

УДК 574.4:[504.5:539.16.047](470.55–751.2)

© 2023

ИТОГИ МНОГОЛЕТНИХ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО ЗАПОВЕДНИКА

*В.Н. Позолотина, Е.В. Антонова, Л.Н. Михайлова
Россия, г. Екатеринбург, Институт экологии растений
и животных УрО РАН*

Подведены промежуточные итоги 20-летних исследований сотрудников лаборатории популяционной радиобиологии и лаборатории общей радиоэкологии ИЭРИЖ УрО РАН на территории бывшего Восточно-Уральского государственного заповедника (ВУГЗа). Обобщены данные о пространственном распределении основных долгоживущих радионуклидов (^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$) в почвенно-растительном покрове заповедника и сопредельных территорий, разнообразии фитоценозов и состоянии древостоеv. Проведена инвентаризация запасов биомассы в наземных экосистемах и накопленных в ней радионуклидов, оценена мощность поглощённой модельными видами травянистых растений дозы. Эффекты хронического действия малых доз ионизирующей радиации у растений изучены с помощью молекулярно-генетических, биохимических, физиологических и популяционных методов. Отдалённые последствия действия радиации описаны при анализе трансгенерационной и внутригодовой (сезонной) изменчивости физиологических и биохимических параметров у растений. Особое внимание удалено взаимодействию факторов радиационной и нерадиационной (погодные условия) природы при проявлении радиобиологических эффектов, а также сравнению эффектов действия тяжёлых металлов и малых доз ионизирующей радиации.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Кыштымская авария, ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКИЙ РАДИОАКТИВНЫЙ ЗАПОВЕДНИК, НАЗЕМНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, УРОВНИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ, ПОЧВЫ, РАСТЕНИЯ, МАЛЫЕ ДОЗЫ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

*Посвящается памяти наших коллег
д.б.н. И.В. Молчановой и д.б.н. Е.Н. Караваевой*

С момента создания предприятий атомной отрасли в мире произошло несколько крупных аварий: Кыштымская (29 сентября 1957 г., СССР), Виндской (10 октября 1957 г., Великобритания), Чернобыльская (26 апреля 1986 г., СССР) и Фукусимская (11 марта 2011 г., Япония). Кыштымская авария, произошедшая на комбинате № 817 (ныне – ПО "Маяк"), по международной шкале ядерных событий относится к 6 уровню, уступая лишь авариям на Чернобыльской и Фукусимской АЭС, получившим статус крупных аварий 7 уровня [1]. Виндской аварии был присвоен 5 уровень сложности.

В результате Кыштымской аварии сформировался Восточно-Уральский радиоактивный

след (ВУРС), в наиболее загрязнённой (головной) части которого Постановлением Совета Министров РСФСР от 29.04.1966 № 384-20 был организован Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ) [2]. Выделение границ заповедника проводили в соответствии с радиационно-гигиеническими критериями (плотность загрязнения почв, дозовые нагрузки). Площадь заповедника составляет 16616 га [3, 4]. В 1967 г. радиоэкологическая ситуация в зоне ВУРСа ухудшилась из-за ветрового переноса радиоактивного ила и песка с берегов обмелевшего оз. Карабай, служившего открытым хранилищем для жидких радиоактивных отходов [5–7].

Правовое регулирование зоны ВУРСа осу-

ществлялось также Поручением заместителя Министра среднего машиностроения СССР от 05.05.1966 и Постановлением правительства Челябинской области от 21.02.2008 №34-П "Об утверждении Схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий Челябинской области на период до 2020 года" [8]. В следующей редакции Постановления [9] упоминание ВУГЗа полностью исчезло. Возвращение государственного статуса заповедника обсуждалось представителями федеральных и региональных органов власти, научной общественности и экспертами в рамках XIV Регионального общественного форума-диалога "Национальный интерес, экология, безопасность", посвящённого 120-летию со дня рождения академика И.В. Курчатова (г. Челябинск, 26–28 апреля 2023 г.).

