

На правах рукописи

УДК: 574:539.16.047

Позолотина Вера Николаевна

Отдаленные последствия действия радиации на растения

03.00.16-экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Екатеринбург

2001

Работа выполнена в Отделе континентальной радиозологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Официальные оппоненты: докт. биол. наук, вед.н.с. **Васильев А.Г.**
докт. биол. наук, проф. **Шавнин С.А.**
докт. биол. наук, вед.н.с. **Гераськин С.А.**

Ведущая организация: Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Защита состоится « » « » 2001 г. в _____ часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан « » « » 2001 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
канд. биол. наук

Нифонтова М.Г.

Общая характеристика работы

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

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

Поэтому при работе в природных загрязненных экосистемах важно сочетать три задачи: 1) общую оценку радионуклидного загрязнения региона с выяснением основных источников выбросов, их изотопного состава, динамики развития ситуации с момента загрязнения; 2) подробную характеристику уровней накопления и распределения радионуклидов в компонентах экосистем, а также создаваемую ими дозовую нагрузку в локальных местообитаниях; 3) изучение последствий хронического облучения биоты, в частности ценопопуляций растений.

Радионуклиды, поступившие в природные экосистемы с глобальными выпадениями или в результате аварийных выбросов и стоков, распределены очень неравномерно, что обуславливает широкий диапазон дозовых нагрузок в пределах загрязненных территорий. Кроме того, при оценке биологических эффектов в биогеоценозах невозможно вычлнить влияние отдельных факторов из всей совокупности условий окружающей среды. Поэтому очень важно сочетать системные исследования в природных радиоактивно-загрязненных комплексах с экспериментальным изучением закономерностей реакций живых организмов на облучение.

Цель и задачи исследования.

Цель диссертационной работы заключается в выявлении закономерностей формирования отдаленных соматических и генетических последствий радиационного воздействия у растений.

Исходя из этой цели и учитывая состояние изученности проблемы, были поставлены следующие задачи:

изучение внутривидовой изменчивости радиочувствительности растений и связи этого феномена с процессами пострадиационного поражения и восстановления в модельных популяциях разных видов: древесных - береза и ель, травянистых - одуванчик; оценка динамики проявления соматических эффектов, определяющих морфологическую структуру популяций;

изучение в многолетних экспериментах отдаленных генетических последствий облучения в ряду семенных генераций M_1 , M_2 , M_3 (потомство разных лет у одуванчика) и в череде поколений F_1 , F_2 и т.д. у нескольких видов травянистых растений;

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

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

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

Научная новизна.

В ходе работ выявлены новые закономерности формирования отдаленных соматических и генетических последствий радиационного воздействия у разных видов растений. Впервые в модельных популяциях подробно проанализирована динамика пострадиационного восстановления процессов роста и развития растений. Показано, что в результате отпада наиболее поврежденных, радиочувствительных растений и репаративных процессов на всех уровнях организации у выживших радиоустойчивых форм формируются качественно новые выборки, из которых элиминированы радиочувствительные организмы. Такое изменение генотипического состава популяции можно классифицировать как элементарное, адаптивное явление. Показано, что время, необходимое для восстановления процессов роста и развития в выборках многолетних растений, облученных в дозах, близких к LD_{50} , составляет от 3 до 5 лет.

Впервые в длительных экспериментах установлены закономерности проявления отдаленных генетических последствий острого однократного облучения в ряду семенных генераций и череде поколений. Показано, что репродуктивная сфера, так же как и вегетативная, со временем восстанавливается после облучения. Однако семенное потомство облученных в больших дозах растений в течение нескольких лет обладает пониженной жизнеспособностью, характеризуется высокой частотой терат. Облучение в

сублетальных дозах растений-родоначальников прослеживается в чреде потомков вплоть до пятого поколения. Есть основания предполагать, что γ -облучение вызывает у растений нелетальные повреждения генома, которые реплицируются и реализуются со временем в изменении жизнеспособности потомков, в увеличении доли аномальных форм в чреде поколений, в увеличении размаха изменчивости признаков, в особенностях реакции на дополнительное радиационное воздействие.

В ходе проведения комплексного радиоэкологического исследования зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) впервые сделан расчет запасов радионуклидов разного генезиса. На территории ВУРСа и в пойме р. Течи, загрязненной в результате деятельности ПО "Маяк", изучены закономерности вертикального распределения радионуклидов в почвенных профилях и накопления их растениями. Полученные данные позволили рассчитать дозовые нагрузки на критические органы одуванчика, выбранного в качестве реперного вида. Показано, что в природных ценопопуляциях этого вида в широком диапазоне дозовых нагрузок не наблюдается линейно-монотонного нарастания эффекта поражения с увеличением дозы. При проведении аналогии с имеющимися концепциями действия малых доз радиации на цитогенетическом уровне найдены подходы для комплексного рассмотрения реакций живых систем на хроническое облучение на разных уровнях организации. Впервые показано, что в природных условиях существенную роль в формировании радиобиологических эффектов играют процессы перемещения семян и экспансия вегетативно размножающихся растений в пределах единой ценопопуляции.

Впервые проведено комплексное радиоэкологическое исследование природных экосистем, нарушенных в результате геологоразведки уранового месторождения в Южной Якутии. Показано, что процессы поглощения тяжелых естественных радионуклидов растениями определяются физико-химическими формами их нахождения в почвах. Дозовая нагрузка на ольху кустарниковую (первый древесный вид, заселяющий промплощадки) создается в основном внешним γ -фоном. Вклад внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов составляет максимально 16%. В условиях повышенного радиационного фона у ольхи кустарниковой формируются семена, более жизнеспособные и более устойчивые к повторному облучению по сравнению с таковыми на фоновом участке.

Исследованы природные ценопопуляции из разных географических зон: Украины, Уральского региона и Республики Саха, различающихся не только по климатическим условиям, но и по длительности радионуклидного загрязнения, по изотопному составу и количественным характеристикам выбросов. Впервые проведено сравнение отдаленных последствий облучения в модельных и природных локальных ценопопуляциях из разных регионов.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Результаты, полученные автором, а также анализ литературных данных убеждают, что обнаруженные закономерности проявления отдаленных последствий действия радиации на растения имеют не частное, а общебиологическое значение. Это связано с тем, что в основе ответных реакций живых организмов на различные воздействия лежат генетически закрепленные механизмы, возникшие на ранних этапах эволюции. Фактически после облучения мы наблюдаем разворачивание во времени генетической программы, обеспечивающей устойчивость живых систем и возможности их адаптации к изменяющимся условиям внешней среды.

2. Из общего круга процессов, вызванных облучением, выделены отдаленные соматические эффекты, проявляющиеся у растений спустя длительное время после острой стадии реакции на облучение, и отдаленные генетические последствия, наблюдаемые у потомков однократно облученных в сублетальных дозах организмов в ряду семенных генераций и чреде поколений, а также у потомков растений, испытывающих на протяжении длительного времени действие малых доз радиации. Во всех случаях отдаленные эффекты фенотипически проявляются в повышенной частоте аномалий в развитии, в изменении жизнеспособности, в расширении диапазона изменчивости разных признаков и свойств, причем выявлена нелинейная зависимость эффектов от величины дозы, полученной предшественниками.

3. Сходство проявления отдаленных последствий у растений после однократного, острого облучения в экспериментах и длительного, хронического воздействия в природных ценопопуляциях из разных географических регионов позволяет предполагать, что они обусловлены общими фундаментальными процессами. По-видимому, ионизирующие излучения вызывают нелетальные генетические изменения, приводящие к нестабильности генома. Индуцированная облучением нестабильность генома реплицируется в процессе онтогенеза при формировании метамерных органов у растений, а также в ряду семенных генераций и в чреде поколений. Она обуславливает высокую изменчивость организмов, позволяет им легче менять адаптационную стратегию, причем в зависимости от взаимодействия с сопутствующими факторами среды может проявляться эффект гормезиса или значительное (ниже нормы реакции) угнетение, а при дополнительном облучении - феномен радиоадаптации или его полное отсутствие.

Теоретическая и практическая значимость. В сложившейся современной ситуации детально исследованы процессы, протекающие после облучения на молекулярно-клеточном и онтогенетическом уровнях, но остаются менее изученными закономерности реакций облученных популяций. Между тем свойства живых организмов определяются интеграцией процессов и явлений на трех уровнях организации: на клеточно-молекулярном уровне записана генетическая информация, и она может быть изменена при облучении, на онтогенетическом - информация реализуется в феноти-

пах, а на популяционном уровне она преобразуется посредством отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Иерархическая структурно-функциональная организация живых организмов предполагает многоуровневую систему ответных реакций на внешние воздействия. Сквозную редукцию такого системного явления как адаптивный ответ на облучение от клеток до популяций следует проводить с большой осторожностью. То, что на одном уровне организации рассматривается как повреждение системы в результате облучения, на более высоком уровне получает принципиально другую оценку. Комплексный подход к рассмотрению отдаленных последствий радиационного воздействия создает целостное представление о происходящих изменениях.

Дать точный прогноз отдаленных последствий облучения, по-видимому, принципиально невозможно, поскольку радиация индуцирует в живых организмах на разных уровнях их организации сложные, разнонаправленные, вероятностные процессы. В этот комплекс входят и работа систем репарации, и реакции, усугубляющие первичное поражение, все процессы могут быть модифицированы сопутствующими факторами среды. Тем не менее вероятностная оценка отдаленных последствий радиационного воздействия может и должна быть сделана корректно. Радиоэкологические исследования как в модельных, так и в природных популяциях, расширяя знания о фундаментальных механизмах обеспечения устойчивости живых систем, создают для этого необходимые предпосылки.

В русле важнейшего направления современной экологии, связанного с интегральной оценкой здоровья среды (Захаров, 2000), выполнены радиоэкологические исследования в радиоактивно-загрязненных зонах Уральского региона и Республики Саха. Полученные результаты использованы для картирования радионуклидного загрязнения исследованных территорий, а также для выработки рекомендаций о ведении хозяйства в этих районах, в частности рассчитаны текущие и будущие дозовые нагрузки для населения с. Бродокалмак в пойме р. Течи. Результаты исследований используются также в спецкурсе “Радиоэкология с основами радиобиологии”, читаемом автором для студентов пятого курса биологического факультета Уральского государственного университета с 1985 г.

Апробация работы.

Основные положения и результаты диссертационной работы докладывались на следующих научных конференциях:

Первый всесоюзный радиобиологический съезд (Москва, 1989); Конференция “Эколого-генетические последствия воздействия на окружающую среду (Сыктывкар, 1989); Третья всесоюзная конференция “Проблемы физиологии и биохимии древесных растений” (Петрозаводск, 1989); Seminar on comparative assessment of the environmental impact of radionuclides released during three major nuclear accidents Kyshtym, Windscale, Chernobyl (Luxemburg, 1990); Всесоюзная конференция “Пробле-

мы прикладной радиобиологии” (Чернигов, 1990); Первое всесоюзное координационное совещание “Генетические последствия загрязнения окружающей среды мутагенными факторами” (Москва-Самарканд, 1990); конференция “Проблемы генетики и селекции на Урале” (Екатеринбург, 1992); Второй радиобиологический съезд (Киев, 1993); Intern. Symposium on Remediation and Restoration of Radioactive-contaminated Sites in Europe (Antwerp, Belgium, 1993); Intern. Conference on Environmental Radioactivity in the Arctic and Antarctic (Kirkenes, Norway, 1993); Вторая международная конференция “Радиобиологические последствия ядерных инцидентов (Москва, 1994); Научный семинар “Радиоэкология: успехи и перспективы” (Севастополь, 1994); Второй международный симпозиум “Механизмы действия сверхмалых доз” (Москва, 1995); International Workshop “Radiation Exposures by Nuclear Facilities (Portsmouth, 1996); Региональный семинар “Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика (Екатеринбург, 1997); Третий съезд по радиационным исследованиям (Москва, 1997); Второй всероссийский популяционный семинар “Жизнь популяций в гетерогенной среде” (Йошкар-Ола, 1998); The 4th International Conference (Environmental Radioactivity in the Arctic Edinburgh, Scotland, 1999); Восьмой международный экологический симпозиум “Урал атомный, Урал промышленный” (Екатеринбург, 2000); Международная конференция, “Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции” (Дубна, 2000); Межрегиональная научная конференция “Проблемы отдаленных эколого-генетических последствий радиационных инцидентов: Токский ядерный взрыв (Екатеринбург, 2000); Четвертый съезд по радиационным исследованиям (Москва, 2001).

Публикации.

Основные результаты исследований изложены в 109 публикациях.

Структура и объем работы.

Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 250 страницах машинописного текста, включает 53 таблицы и 73 рисунка. В списке литературы 395 источников.

Содержание работы

Глава 1. Проблема отдаленных последствий радиационного воздействия на растения

Приведенный в главе анализ основных этапов становления и развития научных дисциплин, изучающих действие радиации на разных уровнях организации живого, свидетельствует о том, что наиболее важные открытия, сделанные в этой области, имеют общебиологическое значение. Особое внимание в обзоре уделено экологическим проблемам, связанным с действием ионизирующих излучений на популяции и сообщества живых организмов, включая: 1) внутривидовую изменчивость радиочувствительности во всем многообразии ее проявлений, 2) модификацию радиобиологических эффектов абиотическими факторами среды, 3) влияние биотических факторов на устойчивость организмов и их сообществ к облучению, 4) сложность дозиметрии в экосистемах и роль неоднородности дозовой нагрузки в формировании ответной реакции организмов в пределах популяций.

Известно, что после воздействия радиации на живую систему выход прямых радиационных продуктов очень мал. Тем не менее спустя определенное время в клетках, многоклеточных организмах и совокупностях живых организмов происходят существенные изменения - **проявляются отдаленные последствия**. Это означает, что малый выход первичных поражений влечет за собой развитие вторичных, опосредованных реакций на разных уровнях организации. *Первичное поражение*, определяемое дозой облучения, играет важнейшую роль. Далее следует множество изменений, затрагивающих все системы. На каждом уровне организации живого (молекулярно-клеточном, онтогенетическом, популяционном) можно выделить две группы *вторичных процессов*, с одной стороны, *ведущих к усилению начального поражения*, с другой – *восстанавливающих*, противостоящих деструктивным тенденциям. Такой комплекс разнонаправленных процессов имеет общие закономерности и в то же время несет в себе специфические черты, присущие каждому уровню.

