

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ПОЗОЛОТИНА Вера Николаевна

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ
БЕРЕЗЫ БОРОДАВЧАТОЙ И БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ НА
РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

(03.00.16. - экология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1980

Работа выполнена в лаборатории радиационной экологии
Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

Научный руководитель - доктор биологических наук

Н.В.КУЛИКОВ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,

профессор Ю.З.КУЛАГИН

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник

Л.Ф.Семериков

Ведущее учреждение - Московский Государственный
университет им. М.В.Ломоносова

Защита состоится " " 1980 г. в час. на
заседании специализированного Совета Д.002.05.01 по защите
диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при
Институте экологии растений и животных Уральского научного
центра АН СССР (620008, Свердловск, Л-8, ул.8 Марта, 202).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Инсти-
тута.

Автореферат разослан " " 1980 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук
М.Г.Нифонтова.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Лесные биогеоценозы играют чрезвычайно важную роль в биосфере Земли (Сукачев, 1964). Вместе с тем леса очень чувствительны к воздействию ионизирующей радиации, они повреждаются при значительно меньших дозах облучения, чем травянистые сообщества или гидробиоценозы (Платт, 1968; Тихомиров, 1972). Высокая радиочувствительность лесов в условиях все возрастающего использования радиоактивных веществ в различных сферах деятельности человека обуславливает исключительную актуальность радиоэкологических исследований леса. Одной из основных задач этих исследований является создание единой теории действия ионизирующей радиации на природные лесные сообщества и их компоненты. Это позволит в дальнейшем сформулировать научно-обоснованные принципы более эффективного и надежного использования атомной энергии в мирных целях с точки зрения охраны окружающей среды от нежелательных последствий радиоактивных загрязнений.

Опытами с облучением обширных участков леса от мощных гаммаисточников показана реальная возможность прогнозирования первичных повреждений биоценоза при условии знания радиочувствительности отдельных его компонентов (Спэрроу, Будвэлл, 1968). Поэтому важное значение приобретают работы по изучению радиочувствительности основных лесообразующих пород. С вопросами прогнозирования первичных изменений в облученном лесном биоценозе тесно связана проблема восстановления леса после облучения, для решения которой также необходимы данные о радиочувствительности растений на разных стадиях онтогенеза.

В природных условиях ионизирующие излучения действуют на живые организмы в сложном комплексе с другими экологическими факторами, что существенно модифицирует результирующий эффект. При этом нужно учитывать генотипическую и фенотипическую разнородность организмов в природных популяциях по их реакции на гамма-облучение. Следовательно, необходимо изучать сочетанное действие радиации и других экологических факторов на основные компоненты леса с учетом разнородности организмов в популяциях по их радиочувствительности. Исследований в этой области пока

очень мало, особенно слабо изучены лиственные древесные породы. В частности, для березы эффективные дозы гамма-облучения, установленные разными авторами, различаются на порядок величин (Привалов, 1963; Кудинов, 1975; Киселева, Юшков, 1977). Исследования по совместному действию радиации и других экологических факторов на березу не проводились вовсе. Не произведена также количественная оценка разнородности организмов в природных популяциях по их радиочувствительности. Решению этих вопросов посвящена настоящая работа.

Основная цель работы заключается в комплексном изучении радиочувствительности семян березы бородавчатой и березы пушистой, являющихся широко распространенными лиственными лесообразующими породами Урала. Для решения её выдвигаются следующие задачи:

1. Оценить влияние предпосевного гамма-облучения семян березы бородавчатой и березы пушистой на их всхожесть, на рост и развитие сеянцев. Сравнить радиочувствительность этих видов, различающихся по пloidности.

2. Изучить влияние пострадиационного хранения при разных температурах семян двух видов березы на их жизнеспособность.

3. Оценить генотипическую разнородность организмов в насаждении по радиочувствительности их семян и сравнить индивидуальную изменчивость радиочувствительности у двух разнопloidных видов березы.

4. Определить уровень вариабельности радиочувствительности у березы бородавчатой, обусловленный различными условиями обитания.

Научная новизна. 1. Впервые по комплексу количественных и качественных критерииев дана сравнительная оценка радиочувствительности двух видов березы, *Betula verrucosa*, Ehrh и *B. pubescens*, Ehrh, являющихся природными полиплоидами.

2. Впервые изучено влияние пострадиационного хранения при разных температурах семян двух видов березы на их жизнеспособность.

3. Впервые произведена количественная оценка индивидуальной изменчивости радиочувствительности березы бородавчатой и березы пушистой в природных насаждениях, а также изучена ва-

риабельность радиочувствительности березы бородавчатой, обусловленная разными условиями произрастания.

Практическое значение. Проведенные исследования, а также оведения, имеющиеся в литературе, показывают, что береза значительно устойчивее к действию радиации, чем хвойные породы, поэтому её можно рекомендовать для лесопосадок в районах с повышенным радиационным фоном. Полученные в настоящей работе данные о генотипической разнородности деревьев в насаждениях по их радиочувствительности свидетельствуют о больших возможностях использования отбора для выведения более радиостойких форм берез.

Ионизирующие излучения как мутагенный фактор широко применяются в современной селекции. Нами показано, что для выведения новых форм березы методами радиационной селекции целесообразно использовать облучение семян в дозах от 5 до 20 крад. При облучении в этом диапазоне доз у обоих видов березы наблюдается наибольшее количество радиоморфозов и мутаций, в то же время выживаемость сеянцев достаточно велика, чтобы был возможен отбор.