Наиболее значимые результаты исследований по распределению радионуклидов в назем-

ных экосистемах, а также оценки воздействия ионизирующих излучений на живые организмы были получены на территории заповедника в первые три десятилетия после Кыштымской аварии. Из-за режима секретности эти результаты стали доступны научной общественности лишь в конце XX века и позже [3, 7, 10–17]. Полученные результаты были использованы при ликвидации последствий Чернобыльской и Фукусимской аварий [16, 18].

Актуальность исследований в зоне ВУГЗа (рис. 1) вновь стала возрастать в начале XXI в. по мере накопления обширного материала по оценке биологических эффектов в области малых доз радиации в лабораторных и полевых условиях и с появлением значительного числа территорий, подходящих под эти условия [4, 19–26]. Прогнозировать последствия действия низких уровней поллютантов для биоты было сложно, поскольку эффекты больших доз не-

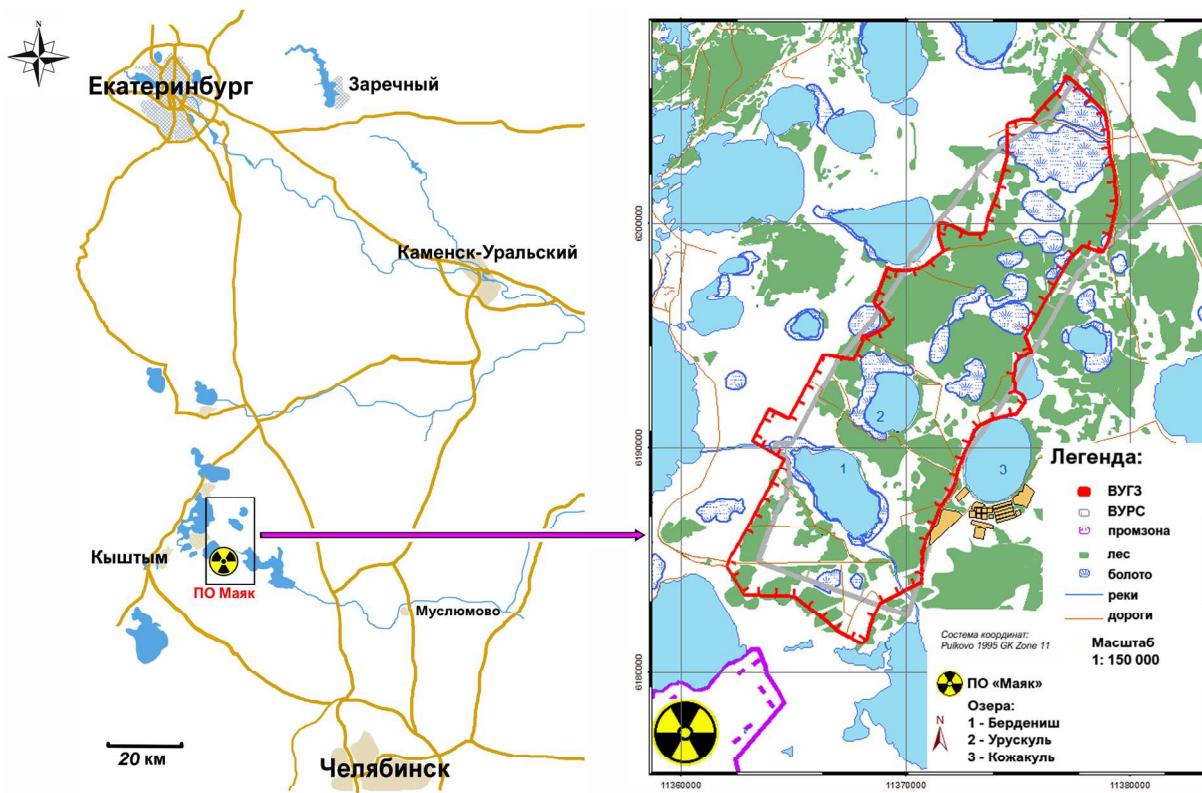


Рис. 1. Карта-схема района исследования бывшего Восточно-Уральского государственного заповедника

