

УДК [57+61]::539.1.04:57.055:58.04

ОТДАЛЕННЫЕ ЭФФЕКТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ ИЗ ЗОН РАДИОАКТИВНОГО И ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2010 г. В. Н. Позолотина¹, Е. В. Антонова, В. С. Безель

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Проведено сравнительное изучение семенного потомства из ценопопуляций одуванчика, длительное время произрастающего в градиенте радиоактивного (зона Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРСа) или химического (зона воздействия Нижнетагильского металлургического комбината – НТМК) загрязнения. Выявлено, что жизнеспособность семян сходным образом снижалась по мере усиления разного по природе техногенного стресса. Ценопопуляции одуванчика из зон ВУРСа, НТМК и с фоновой территории достоверно различались по качественному и количественному составу аллозимных фенотипов. Анализ клонального разнообразия выявил феногенетическую уникальность всех ценопопуляций. Изучение посемейной изменчивости металло- и радиоустойчивости F₁-поколения показало, что семенное потомство из импактной зоны ВУРСа обладало высокой жизнеспособностью, но, по-видимому, имело скрытые повреждения, обусловившие низкую устойчивость к дополнительным техногенным воздействиям. У F₁-поколения из зоны НТМК высокая жизнеспособность семян сочеталась с повышенной устойчивостью к провокационному воздействию облучением и тяжелыми металлами. Значимых различий в ответах на “привычный” и “новый” факторы воздействия, т.е. эффекта преадаптации, в выборках из техногенных зон не обнаружено.

Радиоактивность, тяжелые металлы, ценопопуляции, Taraxacum officinale s.l., аллозимная изменчивость, семенное потомство, жизнеспособность, мутабельность, радиоустойчивость, металлоустойчивость, череда поколений.

Пути адаптации живых организмов к разным типам техногенных воздействий разнообразны, в них присутствуют как универсальные, так и специфические компоненты, обусловленные природой действующего фактора и биологическими особенностями видов [1, 2]. Большая часть работ, посвященных сравнению биологических эффектов от разных токсических агентов, выполнена на модельных объектах [3–5]. Природные популяции, длительное время обитающие в условиях того или иного техногенного стресса, изучены в работах [6–8]. Можно предполагать, что каждая ценопопуляция, испытывающая хроническое действие тяжелых металлов (ТМ) или ионизирующей радиации, пройдя многие этапы отбора, приобретает специфические черты. В этом случае элиминация металло- и радиочувствительных организмов приводит к изменению аллозимной структуры ценопопуляций [9]. По данным многих авторов [10, 11], в условиях загрязнения снижается качество семенного воспроизводства, поскольку стадии гаметогенеза, зиготы, первых этапов прорастания семян очень чувствительны к токсическим воздействиям. Между тем, именно жизнеспособное и устойчивое потомство обеспе-

чивает существование ценопопуляций не только в пространстве, но и во времени.

Цели работы: 1) на примере ценопопуляций одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) сравнить жизнеспособность и адаптивный потенциал семенного потомства, сформировавшегося в условиях радиоактивного (зона Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРСа) или химического (зона воздействия Нижнетагильского металлургического комбината – НТМК) загрязнения;

2) выявить методом аллозимного анализа феногенетическое сходство и различие ценопопуляций одуванчика из разных зон;

3) сравнить посемейно отдаленные последствия хронического воздействия ТМ и радиации, проявившиеся у F₁-поколения, выращенного в “чистых” условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), который сформировался в 1957 г. в результате аварии на ПО “Маяк”. В настоящее время основным загрязнителем зоны ВУРСа является ⁹⁰Sr. Дополнительное загрязнение территории ВУРСа ¹³⁷Cs произошло в 1967 г. в результате переноса ила и песка с берегов обмелевшего оз. Карачай, использованного как открытое хранилище радиоактив-

¹ Адресат для корреспонденции: 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Институт экологии растений и животных УрО РАН; тел.: (343) 260-82-55; факс: (343) 260-65-00; e-mail: pozolotina@ipae.uran.ru.

