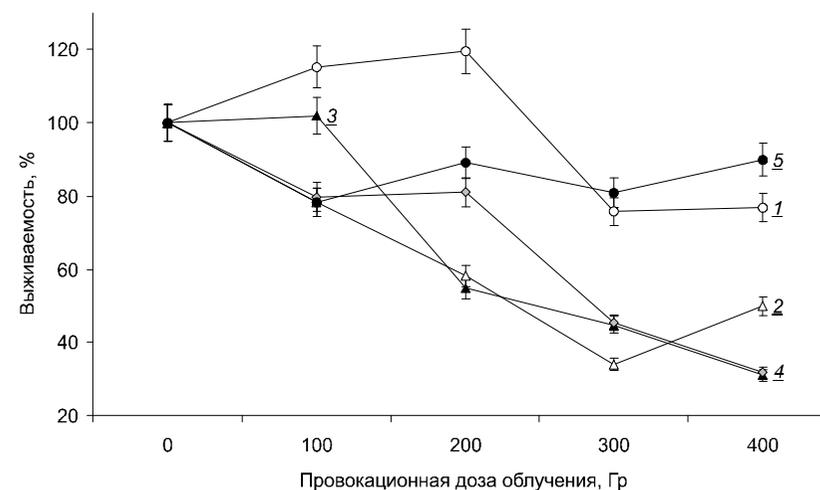


Рис. 3.6. Зависимость выживаемости проростков щавеля от дозы провокационного облучения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – ЗГ ВУГЗа, 3 – Северный Урускуль, 4 – Южный Урускуль, 5 – Бердениш.

Скорости роста корней и листьев — наиболее чувствительные к облучению показатели. В фоновой, буферной и импактной (Северный Урускуль) ценопопуляциях щавеля облучение в дозе 100 Гр не вызывало снижения показателя листообразования ($p = 0.305–0.591$), а при дозах 300–400 Гр проростки с настоящим листом практически отсутствовали (рис. 3.7). Самыми радиочувствительными по этому показателю оказались импактные ценопопуляции Бердениш и Южный Урускуль (подавляющее действие облучения в дозе 100 Гр значимо, $p = 0.00023–0.00055$), а наиболее радиоустойчивы — фоновая и буферная выборки. Поскольку и без дополнительного облучения проростки щавеля характеризовались низкими значениями длины корней, облучение практически прекратило их рост. Более высокие темпы роста корней были отмечены у проростков в ценопопуляции Бердениш, но дополнительное облучение существенно замедлило и их рост.

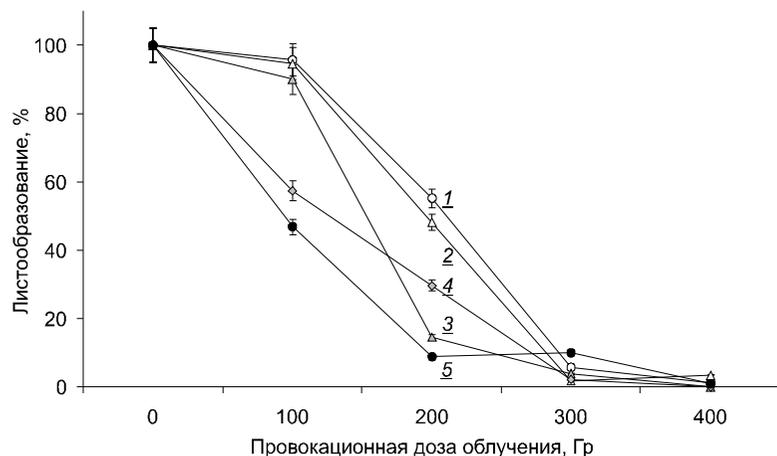


Рис. 3.7. Скорость листообразования у проростков щавеля в зависимости от дозы провокационного облучения. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — ЗГ ВУГЗа, 3 — Северный Урускуль, 4 — Южный Урускуль, 5 — Бердениш.

Мутабильность семенного потомства. У щавеля конского встречались проростки с измененным цветом семядолей, классифицируемые в «Определителе...» (Калам, Орав, 1974) как хлорофильные мутации типа **xantha**, **anthocyana** (как **violacea**, так и

purpura). Это свидетельствует о нарушении синтеза хлорофилла в семядолях и замещении его антоцианом и ксантофиллом. Проявление хлорофильных нарушений зависит от провокационного облучения. На рис. 3.8 представлены данные о числе проростков, цвет семядолей которых изменился после провокационного облучения в дозе 400 Гр. Видно, что после облучения прослеживается повышение доли аномальных проростков в зависимости от радионуклидного загрязнения местообитания материнских растений ($r = 0.533$, $p = 0.0088$). Максимальная доля морфозов обнаружена в импактной выборке Бердениш. Подобный феномен описан (Гуща и др., 2002) у энотеры из зоны аварии на ЧАЭС: острое облучение семян, сформировавшихся на загрязненных участках, приводило к увеличению содержания антоцианов у проростков, которое было существенно выше, чем у растений, выращенных из семян с «чистых» территорий.

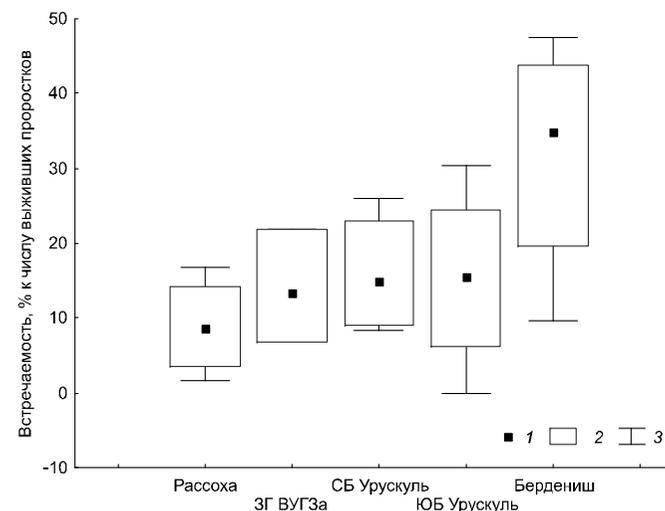


Рис. 3.8. Частота встречаемости проростков щавеля с хлорофильными нарушениями после провокационного облучения в дозе 400 Гр (1 — медиана, 2 — квантили, 3 — диапазон изменчивости).

Во всех выборках щавеля отмечали большое число проростков (до 80%) с некрозами корней, поэтому важно было оценить способность корневых меристем восстанавливать ростовые процессы за счет формирования боковых корней. Дополнительное

облучение способствовало выявлению скрытых нарушений, а в некоторых случаях наблюдались перекрестные эффекты. Так, в фоновой и импактной (Северный Урускуль) выборках проростки не обладали способностью восстанавливать рост за счет боковых корней, а после дополнительного облучения доля проростков с восстановленным ростом корней составила 3.6%. В буферной (ЗГ ВУГЗа) и импактной (Южный Урускуль) ценопопуляциях число проростков с боковыми корнями было равно 6.0 и 4.0% соответственно. Причем в последней выборке с увеличением дозы провокационного облучения данный показатель снижался до нуля, а в буферной при дозе 200 Гр количество проростков с боковыми корнями выросло до 13.2% ($N = 400$, z -критерий, $p = 0.00001$). Отметим, что в импактной ценопопуляции Бердениш при всех дозах острого облучения доля проростков с боковыми корнями при наличии некроза была стабильно низкой (0.6–1.6%).

Таким образом, семенное потомство щавеля конского из ценопопуляций зоны ВУРСа характеризуется высокими показателями жизнеспособности и значимо не отличается от фоновой выборки. К особенностям импактной ценопопуляции Бердениш следует отнести низкую скорость формирования настоящих листьев и наибольшую длину корней. В этой же ценопопуляции установлена высокая радиоустойчивость по показателю выживаемость проростков и наибольшая чувствительность — по скорости роста листьев. Кроме того, в условиях провокационного облучения у проростков щавеля из ценопопуляции Бердениш чаще встречались изменения в цвете семядолей типа **anthocyana**, что свидетельствует о выработке антоцианов — мощных природных антиоксидантов.

Звездчатка злаковая (*Stellaria graminea* L.) — многолетнее растение из сем. Caryophyllaceae Juss. Стебель длинный, слабый, полегающий, с мелкими линейно-ланцетными листочками, прямыми по краю и с ресничками в основании. Соцветие раскидистое, мелкоцветковое. Цветки мелкие, пазушные, белые. Вид диплоидный ($2n = 26$, $x = 13$), перекрестноопыляемый, размножается семенами и вегетативно. У данного вида некоторые авторы отмечают соматическую полиплоидию, т.е. в корневой меристеме встречаются клетки с нормальным и удвоенным наборами хромосом. Как правило, такие образцы находят в ценопопуляциях

антропогенно нарушенных зон (Дмитриева, Парфенов, 1991). Цветет с начала мая до конца августа. Встречается часто на лугах, полянах, на обочинах дорог (Куликов, 2005). Относится к группе радиоустойчивых видов (Преображенская, 1971).

Жизнеспособность семенного потомства. Анализ данных показывает (рис. 3.9), что семена из фоновой ценопопуляции Шелит всходили дружно, энергия прорастания и всхожесть семян, а также выживаемость проростков были высокими и практически одинаковыми. Через месяц после посева семян в фоновой выборке около 70% проростков имели развитые боковые корни и по два настоящих листа.

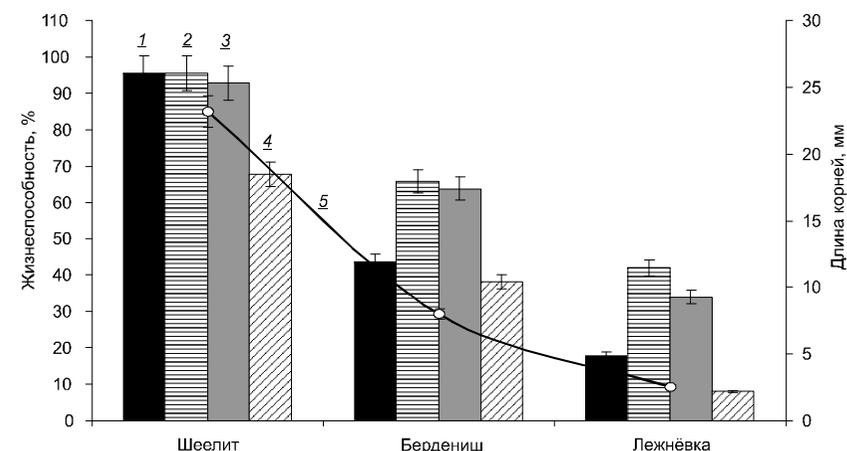


Рис. 3.9. Основные показатели жизнеспособности семенного потомства звездчатки из разных ценопопуляций: 1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корней.

У семян из двух импактных выборок процесс прорастания был растянут во времени, а энергия прорастания значительно меньше, чем в фоновой ценопопуляции. Всхожесть семян и выживаемость проростков снижались в градиенте радионуклидного загрязнения. Качество семян из максимально загрязненной ценопопуляции Лежневка было значимо ниже по всем показателям по сравнению с фоновой выборкой, а также с импактной ценопопуляцией Бердениш (однофакторный эффект фактора «участок» значим, $F(2, 6) = 30.83-191.80$, $p << 0.00001$).

Повышенный радиационный фон в месте формирования семян особенно сильно сказался на ростовых процессах (см. рис. 3.9). В градиенте загрязнения у звездчатки длина корней проростков и скорость формирования настоящих листьев были значимо ниже фонового уровня ($F(2, 6) = 53.03-53.89, p = 0.00015$). В фоновой выборке все проростки имели хорошо развитые боковые корни. В ценопопуляции Бердениш боковые корни имели 47%, а в ценопопуляции Лежневка — 20% от числа выживших проростков. Отметим, что в наиболее загрязненной популяции только 2% проростков имели по два настоящих листа, в то время как в фоновой выборке доля таких проростков достигала 92%.

Радиочувствительность семенного потомства. Скрытую изменчивость радиочувствительности семенного потомства выявляли, подвергая семена дополнительному облучению в дозах 100–400 Гр. Поскольку показатели в контроле (без дополнительного облучения) между вариантами значимо различаются, мы преобразовали абсолютные значения в относительные (% к собственному необлученному контролю). Полученные зависимости «доза-эффект» по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков оказались близки, поэтому более подробно проанализируем последний показатель (рис. 3.10).

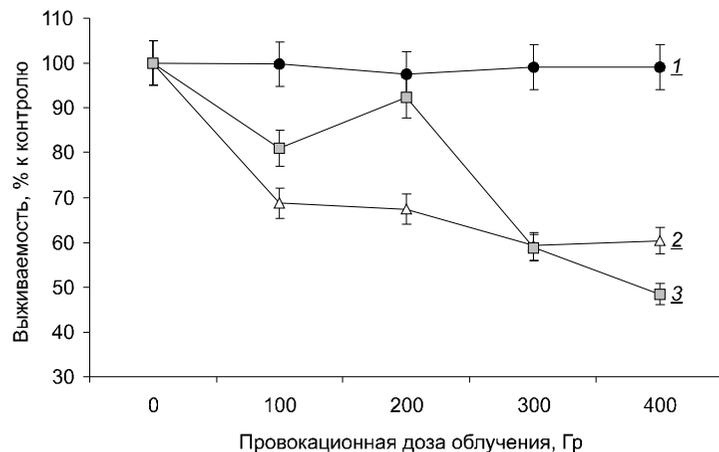


Рис. 3.10. Зависимость выживаемости проростков звездчатки от дозы провокационного облучения.

Ценопопуляция: 1 — Шелит, 2 — Бердяниш, 3 — Лежневка.

Реакция семенного потомства из фоновой ценопопуляции на дополнительное облучение не проявилась. Выживаемость проростков была высокой (более 90%) и фактически не зависела от дозы облучения ($F(4, 10) = 0.067, p = 0.991$).

Семенное потомство импактных ценопопуляций было более радиочувствительным, гомеостаз нарушился уже при дозе облучения 100 Гр, причем выживаемость проростков из выборки Бердениш снижалась с ростом дозы постепенно, подчиняясь экспоненте ($R^2 = 0.752$), а в ценопопуляции Лежневка отмечено отклонение формы кривой от классической S-образной. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимые различия между фоновой и импактными выборками на протяжении всей дозовой кривой ($p = 0.000834$), а также отсутствие различий в радиочувствительности между двумя импактными выборками ($F(3, 15) = 0.065, p = 0.978$).

Анализ ростовых характеристик (рис. 3.11) у проростков из разных выборок в условиях провокационного облучения показал, что по скорости листообразования и длине корней две импактные выборки очень сходны ($F(3, 15) = 0.145-2.27, p = 0.931-0.122$) и значимо отличаются от фоновой ценопопуляции ($p \ll 0.0001$).

В фоновой выборке зависимость ростовых показателей от провокационного облучения была выражена слабо. При максимальной дозе облучения 400 Гр у проростков, с одной стороны, снижается длина корней, а с другой — повышается скорость листообразования. Подобную физиологическую компенсаторную реакцию мы наблюдали и у щавеля конского.

Мутабильность семенного потомства. Из морфозов у звездчатки наиболее часто встречались некрозы корней. Это нарушение генетически обусловлено. На примере арабидопсиса была произведена (Томилова и др., 2001) идентификация гена, мутация в котором обуславливает возникновение некрозов корней у проростков. Нами установлено, что появление некрозов корней у проростков было принципиально различным в фоновой и хронически облучаемых выборках (рис. 3.12). В фоновой ценопопуляции доля проростков с некрозами корней не превышала 5% от числа выживших проростков и не увеличивалась при дополнительном облучении семян.

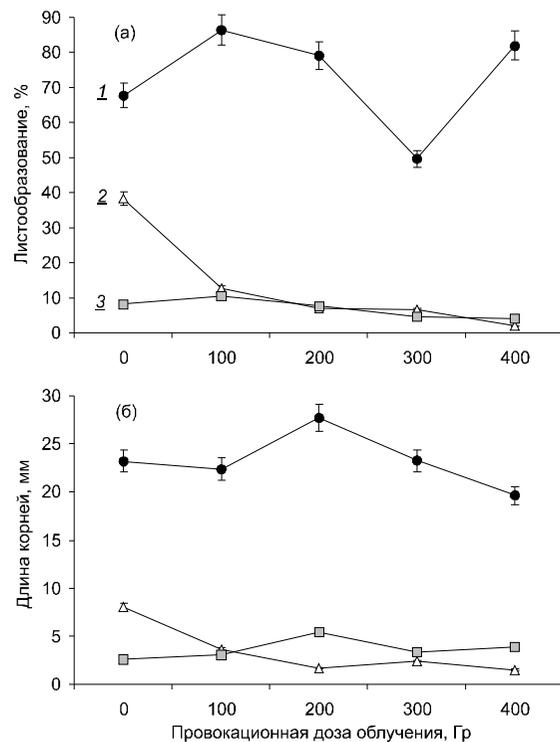


Рис. 3.11. Зависимость процесса листообразования (а) и длины корней (б) у проростков звездчатки от дозы провокационного облучения. Обозначения ценопопуляций 1–3 см. на рис. 3.10.

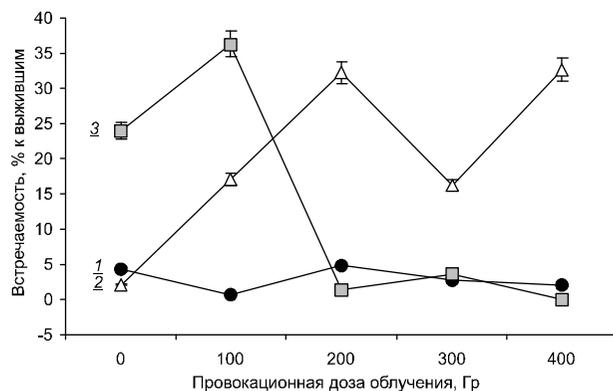


Рис. 3.12. Проявление некрозов корней у проростков звездчатки в условиях провокационного облучения. Обозначения ценопопуляций 1–3 см. на рис. 3.10.

Для выборок из зоны ВУРСа провокационное облучение способствовало выявлению скрытой мутабельности. На наиболее загрязненном участке (Лежневка) сформировалось семенное потомство с высокой частотой встречаемости некрозов корней (24%), но после облучения в дозе 100 Гр доля аномалии возросла до 36%. При более высоких дозах облучения у проростков, как правило, отсутствовали некрозы, но рост корней практически прекращался. В выборке Бердениш без дополнительного облучения проростки с некрозами корней встречались редко, но после облучения доля таких проростков резко увеличилась. Другие морфологические нарушения (изогнутость проростков или их отдельных органов, нарушения геотропизма, хлорофильные мутации) отмечались редко и не обнаружено закономерностей между их количеством и условиями местообитания материнских растений.

Таким образом, у звездчатки злаковой в импактной зоне формируется менее жизнеспособное семенное потомство, чем на фоновой территории, причем выживаемость проростков и показатели роста снижаются по мере увеличения уровня загрязнения участков. Оценка адаптивного потенциала растений с помощью дополнительного облучения показала, что радиочувствительность семенного потомства из головной части ВУРСа выше, чем в фоновой выборке. Мутабельность, оцененная по частоте проростков с некрозами корней, также была выше в хронически облучаемых ценопопуляциях. Следовательно, в ценопопуляциях звездчатки, длительное время произрастающей в условиях хронического облучения, не наблюдается феномена радиоадаптации. Напротив, семенное потомство обладает низкой жизнеспособностью и высокой радиочувствительностью.

Кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) — многолетний поликарпик из сем. Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.) с длинным ползучим корневищем. Стебли цилиндрические, полые (соломина), с утолщенными междоузлиями. Листья очередные, расположены двурядно, состоят из влагалища и листовой пластинки. Элементарное соцветие — колосок. Отдельные колоски образуют сложные соцветия — раскидистые метелки длиной до 20 см. Каждый колосок в основании имеет две колосковые чешуи и один цветок. Плод — зерновка. Перекрестноопыляемый вид, размножается семенами и вегетативно. Цветет в июне — июле, семена созревают в конце августа.

Мезофит, часто встречается на лугах (особенно пойменных), опушках леса, залежах (Куликов, 2005). Вид полиплоидный: $2n = 56$, $x = 7$ (Дмитриева, Парфенов, 1991). Относится к группе радиочувствительных видов (Преображенская, 1971).

Жизнеспособность семенного потомства. Семена костреца безостого были собраны на двух фоновых участках (Рассоха и Шеелит), что позволило оценить вариабельность их качества в обычных условиях произрастания. Всхожесть семян была высокой и значимо не различалась в этих выборках (критерий множественных сравнений Фишера, $p = 0.401-0.958$). Практически все проростки выживали и успешно развивались (рис. 3.13).

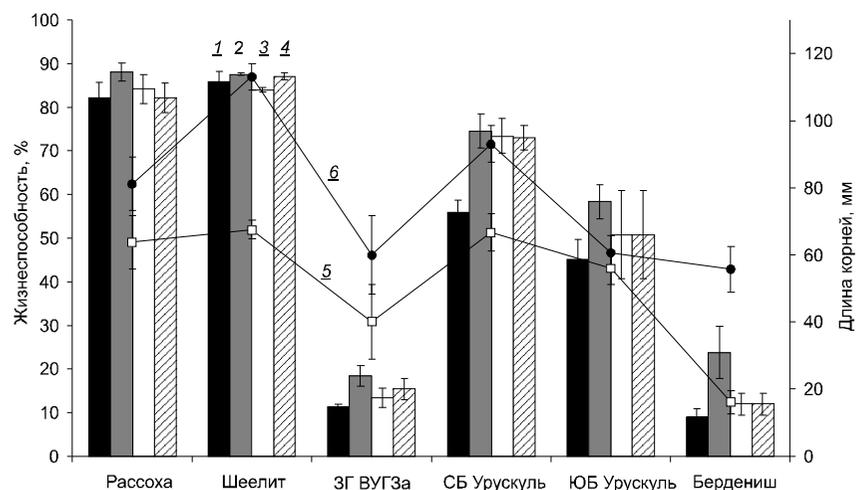


Рис. 3.13. Основные показатели жизнеспособности семенного потомства костреца безостого из разных ценопопуляций.

1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корней, 6 — длина листьев.

В буферной ценопопуляции (Западная граница ВУГЗа — ЗГ ВУГЗа) энергия прорастания и всхожесть семян, а также выживаемость проростков были значительно ниже по сравнению с фоновыми и импактными (Северный и Южный Урускуль) выборками ($p << 0.0001$). Выборки из головной части ВУРСа демонстрируют большое разнообразие качества семенного потомства. Минимальная всхожесть семян отмечена у костреца с импактного участка Бердениш — через месяц половина проростков погибла.

Показатели длина корней и листьев подтверждают заключение, сделанное по выживаемости. Наименьшие скорости роста были характерны для проростков из импактной (Бердениш) и буферной (ЗГ ВУГЗа) ценопопуляций. Число проростков, у которых измеряли длину корней и листьев, в выборках было достаточно большим, что позволило проверить характер частотного распределения. Для фоновых выборок распределения по длине листьев и корней были близки к нормальному гауссовскому ($KS = 0.098$, $p > 0.20$ и $KS = 0.0696$, $p > 0.20$ для корней и листьев соответственно; $W = 0.968$, $p = 0.031$).

В буферной и импактной (Бердениш) выборках, где выживаемость проростков была наименьшей, кривые распределения признаков были левосторонними, т.е. в выборках преобладали низкорослые проростки ($KS = 0.119$, $p > 0.20$), а по длине корней был ярко выражен эксцесс ($KS = 0.256$, $p < 0.01$; $W = 0.744$, $p << 0.00001$). В двух других импактных выборках (Северный и Южный Урускуль) распределение по длине листьев было правосторонне асимметричным — в них преобладали проростки с длинными листьями ($KS = 0.122-0.152$, $p < 0.10$), а распределение по длине корней — близким к нормальному ($KS = 0.088$, $p > 0.20$).

В качестве дополнительных характеристик ростовых процессов мы использовали доли проростков с боковыми и придаточными корнями, а также число растений с двумя и более листьями, оценивая их в % к числу посеянных семян (рис. 3.14). Видно, что в буферной выборке, отличавшейся наименьшей длиной корней, боковые и придаточные корни развивались так же хорошо, как в фоновых ценопопуляциях. И хотя длина листьев у проростков этой выборки была небольшой, можно считать ускоренное развитие второго и последующих листьев компенсаторным процессом.

Радиочувствительность семенного потомства. Для исследования адаптивных возможностей семенного потомства растений из разных ценопопуляций использовали провокационное облучение семян в дозах 100–400 Гр. Облучение практически не повлияло на энергию прорастания и всхожесть семян фоновых (Рассоха и Шеелит) и хронически облучаемых ценопопуляций. Исходная всхожесть семян в выборках была разной, но таковой она и осталась после облучения во всем диапазоне доз (критерий множественных сравнений Фишера, $p = 0.079-0.837$). Аналогичные закономерности были выявлены и по выживаемости проро-

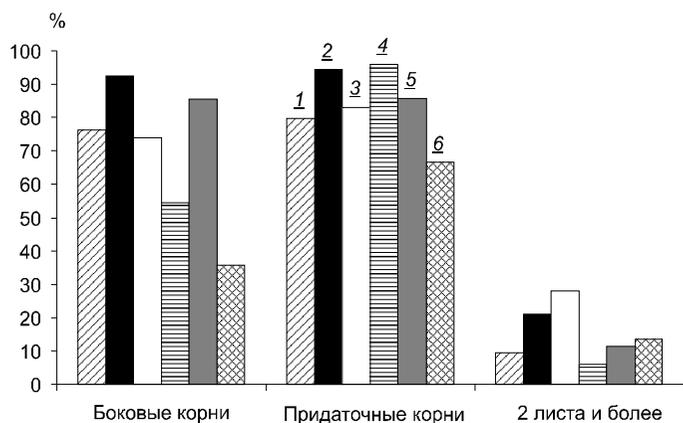


Рис. 3.14. Оценка работы меристем у одномесячных проростков костреца безостого в градиенте радионуклидного загрязнения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – ЗГ ВУГЗа, 4 – Северный Урускль, 5 – Южный Урускль, 6 – Бердениш.

стков (рис. 3.15): во всех ценопопуляциях дополнительное облучение не оказало существенного влияния на исходную выживаемость проростков ($p = 0.057–0.969$).

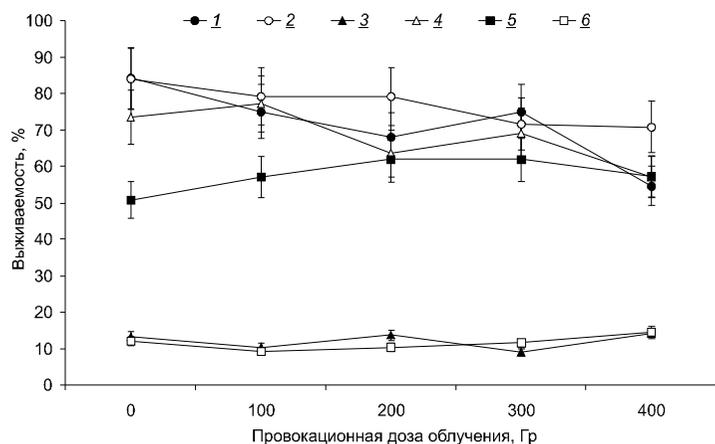


Рис. 3.15. Выживаемость проростков костреца безостого в зависимости от дозы дополнительного облучения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – ЗГ ВУГЗа, 4 – Северный Урускль, 5 – Южный Урускль, 6 – Бердениш.

Подавляющий эффект провокационного облучения сказался на длине корней и листьев (рис. 3.16). Наиболее радиочувствительной по этим показателям была буферная выборка (ЗГ ВУГЗа). Уменьшение длины корней и листьев с увеличением дозы облучения наблюдалось во всех выборках (различия контроля с вариантами облучения в дозах 300–400 Гр значимы, $p = 0.000001–0.000119$). Отметим, что в импактной выборке Южный Урускль наблюдалась небольшая стимуляция ростовых процессов после облучения в дозе 200 Гр.

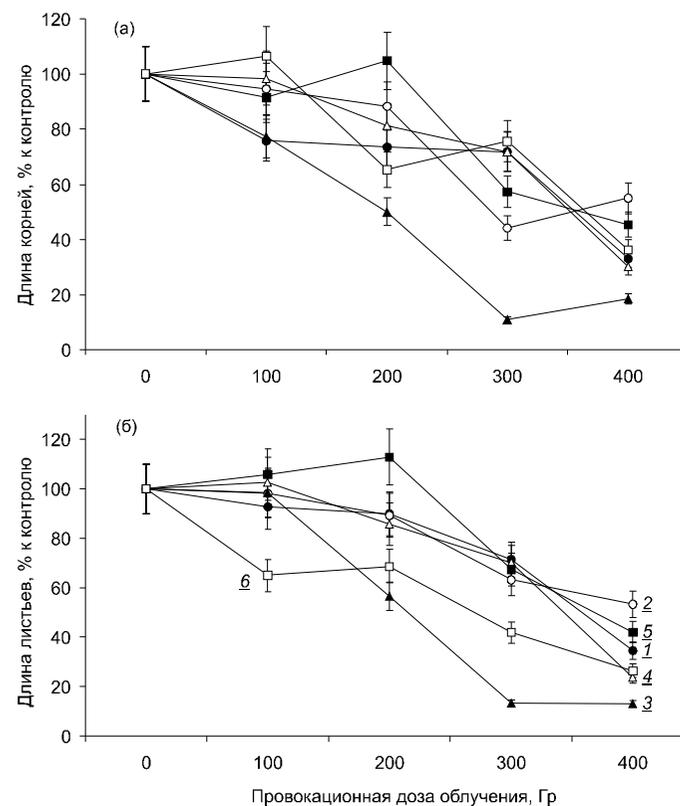


Рис. 3.16. Изменчивость длины корней (а) и листьев (б) у проростков костреца в зависимости от дозы дополнительного облучения. Обозначения ценопопуляций 1–6 см. на рис. 3.15.

Мутабельность семенного потомства. Из морфозов у костреца безостого наиболее часто встречались изменение формы листа,

сопровожаемые иногда хлорофильными нарушениями (фото 7) листьев типа **claroviridis** (светло-зеленый), **xantha** (желтый) и **albina** (белый). Доли проростков костреца с хлорофильными аномалиями в выборках из зоны ВУРСа значимо различались ($\chi^2(5) = 62.27, p \ll 0.01$), превышая в некоторых случаях средние показатели фоновых выборок в 3–6 раз (рис. 3.17). Число проростков с измененной формой листьев в фоновых ценопопуляциях было незначительным (1.3 и 4.1%), а в импактных ценопопуляциях этот уровень был превышен в десятки раз. Так, в импактной выборке Южный Урускуль доля проростков с аномальной формой листьев составила 52% (Каримуллина, Антонова, 2007).

Довольно часто встречались проростки с некрозами разных органов. Например, доли проростков с некрозами корней в хронически облучаемых выборках различались между собой ($\chi^2(5) = 116.04, p \ll 0.01$) и были значимо больше, чем в фоновых. Аналогичное заключение можно сделать и по частоте встречаемости некрозов листовых влагалищ (см. рис. 3.17). Отметим также, что некрозы настоящих листьев в импактной ценопопуляции Южный Урускуль встречались реже, чем в фоновой (Рассоха), а в импактной выборке Бердениш они вообще не обнаружены.

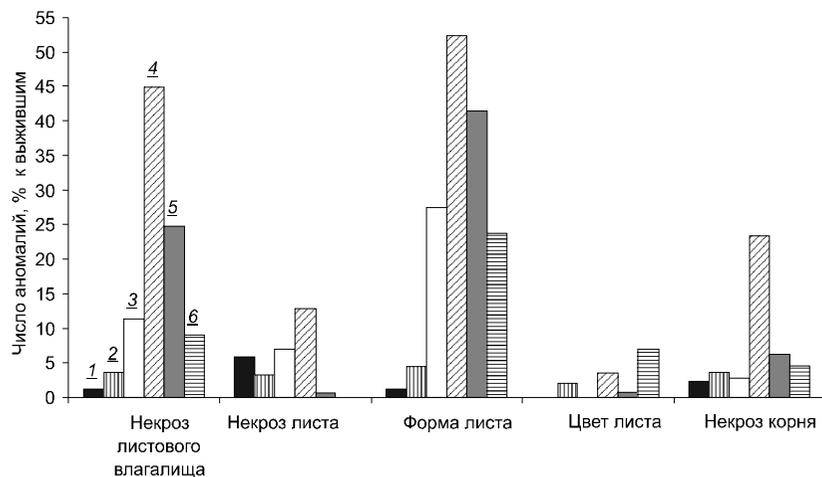


Рис. 3.17. Аномалии в развитии, отмеченные у проростков костреца безостого. Ценопопуляции: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – ЗГ ВУГЗа, 4 – Северный Урускуль, 5 – Южный Урускуль, 6 – Бердениш.

Провокационное облучение способствовало выявлению у проростков всего спектра морфологических нарушений. При этом у семенного потомства из разных ценопопуляций обнаружены значимые различия по частоте встречаемости морфозов. В качестве примера приведем данные по хлорофильным нарушениям. Из рис. 3.18 видно, что в обеих фоновых выборках (Рассоха и Шеелит) число проростков с хлорофильными аномалиями после облучения увеличилось несущественно, в то время как в выборках из зоны ВУРСа их доля по сравнению с необлученным контролем значительно возросла ($p < 0.05$).

Однако характер зависимости числа морфозов от уровня загрязнения места произрастания материнских растений определить не удалось. Можно только констатировать, что хроническое облучение в широком диапазоне доз индуцирует генетическую нестабильность, проявляющуюся в повышенной частоте встречаемости разных типов морфозов.