Древесные породы не каждый год плодоносят обильно, поэтому задача сохранения жизнеспособных семян этих пород важна и актуальна. Полученные нами данные об эффекте пострадиационного хранения семян двух видов березы и модификации его с помощью температуры являются вкладом в решение этой задачи.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены:

1. На всесоюзной школе по естественному, радиационному и химическому мутагенезу (Звенигород, 1976);
2. На координационном совещании по мутагенному действию физических факторов по программе "Генетические аспекты проблемы "Человек и биосфера" (Свердловск, 1977);
3. На конференциях молодых ученых в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Свердловск, 1975, 1979);
4. На совместном заседании Уральского и Башкирского отделений ВОГиС им. Н.И. Вавилова (Свердловск, 1977);
5. На координационном совещании по мутагенному действию физических факторов (Звенигород, 1978);
6. На всесоюзном совещании "Радиационная генетика древес-

ных растений" (Махарадзе, 1979);

7. На симпозиуме "Радиочувствительность и процессы восстановления у животных и растений" (Ташкент, 1979).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 7 печатных работ.

Объем работы. Диссертация состоит из следующих разделов: I. Введение; II. Материал и методика; III. Результаты и их обсуждение, включающий 4 главы; IV. Заключение; V. Выводы; VI. Литература. Работа содержит 167 страниц машинописного текста, в том числе 20 таблиц, 33 рисунка. В списке литературы приведено 274 источника, из них 200 русских, 74 иностранных.

I. ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность радиоэкологических исследований леса. Показано место данной работы в обширном круге проблем лесной радиоэкологии, сформулированы основные цели и задачи изучения радиочувствительности двух широко распространенных на Урале видов березы. Освещаются литературные данные по вопросам общей радиоэкологии и по проблемам радиочувствительности. Приводятся основные результаты и положения, которые установлены в работе и выносятся на защиту.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили семена березы бородавчатой и березы пушистой. Сбор семян произведен в октябре 1974 года в окрестностях г. Свердловска экспедицией под руководством ст. научн. сотрудника А.М. Махнева. Семена собирали с хорошо плодоносящих деревьев из средней части кроны равномерно со всех сторон. Для исключения попадания в опыт гибридных семян проводили цитологический контроль, проревизвая семена и подсчитывая число хромосом в делящихся клетках кончика корня в метафазе. Хранили семена в холодильнике при температуре 5-10°. Всходимость семян березы бородавчатой в 1974 году была 88%, в 1978 году - 82%, у березы пушистой всхожесть составляла 85% и 80% соответственно. В течение трех лет проведены следующие серии экспериментов.

1. Опыты по изучению действия предпосевного γ -облучения на семена березы бородавчатой и березы пушистой.

Воздушно-сухие семена облучали с помощью γ -источника ^{60}Co в дозах 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 крад при мощности дозы 781 р/час. Контролем служили необлученные семена. Сразу после облучения семена высевали в деревянные ящики, наполненные смесью дерново-луговой почвы и песка. В первый сезон ящики закрывали полиэтиленовыми чехлами и прятеняли марлевыми тентами. Этим создавались более благоприятные условия микроклимата и исключалось попадание в опыт случайно занесенных ветром семян березы. На следующий сезон посевы ничем не закрывали. Опыт ставили в четырех повторностях по 100 штук семян в каждой. Наблюдения проводили в течение трех лет, оценивая постлучевые эффекты по комплексу количественных и качественных критериев.

2. Опыты по изучению влияния пострадиационного хранения при разных температурах семян двух видов березы на их жизнеспособность.

Воздушно-сухие семена подвергали γ -облучению от источника ^{137}Cs в дозах 10, 20, 40 крад, при мощности дозы 144 р/мин. Сразу после облучения одну партию семян облученных и необлученных прорашивали в чашках Петри в комнатных условиях. Другую партию семян разделили на три части, которые хранили в темноте соответственно при температурах $+25^\circ$, $+5^\circ$ и -15° в герметически запаянных полиэтиленовых пакетах. По истечении двух месяцев эти семена прорашивали, как и первую партию, в чашках Петри в условиях естественного освещения при комнатной температуре.

3. Опыты по изучению индивидуальной изменчивости радиочувствительности семян березы бородавчатой и березы пушистой.

Требования к условиям увлажнения и освещения у березы бородавчатой и пушистой различны, поэтому они занимают в природе, как правило, разные биотопы (Кулагин, 1963; Махнев, 1965). Семена березы пушистой собраны на участке березняка черничника, который расположен в пониженных местах рельефа. Состав насаждения 7БЗСЕдОо, полнота 0,7, средний возраст березы 60 лет, бонитет 2.

Второй участок, где собраны семена березы бородавчатой, за-

нимает повышенное местоположение. Почва грубо скелетная, подзолистая, хорошо дренированная. Состав насаждения 8Б2СЕд0с, полнота 0,8, возраст березы 70 лет, бонитет I,5.

Условия внутри каждого участка относительно однородны. Семена собирали с девяти хорошо плодоносящих деревьев каждого вида. Облучение семян проводили с помощью гамма-источника ^{137}Cs , мощностью 144,3 р/мин, в дозах 10, 20 и 40 крад. Прорашивали семена в чашках Петри при естественном освещении. В качестве критериев радиочувствительности использовали всхожесть семян и выживаемость сеянцев. Амплитуду изменчивости признаков оценивали с помощью коэффициентов вариации и лимитов.