Таблица 1. Удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs в 0–5 см слое почвы, а также обусловленные ими дозовые нагрузки [14]

Участок	Удельная активность, Бк/кг		Поглощенная годовая доза с учетом ЕРФ*, мГр
	^{90}Sr	^{137}Cs	
Фоновый	15	31	1.02
Буферный-р	648	314	3.68
Импактный-р	80180	4437	241.88

* Поглощенная доза от естественного радиационного фона (ЕРФ) составила 0.876 мГр/год.

ных отходов [12, 13]. Исследовали участки вдоль центральной оси следа на расстоянии 13 и 86 км от эпицентра взрыва (импактная-р и буферная-р ценопопуляции). Удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs в поверхностном слое почвы, а также обусловленные ими дозовые нагрузки на плагитропные части одуванчика, которые заглублены в этот слой, представлены в табл. 1.

Вторая зона исследования расположена в районе крупного промышленного центра – Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК). На различном удалении от предприятия было заложено две пробных площадки (буферная-м и импактная-м ценопопуляции). Основные ингредиенты выбросов – SO_2 и полиметаллическая пыль. Суммарная токсическая нагрузка за счет содержания в почвах ТМ представлена в табл. 2. Фоновые ценопопуляции произрастали вне зоны какого-либо техногенного воздействия. Почвенно-геоботанические условия на всех участках были сходными.

Объектом исследования являлись ценопопуляции одуванчика лекарственного – многолетнего травянистого поликарпика из семейства Asteraceae [15]. Одуванчик – факультативный апомикт, зародыши развиваются часто из неоплодотворенных нередуцированных яйцеклеток, без участия отцовских хромосом [16, 17].

Следовательно, семена одного растения представляют собой фактически семью или клон.

Вегетирующие растения одуванчика отбирали по 50–125 экземпляров в каждой из пяти ценопопуляций. Анализ ферментных систем ADH (Е.С.1.1.1.1), FEST (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) и FDH (Е.С.1.2.1.2) проводили на этиолированных листьях материнских растений в 6.4%-ном ПААГ в Трис-ЭДТА-боратной системе [18]. Гистохимическое окрашивание образцов осуществляли по стандартным методикам [19]. Поскольку в апомиктичных популяциях одуванчика встречаются диплоиды и триплоиды, зимограммы анализировали целиком как аллозимные фены (морфы), учитывая весь спектр полос в геле. Клоны (группы растений, обладающую одинаковым мультилокусным аллозимным фенотипом) выделяли по семи зонам активности: Est, Gdh, Got, 6-Pgdh, Pgi-1, Pgi-2 и Fdh. Редкой считали изоморфу, частота встречаемости которой в ценопопуляции не превышала 5%.

В опытах исследовали семенное потомство материнских растений (Р-поколение), непосредственно сформировавшееся в зонах ВУРСа, НТМК и на фоновых участках, а также их потомство (поколение F_1), полученное в результате культивирования Р-растений на “чистой” почве. Жизнеспособность семян оценивали по комплексу критериев – выживаемости проростков, числу проростков с настоящим листом и длине корней.

В экспериментах с Р-поколением использовали смесь семян из каждой ценопопуляции. Анализ поколения F_1 вели посемейно, используя по 10 семей из каждой ценопопуляции (буферная-р и импактная-р из зоны ВУРСа и буферная-м и импактная-м из зоны НТМК), а также 25 семей из фоновой зоны. Для оценки жизнеспособности F_1 -потомства и его устойчивости к дополнительному воздействию ТМ и γ -излучению было проведено эксперименты, каждый из которых включал три блока: 1) контроль – семена из разных по-

Таблица 2. Концентрация тяжелых металлов в почвах зоны НТМК, мкг/г

Участок	Концентрация металлов				Коэффициент суммарной токсической нагрузки
	Cu	Zn	Pb	Cd	
Фоновый	12.3	19.4	7.9	0.05	1.0
Буферный-м	151.5	152.7	49.6	0.4	8.4
Импактный-м	113.2	901.7	193.9	2.7	33.0

Таблица 3. Показатели жизнеспособности семенного потомства одуванчика лекарственного (Р-поколение) из зон радиоактивного и химического загрязнения

Параметр	Фоновая	ВУРС		НТМК	
		буферная	импактная	буферная	импактная
Выживаемость, %	84.0 ± 7.5	78.7 ± 6.3	50.7 ± 12.4*	76.0 ± 10.4	53.3 ± 7.8*
Число проростков с листьями, %	67.9 ± 5.8	68.6 ± 7.8	44.2 ± 8.12*	61.4 ± 6.2	41.6 ± 6.4*
Длина корня, мм	17.2 ± 1.9	20.8 ± 6.6	13.5 ± 3.7*	18.9 ± 9.0	14.8 ± 0.5*

* Значимость различий с фоновой выборкой, $p < 0.05$.