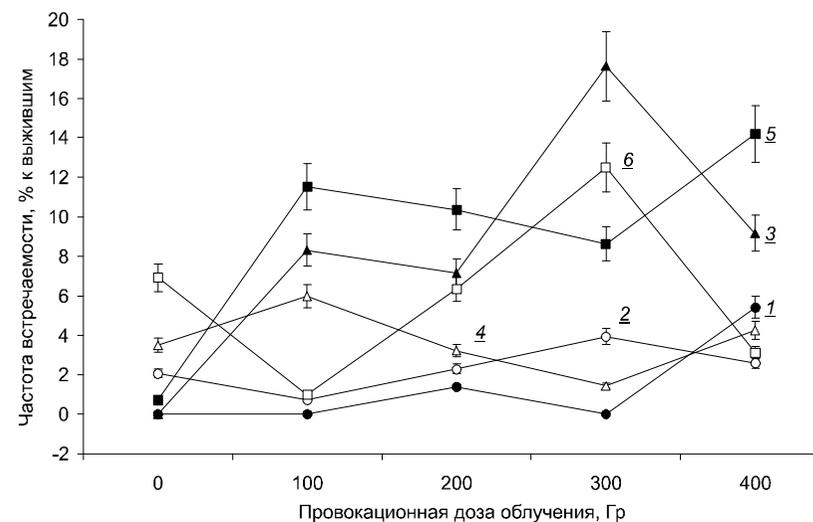


Рис. 3.18. Частота встречаемости проростков костреца безостого с хлорофильными нарушениями в зависимости от дозы провокационного облучения. Обозначения ценопопуляций 1–6 см. на рис. 3.17.

Таким образом, семенное потомство из фоновых ценопопуляций костреца безостого характеризуется наиболее высокими

показателями жизнеспособности. В зоне ВУРСа качество семенного потомства из разных ценопопуляций существенно различалось, при этом какой-либо связи между выживаемостью проростков и дозовыми нагрузками в местах произрастания материнских растений не выявлено. Наиболее радиочувствительными оказались буферная (ЗГ ВУГЗа) и импактная (Бердениш) выборки, отличавшиеся низкой выживаемостью и без провокационного облучения. Мутабельность семенного потомства из облучаемых ценопопуляций значительно выше, чем в фоновых выборках. В условиях провокационного облучения частота встречаемости морфозов в выборках зоны ВУРСа многократно увеличилась, в то время как скрытая мутабельность фоновых ценопопуляций была относительно невысокой и стабильной.

Подорожник средний (*Plantago media* L.) — многолетнее травянистое поликарпическое растение из сем. Plantaginaceae Juss. с прикорневой розеткой листьев и безлиственными цветоносами-стрелками, достигающими в высоту 30 см. Листья эллиптические с 7–9 жилками, острые, опушенные, с клиновидным основанием, переходящим в короткий черешок. Соцветие — цилиндрический колос. Цветки бледно-розовые, тычинки в 5 раз длиннее трубки венчика. Синантропный вид, встречается повсеместно. Вид тетраплоидный: $2n = 24, x = 6$ (Дмитриева, Парфенов, 1991). Размножается семенами или вегетативно за счет отделения от главного розеточного побега дочерних потомков — рамет. Цветки опыляются в основном ветром, иногда насекомыми, а при отсутствии перекрестного опыления самоопыляются (Онтогенетический атлас..., 2000).

Жизнеспособность семенного потомства. Выборки подорожника среднего из фоновой (Шеелит) и буферной (Тыгиш) ценопопуляций по всхожести семян, выживаемости проростков, числу растений с настоящим листом и длине корней (рис. 3.19) значимо не различались ($p = 0.14–0.57$).

Аналогичное заключение можно сделать на основании анализа посемейной изменчивости признака «длина корней» (рис. 3.20). Частотное распределение показателя свидетельствует о левосторонней асимметрии с ярко выраженным эксцессом в буферной выборке (мода равна 5 мм, медиана — 6 мм, $KS = 0.198, p < 0.01$), в фоновой ценопопуляции распределение также отклонялось от нормального гауссовского ($KS = 0.208, p < 0.01$).

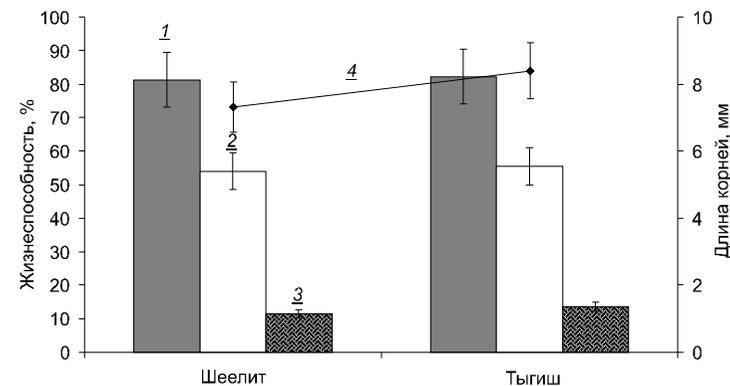


Рис. 3.19. Показатели жизнеспособности семенного потомства подорожника среднего: 1 — всхожесть, 2 — выживаемость, 3 — листообразование, 4 — длина корней.

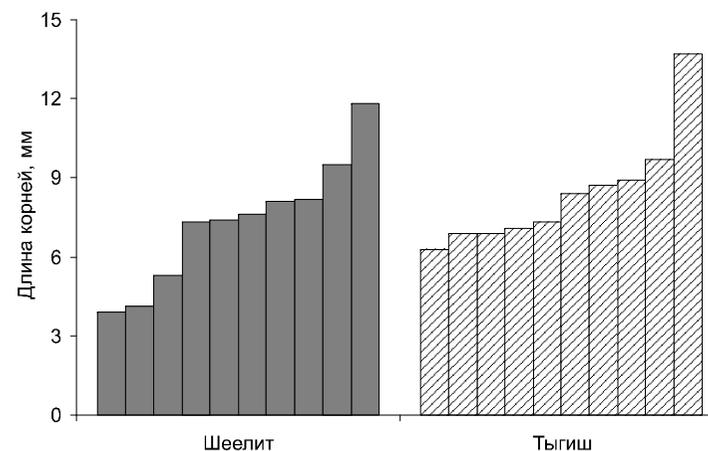


Рис. 3.20. Посемейная изменчивость длины корней у семенного потомства 10 растений подорожника среднего из двух ценопопуляций.

Радиочувствительность семенного потомства. Представителей семейства подорожниковых, и в частности *Plantago media* L., Е.И. Преображенская (1971) относит к радиочувствительным видам. Показано (Журавская и др., 1997), что семенное потомство подорожника среднего, произрастающего в экстремальных погодных условиях Центральной Якутии, обладает способностью сохранять гомеостаз в широком диапазоне доз облучения.

Для изучения радиочувствительности семян нами был использован широкий диапазон доз, включая малые (от 5 до 250 Гр). По энергии прорастания и всхожести семян значимых различий между вариантами не обнаружено ($p > 0.05$). Более информативным оказался критерий «выживаемость проростков». Кривую «доза–эффект» по этому показателю можно условно разделить на две части: первая часть — плечо дозовой кривой, включающей относительно малые дозы, — характеризует способность организмов поддерживать гомеостаз при усилении действия фактора за счет систем защиты и репарации. Проецируя длину плеча на ось абсцисс, можно установить квазипороговую дозу (Гродзинский, 1989; Журавская и др., 1997). Как видно из рис. 3.21, наибольшая способность удерживать гомеостаз была характерна для буферной ценопопуляции.

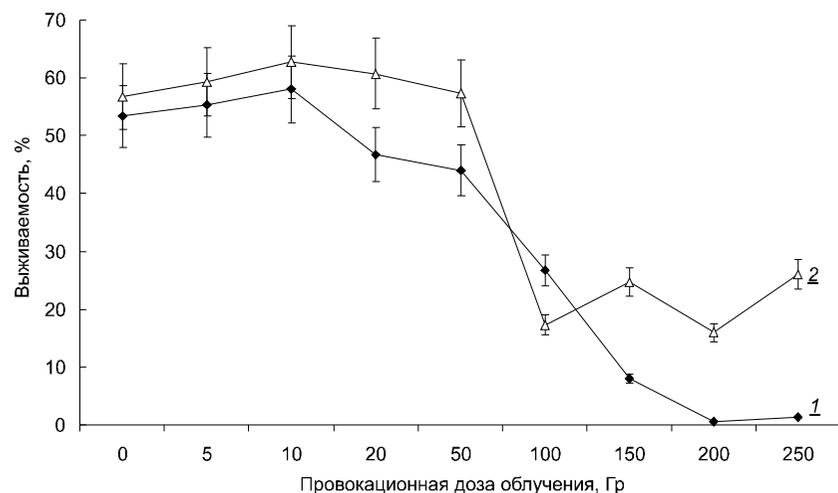


Рис. 3.21. Зависимость выживаемости проростков подорожника среднего от облучения в широком диапазоне доз в ценопопуляциях Шеелит (1) и Тыгиш (2).

Вторая часть дозовой кривой — наклонный участок, характеризует радиорезистентность самих восстановительных систем, и вновь в буферной выборке отмечена значимо большая устойчивость к дополнительному облучению по сравнению с фоновой ценопопуляцией ($p = 0.0001$). Возможно, это свидетельствует о преадаптации, сформировавшейся в условиях радионуклидного

загрязнения местообитания. Однако эффект этот оказался неустойчивым.

На следующий год исследовали изменчивость радиочувствительности семенного потомства посемейно, выбрав в качестве провокационной дозу 250 Гр (рис. 3.22). У половины растений фоновой ценопопуляции всхожесть семян снижалась, у остальных она либо не изменялась, либо повышалась. Семенное потомство растений буферной выборки в большинстве случаев после облучения обладало пониженной всхожестью.

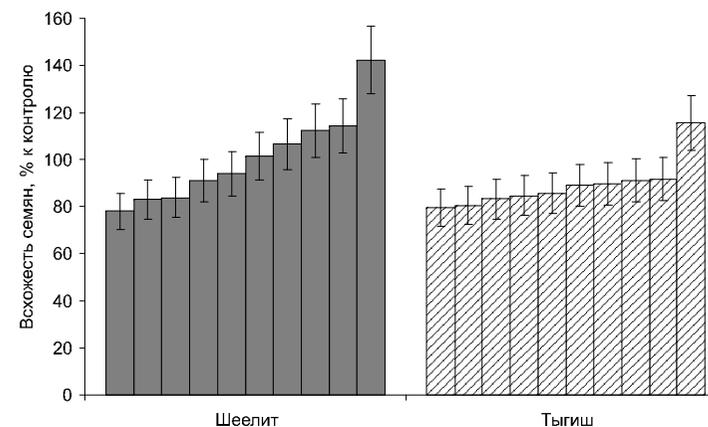


Рис. 3.22. Индивидуальная изменчивость всхожести у семенного потомства 10 растений подорожника среднего после облучения в дозе 250 Гр.

Мутабельность семенного потомства. Результаты исследования показали, что в хронически облучаемой ценопопуляции частота встречаемости проростков с глубокими изменениями всех органов была примерно в 7 раз выше (рис. 3.23), чем в фоновой выборке ($p = 0.031$). В буферной выборке часто встречались скрученные проростки (5.9%), диапазон посемейной изменчивости составил от 0 до 44.4%, а в фоновой — 0.96% (от 0 до 11%). Эти изменения в морфогенезе связаны с неравномерностью скорости клеточного деления и определяются генетически (Карпинская, Бузовкина, 2005). Нарушения гелиотропизма у проростков в буферной ценопопуляции встречались в 23 раза чаще, чем в фоновой выборке. Частота встречаемости проростков с некрозами была сходной в исследованных ценопопуляциях ($p = 0.53$),

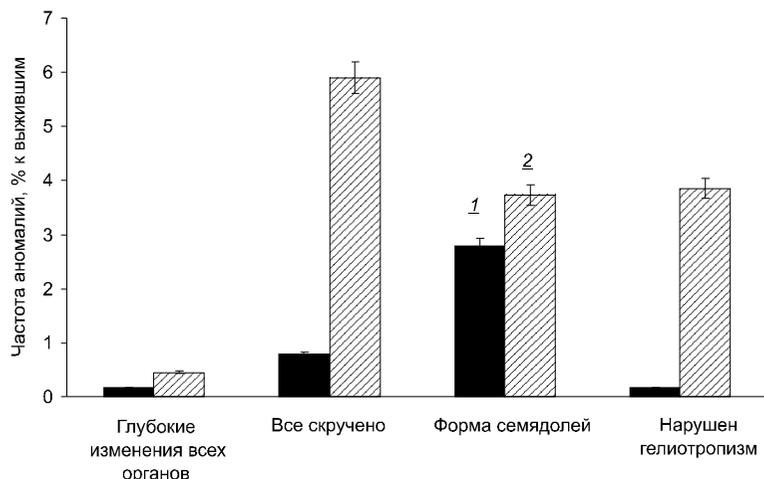


Рис. 3.23. Частота встречаемости некоторых аномалий в развитии у проростков подорожника среднего в ценопопуляциях Шеелит (1) и Тыгши (2).

однако способность восстанавливать ростовые процессы за счет образования боковых корней в фоновой ценопопуляции была в 7 раз выше, чем в буферной ($p = 0.011$).

Таким образом, семенное потомство подорожника среднего из буферной ценопопуляции по жизнеспособности не отличалось от фоновой выборки, но мутабельность его была выше. В первый год семена из буферной выборки обладали большей радиостойчивостью, но на следующий год эффект оказался противоположным.

Гравилат алеппский (*Geum aleppicum* Jacq.) — многолетний стержнекорневой поликарпик из сем. Rosaceae Juss. с коротким толстым корневищем. Стебли прямостоячие, жестковолосистые. Прикорневые листья длинночерешковые, перисторассеченные. Стеблевые листья тройчатые с крупными прилистниками. Цветки ярко-желтые на толстых прямостоячих цветоносах. Перекрестноопыляемое растение, размножается семенами. Плод орешек, по всей поверхности жестковолосистый. Гемикриптофит, мезофит. Встречается в разреженных лесах, на склонах холмов, по берегам рек и на обочинах дорог (Куликов, 2005). Вид полиплоидный: $2n = 42$, $x = 7$ (Дмитриева, Парфенов, 1991).

Жизнеспособность семенного потомства. Процесс прорастания семян в фоновой ценопопуляции (Рассоха) проходил более

дружно ($p = 0.0075-0.0097$), чем в импактных (Южный и Северный Урускуль) выборках (рис. 3.24). Различия по всхожести семян между ценопопуляциями незначимы (однофакторный дисперсионный анализ, $p = 0.877$), а по выживаемости проростков и скорости листообразования отмечена тенденция снижения показателей в градиенте загрязнения.

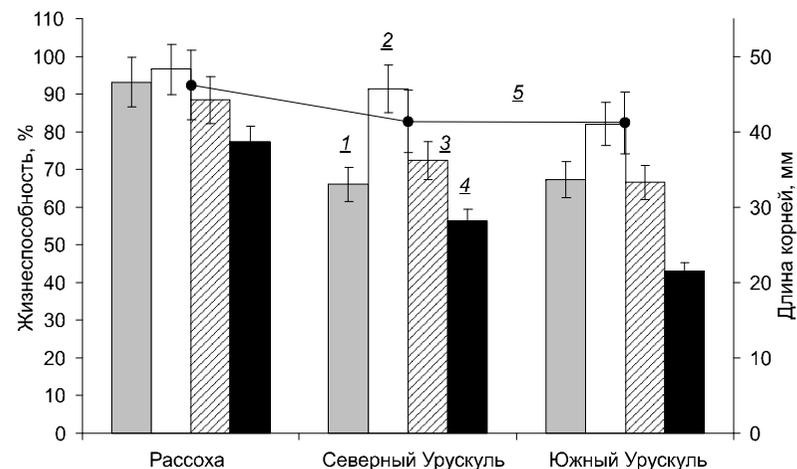


Рис. 3.24. Показатели жизнеспособности семенного потомства гравилата из разных ценопопуляций: 1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корней.

Отметим, что только в фоновой выборке встречались проростки с двумя и более настоящими листьями (2.8%). Исследованные выборки не различались по длине корней ($p = 0.108-0.945$). К особенностям проростков фоновой ценопопуляции можно отнести усиленное формирование боковых корней (у 79.6% проростков), в то время как в импактной выборке Южный Урускуль их было значительно меньше — 54.5% ($p = 0.0089$). Импактная ценопопуляция Северный Урускуль занимала промежуточное положение — число проростков с боковыми корнями составило 63.8% и значимо не отличалось от других выборок ($p = 0.064-0.255$).

Радиочувствительность семенного потомства. Гравилат — один из немногих видов, у которых реакция на дополнительное облучение проявилась по энергии прорастания. Преобразовав данные в % к собственному необлученному контролю, мы уста-

новили, что уже при облучении в дозе 100 Гр этот показатель значительно снижается ($F(8, 45) = 4.24, p = 0.00075$). В одной (Северный Урускуль) из двух импактных выборок процессы подавления были выражены максимально, а фоновая ценопопуляция занимала промежуточное положение по радиоустойчивости (рис. 3.25). Однако по всхожести семян все различия между ценопопуляциями нивелировались.

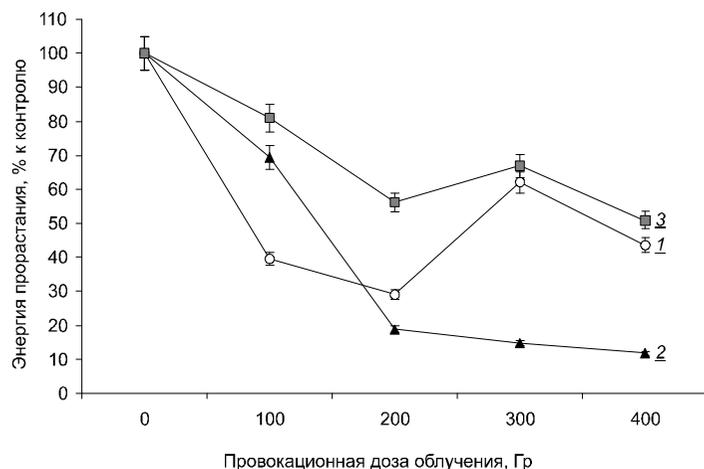


Рис. 3.25. Энергия прорастания семян гравилата алектского в зависимости от дозы дополнительного облучения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Северный Урускуль, 3 – Южный Урускуль.

На следующей стадии роста зависимость выживаемости проростков от дозы провокационного облучения проявилась достаточно четко (рис. 3.26, а). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает ее значимое снижение при действии облучения лишь в импактной ценопопуляции Северный Урускуль ($F(4, 15) = 3.86, p = 0.024$). Эффект провокационного облучения очень ярко проявился по ростовым показателям. Для гравилата оцененная по числу проростков с настоящими листьями $ЛД_{100}$ составила 200 Гр (рис. 3.26, б). Значимые различия между фоновой и хронически облучаемыми выборками отмечены только при дозе облучения 100 Гр ($p = 0.00019–0.0104$), причем меньшая радиоустойчивость была характерна для фоновой выборки, а максимальная – для импактной Южный Урускуль.

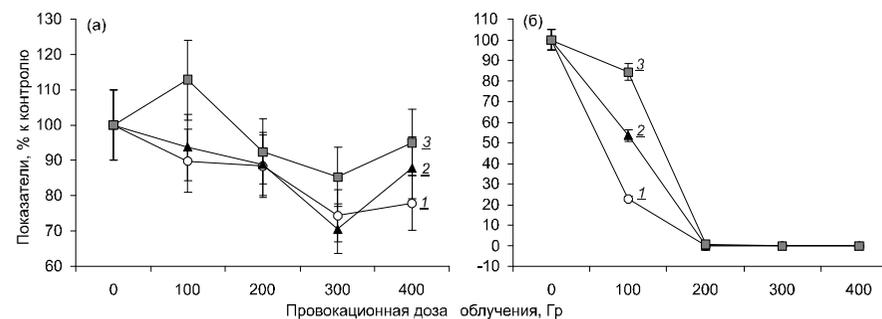


Рис. 3.26. Выживаемость (а) и скорость листообразования (б) у проростков гравилата в зависимости от дозы провокационного облучения (1–3 см. на рис. 3.25).

Провокационное облучение вызвало сходное снижение длины корней у проростков гравилата из разных ценопопуляций (рис. 3.27, фото 8). Скорость ростовых процессов экспоненциально снижалась с увеличением дозы облучения ($R^2 = 0.884–0.919$). При облучении в дозах 200–400 Гр рост корней практически прекратился.

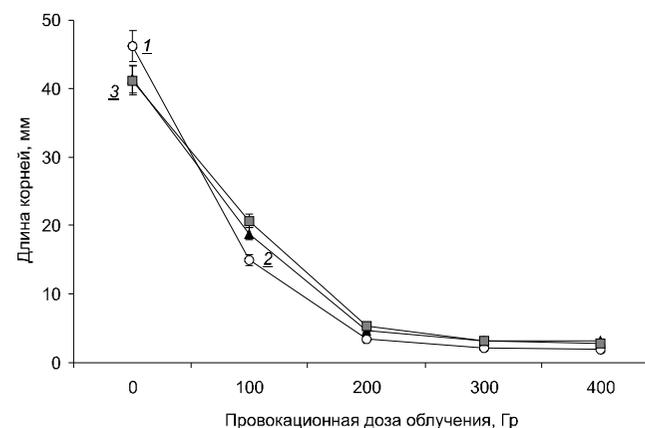


Рис. 3.27. Зависимость длины корней у проростков гравилата от дозы провокационного облучения (1–3 см. на рис. 3.25).

Мутабельность семенного потомства. Доля проростков гравилата с деформацией всех органов существенно различалась в

выборках ($\chi^2(2) = 37.04, p \ll 0.01$): на фоновой территории (Рассоха) она была незначительной (6% от числа выживших проростков), а на импактном участке Южный Урускуль — в 2 раза выше (рис. 3.28). Кроме того, во второй импактной ценопопуляции чаще по сравнению с фоновой выборкой ($\chi^2(2) = 161.0$ и $\chi^2(2) = 37.79$ соответственно) встречались проростки с нарушенной формой семядолей и листьев (Каримуллина, Антонова, 2007).

Некрозы семядолей также чаще встречались у семенного потомства из импактных ценопопуляций ($F(2, 9) = 16.87, p = 0.0009$). Такие аномалии в развитии проростков, как некрозы корней, нарушение гео- и гелиотропизма, хлорофильные нарушения листьев, отмечались реже и значимых различий между выборками не обнаружено ($p = 0.38-0.74$). По совокупности данных о разных типах нарушений мутабельность в импактных ценопопуляциях гравилата была выше, чем на фоновом участке.

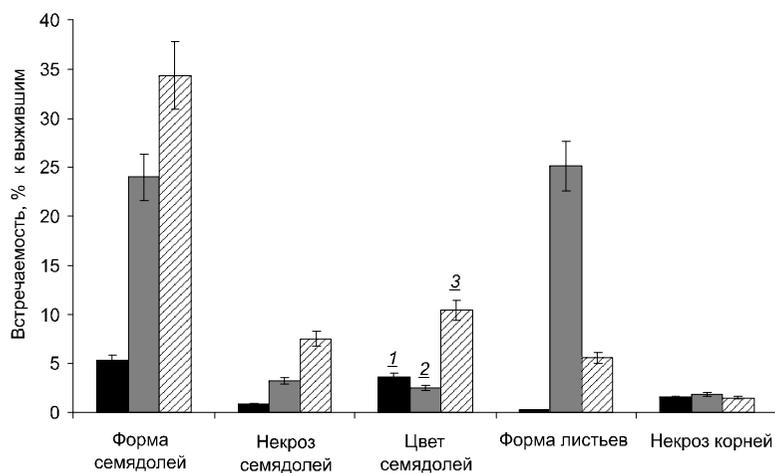


Рис. 3.28. Частота встречаемости проростков с морфозами в разных ценопопуляциях гравилата (1–3 см. на рис. 3.25).

Провокационное облучение вызвало существенные изменения в проявлении морфологических аномалий. Так, с одной стороны, число проростков с некрозами корней после облучения существенно возросло во всех выборках ($F(8, 45) = 10.56, p \ll 0.00001$), что свидетельствует о прямом поражающем дей-

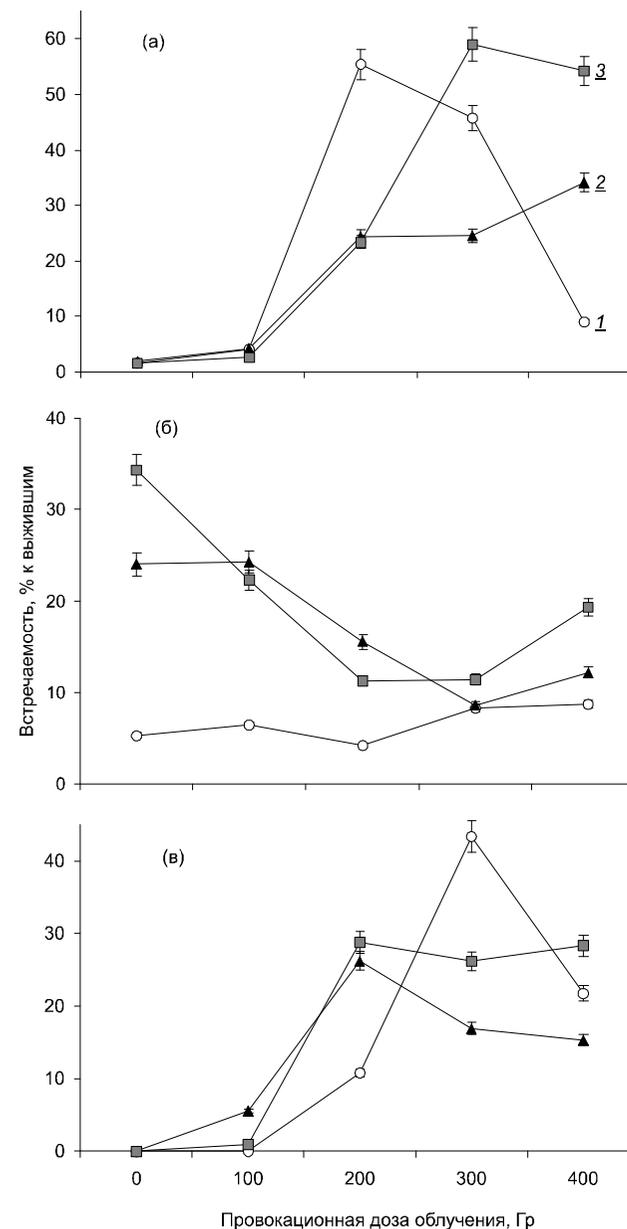


Рис. 3.29. Частоты встречаемости различных аномалий у гравилата в условиях провокационного облучения: а — некрозы корней, б — нарушения формы семядолей, в — изменение цвета гипокотилей и эпикотилей; 1–3 см. на рис. 3.25.

ствии острого облучения (рис. 3.29, а). С другой стороны, доля проростков с нарушением формы семядолей в импактных выборках уменьшилась до фонового уровня, который оставался стабильно низким на всем протяжении дозовой кривой (рис. 3.29, б).

Кроме того, в результате дополнительного облучения появились новые морфологические нарушения, которые не встречались в вариантах без облучения: изменение у значительной доли проростков цвета гипокотыля и эпикотыля (типа хлорофильных мутаций **anthocyana**, **violacea** и **purpura**) (рис. 3.29, в). Данную реакцию у гравилата можно рассматривать как адаптивную особенность, поскольку антоцианы являются мощными антиоксидантами. Подобный феномен мы отмечали и у проростков щавеля конского.

Таким образом, жизнеспособность семенного потомства гравилата алеппского из импактных ценопопуляций ВУРСа была понижена по сравнению с фоновой выборкой, хотя различия невелики. Радиоустойчивость семенного потомства оказалась сходной во всех выборках независимо от уровня радиоактивного загрязнения в местах их формирования. Мутабельность, оцененная по частоте встречаемости разных типов морфологических аномалий у проростков, в ценопопуляциях гравилата из зоны ВУГЗа была выше, чем в фоновой выборке.

Икотник серый (*Berteroa incana* L.) — однолетнее или двулетнее травянистое растение из сем. Brassicaceae Burnett высотой от 40 до 60 см. Стебель, начиная с середины, ветвистый. Листья копьевидные. Белые цветки средней величины собраны в соцветия. Цветет с конца июня до поздней осени. Растет по степям, сухим лугам, вдоль дорог, по опушкам, залежам и в сорных местах (Куликов, 2005). Размножается семенами. Вид диплоидный: $2n = 16, x = 8$ (Дмитриева, Парфенов, 1991).

Жизнеспособность семенного потомства. Семена икотника, собранные в разных ценопопуляциях, всходили дружно (рис. 3.30), энергия прорастания и всхожесть семян были высоки, особенно в импактной ценопопуляции Бердениш (CI варьировал от $-0.219 \dots -0.281$ до $-0.047 \dots -0.102$). Однако на стадии формирования настоящих листьев произошла массовая гибель проростков.

По выживаемости проростков и числу растений с настоящими листьями выборки фоновых участков (Рассоха, Шеелит) не

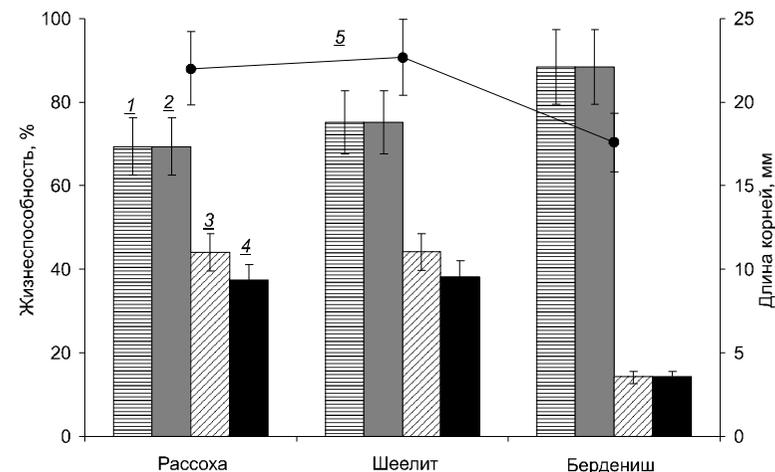


Рис. 3.30. Показатели жизнеспособности семенного потомства икотника серого из разных ценопопуляций. 1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корней.

различались ($CI = -0.111 \dots + 0.111$). В импактной ценопопуляции Бердениш эти показатели были значительно ниже ($CI = 0.199-0.393$). Отметим, что 36–37% проростков из фоновых выборок имели по 2 настоящих листа и более, в импактной таких проростков было лишь 23%. По длине корней различий между ценопопуляциями не выявлено (F -критерий, $p < 0.316-0.892$). Об успешности роста проростков свидетельствует также формирование боковых корней. В фоновых выборках боковые корни развились у 85–100% проростков, а в импактной выборке — только у 78.8%.

Радиочувствительность семенного потомства икотника на дополнительное облучение по энергии прорастания и всхожести семян была сходной, поэтому ниже рассматривается зависимость «доза–эффект» только по всхожести семян. Поскольку различия по этому показателю между выборками были значительны и без облучения, для более четкого выявления эффекта облучения мы трансформировали абсолютные значения в относительные — в % к собственному необлученному контролю. Из рис. 3.31, а видно, что снижения всхожести семян не произошло ($F(8, 30) = 0.667, p = 0.716$), и можно отметить лишь тенденцию к стимуляции показателя при некоторых дозах облучения.

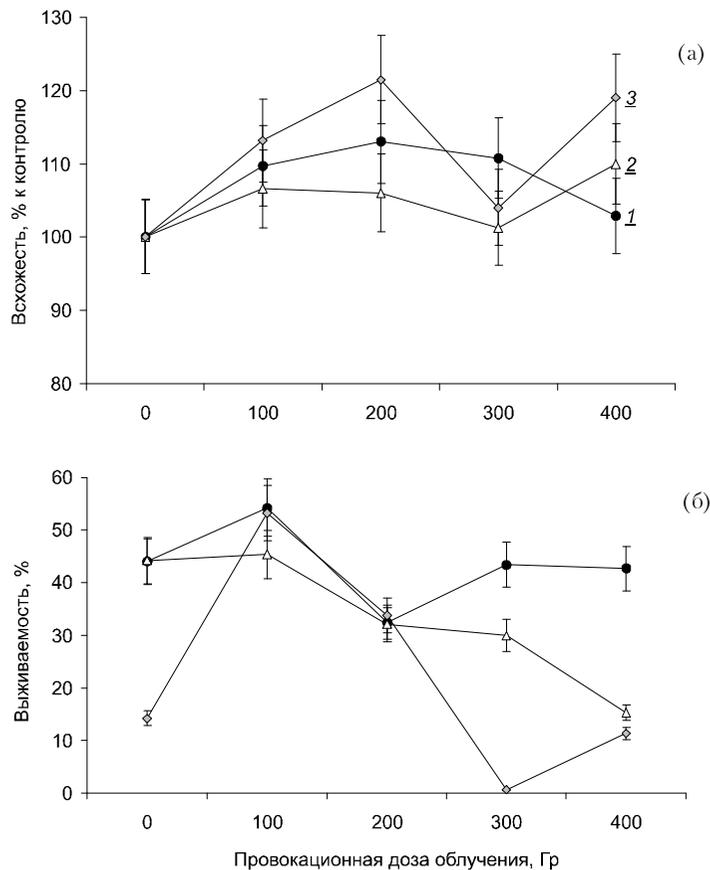


Рис. 3.31. Всхожесть семян (а) и выживаемость проростков (б) икотника после провокационного облучения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – Бердениш.