Характеристика радиочувствительности взрослых деревьев по радиочувствительности собранных с них семян относительна, но избранная методика позволяет оценить изменчивость организмов в насаждении по их реакции на γ -облучение и сравнить по этому свойству два разноглоидных вида березы.

4. Опыты по изучению экологической изменчивости радиочувствительности семян березы бородавчатой.

Семена березы бородавчатой собирали в березняках черничном, брусничном и разнотравном в окрестностях г.Свердловска. Характеристика березняка брусничного дана выше, он занимает верхнюю часть склона холма. Березняк брусничник расположен в средней части склона гряды, почва там горная, дерново-подзолистая, песчаная, свежая. Состав насаждения 6Бб4СЕдЛ0с, в надпочвенном покрове доминирует брусника и зеленые мхи. Полнота 0,8, возраст березы 65 лет, бонитет 2.

Березняк разнотравный занимает среднюю и нижнюю часть склона холма. Почва дерново-подзолистая, суглинистая, свежая. Состав насаждения 10Бб4СБп, в надпочвенном покрове разнотравье, полнота 0,7, возраст березы 70 лет, бонитет 2.

Семена, собранные на каждом участке с десяти хорошо плодоносящих деревьев, облучали гамма-лучами ^{137}Cs в дозах 10, 20 и 40 крад. Мощность дозы 138 р/мин, температура во время облучения 20°. Прорашивали семена в чашках Петри при естественном освещении и комнатной температуре. Опыт ставили в трех повторностях, используя по 100 штук семян в каждой. Критериями радиационных эффектов служили всхожесть семян и выживаемость се-

янцев, изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициентов вариации и лимитов.

Полученный цифровой материал подвергали соответствующей математической обработке, преимущественно методом дисперсионного анализа.

Ш. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изложение и обсуждение экспериментальной части диссертации будет производиться по разделам, соответствующим отдельным главам.

Глава I. Влияние предпосевного гамма-облучения на всхожесть семян, на рост и развитие сеянцев бересы бородавчатой и бересы пушистой

Результаты полевых опытов показали, что первые всходы появились у обоих видов бересы в контроле и в вариантах с облучением в дозах от 5 до 30 крад через 7-8 дней после посева. Более высокие дозы облучения вызывали задержку прорастания семян на 2-3 дня. Различий в дозовой зависимости по всхожести семян между бересой бородавчатой и бересой пушистой не установлено.

ДД_{50} по этому показателю составила 50-60 крад для обоих видов бересы (рис. I).

Имеющиеся в литературе данные об эффективных дозах облучения для семян бересы весьма противоречивы. Одна группа авторов указывает полулетальную дозу по всхожести семян бересы около 10 крад (Привалов, 1963; Кудинов, 1975; Lehtiniemi, 1976). По данным других исследователей ДД_{50} по всхожести семян для этих видов бересы превышает 30 крад (Scholz, 1957; Ohba, 1966). С последними результатами достаточно хорошо согласуются полулетальные дозы, установленные в наших опытах.

Наблюдения за развитием сеянцев в течение первого вегетационного сезона показали, что часть сеянцев отмирает на ранних стадиях развития, особенно большой отпад происходит в вариантах с облучением в дозах выше 40 крад. Выживаемость сеянцев, определенная через один месяц вегетации, при облучении семян в

сублетальных дозах была выше у тетраплоидного вида березы пушистой. Через два месяца различия в дозовой зависимости по выживаемости сеянцев между березой бородавчатой и пушистой стягиваются. Дозовые кривые имеют классическую S-образную форму и практически накладываются друг на друга. ЛД₅₀, определенная по этому показателю, составила 20 крад для обоих видов березы (рис. I).

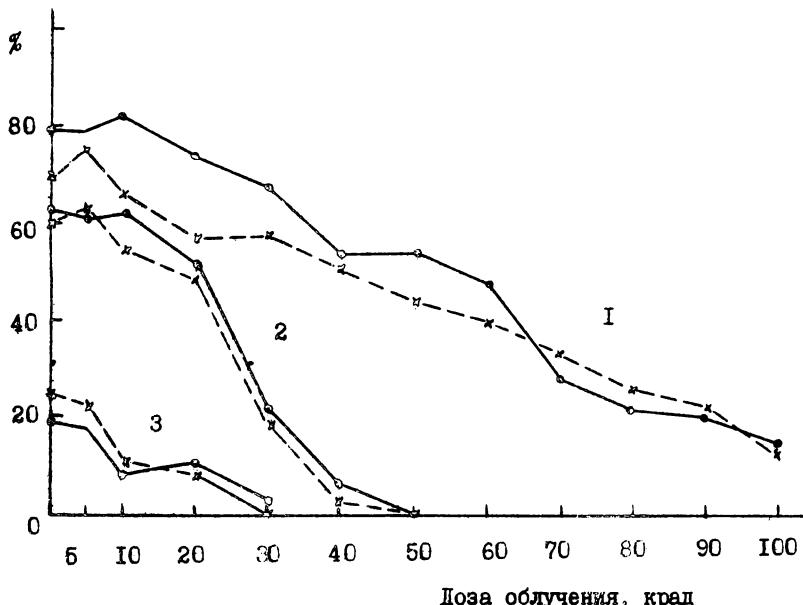


Рис. I. Влияние предпосевного облучения на всхожесть семян (I), на выживаемость двухмесячных сеянцев (2), на выживаемость трехлетних растений (3) березы бородавчатой (—○—) и березы пушистой (—×—).