возможно интерполировать на область малых доз. В ответ на слабоинтенсивное излучение включаются другие внутриклеточные механизмы, зависимость "доза-эффект" нелинейная [19, 20, 22, 27–29]. На практике требовались прогнозы изменений в реальных природных экосистемах, где наряду с радиацией на живые организмы действуют и другие факторы, влияющие на миграционные потоки радионуклидов и модифицирующие радиационные эффекты [30–32]. Значительная протяжённость территории ВУГЗа, широкий градиент уровней загрязнения, большое разнообразие почв и экосистем делают эту территорию уникальным природным полигоном для решения актуальных проблем радиоэкологии и радиобиологии, для прогнозирования возможностей хозяйственного использования земель и разработки мер снижения рисков для населения.

В последние десятилетия наблюдается усиление катастрофичности климатических условий в связи с ростом среднегодовой температуры [33, 34]. В ответ на климатические изменения у организмов запускаются биохимические и физиологические механизмы [35, 36], обеспечивающие успешную репродукцию [37–39]. Поэтому изучение сочетанного действия факторов радиационной (малые дозы) и нерадиационной (меняющиеся погодные условия) природы у растений на территории заповедника весьма актуальны и своевременны [30, 40].

Начиная с 1991 г. отдел континентальной радиоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН в составе международных экспедиций проводит комплексные радиоэкологические исследования в зоне ВУРСа [7, 41–45]. С 2003 г. сотрудники лаборатории популяционной радиобиологии и лаборатории общей радиоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН осуществляют работы в головной части следа [4]. Цель настоящей статьи – краткое обобщение данных о содержании и миграции основных долгоживущих радионуклидов (^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$) в почвенно-растительном покрове ВУРСа, изучение разнообразия растительности и состояния древостоев, инвентаризация запасов биомассы и накопленных в ней радионуклидов, оценка дозовых нагрузок и радиобиологических эффектов у модельных видов травянистых растений, произрастающих в градиенте загрязнения ВУГЗа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проведён анализ 149 публикаций, доступных в открытой печати. Статья построена по типу описательного обзора и не содержит элементы мета-анализа.

Пространственное распределение радионуклидов в почвах ВУГЗа

Первой задачей наших исследований была оценка современных уровней загрязнения почв как основного депо радионуклидов в пределах ВУГЗа и на сопредельных территориях. Плотность загрязнения почв ^{90}Sr на фоновых участках варьировала от 1,5 до 2,9 кБк/м², для ^{137}Cs – от 3,5 до 6,5 кБк/м² и для $^{239,240}\text{Pu}$ – 0,1 кБк/м [4, 46]. Этот уровень не превышал фоновых значений для Уральского региона в целом [5, 7, 47, 48]. Большая часть ^{90}Sr (согласно разным моделям 253–316 ТБк) сосредоточена вдоль центральной части следа [47, 49]. Максимальное загрязнение почв ^{90}Sr (69000 кБк/м²) зафиксировано в 6 км от эпицентра. Оно уменьшалось с расстоянием согласно экспоненциальной функции $y = a \cdot e^{bx}$ и составило 100 кБк/м² на северной границе ВУГЗа (36 км) [4, 50–52]. Аналогичное распределение обнаружено для ^{137}Cs (1700–22 кБк/м²) и $^{239,240}\text{Pu}$ (71,2–0,5 кБк/м²) [4, 46, 47, 53]. Содержание радионуклидов в почве западной периферийной зоны шириной 4 км примерно на порядок превышало фоновый уровень и было в 2–5 раз ниже, чем в восточной периферийной зоне [4, 47, 50, 51, 54].