Через месяц по выживаемости проростков (см. рис. 3.31, б) значимого повреждающего эффекта провокационного облучения в фоновых выборках (Рассоха, Шеелит) не было обнаружено ($F(4, 10) = 0.208-0.919$, $p = 0.489-0.928$). В импактной ценопопуляции Бердениш и без облучения произошел массовый отпад проростков, форма кривой «доза–эффект» резко отклонялась от классической S-образной. В целом можно констатировать, что фоновые выборки статистически значимо не различались даже при максимальных дозах облучения ($p = 0.141-0.981$), т.е. норма реакции вида невелика; наименее устойчивой оказалась

импактная ценопопуляция (фактор «облучение» значим, $F(4, 10) = 10.18$, $p = 0.0015$).

Аналогичный вывод получен и при анализе ростовых параметров (скорости формирования настоящих листьев и росту корней). Максимальное подавляющее действие провокационного облучения на процесс листообразования (рис. 3.32, а) отмечено в импактной ценопопуляции (различия с фоновыми выборками значимы, $p = 0.009-0.026$). Две фоновые выборки не различались между собой ($p = 0.157-0.531$) по скорости формирования листьев в условиях дополнительного облучения. По длине корней проростков наблюдается та же зависимость — наиболее чувствительными к дополнительному облучению оказались проростки из импактной ценопопуляции (рис. 3.32, б). Различия в реакции на облучение между двумя фоновыми выборками по длине корней незначительны ($p = 0.177-0.937$).

Поскольку мы измеряли длину корней каждого проростка, это позволило проанализировать частотное распределение показателя для разных выборок. В фоновой ценопопуляции Рассоха установлена небольшая левосторонняя асимметрия признака ($KS = 0.098$, $p > 0.20$; $W = 0.925$, $p = 0.00002$). Распределение длины корней у проростков второй фоновой ценопопуляции Шеелит близко к нормальному ($KS = 0.084$, $p > 0.20$; $W = 0.941$, $p = 0.00043$), а в импактной выборке Бердениш оно характеризуется левосторонней асимметрией с эксцессом ($KS = 0.187$, $p < 0.01$; $W = 0.843$, $p \ll 0.000001$).

Мутабельность семенного потомства. Из всего многообразия морфозов у проростков икотника наиболее часто встречались некрозы корней и семядолей, а также нарушения цвета семядолей (рис. 3.33). Значимые различия (F-критерий, $p = 0.00094-0.016$) по числу проростков с некрозами корней обнаружены между импактной и фоновыми ценопопуляциями. Полностью скрученные растения, так же как и проростки с некрозами листьев, встречались только в фоновых выборках (Рассоха и Шеелит).

Исследованные ценопопуляции по частоте встречаемости хлорофильных нарушений и некрозов семядолей не различались ($p = 0.158-0.957$). Дополнительное облучение во многих случаях способствовало выявлению скрытой мутабельности, но у икотника в условиях провокации при изменении абсолютных значе-

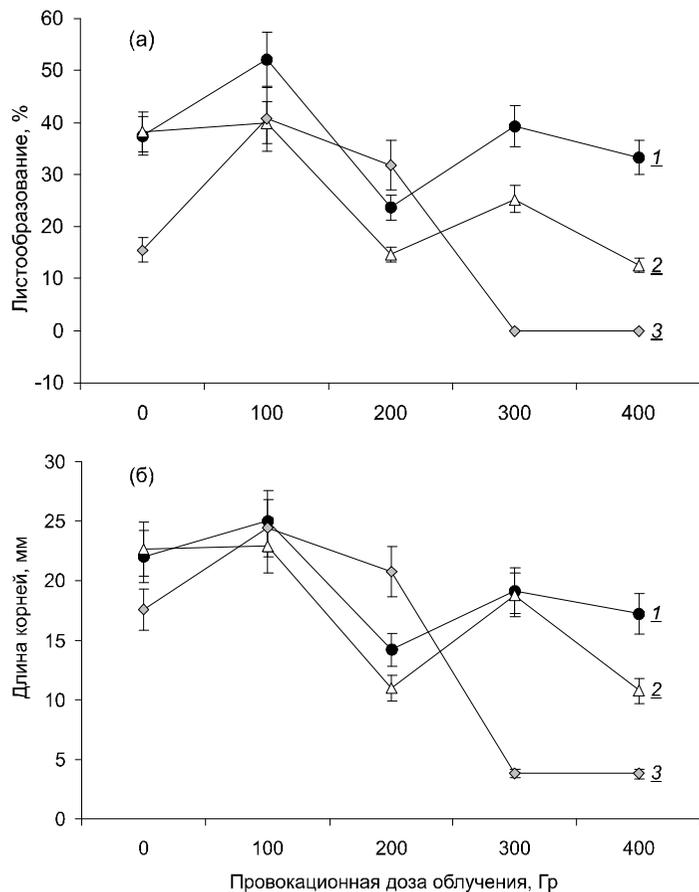


Рис. 3.32. Скорость листообразования (а) и длина корней (б) у проростков икотника в зависимости от дозы провокационного облучения (1–3 см. на рис. 3.31).

ний частоты встречаемости тех или иных нарушений общие закономерности остались прежними.

Таким образом, по жизнеспособности семенного потомства две фоновые ценопопуляции (Рассоха и Шеелит) икотника серого не различались, а выборка из импактной зоны (Бердениш) уступала им по выживаемости проростков, скорости формирования листьев и росту корней. Радиоустойчивость семян, сформировавшихся на загрязненной территории, была ниже, чем в фоновых выборках. В отношении мутабельности выборок из разных

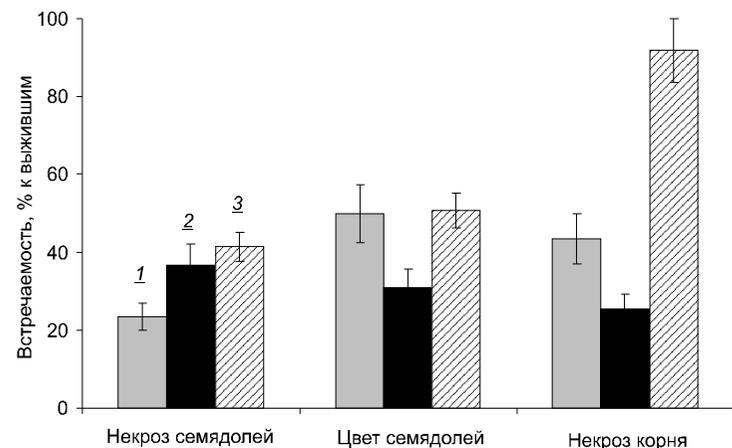


Рис. 3.33. Частота встречаемости проростков икотника с различными аномалиями в развитии. Обозначения ценопопуляций 1–3 см. на рис. 3.31.

ценопопуляций можно заключить, что некоторые типы аномалий в развитии встречались только у семенного потомства фоновых ценопопуляций, однако у проростков импактной ценопопуляции значительно чаще развивались некрозы корней.

Бодяк щетинистый (осот розовый) *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. — многолетнее растение из сем. Asteraceae высотой от 30 до 150 см. Стебель бескрылый, ветвистый, внизу голый, в верхней части паутинистый. Листья цельные, продолговатые, лишь изредка перисто-лопастные или перисто-раздельные, по краям — колючезубчатые. Корзинки на верхушках стеблей собраны в метельчатые соцветия. Цветки сиреневато-розовые. Цветет с конца июня до середины октября. Сорное растение; встречается в самых различных растительных сообществах на полях, огородах, пустырях, в мусорных местах, по берегам водоемов. Часто растет на лесных опушках, по обочинам дорог и полей (Определитель..., 1994). Вид полиплоидный.

Жизнеспособность семенного потомства. Проращивание семян показало (рис. 3.34), что их энергия прорастания и всхожесть, а также выживаемость проростков были низкими во всех ценопопуляциях, но особенно в импактных (Северный и Южный Урускуль, Бердениш). Наибольшее прогностическое значение имеют ростовые показатели. Сравнение хронически облучаемых и фоновых ценопопуляций по числу проростков с настоящими листьями

выявило значимое снижение этого параметра в градиенте радионуклидного загрязнения ($F(5, 17) = 3.57, p = 0.022$). Самые короткие корни были у проростков из импактной ценопопуляции Бердениш. В этой выборке через месяц развитие боковых корней отмечено у 33.3% растений, в то время как в других вариантах — у 40–42%.

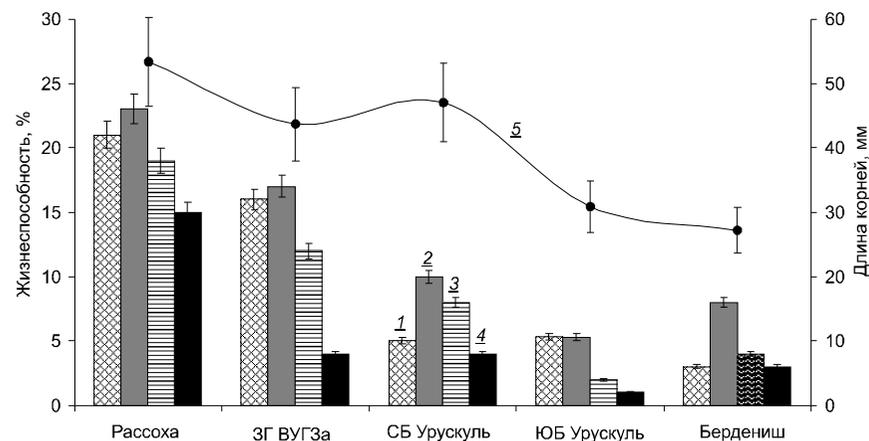


Рис. 3.34. Основные показатели жизнеспособности семенного потомства бодяка из разных ценопопуляций: 1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корней.

Радиоустойчивость семенного потомства. Семена из разных ценопопуляций дополнительно облучали в дозах 100–400 Гр. Поскольку данные по энергии прорастания и всхожести семян сходны, рассмотрим последний показатель. Из рис. 3.35 видно, что с увеличением дозы облучения всхожесть семян из импактных выборок (Северный и Южный Урускуль) не отличалась от необлученного контроля, а значимое снижение наблюдалось только в фоновой (Рассоха) ценопопуляции ($F(4, 15) = 4.27, p = 0.017$).

Особенность импактной выборки Бердениш проявилась в значимой стимуляции ($F(4, 15) = 3.40, p = 0.036$) прорастания семян на всем протяжении дозовой кривой, за исключением дозы 400 Гр. Форма кривой «доза–эффект» буферной выборки отклонялась от типичной S-образной. Однако значимых различий по радиоустойчивости между всеми выборками не отмечено (двухфакторный дисперсионный анализ, $F(20, 77) = 1.65, p = 0.0617$).

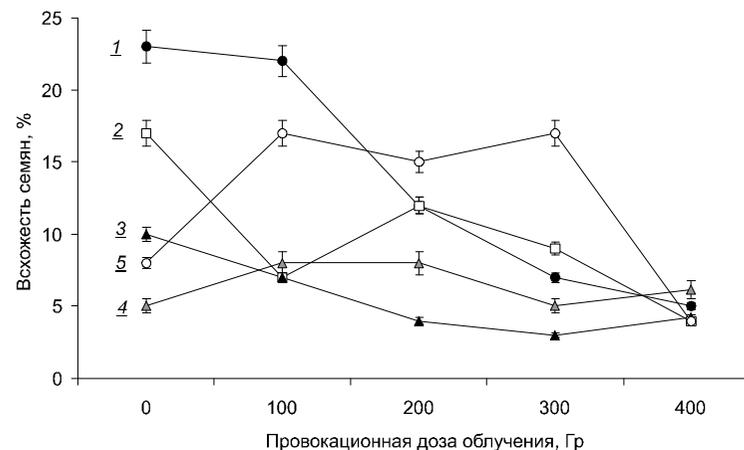


Рис. 3.35. Всхожесть семян бодяка в условиях провокационного облучения. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Западная граница ВУГЗа, 3 — Северный Урускуль, 4 — Южный Урускуль, 5 — Бердениш.

Более определенно о радиочувствительности семенного потомства из разных ценопопуляций можно судить по ростовым показателям. Как видно из рис. 3.36, а, в большинстве выборок настоящие листья у проростков после облучения в дозе 200 Гр не развивались. Широкий спектр ответных реакций наблюдается при дозе 100 Гр: семена импактной ценопопуляции Бердениш демонстрируют эффект стимуляции, импактной Южный Урускуль — отсутствие различий с необлученным контролем, в импактной выборке Северный Урускуль настоящие листья у проростков не развивались, а скорость листообразования у проростков фоновой (Рассоха) и буферной (Западная граница ВУГЗа) ценопопуляций снизилась до 60 и 25% соответственно. Различия между выборками по скорости роста листьев значимы (F -критерий, $p = 0.000001–0.004$).

Дополнительное облучение в широком диапазоне доз привело к снижению длины корней (рис. 3.36, б) у проростков во всех выборках ($F(4, 65) = 17.72, p = 0.000001$). При этом снижение показателя с ростом дозы проходило постепенно, и только в импактной выборке Северный Урускуль наблюдалось отклонение в ходе кривой «доза–эффект». Какого-либо преимущества в радиоустойчивости семенного потомства фоновой выборки (Рассоха) не отмечено.

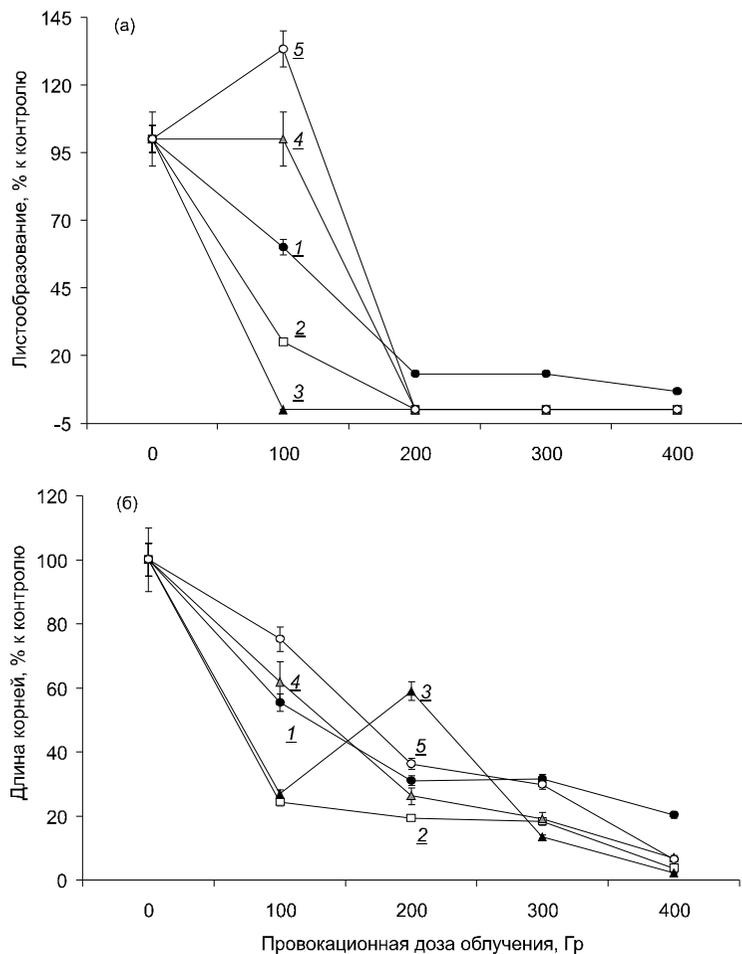


Рис. 3.36. Зависимость между числом проростков с листьями (а), длиной корней проростков (б) и провокационным облучением в разных ценопопуляциях бодяка (1–5 см. на рис. 3.35).

Мутабельность семенного потомства. У бодяка отмечены разнообразные морфологические нарушения: изменения цвета и формы семядолей, волосовидные листья, скрученность гипокотилей и корней проростков, некрозы корней и семядолей, нарушенный геотропизм. Характер их проявления зависел не только от уровня радиоактивного загрязнения местообитания, но и от дозы провокационного облучения. Например, некрозы семядолей

у проростков (рис. 3.37, а) без дополнительного облучения в большинстве выборок встречались редко (2.5–5.6%), за исключением буферной (Западная граница ВУГЗа) и импактной (Южный Урускуль) ценопопуляций (25%). После провокационного облучения в некоторых выборках частота встречаемости некрозов снизилась (рис. 3.37, б), а в других повысилась без какой-либо определенной связи с условиями, в которых формировались семена и величиной дозы провокационного облучения. Подобная реакция наблюдалась и по некрозам корней. Как видно на фото 9, у растений с некрозами корней наблюдалось восстановление роста за счет образования боковых корешков. Отметим, что в фоновой выборке (Рассоха) диапазон variability частоты встречаемости всех типов морфозов был относительно невелик.

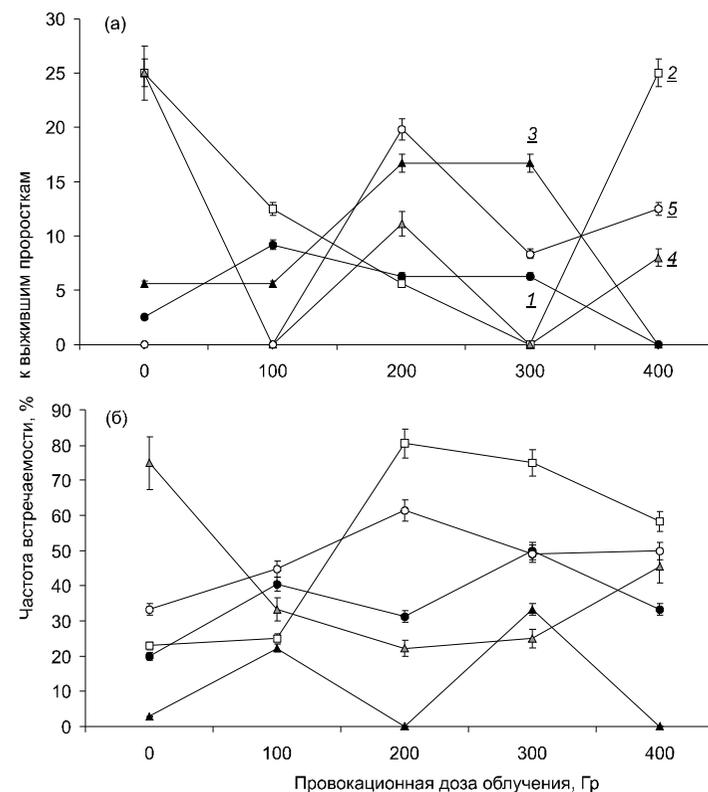


Рис. 3.37. Частоты встречаемости проростков бодяка с некрозами семядолей (а) и корней (б) после провокационного облучения (1–5 см. на рис. 3.35).

Таким образом, жизнеспособность семенного потомства бодяка щетинистого в градиенте радиоактивного загрязнения снижалась, а радиоустойчивость зависела от уровня загрязнения места произрастания материнских растений. Уровень мутабельности выборок из зоны ВУРСа отличался от такового в фоновой ценопопуляции. В варианте без провокационного облучения у фоновых проростков частота встречаемости морфозов была, как правило, минимальной и относительно стабильной. В выборках из зоны ВУРСа дополнительное облучение вызывало существенные изменения показателя без определенной связи с уровнем радиационного фона в природных локалитетах.

Крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) — одно из самых распространенных многолетних растений в нашем регионе. Синантропный вид из сем. Urticaceae, достигает более 1 м высоты. Корневище ползучее, в узлах покрыто пучками придаточных корней. Стебель прямой борозчатый, листья супротивные с прилистниками, покрыты жгучими волосками. Цветки мелкие однополые, зеленые, собраны в пазушных кистях: мужские — с четырехраздельным околоцветником и 4 тычинками, а женские — с одногнездной завязью. Опыляется ветром. Плод — орешек. Цветет с июня по август, семена созревают в конце августа — начале сентября. Размножение возможно как семенами, так и вегетативно. Вид полиплоидный: $2n = 48, x = 8$ (Дмитриева, Парфенов, 1991).

Крапива часто встречается в зоне ВУРСа. На некоторых площадках, где ранее располагались деревенские огороды, этот вид — несомненный доминант. Интерес к нему вызван также высокими концентрациями ^{90}Sr в вегетативной массе. Первые попытки прорастить семена крапивы были неудачными, всхожесть была очень низкой, и проростки быстро погибали в рулонной культуре. Поэтому мы провели серию экспериментов по изучению изменчивости жизнеспособности семян крапивы в течение года, пытаясь выявить присущие виду биоритмы и их изменчивость под влиянием хронического облучения. Для опытов использовали зрелые, выполненные семена без видимых повреждений. Проращивание проводили на следующий год после сбора семян — с сентября 2006 г. по август 2007 г., жизнеспособность оценивали по всхожести семян.

В ходе экспериментов было установлено, что всхожесть семян крапивы из одних и тех же выборок в разные периоды года

очень изменчива, хотя условия проращивания (температурный режим, качество воды, интенсивность освещения, продолжительность светового дня) были одинаковы. Биоритмы не всегда совпадали с физиологически благоприятными периодами в природных условиях (рис. 3.38). Например, подъем всхожести семян наблюдался глубокой осенью (ноябрь), весной (апрель) и летом (июнь).

В разных выборках подъемы и спады всхожести семян проявлялись синхронно. Исключение составили лишь ценопопуляции из зоны ВУРСа: например, осенний пик всхожести семян в импактной выборке Бердениш сдвинулся на декабрь; весенний пик в ценопопуляции Южный Урускуль был очень слабо выражен — фактическая всхожесть семян в феврале–мае не превышала 5%; летний пик у семян из буферной (Западная граница ВУГ-За) и импактной (Северный Урускуль) ценопопуляций вновь сместился на июль.

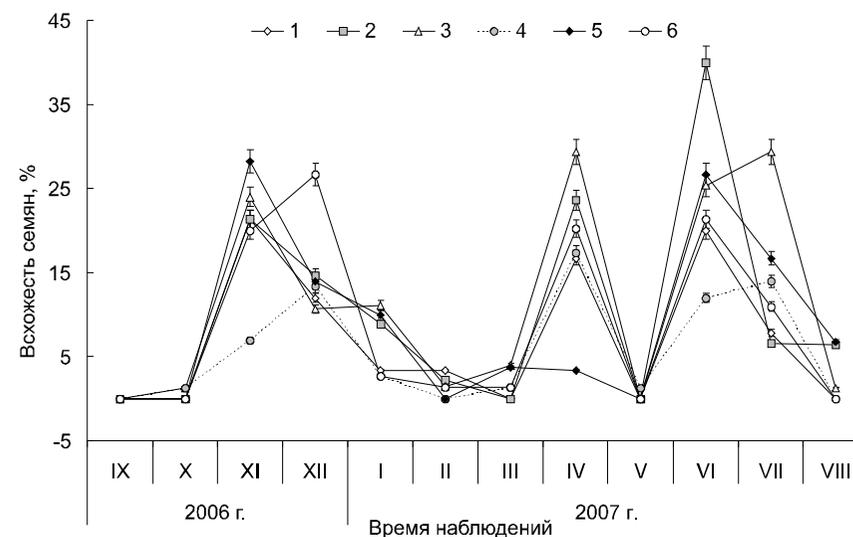


Рис. 3.38. Годовая динамика всхожести семян крапивы. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Шеелит, 3 — ЗГ ВУГЗа, 4 — Северный Урускуль, 5 — Южный Урускуль, 6 — Бердениш.

Радиочувствительность семенного потомства крапивы из разных ценопопуляций также была изменчивой в течение года. В апреле наиболее устойчивыми к провокационному облучению

были семена хронически облучаемых выборок, а в июне — фоновых. Годовая амплитуда колебаний всхожести семян в условиях провокационного облучения в дозе 250 Гр составила 0–33.3% (фоновые выборки), 0–5.4% (буферная) и 0–24.0% (импактные) при средних значениях 4.3–6.5%.

По результатам исследования можно заключить, что крапива двудомная не очень удобный объект для изучения биологических последствий хронического действия радиации из-за большой временной изменчивости показателей жизнеспособности семенного потомства и трудностей выращивания проростков в условиях ролонной культуры. Эти обстоятельства не исключают возможность ее дальнейшего радиоэкологического исследования как вида-индикатора с высокой способностью накапливать радионуклиды.

Для обобщения и анализа полученных данных по жизнеспособности, мутабельности и радиоустойчивости семенного потомства разных видов мы использовали принцип выявления значимых различий ($p < 0.05$) между ценопопуляциями зоны ВУРСа с фоновыми выборками по ряду ключевых критериев. Из табл. 3.2 видно, что выживаемость проростков на ранних этапах онтогенеза у большинства видов из зоны ВУРСа достоверно не отличалась от фоновых выборок или была понижена (звездчатка злаковая, кострец безостый, икотник серый). Ростовые показатели (скорость формирования листьев, длина корней), характеризующие сохранность апикальных меристем, скорость деления клеток, фактически оценивают способность проростков к дальнейшему развитию. У проростков разных видов из загрязненной зоны эти показатели в большинстве случаев были ниже, чем в фоновых выборках. По скорости формирования листьев подавляющий эффект отмечен у проростков 9 ценопопуляций, а по длине корней — у 7 из 11 исследованных в зоне ВУРСа. Только у щавеля конского длина корней проростков из импактной выборки была больше, чем у растений из фоновой ценопопуляции. У крапивы оценить эффекты по критериям роста не удалось, так как проростки не доживали до конца эксперимента. Таким образом, можно констатировать, что эффекта гормезиса у семенного потомства разных видов, сформировавшихся в градиенте радиоактивного загрязнения, не обнаружено.

Оценка мутабельности по частоте встречаемости проростков с различными аномалиями в развитии показала, что в большинстве

Таблица 3.2. Анализ результатов исследования семенного потомства некоторых видов травянистых растений из ценопопуляций ВУРСа в сравнении с фоновыми выборками

Вид	Зона ВУРСа	Показатели жизнеспособности			Мутабельность	Показатели радиоустойчивости		
		Выживаемость	Листообразование	Длина корня		Выживаемость	Листообразование	Длина корня
Дрема белая (<i>Melastrium album</i>)	Буферная (1)	0	0	–	+	0	0	
	Импактная (2)	0	–	–	+	–; 0	–	
Щавель конский (<i>Rumex confertus</i>)	Буферная (1)	0	0	0	0	–	0	
	Импактная (3)	0	–	+; 0	+	–; +	–; +; 0	
Звездчатка злаковая (<i>Stellaria graminea</i>)	Импактная (2)	–	–	–	+	–	–	
	Буферная (1)	0	0	0	+	+	0	
Кострец безостый (<i>Trisetis inermis</i>)	Буферная (1)	–	–	–	+; 0	0	–	
	Импактная (3)	–	0; –	0; –	+; 0	0; –	0; –	
Гравилат алектский (<i>Geum aleppicum</i>)	Импактная (2)	0	–	0	+	0; +	0	
	Импактная (1)	–	–	0	0; +	–	–	
Икотник серый (<i>Berteroa incana</i>)	Буферная (1)	–	–	–	+	0; +	–	
	Импактная (3)	–	–	–	+	0; +	–; +	
Крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i>)	Буферная (1)	0; +	–	–	–	+; –; 0	–	
	Импактная (3)	0; –	–	–	–	+; –; 0	–	

Примечание. В оценках использован уровень значимости $p < 0.05$; «+» — показатель выше, чем в фоновых выборках; «–» — показатель ниже; «0» — различий не выявлено. Если ценопопуляций в импактной зоне было несколько (количество указано в скобках) и сравнительные оценки не совпали, данные приведены для каждой выборки отдельно.

ценопопуляций разных видов растений, испытывающих длительное облучение, мутационный процесс идет более интенсивно, чем в фоновых ценопопуляциях. Причем часть повреждений существует в семенах в скрытом виде и проявляется фенотипически только после дополнительного облучения. Определенной зависимости мутабельности семенного потомства от интенсивности хронического облучения материнских растений установить не удалось.

В первые десятилетия после Кыштымской аварии открытых данных о поражении травянистых растений, и в целом о ситуации в зоне ВУРСа было очень мало. Так, в работах (Тихомиров, 1972; Спиринов и др., 1985) отмечено, что дикорастущие травы устойчивее к облучению, чем древесные растения. Лучевые эффекты (дозы от 1 до 320 Гр) выражались у них в кратковременном угнетении или усилении ростовых процессов, в лучевых ожогах и разнообразных морфозах. Наиболее полное обобщение результатов 30-летнего исследования ВУРСа представлено в коллективной монографии (Экологические последствия..., 1993). Через два года после аварии в зоне ВУРСа появились изменения в составе и структуре травянистых сообществ. В первую очередь из состава сообществ выпали полностью или снизили проективное покрытие гемикриптофиты и хамефиты, у которых почки возобновления расположены на уровне поверхности почвы (Смирнов, 1993 б). В некоторых случаях изменения состава сообществ были вызваны не прямым действием радиации, а косвенными экологическими факторами — к этому сроку завершились дефолиация пораженных деревьев, усыхание ветвей и вывал стволов. Увеличение освещенности и количества осадков способствовало лучшему развитию травянистых растений — их надземная фитомасса возросла в 1.5–3.5 раза, главным образом за счет размножения светолюбивых видов: осоки горной, вейника лесного, мятлика полевого и др. (Тихомиров, 1972; Действие..., 1988). Эти выводы подтверждают исследования, выполненные в США на старых полях, расположенных вблизи полигонов для испытания ядерного оружия (Вудвелл, Остинг, 1968). Кроме того, крупномасштабные эксперименты с облучением природных сообществ от мощных γ -источников, проведенные в тропических лесах Пуэрто-Рико, в широколиственных лесах в штате Висконсин, в лесах

средиземноморского типа во Франции, в хвойно-лиственных лесах в штате Джорджия и в средней полосе России (Плэтт, 1968; Тихомиров, 1972; Смирнов и др., 1983; Действие..., 1988; Poinsot-Balaguer et al., 1991), показали, что растительные сообщества сохраняются при довольно интенсивном облучении. Существенные перестройки в них наблюдаются при накопленных дозах свыше 25 Гр.

Полученные нами результаты о высокой мутабельности семенного потомства разных видов в ценопопуляциях зоны ВУРСа согласуются с данными цитогенетических исследований, проведенных ранее сотрудниками Института общей генетики РАН под руководством академика Н.П. Дубинина. Авторы исходили из того, что спустя 5 лет после аварии произошло полное восстановление поврежденных сообществ, и из всех радиобиологических эффектов можно уловить только генетические повреждения (Дубинин и др., 1980; Дубинин, 2000; Кальченко, Шевченко, 2004). В качестве основного подхода был избран анализ цитогенетических изменений, учет хлорофильных и генных мутаций у растений, обитающих в условиях хронического облучения, и их потомков.

Многолетние исследования показали, что на загрязненных территориях мутационный груз у таких видов растений, как василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.), тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.), скерда кровельная (*Crepis tectorum* L.), репешок аптечный (*Agrimonia eupatoria* L.), значительно превышал фоновый уровень. У подорожников среднего и ланцетолистного (*Plantago media* L. и *P. lanceolata* L.), прозанника крапчатого (*Achirophorus maculatus* L.) и проломника северного (*Androsace septentrionalis* L.) превышение прослеживается на уровне тенденции (Черезанова и др., 1971; Шевченко и др., 1998; Кальченко и др., 1995, 2002; Абрамов и др., 2004). В перечисленных работах не анализировалась жизнеспособность растений из радиоактивно-загрязненной зоны, но авторы предполагали, что, поскольку вегетирующие растения были обильны и нормально развиты, ущерб на онтогенетическом и популяционном уровнях отсутствует.

Опираясь на цитогенетические показатели, указанные авторы выявили радиоадаптацию у растений, длительное время испытывающих радиационный стресс (Черезанова и др., 1971;

Шевченко и др., 1993). Усиление радиустойчивости происходило на фоне увеличения митотической активности и уменьшения спонтанной мутабельности. Были высказаны предположения о путях повышения радиустойчивости. Во-первых, под действием хронического облучения увеличивается изменчивость радиустойчивости и на основе этого реализуется отбор более радиустойчивых организмов в популяциях. Во-вторых, возможна реализация физиологической преадаптации к фактору радиоактивности (Шевченко и др., 1993). Однако сдвиг радиустойчивости организмов из зоны радиоактивного загрязнения при дополнительном остром облучении проявлялся не всегда (Шевченко и др., 1998). Кроме того, повышенная радиустойчивость, отмеченная на клетках по критерию хромосомные aberrации, зачастую не проявлялась на онтогенетическом уровне (Позолотина, 2001).

Полученная нами оценка адаптивного потенциала семенного потомства 9 видов растений из ценопопуляций зоны ВУРСа с помощью провокационного острого облучения показала, что у большинства из них подавляющий эффект облучения на уровне репрезентативных выборок из ценопопуляций был выражен в той же мере или даже сильнее, чем у фоновых растений.

Большой вклад в понимание ответной реакции популяций дикорастущих растений на радиоактивное загрязнение среды обитания внесли исследования в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (Фролова, Попова, 1990; Радиоэкологические исследования..., 1993; Шершунова, Зайнуллин, 1995; Воздействие..., 1996; Шевченко и др., 1995; 1999; Федотов и др., 2002). Наблюдения в 30-км зоне в первые годы после аварии свидетельствуют о том, что обеднения видового состава флоры и фауны не произошло. Исследование (Эколого-генетические последствия..., 1988) более 30 видов растений показало, что радиационная ситуация в первые годы после аварии не привела к ощутимым изменениям жизнеспособности и мутабельности семян у основной массы растений. Однако определенные эколого-генетические последствия, по крайней мере для некоторых видов растений, были установлены (Позолотина и др., 1991; Попова и др., 1992, 1994; Козубов, Таскаев, 2002; Geraskin et al., 2003). В результате исследований, выполненных в рамках программы FASSET, установлено, что радиобиологические эффекты у *Arabidopsis thaliana*, *Taraxacum*

officinale, *Pinus silvestris* в 30-км зоне аварии на ЧАЭС проявились интенсивнее, чем ожидалось (Beresford et al., 2005).