Массовый отпад сеянцев у березы бородавчатой и пушистой происходит на стадии морфогенеза, непосредственно предшествующей развитию настоящих листьев. По-видимому, эта стадия является критической для развития обоих видов березы. Учет таких показателей как число растений с листьями через месяц вегетации и

число листьев на одном растении позволил установить, что формирование листового аппарата происходит раньше у березы бородавчатой, она опережает березу пушистую в прохождении критической стадии. Это обстоятельство обуславливает различие между видами по выживаемости однолетних яичных сеянцев в вариантах с облучением. Через два месяца вегетации существенных различий в характере дозовой зависимости у березы бородавчатой и пушистой не установлено.

При облучении семян в дозах от 5 до 20 крад наблюдаются радиоморфозы и мутации у обоих видов березы в количестве около 1%. Наиболее чувствительным показателем, раньше всех реагирующим на неблагоприятное воздействие радиации, является высота побега у однолетних сеянцев.

По выживаемости трехлетних растений, так же, как и по другим показателям, существенных различий в дозовой зависимости между видами не обнаружено. У трехлетних сеянцев, выросших из семян, облученных в дозах 20 и 30 крад, наблюдалось увеличение высоты растений, количества и величины листьев, сухого веса одного растения по сравнению с контрольными сеянцами. Эти феномены "псевдорадиостимуляции" и "гигантизма" объясняются, с одной стороны, расширением эдафического пространства в вариантах с облучением семян в больших дозах, с другой стороны, нарушением ростовых процессов у сеянцев, а также увеличением амплитуды изменчивости признаков под действием радиации.

Глава 2. Влияние пострадиационного хранения семян при разных температурах на их жизнеспособность

Исследования эффекта пострадиационного хранения представляют интерес в свете ряда проблем, как теоретического так и практического характера. Оно актуально с точки зрения прогнозирования поражения семенного фонда леса в случае, когда семена прорастают не сразу после облучения, а некоторое время хранятся в определенных условиях. Сопоставление эффекта хранения при разных температурах облученных семян у двух видов березы, являющихся природными полипloidами, в значительной мере способствует пониманию зависимости радиочувствительности от пloidности.

Помимо этого, изучение хранения семян в условиях разных температур и дозовых нагрузок необходимо с точки зрения решения проблемы сохранения жизнеспособных семян древесных пород.

Наши эксперименты показали, что хранение при температурах 25° , 5° и -15° в течение двух месяцев облученных в воздушно-сухом состоянии семян березы бородавчатой и березы пушистой существенно модифицирует радиационный эффект. У обоих видов березы после хранения облученных семян наблюдается понижение их всхожести (рис.2). Кроме этого отмечено усиление отпада семянцев в течение первого месяца жизни, причем угнетение выражено тем сильнее, чем выше доза, в которой облучены семена.

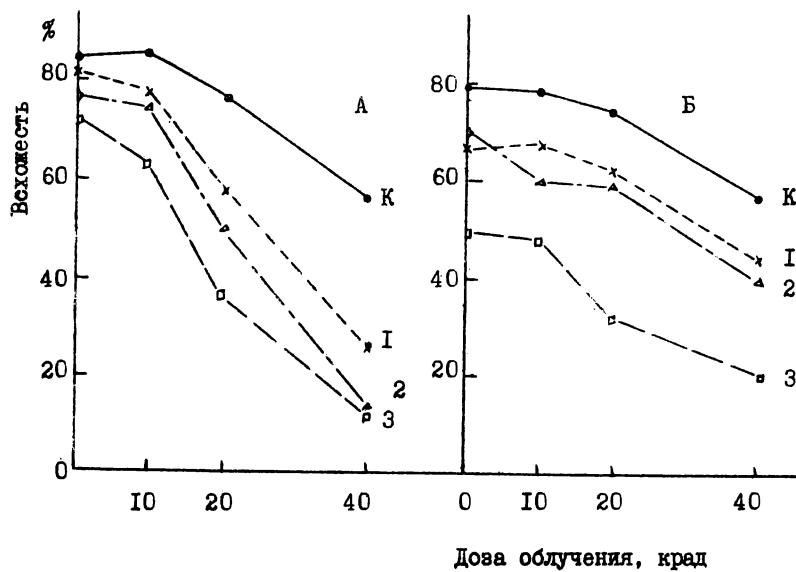


Рис.2. Влияние пострадиационного хранения семян в течение двух месяцев при температурах -15° (1), $+5^{\circ}$ (2), $+25^{\circ}$ (3) на их всхожесть у березы бородавчатой (А) и березы пушистой (Б) (К - контроль, без хранения)

Температура, при которой хранятся семена, оказывает значительное влияние на процессы, происходящие в облученных семенах

во время хранения. При повышенной температуре (25°) у обоих видов березы повреждающий эффект был наибольшим, меньше повреждений отмечено при пониженной температуре хранения (-15°). Следовательно, по окончании облучения в семенах продолжают развиваться процессы, интенсивность которых зависит от дозы, в которой облучены семена, и от температуры, при которой они хранятся.