В нашей работе при рассмотрении феномена "отдаленные последствия" предложено выделять два аспекта: во-первых, ***соматические отдаленные последствия***, которые проявляются на протяжении нескольких лет у непосредственно облученных растений в виде повышенного уровня смертности, расширения амплитуды изменчивости разных признаков и свойств, увеличения частоты встречаемости радиоморфозов; во-вторых, ***генетические отдаленные последствия*** облучения, которые проявляются у потомков облученных растений в ряду генераций и чреде поколений. Впервые отдаленные последствия облучения описал на клетках дрожжей Г.А. Надсон (1920), обнаружив, что независимо от способа воздействия (острое или хроническое облучение) среди потомков на протяжении многих поколений выщепляются колонии, морфологически отличные от контроля. Была высказана гипотеза (Корогодина и др., 1972), свя-

зывающая механизм этого явления с потенциальными изменениями в геноме, которые способны реплицироваться, т.е. проходить через ряд синтезов ДНК и реализовываться фенотипически спустя многие клеточные поколения.

И.Б. Бычковская (1986) показала на одноклеточных организмах (амебах, дрожжах, инфузориях, водорослях), что облучение, помимо стохастических эффектов, индуцировало в чреде потомков на многие десятки поколений повышенную гибель клеток, процент которой зависел от дозы облучения. При этом форма кривой доза-эффект не зависела от времени, прошедшего после облучения, и резко отклонялась от линейной зависимости. Кроме того, размножение клеток, взятых на разных стадиях эксперимента, давало потомство, характеризующееся той же самой частотой гибели. Это значит, что индуцированные облучением генетические изменения затрагивают практически все клетки.

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

Ясного понимания механизмов, приводящих к подобным эффектам, в настоящее время нет. Особенно это касается проявления феномена нестабильности у многоклеточных организмов, где на первичные процессы поражения молекул и клеток накладывается стохастика сложных и разнообразных физиологических реакций. Представляются важными доказательства того, что подобные нарушения в геноме вызывают агенты разной физической и химической природы (Дубинин, Сапрыкина, 1964; Бычковская, 1986). Это позволяет предполагать, что механизмы реализации наблюдаемых феноменов обусловлены эпигенетическими нарушениями.

В последние десятилетия получены прямые доказательства того, что в результате дефектов работы системы SOS- репарации или генерации дополнительного потока мобильных генетических элементов после облучения в геноме происходят существенные перестройки, накапливаются нелетальные рецессивные мутации (Виленчик, 1987; Айала, Кайгер, 1988). Доказано, что в мобильных генетических элементах могут присутствовать регуляторные сайты, реагирующие на изменения условий внешней среды, изменяющие скорости отбора по конкретным признакам (Ратнер, Васильева, 2000).

Проведенный анализ литературных данных и результатов собственного исследования позволяет выделить несколько принципиально важных закономерностей, которые определяют **концепцию отдаленных последствий радиационного воздействия на растения**:

- В основе ответной реакции на облучение лежат фундаментальные, эволюционно закрепленные механизмы, обеспечивающие устойчивость живых систем и возможность их адаптации к изменяющимся условиям среды. При формировании отдаленных эффектов облучения у растений важна не только физическая природа фактора, но и еще в большей степени важна реакция живых систем на всех уровнях их организации, которая в основе своей является результатом развертывания во времени генетической программы сохранения и передачи наследственного материала. Возможны разные варианты ответных реакций, которые реализуются в соответствии с интенсивностью внешнего воздействия, условиями окружающей среды, как биотическими, так и абиотическими.

- Выделение в общем спектре последствий радиационного воздействия соматических эффектов (проявляются у непосредственно облученных организмов) и генетических (наблюдаются у потомков) в некоторой степени условно. Обычно последние нарушения непосредственно связывают с повреждением наследственного аппарата, у соматических эффектов генетическая природа не столь очевидна. Фактически и те, и другие феноменологически очень сходны. Отдаленные соматические последствия проявляются у облученных организмов через физиологические нарушения, радиоморфозы, сокращение или увеличение продолжительности жизни вследствие нарушения сроков прохождения разных фаз развития. Отдаленные генетические последствия также включают физиологическую неполноценность потомства, повышенный уровень смертности, высокий уровень морфологических аномалий, причем не только в первом пострадиационном поколении, но и в последующих. Предположительно причиной отдаленных соматических и генетических событий после облучения могут быть рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии, дополнительный поток мобильных генетических элементов, а также эпигенетические нарушения, которые вызывают дестабилизацию наследственного аппарата. Принципиальная разница заключается в том, что в первом случае повреждения происходят в соматических клетках организма, а во втором - генетические нарушения затрагивают половые клетки.

- Формирование отдаленных соматических последствий радиационного воздействия происходит поэтапно в течение длительного времени. Суть феномена заключается в тесной интеграции разнонаправленных процессов на разных уровнях организации живого, при этом биологическая значимость протекающих реакций оценивается неоднозначно. Так, повреждение молекул ДНК может приводить к гибели клеток, что несомненно расценивается как отказ системы на молекулярно-клеточном уровне. Но этому событию препятствуют внутриклеточные системы восстановления. Стратегия

репарации, помимо поддержания гомеостаза клеток, создает предпосылки к увеличению уровня изменчивости. Как показано во многих работах (Айала, 1988; Спитковский, 1992; Ратнер, Васильева, 2000; Hall, 1988), на клеточном уровне после облучения активируется мутагенная система SOS-ответа, а также дупликативная транспозиция мобильных генетических элементов. Нелетальные генетические нарушения ведут к нестабильности генома. Этот феномен проявляется двойственно: с одной стороны, он позволяет клеткам менять адаптационную стратегию, но с другой - делает их более уязвимыми к действию сопутствующих факторов среды. Накопленный груз нелетальных мутаций будет проявляться фенотипически на протяжении всей жизни особи. Другой вариант развития событий - гибель наиболее поврежденных клеток в меристематических тканях. В этом случае возможна тканевая компенсация за счет размножения сохранившейся радиоустойчивой фракции или вовлечения в пролиферацию покоящихся клеток (Гудков, 1985). Таким образом, гетерогенность элементов молекулярно-клеточного уровня по их устойчивости к облучению и способности к восстановлению обеспечивает нормальное формирование новых метамерных органов и выживание целостного организма. Жизнь отдельных растений необходимо рассматривать на фоне популяции, куда они входят в качестве элементов. Отбор наиболее поврежденных и чувствительных к облучению организмов снижает численность популяции, но способствует поддержанию в них генетической чистоты, а значит, повышению степени надежности на этом более высоком иерархическом уровне.

- Формирование отдаленных генетических последствий может существенно ограничить существование популяции во времени, поскольку генеративная сфера повреждается при меньших дозовых нагрузках, по сравнению с вегетативной. Груз нелетальных генетических изменений, возникший в клетках при работе системы SOS-репарации и индуцированного облучением потока мобильных генетических элементов, может передаваться последующим семенным поколениям и поколениям, поддерживая в них нестабильность генома. В силу этого обстоятельства у потомков облученных организмов наблюдаются изменения выживаемости на ранних стадиях развития, увеличение амплитуды вариабельности различных признаков, высокий уровень разнообразных морфологических аномалий, неоднозначная реакция на дополнительное провокационное облучение. Сходные отдаленные эффекты обнаружены у потомков растений, однократно облученных в сублетальных дозах в условиях экспериментов, и у потомков растений из природных ценопопуляций (регионы Украины, Урала, Якутии), испытывающих длительное время воздействие относительно малых доз радиации. Для всех случаев характерна нелинейная динамика зависимости эффектов от дозы облучения, полученной предшествующими поколениями.

Представленные в данной работе результаты исследований находят свое объяснение в рамках развиваемой концепции. Все выше сказанное позволяет утверждать, что изученные феномены и механизмы, их вызывающие, имеют общебиологическое

значение. Предложенный подход к пониманию процессов адаптации растений к радиационному фактору открывает новые возможности для изучения адаптивных реакций на другие стрессовые воздействия.

Глава 2. Объекты и методы исследования.

2.1. Объекты исследования. Растения – очень важный компонент любой экосистемы. Во-первых, они являются основными продуцентами, усваивающими энергию солнца и преобразующими ее в энергию сложных органических соединений. Во-вторых, растения ведут прикрепленный образ жизни, их состояние отражает в полной мере условия локального места обитания. Виды природной флоры многообразны, что позволяет исследователю сделать адекватный выбор согласно поставленным задачам. Для экспериментального изучения внутривидовой изменчивости радиочувствительности и отдаленных последствий радиационного воздействия мы использовали древесные виды растений: березу повислую (*Betula pendula* Roth) и ель сибирскую (*Picea obovata* Ledeb.) а также многолетнее травянистое растение одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.). Экспериментальное изучение действия радиации в чреде поколений проводили с использованием декоративных однолетников – георгина (*Dahlia variabilis* L.) и тагетеса (*Tagetes erecta* L.), а также одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.). Последний вид был основным тест-объектом для оценки влияния хронического действия малых доз радиации в природных популяциях Уральского региона и зоны аварии на Чернобыльской АЭС. Одним из первых видов, заселяющих техногенно-нарушенные ландшафты в Алданском нагорье, в местах интенсивной геологической разведки уранового месторождения была ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa* Rupr.). Этот вид использовали для оценки влияния на растения повышенного содержания в почвенном покрове тяжелых естественных радионуклидов.

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

растений из природных ценопопуляций, произрастающих в условиях радиоактивного загрязнения естественными и искусственными радионуклидами.

2.3. Критерии жизнеспособности семян и оценка воздействия ионизирующих излучений на растения. Подробно описаны методы проведения лабораторных и полевых экспериментов, а также характеристика основных критериев оценки наблюдаемых эффектов. Облучение семян и вегетирующих растений проводили на γ -установках "Игур" и "Исследователь". К числу наиболее информативных методов следует отнести учет выживаемости проростков на стадии образования настоящих листьев, определение числа морфологических нарушений на совокупную выборку, уровня хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы во время первого митоза.

2.4. Полевая дозиметрия, методы отбора проб почв и растений, определение содержания в них радионуклидов. Описаны основные приемы полевых исследований в радиоактивно-загрязненных биогеоценозах и методы анализа содержания в компонентах природной среды искусственных и естественных радионуклидов ^{90}Sr , ^{137}Cs , ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{238}U , трансурановых элементов. Все полученные данные обрабатывали статистически (Гласс, Стэнли, 1976), используя стандартный пакет описательной статистики, критерий Стьюдента, одно- и двухфакторный дисперсионный анализ (модели с постоянными и смешанными эффектами), S-метод множественных сравнений Шеффе, в основном обработка данных выполнена с помощью компьютерных программ "Статистика" и "Статистика для Windows".

Глава 3. Внутривидовая изменчивость радиочувствительности растений и закономерности пострадиационного восстановления

В данной главе представлен материал об отдаленных соматических эффектах действия радиации на растения. Оригинальность полученных результатов заключается в популяционном подходе к рассмотрению этой проблемы, при этом были учтены разные типы внутривидовой изменчивости организмов в популяциях по их радиоустойчивости, а наблюдения проводились длительное время. Закономерности развития пострадиационных процессов изучены на примере модельных популяций разных видов растений: древесной лиственной породы - березы, хвойной - ели, а также травянистого многолетника - одуванчика.

3.1. Изучение пострадиационных изменений у березы повислой (*Betula pendula* Roht.). *Индивидуальная внутривидовая изменчивость* разных признаков и свойств является одной из важнейших характеристик популяции, она обусловлена генетической вариабельностью организмов, входящих в нее. Точнее, фенотипическую индивидуальную изменчивость можно определить как результат экспрессии конкретных генотипов в реальных условиях внешней среды (Мамаев, 1972; Von Kossler, 1970).

Оценка индивидуальной изменчивости разных деревьев березы проводилась по жизнеспособности и радиоустойчивости собранных с них семян. Выборка из 10 деревьев на участке оптимальна для этой цели, поскольку позволяет получить достоверную информацию при минимальных затратах времени, необходимых для анализа данных (Wright, Freeland, 1960). В контрольном варианте, т.е. без облучения, вариабельность всхожести семян и выживаемости сеянцев у разных деревьев была незначительна, коэффициенты вариации (C_v) составили 2.4% и 3.7% соответственно. Облучение семян перед посевом в дозах 100, 200 и 400 Гр вызвало снижение показателей жизнеспособности и увеличило диапазон изменчивости параметров, C_v при этом увеличилось в 4-5 раз.

Экологическая изменчивость признаков вида формируется под влиянием мозаично распределенных в пространстве факторов, не имеющих хронологического градиента (Мамаев, 1972; Schwaegerle et al., 2000). К таким факторам относятся температура, влажность, освещенность, химический и физический состав почвы и др.

Таблица 1. Результаты иерархического дисперсионного анализа по всхожести семян березы из разных типов леса

Блоки	Фактор	Средний квадрат	F	F _{0.01}	C _v , %	
					индивидуальная изменчивость	экологическая изменчивость
I. Березняк черничный	А) Доза	5947,7	155,7	7,56	13,6	-
	(В) Индивидуальные различия	1303,6	33,8	3,06		
	Ошибка	38,2				
II. Березняк брусничный	А) Доза	7216,0	73,9	7,56	11,6	-
	(В) Индивидуальные различия	808,3	8,3	3,06		
	Ошибка	97,4				
III Березняк разнотравный	(А) Доза	14302,8	62,6	7,56	20,3	-
	(В) Индивидуальные различия	2103,8	9,2	3,06		
	Ошибка	228,6				
IV Объединенные данные	(А) Доза	7769,0	40,9	4,0	-	8,8
	(В) Тип леса	1678,0	8,8	4,8		
	Ошибка	190,0				

Актуальность исследования экологической изменчивости обусловлена тем, что она характеризует норму реакции вида в изменяющихся условиях внешней среды. Семена березы для исследований были собраны в трех типах леса, существенно различающихся по уровню увлажнения: березняк черничный был расположен в верхней

части склона холма, брусничный - в средней части и разнотравный занимал нижнюю часть склона. По данным А.К.Махнева (1978), во всех трех насаждениях преобладала береза повислая, полнота насаждения 0.7-0.8, бонитет 1.5-2. Условия внутри каждого насаждения относительно однородны. Экологическую изменчивость радиочувствительности нельзя выявить на основании средних параметров, характеризующих деревья разных типов леса. Для ее оценки необходимо подробное сравнение индивидуальной изменчивости признаков в каждой выборке, наиболее удобный методический подход для решения этой задачи - иерархический дисперсионный анализ с последующим вычислением коэффициентов вариации (табл. 1). Для расчета C_v средний квадрат Q был принят равным математическому ожиданию среднего квадрата EQ :

$Q = EQ = \sigma_e^2 + n \cdot a \cdot \sigma_b^2$. Отсюда $\sigma_b^2 = (EQ - \sigma_e^2) / n \cdot a$, $C_v = \sigma_b \cdot 100 / X$, где σ_e^2 - средний квадрат ошибки; n - число повторностей в опыте; a - число градаций фактора "доза облучения"; X - среднее; C_v - коэффициент вариации.