Рассмотренные в этой главе данные о состоянии семенного потомства некоторых травянистых видов растений в градиенте загрязнения в зоне ВУРСа позволяют заключить, что спустя полвека после аварии жизнеспособность семенного потомства, сформировавшегося в градиенте радиоактивного загрязнения, у большинства видов либо не отличается от фоновых выборок, либо снижена. Мутабельность семенного потомства в облучаемых ценопопуляциях у всех изученных видов повышена, а феномен радиоадаптации, т.е. повышенной устойчивости к γ -облучению, не выявлен. В следующих главах представлены результаты более детальных эколого-генетических исследований двух видов — *Taraxacum officinale* s.l. и *Plantago major* L., имеющих ряд общих экологических особенностей (розеточные формы, многолетние поликарпики), но различающихся по типу размножения.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОДУВАНЧИКА (*TARAXACUM OFFICINALE* S.L.) ИЗ ЗОНЫ ВУРСa

Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.) — многолетнее травянистое поликарпическое растение из сем. Asteraceae (Ермакова, 1990). В основании надземного побега имеется плагиотропная часть, которая функционирует как корневище. Перисто-раздельные листья одуванчика собраны в прикорневую розетку. Цветки многочисленные, золотисто-желтые, язычковые, собраны в соцветия в виде одиночных верхушечных корзинок. Цветет с весны до поздней осени, особенно обильно в мае–июне. Массовое созревание семян в исследованных нами ценопопуляциях наблюдается 7–15 июня. Общее количество семян колебалось от 50 до 250 шт. на корзинку.

Одуванчик — факультативный апомикт, в его популяциях встречаются как диплоиды, так и триплоиды (Кашин и др., 2005; Meirmans et al., 2003). Зародыши в семени в большинстве случаев образуются в результате нередуцированного партеногенеза без псевдогамии, т.е. их формирование происходит без оплодотворения из яйцеклетки с нередуцированным числом хромосом и не связано с воздействием пыльцевой трубки (Поддубная-Арнольди, 1976). Пыльца частично или полностью нежизнеспособна (Северюхина, 2004). Фактически потомство одного растения представляет собой семью или чистую линию. Помимо семенного, возможно и вегетативное размножение при помощи корневых отпрысков.

Вид полиморфный, но единого взгляда на его структуру и систематическое положение нет. Многие авторы в его пределах выделяют большое количество морфологических форм, вводимых иногда в ранг подвидов, микровидов или даже самостоятельных видов (Определитель..., 1994). В некоторых работах (Müller et al., 2006) показано, что экспрессия разнородных генов класса KNOX1 может индуцировать морфологические изменения листьев *Taraxacum officinale*. Мы придерживаемся понимания вида в широком смысле слова (Вавилов, 1931; Сукачев, 1975; Филиппченко, 1978) и считаем модификации одуванчика лекарствен-

ного морфологическими формами одного сложного вида *Taraxacum officinale* s.l. Отметим, что на исследованных нами участках доминировала форма *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil. (Определитель..., 1994). В экологическом отношении одуванчик лекарственный — мезофит (Ермакова, 1990). Растение светолюбивое, не выносит сильного затенения. Экологические факторы оказывают большое влияние на размеры, форму и изрезанность листьев (Работнов, 1956).

Вид относится к классу среднерadioустойчивых (Преображенская, 1971). Первое исследование одуванчика из зоны ВУРСa мы провели в 1991 г., собрав смесь семян с 50 растений на участке вблизи оз. Тыгиш (буферная зона ВУРСa) и на фоновых площадках вне зоны радиоактивного загрязнения. Проращивание семян в лабораторном эксперименте (Позолотина и др., 1992) показало, что выживаемость проростков на стадии образования настоящих листьев в выборке с буферного участка была значимо выше, чем в партиях из двух фоновых участков. Важно отметить, что ускорение темпов роста и развития проростков из зоны ВУРСa выходило за рамки вариабельности, характерной для фоновых выборок. При анализе качественных морфологических нарушений у проростков только в выборке из зоны ВУРСa обнаружены хлорофильные мутации.

Цитогенетическое исследование клеток корневой меристемы одуванчика проводили дважды — в феврале и июле, проращивая семена и фиксируя корешки на стадии первого митоза. Абсолютные значения уровня хромосомных aberrаций в разные месяцы существенно различались, но обнаруженная закономерность повышения в 2–4 раза числа хромосомных aberrаций у растений из зоны ВУРСa осталась неизменной. Проверка адаптационных возможностей семенного потомства с помощью провокационного облучения (Позолотина и др., 1992) показала, что выборки, сформировавшиеся в буферной зоне ВУРСa, обладали большей radioустойчивостью.

По совокупности этих данных можно заключить, что нами были обнаружены феномены гормезиса и радиоадаптации. Радиационный гормезис некоторые авторы (Кузин, 1991; Parsons, 2000) рассматривают как положительное, стимулирующее действие излучения на живые организмы. С другой стороны, оно свидетельствует о нарушении регуляции клеточного цикла

(Radiation hormesis, 1987; Boothman et al., 1998) и как следствие — о нарушении гомеостаза организма с выходом темпов роста и развития за пределы нормы реакции. Учитывая повышенный процент хромосомных aberrаций, однозначно рассматривать этот эффект как положительный вряд ли возможно.

Феномен радиоадаптации обусловлен физиологическими перестройками организмов в локальных ценопопуляциях в пределах нормы реакции на молекулярно-клеточном и онтогенетическом уровнях, а также генетическими изменениями и отбором в популяциях более радиоустойчивых форм (Шевченко, Помранцева, 1985). Важную роль в формировании повышенной радиоустойчивости играют системы репарации генома (Куликов и др., 1971; Wolf, 1998; Moustacchi, 2000).

В дальнейшем мы увеличили число исследуемых ценопопуляций одуванчика в буферной зоне. Накопленные дозы для материнских растений на площадках за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs , содержащихся в почвах, варьировали от 0.60 до 10.21 мГр/год, превышая фоновый уровень в 4–73 раза. У растений оценивали комплекс морфологических характеристик и качество семенного потомства. По всем параметрам выборки не отличались от контроля. Достоверное различие касалось только повышенной частоты aberrантных клеток в корневой меристеме проростков из буферных ценопопуляций (4.6 ± 1.1 — $6.7 \pm 0.7\%$) при фоновом уровне $2.1 \pm 0.8\%$, причем эффект не зависел от дозы, полученной родительскими растениями (Позолотина, 2003 а). Тест на устойчивость к дополнительному облучению также показал, что достоверных различий по радиоустойчивости между семенами с разных участков нет. Отсутствие проявления радиоадаптации во всех ценопопуляциях, в том числе и в той, где он был зафиксирован ранее, позволило сделать вывод о нестабильности этого эффекта (Pozolotina et al., 1998).

Существенный вклад в понимание проблемы отдаленных последствий действия радиации вносит исследование временной изменчивости жизнеспособности семенного потомства (Позолотина, 2001). Источником изменчивости в данном случае является комплекс экологических факторов, меняющийся в разные годы и обуславливающий особенности реализации генотипов в ценопопуляциях. Семенное потомство из буферной ценопопуляционной зоны ВУРСа (Тыгиш) исследовали в период с 1991 по 2004 г.

Чтобы исключить влияние фактора биологического старения, семена каждый год собирали с растений, находящихся на стадии развития «средневозрастные генеративные».

Анализ данных за четырнадцать лет (рис. 4.1) показывает, что диапазон изменчивости выживаемости семенного потомства на загрязненном участке существенно шире, чем в фоновой выборке. В 1991 г. проростки отличались большей выживаемостью. С 1993 по 1997 г. 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 период с 1998 по 2003 гг. (особенно в 1999 г.) жизнеспособность семенного потомства с буферного участка (Тыгиш) была достоверно ниже, чем на фоновой (Рассоха) площадке ($3.1 < t_{St} > 8.7$).

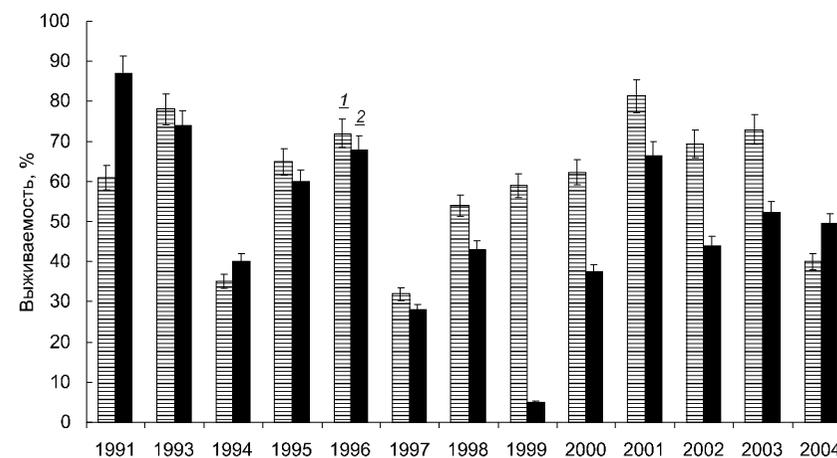


Рис. 4.1. Временная изменчивость жизнеспособности семенного потомства одуванчика в фоновой (1) и буферной выборках (2).

Выживаемость проростков в каждой ценопопуляции исследовали посемейно. Так, для урожая 1998 г. метод множественных сравнений Шеффе показал, что потомство шести растений из десяти значимо отличалось от среднего фонового уровня, и именно эти индивидуальные различия обусловили разницу средних величин. В 1999 г. значимо отличались все десять растений

($p < 0.01$). И только в 2004 г. в буферной ценопопуляции вновь сформировались более жизнеспособные семена, хотя опережающих темпов роста у проростков не обнаружено.

Результаты анализа частоты встречаемости аномальных проростков в потомстве фоновой и буферной ценопопуляций, выполненного посемейно (m_a), а также в среднем на выборку (m_c) приведены в табл. 4.1. В буферной ценопопуляции часто встречались проростки с мутацией типа **monopteros**, у которых отсутствовали гипокотиль и корень, а семядоли были утолщенными и мелкими (Лутова и др., 2000). Посемейный анализ (m_a) в пределах каждой ценопопуляции выявил значительные различия между семьями по числу потомков с таким нарушением. Так, в буферной выборке количество проростков с мутацией типа **monopteros** в разных семьях варьировало от 0 до 33.3%, а в фоновой — от 0 до 4.4%. Значительной была частота встречаемости проростков с отклонениями в форме семядолей (сросшиеся, раздвоенные, закрученные, разного размера), но достоверной разницы между фоновой и буферной ценопопуляциями по этому типу нарушений не обнаружено.

Таблица 4.1. Частота встречаемости аномальных проростков (m_c) в ценопопуляциях с разным уровнем радионуклидного загрязнения

Год	Участок	Изменения				
		всех органов	семядолей		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
	Буферный	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
	Буферный	5.3±1.5*	25.6±4.1	4.3±2.1	8.0±3.1	1.0±0.5
2000	Фоновый	1.6±0.08	12.9±1.3	0.9±0.2	0.26±0.03	0.4±0.1
	Буферный	10.9±0.6*	13.1±2.2	1.8±0.3	—	0.1±0.02
2001	Фоновый	1.0±0.20	16.0±3.1	0.9±0.2	0.2±0.05	—
	Буферный	1.4±0.15	14.0±2.4	0.6±0.1	0.1±0.04	0.23±0.05
2002	Фоновый	2.3±0.4	25.7±3.8	2.8±0.5	3.9±0.6	0.31±0.06
	Буферный	1.1±0.1	20.8±3.3*	6.4±0.8*	0.5±0.2*	0.71±0.12

* — Различия между буферным и фоновым участками значимы (расчеты проведены с использованием анализа пропорций для независимых выборок).

Хлорофильные нарушения в семядолях и листьях также встречались в изучаемых выборках, хотя различия между популяциями были незначительны. Но в 2002 г. в буферной ценопопуляции диапазон посемейной изменчивости доли проростков с изменением цвета семядолей составил 0–23.7%, а в фоновой ценопопуляции — 0–7.1%. Выделив в отдельную группу проростки с хлорофильным нарушением типа **albaviridostriata** (фото 10), мы также получили значимые различия между фоновой и буферной выборками (F -критерий, $p = 0.007$).

Особое внимание при анализе морфозов мы уделяли некрозам корней, семядолей и гипокотилей, так как причин их возникновения несколько. С одной стороны, это может быть биогенное влияние, например поражение тканей патогенными грибами. С другой стороны, показано (Томилов и др., 2001), что некрозы корней возникают у проростков при мутации определенных генов. Ранее нами (Ульянова, Хорош, 2002) было обнаружено, что, как правило, различия между выборками из разных зон по числу проростков с некрозами корней отсутствовали ($p = 0.053$). Однако при провокационном облучении в фоновой ценопопуляции проявилась большая способность проростков к восстановлению роста за счет образования боковых корней ($p = 0.00001$).

В 2002 г. из всего многообразия аномалий значимо чаще в буферной ценопопуляции у проростков встречались некрозы семядолей ($p = 0.0001$). Этот тип поражения также может свидетельствовать о генетическом изменении. В работе (Томилова и др., 2001) показано, что образование некрозов семядолей связано с мутацией, в основе которой лежит инсерция определенного участка ДНК. Отметим, что провокационное облучение способствовало выявлению скрытых повреждений. Так, число проростков с некрозами листьев в буферной выборке после облучения значительно возросло (рис. 4.2), тогда как в фоновой — снизилось.

Цитогенетический анализ семян на примере 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% (920 анафаз), различия статистически достоверны при $p < 0.05$. В спектре хромосомных нарушений преобладали фрагменты. Важно отметить, что дополнительное облучение семян с фонового участка вызвало повышение числа хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы: при облучении в дозе 100 Гр — на порядок величин (11.1±2.1), а в дозе 250 Гр — в 30 раз (35.6±4.9). У семенного потомства из зоны ВУРСа значимо

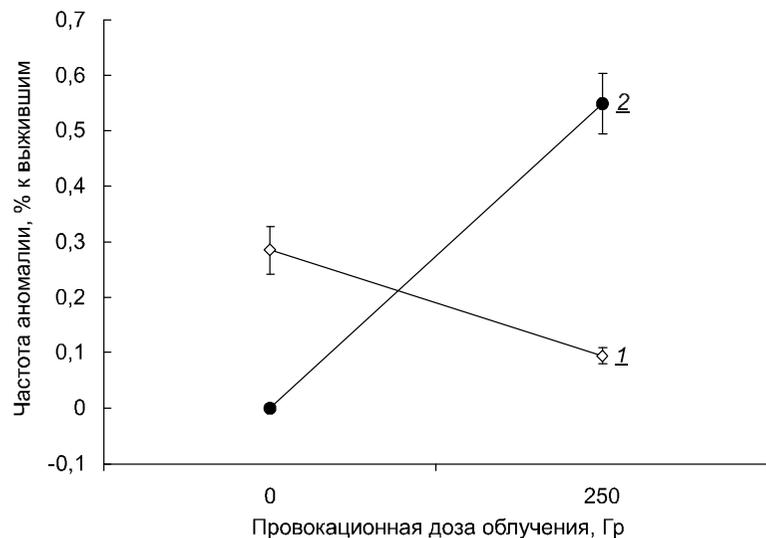


Рис. 4.2. Изменение доли проростков одуванчика с некрозами настоящих листьев в выборках: 1 – фон (Шеелит), 2 – буферная (Тыгиш).

увеличился уровень аберраций только после облучения в дозе 250 Гр (20.1 ± 3.5), а при дозе 100 Гр число повреждений существенно не повысилось (7.3 ± 2.7). Подобные результаты были получены ранее и другими авторами (Черезанова и др., 1971; Дубинин и др., 1980; Шевченко, Померанцева, 1985), и именно они составляют суть феномена цитогенетической радиоадаптации.

Мы выявили противоречие в проявлении эффектов дополнительного облучения, оцененных по цитогенетическим и морфологическим параметрам. На клеточном уровне по числу хромосомных аберраций у растений с фонового участка повреждающий эффект был более сильным, в то время как по выживаемости и скорости развития проростков различий с необлученным контролем не отмечалось. У растений из буферной зоны ВУРСа достоверно снизилась скорость роста листьев и корней, а повышение числа хромосомных аберраций после провокационного облучения было не столь значительным (Позолотина, 2003 а). Это может свидетельствовать об интенсивных процессах элиминации поврежденных меристематических клеток и медленном восстановлении пролиферативного пула за счет деления уцелевших клеток у проростков буферной выборки (Гудков, 1985).

Таким образом, длительное существование локальной ценопопуляции в условиях воздействия малых доз радиации приводит к генетической нестабильности растений. На клеточном уровне она проявилась в повышении числа хромосомных аберраций, на организменном — в изменении темпов роста и развития на ранних этапах онтогенеза, на популяционном — в увеличении частоты встречаемости морфологических аномалий и широкой амплитуде изменчивости разных показателей жизнеспособности. Причем эффект гормезиса, так же как и феномен радиоадаптации, проявляются в облучаемой ценопопуляции неустойчиво. Этому может способствовать и прямое влияние малых доз радиации, способных порождать эффекты синергизма или антагонизма при взаимодействии с другими экологическими факторами среды (Петин и др., 1998).

С 2003 г. в анализ были включены импактные ценопопуляции одуванчика, произрастающие в головной части ВУРСа, где дозовые нагрузки на растения на 3–4 порядка величин выше, чем в фоновой зоне. В это же время мы впервые начали изучать изменчивость ферментных систем растений. В 2003 г. фоновые выборки значительно различались по всхожести семенного потомства и скорости листообразования проростков (CI варьировал от $(-0.114) - (-0.063)$ до $(-0.045) - (-0.003)$). Различия между буферной и обеими фоновыми ценопопуляциями были установлены по всем показателям ($CI = (0.06 - 0.173) - (0.129 - 0.240)$), за исключением длины корней (F -критерий, $p = 0.85$) и процесса листообразования в паре «фонная Рассоха – буферная Тыгиш» (табл. 4.2).

Наименее жизнеспособное семенное потомство сформировалось в импактной ценопопуляции одуванчика, а наиболее — в фоновых выборках. Как и в прошлые годы, в условиях хронического облучения был обнаружен большой диапазон изменчивости выживаемости проростков. Коэффициенты вариации в фоновых выборках составили 17.2–17.8%, в то время как в буферной — 31.5%, а в импактной — 71.5%.

Данные о жизнеспособности семенного потомства анализировали посемейно (рис. 4.3), в каждой ценопопуляции были взяты семена из 10 семей, которые проращивали по отдельности в 4-х повторностях (по 50 шт. в каждой). Результаты наглядно показывают, каким образом происходит отбор в популяциях ВУРСа

Таблица 4.2. Жизнеспособность семенного потомства одуванчика из зоны ВУРСа

Ценопопуляция		Всхожесть семян, %	Выживаемость проростков, %	Число проростков с листьями, %	Длина корня, мм
2003 г.	Фоновая				
	Рассоха	72.7±3.5	70.7±3.6	33.2±5.9	43.8±3.2
	Шеелит	76.1±4.4*	73.0±4.8	41.2±3.3*	48.3±1.7
	Буферная (Тыгиш)	57.5±6.1*	52.3±5.7*	31.7±4.2	47.5±3.8
	Импактная (Бердениш)	23.8±9.6*	21.7±9.7*	7.6±4.5*	22.6±7.7**
2004 г.	Фоновая				
	Рассоха	79.0±1.7	53.5±7.9	1.0±1.1	7.7±0.9
	Шеелит	58.2±10.4*	40.1±7.1*	0.0	2.9±0.5**
	Буферная (Тыгиш)	67.0±3.9*	49.5±2.8	7.0±3.9*	10.2±2.1**
	Импактная (Бердениш)	18.1±4.7*	15.1±4.6*	2.5±1.7*	10.0±4.7**

* – Различия с одной или с обеими фоновыми ценопопуляциями значимы при анализе пропорций для независимых выборок (CI);

** – различия значимы при использовании критерия множественных сравнений Фишера, $p < 0.05$.

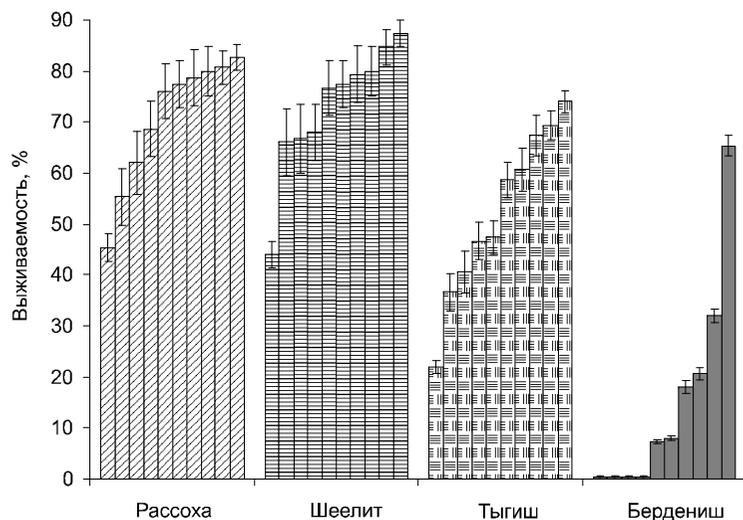


Рис. 4.3. Посемейная изменчивость выживаемости проростков одуванчика из разных ценопопуляций (2003 г.).

при условии, что накопленные даже за весь период онтогенеза дозы (15–17 Гр за 20 лет) слишком малы, чтобы вызывать гибель растений. Очевидно, что каждая из 20 семей фоновой зоны имеет высокие шансы оставить потомство в популяции в будущем. В импактной выборке полноценное потомство сформировалось только в одной семье, определенную долю могут внести семена еще пяти растений, а у четырех семей такие шансы фактически отсутствуют. По-видимому, так проявляется эффект пролонгированного облучения в малых дозах, повреждающих в первую очередь самую чувствительную генеративную систему. Буферная ценопопуляция в этом смысле занимает промежуточное положение: выживаемость проростков в некоторых семьях снижена, но ситуация не такая критическая, как в импактной выборке.

В 2004 г. сравнение двух фоновых ценопопуляций по жизнеспособности семенного потомства показало, что норма реакции вида в зависимости от условий среды может быть широкой. Для этого года были характерны замедленные процессы роста корней и листьев во всех вариантах (см. табл. 4.2). Семенное потомство импактной ценопопуляции обладало низкой всхожестью и выживаемостью по сравнению с другими выборками ($CI = (-0.057) - (0.525) - (-0.001) - (0.679)$).

Очень важной характеристикой ценопопуляций является индивидуальная изменчивость скорости ростовых процессов у семенного потомства. Частотное распределение признака «длина корня» изучали в 10 семейных выборках из каждой ценопопуляции, число проростков в семье от 60 до 120 шт. В фоновых ценопопуляциях около 33% семей характеризовались распределением признака, близким к гауссовскому ($KS = 0.10, p > 0.20$). В остальных семейных выборках наблюдалось отклонение в виде правосторонней асимметрии, или они имели двухвершинные кривые распределения признака ($KS = 0.08 - 0.14, p < 0.05$). В первом случае это свидетельствует о доминировании в группах проростков с длиной корня выше средних значений, а во втором — о наличии дифференциации в семейной выборке.

В буферной ценопопуляции только у двух семейных выборок распределение длины корня было близко к нормальному ($KS = 0.08, p > 0.20$). В остальных семьях обнаружены бимодальные, левосторонне асимметричные, правосторонне асимметричные и полимодальные кривые распределения длины корня.

В импактной ценопопуляции близкое к гауссовскому распределение отмечено только в одной семейной выборке ($KS = 0.08$, $p > 0.20$). Остальным семьям было присуще левосторонне асимметричное распределение с эксцессом ($KS = 0.25$, $p < 0.01$).

Для анализа объединенных семейных выборок, характеризующих разные ценопопуляции, частотные распределения длин корней трансформировали в процентные отношения. Это позволяет сравнивать ценопопуляции по вкладу проростков с разными длинами корней в каждый класс вариационной кривой. Из рис. 4.4 видно, что частотные распределения признака во всех исследованных ценопопуляциях одуванчика отличались от нормального. Особенность фоновой выборки проявилась в наличии плато в области низких значений показателя. Значения моды и медианы были равны между собой (50 мм), а среднее значение длин корней проростков фоновой выборки близко к ним (48 мм). Диапазон изменчивости признака составил 1–115 мм. Для обеих ценопопуляций из зоны ВУРСа отмечен пик в области малых значений длин корней, а для буферной характерно также увеличение диапазона изменчивости признака (1–150 мм).

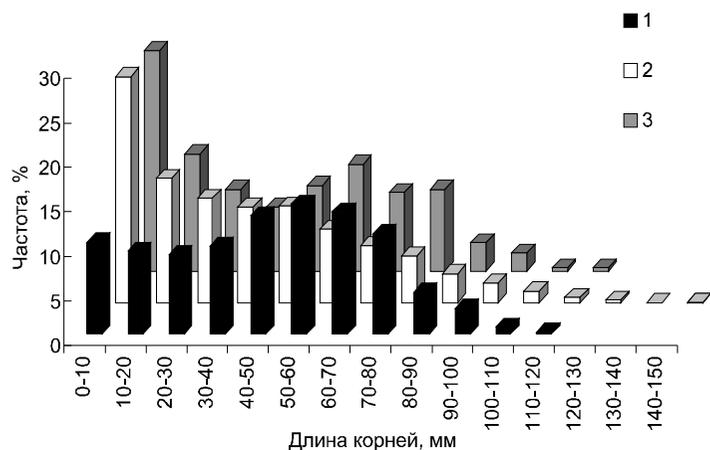


Рис. 4.4. Частотное распределение по длине корней проростков одуванчика из ценопопуляций: 1 – фоновая (Рассоха), 2 – буферная (Тыгиш), 3 – импактная (Бердениш).

Для выявления адаптивного потенциала и скрытой изменчивости радиочувствительности семенного потомства мы использо-

вали дополнительное облучение в дозах 100 – 400 Гр. Поскольку дозовые кривые по всхожести семян и выживаемости проростков были практически идентичны, подробнее остановимся на последнем критерии. Абсолютные значения выживаемости мы трансформировали в % к собственному необлученному контролю, что позволило сравнивать эффекты у разных ценопопуляций.

Установлено (рис. 4.5), что при облучении во всем диапазоне доз выживаемость проростков фоновых ценопопуляций (Рассоха и Шеелит) менялась незначительно (в пределах 1 – 8%). Такие же небольшие колебания выживаемости отмечены и у проростков буферной выборки (Тыгиш), в этом случае показатель был немного ниже, чем в необлученном контроле. Для импактной ценопопуляции Бердениш изначально была характерна низкая выживаемость проростков. Облучение еще больше подавило их жизнеспособность. По методу множественных сравнений Шеффе значимые различия по выживаемости были установлены между импактной ценопопуляцией и другими выборками ($p < 0.001$), а между фоновыми и буферной ценопопуляциями они были значимы только при облучении в дозе 200 Гр ($p = 0.048$).

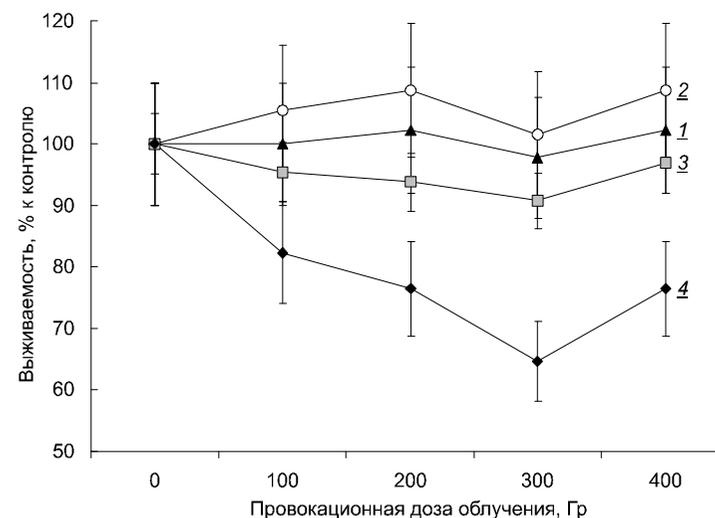


Рис. 4.5. Зависимость выживаемости проростков одуванчика от дозы провокационного облучения. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – Тыгиш, 4 – Бердениш.

Мы рассмотрели изменение скорости ростовых процессов у семенного потомства при провокационном облучении. Число проростков, имеющих настоящие листья, в обеих фоновых ценопопуляциях снижалось постепенно по мере увеличения дозы. Этим выборкам были свойственны классические S-образные дозовые зависимости (рис. 4.6). Для буферной выборки характерны как стимуляция ростовых процессов (в 1.4 раза), так и их резкое подавление. У проростков импактной выборки уже при дозе облучения 100 Гр настоящие листья не развивались. Различия между ценопопуляциями значимы ($p < 0.001$).

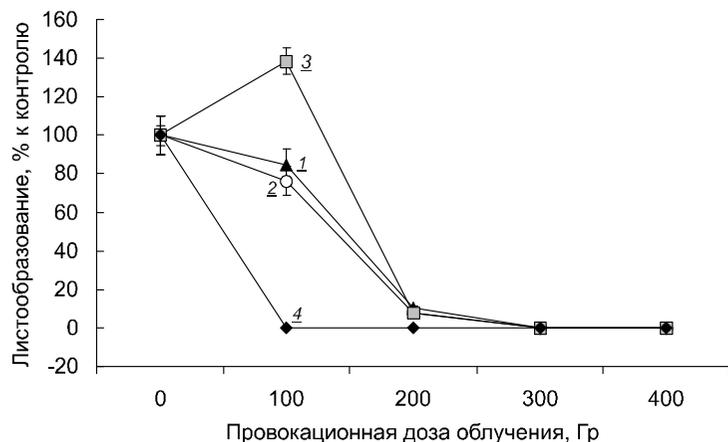


Рис. 4.6. Зависимость числа проростков одуванчика с настоящими листьями от дозы провокационного облучения (1 – 4 см. на рис. 4.5).

Еще один показатель, характеризующий ростовые процессы, — длина корней (рис. 4.7). Видно, что во всех выборках с увеличением дозы она снижается, при этом фоновые и буферная ценопопуляции практически не различаются ($p = 0.25–0.76$). У проростков импактной ценопопуляции и без облучения длина корней была в 3 раза меньше, чем в фоновых и буферной, а после облучения в дозах 200–400 Гр ростовые процессы были полностью подавлены. Различия между буферной и импактной выборками по ростовым критериям высоко значимы ($p = 0.001–0.045$). Таким образом, оценка реакции на провокационное облучение по выживаемости проростков и ростовым показателям свидетельствует

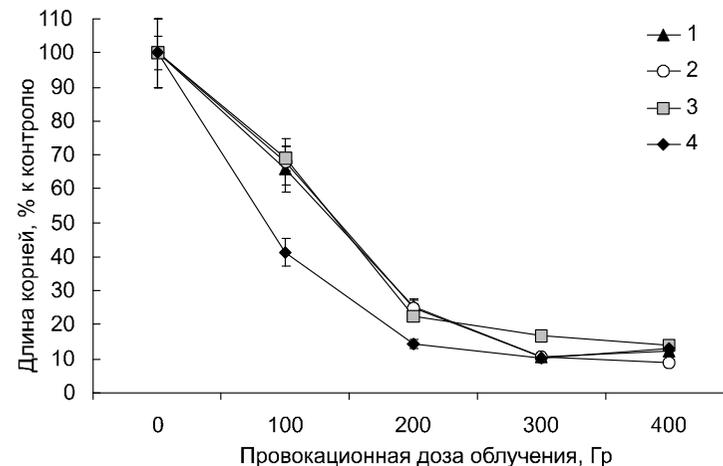


Рис. 4.7. Зависимость длины корней проростков одуванчика дозы провокационного облучения (1 – 4 см. на рис. 4.5).

о том, что радиорезистентность семенного потомства одуванчика из головной части ВУРСа была минимальной.

С экологической точки зрения важен посемейный анализ радиоустойчивости семенного потомства одуванчика из разных зон. Рассмотрим данные на примере урожая 2003 г. (рис. 4.8). Семена перед посевом облучали в дозе 250 Гр, полученные данные трансформировали в % к собственному необлученному контролю. Видно, что во всех ценопопуляциях есть семьи, у которых после дополнительного облучения проявился стимулирующий эффект, а также семьи, у которых выживаемость проростков понизилась. Наибольшее разнообразие реакций на облучение характерно для семей импактной ценопопуляции: 4 семьи практически не имели проростков, а в одной зафиксирована стимуляция прорастания до 180%. В соответствии с этими данными делать вывод о радиоадаптации, т.е. повышении радиорезистентности растений, длительное время существующих в условиях хронического облучения, не представляется возможным. Отметим, что аналогичные закономерности были выявлены и в другие годы.