пуляций посемейно выращивали в сосудах, содержащих суспензию “чистой” почвы в дистиллированной воде в пропорциях 1 : 50; 2) условия аналогичны первому, но семена тех же семей перед посевом дополнительно подвергали воздействию γ -излучения ^{60}Co на установке “Исследователь” в дозе 250 Гр; 3) для проращивания по той же схеме использовали почву, в которой содержание Cu, Cd, Pb, Zn в 10 раз превышало контрольный уровень.

Проростки культивировали методом рулонной культуры в течение трех недель при температуре +24°C в условиях 12-часового светового дня, ежедневно рандомизируя и доливая воду в сосуды для восстановления начальных условий разведения. Определяли выживаемость проростков, скорость формирования настоящих листьев и длину корней. Сравнивая по ключевым показателям варианты с дополнительным воздействием ТМ или

облучения с контролем, определяли металло- и радиоустойчивость каждой семьи во всех исследованных ценопопуляциях. В каждом варианте было по три повторности.

Полученные данные были обработаны статистически с использованием метода R.G. Newcombe [20] для анализа пропорций и E.B. Wilson [21] – для независимых выборок. Кроме того, для проверки гипотез использовали одно- и двухфакторный дисперсионный анализы, критерий множественных сравнений Шеффе, а также рассчитывали индекс фенотипического разнообразия μ , и долю редких морф h_{μ} [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика Р-поколения. Оценка жизнеспособности семян одуванчика, сформировавшихся в градиенте радиационной и химической нагрузки, показала, что доли выполненных семян (пустые отбракованы) во всех выборках были велики (78–89%) и практически одинаковы. Однако семенное потомство, сформировавшееся в импактных зонах, как химического, так и радиоактивного загрязнения, уступало фоновому по выживаемости проростков, скорости роста корней и листьев (табл. 3). Дисперсионный анализ и метод сравнения долей подтверждает значимость различий по всем показателям ($p < 0.05$).

Установлено, что степень угнетения жизнеспособности семян в градиенте нагрузки в районе НТМК и в зоне ВУРСа сходная. Важно отметить, что дозы радиации, вызывающие первые уловимые эффекты, отличаются от доз, приводящих к сильному угнетению, примерно в 60 раз, а при действии ТМ для подобного перехода достаточно увеличения нагрузки в 4 раза. Аналогичные данные были получены при изучении токсических эффектов в модельных водных экосистемах [5].

Адаптивный потенциал Р-поколения оценивали по его устойчивости к дополнительному



Рис. 1. Основные показатели жизнеспособности проростков одуванчика из разных ценопопуляций (Р-поколение) в условиях провокационного воздействия ТМ и облучения: 1 – выживаемость проростков; 2 – число проростков с настоящим листом; 3 – длина корня.

острому γ -облучению и действию ТМ. Семена из фоновой выборки в условиях провокации проявили самую малую приспособленность к дополнительному действию ТМ, но в то же время они были довольно устойчивы к облучению (рис. 1). Это свидетельствует о возможном различии механизмов действия двух разных по природе факторов на семенное потомство, не испытывавшее ранее какого-либо техногенного стресса.

Ответные реакции на провокации семян буферных ценопопуляций оказались принципиально иными по сравнению с фоновой выборкой. В этом случае достаточно велика была доля проростков, устойчивых как к ТМ, так и к облучению. По скорости роста листьев и корней не установлено значимых различий в ответной реакции на “привычный” и “новый” для растений провоцирующий агент.

Сравнение семенного потомства импактных выборок в условиях провокационного воздействия еще раз свидетельствует о неспецифической ответной реакции. Проростки из зоны НТМК оказались практически не способны противостоять как дополнительному химическому, так и радиационному воздействию, а в выборке из зоны ВУРСа выявлены небольшие группы проростков, выжившие как при действии ТМ, так и после облучения.