Результаты вычислений свидетельствуют о том, что индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян из каждого типа леса, оцененная по C_v , превышает изменчивость экологическую. Адаптивные возможности организмов к техногенным воздействиям (в данном случае γ -излучение) в достаточной степени независимы от варьирования обычных экологических факторов внешней среды. Только сильное изменение условий существования, по-видимому, может привести к появлению значимой экологической изменчивости радиочувствительности семян, уровень которой превысил бы амплитуду индивидуальной вариабельности.

Возрастная изменчивость радиоустойчивости растений очень важна для прогнозирования последствий облучения. Семена и сеянцы березы, использованные в опыте, были полусибями, т.е. потомками одного дерева. Установлено, что облучение семян в дозах 100, 150 и 200 Гр в первый сезон вызвало небольшое торможение роста главного побега, которое компенсировалось формированием укороченных боковых побегов, в дальнейшем они отличались от контроля незначительно. Для облученных сеянцев, как одномесечных, так и однолетних, $ЛД_{100}$ составила 100 Гр. Облучение в меньших дозах снизило выживаемость до 44-20 %, практически полностью остановило рост главного стебля, у всех без исключения растений выборки сформировались укороченные боковые побеги и мелкие уродливые листья. Анатомический анализ мелких листьев показал, что паренхимные клетки в них достоверно больше, чем в крупных листьях контрольных растений (длина 31.3 ± 1.1 μm и 24.3 ± 0.3 μm соответственно). Очевидно, что в листьях, облученных на ранней стадии развития, нарушается деление клеток, и рост листьев обеспечивается за счет растяжения клеток. Через три года у выживших облученных сеянцев произошло восстановление всех основных функций, и только небольшой участок на стволе с укороченными междоузлиями напоминал о перенесенной травме. Сохранившиеся выборки были малочисленными и

качественно отличались от исходной, из них были элиминированы наиболее радиочувствительные организмы.

Закономерности пострадиационного восстановления в модельных ценопопуляциях березы. Пострадиационное восстановление в популяциях тесно связано с индивидуальной изменчивостью организмов и является наиболее важным аспектом проблемы отдаленных последствий действия радиации. Модельные исследования позволяют вскрыть механизмы изменений, происходящих в выборках после облучения. Опытные популяции формировали из контрольных и облученных в дозах 175, 200 Гр семян-полусибов. В каждом варианте исходно было по 100 семян. Изучение в динамике всех морфологических и анатомических показателей показало, что со временем разница между растениями контрольного и облученных вариантов уменьшалась, что свидетельствует о восстановительных процессах на клеточно-тканевом и организменном уровнях. Структуру популяции и ее изменения в разные сроки после облучения наилучшим образом характеризуют вариационные кривые распределения основных морфологических признаков (рис. 1).

Так, у березы в контроле распределение по признаку "высота побега" близко к нормальному гауссовскому. В выборке с облучением семян в дозе 200 Гр вариационная кривая асимметрична и эксцессивна, диапазон изменчивости узок. Такие изменения в структуре популяции являются следствием сильного подавляющего действия радиации. При меньшей дозе облучения (175 Гр) наметилась дифференциация выборки, о чем свидетельствует вариационная кривая с двумя вершинами (рис. 1а). На следующем этапе дифференциация по высоте побега отмечена в обеих выборках облученных растений (рис. 1б). Значит, в модельных популяциях, даже при их относительной генетической однородности, выделяются группы растений с разной реакцией на облучение, с большей или меньшей интенсивностью восстановительных процессов. Результаты наглядно показывают недостаточность, а часто и полную несостоятельность оценки лучевого эффекта на уровне популяций по средним величинам, поскольку "средних" растений в выборках может быть менее 20%. Следующий качественно новый этап после облучения проявился на третий год и показал, что морфологическая структура популяции восстанавливается (рис. 1в). Вариационные кривые распределения признака приближаются по форме к нормальному и уже не изменяются в течение последующих лет наблюдения, если не добавляется действие побочных факторов. Это подтверждают и результаты измерений длины побега у 5-летних семян (рис. 1г). Аналогичную картину наблюдали по критериям "длина листа" и "количество листьев на одно растение".

Проанализировав кривые роста всех растений контрольного и облученных вариантов, мы классифицировали их, выделив четыре основных типа, которые встречались в выборках с разной частотой в зависимости от дозы предпосевного облучения семян. *Первый тип* отличался равномерным приростом из года в год, таким образом

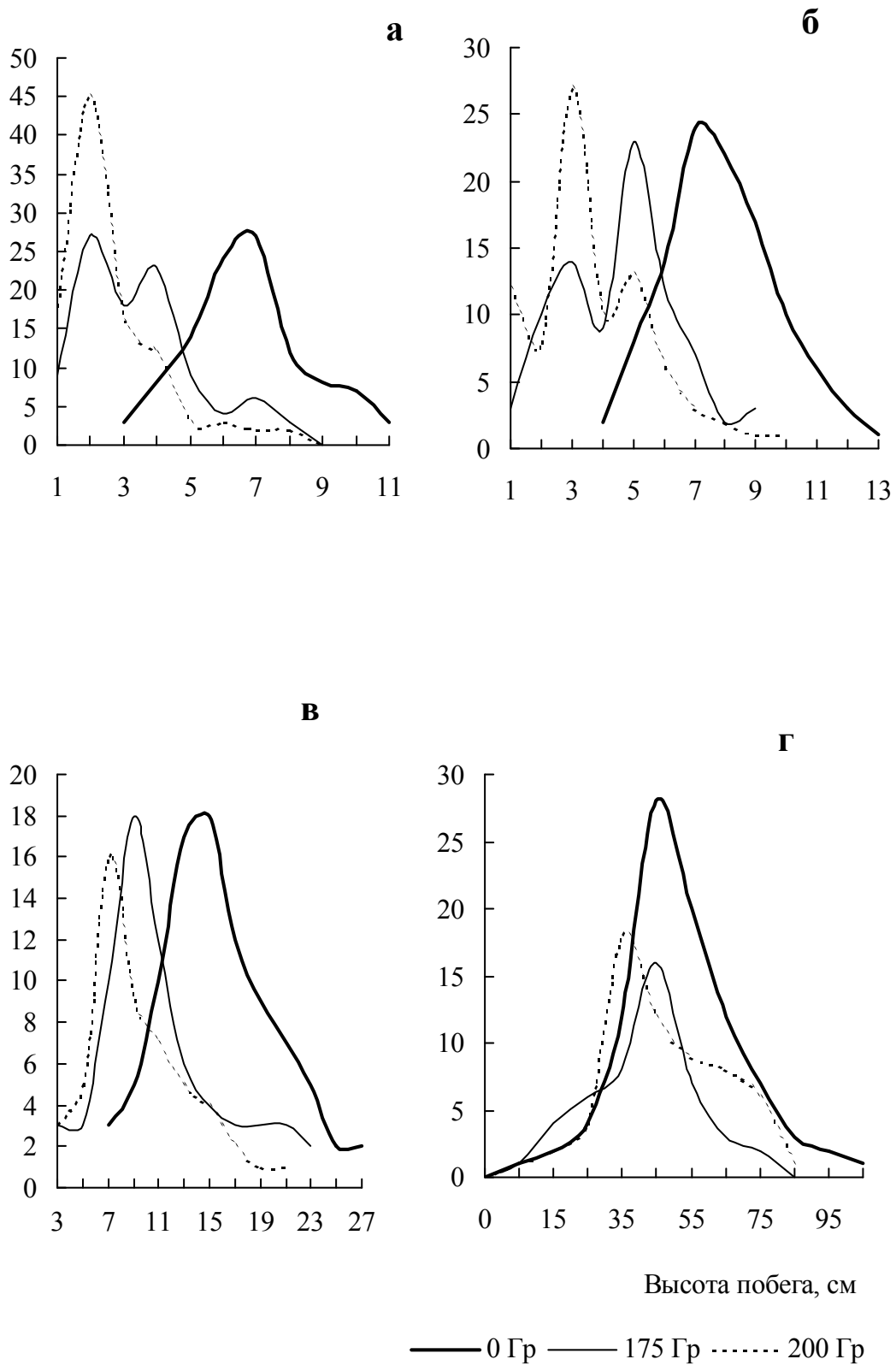


Рис.1. Вариационные кривые распределения признака "высота побега" у сеянцев березы в первый (а), второй (б), третий (в) и пятый (г) годы после облучения.

росло большинство контрольных растений. Он встречался и в вариантах с облучением. Это означает, что часть облученных растений изначально имела мощную противолучевую защиту и успешно противостояла воздействию радиации. *Второй тип* демонстрировал интенсивный рост сеянцев в первый год и снижение прироста в период со второго на третий год. Растения этой группы оказались чувствительны к другим факторам среды, в частности к заморозкам. *Третий тип* - прирост растений в первый год был меньше, чем в последующие вегетационные сезоны. Этот тип роста характерен для растений, поврежденных облучением, но имеющих интенсивные системы восстановления на клеточном и онтогенетическом уровнях. Пережив острую фазу подавления физиологических процессов в первый период после облучения, они наверстали прирост биомассы на следующий год. *Четвертый тип* - прирост был очень мал. Последняя группа растений элиминировала почти полностью, наиболее многочисленной она была в варианте с дозой облучения 200 Гр.

3.2. Изучение пострадиационных изменений у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) Закономерности пострадиационного восстановления в отдаленные сроки после облучения, обнаруженные у березы, необходимо было проверить на других видах растений. Мы выбрали для работы радиочувствительный вид - ель сибирскую и использовали при облучении более широкий диапазон доз. Установлено, что задержку прорастания семян вызвала уже доза 2.5 Гр, однако угнетающий эффект был временным. Достоверное снижение жизнеспособности растений произошло при дозах 20 Гр и выше. Анализ вариационных кривых распределения морфологических признаков показал, что в вариантах с облучением имелись отклонения от нормального гауссовского распределения, присущего контрольной выборке. Так, стимулирующая доза (10 Гр) вызвала смещение моды основных показателей роста вправо, а подавляющая (30 Гр) - влево от контроля. Во всех случаях после облучения наблюдали дифференциацию выборок, при этом кривые распределения признаков были многовершинны.

3.3. Изучение пострадиационных изменений у одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.). Для этого травянистого вида, так же как и для древесных пород, установлено, что восстановление структуры популяции после облучения происходит поэтапно и определяется главным образом элиминацией наиболее поврежденных организмов, а также восстановительными процессами на онтогенетическом уровне. В результате такой реабилитации выборки уменьшаются по численности, в них остается наиболее радиостойчивая часть от исходной совокупности. По определению Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1968), подобное изменение генотипического состава популяции классифицируется как элементарное адаптационное явление. Выжившие организмы несут еще много генетических нарушений в соматических клетках, которые проявляются в виде радиоморфозов при формировании новых метамерных органов, однако темпы прироста биомассы у них близки к контрольному

уровню. Время, необходимое для восстановления темпов роста и развития растений разных видов после облучения в сублетальных дозах, исчисляется 3-5 годами.

Глава 4. Экспериментальная оценка отдаленных последствий острого γ -облучения в чреде поколений и семенных генераций у растений

Радиационное воздействие оказывает влияние не только на процессы вегетативного роста и развития, но и на генеративную сферу. Этот феномен важен для прогнозирования ситуации в облученных природных популяциях, где способность организмов давать полноценное потомство может оказаться решающей для судьбы сообщества. Отметим, что дозы, вызывающие нарушение репродуктивной функции, как правило, меньше доз, губительных для вегетативных органов.

4.1. Оценка жизнеспособности и мутабельности пострадиационных семенных генераций M_1 , M_2 , M_3 у одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.). Представленные данные характеризуют влияние однократного острого облучения родительских (Р) растений на их потомков в ряду семенных генераций (семена собирали с облученных многолетних растений одуванчика в течение ряда лет). Жизнеспособность семенного потомства M_1 зависела от дозы облучения родителей: так, при дозе облучения 200 Гр полноценных семян не сформировалось. На следующий год M_2 – генерация характеризовалась высокой всхожестью семян и выживаемостью проростков; только в варианте с облучением материнских растений в дозе 200 Гр выживаемость потомков второй постлучевой генерации была достоверно ниже, чем в контроле. В генерации M_3 различий по выживаемости одномесячных растений из разных вариантов не отмечено. Эти данные свидетельствуют о постепенном восстановлении у облученных растений не только морфологического статуса, но и репродуктивной функции.

Анализ генетических нарушений, проявившихся фенотипически в генерациях одуванчика разных лет после облучения, показал, что измененных форм в потомстве M_1 относительно мало. При общей численности выборки в каждом варианте более 3500 проростков частота встречаемости терат была от 0.06 до 0.11. Наиболее часто встречаемое нарушение - это проростки, у которых вместо последовательного развития листьев одновременно из точки роста появлялись 3-4 волосовидных листа. В генерации M_2 98 % от общего числа измененных одномесячных растений составляли проростки с продольными белыми полосами на зеленых семядолях типа хлорофильных мутаций *viridoalbastriata* - частота их встречаемости колебалась от 0.11 до 1 % на совокупную выборку в каждом облученном варианте, достигая в отдельных семьях 7.5 %. Различия с контролем по числу радиоморфозов высоко достоверны. Наиболее типичным нарушением в потомстве M_3 были сросшиеся близнецы - их число составило 63% от общего уровня нарушений. Линеинной зависимости числа нарушений от дозы облучения не наблюдалось ни в одной генерации.

4.2. Последствия острого облучения семян Р-поколения (родительское), для F₁ и F₂ у георгина (*Dahlia variabilis* L.) и тагетеса (*Tagetes erecta* L.). Опыты на этих однолетниках показали, что однократное воздействие снижает жизнеспособность не только непосредственно облученных растений, но и их потомков в чреде поколений (каждое поколение выращивали из семян предыдущего, при этом облучению подвергали только семена Р-поколения). Достоверное снижение выживаемости у потомков наступало при меньших дозах, чем у облученных родителей. Так, у тагетеса облучение в дозе 1000 Гр не вызвало снижения выживаемости проростков, а у потомков F₁ и F₂ различия с контролем были достоверны. У георгина ЛД₁₀₀ для родительских растений составила 1000 Гр, а потомство первого поколения в варианте с облучением в дозе 500 Гр оказалось полностью нежизнеспособным. Помимо снижения выживаемости непосредственно облученных растений и их потомков, были выявлены достоверные отличия опытных растений от контрольных по темпам роста главного стебля, по числу боковых побегов, бутонов и соцветий. Обнаружены также существенные изменения в сроках наступления основных фаз развития и в частоте встречаемости аномальных соцветий. Исследования осложнялись тем, что эти объекты являются перекрестно-опыляемыми видами. При проведении перекрестного опыления не было полной гарантии, что опыление прошло успешно и без примеси дополнительной пыльцы. Для дальнейших исследований мы выбрали более удобный объект – одуванчик, у которого способ семенного размножения (нередуцированный партеногенез без псевдогамии) исключает перенос генетического материала между вариантами.