По-видимому, пониженная температура задерживает развитие постлучевых реакций. Поскольку эти процессы могут протекать даже при температуре -196°C (лебедева и др., 1966), можно предполагать, что инициаторами их являются ионы и свободные радикалы. На дальнейшую судьбу возникших в клетках повреждений влияет активность восстановительных систем клеток (Хвостова, Невзгодина, 1961, 1962; Сизова, 1976). В связи с этим представляет большой интерес сравнение эффекта пострadiационного хранения у двух разноПлоидных видов березы, не различающихся существенно по радиочувствительности.

Нами установлено, что после хранения семян при пониженных температурах, -15° и 5° , всхожесть облученных семян выше у березы пушистой по сравнению с березой бородавчатой. В дальнейшем различия в характере дозовой зависимости между видами оглашаются. Так, по числу растений с листьями через месяц вегетации березы бородавчатая и пушистая не различаются между собой во всех вариантах опыта. Это подтверждается дисперсионным анализом (табл. I).

Таким образом, хранение облученных семян при пониженных температурах выявляет различия в постлучевых процессах у диплоидной березы бородавчатой и тетраплоидной березы пушистой, в то время как без дополнительных воздействий реакция на γ -облучение у них одинакова.

Таблица I

Результаты дисперсионного анализа по сравнению
эффекта пострадиационного хранения семян двух
видов березы в условиях разных температур

Источник изменчивости	Критерий	Вариант	F	$F_{0,05}$
Различия между видами	Всхожесть семян, % к контролю	Без хранения	0,06	4,49
		Хранение при -15°	7,70	4,49
		Хранение при 5°	5,90	4,49
		Хранение при 25°	1,80	4,49
	Число растений с настоящими листьями, % к контролю	Без хранения	0,3	4,49
		Хранение при -15°	1,0	4,49
		Хранение при 5°	0,7	4,49
		Хранение при 25°	4,0	4,49

Глава 3. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян березы бородавчатой и березы пушистой

Одной из важных проблем радиоэкологии является оценка изменчивости организмов по признаку радиочувствительности в природных популяциях. Проявления внутривидовой изменчивости различных признаков и свойств сложны и многообразны. Из всех её форм наибольшее эволюционное значение имеет наследственная индивидуальная изменчивость (неопределенная по Дарвину), поскольку она непрерывно поставляет материал для естественного отбора (Шварц, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Мамаев, 1972). Без оценки этой формы изменчивости невозможно изучение других форм: экологической, географической, гибридогенной, хронологической.

Генотипическая разнородность организмов в природных популяциях по их реакции на γ -облучение изучена очень слабо, таких

данных для древесных пород, в частности для березы, практически нет. При разработке этой проблемы возможно несколько подходов. Наиболее строгим является генетический подход, но в применении к древесным породам он сложен тем, что требует очень длительного времени. Трудно выполним также метод, связанный с облучением взрослых деревьев в природных сообществах. Индивидуальную изменчивость радиочувствительности можно оценить косвенно, исследуя радиочувствительность семян с деревьев, произрастающих на участках с относительно однородными условиями существования. Этим методом воспользовались мы при изучении изменчивости радиочувствительности двух разнопloidных видов березы.

Эксперименты показали, что как у березы бородавчатой, так и у березы пушистой имеются индивидуальные различия между деревьями в каждом насаждении по радиочувствительности собранных с них семян. В каждой выборке выделяются свои наиболее устойчивые и чувствительные к облучению представители. Самую многочисленную группу составляют промежуточные по радиорезистентности организмы. Сравнение березы бородавчатой и пушистой по усредненным для каждой выборки значениям всхожести семян и выживаемости сеянцев подтвердило отсутствие существенных различий в характере дозовой зависимости между этими разнопloidными видами.

Уровень изменчивости всхожести семян и выживаемости сеянцев, оцененный с помощью коэффициентов вариации и лимитов, в контролльном (необлученном) варианте был выше у березы пушистой по сравнению с березой бородавчатой (табл.2).

Облучение семян в высоких дозах выявило дифференциацию организмов в насаждении по их реакции на радиационное воздействие у обоих видов березы. Коэффициенты вариации при этом значительно возросли и величины их у обоих видов стали близки. Если же сравнить увеличение коэффициентов вариации по отношению к контролю, то, например, по всхожести семян у березы бородавчатой увеличение произошло в 6 раз, а у березы пушистой в 2 раза. Следовательно, береза бородавчатая не уступает березе пушистой в величине "скрытой" изменчивости, которая проявляется при воздействии неблагоприятных факторов (высоких доз радиации в наших экспериментах).