Феногенетическая характеристика ценопопуляций. Сходство ответных реакций растений в ценопопуляциях из зон химического и радионуклидного загрязнения может быть связано с их генетическим родством [9]. Оценка аллозимной структуры выборок одуванчика показала, что ферментные системы в разных ценопопуляциях различаются как качественно, так и количественно [23]. Индекс фенотипического разнообразия μ [22] позволяет сравнить ценопопуляции между собой по частотам встречаемости аллозимных фенов, но, к сожалению, он не учитывает качественное разнообразие ферментной структуры.

По этому показателю большинство ферментных систем в выборках из зоны ВУРСа значимо отличалось от таковых НТМК ($p < 0.02$). Наиболее важный вывод из представленных данных заключается в том, что в градиенте и химической, и радиационной нагрузки средние популяционные значения индекса μ были выше, чем в фоновой выборке (рис. 2). Это хорошо согласуется с литературными данными: изменения генетической структуры в условиях загрязнения ТМ обнаружены в популяциях сосны [24], а также одуванчика [25, 26]. В зоне аварии на Чернобыльской АЭС обнаружена нелинейная зависимость интенсивности мутационного процесса в ценопопуляциях травянистых растений от дозы хронического облучения [27].

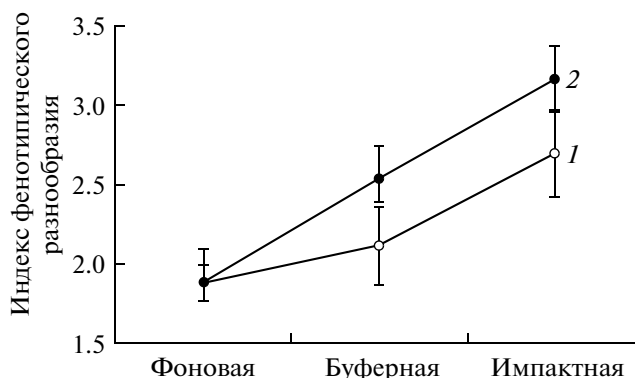


Рис. 2. Средние значения (по 7 ферментным системам) индекса фенотипического разнообразия в ценопопуляциях одуванчика из разных зон; 1 – ВУРС, 2 – НТМК.

Важно отметить, что в условиях радиоактивного, а также химического загрязнения в ценопопуляциях одуванчика число редких изоморф ферментов было значительно больше, чем в фоновой выборке. Так, среднее на популяцию число редких морф (h_{μ}) в буферной зоне НТМК составило 30%, а в импактной – 24% при фоновом уровне 17%. Аналогичные данные получены для ценопопуляций из зоны ВУРСа, где в буферной выборке редких морф было 35%, а в импактной – 28%.

Во всех изученных ценопопуляциях в совокупности было идентифицировано 34 клона (аллозимных фенотипа), причем большинство из них были уникальными (табл. 4). Только клон № 11 оказался общим в буферной и импактной выборках ВУРСа, причем доля растений этого фенотипа различалась в выборках более чем в 2 раза (53% – на периферии ВУРСа и 27.3% – в его головной части). Анализ данных показал, что в зонах ВУРСа и НТМК в градиенте загрязнения клональное разнообразие снижается, и уменьшаются доли растений, принадлежащих к определенным клонам. Так, в фоновой выборке отмечено 12 аллозимных фенотипов, представленных 32 растениями (78%); в буферной ВУРСа – 7, в состав которых вошли 82 экз. (87%); в импактной ВУРСа – 6 клонов, в которые объединены 18 растений (42%). Аналогичные данные получены для зоны НТМК. Это обусловлено в первую очередь тем, что в импактных и буферных ценопопуляциях обеих зон высока изменчивость ферментных систем за счет увеличения доли редких морф.

Полученные данные позволяют предполагать, что генезис каждой из них протекал своеобразно: разным был набор растений-родоначальников, потомки которых генетически изменялись, размножались, более или менее успешно осваивая территорию, подчиняясь отбору, как под действием естественных факторов среды, так и техногенного стресса.