4.3. Последствия острого облучения семян Р-поколения (родительское), для F₁, F₂, F₃, F₄, F₅ у одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.). Исследования проводили на двух клонах: родоначальником первого было растение - *T. off. f. dahlstedtii* Lindb., второго - *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. Со временем у двух линий выявились особенности реакции на облучение, которые мы относим к разряду индивидуальных различий родоначальников. Не имея возможности дать подробную характеристику каждой пострадиационной генерации, рассмотрим реакции на облучение семян Р-растений в наибольшей (600 Гр) и наименьшей (200 Гр) дозах в чреде поколений в каждом клоне, оценивая их по интегральному показателю "выживаемость растений" (рис. 2). Очевидно, что у первой индивидуальной линии после облучения в дозе 600 Гр эффект повышенной гибели наблюдался только в Р- и F₁-поколениях, а у второй – на протяжении шести поколений (включая непосредственно облученных родителей) сохранялась стабильная повышенная гибель потомков. Что касается влияния облучения в дозе 200 Гр, то у обеих индивидуальных линий наблюдались небольшие флуктуации смертности около контрольного уровня на протяжении поколений Р, F₁, F₂, F₃, F₄, и только растения F₅ в этом варианте отличались парадоксально низкой выживаемостью.

Помимо выживаемости, в опыте оценивали также частоту аномальных форм в потомстве. Фактически на протяжении всего эксперимента было зафиксировано

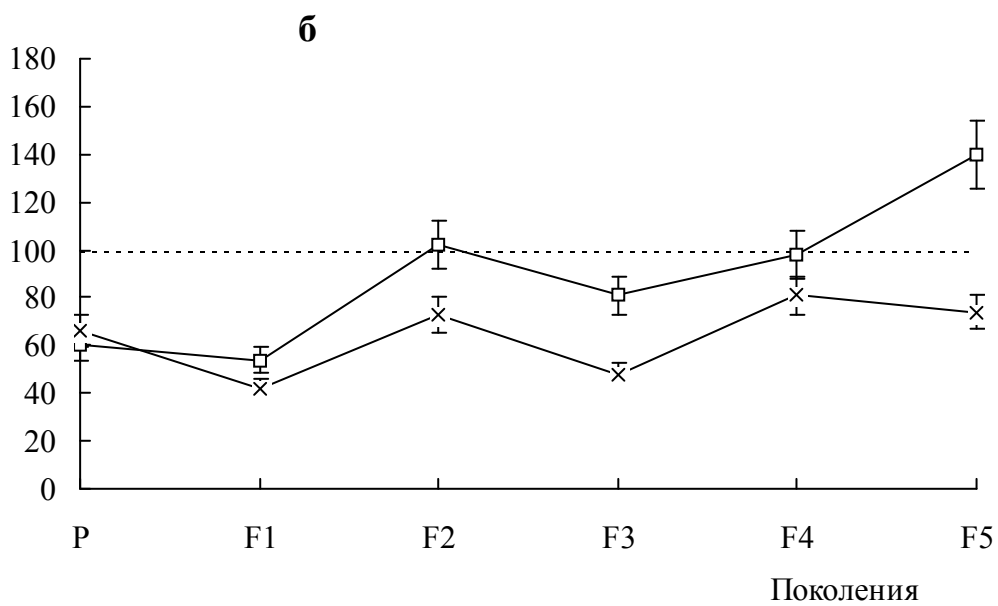
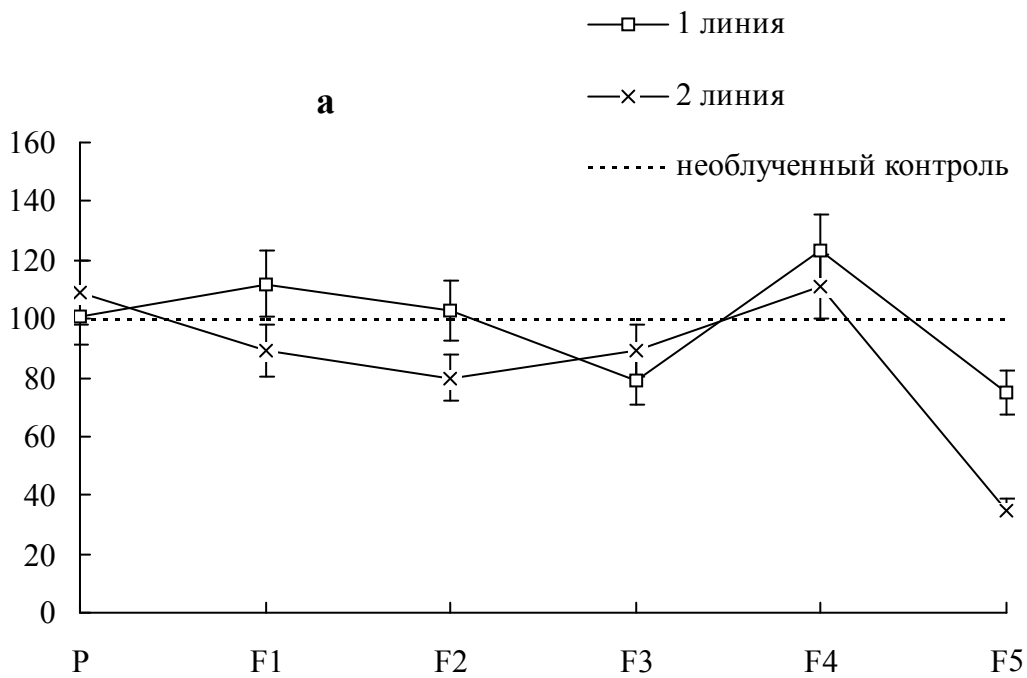


Рис. 2. Выживаемость потомков в чреде поколений после облучения Р-растений в дозах 200 Гр (а) и 600 Гр (б).

повышенное число хлорофильных нарушений, некрозов корней и семядолей в потомстве, полученном от облученных в больших дозах предшественников, причем в пятом поколении отсутствовала определенность в зависимости этих показателей от дозы облучения Р-растений.

Из литературных данных (Дубинин и др., 1972; Loprieno et al., 1968) известно, что ионизирующие излучения могут индуцировать реплицирующуюся нестабильность генома, которая проявляется у одноклеточных организмов в повышенной частоте мозаик, передается через сотни поколений, причем уровень мутаций со временем не только не уменьшается, но увеличивается. Исследования на амебах, инфузориях и дрожжах показали, что облучение вызывает повышенную гибель определенной доли клеточного потомства. Изменения возникали у 100 % клеток по типу переключения триггера и были необратимыми. Популяция переходила в особое состояние, характеризующееся повышенным уровнем клеточной гибели (Бычковская, 1986). В нашем случае мы имеем дело с многоклеточными организмами, у которых эффекты, возникшие в клетках, в значительной мере модифицируются на тканевом и организменном уровнях. Сама схема проведенного эксперимента предполагала отсев из выборок заведомо пустых семян. Это обстоятельство очень важно, поскольку в природных условиях также шанс на выживание имеют только наиболее жизнеспособные потомки. Тем не менее и у сложных растительных организмов при наличии жесткого отбора повышенная гибель потомков и высокая частота аномальных форм проявляются в течение нескольких поколений после облучения родителей в больших дозах.

Представляло интерес изучить адаптивную реакцию растений разных поколений от облученных предшественников на провокационное облучение. Семенное потомство второго, третьего и пятого поколений дополнительно облучали в дозе 250 Гр. Показано, что у F₂-поколения реакция на облучение первой индивидуальной линии по выживаемости проростков во всех вариантах фактически не отличается от собственного необлученного контроля. У второго клона в вариантах с дозами облучения родоначальников 200-500 Гр отмечена даже тенденции повышения выживаемости после провокационного облучения. Совершенно иной была реакция на провокационное облучение у F₃-поколения. Фактически у всех потомков обоих клонов, независимо от дозы облучения родоначальников, дополнительное облучение вызвало снижение выживаемости. Исключением являются потомки первой индивидуальной линии, у которых в вариантах с облучением Р-растений в наибольших дозах (500 и 600 Гр) не отмечено угнетающего эффекта. Напомним, что именно в этих вариантах прошел наиболее строгий отбор по признаку «радиоустойчивость». У F₅-поколения в полной мере проявилась нестабильность эффекта провокационного облучения, так же как прежде отмечалась нестабильность по выживаемости растений без дополнительного облучения. Следовательно, предшествующее острое облучение семян Р-растений не способствует формированию обязательной большей радиоустойчивости в чреде

последующих поколений, а вызывает нестабильность ответа на дополнительное воздействие. У потомков облученных растений в ответ на провокацию с определенной вероятностью может проявиться как подавляющий эффект, так и феномен радиоадаптации или отсутствие достоверной реакции на облучение.

Глава 5. Исследование одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из локальных ценопопуляций зоны аварии на Чернобыльской АЭС

Полученные в экспериментах данные о последствиях однократного острого облучения для последующих поколений принципиально важны. Обнаруженные закономерности способствуют пониманию процессов, протекающих в природных популяциях из зон, загрязненных радионуклидами в результате ядерных инцидентов.

5.1. Радиоэкологическая ситуация в зоне аварии на Чернобыльской АЭС и ее эколого-генетические последствия для флоры. Краткий обзор литературных данных дает представление о масштабах аварии и уровнях радионуклидного загрязнения территории в 30-км зоне. Исследования природной флоры из этой зоны показали, что для большинства видов не проявилось существенных отклонений в уровнях изменчивости жизнеспособности семенного потомства. Только у отдельных видов, которые можно считать индикаторами, наблюдались многочисленные тератологические изменения, расширился диапазон изменчивости разных признаков (Попова и др., 1992).

5.2. Оценка жизнеспособности семенного потомства одуванчика из локальных ценопопуляций в зоне аварии на ЧАЭС. Одуванчик лекарственный, изученный нами, несомненно, относится к видам-индикаторам. Исследованы семена, собранные в 1988г. на участке в г. Чернобыле, где радиационный фон составлял 0.01-0.03 мЗв/ч, а также в 1.5-2 км к западу от ЧАЭС (пос. Янов), где радиационный фон был 0.19 мЗв/ч. В качестве контроля использовали семена, сформировавшиеся в Уральском регионе. Семена уральской партии были более полновесны и значительно превышали чернобыльские по жизнеспособности (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика семенного потомства одуванчика из разных по уровню радиоактивного загрязнения ценопопуляций

Показатель	Ценопопуляция		
	уральская	чернобыльская	яновская
Масса 1000 шт., мг	595±3	511±8	447±5
Энергия прорастания, %	76.5±4.3	19.5±3.4	17.0±3.4
Всхожесть, %	94.4±2.5	63.6±2.8	40.0±2.4
Выживаемость, %	92.4±2.8	44.3±6.4	34.0±2.4
Анафазы с абберациями, %	3.4±1.2	4.5±1.1	10.7±2.8
Аномальные проростки, %	4.2	9.1	41.3

Средние показатели всхожести семян и выживаемости проростков яновской партии выходят за нижние пределы изменчивости этих показателей, определенных

для семян уральской выборки. Кроме того, у них повышен процент анафаз с хромосомными аберрациями в корневой меристеме и значительно больше частота встречаемости аномальных проростков на всю совокупную выборку.

Представляло интерес выявить скрытую изменчивость радиочувствительности растений из разных зон, подвергая их дополнительному облучению в широком диапазоне доз. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что семенная генерация из пос. Янов обладает пониженной устойчивостью к провокационному облучению, в то время как достоверных различий по радиоустойчивости семян уральской и черныбыльской партий не обнаружено.

Растения из яновской и уральской выборок выращивали в течение нескольких лет в грунте в условиях выровненного агрофона и достаточного эдафического пространства. В момент высадки особых тератологических эффектов у ювенильных растений не было отмечено. Неожиданный феномен проявился на третий год – у растений из пос. Янов было отмечено множество морфологических нарушений. Около 72% растений имели сросшиеся в единую трубку цветоносы, на конце которой формировались сросшиеся уродливые соцветия, не давшие полноценных семян. Тератологических эффектов в уральской выборке при этом не было отмечено. На следующий год после отмирания уродливых органов вновь сформировавшиеся листья и соцветия яновских растений не отличались от контрольных. Исследование семенных поколений, сформировавшихся на растениях яновской и уральской партий, показало, что достоверных различий по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков между ними не было. Однако при провокационном облучении семенное потомство яновской партии в 1991 и 1992 гг. оказалось более чувствительным.

Таким образом, установлено, что растения из яновской ценопопуляции, пережившие мощное острое облучение в 1986 г. и относительно слабое хроническое в 1987-1988 гг., несут в себе значительный груз генетических нарушений в соматических и половых клетках. Несмотря на ряд барьеров, где происходил массовый отбор наиболее пораженных организмов, эти аномалии сохранились. Клетки с генетическими повреждениями были вовлечены в органогенез на пятый год после аварии и обусловили всплеск морфологических нарушений у растений в этот сезон. О наличии отдаленных последствий облучения свидетельствует и большая радиочувствительность вновь формируемых семян.

Глава 6. Изучение накопления, распределения и биологического действия на растения искусственных радионуклидов в экосистемах радиоактивно-загрязненных зон Уральского региона

Ядерные инциденты, обусловившие радиоактивное загрязнение Уральского региона, произошли в 50-60-е годы. Для изучения последствий длительного воздействия ионизирующих излучений на растительные организмы необходимы детальные радио-

экологические исследования загрязненных территорий. К числу важнейших задач в ходе решения этой проблемы можно отнести: 1) выявление основных источников загрязнения; 2) определение уровней содержания радионуклидов в почве - основном депо их накопления, 3) оценка миграционных потоков и поступления радионуклидов в растения; 4) расчет дозовых нагрузок на критические, т.е. наиболее чувствительные меристематические ткани растений; 5) исследование ответных реакций растений на хроническое низкоинтенсивное облучение на примере локальных ценопопуляций. Основные результаты, полученные нами в течение 10 лет, представлены в данной главе.