Радиоактивное загрязнение ВУГЗа и его окрестностей сформировалось из нескольких источников, в которых соотношение $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ было разным. Так, в выпадениях Кыштымской аварии оно составляло 71, в донных отложениях оз. Карабай – 0,3, в штатных выпадениях ПО "Маяк" – 0,5–2, а в глобальных выпадениях – 0,6 [7, 55]. Рассчитанные величины радионуклидных отношений иллюстрируют неоднородность загрязнения территории, характер распределения отражает вклад разных источников (табл. 1). Почвы в пределах центральной оси следа загрязнены преимущественно ^{90}Sr (75 %) и $^{239,240}\text{Pu}$ (70 %) – это выпадения от Кыштымской аварии. Большая часть ^{137}Cs

(77 %) на территории западной и восточной периферий поступила в результате переноса загрязнённого ила и песка с берегов оз. Карачай [47, 50]. Высокая неоднородность загрязнения почв отмечена и на микроуровне, в пределах небольших однородных площадок ($400\text{--}1000\text{ m}^2$), плотность загрязнения может различаться более чем на порядок величин [56, 57].

Для интерполяции значений плотности загрязнения почв радионуклидами на всю территорию ВУГЗа использовали метод ординарного кригинга, а для количественной оценки неопределённостей интегральных запасов – метод Монте-Карло. Карты плотностей загрязнения почв основными дозообразующими радионуклидами (рис. 2) созданы в программе ArcGIS [47]. Общий запас ^{90}Sr в почвах наземных экосистем ВУГЗа оценивается в $3,4 \cdot 10^{14}\text{ Бк}$, запас

^{137}Cs – на два порядка, а $^{239,240}\text{Pu}$ – на три порядка меньше [47, 58].

Спустя десятилетия после аварии не выявлено существенных различий в характере распределения ^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$ в профилях почв, типичных для обследованной территории. В почвах естественного сложения до 90 % радионуклидов сосредоточено в верхнем (0–20 см) слое автоморфных и около 70 % – гидроморфных почв [4, 7, 59–61]. Особое внимание было уделено изучению миграции радионуклидов в сопряжённых по стоку участках ландшафта береговых зон водоёмов. Соотношение $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ уменьшалось в 1,5–2 раза по мере роста обводнённости почв [4, 46, 60]. В почвах, нарушенных в результате рекультивационных работ (снятие поверхностного слоя почвы и перемещение загрязнённого горизонта вглубь

Таблица 1

Величина отношения $^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$ на территории ВУГЗа и за его пределами (2022 г.)

Район исследований	$^{90}\text{Sr}/^{137}\text{Cs}$			
	min–max	M	S.D.	
ВУГЗ	Западная граница	2,51–21,37	9,31	9,36
	Центральная ось ВУРСа	5,2–60,55	27,76	10,47
	Восточная граница	0,66–66,68	12,87	20,94
Сопредельные территории	Западная	0,55–4,55	2,00	1,26
	Восточная	0,36–12,8	2,72	3,34

Примечание: min–max – размах изменчивости, M – среднее значение, S.D. – стандартное отклонение.

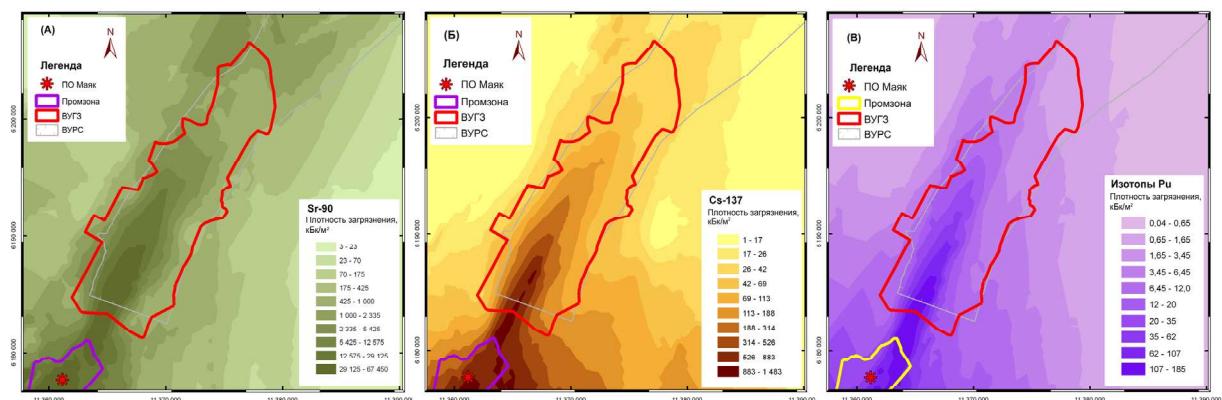


Рис. 2. Распределение плотностей загрязнения почв основными дозообразующими радионуклидами: ^{90}Sr (а), ^{137}Cs (б) и $^{239,240}\text{Pu}$ (в) на территории ВУГЗа. Цит. по [47]