Таблица 4. Распределение клонов в ценопопуляциях одуванчика из разных зон

Номер клона	Доля клонов в ценопопуляции, %				
	фоновая	буферная-р	импактная-р	буферная-м	импактная-м
1	9.4	8.4			
2	6.3				
3	25.0				
4	12.5				
5	12.5				
6	6.3				
7	9.4				
8	6.3				
9	6.3				
10	6.3				
11		53.0	27.8		
12		2.4			
13		7.2			
14		21.7			
15		4.8			
16		2.4			
17			11.1		
18			16.7		
19			16.7		
20			11.1		
21			16.7		
22				32.4	
23				8.8	
24				5.9	
25				5.9	
26				8.8	
27				20.6	
28				11.8	
29				5.9	
30					35.3
31					11.8
32					29.4
33					11.8
34					11.8

Таблица 5. Оценка жизнеспособности семенного потомства F₁-поколения из разных зон

Показатели	Ценопопуляция				
	Фоновая	ВУРС		НТМК	
		Буферная-р	Импактная-р	Буферная-м	Импактная-м
Выживаемость семенного потомства, %	68.2	66.4	84.7*	81.2*	82.5*
лимиты	2.0–94.0	47.3–80.7	74.0–90.0	26.3–96.1	57.5–98.0
Число проростков с листьями, %	38.9	33.1	52.3*	56.3*	57.0*
лимиты	0–85.7	16.0–45.3	36.0–65.3	15.8–75.0	0–80.0
Длина корня, мм	19.7	18.0	14.4*	19.9	18.8
лимиты	3–120	3–47	3–60	3–48	3–96
Объем выборки, шт.	2203	633	1131	1178	1074

* Значимость различий с фоновой выборкой, $p < 0.005$.

Характеристика поколения F₁. Во всех ценопопуляциях в процессе адаптации, возможно, закреплялись разные группы растений: одни из них устойчивы к радиации, а другие – к тяжелым металлам, что свидетельствовало бы о специфичности механизмов устойчивости. С другой стороны, одна и та же группа растений в каждой из ценопопуляций может обладать повышенной устойчивостью к разным факторам, в этом случае, пути адаптации неспецифичны. Исследование посемейной изменчивости металло- и радиоустойчивости семенного потомства одуванчика (F₁-поколение) из тех же ценопопуляций может способствовать выявлению реальных путей адаптации. Данные по жизнеспособности поколения F₁ растений из разных зон, выращенных на “чистой” почве, представлены в табл. 5.

Показано, что выживаемость и число проростков с настоящими листьями в фоновых выборках были меньше по сравнению с импактными выборками НТМК и ВУРСа (метод анализа пропорций подтверждает значимость различий). Различия по длине корней между фоновой выборкой и ценопопуляциями из зон радионуклидного и химического загрязнения были незначимы (тест Шеффе, $p = 0.225–0.962$) за исключением импактной ценопопуляции ВУРСа ($p = 0.0019$).

Таким образом, несмотря на то, что Р-поколение из зон ВУРСа и НТМК сформировалось в условиях хронического техногенного стресса, и было ослабленным (см. табл. 3), при выращивании на “чистой” почве эти растения дали высококачественное семенное потомство F₁-поколения.

Оценка адаптивного потенциала поколения F₁ по выживаемости проростков показала, что для семей всех изученных ценопопуляций устойчивость к провокационному воздействию ТМ и облучения была примерно одинакова. Иная картина установлена по показателю листообразования

(рис. 3). Расположение точек ниже биссектрисы свидетельствует о подавлении листообразования при провокации. Данные, находящиеся выше,