6.1. Радиоэкологическая ситуация в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). Природные экосистемы Южного и Среднего Урала загрязнены техногенными радионуклидами разного генезиса: 1) глобальные радиоактивные выпадения из атмосферы - результат испытаний ядерного оружия, проведенных в Северном полушарии в 50-60-е годы; 2) региональные и локальные выбросы, поступившие в окружающую среду в результате штатной деятельности и аварийных ситуаций на ядерных предприятиях, – крупнейшие аварии на производственном объединении "МАЯК" (Кыштымская, 1957 г.) и ветровой перенос загрязненного ила и песка с берегов оз. Карачай (1967 г.). Оценка фонового уровня радиоактивного загрязнения Уральского региона в сравнении с Европейскими странами, расположенными на тех же широтах, показала наличие в почвах избыточного ^{137}Cs . В расчетах были использованы следующие величины, характеризующие фоновый уровень радиоактивного загрязнения исследованных территорий: для ^{90}Sr – 1.6 кБк/м²; для ^{137}Cs – 2.56 кБк/м².

Показано, что за прошедшие годы не произошло расширения площади ВУРСа за счет перераспределения радионуклидов. Плотность загрязнения почв в пределах центральной оси представлена в табл. 3. При общей тенденции снижения концентраций радионуклидов с расстоянием наблюдается большая неоднородность плотности загрязнения участков. Это связано с тем, что одни и те же площадки загрязнены в результате двух ядерных инцидентов, при этом для ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай характерно неравномерное, пятнистое распределение. Анализ изотопных отношений на разных участках позволяет определить источник, из которого они были преимущественно загрязнены. В расчетах мы использовали следующие отношения $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$: для кыштымских выпадений - 71, для карачаевских - 0.3.

Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs , поступившее от каждого ядерного инцидента, уменьшается с расстоянием от источника выбросов согласно экспоненциальному уравнению: $y = e^{(a+bx)}$, где a и b - эмпирические коэффициенты; y - общий запас ^{90}Sr или ^{137}Cs , кБк/м²; x - расстояние от ПО "Маяк", км. Интегрируя уравнения, мы определили, что в результате кыштымской аварии на территорию Уральского региона поступило около 0.2 ПБк ^{90}Sr , что хорошо согласуется с официальной оценкой. Поступление ^{137}Cs от карачаевского инцидента оценено как 72 ТБк, и эта величина почти на

Таблица 3. Плотность загрязнения почв Уральского региона техногенными радионуклидами (слой почвы 0-30 см)

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

* Глубина почвенного слоя 0-95 см.

порядок превышает данные, приведенные в литературе. Возможно, это связано с заниженной официальной оценкой поступления радионуклидов с берегов оз. Карачай или в этом регионе были и другие инциденты с выбросом ^{137}Cs в окружающую среду. На территории ВУРСа довольно много древесных насаждений, произрастающих как на загрязненных нетронутых, так и на рекультивированных площадках. Представляло интерес выявить уровни накопления радионуклидов разными породами древесных растений и оценить эффективность рекультивационных мероприятий. Гомологичные органы березы и сосны с разных участков практически не различались по уровню накопления ^{137}Cs . Зато ^{90}Sr береза накапливала в 1.5-5 раз больше, чем сосна. Возможно, это связано с кальциофильностью березы, поскольку стронций является химическим аналогом кальция, он также накапливается ею в больших количествах. Различия в накопительной способности могут быть обусловлены особенностями корневой системы и ее распределением в почвенном профиле. Береза имеет в 1.5-2 раза большую массу активно всасывающих корней в 0-30 см слое почвы, чем сосна. Сравнение разных участков показывает, что органы березы загрязнены на нетронутой территории ВУРСа в 5-22 раза больше, чем на фоновой. На рекультивированном участке различия с фоном в уровнях загрязнения тех же частей деревьев составили 2-5 раз. Следовательно, эффект от рекультивационных мероприятий можно оценить положительно.

6.2. Радиозэкологическая ситуация в пойме р.Течи. Прямые сбросы долгоживущих радионуклидов ПО «Маяк» проводило в 1948-1956 гг. В настоящее время на всем протяжении р. Течи содержание радионуклидов в пойменных почвах превышает фоновый уровень на 1-3 порядка величин, причем поведение ^{90}Sr и ^{137}Cs сильно различается (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика плотности загрязнения радионуклидами почвенного покрова (слой 0-30 см) прирусловой и центральной пойм р.Течи, кБк/м²

Расстояние от истока, км; берег	Прирусловая пойма			Центральная пойма		
	^{90}Sr	^{137}Cs	$^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$	^{90}Sr	^{137}Cs	$^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$
95, правый левый	712	2507	0.28	168	258	0.65
	576	1732	0.33	48	46	1.0
156, правый левый	82	168	0.49	Не определяли		
	89	201	0.44	" - "		
166, правый левый	226	239	0.95	" - "		
	96	145	0.66	" - "		
177, правый левый	87	88	0.99	611	476	1.28
	228	167	1.36	Не определяли		
214, правый левый	121	94	1.33	34	56	0.60
	286	154	1.86	375	126	2.98
237, правый	231	84	2.75	24	58	0.41
Фон	2.9	6.1	0.47	3.7	5.9	0.62

Сравнение участков в верховье реки и в низовье показывает значительный градиент падения содержания ^{137}Cs . Что касается ^{90}Sr , то на всем протяжении реки невозможно выявить четкий градиент падения его концентраций ни в прирусловой, ни в центральной пойме. Различия в поведении двух основных загрязнителей объясняются меньшей миграционной способностью ^{137}Cs , так как этот элемент прочно сорбирован в грунтах и почвах верховья реки.

Не установлено четких различий содержания радионуклидов на площадках, приуроченных к разным берегам реки. В некоторых случаях плотность загрязнения почвенного покрова центральной поймы была выше, чем прирусловой. Неравномерный характер пространственного распределения радионуклидов в пойме определяется руслоформирующей деятельностью реки и особенностями пойменных ландшафтов. Нами дан подробный анализ вертикального распределения радионуклидов в почвенных профилях, оценена зависимость их водного транспорта от физико-химических форм нахождения в почвах, определены уровни накопления ^{90}Sr и ^{137}Cs травянистыми растениями.

6.3. Оценка дозовых нагрузок на растения в зоне ВУРСа. На основании известных концентраций радионуклидов в почвах и растениях были рассчитаны дозовые нагрузки на наиболее чувствительные меристематические ткани одуванчика. Отдельно рассчитывали вклад ^{90}Sr и дочернего ^{90}Y , а также вклад ^{137}Cs . Мощность поглощенной дозы составляет: $M=q_1L_{(90\text{Sr}+90\text{Y})}+q_2L_{(137\text{Cs})}$, где q_1 и q_2 - измеренные нами удельные активности каждого радионуклида в поверхностном слое почвы, L - мощность поглощенной дозы, сЗв/с, которую создает этот радионуклид внутри равномерно загрязненного объема при $q_0 = 3,7 \times 10^4$ Бк/г. Дозовые нагрузки за счет искусственных радионуклидов (без учета естественного радиационного фона) на нескольких площадках в зоне ВУРСа превысили контроль в 4.5-72 раза.

6.4. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика из зоны ВУРСа. Литературные данные о хроническом воздействии низкоинтенсивного излучения на растения весьма неоднозначны. Изучая в течение 10 лет жизнеспособность семенного потомства одуванчика из ценопопуляций зоны ВУРСа, мы также наблюдали нестабильность проявления эффектов. Особенно наглядно это показывают результаты исследований ценопопуляции № 1, расположенной вблизи оз. Тыгиш. В состав ценопопуляции одуванчика входило несколько морфологических форм, среди них преобладала *T. off. f. dahlshtedtii* Lindb fil. В качестве контроля служила сходная ценопопуляция из Ботанического сада УрО РАН. Отметим, что определение принадлежности растений из зоны ВУРСа к той или иной морфологической форме было сопряжено с трудностями, поскольку часто у одного растения наблюдались признаки разных форм. Семена на всех участках каждый год собирали с хорошо развитых средневозрастных генеративных растений. На рис. 3 представлена временная изменчивость

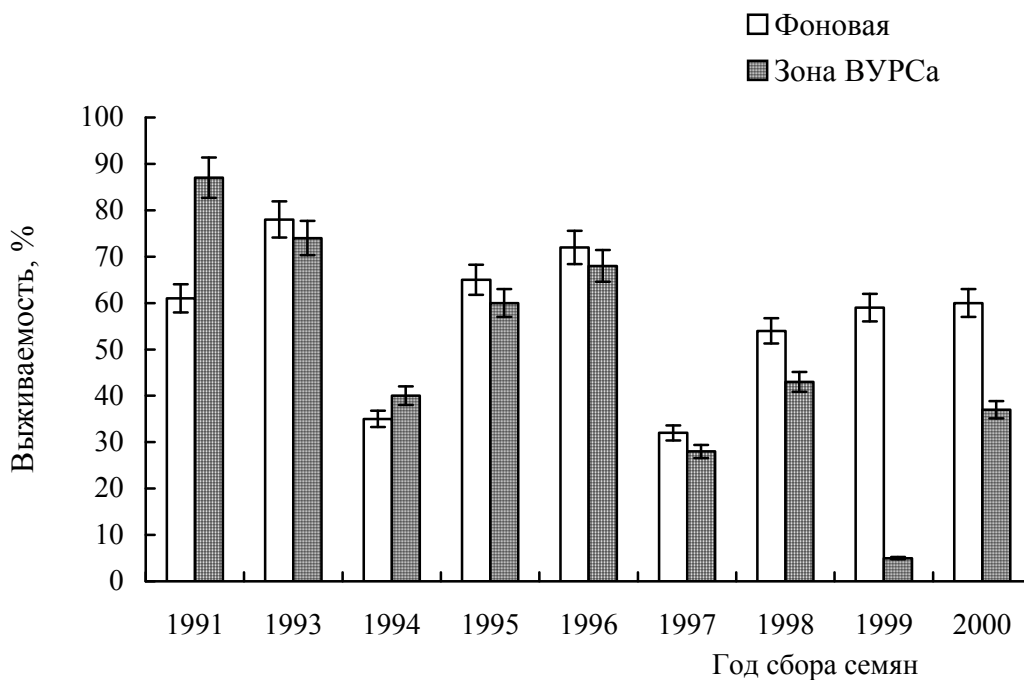


Рис. 3. Временная изменчивость выживаемости проростков одуванчика из зоны ВУРСа и фоновой площадки.

наиболее важного, интегрального показателя – выживаемости проростков. Анализ данных за десять лет показал, что диапазон изменчивости выживаемости семенного потомства на загрязненном участке существенно шире, чем в фоновой выборке. Например, в 1991 г. проростки из зоны ВУРСа отличались большей выживаемостью и ускоренными темпами роста. Важно отметить, что ускорение темпов роста и развития проростков из зоны ВУРСа выходило за рамки вариабельности, характерной для фоновых выборок. Данные этого наблюдения и весь наш предыдущий опыт свидетельствуют о том, что обычно к месячному сроку в контроле у проростков развивается по одному настоящему листу, а у растений из района оз. Тыгиш за редким исключением их было по два или три. Обнаружен повышенный в 4-5 раз уровень хромосомных aberrаций у растений из зоны ВУРСа по сравнению с фоном, кроме того, в этой выборке встречались проростки с хлорофильными нарушениями.

С 1993 по 1997 гг. существенной разницы по жизнеспособности проростков из загрязненной и фоновой зон не отмечено, хотя флуктуации этого показателя от сезона к сезону довольно большие (рис. 3). В 1998 и особенно в 1999 гг. жизнеспособность семенного потомства с участка в районе оз. Тыгиш достоверно ниже, чем на фоновой площадке (t_{st} равен 3.1 и 8.7 соответственно), при этом морфологические показатели вегетирующих растений, масса 1000 шт. семян существенно не отличались от контроля. В 2000 г. выживаемость проростков повысилась, но осталась достоверно ниже фонового уровня. У растений из зоны ВУРСа во все годы наблюдений отмечены повы-

шенный уровень хромосомных aberrаций и большое число проростков с аномалиями в развитии.

С целью выявления скрытой изменчивости физиологических особенностей растений из разных локальных ценопопуляций и проверки их адаптационных возможностей семена облучали дополнительно в больших дозах. Результаты показали, что выборка, сформировавшаяся в зоне ВУРСа в 1991 г., обладала большей радиоустойчивостью. В последующие годы не было различий по устойчивости семенного потомства из загрязненной и фоновой ценопопуляций к провокационному облучению.

Таким образом, в одной и той же ценопопуляции, расположенной в пределах центральной оси ВУРСа, в разные годы был зафиксирован весь спектр описанных ранее эффектов действия малых доз радиации: стимулирующий, т.е. показатели жизнеспособности семенного потомства значительно выше, чем в фоновых выборках; подавляющий, с очень высоким уровнем смертности; индифферентный, без достоверных различий с фоном. Такие большие интервалы варьирования темпов роста и развития, выходящие за пределы нормы реакции, можно рассматривать как свидетельство нестабильности генома растений.

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

Метод расчета дозовых нагрузок описан выше. Исследования, выполненные пойменных ландшафтах р. Течи, показали, что градиент радиационной нагрузки на участках прирусловой и центральной пойм широк. Мощность дозы за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs (без учета естественного фона) превышала контрольный уровень в 11-295 раз.

6.6. Характеристика локальных ценопопуляций одуванчика из пойменных экосистем р. Течи. У растений с загрязненных пойменных участков, так же как и в зоне ВУРСа, отмечена большая вариабельность выживаемости в течение ряда лет, повышенный уровень хромосомных aberrаций и морфологических аномалий у проростков, а также неоднозначный ответ на провокационное облучение.

Обращает на себя внимание сходство по выживаемости и морфологическим параметрам двух выборок с правобережья и трех выборок с левобережья. Полученные результаты позволяют рассматривать выборки растений на каждом берегу как единую ценопопуляцию, несмотря на то, что разница между площадками по величине дозовой нагрузки на материнские растения значительна.

Исследование влияния провокационного облучения на семенное потомство с разных площадок показало, что по энергии прорастания, всхожести семян и выживаемости проростков не выявлено отрицательного действия провокационного облучения. Угнетение проявилось отчетливо в снижении скорости роста корней. Особенно чувствительными оказались растения левобережных локальных ценопопуляций. Вновь наблюдали сходство ответной реакции на провокационное облучение в пределах выборок с правобережья и левобережья. По-видимому, расстояние в 10-25 м, разделяющее их, не является препятствием для распространения семян, а также для оккупации тер-

ритории вегетативно размножающимися организмами. При формировании радиоустойчивости семенного потомства генетическое родство между организмами, произрастающими в отсутствие изоляционных барьеров, играет большую роль, чем радиационная нагрузка на конкретные материнские растения. Непротиворечиво дополняют морфологический анализ цитогенетические данные, полученные для растений с двух наиболее загрязненных участков правого и левого берегов (табл. 5).

Таблица 5. Влияние провокационного облучения на число хромосомных аберраций в клетках корневой меристемы у растений с разных участков.