Таблица 2

Изменчивость некоторых показателей в зависимости
от дозы облучения семян двух видов березы

Критерий вид березы	Всходженность, %		Выживаемость, %			
	бородавчатая	пушистая	бородавчатая	пушистая		
Лоза, крат.	C _{вар} , %	лимиты, %	C _{вар} , %	лимиты, %	C _{вар} , %	лимиты, %
K	2,4	78–96	5,4	52–85	3,7	69–95
10	1,8	79–92	5,0	54–84	2,5	72–89
20	6,6	52–95	7,8	44–87	6,0	44–77
40	13,6	23–89	13,4	29–83	12,8	12–35

Показатели внутрипопуляционной дифференциации у данных видов березы по радиочувствительности высоки. В зависимости от генотипа дерева в его потомстве оказывается больше радиочувствительных или радиоустойчивых семян. Реакция организма на γ -облучение зависит от первичной поражаемости клеток организма, от концентрации эндогенных защитных веществ и от интенсивности работы восстановительных систем на разных уровнях организации (Парибок, 1967). Генетическая обусловленность радиочувствительности предполагает наследование определенного уровня метаболизма и зависит от генотипа в целом (Керкис, 1967). Поэтому оценка радиочувствительности модельных материнских деревьев по их семенам относительна. Но каждое семя может рассматриваться как самостоятельный организм, реагирующий на воздействие радиации однозначно: прорастание есть или нет. Следовательно, избранная нами методика не дает строгой оценки радиочувствительности взрослых деревьев, но позволяет оценить изменчивость радиочувствительности организмов в природных популяциях и сравнить по этому признаку два разнопloidных вида березы.

Генотипическую разнородность внутри популяций по устойчивости к радиационному фактору необходимо принимать во внимание при прогнозировании последствий облучения лесных биоценозов и при оценке возможностей воспроизводства леса после облучения.

Глава 4. Экологическая изменчивость радиочувствительности семян березы пушистой

Под экологической изменчивостью понимают результат изменения признаков вида под влиянием мозаично распределенных в пространстве экологических факторов (температура, влажность, освещенность, химический и физический состав почвы и другие), не имеющих хорологического градиента (Мамаев, 1972). Внутри популяции формируются микропопуляции, иногда сильно различающиеся фенотипически. Поскольку изоляции между ними нет, они представляют собой единое генетическое целое, но уровень изменчивости в такой сложной по составу популяции повышается (Шварц, 1963).

Актуальность исследований экологической изменчивости обусловлена тем, что она характеризует реакцию вида на изменение

внешней среды обитания, и кроме того, без учета экологической изменчивости невозможно сравнивать географически отдаленные популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шварц, 1963).

Для изучения экологической изменчивости березы по признаку радиочувствительности нами были выбраны по десять деревьев березы бородавчатой в березняках брусличном, черничном и разнотравном. Условия обитания внутри каждого из этих участков относительно однородны. Их экологово-лесоводственная характеристика представлена в разделе "Материал и методика". Прежде чем оценивать экологическую изменчивость деревьев по радиочувствительности, необходимо установить дозовую зависимость всхожести семян и выживаемости сеянцев, используя усредненные для каждой выборки значения, а также определить уровень индивидуальной изменчивости радиочувствительности на каждом из опытных участков.

Исследования показали, что кривые дозовой зависимости всхожести семян (усредненные данные) у деревьев из разных типов леса не совпадают. Наибольшая всхожесть семян во всех вариантах опыта отмечена у деревьев из березняка черничного, наименьшая – в березняке разнотравном (рис.3). Эти различия статистически достоверны ($F=9,4$ при $F_{0,05} = 4,8$). По выживаемости одно-месячных сеянцев различия в радиочувствительности между выборками деревьев из разных насаждений стглаиваются. В березняках черничном, брусличном и разнотравном наблюдается генетическая неоднородность деревьев по всхожести их семян и по выживаемости сеянцев. Реакция на γ -облучение у семян с разных деревьев внутри каждого опытного участка также сильно различается. В каждом насаждении выделяются наиболее устойчивые и чувствительные к облучению представители. Какой-либо зависимости между всхожестью семян до облучения и их радиочувствительностью не обнаружено.

Уровень изменчивости различных показателей характеризовали с помощью коэффициентов вариации и лимитов. В контроле вариабельность всхожести семян увеличивается в ряду: черничник, брусличник, разнотравье (табл.3). Все эти коэффициенты вариации согласно шкале уровней изменчивости (Мамаев, 1972) относятся к низкому уровню изменчивости. Пониженные значения всхожести семян и более высокие показатели изменчивости её в березняке раз-

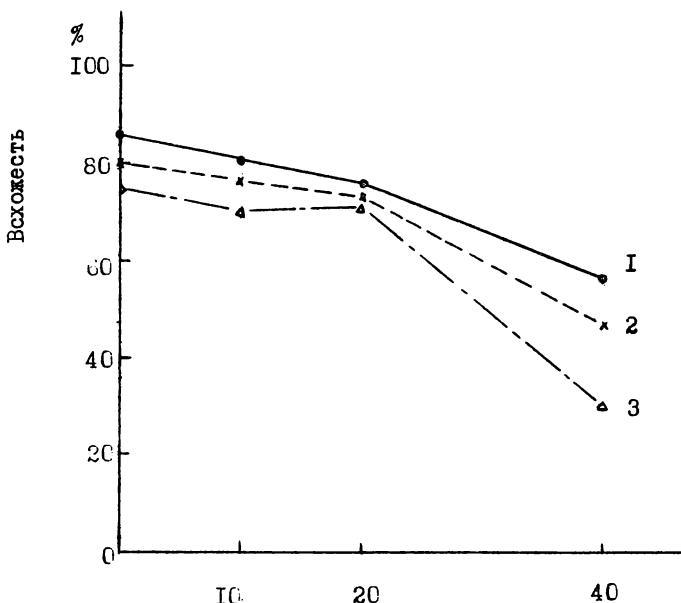


Рис.3. Зависимость всхожести семян березы бородавчатой из разных типов леса от дозы γ -облучения
I - березняк черничник, 2 - брусничник, 3 - разнотравье.