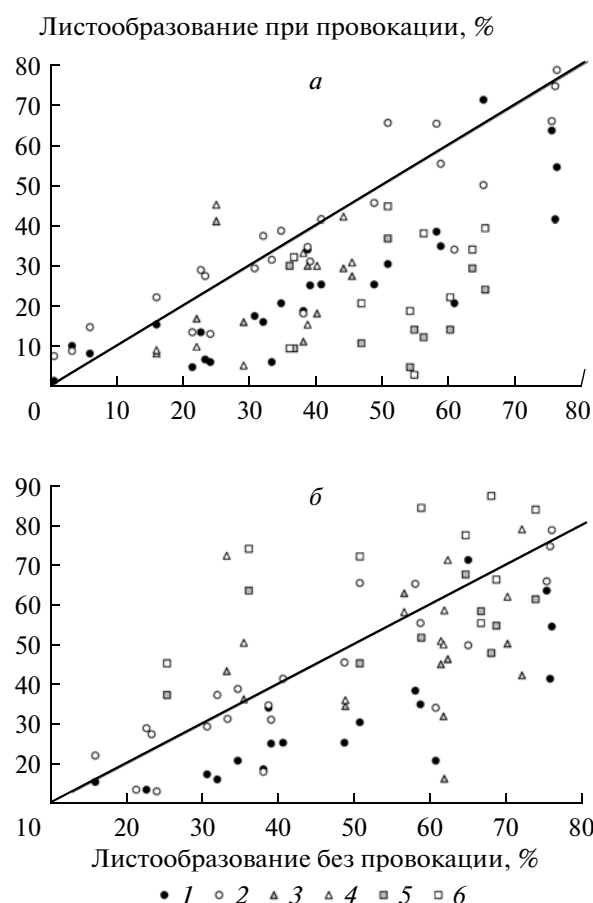


Рис. 3. Посемейный анализ листообразования у F₁-поколения зон ВУРСа (а) и НТМК (б) в условиях провокационного воздействия факторами ТМ и Д. Выборки: 1, 2 – фоновые ТМ и Д; 3, 4 – буферная ТМ и Д; 5, 6 – импактная ТМ и Д.

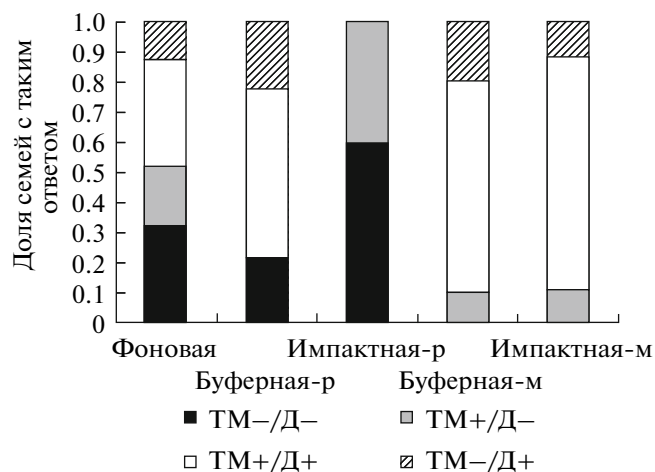


Рис. 4. Доли семей с разными типами ответа (по выживаемости) на провокационное воздействие тяжелых металлов (ТМ) и облучения (Д) у одуванчика из разных ценопопуляций.

отражают стимуляцию. В фоновых выборках отмечена относительная устойчивость к дополнительному облучению и в то же время чувствительность к ТМ. Отметим, что подобная закономерность установлена выше для Р-поколения (см. рис. 1), что можно считать естественным, поскольку эти растения также не испытывали никогда техногенного стресса.

Большая часть семей из зоны ВУРСа оказалась чувствительна как к острому γ -облучению, так и к действию ТМ. В выборках из зоны НТМК наблюдается большое разнообразие ответов на провокационное воздействие: семьи из буферной зоны демонстрируют примерно такую же реакцию, как и фоновые, а большинство семей импактной зоны оказалось устойчиво к обоим дополнительным факторам.

По доле семей в каждой выборке, устойчивых к “привычному” и “новому” факторам, можно оценить специфичность или универсальность механизмов адаптации в популяциях из зон радиоактивного и химического загрязнения. Дополнительное воздействие разными по природе факторами может вызывать следующие типы ответов: 1) потомки отдельной семьи устойчивы и к ТМ, и к облучению (Д), и (ТМ+/Д+); 2) потомки чувствительны к действию обоих факторов (ТМ-/Д-); 3) потомки чувствительны к Д, но устойчивы к ТМ (ТМ+/Д-); 4) потомки чувствительны к ТМ, но устойчивы к Д (ТМ-/Д+). Условно семьи разделили именно на такие группы (рис. 4). Эффект угнетения от какого-либо провокационного воздействия считали достоверным при 5%-ном уровне значимости отличий. Семьи, у которых наблюдали отсутствие угнетения или стимуляцию роста, объединяли в одну группу.