№ участка	Мощность дозы на участке за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs , $\text{н}\times 10^{-2}$ мкЗв/ч	Доза дополнительного облучения, Гр	Клетки с аберрациями, %
Фон	1.6	0	1.18±0.6
		100	11.1±2.1*
		250	35.6±4.9*
2. Прирусловье, правый берег	472	0	8.6±2.4
		100	6.7±2.4
		250	12.0±2.7
5. Прирусловье, левый берег	442	0	5.9±2.2
		100	7.4±2.2
		250	23.7±3.8*

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

Очевидно, что провокационное облучение вызвало у семян фоновой выборки повышение числа хромосомных нарушений в 10 раз при дозе облучения 100 Гр и примерно в 30 раз при дозе облучения 250 Гр. В выборке с левобережья, где и без провокационного облучения уровень хромосомных аберраций был выше контрольного в пять раз, при облучении в дозе 250 Гр он повысился в 4 раза. У семян с загрязненного участка правобережья не наблюдалось достоверных различий с необлученным контролем ни по морфологическим, ни по цитогенетическим показателям.

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

Установленная неоднозначность эффектов является, на наш взгляд, свидетельством того, что продолжительное радиационное воздействие в широком диапазоне малых доз индуцирует нелетальные изменения в геноме, реплицирующиеся в чреде поколений. Возникшая нестабильность проявляется на всех уровнях организации: на молекулярно-клеточном наблюдается повышение числа хромосомных аберраций, на

организменном - изменяются скорости развития растений на ранних этапах онтогенеза, на популяционном - увеличивается диапазон изменчивости разных показателей и возрастает тератологический эффект в семенном потомстве. Не исключено также прямое действие малых доз радиации, вызывающее при взаимодействии с другими экологическими факторами среды синергические или антагонистические эффекты у растений.

Глава 7. Изучение миграции, накопления и биологического действия на растения тяжелых естественных радионуклидов

В процессе поиска и разработки урансодержащих рудных месторождений образуются зоны, характеризующиеся повышенным содержанием естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{226}Ra в компонентах природных экосистем. В данной главе обобщены результаты комплексных радиоэкологических исследований техногенных ландшафтов Южной Якутии, в ходе которых выявлены особенности миграции и распределения в почвенно-растительном покрове ^{226}Ra и ^{238}U , а также оценено их биологическое воздействие на растения на примере ольхи кустарниковой (*Dushekia fruticosa* Rupr.).

7.1. Характеристика радиоэкологической ситуации в районе геологической разведки уранового месторождения в Южной Якутии. Показано, что в почвах, не подверженных техногенному воздействию, содержание ^{226}Ra варьировало от 4,9 до $5,2 \times 10^{-7}$ мг/кг, а ^{238}U - от 0,3 до 1,3 мг/кг. На нарушенных участках концентрация радионуклидов в почве и мелкоземе изменялась в более широких пределах, превышая контрольный уровень в 100-1000 раз. Максимальное содержание тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН), обнаруженное в мелкоземе, составляло: ^{226}Ra - 12×10^{-5} мг/кг, ^{238}U - 1090 мг/кг. Содержание ^{232}Th на техногенно-нарушенных участках (0,6 - 3 мг/кг) было выше, чем на контрольных, однако в целом не выходило за рамки средних фоновых мировых величин. Уран-радиевое загрязнение приурочено к верхней части почвенного профиля, что указывает на преобладание аэриального пути поступления радионуклидов в составе мелкодисперсных продуктов выветривания горных пород, слагающих отвалы.

Концентрации ^{226}Ra в древесных и травянистых растениях, произрастающих на промплощадках, превышают контрольный уровень в 15-80 раз, а ^{238}U - в 3-8 раз. В то же время величины коэффициентов биологического поглощения оказались ниже, чем на фоновых площадках. Это связано с тем, что по мере удаления от отвала содержание в почвах доступных растениям физико-химических форм радионуклидов возрастает.

7.2. Оценка дозовых нагрузок в зоне радиоактивного загрязнения. Дозовые нагрузки на биоту в техногенно-нарушенных ландшафтах рассчитывали с учетом особенностей альфа - и бета-излучателей, вычлняя вклад внешнего облучения и внутреннего за счет инкорпорированных радионуклидов. Установлено, что на уровне 100

см от поверхности почвы γ -излучение вносит основной вклад в суммарную дозу (71.0-86,4 %), на долю внешнего β -излучения приходится примерно 9,5 %. Вклад излучения от инкорпорированных радионуклидов (^{226}Ra , ^{232}Th , ^{238}U) варьирует от 0,01 до 16,2%, наибольшее влияние оказывает ^{226}Ra . С увеличением уровня загрязнения доза, вносимая инкорпорированными радионуклидами, уменьшается.

7.3. Оценка жизнеспособности и радиоустойчивости семенного потомства ольхи кустарниковой (*Dushekia fruticosa* Rupr.), произрастающей в зоне загрязнения ТЕРН. Из многообразия растений Якутии, изученных нами в плане их радиочувствительности, мы выбрали ольху (*Dushekia fruticosa* Rupr.), поскольку она является первым кустарниковым видом, спонтанно заселяющим изученные техногенно- нарушенные территории. Анализ жизнеспособности семенного потомства в зависимости от дозовой нагрузки на участках произрастания свидетельствует о более высокой жизнеспособности семян ольхи кустарниковой, сформировавшихся в условиях повышенного радиационного фона (табл. 6). Лишь в одном случае можно говорить о поражающем действии – в варианте с фоном 100-150 $\mu\text{P/ч}$ отмечена тенденции повышения уровня хромосомных aberrаций в корневой меристеме.

Представляло интерес оценить уровень адаптированности семенного потомства к радиационному фактору, его зависимость от условий произрастания материнских растений и от общей жизнеспособности семян. Результаты экспериментов свидетельствуют о том, что при провокационном облучении семян в больших дозах выживаемость проростков с участков, сильно загрязненных ТЕРН, достоверно выше, чем генерации с фонового участка. Проведенный дисперсионный анализ подтверждает значимость влияния условий формирования семян на их радиоустойчивость ($F=8.18$ при $F_{0,01}=4.20$). Важно отметить отсутствие линейной зависимости в проявлении этого эффекта от уровня загрязнения участков.

Вероятно, растения, первыми заселившие 15-20 лет назад радиоактивно-загрязненные площадки, прошли жесткий отбор, их физиолого-биохимические особенности, в частности высокий уровень эндогенных антиоксидантов, как показано в работе А.Н.Журавской (1993), обеспечивают не только их собственное выживание, но и защищают формирующиеся семена. Потомство испытывает воздействие радиации с первых, самых чувствительных стадий гамет и зиготы, а значит, на этих стадиях происходит отбор наиболее приспособленных организмов. Чем более жесткие радиационные условия складываются на локальных площадках, тем эффективнее идет селекция наиболее радиоустойчивых семян. Материнский отбор, в котором фенотип матери влияет на выносливость ее потомков, - это частотно-зависимый отбор. Под его влиянием популяции могут развиваться не адекватно существующим условиям, но, если имеется сходство условий существования родителей и потомков, этот механизм становится очень эффективным (Kirkpatrick, Lande, 1989). Вероятно, именно этим объяс-

няется большая радиустойчивость семян с наиболее загрязненных площадок при провокационном облучении.

Таблица 8. Характеристика жизнеспособности семян ольхи в зависимости от радиационного фона мест произрастания.

Гамма-фон, $\mu\text{P}/\text{ч}$	Масса 1000 шт. семян, мг	Энергия прорастания, %	Выживаемость, %	Листообразование, %	Анафазы с аберрациями, %
20-40	340 (287-397)	19.6 \pm 4.2 (0.5-37.5)	38.2 \pm 5.3 (17.5-60.0)	23.0 \pm 3.7 (7.5-44.5)	2.5 \pm 1.7
100-150	399 (383-418)	19.0 \pm 4.1 (0.3-46.5)	31.8 \pm 3.6 (27.5-50.0)	19.3 \pm 2.8 (7.8-40.6)	7.5 \pm 2.1
200-300	342 (330-383)	32.2 \pm 2.3 (6.3-46.5)	53.7 \pm 2.7 (36.3-79.0)	33.7 \pm 2.4 (17.3-46.0)	3.6 \pm 2.1
400-500	374 (244-441)	32.0 \pm 3.8 (30.6-34.0)	53.4 \pm 2.9 (49.6-60.0)	32.2 \pm 3.1 (26.0-50.6)	3.3 \pm 2.6
800-900	312 (297-320)	41.5 \pm 3.6 (26.0-60.0)	58.3 \pm 3.5 (42.0-74.5)	37.0 \pm 4.8 (25.3-56.0)	4.9 \pm 2.3
1000-1200	255 (241-270)	37.1 \pm 4.6 (23.0-75.5)	52.5 \pm 3.5 (36.5-84.0)	34.7 \pm 4.7 (24.3-53.3)	2.3 \pm 1.3

Хотя полученные результаты характеризуют только одну семенную генерацию, но с учетом данных, полученные нами при исследовании других видов растений в зоне ВУРСа, можно прогнозировать, что существует значительная временная изменчивость наблюдаемого феномена. Велика вероятность того, что в следующие сезоны не будут обнаружены повышенная жизнеспособность и высокая радиустойчивость семенного потомства, собранного с тех же растений, подобно тому, как это проявилось у одуванчика из радиоактивно-загрязненных зон Уральского региона.

Заключение

Проблема отдаленных последствий действия радиации на живые организмы в природных условиях была поставлена основателями научного направления "радиоэкология" с первых шагов ее формирования (Тимофеев-Ресовский, 1957, 1962; Platt, 1957). Было ясно, что ядерные технологии будут развиваться, а вместе с ними в биосфере будет возрастать влияние глобально действующего фактора - ионизирующих излучений. К началу 60-х годов предполагалось, что для составления прогнозов развития событий в облучаемых природных экосистемах будет достаточно установить в лабораторных условиях радиочувствительность основных видов растений и животных, входящих в состав биоценоза, и обработать эти данные с помощью мощной вычислительной техники. В ходе изучения природных сообществ в зонах ядерных аварий, бывших полигонов для испытаний ядерного оружия, а также при проведении крупномасштабных радиоэкологических экспериментов эти ожидания оправдались в малой степени. Процессы, наблюдавшиеся в реальных условиях, были неслучайны, их опре-

деляли сложные причинно-следственные связи, но предсказуемы они были только частично. К концу 70-х годов сложилось представление о сложных иерархических системах, процессы в которых характеризуются нелинейной динамикой. Поведение этих систем может быть предсказано лишь на небольшой промежуток времени (Свирижев, 1987; Малинецкий, Курдюмов, 2001).

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

Одной из важнейших задач при изучении отдаленных соматических последствий действия радиации на растения в природных условиях является необходимость оценки внутривидовой изменчивости радиоустойчивости организмов во всем многообразии проявления этого феномена. В результате исследования разных видов растений нами выявлен широкий диапазон индивидуальной изменчивости организмов по их устойчивости к радиационному воздействию. Оценка экологической изменчивости радиоустойчивости показала, что варьирование этого свойства, обусловленное разнообразием экологических условий на разных участках, ниже уровня индивидуальной изменчивости внутри каждого насаждения. Изучение возрастной изменчивости радиоустойчивости свидетельствует о том, что вегетирующие растения на порядок величин чувствительнее к облучению, чем покоящиеся воздушно-сухие семена.

Длительные наблюдения и комплексный подход к анализу проблемы отдаленных соматических последствий облучения растений позволили выявить закономерности поэтапного восстановления структуры модельных популяций. На первом этапе у большинства растений в облученных выборках преобладают процессы, усугубляющие первичное радиационное поражение. На втором этапе восстановительные процессы у облученных организмов начинают превалировать над деструктивными. В этот период на уровне популяций наиболее наглядно проявляется дифференциация выборок, т.е. выделение в них нескольких групп особей с разными скоростями восстановления. В основе реабилитации организмов лежат процессы, протекающие в клетках и тканях. Наиболее поврежденные растения в этот период погибают.

На заключительном этапе в популяциях, существенно снизивших численность (доля выживших зависит от дозы облучения), завершаются процессы восстановления темпов роста и развития. Их структура по всем морфологическим признакам приближается к контрольной выборке. Основными механизмами восстановления являются отмирание наиболее поврежденных, радиочувствительных растений, а также репарация структур на клеточно-тканевом и онтогенетическом уровнях у выживших. В результате и у древесных, и у травянистых растений формируются качественно новые выборки, из которых элиминированы радиочувствительные организмы. По определе-

нию Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1968), изменение генотипического состава популяции можно классифицировать как элементарное адаптивное явление. Время, необходимое для восстановления выборок после облучения в дозах близких к LD_{50} , у разных многолетних растений составляет 3-5 лет. Отдаленные последствия облучения проявляются у организмов также в большом количестве радиоморфозов, которые исчезают при отпаде метамерных органов и вновь появляются с высокой частотой при формировании новых.

Генетические последствия однократного, острого облучения были изучены в ряду последовательных семенных генераций и в чреде поколений на нескольких видах травянистых растений. Показано, что процессы восстановления после облучения охватывают все сферы жизнедеятельности растений, в том числе восстанавливается и репродуктивная способность. Однако семенное потомство облученных в больших дозах многолетних растений в ряду нескольких генераций обладает пониженной жизнеспособностью, характеризуется высоким тератологическим эффектом.

Облучение в больших дозах растений-родоначальников оказывает воздействие на потомков вплоть до пятого поколения. Есть основания предполагать, что γ -облучение вызывает нелетальные повреждения генома эпигенетического характера, которые реплицируются в чреде поколений и реализуются в повышенной гибели потомков, в увеличении доли аномальных форм в выборках, в расширении размаха изменчивости признаков, в особенностях реакции на дополнительное радиационное воздействие. Как в ряду генераций, так и в чреде поколений не наблюдается линейной зависимости радиобиологических эффектов от дозы облучения предшественников.

Экспериментальный материал позволил сделать определенные выводы о соматических и генетических последствиях действия острого облучения. Необходимо было проверить реальность этих заключений на природных популяциях, учитывая особенности формирования в них дозовой нагрузки. Исследования в зоне аварии на Чернобыльской АЭС охватывают первые этапы развития ответной реакции природной флоры на облучение. Анализ литературных данных показал большое разнообразие биологических эффектов, выявленных в этой зоне (Попова и др., 1992; Шевченко и др., 1999). Полученные нами данные свидетельствуют о том, что одуванчик лекарственный относится к тем сравнительно немногочисленным видам-индикаторам, у которых явно проявились последствия острого, а затем хронического облучения. Исследовав третью поставарийную генерацию, мы обнаружили низкую всхожесть семян и выживаемость проростков, повышенный уровень хромосомных aberrаций в корневой меристеме и значительную долю аномальных форм.