нотравном позволяют предполагать, что условия там менее благоприятны, чем на других участках.

Предпосевное облучение семян вызывает повышение уровня изменчивости всхожести семян и выживаемости сеянцев во всех насаждениях, причем в березняке разнотравном коэффициенты вариации по этим показателям выше, чем в других типах леса. Относительное увеличение уровня изменчивости, т.е. по сравнению с контролем, в березняках черничном и разнотравном произошло в три раза, а в березняке брусничном – в два раза. Следовательно, в последнем "скрытая" изменчивость, проявившаяся при воздействии γ -лучей, выражена в меньшей степени.

Таблица 3

Изменчивость всхожести семян деревьев бородавчатой из разных типов леса в зависимости от дозы облучения

Тип леса Доза, крад	Бруслиник		Черничник		Разнотравье		Объединенный	
	Cвар, %	диаметр, %	Cвар, %	диаметр, %	Cвар, %	диаметр, %	Cвар, %	диаметр, %
K	5,2	52-90	3,7	66-96	5,8	49-93	2,7	52-96
10	4,5	59-91	3,9	62-92	6,7	44-89	3,1	44-92
20	5,2	57-85	6,0	52-95	7,5	41-92	3,6	41-95
40	II,0	33-69	12,4	23-89	16,1	7-57	9,0	7-89

Расстояние, разделяющее эти три типа леса, невелико, это исключает действие хорологического фактора. Объединение результатов по всем опытным участкам и определение коэффициентов вариации с использованием всего статистического материала позволяет оценить амплитуду экологической изменчивости радиочувствительности березы бородавчатой. Сопоставление уровней экологической изменчивости и индивидуальной изменчивости на каждом участке показывает влияние различных экологических условий произрастания в березняках черничном, бруоничном и разнотравном на вариабельность радиочувствительности. Установлено, что экологическая изменчивость всхожести семян и выживаемости сеянцев в зависимости от дозы облучения не превышает изменчивости индивидуальной (табл.3). Генотипические различия между организмами внутри каждого однородного по условиям обитания участка больше, чем различия в радиочувствительности между деревьями разных типов леса.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Береза бородавчатая и береза пушистая принадлежат к широко распространенным лесообразующим породам, обладающим рядом ценных хозяйственных свойств. В лесостепном Зауралье леса с преобладанием березы занимают до 90% всей лесной территории (Кулагин, 1963). Значительную роль играют березы в лесах ососново-березовой подзоны тайги на Южном Урале, а также во всех остальных подзонах таежной зоны на Урале (Колесников, 1960). Эти два вида существенно различаются как по числу хромосом и по морфологическим признакам, так и по ряду физиологических и экологических свойств (Кулагин, 1961; Коновалов, 1963; Махнев, 1960, 1978).

Учитывая лесообразующую роль берез, представляется актуальным изучение "экологической" радиочувствительности этих видов на ранних этапах развития, т.е. исследование изменений этого признака под воздействием экологических факторов у организмов, находящихся в природных условиях. Стадия семян, а также первые годы жизни сеянцев являются очень важными этапами в развитии древесных растений. От чувствительности семян к радиационному

фактору, от способности сеянцев выживать после предпосевного облучения семян зависит воспроизведение лесных биоценозов в условиях повышенного радиационного фона или после однократного облучения леса в массивированной дозе.

Проведенные нами исследования свидетельствуют, что береза бородавчатая и пушистая не различаются существенно по радиочувствительности. Достоверной разницы в дозовой зависимости не обнаружено ни по всхожести семян, ни по выживаемости сеянцев к концу первого и третьего вегетационных сезонов. Однако утверждать, что близкие уровни радиочувствительности у этих разнотиповых видов обеспечиваются одинаковым механизмом нельзя, поскольку в условиях действия дополнительных факторов, например, пострадиационного хранения при пониженных температурах, в дозовой зависимости выявляются достоверные различия между ними. Следовательно, вопрос о роли уровня пloidии в радиочувствительности двух близко родственных видов березы требует дальнейшего изучения.

Важное значение с экологической точки зрения имеют исследования эффекта хранения семян после облучения в условиях разных температур. Показано, что хранение облученных семян обоих видов березы в течение двух месяцев неблагоприятно влияло на их всхожесть, а в дальнейшем и на выживаемость сеянцев. Угнетение было выражено тем сильнее, чем больше доза, в которой облучены семена, и чем выше температура, при которой они хранились. Пониженная температура хранения (-15°) вызывала задержку постлучевых повреждающих процессов как у березы бородавчатой, так и у березы пушистой.

Для успешного прогнозирования последствий облучения леса необходимо учитывать генотипическую и фенотипическую разнородность деревьев в природных популяциях по признаку радиочувствительности. В результате проведенных исследований установлено, что в насаждениях с относительно однородными условиями произрастания для обоих видов березы характерны низкие уровни изменчивости всхожести необлученных семян и выживаемости сеянцев, развившихся из них. После γ -облучения семян в дозах 20 и 40 крад амплитуда изменчивости этих показателей возросла в 2-6 раз. Индивидуальная изменчивость деревьев по

радиочувствительности выражена как у березы бородавчатой, так и у березы пушистой. Количественная оценка экологической изменчивости радиочувствительности березы бородавчатой в березняках черничном, брусничном и разнотравном показала, что уровень её не превышает уровней индивидуальной изменчивости этого признака внутри каждого опытного участка. Выполненная работа помимо интереса для ряда теоретических дисциплин имеет существенное прикладное значение, что уже отмечалось во введении.