В фоновых выборках представлено все разнообразие ответных реакций по выживаемости проростков и отсутствию явного доминирования какого-либо эффекта. Подобное распределение отмечено и по скорости формирования листьев, и по длине корней. В буферных выборках из зон ВУРСа и НТМК, а также в импактной выборке НТМК была велика доля семей (от 0.58 до 0.78), в которых ни один из провокационных факторов не вызвал подавления. В импактной ценопопуляции из зоны ВУРСа преобладала доля семей с эффектом подавления в ответ на оба типа воздействий, кроме того, оставшиеся семьи не проявили устойчивости к “привычному” фактору. Эти данные свидетельствуют, что адаптивный потенциал поколения F_1 из импактной зоны ВУРСа значительно ниже, чем в других ценопопуляциях. Какой-либо преадаптации, т.е. повышенной устойчивости к “привычному” фактору, в популяциях одуванчика из зон ВУРСа и НТМК не выявлено.

Феномен повышенной чувствительности потомков из зоны ВУРСа обусловлен, вероятно, генетическими повреждениями генома, которые передаются в чреде поколений [28, 29]. Ранее нами было показано, что последствия однократного острого облучения семян одуванчика проявляются в череде пяти поколений, изменяя жизнеспособность, мутабельность и радиоустойчивость потомков [30]. В зоне химического загрязнения влияние на растения определяется в основном токсическим действием ТМ, генетические эффекты могут генерироваться косвенно, из-за подавления внутриклеточных ферментных систем восстановления [31]. Токсическая составляющая нивелируется после выращивания растений на “чистой” почве, а генетических повреждений мало. Кроме того, в родительском поколении прошел жесткий отбор, отсеявший слабые растения. Этим может объясняться эффект повышенной устойчивости поколения F_1 из импактной зоны НТМК.

Таким образом, представленные в данной работе результаты свидетельствуют о том, что у одуванчика из разных по уровню и характеру загрязнения ценопопуляций все показатели жизнеспособности семенного потомства в градиенте загрязнения снижались. Причем дозы радиации, вызывающие первые уловимые эффекты, отличаются от доз, приводящих к сильному угнетению, в 60 раз, а при действии ТМ для подобного перехода достаточно увеличения нагрузки в 4 раза.

Оценка адаптивных возможностей семенного потомства из популяций, испытывающих длительное время химический или радиационный стресс, выявила неспецифичность ответа как на действие “привычного”, так и “нового” фактора. В фоновой выборке, напротив, специфичность реакции на два фактора провокации (ТМ и облу-

чение) проявилась очень четко. При действии ТМ угнетающий эффект был значительно сильнее. Феногенетические исследования показали, что аллозимная структура каждой ценопопуляции уникальна.

В следующем поколении F_1 у растений из зон ВУРСа и НТМК обнаружена разница последствий хронического действия факторов разной природы. В “чистых” условиях Р-растения ВУРСа сформировали семенное потомство (поколение F_1) с высокой выживаемостью и скоростью роста, но несущее скрытые генетические повреждения. В градиенте загрязнения доля семей, чувствительных к дополнительным техногенным воздействиям, возрастает до 90%. В зоне НТМК потомство большинства семей после выращивания на “чистой” почве обладает не только высокой жизнеспособностью, но и повышенным адаптационным потенциалом, который проявляется в высокой доле семей (70–78%), устойчивых к обоим провоцирующим факторам. Следовательно, биологические последствия хронического действия радиации проявляются в последующих поколениях даже после снятия этого стресса, в то время как тяжелые металлы не снижают качества семенного потомства.