Таким образом, результаты исследования семенного потомства растений одуванчика из зоны аварии на ЧАЭС, произраставших в течение трех лет в условиях мощного радиационного воздействия, непротиворечиво согласуются с данными, полученными нами в экспериментах. Культивирование на "чистых площадках" привело

к исчезновению достоверных различий по всхожести семян и выживаемости проростков в разных вариантах, но у потомков из зоны аварии на ЧАЭС проявилась высокая доля аномальных форм в выборках.

Радиоэкологическая ситуация в Уральском регионе определяется ядерными инцидентами, произошедшими в 50-60 е годы. Следовательно, изучая природные ценопопуляции в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (результат Кыштымской аварии 1957 г. и ветрового переноса радионуклидов с берегов оз. Карачай, 1967 г.) и в пойме р. Течи, загрязненной прямыми сбросами радиоактивных отходов ПО "Маяк", мы имеем дело с отдаленными последствиями, затрагивающими десятки поколений у травянистых растений. Поскольку одним из основных загрязнителей территорий является β -излучатель ^{90}Sr , судить о радиационной нагрузке по мощности экспозиционной дозы было невозможно. Потребовалась работа по выявлению всех источников радионуклидного загрязнения, детальная оценка современной радиоэкологической обстановки и изучение основных этапов ее формирования. Нами установлено, что наибольшие концентрации ^{90}Sr наблюдаются в пределах центральной оси Восточно-Уральского радиоактивного следа, и они значительно снижаются к периферии. Концентрация ^{90}Sr в древесине, коре, ветках, листьях или хвое березы и сосны в зоне ВУРСа в 2-30 раз превышает фоновый уровень, причем это избыточное загрязнение зависит не только от содержания радионуклида в почве, но и от его распределения в почвенном профиле и от видовых особенностей растений. Содержание ^{137}Cs сходно в гомологичных органах обоих видов из разных мест обитания, максимум накопления отмечен в коре деревьев.

Исследование пойменных ландшафтов р. Течи, также загрязненных в результате сбросов ПО "МАЯК", показало высокое содержание радионуклидов в почвах и травянистых растениях на всем протяжении реки. Оценка дополнительной дозовой нагрузки в зоне ВУРСа и в пойме р. Течи в настоящее время выявила превышение ее по сравнению с фоновым уровнем на один-два порядка величин. Длительные, регулярные исследования локальных ценопопуляций одуванчика, произрастающих в условиях радионуклидного загрязнения (ВУРС и пойма р. Течи), позволили выявить весь спектр эффектов, описанных при хроническом действии малых доз радиации. Причем не обнаружено линейной связи наблюдаемых эффектов с величиной дозовой нагрузки. Выявленная нестабильность эффектов является, на наш взгляд, следствием того, что продолжительное радиационное воздействие в широком диапазоне малых доз индуцирует нелетальные изменения в геноме, реплицирующиеся в чреде поколений. Индуцированная облучением нестабильность генома проявляется на всех уровнях организации: на молекулярно-клеточном наблюдается повышение числа хромосомных аберраций, на организменном - изменяются скорости развития растений на ранних этапах онтогенеза, на популяционном - увеличивается диапазон изменчивости разных показателей и возрастает тератологический эффект в семенном потомстве. Не исключено

также прямое действие малых доз радиации, вызывающее при взаимодействии с другими экологическими факторами среды синергические или антагонистические эффекты у растений.

Важным этапом верификации развиваемой концепции явилось комплексное радиоэкологическое исследование техногенных ландшафтов Южной Якутии. Оно показало, что уран-радиевое загрязнение приурочено к верхним слоям почвенного профиля. С увеличением уровня загрязнения коэффициенты биологического поглощения у растений уменьшаются. Это связано с тем, что в загрязненных зонах преимущественно содержатся прочнофиксированные формы урана и радия. Дозовая нагрузка определяется в основном внешним γ -фоном. Вклад внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов составляет максимально 16% и уменьшается с ростом уровня загрязнения почвы. В условиях повышенного радиационного фона у ольхи кустарниковой формируются более жизнеспособные и более радиоустойчивые семена по сравнению с таковыми с фонового участка. Опираясь на данные многолетних исследований в зоне ВУРСа, можно предполагать, что повышенная жизнеспособность и радиоустойчивость семенного потомства ольхи с радиоактивно загрязненных участков, обнаруженная нами в один сезон, лишь частный случай проявления нестабильности генома, индуцированной хроническим облучением.

Анализ отдаленных последствий облучения - однократного острого в чреде поколений в экспериментах и хронического низкоинтенсивного в природных экосистемах, загрязненных искусственными и естественными радионуклидами, показывает, что по прошествии длительного времени эффекты действия радиации разной интенсивности феноменологически очень сходны. Принципиально важен установленный факт – отсутствие линейной зависимости от дозы облучения отдаленных эффектов радиационного воздействия у растений. Последствия облучения проявляются на разных уровнях организации, однако можно выделить ключевое звено, связывающее разные уровни организации и приводящее в итоге к эволюционно значимым сдвигам в сообществах организмов. Нам представляется, что в ответ на кратковременное, острое или длительное, слабое воздействие ионизирующих излучений в клетках растений возникают перестройки генома, обуславливающие его нестабильность. Выделяют два основных механизма формирования этого феномена: во-первых, наследственная изменчивость, обусловленная мобильными генетическими элементами, во-вторых, конформационные перестройки генома, изменяющие активность генов, регулирующие процессы дифференцировки клеток (Хесин, 1984; Baverstock, 2000).

Радиационно-индуцированная нестабильность генома клеток проявляется на более высоких уровнях организации, обуславливая повышенный уровень изменчивости различных признаков и свойств живых организмов. Это дает им эволюционное преимущество, поскольку позволяет менять адаптационную стратегию, а значит, более адекватно реагировать на изменение условий внешней среды. Однако, с другой сторо-

ны, переключение стратегий в природных условиях может быть усилено или ослаблено воздействием других экологических факторов. Поэтому уровень жизнеспособности организмов, длительно облучаемых в малых дозах или потомков от облученных в больших дозах предшественников, оценивается столь неоднозначно. Мы полагаем, что те же механизмы не позволяют однозначно подтвердить или опровергнуть наличие феномена радиоадаптации.

В основе обнаруженных закономерностей лежат фундаментальные механизмы, которые отражают адаптивные возможности живых организмов выживать в меняющихся условиях внешней среды и производить полноценное потомство. Такие данные могут быть использованы для прогнозирования ситуаций в природных комплексах после облучения той или иной интенсивности, что имеет очень важное прикладное значение, учитывая сколь обширные территории подвержены радионуклидному загрязнению. Хотя полученные результаты свидетельствуют о наличии ограничений на предсказуемость событий в сложных экосистемах, они позволяют дать вероятностную оценку отдаленных последствий действия радиации. Прогноз предполагает увеличение изменчивости разных морфологических признаков и физиологических свойств растений, произрастающих в условиях повышенной радиационной нагрузки, амплитуда колебаний может смещаться как в сторону увеличения всех параметров, тогда мы будем наблюдать явление горемезиса, так и в сторону уменьшения. Можно прогнозировать, что столь же непостоянно будет проявление радиоадаптации.

Таким образом, отдаленные последствия радиационного воздействия изучены нами на разных видах растений: представлены древесные породы, травянистые однолетние и многолетние растения с разными типами размножения; география исследованных регионов достаточно широка: зона аварии на Чернобыльской АЭС, проблемные территории Уральского региона, техногенно-нарушенные в ходе геологоразведки уранового месторождения участки Алданского нагорья в Республике Саха. Системные исследования в природных экосистемах логично дополнены экспериментальными исследованиями. Все это позволяет нам аргументировано сформулировать основные выводы.

Выводы

1. Предложена концепция отдаленных последствий действия радиации на растения, суть которой заключается в том, что в ответ на облучение в клетках организмов индуцируется нестабильность генома, которая проявляется в виде *соматических эффектов*, наблюдающихся на протяжении нескольких лет у непосредственно облученных организмов после того, как острая фаза постлучевой реакции закончилась, и в виде *генетических эффектов*, наблюдающихся у потомков в ряду последовательных генераций и в чреде поколений. Вскрытые закономерности представляют собой фундаментальные, эволюционно закрепленные механизмы, обеспечивающие приспособление организмов к меняющимся условиям среды.

2. При изучении отдаленных соматических последствий действия радиации у разных видов растений (береза, ель, ольха, одуванчик) выявлен широкий диапазон индивидуальной изменчивости признаков и свойств организмов. Оценка экологической изменчивости радиоустойчивости у березы показала, что варьирование этого свойства, обусловленное разнородностью экологических условий на разных участках, ниже уровня индивидуальной изменчивости внутри каждого насаждения. Изучение возрастной изменчивости радиоустойчивости свидетельствует о том, что молодые вегетирующие растения на порядок величин чувствительнее к облучению, чем покоящиеся воздушно-сухие семена. Тератологический эффект у растений был особенно высок в первый год после облучения, со временем он уменьшился.

3. В ходе длительного эксперимента установлены закономерности поэтапного восстановления структуры модельных популяций растений после облучения. Основными механизмами восстановления являются отмирание наиболее поврежденных, радиочувствительных растений, а также репарация на клеточно-тканевом и онтогенетическом уровнях у выживших организмов. В результате и у древесных, и у травянистых растений формируются качественно новые выборки, из которых элиминированы радиочувствительные организмы.

4. Генетические последствия однократного, острого облучения изучены экспериментально в ряду последовательных семенных генераций и в чреде поколений. Совокупность полученных данных дает основания предполагать, что однократное острое γ -облучение вызывает, наряду с другими эффектами, нелетальные повреждения генома эпигенетического характера, которые реплицируются в ряду генераций и чреде поколений. Индуцированная нестабильность проявляется у потомков в повышенной гибели, в увеличении доли аномальных форм в выборках, в расширении размаха изменчивости морфологических признаков, в неоднозначности реакции на дополнительное радиационное воздействие без определенной зависимости от дозы облучения предшественников.

5. Экспериментальные работы дополнены натурными исследованиями в ценопопуляциях одуванчика из зоны аварии на Чернобыльской АЭС. Обнаружены низкая жизнеспособность и радиочувствительность семенного потомства, повышенный уровень хромосомных аберраций и значительная доля аномальных форм в выборке из пос. Янов. Выращивание этих растений в условиях Уральского региона показало отсутствие различий с контролем по морфологическим признакам в течение двух лет культивирования и мощный всплеск радиоморфозов (до 72%) на третий год. Семенные генерации, вызревшие в условиях Урала, не отличались по жизнеспособности от контроля, но показали неоднозначную реакцию на дополнительное, провокационное облучение.

6. Радиоэкологическая ситуация в Уральском регионе определяется двумя ядерными инцидентами: Кыштымской аварией (1957 г.) и ветровым переносом радионук-

лидов с берегов оз. Карачай (1967 г.). Установлено, что за прошедшие годы процессы перераспределения радиоактивных веществ в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) не привели к расширению загрязненной территории. Оценка общих запасов радионуклидов, выполненная с использованием оригинальных методических приемов, показала, что в результате Кыштымской аварии на территорию ВУРСа поступило **0,1-0,4 ПБк** ^{90}Sr , что удовлетворительно согласуется с данными других авторов. Количество ^{137}Cs , перенесенного с берегов оз. Карачай, оказалось на порядок величин выше официальных оценок и составило **72 ТБк**. Кроме того, по нашим данным, в результате двух инцидентов в окружающую среду поступило не менее **1 ТБк** $^{239,240}\text{Pu}$. Концентрация ^{90}Sr в различных частях древесных растений (в древесине, коре, ветках, листьях и хвое) в зоне ВУРСа в 2-30 раз превышает фоновый уровень, причем масштаб загрязнения зависит не только от валового содержания радионуклида в почве, но и от его распределения в почвенном профиле и от видовых особенностей растений.

7. Исследование пойменных ландшафтов р. Течи, загрязненных в 50-е годы в результате деятельности ПО "МАЯК", показало, что концентрации радионуклидов на всем протяжении реки превышают фоновый уровень на 2-3 порядка величин. При этом участки центральной поймы, являющиеся своего рода геохимическими барьерами, аккумулируют радионуклиды в ряде случаев в большей степени, чем прирусловые. Сложный гидрологический режим поймы усугубляет пространственную неравномерность ее загрязнения, делает возможным вторичный перенос радионуклидов из почв в речную сеть, способствует увеличению темпов их миграции в глубь почвенного профиля. На всем протяжении реки обнаружены высокие концентрации ^{90}Sr в травянистых растениях.

8. Длительное исследование локальных ценопопуляций одуванчика, произрастающих в условиях радионуклидного загрязнения (ВУРС и пойма р. Течи), позволило выявить в разные годы весь спектр эффектов, описанных у растений при хроническом действии малых доз радиации: угнетающий, стимулирующий, индифферентный. Градиент дозовых нагрузок за счет искусственных радионуклидов был широк, а мощность экспозиционных доз в 2.5-45 раз выше, чем на фоновом участке. Не обнаружено линейной зависимости наблюдаемых эффектов от мощности дозы. Выявленная нестабильность эффектов является, на наш взгляд, следствием того, что пролонгированное радиационное воздействие в широком диапазоне малых доз индуцирует нелетальные изменения в геноме, реплицирующиеся в чреде поколений. Возникшая нестабильность проявляется на всех уровнях организации: на молекулярно-клеточном наблюдается повышение числа хромосомных аберраций, на организменном - изменяются скорости развития растений на ранних этапах онтогенеза, на популяционном - увеличивается диапазон изменчивости разных показателей и возрастает тератологический эффект в семенном потомстве.

9. Важным этапом работы явилось комплексное радиоэкологическое исследование техногенных ландшафтов Южной Якутии. Показано, что уран-радиевое загрязнение приурочено к верхним слоям почвенного профиля. С увеличением уровня загрязнения коэффициенты накопления у растений уменьшаются. Это связано с тем, что в загрязненных зонах преимущественно содержатся прочнофиксированные формы урана и радия. Дозовая нагрузка определяется в основном внешним γ -фоном. Вклад внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов составляет максимум 16% и уменьшается с ростом уровня загрязнения почвы.

10. В условиях повышенного радиационного фона при уран-радиевом загрязнении у ольхи кустарниковой формируются семена, более жизнеспособные и более радиостойчивые по сравнению с таковыми с фонового участка. Зависимость жизнеспособности и радиорезистентности семян от уровня техногенной нагрузки на участках произрастания родительских форм нелинейна. Можно предполагать, опираясь на данные по внутривидовой изменчивости, что повышенная жизнеспособность и радиостойчивость семенного потомства ольхи с радиоактивно загрязненных участков, лишь частный случай проявления нестабильности генома, индуцированной повышенным радиационным фоном.