Полученные результаты открывают новые возможности для исследования совместного действия радиации и других экологических факторов, в частности, антропогенных факторов, отрицательно влияющих на живую природу. В работе заложены основы для более широкого изучения различных форм изменчивости радиочувствительности в природных популяциях.

У. ВЫВОДЫ

1. Изучено влияние острого предпосевного γ -облучения семян на их всхожесть, а также на рост и развитие сеянцев у диплоидной березы бородавчатой и тетраплоидной березы пушистой. Установлено, что грунтовая всхожесть семян обоих видов березы линейно снижается с повышением дозы облучения. Различий в дозовой зависимости между видами по этому показателю не обнаружено, LD_{50} составила 50–60 крад.

2. Показано, что в начальный период вегетации критической фазой в развитии сеянцев обоих видов березы является стадия морфогенеза, предшествующая развитию настоящих листьев. На этой стадии наблюдается массовый отпад проростков. У березы бородавчатой эта стадия проходит раньше, чем у березы пушистой, этим объясняются различия в дозовой зависимости по выживаемости одномесчтных сеянцев. В дальнейшем по выживаемости сеянцев через два месяца и через три года различий в характере дозовой зависимости между видами не установлено. LD_{50} по выживаемости двухмесчтных сеянцев составила для обоих видов березы 20 крад, LD_{50} по выживаемости трехлетних растений – 7–10 крад. При облучении семян в дозах от 5 до 20 крад у сеянцев отмечено появ-

ление радиоморфозов и мутаций в количестве около 1%.

3. У трехлетних растений обнаружены явления "псевдорадиостимуляции" и "тигантизма", т.е. сеянцы в вариантах с облучением в дозах 20 и 30 крад значительно превышают контрольные по высоте побега, по числу листьев на растении, по сухому весу одного растения. Это связано, с одной стороны, с расширением эдифического пространства в вариантах с облучением семян в высоких дозах, с другой стороны, с нарушением ростовых процессов и увеличением амплитуды изменчивости морфологических признаков под воздействием радиации.

4. Показано, что хранение при разных температурах облученных семян березы бородавчатой и пушистой вызывает усиление радиационного поражения, причем, угнетение процессов роста сеянцев тем больше, чем больше доза, в которой облучены семена. Наибольшее усиление лучевого поражения отмечено после хранения облученных семян при температуре 25° , меньше поражение при -5° .

5. Сравнение эффекта хранения у двух разнопloidных видов березы показало, что после хранения облученных семян при пониженных температурах всхожесть их выше у тетрапloidного вида - березы пушистой. Однако через месяц вегетации различия в дозовой зависимости между видами оглаживаются.

6. Впервые установлено, что у березы бородавчатой и у бересы пушистой проявляются индивидуальные генотипические различия между деревьями в однородных по условиям обитания насаждениях по радиочувствительности собранных с них семян. Произведена количественная оценка изменчивости двух разнопloidных видов березы по этому признаку.

7. Уровень изменчивости всхожести семян и выживаемости сеянцев в контроле оказался выше у бересы пушистой. Облучение семян перед посевом в дозе 40 крад вызывает повышение уровня изменчивости этих показателей.

8. Показано, что изменчивость радиочувствительности семян березы бородавчатой, обусловленная разнородностью экологических условий в бересняках брусличном, черничном и разнотравном не превышает уровня индивидуальной изменчивости этого признака внутри каждого биотопа.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Киселева В.Н., Юшков П.И. О сравнительной радиочувствительности семян березы пушистой и березы бородавчатой. - Ра-диобиология, 1977, т.17, № 1, с.133-136.
2. Киселева В.Н., Юшков П.И. Выживаемость и морфогенез сеянцев березы бородавчатой и березы пушистой в зависимости от дозы предпосевного γ -облучения. - В кн.: Проблемы генетики и селекции на Урале (Информационные материалы). Свердловск, 1977, с.116-117.
3. Киселева В.Н., Юшков П.И. Устойчивость к γ -облучению двух видов березы с различной пloidностью. - В кн.: Генетические аспекты проблемы "Человек и биосфера": (Информационные материалы). Свердловск, 1978, с.II.
4. Позолотина В.Н., Махнев А.К., Юшков П.И. Сравнительная термо- и радиочувствительность семян березы бородавчатой и березы пушистой. - В кн.: Радиочувствительность и процессы восстановления у животных и растений. Тезисы докладов симпозиума. Ташкент, изд-во ФАН, 1979, с.212-213.
5. Позолотина В.Н., Куликов Н.В., Юшков П.И. Генотипическое разнообразие популяций березы по признаку радиочувствительности. - Субтропические культуры, 1979, № 3 (161), с.24-25.
6. Позолотина В.Н. Влияние пострадиационного хранения на жизнеспособность семян двух разнопloidных видов березы. - В кн.: Радиоустойчивость семян растений и её изменчивость. (Препринт). АН СССР, Уральский Научный Центр, Институт экологии растений и животных. Свердловск, 1980, с.3-13.
7. Позолотина В.Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян двух видов березы. - Экология, 1980, № 4, с.

НС 25814 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 14/1У-80г. ФОРМАТ 60 x 84 1/16
ОБЪЁМ 1,5 Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 1005
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20