Это заключение подтверждает анализ скорости ростовых процессов. В фоновых ценопопуляциях после дополнительного облучения в дозе 250 Гр у проростков во всех семьях развивались настоящие листья, хотя и в разных долях (1–24.7 и 5.3–32.7%), в

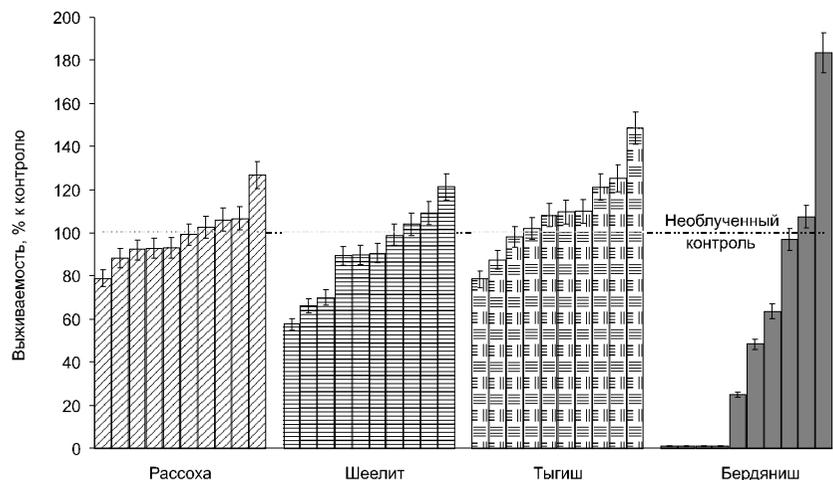


Рис. 4.8. Посемейная изменчивость выживаемости проростков одуванчика при провокационном облучении в дозе 250 Гр.

буферной – у 9 семей (3.3–23.3%). В импактной выборке процессы листообразования отмечены только в 2 семьях (у 13 и 36% проростков).

Изменение длины корней у проростков из разных ценопопуляций после провокационного облучения в дозе 100 Гр рассмотрим на примере объединенных по всем семьям выборок (рис. 4.9). Фоновая выборка характеризовалась двухвершинным распределением признака ($KS = 0.096, p < 0.01$). Доминировали проростки с длиной корня 1–10 и 50–60 мм. В буферной ценопопуляции также отмечено бимодальное распределение, однако, в ней преобладали проростки с длиной корня 1–10 и 60–70 мм ($KS = 0.07, p < 0.01$). Этой выборке был присущ самый широкий диапазон изменчивости (1–135 мм). В импактной ценопопуляции обнаружена двухвершинная левонаправленная асимметрия ($KS = 0.11, p < 0.01$). Доминировали те же группы проростков, что и в буферной, однако доля проростков с короткими корнями была в ней и в 1.5 раза выше, а диапазон изменчивости уже.

В целом можно заключить, что наиболее чувствительным к провокационному облучению оказалось семенное потомство из импактной (Бердениш) ценопопуляции. Адаптивный потенциал в силу длительного произрастания на радиоактивно загрязнен-

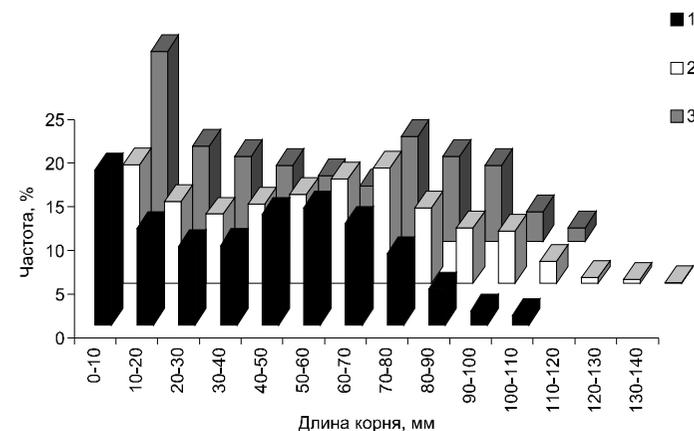


Рис. 4.9. Частотное распределение длины корня у проростков одуванчика из ценопопуляций: 1 – Рассоха, 2 – Тыгиш, 3 – Бердениш при дополнительном облучении в дозе 100 Гр.

ной территории не возрос, а был существенно ослаблен по сравнению с фоновыми выборками.

Мутабельность семенного потомства оценивали, фиксируя различные нарушения морфогенеза у проростков одуванчика. В 2003 г. доля проростков с изменениями формы и цвета семядолей, некрозами разных органов в хронически облучаемых ценопопуляциях была значительно выше ($CI = (-0.137)–(-0.06) – (-0.156)–(-0.003)$). Так, количество проростков с раздвоенными или сросшимися семядолями в буферной выборке составило в среднем 12.6% (при посемейном диапазоне изменчивости от 5.9 до 20.8%), в импактной – 20.4% (6.7–38.9%), а в фоновой – только 0.16% (0.04–0.24%).

Как и в предыдущие годы, в 2003 г. в хронически облучаемых ценопопуляциях была отмечена мутация типа **albaviridostrata**. И хотя проростков с этой аномалией в буферной ценопопуляции был меньше, чем в предыдущие сезоны (около 2%), это все же в 100 раз превысило уровень фоновой популяции. В 2004 г. проростки с данной аномалией отсутствовали во всех выборках. В то же время доля проростков с мутацией типа **monopteros** в буферной и, особенно, в импактной ценопопуляциях была значительно выше фонового уровня ($CI = (-0.309) – (-0.032)$). Число проростков с этой аномалией в 2003 г. во всех ценопопуляциях была

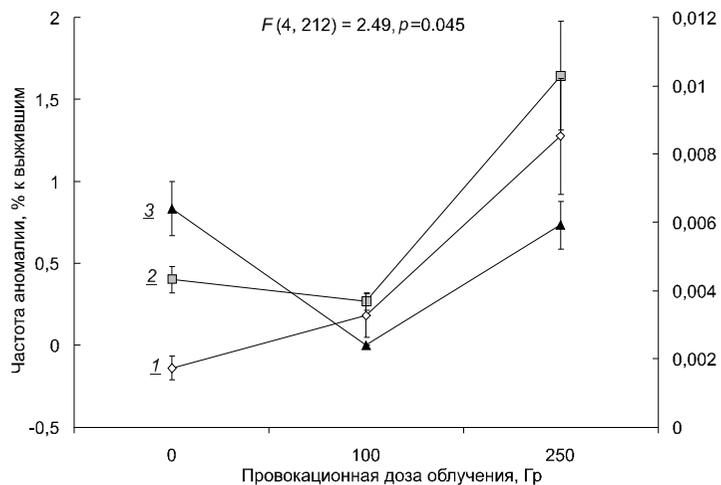


Рис. 4.10. Частота проростков с аномалией типа *monopteros* в условиях провокационного облучения: справа по оси Y — значения для фоновой выборки (Рассоха). Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Тыгиш, 3 — Бердениш.

низкой. При провокационном облучении проявилась скрытая изменчивость мутабельности — доля проростков с такими нарушениями в буферной и фоновой выборках возросла (рис. 4.10).

В обеих выборках из зоны ВУРСа без провокационного облучения было отмечено большое число проростков с некрозами корней. В фоновой ценопопуляции их доля составила около 0.1%, в буферной она превышала фоновый уровень в 100 раз, а в импактной — в 400 раз (различия между хронически облучаемыми и фоновой выборками значимы, *F*-критерий; $p = 0.00022$). Дополнительное облучение вызвало увеличение доли проростков с некрозами корней как в выборках из зоны ВУРСа, так и в фоновой (рис. 4.11). При облучении в больших дозах главной причиной некрозов становится непосредственная гибель меристематических клеток под действием ионизирующих излучений. По-видимому, этот эффект в данном случае и наблюдается.

Восстановление роста корней может происходить либо за счет клеток покоящегося центра, вступающих в деление, либо за счет внутриклеточного восстановления, либо за счет формирования боковых корней после снятия апикального доминирования (Савин, 1981; Гродзинский, 1989). Восстановление корней у проростков фоновой и буферной ценопопуляций без дополнительно-

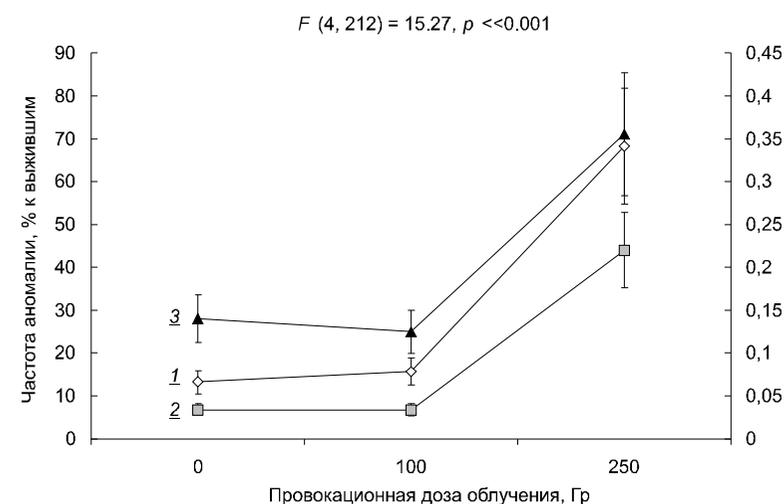


Рис. 4.11. Зависимость числа проростков с некрозами корней от дозы провокационного облучения: справа по оси Y — значения для фоновой выборки. Обозначения 1–3 см. на рис. 4.10.

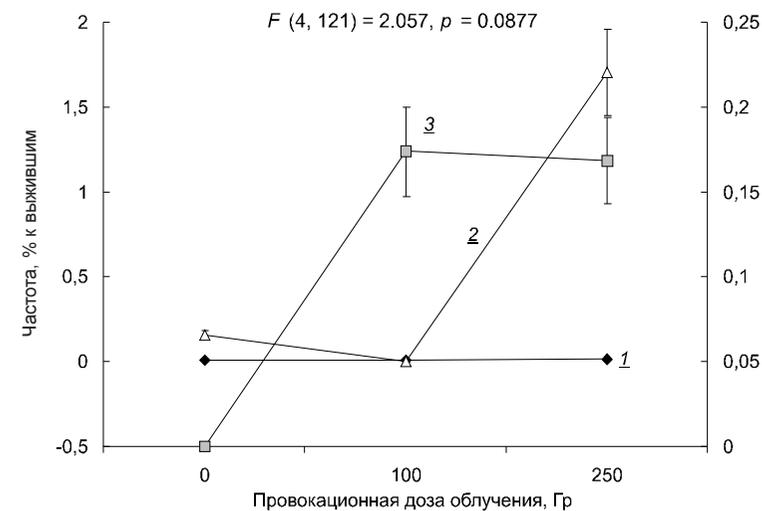


Рис. 4.12. Формирование боковых корней у проростков в условиях дополнительного облучения: справа по оси Y — значения для импактной выборки (Бердениш). Обозначения 1–3 см. на рис. 4.10.

го облучения было незначительным (меньше 1%), и оно полностью отсутствовало в импактной выборке. В ценопопуляции Бердениш доля проростков с боковыми корешками увеличилась уже при облучении в дозе 100 Гр, а в буферной — только в дозе 250 Гр (рис. 4.12). В фоновой выборке подобный эффект отсутствовал.

Таким образом, можно заключить, что семенное потомство одуванчика из головной части ВУРСа обладает меньшей жизнеспособностью, большей радиочувствительностью и повышенной мутабельностью по сравнению с фоновой выборкой. Для обеих хронически облучаемых ценопопуляций (буферной — Тыгиш и импактной — Бердениш) характерны широкий диапазон изменчивости всех показателей жизнеспособности семенного потомства, а также неоднозначная реакция на провокационное облучение. Подобные эффекты были установлены у одуванчика в череде поколений после однократного острого облучения растений-родоначальников (Позолотина, 2003 б).

Изменчивость ферментных систем в ценопопуляциях одуванчика лекарственного. Высокая информативность полиморфизма изоферментов обусловлена тем, что белки являются первичными продуктами генома. Путь от гена до белка значительно короче и проще, чем до морфологического признака или физиологического свойства. Каждый белок представляет собой уникальный продукт соответствующей генетической системы и наилучшим образом ее характеризует (Левонтин, 1978; Алтухов, 2003). Особенно важны данные генетического маркирования при изучении таких сложных признаков с полигенным контролем, как устойчивость к разным факторам, в частности к радиации (Сарапульцев, Гераськин, 1993; Коршиков, 1996). Напомним, что наличие в ценопопуляциях одуванчика триплоидов исключает интерпретацию данных в генетических терминах, поэтому разнообразие ферментных систем оценивали фенотипически.

Результаты анализа (табл. 4.3) восьми ферментных систем показали, что общее для трех ценопопуляций количество фенотипов составило 42. Среднее число морф в фоновой ценопопуляции было 2.4 (при диапазоне изменчивости по ферментным системам от 1 до 5 морф), в буферной — 3.6 (от 1 до 9 морф), а в импактной — 3.8 (от 1 до 7), т.е. можно говорить о тенденции увеличения диапазона изменчивости и среднего числа морф в хронически облучаемых выборках.

Таблица 4.3. Частоты встречаемости фенотипов ферментных систем одуванчика из разных ценопопуляций и оценка значимости различий между выборками

Локусы	Морфа	Ценопопуляция			Результаты анализа таблиц сопряженности
		Тыгиш (1)	Бердениш (2)	Рассоха (3)	
Pgi-1	1	0.05	0.01	0.06	$\chi^2_{1,2}=13.49, df=2, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=2.41, df=2, p>0.05$ $\chi^2_{2,3}=16.56, df=2, p<0.05^*$
	2	0.88	0.76	0.92	
	3	0.07	0.23	0.02	
	N	120	91	64	
Pgi-2	1	0.01	0.00	0.00	$\chi^2_{1,2}=43.33, df=5, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=39.73, df=2, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=6.64, df=4, p>0.05$
	2	0.95	0.61	0.61	
	3	0.04	0.30	0.39	
	4	0.00	0.01	0.00	
	5	0.00	0.01	0.00	
	6	0.00	0.07	0.00	
	N	124	92	66	
6-Pgdh	2	0.06	0.15	0.19	$\chi^2_{1,2}=45.97, df=5, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=22.41, df=3, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=7.34, df=4, p>0.05$
	3	0.93	0.61	0.67	
	4	0.01	0.22	0.13	
	6	0.01	0.00	0.00	
	7	0.00	0.01	0.00	
	8	0.00	0.10	0.00	
	N	121	72	52	
Skdh	1	0.05	0.08	0.16	$\chi^2_{1,2}=10.56, df=4, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=12.61, df=4, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=2.03, df=2, p>0.05$
	3	0.85	0.79	0.72	
	4	0.04	0.14	0.12	
	5	0.01	0.00	0.00	
	6	0.05	0.00	0.00	
	N	114	66	50	
Fdh	1	0.01	0.06	0.00	$\chi^2_{1,2}=12.05, df=3, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=0.69, df=2, p>0.05$ $\chi^2_{2,3}=10.76, df=3, p<0.05^*$
	2	0.03	0.14	0.03	
	3	0.96	0.79	0.97	
	7	0.00	0.01	0.00	
	N	93	84	64	
Est-fl	1	0.99	0.87	0.91	$\chi^2_{1,2}=15.03, df=2, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=11.63, df=2, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=1.77, df=2, p>0.05$
	2	0.00	0.11	0.09	
	3	0.01	0.02	0.00	
	N	124	92	69	
Gdh	1	1.00	1.00	1.00	
	N	123	93	69	
Adh	2	0.07	0.06	0.00	$\chi^2_{1,2}=2.37, df=2, p>0.05$ $\chi^2_{1,3}=4.83, df=1, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=5.55, df=2, p>0.05$
	3	0	0.02	0	
	4	0.93	0.92	1.00	
	N	116	50	67	
Got	1	0.00	0.08	0.64	$\chi^2_{1,2}=35.33, df=10, p<0.05^*$ $\chi^2_{1,3}=117.23, df=9, p<0.05^*$ $\chi^2_{2,3}=51.13, df=6, p<0.05^*$
	2	0.08	0.08	0.17	
	3	0.01	0.02	0.06	
	4	0.56	0.69	0.11	
	5	0.05	0.02	0.02	
	6	0.18	0.00	0.00	
	7	0.05	0.00	0.00	
	10	0.03	0.00	0.00	
	12	0.03	0.02	0.00	
	13	0.00	0.08	0.00	
	14	0.02	0.00	0.00	
	N	120	49	53	

Примечание: N — количество исследованных организмов. * — различия значимы.

Во всех исследованных ценопопуляциях одуванчика представлены как общие, так и специфические фенотипы. Так, в буферной ценопопуляции встречено 8 уникальных морф из 32 (Pgi-2₁, 6-Pgdh₆, Skdh₅, Skdh₆, Got₆, Got₇, Got₁₀, Got₁₄), в импактной — 8 из 34 (Pgi-2₄, Pgi-2₅, Pgi-2₆, 6-Pgdh₇, 6-Pgdh₈, Fdh₇, Adh₃, Got₁₃). Уникальных морф, свойственных только фоновой выборке, не обнаружено (см. табл. 4.3). Для обеих ценопопуляций из зоны ВУРСа были характерны 4 общие морфы (Fdh₁, Est-fl₃, Adh₂, Got₁₂), не обнаруженные в фоновой выборке. Два фена (Est-fl₂, Got₁) оказались общими для импактной и фоновой выборок, однако в последней ценопопуляции Got₁ встречался в 8 раз чаще.

Необходимо отметить, что общие для всех трех ценопопуляций фены встречались чаще, чем специфические. Возможно, они и составляют основу вида *Taraxacum officinale* s.l, хотя частоты их встречаемости в разных выборках различались. Например, частота встречаемости морфы Pgi-1₃ в головной части ВУРСа была в 3.5 раза больше, чем в ее средней части, и в 14.8 раза больше, чем в фоновой выборке, а морфы Pgi-2₃ в фоновой ценопопуляции в 10 раз выше по сравнению с буферной. Морфа Fdh₂ в импактной выборке встречается в 4.5 раза чаще, чем в остальных ценопопуляциях. Обращает на себя внимание факт существенного преобладания в буферной и импактной выборках морфы Got₄ (56 и 69% соответственно). Аналогичное доминирование этого фена обнаружено нами при изучении ценопопуляции одуванчика, произрастающей в пойменной экосистеме р. Течи (Ульянова и др., 2004 б). Возможно, это свидетельствует об адаптивном характере полиморфизма системы Got.

Анализ таблиц сопряженности (см. табл. 4.3) показал, что обе ценопопуляции из зоны ВУРСа значимо различаются по частоте встречаемости морф всех зон активности ($\chi^2 = 10.55-45.97$, $p < 0.05$), кроме Gdh, так как она мономорфна, и Adh ($\chi^2 = 2.37$, $p > 0.05$). Отметим, что в работе (Лысенко и др., 1999), выполненной на васильке шероховатом, также не показаны различия по локусу Adh-1 между контрольной и импактной ценопопуляциями. Кроме того, фоновая и буферная выборки одуванчика не различаются по спектрам Pgi-1, Fdh и Gdh ($\chi^2 = 0.69-2.41$, $p > 0.05$). Значимые различия между импактной и фоновой выборками обнаружены только по Pgi-1, Fdh, Got ($\chi^2 = 10.76-51.13$, $p < 0.05$).

Аллозимное фенотипическое разнообразие выборок оценивали по показателю Животовского (μ), расчет которого подробно описан в главе 1. По уровню изменчивости исследованные ферментные системы условно можно разделить на 3 группы: мономорфные ($\mu = 1$), аллозимы со средней ($1 < \mu < 3$) и высокой ($\mu > 3$) вариабельностью. Мономорфными оказались зоны активности Gdh во всех исследованных ценопопуляциях и Adh в фоновой выборке. Во вторую группу вошли Pgi-1, Skdh, Fdh, Est-fl во всех выборках, а также Pgi-2, 6-Pgdh — в ценопопуляциях Тыгиш и Рассоха и Adh — в выборках Бердениш и Тыгиш (табл. 4.4). Индекс фенотипического разнообразия больше 3 был характерен для спектров Pgi-2 и 6-Pgdh в выборках из головной части ВУРСа, а также Got на всех исследованных участках. Причем показатель, рассчитанный для Pgi-2 и 6-Pgdh, оказался примерно в 2 раза больше на импактном участке по сравнению с буферным и фоновым, а для Got в 2 раза больше на площадке Тыгиш, чем в фоновой выборке, и в 1.5 раза больше, чем в импактной. Отметим также, что по сравнению с фоновой ценопопуляцией фенотипическое разнообразие буферной меньше по зонам активности Pgi-2 и 6-Pgdh, а импактной — по Skdh. Различия фенотипического разнообразия между хронически облучаемыми ценопопуляциями и фоновой выборкой значимы по большинству ферментных систем ($t_{st} = 3.01-13.8$, $p < 0.05$). В тех случаях, когда различия статистически незначимы, наблюдается тенденция к большей изменчивости хотя бы в одной из хронически облучаемых ценопопуляций одуванчика (см. табл. 4.4).

Таблица 4.4. Фенотипическое аллозимное разнообразие выборок

Зона активности	Ценопопуляция					
	Тыгиш (1)		Бердениш (2)		Рассоха (3)	
	<i>m</i>	μ	<i>m</i>	μ	<i>m</i>	μ
Pgi-1	3	2.02±0.13	3	2.12±0.14	3	1.78±0.18
Pgi-2	3	1.60±0.13*	5	3.23±0.25*	2	1.98±0.03
6-Pgdh	4	1.92±0.18*	5	4.30±0.20*	3	2.64±0.14
Skdh	5	2.76±0.23	3	2.35±0.15	3	2.54±0.15
Fdh	3	1.59±0.16	4	2.62±0.21*	2	1.35±0.12
Est-fl	2	1.18±0.09*	3	1.99±0.15	2	1.56±0.10
Adh	2	1.51±0.08*	3	1.81±0.21*	1	1
Got	9	6.06±0.39*	7	4.49±0.48	5	3.71±0.30

m — количество встреченных морф. * — различия с фоновой ценопопуляцией значимы (t_{st} -критерий, $p < 0.05$)

Показательным элементом в анализе фенотипического разнообразия выборок является количество встреченных морф (m) в ферментных системах. В ценопопуляциях из зоны ВУРСа число фенотипов, как правило, было больше по сравнению с фоновой выборкой (см. табл. 4.4).

Расчет доли редких морф (h_r) свидетельствует о том, что их вклад в общее фенотипическое разнообразие выборок различен (рис. 4.13). Например, во всех трех исследованных нами выборках доли Got практически не различаются. Импактная и фоновая ценопопуляции сходны по доле редких морф у локусов Fdh и 6-Pgdh. В системе Gdh по причине ее мономорфности редкие фены отсутствовали во всех исследованных ценопопуляциях, а в фоновой такая же ситуация наблюдалась по Adh (Ульянова, Позолотина, 2004 а).

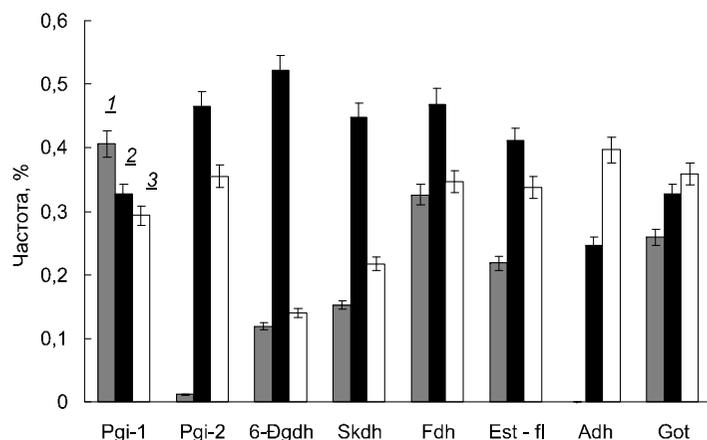


Рис. 4.13. Вклад редких морф в общее фенотипическое разнообразие ценопопуляций одуванчика: 1 – Рассоха, 2 – Тыгиш, 3 – Бердениш.

Единственная зона активности, в которой вклад редких морф был выше на фоновом участке по сравнению с импактным и буферным локалитетами, — это Pgi-1. По остальным системам доли редких морф в хронически облучаемых выборках были выше, чем в фоновой ценопопуляции. Например, в выборках Тыгиш и Бердениш по системе Pgi-2 их доля составила 47% и 35% соответственно, а на фоновом участке всего 1%.

Мы провели расчет фенотипического разнообразия повторно, объединив редкие морфы в одну группу. Это преобразование не внесло существенных изменений в установленные ранее закономерности. Индекс фенотипического разнообразия остался достоверно большим в ценопопуляциях зоны ВУРСа по сравнению с фоновой выборкой по тем же ферментным системам, однако объединение практически уничтожило качественную индивидуальность каждой ценопопуляции. Количество морф в буферной зоне сократилось на 8, в импактной — на 10, а в фоновой — на 3, что подтверждает факт увеличения изменчивости ферментных систем в ценопопуляциях одуванчика из зоны ВУРСа за счет редких морф.

В работе Van Der Hulst et al. (2000) показано, что в ценопопуляциях триплоидного одуванчика лекарственного при анализе полиморфизма длин амплифицированных фрагментов ДНК выявляются клональная и рекомбинантная составляющие. Авторы предполагают, что наряду с апомиксисом в этих ценопопуляциях ранее происходило половое размножение. Изменчивость генотипов может формироваться и другими способами. Перекомбинация генов может быть связана с образованием бивалентов и хиазмотипий на первых стадиях реституционного деления (Глазер, 1998; Darlington, 1965). Другим источником генетической изменчивости являются мобильные генетические элементы, поскольку под действием ионизирующей радиации они образуются в большем количестве, увеличивая нестабильность генома (Ратнер, Васильева, 2000; Мазурик, Михайлов, 2001). Ряд авторов (Кальченко и др., 1995; Дубинин, 2000) связывает повышение уровня изменчивости с образованием новых вариантов изоферментов у потомков растений, длительное время испытывающих на себе действие хронического облучения. Причинами таких внутригенных рекомбинаций служат «мутационно подобные события» (Оно, 1973). Вероятно, в хронически облучаемых ценопопуляциях одуванчика имеют место все указанные выше механизмы формирования генетической изменчивости.

Клональную структуру выборок оценивали по 6 ферментным системам (EST, FDH, GDH, GOT, 6-PGDH, PGI). На всех изученных суходольных площадках был выделен 21 клон (рис. 4.14), т.е. 21 группа растений с одинаковым мультилокусным

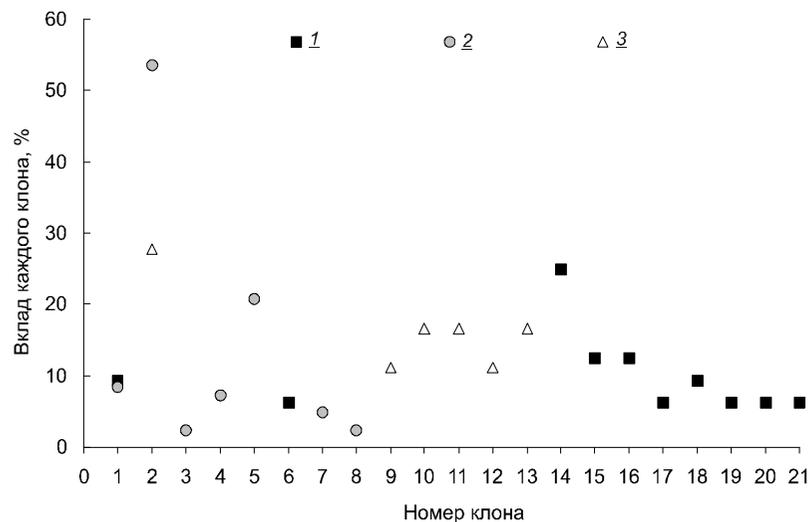


Рис. 4.14. Клональная структура ценопопуляций одуванчика: 1 – Рассоха, 2 – Тыгиш, 3 – Бердениш.

аллозимным фенотипом. В буферной ценопопуляции (Тыгиш) обнаружено 7 клонов, в состав которых входили 82 из 94 исследованных растений (87%). В импактной ценопопуляции (Бердениш) их обнаружено 6, причем среди них клональных растений было только 18 из 43 исследованных (42%). В фоновой выборке (Рассоха) отмечено 10 клонов, которые включают 32 из 41 исследованного растения. Для буферной и импактной ценопопуляций только один аллозимный фенотип оказался общим. Несмотря на то, что он преобладал на обеих площадках, доля клональных растений в нем почти в 2 раза различалась (53.7 и 27.8% соответственно). Отметим также, что в импактной ценопопуляции распределение растений среди клонов было примерно одинаковым. В паре «буферная – фоновая» ценопопуляции также обнаружен общий клон № 1, а доля растений, входящих в него, была сходной. В импактной и фоновой ценопопуляциях общих аллозимных фенотипов неотмечено. В буферной и импактной ценопопуляциях всего встречено по 5 уникальных фенотипов, а в фоновой – 9, один из которых и преобладал в этой выборке (25%).

Показано (Кальченко и др., 1995; Лысенко и др., 1999; 2000), что в хронически облучаемых ценопопуляциях изменение

генетической структуры происходит главным образом за счет элиминации одной части редких аллелей и повышения концентрации другой. Это ведет за собой адаптацию к хроническому действию облучения и накоплению генетического груза. Можно предполагать, что для таких растений-апомиктов, как одуванчик, действие ионизирующего излучения также весьма значительно на фоне других экологических факторов.

Таким образом, наше исследование апомиктического вида одуванчика лекарственного показало, что фенотипическое разнообразие ферментных систем в импактной и буферной ценопопуляциях выше, чем в фоновой. Доля редких морф для большинства ферментов также выше в зоне ВУРСа. Полученные данные в совокупности свидетельствуют о большей нестабильности генома в условиях радионуклидного загрязнения. Данное заключение согласуется с выводами о широкой амплитуде индивидуальной и хроногенной изменчивости жизнеспособности семенного потомства одуванчика из тех же ценопопуляций, о высоком уровне хромосомных aberrаций и тератологических изменений. Вероятно, высокая изменчивость ферментов является результатом усиления процессов рекомбинации генома в условиях хронического облучения. С одной стороны, больший полиморфизм признаков свидетельствует об увеличении генетического груза в популяциях, а с другой стороны, он служит материалом для естественного отбора и повышает адаптивный потенциал ценопопуляций.

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДОРОЖНИКА (*PLANTAGO MAJOR* L.) ИЗ ЗОНЫ ВУРСА

Подорожник большой (*Plantago major* L.) — многолетнее травянистое поликарпическое растение из к сем. Plantaginaceae Juss. (Онтогенетический атлас..., 1997). Черешковые, овальные листья собраны в розетку. Генеративные побеги — «стрелки» — лишены листьев. Корневая система образована придаточными корнями, отходящими от короткого вертикального корневища. Растения светолюбивы, погибают при сильном затенении.

Вид диплоидный, $2x = 12$, $n = 6$ (Хромосомные числа..., 1969). Размножается семенами и вегетативно (при механическом повреждении). Система полового размножения не имеет генетических ограничений, но у растений преобладает самоопыление, о чем свидетельствует редкое обнаружение у подорожника гетерозигот по ферментным локусам. По оценкам ряда авторов (Van Dijk, Van Delden, 1981; Van Dijk et al., 1988), частота перекрестного опыления у *P. major* составляет 6.0–17.5%, и лишь в отдельных популяциях при определенных погодных условиях она достигает 50–60%. Указывается также, что основная масса пыльцы мигрирует от отцовских растений на расстояние от нескольких сантиметров до 1 м. Перенос пыльцы осуществляется в основном ветром, но не исключается и участие насекомых. Тип размножения существенно отличает данный вид от другого, выбранного нами тест-объекта — одуванчика, у которого наблюдается нередуцированный партеногенез.

Внутри вида выделяют 2 подвида: *Plantago major* ssp. *major* Pilger и *Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilger (синоним ssp. *intermedia*), причем таксоны неравноценны — ssp. *major* встречается почти в 4 раза чаще ssp. *pleiosperma* (Шипунов, 1998; Pilger, 1937; Morgan-Richards, Wolff, 1999). Подвиды хорошо различаются по морфологическим признакам: *P. major* ssp. *major* — прямостоячее растение с прямыми, вертикальными стрелками, *P. major* ssp. *pleiosperma* — распростертое растение, стрелки пригнуты к поверхности

почвы и лишь дистальные их части поднимаются вертикально (Molgaard, 1976; Van der Aart, 1985; Van Dijk, 1989; Plantago..., 1992). Надежным признаком для установления различий между подвидами служит число семян в коробочке. У *P. major* ssp. *major* это число составляет 4–13, а у *P. major* ssp. *pleiosperma* — 14–30 (Жукова и др., 1996; Шипунов, 1998). При сборе полевого материала мы подсчитывали число семян в коробочке у каждого растения. Как правило, оно не превышало 12, доминировали растения с числом семян 8, что в совокупности с комплексом других морфологических признаков свидетельствовало о наличии в популяциях только *Plantago major* ssp. *major* Pilger. По нашим данным массовое цветение подорожника большого начинается в конце июня — начале июля, а созревание семян — во второй половине августа.

Жизнеспособность семенного потомства. Работа по исследованию семенного потомства подорожника большого была начата нами в 2002 г. и охватывала сначала только буферную (участок Тыгиш) и фоновую (участок Рассоха) ценопопуляции. В последующие годы в анализ были включены три ценопопуляции из головной части ВУРСа (Северный Урускуль, Южный Урускуль и Бердениш, а также вторая буферная выборка (Западная граница ВУГЗа). Установлено, что в 2002 г. фоновая и буферная выборки не различались (табл. 5.1) по всхожести семян ($CI = (-0.008) - (0.004)$). Однако выживаемость и скорость формирования настоящих листьев у проростков из буферной ценопопуляции ВУРСа были значимо ниже фонового уровня ($CI = (0.0014 - 0.1244) - (0.0705 - 0.1937)$).