11. Принципиально важен установленный факт – отсутствие линейной зависимости от дозы облучения отдаленных эффектов радиационного воздействия у растений. Эта закономерность выявлена у хронически облучаемых растений и у потомков в чреде поколений от облученных в больших дозах предшественников. Нам представляется, что в ответ на кратковременное острое или длительное слабое воздействие ионизирующих излучений у растений возникают сходные перестройки. По-видимому, индуцированная облучением нестабильность генома в течение длительного времени обуславливает повышенный уровень изменчивости различных признаков и свойств организмов. Радиационный эффект может быть усилен или ослаблен воздействием других экологических факторов, поэтому оценка жизнеспособности потомков от облученных в больших или малых дозах предшественников столь неоднозначна. Реплицирующаяся нестабильность генома, индуцированная предшествующим облучением, не позволяет однозначно подтвердить или опровергнуть наличие феномена радиоадаптации.

12. Полученные результаты свидетельствуют о наличии ограничений на предсказуемость событий в сложных экосистемах, однако они позволяют дать вероятностную оценку отдаленных последствий действия радиации как в больших, так и в малых дозах. Прогноз предполагает увеличение изменчивости разных морфологических признаков и физиологических свойств растений, произрастающих в условиях повышенной радиационной нагрузки, амплитуда колебаний может смещаться как в сторону увеличения всех параметров, тогда мы будем наблюдать явление гормезиса, так и в

сторону уменьшения. Можно прогнозировать, что столь же непостоянно проявление феномена радиоадаптации.

Основные публикации

1. Ааркрог А., Дальгаард Х., Нильсен С.П., Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Юшков П.И., Трапезников А.В. Изучение вклада наиболее крупных ядерных инцидентов в радиоактивное загрязнение Уральского региона // Экология. 1998. №1. С. 36-42.
2. Ааркрог А., Дальгаард Х., Нильсен С.П., Трапезников А.В., Молчанова И.В., Позолотина В.Н., Караваева Е.Н., Юшков П.И., Поликарпов Г.Г. Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов: Кыштым, 1957; оз Карачай, 1967: (По результатам анализа почвенных образцов, отобран. в Челябин. и Свердл. обл. в 1990-1995 гг.) // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Заречный, 1998а. Вып. 1. С. 5-49.
3. Ааркрог А., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н., Юшков П.И., Трапезников А.В. Долгоживущие радионуклиды в почвенно-растительном покрове Восточно-Уральского радиоактивного следа // Атом. энергия. 1997. Т.83, вып. 6. С. 465-468.
4. Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 441-447.
5. Бисли Т.М., Келли Дж.М, Орландини К.А., Бонл Л.А., Ааркрог А., Трапезников А.В., Позолотина В.Н. Изотопные отношения Рu, U, Np в образцах почв из Семипалатинского испытательного полигона и зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Вып 3. Заречный. 2000. С. 105-118.
6. Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Изменчивость морфологических признаков и жизнеспособность семенного потомства *Taraxacum officinale* s. l. в условиях техногенной нагрузки // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч.2. С.161-172
7. Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами // Экология. 1999. №3. С. 189-196.
8. Журавская А.Н., Позолотина В.Н. Реакция на предпосевное гамма-облучение семян у *Tagetes erecta* в Р и F₁-поколениях // Действие ионизирующих излучений на растения. Свердловск, 1985. С. 12-22.
9. Журавская А.Н., Позолотина В.Н., Кершенгольц Б.М. Радиочувствительность семян растений Центральной Якутии // Экология. 1997. №1. С.19-23
10. Караваева Е.Н., Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Поведение ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в пойменных почвах р. Течи и Исети // Атом. энергия. 1997. Т.83. Вып. 6 С. 462-465.

11. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н. Поведение ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове некоторых районов республики Саха (Якутия) // Экология. 1995. № 6. С. 444-447.
12. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н. Поведение тяжелых естественных радионуклидов в техногенных ландшафтах Южной Якутии // Экология. 1996. №3. С.203-206.
13. Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н., Юшков П.И., Михайловская Л.Н. Закономерности поведения радионуклидов в пойменных ландшафтах реки Течи на Урале // Экология. 1994. №3. С.43-49
14. Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н., Юшков П.И., Позолотина В.Н., Баженов А.В. Радионуклиды в гидроморфных почвах зоны радиационной аварии на Южном Урале // Радиация. Экология. Здоровье. Екатеринбург. 1994а. Ч.1. Изучение эколого-радиационной обстановки региона. С.66-72
15. Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н., Ааркрог А., Дальгаардт Г., Нильсен С.П. Радионуклиды в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Дефектоскопия. 1998. №4. С.87-92.
16. Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Юшков П.И., Позолотина В.Н., Куликов Н.В. Миграция и биологическое действие радионуклидов в лесных биогеоценозах зоны ЧАЭС // Дефектоскопия. 1993. № 7. С. 47-53.
17. Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Радиоэкологические исследования в России // Экология. 1999. № 2. С 99-104.
18. Позолотина В.Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян двух видов березы // Экология. 1980. № 4. С. 52-56
19. Позолотина В.Н. Экологическая изменчивость радиочувствительности семян березы бородавчатой // Экология. 1982. № 4. С. 88-90
20. Позолотина В.Н. Влияние предпосевного облучения семян на морфогенез сеянцев березы в условиях разного эдафического пространства // Модификация лучевого поражения семян растений. Свердловск, 1983. С. 13-23.
21. Позолотина В.Н. Влияние облучения на морфогенез сеянцев двух разноплоидных видов березы // Действие ионизирующих излучений на растения. Свердловск, 1985. С. 23-33.
22. Позолотина В.Н. Особенности развития сеянцев березы под влиянием ионизирующего излучения // Экология. 1985. № 4. С. 78-80.
23. Позолотина В.Н. Пострадиационные изменения в росте и развитии у *Taraxacum officinale* Wigg. // Действие ионизирующих излучений на семена и вегетирующие растения. Свердловск, 1988. С. 9-17.
24. Позолотина В.Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян *Taraxacum officinale* Wigg. // Радиоустойчивость и постлучевое восстановление растений. Свердловск, 1989. С. 17-25.

25. Позолотина В.Н. Отдаленные последствия радиационного воздействия на растения // Радиобиология. 1990. Т. 30. № 5. С. 655-660.
26. Позолотина В.Н. Адаптационные процессы у растений в условиях радиационного воздействия // Экология. 1996. № 2. С.111-116.
27. Позолотина В.Н. Действие ионизирующих излучений на сообщества организмов // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин / Под ред. А.В.Трапезникова, С.М. Вовка. Заречный, 1998. Вып. 1. С.183-200.
28. Позолотина В.Н. Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология. 2001. № 3. С. 117-124.
29. Позолотина В.Н., Безель В.С., Жуйкова Т.В. Механизмы адаптации растений к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s.l.) // Докл. РАН. 2000а. Т. 371. № 4. С.565-568.
30. Позолотина В.Н., Журавская А.Н. Отдаленные последствия предпосевного гамма-облучения семян *Dahlia variabilis* L. в поколениях P, F₁, F₂ // Действие ионизирующих излучений на семена и вегетирующие растения. Свердловск, 1988. С.18-26.
31. Позолотина В.Н., Куликов Н.В. Особенности пострadiационного восстановления в модельных популяциях березы // Экология. 1988. №1. С. 28-33.
32. Позолотина В.Н., Куликов Н.В., Журавская А.Н. Некоторые экологические аспекты радиочувствительности ели сибирской // Радиоустойчивость и постлучевое восстановление растений. Свердловск, 1989. С.26-34.
33. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Сергеев А.М., Куликов Н.В. Отдаленные последствия хронического облучения растений в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиобиология. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 851-855.
34. Позолотина В.Н., Собакин П.И., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н. Миграция и биологическое действие на растения тяжелых естественных радионуклидов // Экология. 2000б. №1. С. 17-23.
35. Позолотина В.Н., Трапезников А.В., Кабианка Т., Бексон А.П., Симмондс Дж. Расчет дозовых нагрузок населения пос. Бродокалмака от загрязнения р. Течи // Атом. энергия. 2000в. Т. 88. Вып. 1. С. 60-66.
36. Позолотина В.Н., Юшков П.И. Роль плоидности в радиочувствительности семян березы бородавчатой и березы пушистой // Радиобиология. 1982. Т.22. Вып. 4. С.564-567.
37. Позолотина В.Н., Юшков П.И., Куликов Н.В. Жизнеспособность семенных поколений одуванчика в зоне ЧАЭС // Экология. 1991. №5. С. 81-84.
38. Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Чеботина М.Я., Чуканов В.Н., Трапезникова В.Н., Куликов Н.В., Нильсен С.П., Ааркрог А. Радиоактивное загрязнение реки Течи на Урале // Экология. 1993. № 5. С. 72-77.

39. Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Юшков П.И., Трапезникова В.Н., Молчанова И.В., Караваяева Е.Н., Чеботина М.Я., Ааркрод А., Дальгаард Х., Нильсен С.П., Чен К. Исследование радиоэкологической ситуации в реках Теча и Исети, загрязненных сбросами ПО "Маяк" // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин / Под ред. А.В.Трапезникова, С.М. Вовка. Заречный, 1999. Вып. 2. С.20-66.

40. Трапезников А.В., Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Юшков П.И., Трапезникова В.Н., Караваяева Е.Н., Чеботина М.Я., Ааркрод А., Дальгаард Х., Нильсен С. П., Чен К. Радиоэкологическая характеристика речной системы Теча-Исеть // Экология. 2000. № 4. С. 248-256.

41. Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P., Trapeznikov A.B., Molchanova I.B., Pozolotina V.N., Karavaeva E.N., Yushkov P.I., Polikarpov G.G. 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.

42. Aarkrog A., Trapeznikov A.V., Molchanova I.V., Yushkov P.I., Pozolotina V.N., Polikarpov G.G., Dahlgaard H., Nielsen S.P. Environmental modelling of radioactive contamination of flood plains and sorlakes along the Techa and Iset rivers // J. of Environ. Radioactivity. 2000. Vol. 49. P. 243-257.

43. Beasley T.M., Kelley J.M., Orlandini K.A., Bond L.A., Aarkrog A., Nrapeznikov A.V., Pozolotina V.N. Isotopic Pu, U, and Np Signatures in Soils from Semipalatinsk-21, Kazakh Republic and the Southern Urals, Russia // J. Environ. Radioactivity. 1998. Vol. 39. No. 2. P. 215-230.

44. Cabianca T., Bexon A.P., Pozolotina V., Trapeznikov A., Simmonds J. Preliminary assessment of current radiation doses to the population of Brodokalmak from contamination of the Techa River // J. of Environ. Radioactivity. 2000. Vol. 50. P. 193-206.

45. Karavaeva E.N., Kulikov N.V., Molchanova I.V., Pozolotina V.N., Yushkov P.I. Accumulation and distribution of long-living radionuclides in the forest ecosystems of the Kyshtym accident zone // J. The Science of the total Environment. 1994. Vol. 157. P. 147-151.

46. Pozolotina V.N. The effect of ionizing radiation on communities of organisms // Radioecology and the Restoration of Radioactive Contaminated Sites. Dordrecht; Boston; London, 1996. P. 225-234. (NATO ASI Series. Series 2: Environment; Vol. 13).

47. Pozolotina V.N., Mikhailovskaya L.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N. Water transport of ^{90}Sr and ^{137}Cs in the Techa river flood-plain soils // Proc. of the 4th Intern. Conf. on Environmental Radioactivity in the Arctic. Edinburg, Scotland 20-23 Sept. Ostersund, 1999. P. 244-245.

48. Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E., Yushkov P., Kulikov N., Trapeznikov A. Radioactive contamination of topsoil in the lower reaches of Techa river in

the Urals // Environmental Radioactivity in the Arctic and Antarctic. Proc. of the First Intern. Confer. Ostersas, 1993. P. 129-134.

49. 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.

50. Trapeznikov A., Aarkrog A., Molchanova I., Nielsen S.P., Pozolotina V., Trapeznikova V., Yushkov P., Chebotina M., Karavaeva E. Radioecological Characteristics of the Techa Jset-Tobol Rivers, including Flood plain Ecosystems (The Uraes) // Radiation Exposures by Nuclear Facilities: Proc. of Intern. Workshop. 9-12 July 1996. Portsmouth, England, 1998. P. 387-391.

51. Trapeznikov A., Aarkrog A., Pozolotina V.N., Nielsen S.P., Yushkov P., Trapeznikova V., Kulikov N. Radioactive Pollution of the Ob River System from Urals Nuclear Enterprise "Majan" // J. Environ. Radioactivity. 1994. Vol. 25. P. 85-98.

52. Trapeznikov A.V., Pozolotina V.N., Chebotina M., Chukanov V.N., Trapeznikova V.N., Kulikov N.V., Nielsen S.P., Aarkrog A. Radioactive contamination of the Techa river, the Urals // Health Physics. 1993. Vol. 65. № 5. P. 481-488.

53. Trapeznikov A., Aarkrog A., Kulikov N., Nielsen S.P., Pozolotina V.N., Polikarpov G., Trapeznikova V.N., Chebotina M.Ya., Chukanov V.N., Yushkov P. Radioactive contamination of the Ob river system from the Nuclear enterprise "Mayak" in the Urals // Environmental Radioactivity in the Arctic and Antarctic: Proc. of the First Intern. Confer. Kirkenes, Ostersas, 1993a. P. 135-150.

54. Trapeznikov A.V., Pozolotina V.N., Trapeznikova V.N., Yushkov P.I., Polikarpov G. Distribution of artificial radionuclides in the sediments of some Urals rivers, Ob basin // // Environmental Radioactivity in the Arctic: Proc. of the Second Intern. Confer. Oslo, Ostersas, 1995. P. 65-68.

55. Trapeznikov A., Pozolotina V., Aarkrog A., Nielsen S.P., Trapeznikova V., Yushkov P., Polikarpov G. Radionuclides in the Ob-Irtysh river system and their contribution to pollution of the Arctic // Environmental Radioactivity in the Arctic: Proc. of the Second Intern. Confer. Oslo, Ostersas, 1995. P. 68-71.

56. Trapeznikov A., Aarkrog A., Pozolotina V., Trapeznikova V., Yushkov P., Karavaeva E., Nielsen S.P., Dahlgard H., Chen Q. Migration of long-lived radionuclides in the river and flood plain ecosystems of the Ob-Irtysh basin, subject to Mayak influence // Proc. of the 4th Intern. Conf. on Environmental Radioactivity in the Arctic. Edinburg, Scotland. 20-23 Sept. 1999. Ostersas, 1999. P. 244-245.

Подписано в печать 18.09.2001 г.
Заказ . Усл. печ. листов 2. Тираж 100 экз.
Отпечатано в копировальном центре фирмы «Верже».