почвенного профиля), обнаружено снижение радиационной нагрузки, а также уменьшение накопления радионуклидов растениями. Самым действенным фактором, снижающим радиационную нагрузку, остаётся естественный распад радионуклидов [4, 62].

Накопления радионуклидов растениями разных таксономических групп

Изучена накопительная способность двух видов древесных (берёза, сосна) и 25 видов травянистых растений (и разнотравья в целом), одного вида эпифитных лишайников и трёх видов напочвенных мхов, доминирующих в сообществах. Зависимость накопления радионуклидов от плотности загрязнения почв, как правило, описывается степенной функцией $y = a \cdot x^b$ [51, 52, 63, 64]. Это означает, что у травянистых видов, мхов и лишайников, а также у древесных растений с ростом уровня загрязнения почв коэффициенты перехода (КП) уменьшаются. Феномен не является следствием разной подвижности радионуклидов в почвах, поскольку на территории ВУГЗа и прилежащих участках почвенный покров однотипен. Более того, содержание подвижных форм радионуклидов в почвах ВУГЗа может быть выше, чем на контрольных территориях [65, 66]. Аналогичная зависимость была обнаружена у сельскохозяйственных растений в зоне ЧАЭС [67].

Поступление ^{90}Sr в растения разных таксонов определяется главным образом уровнем загрязнения почв. В пределах таксона (семейство, род) различия удельной активности надземной массы растений в большинстве случаев не превышают одного порядка [52, 64, 68]. Для ^{137}Cs сохраняются достоверные различия накопительной способности между представителями высших растений, с одной стороны, мхами и лишайниками, с другой стороны [64, 69]. Отмечена способность высших растений к преимущественной аккумуляции ^{90}Sr , а низших – ^{137}Cs . Поступление $^{239,240}\text{Pu}$ в растения на несколько порядков ниже, чем ^{90}Sr и ^{137}Cs , поскольку плутоний не является биогенным элементом, более того, он химически токсичен.

На примере шести видов травянистых растений (щавель *Rumex confertus*, пустырник *Leonurus quinquelobatus*, лопух *Arctium*

tomentosum, крапива *Urtica dioica*, чина *Lathyrus pratensis*, кострец *Bromus inermis*) мы оценили индивидуальную изменчивость поглощения ^{90}Sr и ^{137}Cs надземной массой. На ограниченной территории (1000 м^2) разброс значений КП для растений одного вида мог достигать порядка величин. Одной из причин подобных различий может быть гетерогенность загрязнения почв. Фактор "вид" определял около 55 % общей изменчивости накопительной способности растений [57, 63].

У древесных растений листья и хвоя накапливают радионуклиды примерно на том же уровне, что и травянистые растения, а древесина загрязнена значительно меньше. Содержание ^{90}Sr в заболони берёзы незначительно варьирует в радиальном направлении и не зависит от возраста дерева. При наличии выраженной ложной сердцевины в этой части стволов повышены зольность и концентрации ^{90}Sr [68]. У сосны подобной особенности не обнаружено [70]. Берёза накапливает ^{90}Sr на порядок величины больше, чем сосна, поскольку она является кальциевым видом, а ^{90}Sr – химический аналог Са. Предполагается, что определённую роль при этом играет более поверхностное расположение корней берёзы [70–73].