Пониженное качество семенного потомства в буферной ценопопуляции вновь было обнаружено в 2003 и 2004 гг., различия с фоновой выборкой значимы по всем параметрам ($CI = (0.032 - 0.291) - (0.068 - 0.469)$). В то же время фоновая и импактные выборки в 2003 г. были близки по скорости листообразования ($CI = (-0.0031) - (0.037)$). В 2004 г. все выборки из головной части следа были сходны только по числу проростков с листьями ($CI = (-0.025) - (0.066)$). В 2005 г. качество семенного потомства в хронически облучаемых ценопопуляциях, оцененное по выживаемости проростков, практически не отличалось от фоновой выборки. Скорость образования настоящих листьев была самой низкой в импактной выборке Бердениш ($CI = (0.008 - 0.232)$).

Таблица 5.1. Жизнеспособность семенного потомства подорожника из зоны ВУРСа

Год	Ценопопуляция	Всхожесть семян, %	Выживаемость проростков, %	Число проростков с листьями, %	Длина корня, мм
2002	Фоновая (Рассоха)	87.9±5.04	67.3±13.5	39.3±14.4	23.1±1.3
	Буферная (Тыгиш)	86.3±6.05	51.3±10.0*	35.7±11.6*	18.8±1.1**
2003	Фоновая (Рассоха)	64.3±6.05	56.8±7.4	9.1±4.5	13.1±1.4
	Буферная (Тыгиш)	35.1±12.9*	33.1±10.8*	4.1±2.4*	9.8±1.7**
	Импактная (Бердениш)	52.3±7.8*	48.6±7.6*	7.5±3.2	12.7±1.6
2004	Фоновая (Шеелит)	75.9±5.5	73.9±7.2	15.6±5.0	15.2±1.2
	Буферная (Тыгиш)	37.7±7.3*	36.1±6.2*	5.6±2.3*	12.8±1.3**
	Импактная:				
	Северный Урускуль	61.0±3.9*	55.5±6.7*	6.0±3.4*	15.1±1.2
	Бердениш	50.0±3.4*	42.0±3.4*	4.0±4.5*	12.3±1.1**
2005	Фоновая (Рассоха)	58.0±3.9	52.3±4.2	35.5±6.7	26.7±2.3
	Буферная (Западная граница ВУГЗа)	51.5±7.0	50.8±7.3	32.3±4.8	39.5±2.6**
	Импактная:				
	Северный Урускуль	50.3±3.7	47.5±3.4	32.3±0.3	42.5±3.1**
	Южный Урускуль	47.3±3.9	45.8±4.5	29.8±3.9	38.2±2.8**
	Бердениш	54.8±6.2	46.8±9.0	18.3±6.7*	19.4±2.3**

Примечание: * – различия с фоновыми ценопопуляциями значимы при анализе пропорций для независимых выборок; ** – различия значимы при использовании множественных сравнений Фишера, $p < 0.05$.

Следовательно, в течение четырех лет по всхожести семян, выживаемости проростков и скорости формирования листьев семенное потомство подорожника из зоны ВУРСа во всем градиенте радиационной нагрузки либо не отличалось от фоновой выборки, либо уступало ей в жизнеспособности.

По показателю «длина корня проростков» между ценопопуляциями обнаружены различия по средним величинам и диапазонам изменчивости этого признака: в фоновых выборках длина варьировала от 13.1 до 26.7 мм, в буферных – от 9.8 до 39.5 мм, импактных – от 12.3 до 42.5 мм. При этом в 2002–2003 гг. скорость роста корней у проростков подорожника из буферной ценопопуляции (Тыгиш) была значимо ниже фонового уровня (F -критерий, $p = 0.001–0.003$), в то время как импактные и фоновые проростки были близки ($p = 0.66$). В 2004 г. четкие различия проявились только при попарном сравнении фоновой и буферной, а также фоновой и импактной (Бердениш) выборок (однофакторный анализ, множественные сравнения Шеффе, $MS = 5.51$, $df = 60$, $p = 0.0004–0.0008$).

В 2005 г. картина изменилась (см. табл. 5.1). Длина корней у проростков подорожника урожая этого года по мере увеличения дозовой нагрузки на участках изменялась нелинейно, наибольшие значения были характерны для растений импактных ценопопуляций Северный и Южный Урускуль, а также буферной выборки (Западная граница ВУГЗа), различия с фоновым уровнем значимы ($p = 0.0001$). Минимальные значения показателя отмечены у проростков импактной ценопопуляции (Бердениш).

Рассмотрим более подробно особенности частотного распределения длины корней в ценопопуляциях подорожника. Анализ данных за 2002 г. (рис. 5.1) показал, что в фоновой выборке доминировали проростки с длиной корня 30 мм, при медиане 24 мм и лимитах от 1 до 55 мм, причем распределение признака близко к нормальному ($N = 1167$, $KS = 0.07$, $p > 0.2$). Для буферной выборки характерна левосторонне асимметричная кривая распределения ($N = 1306$, $KS = 0.07$, $p < 0.01$). Преобладали проростки с длиной корня 20 мм, медиана, равная 19 мм, была близка к среднему значению, а лимиты признака были сходны с таковыми в фоновой выборке.

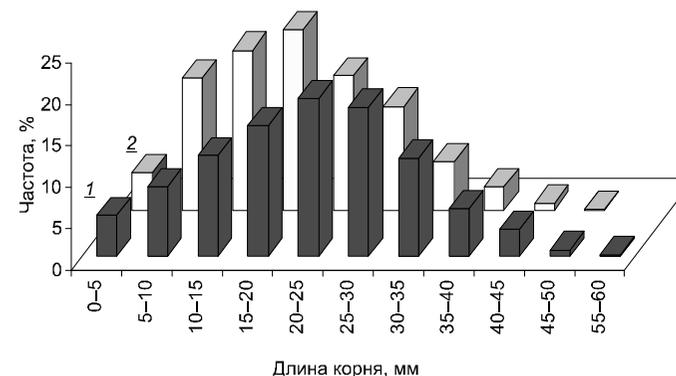


Рис. 5.1. Частотное распределение длины корней у проростков подорожника. Ценопопуляция: 1 – Рассоха, 2 – Тыгиш (урожай 2002 г.).

В 2003 г. для всех исследованных ценопопуляций подорожника из-за низкой скорости роста корней были характерны левосторонне асимметричные частотные распределения признака ($N_{\text{фон}} = 964$, $N_{\text{буф}} = 526$, $N_{\text{имп}} = 785$; $KS = 0.15–0.16$; $p < 0.01$).

Доминировали проростки с длиной корня 1–5 мм, причем их доля была особенно высокой в буферной ценопопуляции (36.7%). Отметим, что наибольший диапазон индивидуальной изменчивости был характерен для импактной выборки Бердениш (рис. 5.2). Эти результаты позволяют сделать вывод о влиянии общего фактора (возможно, неблагоприятных погодных условий в период цветения) во всех ценопопуляциях подорожника, вследствие чего снизилось качество семян.

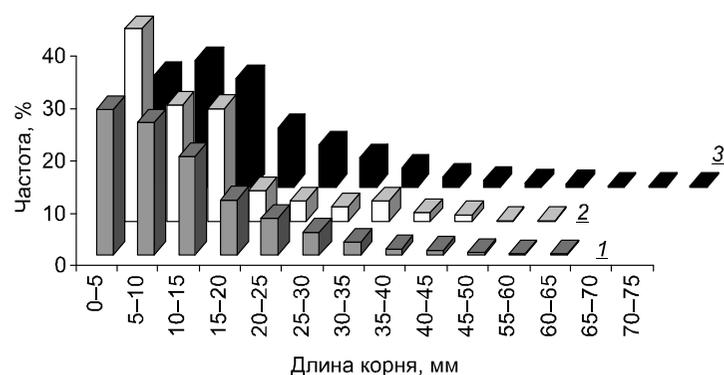


Рис. 5.2. Частотное распределение длины корней у проростков подорожника. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Тыгиш, 3 — Бердениш (урожай 2003 г.).

В 2004 и 2005 гг. большинство выборок характеризовалось нормальным распределением длины корня ($N_{\text{ion}} = 150$, $N_{\text{buf}} = 74$, $N_{\text{imp}} = 100$; $KS = 0.075-0.113$, $p > 0.20$; $W = 0.955-0.982$, $p = 0.078-0.189$), за исключением импактных Северный Урускуль и Бердениш выборок ($N = 122$; $KS = 0.118$, $p < 0.15$, $W = 0.977$, $p = 0.069$; $KS = 0.214$, $p < 0.01$, $W = 0.814$, $p << 0.00001$), для которых были характерны полимодальное и левосторонне асимметричное распределения признака.

С экологической точки зрения очень важно было оценить внутривидовую изменчивость жизнеспособности семенного потомства подорожника. Анализ провели на семенном потомстве, собранном индивидуально с 10 растений в каждой ценопопуляции. Из рис. 5.3 видно, что наибольший диапазон изменчивости выживаемости проростков характерен для храни-

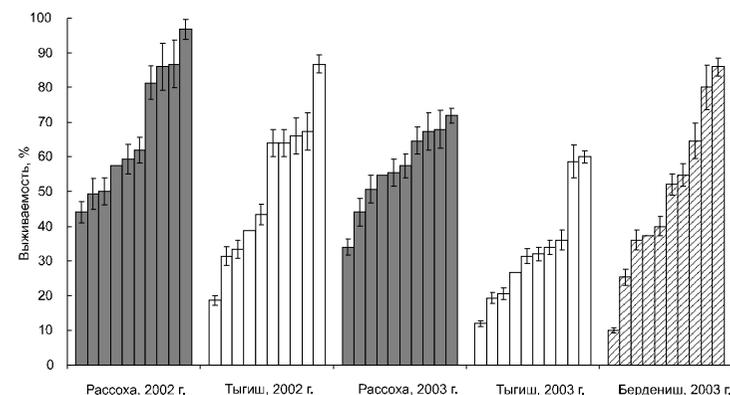


Рис. 5.3. Посемейная изменчивость выживаемости проростков подорожника.

чески облучаемых выборок за счет снижения нижней границы варибельности признака.

Таким образом, результаты исследований показали, что семенное потомство подорожника большого из хронически облучаемых ценопопуляций в большинстве случаев характеризовалось пониженными по сравнению с фоновыми выборками значениями всхожести семян, выживаемости проростков и скорости формирования листьев, хотя иногда различия между выборками отсутствовали. При этом у семенного потомства, сформировавшегося в градиенте загрязнения, прослеживаются различия по скорости роста корней. В 2002–2004 гг. ростовые показатели у проростков из облучаемых ценопопуляций были ниже фонового уровня, а в 2005 г. проростки двух импактных и одной буферной выборок превосходили фоновую ценопопуляцию по длине корней. Линейной зависимости этого показателя от мощности дозы излучения в местах произрастания материнских растений не отмечено.

Радиочувствительность семенного потомства. Подорожник большой относится к группе радиочувствительных видов (Преображенская, 1971; Журавская и др., 1997). У таких видов процессы радиоадаптации легче заметить, поскольку перестройки в популяциях носят массовый характер и процессы приспособления и отбора идут в более быстром темпе (Шевченко, Померанцева, 1985). Отметим, что феномен радиоадаптации проявляется нестабильно. В некоторых работах (Динева и др., 1994; Позолотина, 2003 а) показано, что радиостойчивость растений, длительное время испы-

тывающих радиационный стресс, не менялась или даже понижалась. Поэтому важно было исследовать адаптивный потенциал семенного потомства подорожника большого из зоны ВУРСа. Отметим также, что и другой вид подорожника — *P. lanceolata* L., оказался лучшим тест-объектом для мониторинга популяций в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (Попова и др., 1992).

На основании предварительных опытов были выбраны дозы провокационные облучения 100–400 Гр. Представленные в относительных единицах (% к собственному необлученному контролю) показатели жизнеспособности позволяют более четко выявить влияние дополнительного облучения и сравнивать кривые «доза — эффект» для разных выборок.

Поскольку всхожесть семян и выживаемость проростков оказались сходными, рассмотрим результаты на примере последнего показателя. В 2003 г. в фоновой выборке зависимость «доза — эффект» была представлена классической S-образной кривой (рис. 5.4, а). В буферной ценопопуляции (Тыгиш) эта кривая имела «пилообразный» вид. Отметим, что аналогичная зависимость была обнаружена и в ценопопуляции подорожника среднего, произрастающей в буферной зоне ВУРСа (Ульянова и др., 2004 а). Столь же парадоксальная зависимость «доза — эффект» получена для импактной выборки Бердениш: при максимальной дозе провокационного облучения выживаемость проростков достигает уровня необлученного контроля, в то время как при минимальной дозе отмечается подавляющий эффект. Возможно, такой результат обусловлен нестабильностью генома, индуцированной действием хронического облучения.

В 2004 и 2005 гг. хронические облучаемые выборки подорожника продемонстрировали все разнообразие форм кривых «доза — эффект» по выживаемости проростков: классическая кривая — импактная (Северный Урускуль), с эффектом стимуляции — буферная (Тыгиш), индифферентная — импактная (Бердениш) и пилообразная — импактная (Южный Урускуль). Фоновые ценопопуляции характеризовались классическими S-образными кривыми либо были устойчивы к провокационному облучению. Наибольший подавляющий эффект наблюдался в буферной (Западная граница ВУГЗа) выборке (см. рис. 5.4). Интересно было рассмотреть особенности действия облучения на скорость ростовых процессов у растений. В табл. 5.2 эти данные представлены

в виде коэффициентов изменения скорости роста относительно собственного необлученного контроля. В 2002 г. при дозе 100 Гр в фоновой и буферной ценопопуляциях наблюдали стимуляцию процесса листообразования, причем в хронически облучаемой выборке она была ниже, чем в фоновой. При облучении в дозе 300 Гр число проростков с настоящими листьями снизилось в обеих выборках. В 2003 г. семенное потомство во всех изученных ценопопуляциях было очень чувствительным к облучению: только проростки фоновой выборки имели настоящие листья при облучении в дозе 100 Гр.

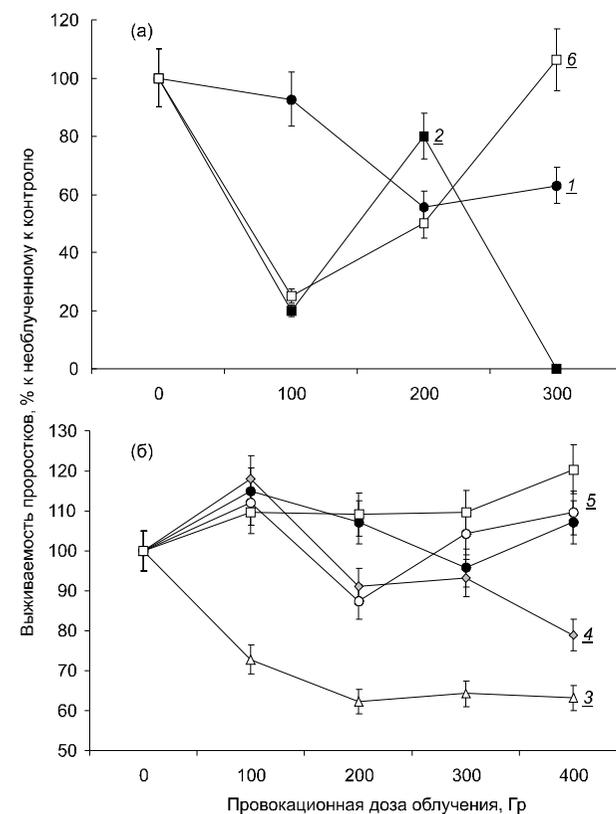


Рис. 5.4. Выживаемость проростков подорожника в 2003 г. (а) и 2005 г. (б) в зависимости от дополнительного облучения. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Тыгиш, 3 — Западная граница ВУГЗа, 4 — Северный Урускуль, 5 — Южный Урускуль, 6 — Бердениш.

Таблица 5.2. Коэффициенты изменения скорости листообразования в ценопопуляциях подорожника большого («+» — выше собственного необлученного контроля, «-» — ниже собственного необлученного контроля)

Год	Ценопопуляция	Провокационная доза облучения, Гр			
		100	200	300	400
2002	Фоновая (Рассоха)	+0.69		-0.46	
	Буферная (Тыгиш)	+0.21		-0.57	
2003	Фоновая (Рассоха)	-0.33	-1.0	-1.0	
	Буферная (Тыгиш)	-1.0	-1.0	-1.0	
	Импактная (Бердениш)	-1.0	-1.0	-1.0	
2004	Фоновая (Шеелит)	+0.23	+0.35	-0.61	
	Буферная (Тыгиш)	+0.35	-0.02	-0.10	
	Импактная:				
	Северный Урускуль	-0.67	-0.41	-1.00	
	Бердениш	-0.13	-0.63	-0.88	
2005	Фоновая (Рассоха)	+0.32	-0.70	-0.80	-0.78
	Буферная (ЗГ ВУГЗа)	-0.23	-0.80	-0.93	-0.95
	Импактная:				
	Северный Урускуль	+0.44	-0.34	-0.79	-0.93
	Южный Урускуль	+0.05	-0.64	-0.88	-0.98
	Бердениш	+0.30	-0.89	-0.85	-0.52

В импактных выборках ранняя ростовая реакция после дополнительного облучения была неоднозначной. В 2004 г. при дозе облучения 100 Гр в них отмечена депрессия роста, а в 2005 г. — стимуляция. Парадоксальна реакция на облучение в импактной ценопопуляции Бердениш — коэффициент депрессии после облучения в дозе 400 Гр был меньше, чем при дозах 200 и 300 Гр. Кроме того, для урожая 2005 г. у проростков всех ценопопуляций после провокационного облучения отмечалась стимуляция образования 2-го и 3-го настоящих листьев. Без дополнительного облучения проростки с двумя и более настоящими листьями были обнаружены только в фоновой (Рассоха) и буферной (Западная граница ВУГЗа) выборках (по 2%).

В течение периода исследований у проростков подорожника в большинстве случаев в условиях провокационного облучения наблюдалось подавление роста корней (табл. 5.3), различия с необлученным контролем были значимы (F -критерий, $p = 0.004-0.008$). Так, в 2003 г. рост корней у семенного потомства буферной выборки практически прекратился. У растений фоновой ценопопуляции системы репарации, по-видимому, работали лучше, чем в буферной, поэтому после провокационного облучения наблюдался небольшой прирост корней. В импактной

выборке Бердениш при всех дозах облучения длина корней проростков значимо не снижалась, а при дозе 100 Гр отмечалась тенденция к стимуляции роста. Эти данные, возможно, свидетельствуют о преадаптации растений импактной ценопопуляции к облучению в больших дозах (Ульянова, 2004).

Таблица 5.3. Коэффициенты изменения длины корней в ценопопуляциях подорожника большого («+» — выше необлученного контроля, «-» — ниже необлученного контроля)

Год	Ценопопуляция	Провокационная доза облучения, Гр			
		100	200	300	400
2002	Фоновая (Рассоха)	-0.07		-0.54	
	Буферная (Тыгиш)	-0.21		-0.57	
2003	Фоновая (Рассоха)	-0.64	-0.45	-0.67	
	Буферная (Тыгиш)	-0.91	-0.79	-0.94	
	Импактная (Бердениш)	+0.25	-0.13	-0.14	
2004	Фоновая (Шеелит)	+0.07	+0.08	-0.23	
	Буферная (Тыгиш)	-0.02	-0.26	-0.25	
	Импактная:				
	Северный Урускуль	-0.09	-0.15	-0.39	
	Бердениш	+0.02	-0.08	-0.27	
2005	Фоновая (Рассоха)	-0.34	-0.77	-0.73	-0.83
	Буферная (ЗГ ВУГЗа)	-0.42	-0.84	-0.86	-0.91
	Импактная:				
	Северный Урускуль	-0.56	-0.89	-0.90	-0.96
	Южный Урускуль	-0.55	-0.91	-0.92	-0.94
	Бердениш	-0.52	-0.87	-0.83	-0.77

В 2004 г. у проростков фоновой выборки (Шеелит) снижение длины корней произошло только при облучении в дозе 300 Гр. Проростки буферной и двух импактных ценопопуляций на дополнительное облучение реагировали сходным образом ($p = 0.200-0.809$).

В 2005 г. семенное потомство подорожника было очень чувствительно к облучению. Длина корней у проростков резко снизилась во всех ценопопуляциях уже при облучении в дозе 100 Гр, а ее минимальные значения для каждой выборки отмечались при дозе 200 Гр. Различия между всеми ценопопуляциями значимы (двухфакторный дисперсионный анализ, где первый фактор — «участок», а второй — «провокационная доза облучения», $F(16, 75) = 7.54, p << 0.00001$).

Интересен анализ индивидуальной вариабельности выживаемости проростков подорожника в условиях дополнительного

облучения, который позволяет выявить адаптивный потенциал растений в разных ценопопуляциях. На примере урожая 2003 г. (использовали семена с 10 растений из каждой ценопопуляции и дополнительное облучение в дозе 250 Гр) показано, что после облучения лимиты выживаемости проростков фоновой выборки составили 72–150% от собственного необлученного контроля (рис. 5.5). Аналогичная ситуация отмечалась и в другие годы. У растений хронически облучаемых ценопопуляций подорожника амплитуда индивидуальной изменчивости этого показателя была шире. За весь период исследования внутривнутрипопуляционной изменчивости выживаемости семенного потомства у некоторых растений буферной выборки стимулирующий эффект достигал 340% от необлученного контроля, а подавляющий — 17.9%. В импактной ценопопуляции эти величины составили 47–227% от собственного необлученного контроля.

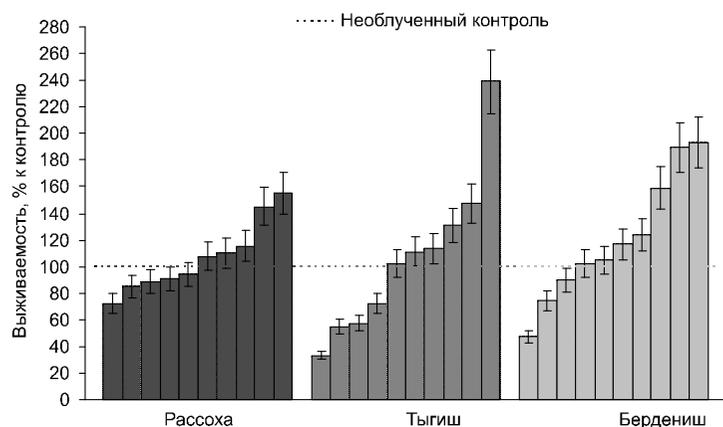


Рис. 5.5. Посемейная изменчивость выживаемости проростков подорожника после провокационного облучения в дозе 250 Гр.

У семенного потомства 2002 г. из фоновой и буферной ценопопуляций дополнительное облучение стимулировало процесс листообразования (до 180 и 670% соответственно). На следующий год этот эффект в фоновой выборке отсутствовал, а в буферной проявился только у потомства одного растения. Однако в импактной популяции он встречался часто (у 5 растений из 10), верхняя граница варибельности достигала 600% от собственного необлученного контроля.

Мутабильность семенного потомства. За четыре года исследований установлено, что по сравнению с одуванчиком у подорожника отмечено меньшее разнообразие аномалий в развитии проростков. Наиболее часто встречались некрозы корней, семядолей и проростки с сильно закрученными гипокотильями.

Анализ семенного потомства урожая 2003 г. показал, что значимые различия между ценопопуляциями выявлены по доле скрученных проростков (F -критерий, $p = 0.00008–0.001$): в буферной — 2.1% (при индивидуальной изменчивости 0–6%), в то время как в импактной — 0.42% (0–1.4%), а в фоновой — 0.01% (0–0.02%). Значимые различия обнаружены между фоновой и хронически облучаемыми ценопопуляциями по числу проростков с некрозами семядолей. При этом для семенного потомства из зоны ВУР-Са было свойственно большее число потенциальных (скрытых) повреждений ($p = 0.00001$) — доля проростков с данной аномалией после облучения возросла в несколько раз (рис. 5.6). В то же время в фоновой выборке некрозы семядолей встречались очень редко после облучения (0.06–0.15% от числа выживших проростков) и еще реже без него (0.04%).

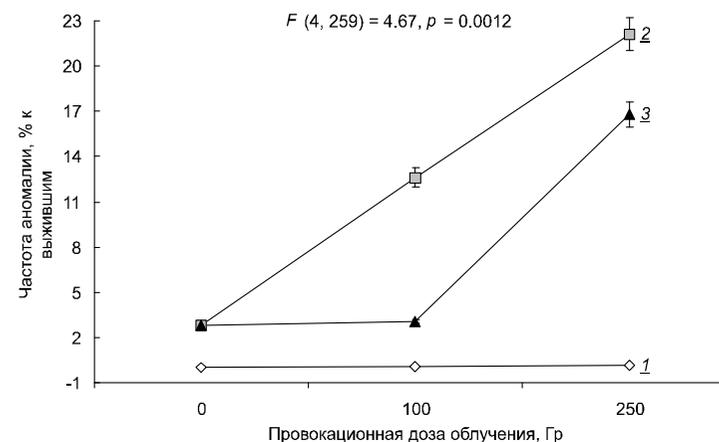


Рис. 5.6. Изменчивость числа проростков с некрозами семядолей после облучения семян подорожника. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Тыгиш, 3 — Бердениш.

В 2003 г. значимо большее число проростков с некрозами корней обнаружено в хронически облучаемых выборках,

причем различия между всеми ценопопуляциями значимы ($p = 0.00001-0.00015$). При среднем значении 53.4% диапазон индивидуальной изменчивости в импактной выборке Бердениш составил 6.4–93.3%, а в буферной (Тыгиш) – 28.6% (13.8–40.8%). В фоновой ценопопуляции некрозы корней встречались редко – 0.05% (0.1–0.75%) от числа выживших проростков. Дополнительное облучение семян выявило скрытые повреждения в буферной ценопопуляции – доля проростков с некрозами корней возросла в 3 раза, а в импактной выборке осталась на стабильно высоком уровне (рис. 5.7, а).

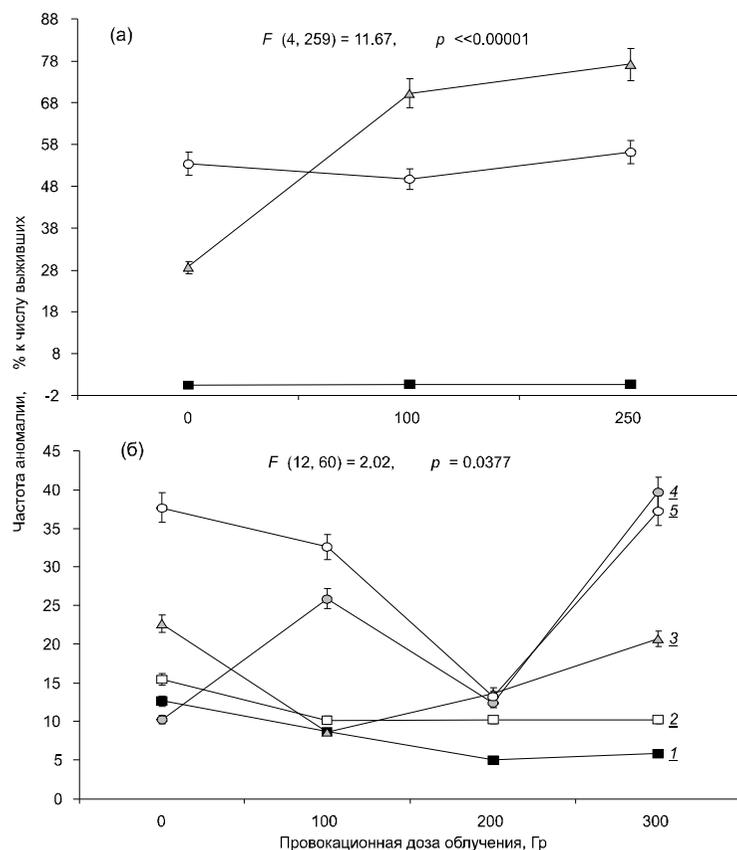


Рис. 5.7. Число проростков с некрозами корней после провокационного облучения семян урожая 2003 г. (а) и 2004 г. (б). Ценопопуляции: 1 – Рассоха, 2 – Шеелит, 3 – Тыгиш, 4 – Северный Урускуль, 5 – Бердениш.

В 2004 г. две фоновые ценопопуляции (Рассоха и Шеелит), выбранные для сравнения, имели сходные доли проростков с некрозами корней (см. рис. 5.7, б), которые не возросли и после провокационного облучения ($p = 0.23-0.84$). В то же время ценопопуляции из зоны ВУРСа в условиях дополнительного облучения продемонстрировали скрытую изменчивость. При разных дозовых нагрузках в них были отмечены как резкое снижение числа проростков с некрозами корней, так и резкое увеличение частоты встречаемости этой аномалии (почти в 4 раза). В 2005 г. без провокационного облучения некрозы корней встречались достаточно редко – у 3.9–8.8% проростков, за исключением импактной выборки Бердениш (29.1%).

О восстановительной способности проростков можно судить по процессу формирования боковых корней после возникновения некроза главного корня. Например, в 2003 г. наибольший процент проростков с боковыми корнями отмечался в импактной ценопопуляции ($p < 0.01$), – 15.2% (диапазон изменчивости 0–40.8%), в то время как в буферной – 8.2% (0–19%). У проростков фоновой ценопопуляции число некрозов корней было невелико, поэтому и доля проростков с боковыми корнями была меньше (рис. 5.8, а). Провокационное облучение замедлило процесс формирования боковых корней во всех выборках. Аналогичные данные получены и в 2004 г. В 2005 г. проростки всех выборок отличались низкой способностью восстановления ростовых процессов (рис. 5.8, б) за счет образования боковых корней (до 4.5% от числа выживших проростков). При дополнительном облучении в дозе 200 Гр, когда доля проростков с некрозами корней резко возросла во всех ценопопуляциях, работа латеральных меристем активизировалась только у проростков буферной (Западная граница ВУГЗа) и импактной (Южный Урускуль) выборок (в 5 и 15 раз соответственно).

Таким образом, качество семенного потомства подорожника большого из импактной ценопопуляции было выше, чем в буферной выборке. По скорости формирования настоящих листьев и росту корней импактные проростки не отличались от фоновых. Анализ внутривидовой изменчивости выявил еще одно существенное различие между ценопопуляциями: диапазон изменчивости основных показателей в облучаемых выборках

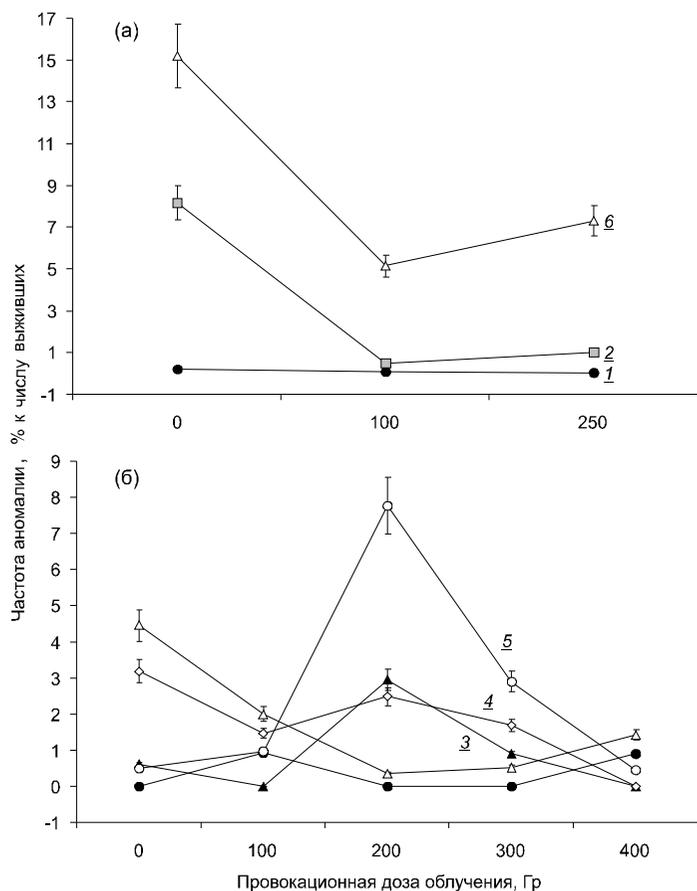


Рис. 5.8. Образование боковых корней у проростков подорожника после провокационного облучения в 2003 г. (а) и 2005 г. (б). Ценопопуляции: 1 – Рассоха, 2 – Тыгиш, 3 – Западная граница ВУГЗа, 4 – Северный Урускуль, 5 – Южный Урускуль, 6 – Бердениш.

был значительно шире, чем в фоновой. Радиочувствительность семенного потомства подорожника большого в разные годы существенно менялась, однако для хронически облучаемых выборок прослеживаются общие закономерности – большое разнообразие ответов на провокационное облучение и парадоксальное нарушение формы кривой «доза – эффект». Обращают на себя внимание данные о радиоустойчивости семенного потомства из импактной выборки Бердениш. Оценка адаптивного потенциала по

выживаемости проростков (2005 г.) и росту корней (2003–2004 гг.) показала, что, провокационное облучение практически не замедлило эти процессы, это можно расценивать как преадаптацию организмов к радиационному фактору.

Мутабельность семенного потомства подорожника в ценопопуляциях из зоны ВУРСа превышает фоновый уровень на 1–2 порядка величин. При провокационном облучении выявляется скрытая изменчивость мутабельности, ее диапазон в выборках зоны ВУРСа существенно шире, чем в фоновой. Эти данные свидетельствуют об увеличении генетического груза в хронически облучаемых ценопопуляциях.