Работа выполнена при финансовой поддержке Междисциплинарного проекта УрО РАН (№ 09-М-24-2001), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В.* // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.
2. *Чиркова Т.В.* Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 244 с.
3. *Евсеева Т.М., Гераскин С.А.* Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на традесканцию. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 156 с.
4. *Geras'kin S.A., Kim J., Dikarev V.G. et al.* // Mutat. Res. 2005. V. 586. 147–159.
5. *Fuma S., Ishii N., Takeda H. et al.* // J. Environ. Radiact. 2003. V. 67. P. 1–14.
6. *Безель В.С.* Экологическая токсикология: популяционный и биоценологические аспекты. Екатеринбург: Изд-во “Гощицкий”, 2006. 280 с.
7. *Kabata-Pendias A., Mukherjee A.B.* Trace Elements from Soil to Human. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 550 p.
8. *Шевченко В.А., Абрамов В.И., Печкуренков В.Л.* Генетические исследования на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 258–302.
9. Динамика популяционных генофондов при антропогенном воздействии / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 319 с.
10. *Алексеева-Попова Н.В.* Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л.: Наука, 1991. 214 с.
11. *Позолотина В.Н.* Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург: Академкнига, 2003. 244 с.
12. Заключение комиссии по оценке экологической ситуации в регионе производственного объединения “МАЯК”, организованной по распоряжению Президиума Академии наук. № 1140-501 // Радиобиология. 1991. Т. 31. Вып. 3. С. 436–452.
13. *Aarkrog A., Дальгаард Х., Нильсен С.П. и др.* // Экология. 1998. № 1. С. 36–42.
14. *Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Каравеева Е.Н. и др.* Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Изд-во “Гощицкий”, 2008. 204 с.
15. *Ермакова И.М.* // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н. Павлова, Т.А. Работнова. Т. 8. М., 1990. С. 210–269.
16. *Кашин А.С., Анфалов В.Э., Демочки Ю.А.* // Генетика. 2005. Т. 41. № 2. С. 203–215.
17. *Meirmans P.G., Vlot E.C., Den Nijs J.C.M., Menken S.B.J.* // J. Evol. Biol. 2003. V. 16. P. 343–352.
18. *Peacock A.C., Bunting S.C., Queen K.G.* // Science. 1965. V. 147. P. 1451–1453.
19. *Harris H., Hopkinson D.A.* Handbook of Enzyme Electrophoresis in human genetics. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1976. 478 p.
20. *Newcombe R.G.* // Statistics in Medicine. 1998. V. 17. P. 873–890.
21. *Wilson E.B.* // J. Am. Stat. Assoc. 1972. V. 22. P. 209–212.
22. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
23. *Антонова Е.В., Позолотина В.Н.* // Экология. 2007. № 5. С. 355–361.
24. *Prus-Glowaski W., Wojnicka-Poltorak A., Oleksyn J., Reich P.B.* // Water, Air and Soil Pollution. 1999. V. 116. P. 395–402.
25. *Rogstad S.H., Keane B., Collier M.H.* // Environ. Toxicol. Chem. 2003. V. 22. № 9. P. 2093–2099.
26. *Keane B., Collier M.H., Rogstad S.H.* // Environ. Monit. Assess. 2005. Jun; V. 105 (1–3). P. 341–357.
27. *Абрамов В.И., Рубанович А.В., Шевченко В.А. и др.* // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. № 3. С. 259–267.
28. *Little J.B.* // Int. J. Radiat. Biol. 1998. V. 74. № 6. P. 663–671.
29. *Shao C., Folkard M., Michael B.D., Prise K.M.* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. № 37. P. 13495–13500.
30. *Позолотина В.Н.* // Радиационная биология. Радиоэкология. 2003. Т. 43. № 4. С. 462–470.
31. *Евсеева Т.И., Белых Е.С., Майстренко Т.А.* // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2005. № 1. С. 2–11.

Поступила в редакцию
11.12.2009

Long-Term Effects in Plant Populations from Zones of Radiation and Chemical Pollution

V. N. Pozolotina, E. V. Antonova, V. S. Bezel

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia;
e-mail: pozolotina@ipae.uran.ru*

A comparative research of dandelion seed progeny from the coenopopulations growing for a long time in a gradient of radioactive (zone of the East-Ural radioactive trace – EURT) or chemical (zone exposure Nizhny Tagil Metallurgical Plant – NTMP) pollution was carried out. It was revealed that the viability of seeds declined similarly in gradient of the man-caused stress regardless of its nature. Dandelion coenopopulations from the EURT zone, NTMP and the background area significantly differed in the qualitative and quantitative allozyme specifications. The analysis of clonal diversity revealed phenogenetic uniqueness of all coenopopulations. Study of F_1 -generation metal and radio resistance showed that the seed progeny from the impact EURT zone possessed a high viability but had hidden damage that led to a low resistance to additional man-caused influences. High viability of the seeds in the F_1 -generation from the NTMP zone combined with increased resistance to the provocative effects of radiation and heavy metals. Significant differences in responses to the “habitual” and “new” factors of influence, i.e. effect of pre-adaptation in samples from EURT and NTMP zones were not found.