Используя параметры функции $y = a \cdot x^b$, характеризующей связь величины КП с плотностью загрязнения почв [68, 70], мы создали модели для оценки запасов ^{90}Sr в древостоях ВУГЗа. Расчёты показали, что запас ^{90}Sr в древостоях составил $4,8 \cdot 10^{12}$ Бк, тогда как в почвах лесных земель содержится $2,3 \cdot 10^{14}$ Бк, т.е. почвы являются основным депо этого радионуклида в экосистемах (97,9 %), на долю деревьев приходится в среднем 2,1 % от запаса. Аналогичные данные были получены для распределения ^{90}Sr в лесах от глобальных радиоактивных выпадений [74, 75]. На территории белорусского Полесья через 20 лет после Чернобыльской аварии доля ^{90}Sr в берёзах варьировала от 3 до 19 %, а в соснах – от 2 до 11 % от общего запаса этого радионуклида в экосистемах [76, 77]. Сравнение концентраций ^{90}Sr в древесине, коре, ветвях и хвое/листьях деревьев с допустимыми уровнями загрязнения согласно [78] показало, что незначительная часть древостоя ВУГЗа может быть использована в хозяйственных целях; например,

только 15,9 % стволов берёзы подходят для дров, причем без коры и веток [58, 68].

Состояние древостоев в зоне ВУГЗа

В согласии с ранними геоботаническими описаниями, в зоне ВУГЗа преобладают травянистые берёзовые леса [79, 80]. По современным оценкам площади, покрытые лесами, составляют 55,8 % территории заповедника. На безлесных землях болота занимают 8,9 %, озёра – 7,7 %; доля лугов, дорог и полян составляет 27,6 % [58]. Возрастной состав лесов и запасы древесины на участках с разной плотностью загрязнения представлены в табл. 2 [58]. В настоящее время в заповеднике преобладают спелые и перестойные березняки. Общий запас биомассы деревьев достигает 1,39 млн т.

В 2020 г. мы исследовали современное состояние древостоев на 84 выделах в градиенте загрязнения головной части ВУРСа [81]. На основе сравнения современных характеристик древостоев с данными таксации 2003 г. [82] были разработаны модели аппроксимации динамики роста насаждений [58]. Модели были использованы для верификации и актуализации оценок состояния лесов на всей территории ВУГЗа, при этом оценены возрастной и видовой профиль древостоев, запасы древесины разных пород и отдельных частей деревьев [58]. Показано, что в большинстве выделов формируется подрост, который потенциально

способен обеспечить дальнейшее развитие лесных экосистем. Впервые зафиксировано появление подроста сосны (5–15 лет) на участках вблизи эпицентра аварии, где в острый период сосна погибла полностью. В этих выборках отмечена повышенная доля растений с морфологическими нарушениями, эта проблема требует углублённого исследования.

Точность оценки отпада деревьев и естественного возобновления лесов затруднена из-за пожаров. При оценке лесов в 2012 г. было зафиксировано 218 участков с признаками низовых пожаров в разные годы и один верховой пожар [83]. Пожары наносят ущерб подросту древесных пород, травянистым и кустарниковым сообществам, в случае длительного горения была отмечена гибель леса [84, 85].

В настоящее время качество древостоев ВУГЗа на большинстве участков соответствует 2 классу бонитета по потенциальной продуктивности и скорости роста деревьев. Подобный вывод был сделан в 2003 г. [82] и в более поздних оценках лесов Челябинской области [83].

Дендрохронологические исследования сосен, переживших аварию 1957 г.

Большинство сосновых древостоев вблизи эпицентра аварии погибло в 1958–1959 гг. Мы обнаружили лишь несколько небольших участков с соснами, возраст которых превышал 70 лет. На этих деревьях были выполнены

Основные параметры, характеризующие разные виды древостоя в зоне ВУГЗа

Параметры	Берёза						
	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	Всего
Возраст, годы	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	Всего
Площадь, км ²	3,9	19,9	16,0	31,7	13,9	0,1	85,6
Запас древесины, т	35700	208332	259432	549005	230163	882	1283515
Сосна							
Возраст, годы	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	Всего
Площадь, км ²	0,5	3,0	0,5	1,1	0,6	–	5,7
Запас древесины, т	4124	45331	8395	21400	14718	–	93967
Осина							
Возраст, годы	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	Всего
Площадь, км ²	–	0,1	0,2	0,3	–	–	0,6
Запас древесины, т	–	1076	2736	5247	–	–	8514