Изменчивость ферментных систем в ценопопуляциях подорожника большого. Аллозимный анализ проводили по 13 ферментным системам. Удовлетворительные результаты были получены по 10 аллозимам. Установлено, что у всех изученных растений энзимы EST, SDH, GDH, 6-PGDH, PGM и PGI представлены одной, а DIA – двумя мономорфными зонами активности. Система IDH представлена одной зоной активности, возможно, полиморфной, но трудно различимой, поэтому от анализа данной системы пришлось отказаться. Полиморфными у подорожника большого оказались две ферментные системы: ADH – 1 локус (2 аллеля), и GOT – 2 локуса: Got-1 (2 аллеля) и Got-2 (3 аллеля).

Как видно из табл. 5.4, соотношение аллелей локуса Adh находится в равновесии в фоновой (Рассоха) и импактной (Северный Урускуль) ценопопуляциях. Частоты аллеля Adh₃ в буферной (Тыгиш) и импактной (Бердениш) выборках превышают фоновый уровень на 28 и 18% (z-критерий, $p = 0.001–0.016$) и близки между собой ($p=0.191$). В то же время в буферной (Западная граница ВУГЗа) и фоновой (Шеелит) выборках доминирует аллель Adh₂ (различия значимы только при сравнении с последними выборками, $p = 0.0029–0.0146$). Во всех изученных ценопопуляциях доминировал один и тот же аллель локуса Got-1, причем во всех выборках его доля была больше 90%, за исключением ценопопуляции Тыгиш, где различия составили около 30% ($p = 0.00001$).

По частотам встречаемости аллелей локуса Got-2 были близки фоновая (Рассоха), буферная (Тыгиш) и импактная (Северный Урускуль) выборки ($p = 0.193–0.562$). В фоновой (Шеелит)

и импактной (Бердениш) ценопопуляциях аллель Got-2₂ встречался на 10–20% чаще по сравнению с перечисленными ($p = 0.0002–0.0079$). В буферной выборке (Западная граница ВУГЗа) доминировал другой аллель, этим обусловлено ее отличие от остальных ценопопуляций (z -критерий, $p = 0.00001$). На основании этих данных можно предполагать нейтральный полиморфизм по изученным локусам.

Таблица 5.4. Частоты аллелей трех полиморфных локусов в ценопопуляциях подорожника большого из зоны ВУРСа

Локус	Аллель	Ценопопуляция					
		фоновая		буферная		импактная	
		Рассоха	Шеелит	Тыгиш	Западная граница ВУГЗа	Северный Урускуль	Бердениш
Adh	2	0.500	0.608	0.225	0.786	0.456	0.323
	3	0.500	0.392	0.775	0.214	0.544	0.677
	<i>N</i>	96	60	60	7	45	82
		$\chi^2=38.13$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=4.5$; $df=1$; $p=0.034$	$\chi^2=36.06$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=3.64$; $df=1$; $p=0.057$	$\chi^2=8.28$; $df=1$; $p=0.004$	$\chi^2=10.96$; $df=1$; $p=0.001$
Got-1	1	0.047	0.067	0.333	0.022	0.042	0.010
	2	0.953	0.933	0.667	0.978	0.958	0.990
	<i>N</i>	96	60	60	68	71	96
		$\chi^2=18.97$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=36.7$; $df=1$; $p=0.000$	$\chi^2=44.40$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=44.33$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=36.24$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=0.005$; $df=1$; $p=0.942$
Got-2	1	0.141	0.050	0.250	0.808	0.154	0.031
	2	0.792	0.950	0.750	0.192	0.846	0.969
	3	0.068	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>N</i>	96	60	60	26	52	96
	$\chi^2=31.16$; $df=3$; $p=0.0001$	$\chi^2=71.4$; $df=1$; $p=0.000$	$\chi^2=19.30$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=16.31$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=27.53$; $df=1$; $p=0.0001$	$\chi^2=0.083$; $df=1$; $p=0.774$	

Примечание: *N* – объем выборки, χ^2 – отклонение распределения генотипов от ожидаемого на основании принципа Харди-Вайнберга. Жирным шрифтом выделены соответствия между наблюдаемыми и ожидаемыми соотношениями генотипов (принцип Харди-Вайнберга).

В исследованных ценопопуляциях по всем локусам были установлены значимые отклонения от ожидаемых соотношений частот генотипов. Исключение составила лишь импактная ценопопуляция Бердениш, в которой поддерживалось соотношение Харди-Вайнберга. Это можно объяснить, во первых, отсутствием гомозиготных растений по быстрому аллелю по двум локусам Got и, во-вторых, наличием небольшого числа гетерозиготных

организмов, содержащих этот аллель. Значимые различия между ожидаемыми и наблюдаемыми частотами генотипов были отмечены только для локуса Adh (см. табл. 5.4).

На основании частот аллелей ген-ферментных локусов в каждой ценопопуляции подорожника были рассчитаны значения основных показателей генетической изменчивости (табл. 5.5). Поскольку аллель Got-1₃ обнаружен только в фоновой выборке (Рассоха), среднее число аллелей на локус оказалось в ней больше ($N_A = 1.36$), чем в остальных ценопопуляциях. Средний показатель для всех выборок был равен 1.29, что хорошо согласуется с результатами исследований американских и европейских популяций подорожника большого (Van Dijk et al., 1988).

Таблица 5.5. Значения основных показателей генетической изменчивости в ценопопуляциях *P. major* L. из зоны ВУРСа

Ценопопуляция	P_{95} , %	P_{99} , %	N_A	H_O	H_E	n_e
Фоновая Рассоха	18.18	27.27	1.36±0.20	0.043±0.025	0.086±0.052	1.09
Фоновая Шеелит	27.27	27.27	1.27±0.14	0.035±0.032	0.064±0.044	1.07
Буферная Тыгиш	27.27	27.27	1.27±0.14	0.029±0.017	0.107±0.056	1.12
Буферная Западная граница ВУГЗа	18.18	27.27	1.27±0.14	0.021±0.014	0.066±0.041	1.07
Импактная Северный Урускуль	18.18	27.27	1.27±0.14	0.036±0.026	0.077±0.049	1.08
Импактная Бердениш	9.09	27.27	1.27±0.14	0.033±0.025	0.047±0.040	1.05
Среднее	19.83	27.27	1.29±0.15	0.033±0.023	0.075±0.047	1.08

Примечание: P_{95} и P_{99} – процент полиморфных локусов при 95 и 99% -ных критериях значимости; N_A – среднее число аллелей на локус, H_O и H_E – наблюдаемая и ожидаемая средняя гетерозиготность; n_e – эффективное число аллелей. Для N_A , H_O и H_E приведены стандартные ошибки.

Наблюдаемая гетерозиготность фоновой ценопопуляции Рассоха была выше, чем в хронически облучаемых выборках, а также по сравнению со средним значением показателя, а во второй ценопопуляции Шеелит – близка к ним. По данным Van Dijk et al. (1988), средняя гетерозиготность подорожника большого составила 0.047, что хорошо согласуется с показателем нашей выборки

Рассоха. Отметим также, что *P. major* присущи в 2–3 раза меньшие наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности по сравнению с представителями этого же рода *P. lanceolata* и *P. coronopus*.

В исследованных выборках подорожника в полиморфном состоянии находится около 20% ген-ферментных локусов при 95%-ном критерии полиморфности и чуть больше 27% — при 99%-ном критерии оценки. Минимальное количество полиморфных локусов при 95%-ном критерии было характерно импактной ценопопуляции Бердениш, а максимальное — буферной Тыгиш и фоновой Шеелит. Сходная ситуация обнаружена нами при расчете эффективного числа аллелей (см. табл. 5.5). Эти данные свидетельствуют о том, что импактная ценопопуляция Бердениш, подверженная наибольшему воздействию радиации, характеризуется самым низким генетическим разнообразием, а буферная выборка Тыгиш — самым высоким.

Внутривидовая генетическая дифференциация. Исследованные нами ценопопуляции объединяет факт снижения в 1.4–3.7 раза наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с ожидаемой, что свидетельствует о высоком коэффициенте инбридинга в выборках. Видно, что в двух фоновых и буферной (Тыгиш) ценопопуляциях по всем локусам наблюдается превалирование гомозиготных генотипов (индекс фиксации положительный). В то же время в импактной ценопопуляции Бердениш недостаток гетерозиготных генотипов был обнаружен только по локусу *Adh*. Коэффициент инбридинга у каждой особи подорожника относительно ценопопуляции в целом (F_{IS}) составляет 52.44%, а инбридинг особи относительно вида (F_{IT}) был несколько выше — 59.15% (табл. 5.6). Коэффициент инбридинга популяции относительно вида в целом (F_{ST}) свидетельствует о том, что только 14.1% от выявленной генетической изменчивости распределяется между ценопопуляциями, а 85.9% реализуется за счет внутривидовой изменчивости.

Отметим, что среднее значение внутривидовой дифференциации европейских и американских популяций *P. major* L. (F_{ST}) равно 0.232 (Morgan-Richards, Wolff, 1999), по другим данным — 0.216 (Van Dijk et al., 1988). Возможно, этот факт связан с географической изменчивостью выборок подорожника. Структура уральских ценопопуляций может быть более однородна в силу сходных эколого-климатических условий мест произрастания.

Таблица 5.6. Значения коэффициентов *F*-статистик Райта для ценопопуляций подорожника большого из зоны ВУРСа

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>Adh</i>	0.4876	0.5279	0.0787
<i>Got-1</i>	0.7002	0.7455	0.1511
<i>Got-2</i>	0.5063	0.6239	0.2382
Среднее по локусам	0.5244	0.5915	0.1410

Согласно количественной оценке степени генетических расстройств между ценопопуляциями (Nei, 1973), наибольшие различия по частотам аллелей наблюдаются (рис. 5.9) между буферной ценопопуляцией Западная граница ВУГЗа и остальными выборками ($D_N=0.047–0.080$), а наименьшие — между импактной Северной Урускуль и фоновой Рассоха ($D_N=0.0001$). Вероятно, это может быть связано с наиболее ярко выраженным несоответствием между значениями наблюдаемой $H_O=0.021$ и ожидаемой $H_E=0.066$ гетерозиготности в буферной выборке Западная граница ВУГЗа (см. табл. 5.5) и указывает на наибольший коэффициент инбридинга в данной выборке. Еще большее несоответствие наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности характерно для буферной выборки Тыгиш. Этот факт хорошо согласуется с данными по жизнеспособности семенного потомства растений. Буферная выборка Тыгиш значительно отличалась по выживаемости проростков и скорости ростовых процессов от фоновых и импактной Бердениш. Следовательно, в ценопопуляциях не прослеживается определенной связи частот аллелей с уровнем радиоактивного загрязнения участков.

Дополняет эколого-генетическую характеристику изученных ценопопуляций оценка разнообразия аллозимных генотипов растений, которые выделяли как сочетания аллелей 13 ферментных систем, из которых 3 полиморфны (Ульянова, Позолотина, 2004 б). Всего в ценопопуляциях обнаружено 23 генотипа (им присвоены условные номера), причем в фоновых выборках их число варьировало от 7 до 17, в буферных — от 2 до 13, а в импактных — от 6 до 9. В некоторых выборках отмечены уникальные сочетания, т.е. они не встречались в других ценопопуляциях. Так, их число для фоновых популяций Рассоха и Шеелит равно 7 и 2 соответственно. В основном они были представлены гетерозиготными организмами. В зоне ВУРСа был обнаружен только один уникальный генотип — в буферной ценопопуляции Тыгиш (рис. 5.10).

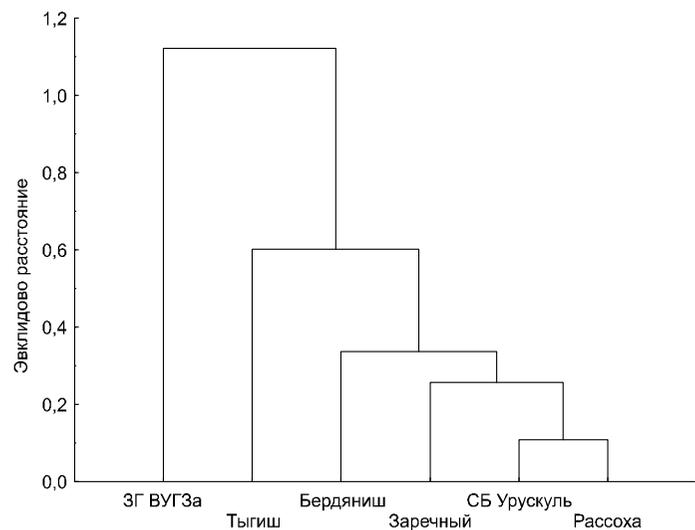


Рис. 5.9. Дендрограмма генетической дифференциации ценопопуляций подорожника (построена на основе метода невзвешенных парно-групповых средних).

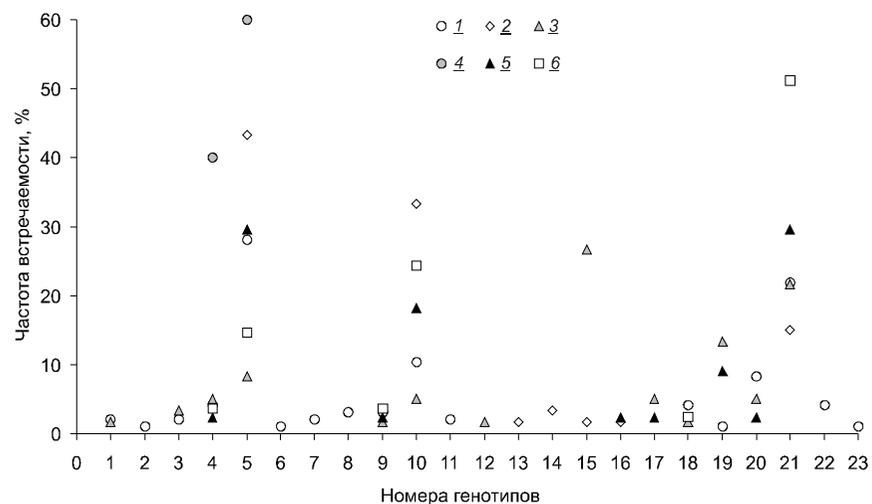


Рис. 5.10. Генотипическое разнообразие ценопопуляций подорожника. Ценопопуляция: 1 — Рассоха, 2 — Тыгиш, 3 — Западная граница ВУГЗа, 4 — Северный Урускуль, 5 — Южный Урускуль, 6 — Бердяниш.

В обеих фоновых ценопопуляциях доминировал один и тот же аллозимный генотип (№ 5), представленный гомозиготами (см. рис. 5.10), а в буферной Тыгиш — генотипы № 15 и № 21. Особенностью буферной ценопопуляции Западная граница ВУГЗа стало доминирование сразу двух генотипов (№ 4 и № 5). В импактных выборках Северный Урускуль и Бердяниш доминировал один и тот же генотип № 21. Полученные данные свидетельствуют о снижении генотипического разнообразия в ценопопуляциях подорожника в градиенте радионуклидного загрязнения в зоне ВУРСа и усилении доминирования определенного генотипа. Доля гомозиготных генотипов в фоновых ценопопуляциях составила 0.58–0.63, а в хронически облучаемых выборках — 0.60–0.75.

Совокупность полученных данных свидетельствует о наибольшем полиморфизме ферментных систем подорожника в буферной ценопопуляции Тыгиш, минимальный уровень характерен для импактной выборки Бердяниш. Близкая к фоновой генетическая изменчивость наблюдалась в буферной ценопопуляции — Западная граница ВУГЗа и импактной — Северный Урускуль.

Таким образом, исследование ценопопуляций подорожника большого в зоне ВУРСа в течение 4 лет показало, что семенное потомство растений из хронически облучаемых популяций в большинстве случаев характеризуется пониженной жизнеспособностью по сравнению фоновыми выборками. При этом в градиенте загрязнения ВУРСа не прослеживается линейной зависимости показателей от доз облучения, накопленных материнскими растениями. Принципиальная разница облучаемых выборок от фоновых ценопопуляций заключалась в более широком диапазоне внутрипопуляционной изменчивости всех показателей.

Более чувствительным к провокационному облучению оказалось семенное потомство растений буферной ценопопуляции. Адаптивный потенциал семян, сформировавшихся на импактных участках ВУРСа, в некоторые годы был высок. Радиоустойчивость проростков из ценопопуляции Бердяниш, оцененная по выживаемости и скорости роста корней, была максимальной, что можно расценивать как преадаптацию организмов к данному фактору. Этот эффект был зафиксирован нами дважды на протяжении 4 лет исследования.

Из 10 изученных ферментных систем только 3 локуса оказались полиморфными. По частотам аллелей локуса Adh-1 значительно различались фоновые и хронически облучаемые ценопопуляции, за исключением пары буферная Западная граница ВУГЗа — фоновая Шеелит. По локусам Got-1 и Got-2 установлен нейтральный полиморфизм. Определенной связи частот аллелей в ценопопуляциях с уровнем радиоактивного загрязнения участков не прослеживается.

Минимальное количество полиморфных локусов при 95%-ном критерии было характерно для импактной ценопопуляции Бердениш, а максимальное — для буферной Тыгиш. Всего в изученных ценопопуляциях обнаружено 23 аллозимных генотипа, причем в фоновых выборках их число варьировало от 7 до 17, в буферных — от 2 до 13, а в импактных — от 6 до 9.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными загрязнителями живых и косных компонентов биосферы наряду с глобальными выпадениями являются техногенные радионуклиды, вовлекаемые в биологический круговорот на разных этапах ядерно-топливного цикла, особенно в случаях крупных радиационных аварий. Одна из них произошла 29 сентября 1957 г. на ядерном предприятии ПО «Маяк», в дальнейшем она стала называться Кыштымской. В результате этой аварии сформировался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), максимальная протяженность которого составила 300 км, а территория с плотностью загрязнения 0.1 Ки/км² по ⁹⁰Sr достигла 23 тыс. км² и захватила Челябинскую, Свердловскую и Тюменскую области. В 1966 г. в головной части следа на территории площадью 16 616 га был создан Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ).

Радиоэкологическое обследование территории ВУРСа проводилось по двум взаимодополняющим направлениям: первое включало оценку интенсивности миграции радионуклидов в почвах и трофических цепочках, ведущих к человеку, второе — изучение биологических эффектов у растений и животных в условиях хронического облучения. Рассмотрению этих проблем посвящено большое количество научных статей и монографий. Следуя классическому треугольнику экологии миграция — доза — эффект, авторы обобщили результаты собственных многолетних радиоэкологических исследований наземных экосистем ВУРСа и провели сопряженный анализ миграционных характеристик долгоживущих радионуклидов, обусловленных ими дозовых нагрузок и биологических эффектов в природных популяциях растений.

При проведении исследований широко использовался системный анализ взаимодействующих живых и биокосных компонентов среды. С учетом протяженности обследуемой территории она была ранжирована по уровню радионуклидного загрязнения с выделением импактной, буферной и фоновой зон. Геоботаническое описание района исследований показало, что флора в головной части следа, совпадающей с территорией ВУГЗа, является комплексом синантропных и полустественных растительных сообществ на различных стадиях деградации и восстановительных сукцессий. Заповедник считается ядром экологического кар-

каса для сохранения биоразнообразия и поддержания экологической стабильности в регионе (Лагунов, Смагин, 2007). Однако, по нашему мнению, качество генофонда флоры ВУГЗа снижено под действием хронического облучения и требует специальной эколого-генетической оценки. Почвенный покров отличается значительным разнообразием. В нем широко представлены почвенные разности, характерные для лесной и лесостепной климатических зон.

В настоящее время фоновое содержание радионуклидов в пределах Уральского региона составляет 2.0 (1.8–2.5) кБк/м² ⁹⁰Sr, 4.0 (3.5–6.5) кБк/м² ¹³⁷Cs и 0.1 кБк/м² ^{239,240}Pu. Углубленное радиоэкологическое обследование почв импактной зоны показало, что с увеличением расстояния от ПО «Маяк» содержание ⁹⁰Sr в них снижается от 29.3 до 0.4 МБк/м², а ¹³⁷Cs — от 0.90 до 0.02 МБк/м². Плотность загрязнения почв ^{239,240}Pu в пределах заповедника в крайних точках различается в 100 раз, изменяясь от 70 до 0.7 кБк/м². Для всех трех радионуклидов отмеченные зависимости описываются экспоненциальными уравнениями. В заповеднике в направлении от его центра к периферии прослеживается резкое падение градиента радионуклидного загрязнения, так что в почвах приграничных участков содержание ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs составляет 50–100 и 17–20 кБк/м² соответственно. При обследовании геохимических сопряжений, включающих береговые зоны водных экосистем, заболоченные участки и водосборные территории, выявлен вклад типа экосистем и ландшафтного разнообразия в интенсивность и направленность миграционных потоков радионуклидов. В депрессивных элементах ландшафта преобладают процессы самоочищения. Экосистемы водосборного пространства по степени снижения в них радионуклидной нагрузки располагаются в следующий ряд: остепненный овсяницевый луг > вторичный кострцовый послелесной луг > опушка березового леса > березовый лес > рудеральный луг.

Изучение характера распределения радионуклидов по глубине почвенных профилей спустя десятилетия после аварии показало, что на импактной территории, не испытывающей с момента аварии антропогенной нагрузки, в распределении радионуклидов по глубине почв водосборных пространств сохраняется хорошо выраженный градиент — 80–87% ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs удерживается в

верхних гумусированных слоях. В почвах с повышенным уровнем увлажнения ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs распределяются более или менее равномерно до глубины 40 см.

В буферной зоне усредненное содержание ⁹⁰Sr в почвах также снижается с увеличением расстояния от эпицентра аварии. Однако даже на удалении 100 км его запас в почвах составляет 57 кБк/м², что почти в 30 раз превышает уровень контрольных значений. В почвах восточной и западной периферий следа запас как ⁹⁰Sr, так и ¹³⁷Cs в основном не отличается от такового на контрольных участках. На буферной территории, являющейся, как правило, селитебной, отмечено более равномерное по сравнению с импактной вертикальное распределение ⁹⁰Sr в почвах. Это может быть связано с механическим перемещением радионуклида из поверхностных горизонтов в более глубокие слои. Обследование геохимических сопряжений выявило повышенную аккумуляцию радионуклидов в гидроморфных почвах по сравнению с почвами плакоров. Водная и ветровая эрозии, обусловленные высокой антропогенной нагрузкой, вносят свой вклад в формирование почвенно-геохимических барьеров в депрессивных формах рельефа буферной части следа.

В настоящее время результат рекультивационных работ, проведенных в первые поставарийные годы, проявился либо в достоверном снижении запаса ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в рекультивированных почвах, либо в формировании в профиле погребенного гумусового горизонта, обогащенного долгоживущими радионуклидами. В целом величина запаса радионуклидов в почвенных разностях определяется не столько их генезисом, сколько местоположением на радиоактивном следе.

Системное обследование импактной и буферной территории следа позволило рассчитать интегральные запасы загрязнителей в почвах: для ⁹⁰Sr они составляют 571.2, для ¹³⁷Cs — 66.1, для ^{239,240}Pu — 1.7 ТБк.

Для количественной оценки и сравнения накопительной способности широкого спектра травянистых растений, произрастающих в градиенте загрязнения, использовали формальный критерий — коэффициент накопления, представляющий отношение концентраций данного радионуклида в организме и окружающей среде в условиях равновесия. Во всех случаях ко-

эффиценты накопления ^{137}Cs в надземной массе были примерно одинаковыми и составляли десятые и сотые доли. В растениях, произрастающих в импактной зоне, коэффициенты накопления ^{90}Sr варьировали от 0.6 до 2.3, что, как правило, было ниже, чем у совпадающих видов растений буферной и фоновой зон. Факт снижения коэффициентов накопления ^{90}Sr растениями на загрязненных территориях связан с физико-химическим состоянием радионуклида в почвах.

Различия в концентрации ^{90}Sr прослеживаются и в семенах растений, собранных с разных участков ВУРСа и фоновых территорий. Наибольшее его содержание в семенах характерно для видов, произрастающих на импактном участке, значительно снижается при переходе к буферной территории и находится на пределе обнаружения в семенах контрольного участка. Для ^{137}Cs аналогичной закономерности не выявлено.

На основании данных о концентрациях радионуклидов в почвах, вегетативной массе и семенах растений были рассчитаны дозовые нагрузки на корни, корневища, плагиотропные части растений, а также на вегетативные органы и зародыши семян. Как правило, поглощенные дозы на буферных участках были на порядок величин выше, чем на фоновых площадках, а на импактных участках различия с фоном достигают 3–4 порядков величин. Большое значение при этом имеют видовые особенности растений. Обнаружены виды-накопители (крапива, кровохлебка), у которых содержание радионуклидов и соответственно дозовые нагрузки на вегетативные и генеративные органы в несколько раз выше, чем у других видов, произрастающих по соседству на тех же площадках.

На территории ВУРСа основная часть дозовой нагрузки была получена живыми организмами в течение первых четырех лет (Никипелов и др., 1990). В настоящее время рассчитанные нами максимальные нагрузки на подземные органы растений в головной части ВУРСа составляют порядка 65.5 мГр/месяц. Если учесть, что продолжительность жизни многих травянистых растений может достигать 20 лет, то за весь период онтогенеза находящиеся постоянно в верхнем слое почвы корни, корневища, плагиотропные части розеточных растений могут накопить дозы порядка 15.7 Гр. Такие нагрузки относятся к области малых доз для растительных объектов.

Опыт наблюдений на старых полях вблизи полигонов испытания ядерного оружия и в зонах крупнейших аварий на ядерных предприятиях показывает, что большая часть видов способна выжить и адаптироваться к условиям радиоактивного загрязнения. Высказывается даже точка зрения, что уловить какие-либо эффекты облучения на уровне популяций и сообществ вообще проблематично (Skarphedinsdottir et al., 2003). На каждом уровне организации живого существуют системы защиты и восстановления, неясно, какие же повреждения способны пройти через эти многочисленные барьеры. В некоторых работах (Шевченко, Померанцева, 1985; Кузин, 1991; Дубинин, 2000) описаны эффекты радиоадаптации и радиационного гормезиса.

Наши исследования в зоне ВУРСа показали, что спустя десятилетия после аварии жизнеспособность семенного потомства на ранних этапах онтогенеза у 11 видов (дремы белой, щавеля конского, звездчатки злаковой, костреца безостого, подорожника среднего, гравилата алеппского, икотника серозеленого, крапивы двудомной, осота розового, одуванчика лекарственного, подорожника большого) либо значительно отличается от фоновых выборок, либо большинство параметров (выживаемость, скорость роста корней и листьев у проростков) снижено.

Оценка мутабельности по частоте встречаемости проростков с различными аномалиями в развитии позволила сделать вывод о том, что в большинстве ценопопуляций изученных видов растений из зоны ВУРСа мутационный процесс идет более интенсивно, чем на фоновых территориях. Причем часть повреждений существует в семенах в скрытом виде и проявляется фенотипически только после провокационного облучения. Определенной зависимости мутабельности семенного потомства от интенсивности хронического облучения материнских растений установить невозможно, так как она проявляется нелинейно.

Оценка адаптивного потенциала семенного потомства из ценопопуляций зоны ВУРСа с помощью провокационного острого облучения показала, что у большинства видов подавляющий эффект облучения на уровне целостных организмов и ценопопуляций был выражен в той же мере, что и у фоновых растений, или сильнее.

При углубленном исследовании апомиктического вида одуванчика лекарственного обнаружено, что фенотипическое разнообразие ферментных систем в импактной и буферной ценопопуляциях выше, чем в фоновой выборке. Доля редких морф для большинства ферментов также выше в зоне ВУРСа. Данные об особенностях аллозимной структуры согласуются с выводами о широкой амплитуде посемейной и хроногенной изменчивости жизнеспособности и радиочувствительности семенного потомства одуванчика из тех же ценопопуляций, а также о высоком уровне хромосомных aberrаций и тератологических изменений. Вероятно, повышенная изменчивость является результатом усиления процессов рекомбинации генома в условиях хронического облучения. С одной стороны, эти процессы увеличивают генетический груз в популяциях, а с другой — создают материал для естественного отбора, что повышает адаптивный потенциал ценопопуляций.

Исследования семенного потомства подорожника большого из зоны ВУРСа показали, что по всхожести семян, выживаемости проростков и скорости формирования листьев во всем градиенте радиационной нагрузки оно либо не отличалось от фоновой выборки, либо уступало ей по жизнеспособности. В хронически облучаемых ценопопуляциях отмечена повышенная мутабельность семенного потомства. Для них характерна также нестабильность в ответе на провокационное облучение. Во всех ценопопуляциях подорожника отмечен дефицит гетерозиготных генотипов, однако в импактной выборке он выражен менее ярко. Максимальная изменчивость ген-ферментных локусов обнаружена в буферной ценопопуляции, а минимальная — в импактной.

Таким образом, можно констатировать, что в ценопопуляциях 11 видов травянистых растений, произрастающих в градиенте радионуклидного загрязнения, не обнаружено эффектов гормезиса и радиоадаптации. Широкий диапазон изменчивости всех показателей жизнеспособности семенного потомства, неоднозначность реакций растений на провокационное облучение, высокая степень мутабельности на ранних стадиях онтогенеза, а также повышенный уровень полиморфизма ферментных систем свидетельствуют об усилении генетической нестабильности у растений в зоне радиоактивного загрязнения. Эти феномены

можно рассматривать как последствия длительного воздействия малых доз радиации на природные популяции растений.

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН Ольге Владимировне Харитоновой и Лилии Александровне Пустоваловой (Ивановой) за помощь в проведении геоботанических исследований, канд. биол. наук Валентине Петровне Гусевой, инженерам Ларисе Владимировне Лобановой, Татьяне Евгеньевне Беляевой, Ольге Николаевне Фоминой, аспирантке Элине Миннулловне Каримуллиной за участие в полевых работах, камеральной обработке материала, выполнении аналитических и экспериментальных работ, а также н.с. ИПЭ УрО РАН канд. физ.-мат. наук Константину Леонидовичу Антонову за содействие в выполнении расчетов запасов радионуклидов в зоне ВУРСа.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Восточно-Уральский радиоактивный след

Импактная зона

Участок 1 – Лежневка

Почва – серая лесная, трансформированная, суглинистая:

A0		Лесная подстилка, состоит из отмерших травянистых растений и листового опада.
A _д	0–5 см	Хорошо оструктурен, зернистый, с большим количеством корней травянистых растений средний суглинок. Граница ровная, заметна по цвету и обилию корней.
A	5–13 см	Светло-серый с буроватым оттенком иловатый средний суглинок, плотного сложения, слоисто-плитчатой структуры.
B	13–30 см	Коричневато-охристый тяжелый суглинок, плохо оструктурен.
BC	30–50 см	Глинистый горизонт с крупными кварцевыми вкраплениями. Цвет охристо-желтый, светлее предыдущего, вязкий.

Плакоры участков 2–5

Почва – темно-серая лесная суглинистая на покровных суглинках:

A _{орг}	0–5 см	Слабоотторфованная, полуразложившаяся ветошь коричневатобурого цвета, легко отделяется от почвенного профиля.
A	5–40 см	Плотный, темно-серый с хорошо выраженной ореховато-зернистой структурой и большим количеством корней травянистых растений средний суглинок. Граница ровная, заметна по цвету и плотности.
B	40–70 см	Буровато-серый, комковато-ореховатый, средний суглинок.

Почва – чернозем среднемогучный среднесуглинистый на покровных суглинках:

A _д	0–5 см	Слабоотторфованный темно-серый с коричневатым оттенком, пылеватый средний суглинок. Граница заметна по обилию корней.
A	5–25 см	Черный, влажноватый, с буроватым оттенком. Структура неясная, непрочная, зернисто-комковатая с единичными мелкими зернами первичных минералов; средний суглинок. Густо пронизан корнями травянистых растений. Граница ровная, переход заметный.
AB	25–40 см	Темно-бурый, прокрашен гумусом, влажноватый, более ясной зернисто-мелкокомковатой структуры тяжелый суглинок. Пронизан корнями травянистых растений.
B	40 см и глубже	Бурый, влажноватый ореховато-комковатой структуры средний суглинок.

Береговая зона участков 2-5; пойма р. Караболки и прилегающих заболоченных пространств (участок 6)

Почва – лугово-слоистая суглинистая:

A _д	0–5 см	Темно-коричневого цвета, густо переплетен корнями, средний суглинок.
A	5–25 см	Верхние 5 см – рыхлый, серый, зернистый средний суглинок. Нижние 20 см горизонта представляют собой серый, плотный, вязкий комковато-зернистый тяжелый суглинок с включениями редкой гальки и щебня. Переход заметен по цвету.
AB	25–35 см	Цвет неоднородный: на буровато-желтом фоне охристые пятна, затеки гумуса. Механический состав – тяжелый суглинок призмовидно-комковатой структуры. Граница заметна по цвету.
B	35–45 см	Буровато-желтый с ярко-охристыми пятнами тяжелый суглинок призмовидно-глыбистой структуры.
C	45–75 см	Буровато-желтый с сизым глеевым оттенком, структура плитчатая.

Буферная зона

Депрессивные, слабодренлируемые формы рельефа

Почва – лугово-черноземная:

A	0–49 см	Черный тяжелый суглинок комковато-пылевато-глыбистой структуры, в верхней части пронизан корнями, встречаются пятна и прослойки оторфованных растительных остатков.
AB _{ca}	49–62 см	Темно-серый с бурым оттенком и единичными белесыми карбонатными пятнами тяжелый суглинок ореховато-зернистой структуры. Вскипает от HCl.
B _{ca}	62–70 см	Коричневато-бурый с единичными охристыми разводами тяжелый суглинок мелко-ореховато-зернистой структуры. Вскипает от HCl. Верховодка на глубине 64 см.

Пологие склоны, плакоры

Почва – дерново-подзолистая:

A0	0–2 см	Хорошо разложившиеся остатки растений, обогащенные минеральными частицами почвы.
A	12–12 см	Серый, супесчаный, плохо оструктурен; граница ровная.
A2	12–34 см	Белесовато-серый, супесчаный, структура плитчаточешуйчатая. Пронизан ходами землероек. Граница ровная, заметна по цвету и механическому составу.
B1	34 см и глубже	Светло-коричневый средний суглинок плохо выраженной призмовидной структуры. По граням структурных отдельностей глянцеvidные пленки.

Почва – бурая лесная:

А ₀	0–2 см	Маломощная хорошо разложившаяся подстилка, задернована, плохо отделяется.
А	2–14 см	Темно-серый зернисто-комковатый средний суглинок.
В ₁	14–27 см	Буровато-охристый непрочнокомковатый средний суглинок.
В ₂	27 см и глубже	Яркий охристый тяжелый суглинок ореховато-призмической структуры.

Рекультивированные почвенные разности

Почва – дерново-луговая с погребенным гумусовым горизонтом:

А _д	0–5 см	Слабо сформированная дернина, серого цвета, переплетена корнями травянистых растений.
А	5–23 см	Очень плотный, цвет неоднородный. Серый фон испещрен желто-палевыми глинистыми включениями. Ореховато-зернистый средний суглинок. Граница резкая, заметна по цвету.
В	23–48 см	Светлее предыдущего. Цвет неоднородный, желтовато-бурый с гумусовыми затеками по ходам землероек и белыми вкраплениями минеральных удобрений. Граница ровная, переход замечен по цвету.
А _{погреб.}	48–109 см	Однородного темно-серого цвета, ореховато-зернистый средний суглинок. Горизонт имеет слабооторфованные включения по ходам землероек. Граница ровная, заметна по цвету.
В _{погреб.}	109 см и глубже	Палево-желтый тяжелый суглинок, глыбисто-комковатый.

Почва – серая лесная с укороченным гумусовым горизонтом:

А	0–12 см	Светло-серый слабоздернованный вязкий средний суглинок с неясно выраженной зернистой структурой. Сформирован на верхней границе горизонта В.
В	12–35 см	Желтовато-бурый однородный вязкий тяжелый суглинок призмовидно-ореховатой структуры, со слабо выраженными признаками оглеснения.
В _{пл}	35–55 см	Желтовато-бурый с редкими сизыми пятнами оглеснения, тяжелый суглинок комковато-зернистой структуры. Встречаются железистые конкреции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ааркрод А., Дальгаард Х., Нильсен С.П. и др. Изучение вклада наиболее крупных ядерных инцидентов в радиоактивное загрязнение Уральского региона // Экология, 1998. 1. С. 36–42.

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 // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т. 35, вып. 5. С. 676–689.

Абрамов В.И., Кальченко В.А., Рубанович А.В. и др. Генетические последствия чрезвычайных радиационных ситуаций для популяций дикорастущих растений // Генетика XXI века: современное состояние и перспективы развития: Мат-лы III съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров России. М., 2004. С. 459.

Алексахин Р.М. Проблемы радиоэкологии: эволюция идей. Итоги. М.: Россельхозакадемия – ГНУ ВНИИСХРАЭ, 2006. 880 с.

Алексахин Р.М. Сельскохозяйственная радиоэкология: этапы эволюции и некоторые итоги // XXXV радиоэкологические чтения, посвященные действительному члену ВАСХНИЛ В.М. Ключковскому. М.: Россельхозакадемия, 2007. С. 6–19.

Алексахин Р.М., Пристер Б.С. Колыбель отечественной радиоэкологии (к 50-летию Кыштымской радиационной аварии) // XXXVI радиоэкологические чтения, посвященные действительному члену ВАСХНИЛ В.М. Ключковскому. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 10–46.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях: Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. / Отв. ред. Л.А. Животовский. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Антон Г. Анализ таблиц сопряженности. М.: Финансы и статистика, 1982. 143 с.

Аренс Х., Лейтер Ю. Многомерный дисперсионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1985. 231 с.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.

Бадяев В.В., Егоров Ю.А., Казаков С.В. Охрана окружающей среды при эксплуатации АЭС. М.: Энергоатомиздат, 1990. 222 с.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. Бюро по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26, вып. 3. С. 109–134.

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).

Восточно-Уральский радиоактивный след: Проблемы реабилитации населения и территории Свердловской обл. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 285 с.

Вудвелл Дж. М., Остинг Дж. К. Действие хронического γ -облучения на развитие растительных сообществ старых полей // Вопросы радиоэкологии / Под ред. В.И. Баранова. М., 1968. С. 86–108.

Глазер В.А. Запрограммированные перестройки генетического материала в онтогенезе // Сорос. образ. журн., 1998. № 8. С. 22–29.

Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика. Учебное пособие для ВТУЗов. М.: Высшая школа, 1977. 479 с.

Горчаковский П.Л. Растительность Урала // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211–262.

Горшков Г.В. Проникающие излучения радиоактивных источников. Л.: Наука, 1967. 207 с.

Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. Киев: Наукова думка, 1989. 384 с.

Гудков И.Н. Клеточные механизмы пострадиационного восстановления растений. Киев: Наукова думка, 1985. 223 с.

Гуща Н.И., Перковская Г.Ю., Дмитриев А.П., Гродзинский Д.М. Влияние хронического облучения на адаптивный потенциал растений // Радиационная биология. Радиоэкология, 2002. Т. 42, вып. 2. С. 155–158.

Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз / Д.А. Криволицкий, Ф.А. Тихомиров, Е.А. Федоров и др. М.: Наука, 1988. 240 с.

Динева С.Б., Абрамов В.И., Шевченко В.А. Сравнительная радиостойчивость 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: Наука и техника, 1991. 231 с.

Добровольский Г.В. Важнейшие проблемы охраны и рационального использования почв // Проблемы взаимодействия общества и природы. М., 1981. С. 44–50.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Сохранение почвы как незаменимого компонента биосферы: Функционально-экологический подход. М.: Наука, 2000. 185 с.

Дубинин Н.П. Радиационный и химический мутагенез. Избр. труды. М.: Наука, 2000. 465 с.

Дубинин Н.П., Шевченко В.А., Кальченко В.А. и др. Генетическое последствие действия ионизирующих излучений на популяции // Мутагенез при действии физических мутагенных факторов. М.: Наука, 1980. С. 3–44.

Дубинин Н.П., Шевченко В.А., Померанцева М.Д. Действие ионизирующих излучений на популяции: Радиационно-генетические аспекты // Современные проблемы радиобиологии. Т. 2. Радиоэкология. М., 1971. С. 183–227.

Емельянов Б.М., Гаврильченко В.С. Лаборатория «Б». Сунгульский феномен. Снежинск: Изд-во РФЯЦ – ВНИИТФ, 2000. 438 с.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н. Павлова, Т.А. Работнова. М., 1990. Т. 8. С. 210–269.

Железнов А.В., Железнова Н.Б., Сметанин Н.И., Сухановская В.С. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых видов луговых растений по их способности концентрировать ^{90}Sr // Генетика, 2002. № 6. С. 635–640.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я. и др. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология, 1996. № 6. С. 445–452.

Журавская А.Н., Позолотина В.Н., Кершенгольц Б.М. Радиочувствительность семян растений Центральной Якутии // Экология, 1997. № 1. С. 19–23.

Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. М.: Центр экологической политики России, 2000. 30 с.

Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса // Сер. «Проблемы космической биологии». Т. 27. М.: Наука, 1974. 191 с.

Израэль Ю.А. Радиоактивные выпадения после ядерных взрывов и аварий. СПб: Прогресс-Погода, 1996. 355 с.

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.

Кальченко В.А., Абрамов В.И., Рубанович А.В. и др. Цитогенетические эффекты в популяциях растений, произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Радиационная биология. Радиоэкология, 2002. Т. 42, № 6. С. 745–749.

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. Т. 37, вып. 5. С. 708–719.

Кальченко В.А., Шевченко В.А. Генетические аспекты долговременного произрастания популяций травянистых растений на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Генетика 21 века: современное состояние и перспективы развития: Мат-лы III съезда Всероссийского общества генетиков и селекционеров. М., 2004. С. 459.

Караваева Е.Н., Молчанова И.В. Роль некоторых категорий почвенной влаги в вертикальном перемещении ^{90}Sr и ^{137}Cs // Экология, 1979. № 1. С. 48–52.

Каримуллина Э.М., Антонова Е.В. Скрининговые исследования травянистых растений в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология: от Арктики до Антарктики: Мат-лы конф. молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2007. С. 131–136.

Карпинская Л.И., Бузовкина И.С. Генетический контроль признака «изгибы побегов» у редиса *Raphanus sativus* L. // Генетика, 2005. Т. 41, № 9. С. 1251–1258.

Кашин А.С., Анфалов В.Э., Демочко Ю.А. Исследование аллозимной изменчивости в половых и апомиктичных популяциях *Taraxacum* и *Pilosella* (Asteraceae) // Генетика, 2005. Т. 41, № 2. С. 203–215.

Квасникова Е.В., Гордеев С.К., Константинов С.В. Радионуклидный состав почв на Семипалатинском полигоне через 40 лет после проведения экскавационных ядерных взрывов // Метеорология и гидрология, 2008. № 1. С. 42–49.

Ковальский В.В. Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 298 с.

Ковда В.А. Основы учения о почвах. М.: Наука, 1973. Т. 1–2.

Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы (1986–2001). М.: ИПЦ «Дизайн, информация, картография», 2002. 272 с.

Колесников Б.П. Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала) // Вопросы лесоведения и лесоводства: Докл. на V Всемир. конгр. М., 1960. С. 51–57.

Корнеев Н.А., Сироткин А.Н. Итоги и проблемы радиоэкологического мониторинга в кормопроизводстве и животноводстве: (Обзор) // С.-х. биология, 1986. № 7. С. 51–59.

Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. Киев: Наукова думка, 1996. 238 с.

Криволуцкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М., 1988. С. 4–16.

Крышев И.И., Рязанцев Е.П. Экологическая безопасность ядерно-энергетического комплекса России. М.: ИздАТ, 2000. 384 с.

Кузин А.М. Природный радиоактивный фон и его значение для биосферы Земли. М.: Наука, 1991. 117 с.

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., Караваева Е.Н. Радиоэкология почвенно-растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 169 с.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург — Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.

Лагунов А.В., Смагин А.И. Восточно-Уральский государственный заповедник в системе особо охраняемых природных территорий Челябинской области // Вопросы радиационной безопасности. Спец. вып. 2007. С. 45–67.

Левонтин Р.С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. СПб.: Наука. 2000. 539 с.

Лысенко Е.А., Абрамов В.И., Шевченко В.А. Влияние хронического облучения на генетическую структуру природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Генетика, 2000. Т. 36, № 9. С. 1241–1250.

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.

Мартюшов В.З., Перух Л.А. Ландшафтно-геохимические особенности поведения плутония в почвенном покрове Восточно-Уральского государственного заповедника // Вопросы радиационной безопасности. Спец. вып. 2007. С. 91–99.

Материалы Российско-американских слушаний по безопасному обращению с плутонием (31 мая–2 июня 2000 г.) Екатеринбург, 2000. 89 с.

Медики-биологические и экологические последствия радиоактивного загрязнения реки Течи / Под ред. А.В. Аксеева, М.Ф. Киселева. М., 2000. 531 с.

Меднис И.В. Справочные таблицы для нейтронно-активационного анализа. Рига, 1974. 412 с.

Международный Чернобыльский проект: технический доклад ISBN. 92-0-400192-5. IAEA, 1992. 740 с.

Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н. Поведение Sr-90 и Cs-137 в почвенно-растительном покрове некоторых районов Республики Саха (Якутия) // Экология, 1995. № 6. С. 444–448.

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., Куликов Н.В. Некоторые итоги радиоэкологического изучения природных экосистем в зоне Белоярской АЭС // Экология, 1985. № 5. С. 30.

Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н. Радиоэкологические исследования почвенно-растительного покрова. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 88 с.

Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н. и др. Долгоживущие радионуклиды в почвенно-растительном покрове зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Дефектоскопия, 1998. № 4. С. 87–92.

Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Радиоэкологические исследования в России // Экология, 1999. № 2. С. 99–104.

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 информации и связям с общественностью в области атомной энергии. М., 1990. С. 39–48.

О поведении радиоактивных продуктов деления в почвах, их поступлении в растения и накоплении в урожае / Под ред. В.М. Клечковского. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 177 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. 240 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. II. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. 268 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 524 с.

Опытная научно-исследовательская станция ПО «Маяк»: Реф. научных работ. Озерск: Редакционно-издательский центр ВРБ, 2003. 88 с.

Опытная научно-исследовательская станция ПО «Маяк»: Сборник реф. научных работ сотрудников ОНИС и организаций соисполнителей, работавших на ее экспериментальной базе (1967–1970). Озерск: Редакционно-издательский центр ВРБ, 2006. 128 с.

Передельский А.А. Основания и задачи радиоэкологии // Журн. общ. биол., 1957. Т. 18, № 1. С. 17–30.

Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М.: Мысль, 1966. 391 с.

Перемыслова Л.М., Костюченко В.А., Попова И.Я. 45-летний опыт мониторинга на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Опыт преодоления последствий техногенных аварий и развитие атомных технологий: Мат-лы научно-практической конф., посвященной 50-летию аварии на ПО «Маяк». Челябинск, 2007. С. 65–67.

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.

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. Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология, 2001. № 3. С. 117–124.

Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения Екатеринбург: Академкнига, 2003 а. 244 с.

Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации в чреде поколений у растений-апомиктов // Радиационная биология. Радиоэкология, 2003 б. Т. 43, № 4. С. 462–470.

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., Ульянова Е.В. Особенности локальных ценопопуляций одуванчика в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии: Сб. науч. статей / Под общ. ред. В.В. Зуева. Томск, 2004. С. 145–148.

Позолотина В.Н., Юшков П.И., Куликов Н.В. Жизнеспособность семенных генераций одуванчика в зоне ЧАЭС // Экология, 1991. № 5. С. 81–84.

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., Таскаев А.И. Эколого-географическое испытание семенного потомства *Viola matulina* Клок. из 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиэкология, 1994. Т. 34. вып. 6. С. 872–876.

Последствия техногенного радиационного воздействия и проблемы реабилитации Уральского региона / Под общ. ред. С.К. Шойгу. М.: Комтехпринт, 2002. 287 с.

Почвенно-экологические условия накопления и перераспределения радионуклидов в зоне ВУРСа / Фирсова В.П., Молчанова И.В., Мещеряков П.В. и др. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. 138 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.

Пристер Б.С. Реализация и развитие идей В.М.Клечковского в современной радиэкологии // XXXV радиэкологические чтения, посвященные действительному члену ВАСХНИЛ В.М. Клечковскому / М.: Россельхозакадемия, 2007. С. 62–88.

Работнов Т.А. *Taraxacum officinale* Wigg. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., 1956. Т. 3. С. 667–670.

Работнов Т.А. Щавель конский / Т.А. Работнов, А.М. Былова // Биологическая флора Московской области, 1980. Вып. 5. С. 105–124.

Радиэкологические 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-физиологические исследования / 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.

Розанов Б.Г. Геомембрана: мембранная функция почвы в планетарной геосистеме Земли // Почвоведение, 1988. № 7. С. 54–58.

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.

Сарапульцев И.Е., Семериков В.Л. Генотипическая изменчивость и клональная структура популяции мятлика альпигенного на Ямале (*Poa alpigena* ssp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz & Petrovsky) // Проблемы общей и прикладной экологии: Мат-лы молодеж. конф. Екатеринбург, 1996. С. 214–222.

Северюхина О.А. Репродуктивные особенности *Taraxacum officinale* s.l. в условиях химического загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 23 с.

Сельскохозяйственная радиэкология / Ред. Р.М. Алексахин, Н. А. Корнеев. М.: Экология, 1991. 400 с.

Сметанина Е.Б., Денисов А.Д. Современная радиационная обстановка в населенных пунктах Красный Партизан и Аллаки, расположенных в непосредственной близости от Восточно-Уральского радиоактивного следа // Региональная научно-практическая конференция «ВУРС-45»: Труды и мат-лы. Озерск, 2002. С. 104–113.

Смирнов Е.Г. Природные условия и растительность Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука. 1993 а. С. 79–84.

Смирнов Е.Г. Жизненные формы и радиэкология растений // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука. 1993 б. С. 103–118.

Смирнов Е.Г., Шейн Г.П., Гуро В.Н., Мальцева Л.Н. Действие острого гамма-излучения на растительные луга // Экология, 1983. № 6. С. 34–38.

Стирин Д.А., Мищенко Н.Н., Карabanь Л.Т. и др. Пострадиационные эффекты в травянистом ярусе облученного леса // Радиобиология, 1985. Т. 25, № 1. С. 122–125.

Сукачев В.Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // Избр. Тр. 1975. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л., С. 126–141.

Тарасов О.В. Итоги деятельности и проблемы радиационного заповедника // Региональная научно-практическая конференция «ВУРС-45»: Труды и мат-лы. Озерск, 2002. С. 268–272.

Тарасов О.В. Современное состояние Восточно-Уральского заповедника // Опыт преодоления последствий техногенных аварий и развитие атомных технологий: Мат-лы научно-практич. конф., посвященной 50-летию аварии на ПО «Маяк». Челябинск, 2007. С. 126–133.

Тепляков И.Г., Бакуров А.С. Способы дезактивации сельскохозяйственных земель и приемы, повышающие их эффективность // Там же. С. 117.

Тетерин А.Ф. Метеорологические условия формирования зоны Восточно-Уральского радиоактивного загрязнения. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 110 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии // Бот. журн., 1957. Т. 42, № 2. С. 161–194.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии: Докл. по опубл. работам, представл. для защиты учен. степ. д-ра биол. наук. Свердловск, 1962. 46 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Титлянова А.А., Махонина Г.И. и др. Поведение радиоактивных изотопов в системе почва-раствор // Радиоактивность почв и методы ее определения. М., 1966. С. 46–80.

Тихомиров Ф.А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. М.: Атомиздат, 1972. 176 с.

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., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Трапезникова В.Н. Миграция радионуклидов в пресноводных и наземных экосистемах. В 2-х томах. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. I том – 480 с., II том – 400 с.

Тюрюканов А. Н., Федоров В.М. Н.В. Тимофеев-Ресовский: Биосферные раздумья. М., 1996. 368 с.

Тюрюканова Э.Б. К методике исследования поведения радиоактивного стронция в почвах различных геохимических ландшафтов. М., 1968. 25 с.

Ульянова Е.В. Особенности ценопопуляций *Plantago major* L. на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Мат-лы конф. молодых ученых (19–23 апр. 2004 г.) Екатеринбург, 2004. С. 259–269.

Ульянова Е.В., Позолотина В.Н. Изменчивость ферментных систем в ценопопуляциях одуванчика лекарственного из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология, 2004 а. Т. 44, № 5. С. 598–603.

Ульянова Е.В., Позолотина В.Н. Феногенотипическая структура природных ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. и *Plantago major* L. в условиях хронического облучения // Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всероссийской научно-практич. конф. Нижний Тагил, 2004 б. С. 102–106.

Ульянова Е.В., Позолотина В.Н., Антонов К.Л. Изменчивость жизнеспособности, радиорезистентности и мутабельности семенного потомства *Plantago media* L. из ценопопуляций зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Проблемы спектроскопии и спектрометрии: Межвузовский сб. науч. тр. Екатеринбург: ГОУ ВПО УГТУ-УПИ, 2004 а. вып. 16. с. 191–199.

Ульянова Е.В., Позолотина В.Н., Саранульцев И.Е. Эколого-генетическая характеристика ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. из пойменных экосистем р. Течи // Экология, 2004 б. № 5. С. 349–357.

Ульянова Е.В., Хорош Е.В. Характеристика семенного потомства *Taraxacum officinale* s.l. из зоны ВУРСа // Биота горных территорий. Екатеринбург, 2002. С. 240–244.

Федотов И.С., Кальченко В.А., Рубанович А.В. и др. Восстановление после воздействия ионизирующих излучений сосновых лесонасаждений в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 2002. Т. 42, вып. 6. С. 740–744.

Филиппченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Л.: ГИЗ, 1926. 272 с.

Фирсова В.П., Молчанова И.В., Тощев В.В. и др. Комплексная характеристика радиологического и химического загрязнения почвы, сельскохозяйственной продукции и водных источников на территории пострадавших районов Свердловской области // Радиация, экология, здоровье. Сб. науч. тр. Ч. I. Екатеринбург, 1994. С. 153–159.

Флейс Дж. Статистические методы для изучения таблиц, долей и пропорций: Пер. с англ. / Под ред. Благовещенского Ю.Н. М.: Финансы и статистика, 1989. 319 с.

Фролова Н.П., Попова О.Н. Мониторинг семян хронически облучаемых природных популяций *Plantago lanceolata* L. Изменчивость в потомстве // Радиобиология, 1990. Т. 30, вып. 4. С. 446–449.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.Л. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с.

Хьютсон А. Дисперсионный анализ. М.: Статистика, 1971. 88 с.

Черезанова 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.

Шевченко В.А., Абрамов В.И., Печуренков В.Л. Генетические исследования на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука. 1993 а. С. 258–302.

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., Померанцева М.Д. Генетические последствия действия ионизирующей радиации. М.: Наука, 1985. 279 с.

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 хроническому облучению в районе Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т. 35, вып. 5. С. 695–701.

Шершунова В.И., Зайнулин В.Г. Мониторинг природных популяций *Dactylis glomerata* L. в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1995. Т. 35, вып. 5. С. 690–694.

Шунунов А.Б. Подорожники (роды *Plantago* L. и *Psyllium* Mill., Plantaginaceae) Европейской России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.

Щеглов А.И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах. М.: Наука, 2000. 266 с.

Эколого-генетические последствия аварии на ЧАЭС для флоры. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1988. 60 с.

Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. 336 с.

Aarkrog A. Specific Development of Radioecology in the West // Radioecology and the Restoration of Radioactive Contaminated Sites. Dordrecht; Boston; London, 1996. P. 1–12. (NATO ASI Series. Series 2: Environment; Vol. 13).

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., Dahlgard H., Frissel V. et al. Sources to Anthropogenic Radionuclides in the Southern Urals // J. Environ. Radioactivity, 1992. Vol. 15. P. 69–80.

Aarkrog A., Dahlgard 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.

Bauert M.R. Biomasseallokation und genetische Diversität arktischer und alpiner *Poligonum viviparum*-Populationen: Inaugural-Dissertation zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Zürich, 1994. 80 S.

Beresford N.A., Wright S.M., Barnett C.L. et al. A case study in the Chernobyl zone Part 2: Predicting radiation induced effects in biota // Radioprotection, Suppl. 1. 2005. Vol. 40. P. 299–305.

Boothman D., Meyers M. and Wang M. Alterations in cell cycle progression determine adaptive survival responses to ionizing radiation // Radiat. Res., 1995. Vol. 141. P. 119–120.

Chen Q., Aarkrog A., Nielsen S.P. et al. Determination of plutonium in environmental samples by controlled valence in anion exchange // J. of Radioanalytical and Nuclear Chemistry. Articles. 1993. Vol. 172. № 2. P. 281–288.

Comparative Assessment of the Environmental Impact of Radionuclides released during Three Major Nuclear Accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl. Proc. of Seminar. Luxemburg. Commission of the European Communities. EUR 13574, 1991. P. 540.

Darlington C. Cytology. London, 1965. 280 p.

Flaccus F., Armentano T. V., Archer M. Effects of chronic gamma-radiation on the composition of the herb community of an oak-pine forest // Radiat. Bot. 1974. Vol. 14. № 4. P. 265–271.

Geraskin S.A., Dikarev V.G., Zyablitskaya Ye. Ye. et al. Genetic consequences of radioactive contamination by the Chernobyl fallout agricultural crops // J. Environ. Radioactivity, 2003. Vol. 66. P. 155–169.

Harris H., Hopkinson D.A. Handbook of Enzyme Electrophoresis in human genetics. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1976. 478 p.

Meirmans P.G., Vlot E.C., Den Nijs J.C.M., Menken S.B.J. Spatial ecological and genetic structure of a mixed population of sexual diploid and apomictic triploid dandelions // J. Evol. Biol., 2003. Vol. 16. P. 343–352.

Molgaard P. *Plantago major* ssp. *major* and ssp. *pleiosperma*. Morphology, biology and ecology in Denmark // Bot. Tidsskrift. 1976. Vol. 71. P. 31–56.

Morgan-Richards M., Wolff K. Genetic structure and differentiation of *Plantago major* reveals a pair of sympatric sister species // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8. P. 1027–1036.

Moustacchi E. DNA damage and repair: consequences on dose-responses // Mutat. Res., 2000. Vol. 464, № 1. P. 35–40.

Müller K.J., He X., Fisher R., Prüfer D. Constitutive *knox1* gene expression in dandelion (*Taraxacum officinale*, Web.) changes leaf morphology from simple to compound // Planta. 2006. № 5. Vol. 224. P. 1023–1027.

Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323.

Newcombe R.G. Interval estimation for the difference between independent proportions: comparison of eleven methods // Statistics in Medicine, 1998. Vol. 17. P. 873–890.

Odum E.P. Radiation Ecology // Fundamentals of Ecology. Philadelphia; Penna: W.B. Saunders Co, 1957. P. 452–486.

Parsons P.A. Radiation hormesis: an evolutionary expectation and the evidence // Appl. Rad. Isot. 1990. Vol. 41. № 9. P. 857–860.

Peacock A.C., Bunting S.C., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects // Science. 1965. Vol. 147. P. 1451–1453.

Pilger R. Plantaginaceae: Das Pflanzenreich. Leipzig, 1937. T. 4. 466 p.
Plantago: a multidisciplinary study / P.J.C. Kuiper, M. Bos (eds.). Berlin: Springer Verlag, 1992. 362 p.

Platt P.B. Long-range effects of radiation on natural plant populations of the granite outcrops in the Southeastern U.S.A. EC 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.

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.

Radiation hormesis // Health Phys., Special issue on radiation hormesis, 1987. Vol. 52. № 5. P. 317–678.

Romanov G.N., Nikipelov B.V., Drozhko E.K. 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, 1–5 Oct., 1990. Commission of the European Communities. EUR 13574. Luxemburg, 1990. P. 25–40.

Skarphedinsdottir H., Gilek M., Kautsky U. Are there ecological effects of ionizing radiation? // International conference on the protection of the Environment from the effects of ionizing radiation. Contributed papers. Stockholm, Sweden, 6–10 October 2003. P. 102–105.

Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS-1; A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. of Heredity. 1981. Vol. 72. P. 281–283.

Trabalka J.R., Auerbach S.I. A western perspective of the 1957 soviet nuclear accident // Proc. of Seminar Comparative Assessment of the Environmental Impact of Radionuclides released during Three Major Nuclear Accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl. Luxemburg. 1990. Commission of the European Communities. EUR 13574. Luxemburg, 1991.

Van der Aart P.J.M. Demographic, genetic and ecophysiological variation in *Plantago major* and *Plantago lanceolata* in relation to vegetation type // The Population Structure of vegetation. 1985. Pt. 3. P. 441–462.

Van Der Hulst R.G.M., Mes T.H.M., Den Nijs J.C.M., Bachmann K. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal that population structure of triploid dandelions (*Taraxacum officinale*) exhibit both clonality and recombination // Mol. Ecol. 2000. № 9. P. 1–8.

Van Dijk H. Genetic variability in *Plantago species* in relation to their ecology. 4. Ecotypic differentiation in *Plantago major* // Theor. and Appl. Gen. 1989. Vol. 77, № 5. P. 749–759.

Van Dijk H., Van Delden W. Genetic variability in *Plantago species* in relation to their ecology. 1. Genetic analysis of the allozyme variation in *P. major* subspecies // Theor. and Appl. Gen. 1981. Vol. 60, № 5. P. 285–290.

Van Dijk H., Wolff K., De Vries A. Genetic variability in *Plantago species* in relation to their ecology. 3. Genetic structure of populations *P. major*, *P. lanceolata* and *P. coronopus* // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 75, № 3. P. 518–528.

Wilson E.B. Probable inference, the law of succession and statistical inference // J. Am. Stat. Assoc., 1972. Vol. 22. P. 209–212.

Wolf S. The adaptive response in radiobiology: evolving insights and implications // Environ. Health Perspect., 1998. Vol. 74. № 6. P. 681–687.

Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugenics. 1951. Vol. 15. P. 323–354.

SUMMARY

V.N. Pozolotina, I.V. Molchanova, E.N. Karavaeva,
L.N. Mikhaylovskaya, E.V. Antonova.

The Current State of Terrestrial Ecosystems in the Eastern Ural Radioactive Trace: Contamination Levels and Biological Effects

The monograph summarizes the outcomes of integrated research in the EURT terrestrial ecosystems. Radionuclide contents in soils and plant cover of the study area were determined and three zones were distinguished within the study area: an impact one, a buffer and a background zone. Features of the ^{90}Sr , ^{137}Cs and $^{239,240}\text{Pu}$ redistribution and migration patterns in soils and geochemical conjugations were identified. The data on physical and chemical conditions of radionuclides in soils and on plant accumulation abilities are provided. Total radionuclides stock in EURT soils calculated; doze loads upon some herbaceous plants evaluated.

The aspects of flora diversity within the EURT addressed and also the results of research in viability, mutability and radioresistance of seed embryos in the most widely distributed plant species are given. Detailed ecological and genetic researches were carried out on the populations of *Taraxacum officinale* s.l. and *Plantago major* L. The total results enable to evaluate long-term effects of radiation and identify plant adaptations to the conditions of permanent ionizing radiation.

The book will address a wide spectrum of experts in the field of radioecology, radiobiology, genetics, general ecology and nature conservation.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПРОВЕДЕНИЮ ИССЛЕДОВАНИЙ	9
1.1. Характеристика растительного и почвенного покрова района исследований	11
1.2. Методы проведения почвенно-радиоэкологических исследований	30
1.3. Методы определения радионуклидов в почвах и растениях	34
1.4. Методы оценки радиобиологических эффектов в локальных популяциях растений	35
ГЛАВА 2. ПОЧВЕННО-РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ВУРСА	43
2.1. Уровни содержания и пространственное распределение ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах импактной зоны	44
2.2. Уровни содержания и пространственное распределение ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах буферной зоны	52
2.3. Роль рекультивационных работ в перераспределении радионуклидов в почвах ВУРСа	57
2.4. Поведение радионуклидов в разных почвах на территории ВУРСа	60
2.5. Накопление ^{90}Sr и ^{137}Cs растениями на территории ВУРСа	62
2.6. Оценка интегрального запаса радионуклидов в почвах на территории ВУРСа	68
ГЛАВА 3. РАДИОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ В ЗОНЕ ВУРСА	73
3.1. Расчет дозовых нагрузок на растения	73
3.2. Травянистые растения как тест-объекты для исследования отдаленных последствий действия радиации	74
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОДУВАНЧИКА (<i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S.L.) ИЗ ЗОНЫ ВУРСА	128
ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДОРОЖНИКА (<i>PLANTAGO MAJOR</i> L.) ИЗ ЗОНЫ ВУРСА	154
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	177
ПРИЛОЖЕНИЕ	184
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	187
SUMMARY	202

Научное издание

Позолотина Вера Николаевна
Молчанова Инна Владимировна
Караваева Елена Николаевна
Михайловская Людмила Николаевна
Антонова Елена Валерьевна

**Современное состояние наземных экосистем
Восточно-Уральского радиоактивного следа:
уровни загрязнения, биологические эффекты**

*Рекомендовано к изданию Ученым Советом
Института экологии растений и животных УрО РАН*

Технический редактор Н.Гощицкий
Компьютерная верстка и оформление обложки С.Трофимовой

*В оформлении обложки использована фотография лежневой дороги
на территории Восточно-Уральского государственного заповедника.*

Подписано в печать 14.07.2008.
Гарнитура Petersburg. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл.печ.листов 12,75.
Тираж 250 экз. Заказ
Цена договорная



ФОТО 3. Березовый лес вблизи р. Караболки.



ФОТО 4. Вторичный послелесный разнотравно-злаковый луг (Западная граница ВУГЗа). Слева направо: В.Н. Позолотина, Е.В. Антонова, О.В. Харитонова, Е.Н. Каравеева, И.В. Молчанова).



ФОТО 5. Полевой отряд в районе лежневой дороги. Слева направо: Л.Н. Михайловская, И.В. Молчанова, А.Н. Коробенко, В.Н. Позолотина, Э.М. Каримуллина.



ФОТО 6. Отбор почвенных проб в пойме р. Караболки (И.В. Молчанова и Л.Н. Михайловская).

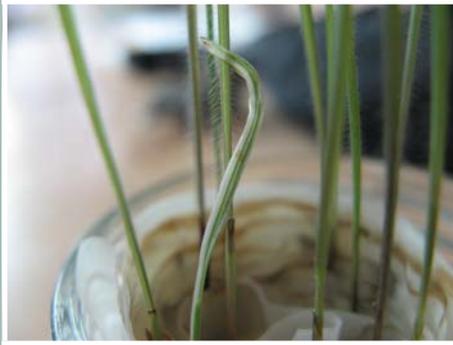


ФОТО 7. Изменение формы листа и хлорофильные нарушения у костреца безостого.



ФОТО 8. Проростки гравилата алектского в норме (слева) и после облучения (справа). Показаны некрозы корней и восстановление роста за счет боковых корешков.



ФОТО 9. Проростки бодяка щетинистого после облучения. Показаны некрозы корней и восстановительные процессы.



ФОТО 10. Хлорофильные аномалии типа **albaviridostriata** у одуванчика лекарственного.



ФОТО 1. Хлорофильные аномалии типа **albina** у бодяка щетинистого (район лежневой дороги).



ФОТО 2. Аномалии генеративных органов у кровохлебки лекарственной (район лежневой дороги).