Таблица 3

Содержание ^{90}Sr в почвах в 2019 г. (эмпирические данные) и в 1957 г. (расчётные данные), а также дозы, поглощённые почками сосны в "острый" период (сентябрь 1957 г. – февраль 1958 г.), и максимальные мощности доз, рассчитанные нами для изученных древостоев согласно модели [86]

Участок	Плотность загрязнения почв ^{90}Sr , кБк/м ²		МПД за "острый" период, Гр	Начальная (наибольшая) МПД, мГр/сут		
	2019					
	n	$M \pm S.E.$				
Импактный-1	3	807 ± 85	3626	10,9–18,1		
Импактный-2	6	5935 ± 1307	26669	80,0–133,3		
Импактный-3	9	2713 ± 303	12191	36,6–61,0		
Фоновый-1	3	39 ± 3	175	0,5–0,8		
Фоновый-2	3	2 ± 1	–	–		

Примечание. МПД – мощность поглощённой дозы.

исследования с использованием дендрохронологических методов, позволившие дать ретроспективную оценку прироста годовых колец у сосен, переживших аварию, а также сравнить силу воздействия этого события с экстремальными природно-климатическими факторами, сильнейшим из которых является засуха [32]. Хронологии древесных колец были разработаны для двух контрольных и трёх импактных участков с различным уровнем радиоактивного загрязнения, т. е. с разными дозовыми нагрузками на деревья сосны (табл. 3).

В первые годы после аварии острое радиационное воздействие значительно сократило радиальный прирост деревьев на двух загрязнённых участках, где начальные уровни загрязнения ^{90}Sr составляли 3,6 и 26,7 МБк/м²; синхронность хронологий на загрязнённых и контрольных участках была нарушена. В течение последующих 8–10 лет хронологии постепенно синхронизировались. Сравнивая силу ответа радиального прироста на острое радиационное воздействие и влияние экстремальной засухи, следует отметить, что реакция на облучение была сравнима, а в некоторых случаях выражена сильнее, чем реакции на экстремальные засухи 1952 и 1975 гг. [32].

Состояние травянистых фитоценозов

Подробное геоботаническое описание растительности ВУГЗа было представлено в ран-

них работах [79, 80]. Опираясь на эти результаты, мы выполнили описание растительности на ключевых участках заповедника с указанием флористического состава [4, 46, 87, 88]. К луговой растительности отнесены как квазинатуральные луговые сообщества (старые покосные луга с доминированием злаков и разнотравья), так и вторичные луга, представляющие собой стадии восстановительной сукцессии (с доминированием луговых иrudеральных растений). Общее проективное покрытие лугов обычно высокое (80–100 %), высота травостоя зависит от видов, слагающих сообщества, и может достигать 1–1,5 м [4, 87, 88].

Ruderalная растительность представлена в основном нитрофильным бурьяном на местах отселённых деревень, а также придорожными растительными сообществами. Нитрофильный бурьян образован зарослями растений, типичных для первых стадий вторичных сукцессий: крапивы двудомной, бодяка щетинистого, иван-чая узколистного, пустырника пятилопастного [87, 88]. Общее проективное покрытие достигает 90–100 %, травостой исключительно высокий (до 1,5–1,7 м). Придорожные сообщества отличаются высокой мозаичностью. Практически все исследованные фитоценозы в той или иной мере можно отнести к производным [88]. Луга на изученных участках являются вторичными, за исключением остаточных, которые появились до аварии на месте сведённых лесов и заброшенных пашен [89].

Таблица 4

Среднее число видов в одном сообществе (α -разнообразие) и общее число видов во всех фитоценозах (γ -разнообразие) в разных частях ВУГЗа

Расстояние от эпицентра, км	α -разнообразие		γ -разнообразие	
	центральная ось	периферия	центральная ось	периферия
6–7	35	33	47	49
10–14	35	28	132	75
15–18	45	34	154	139
27	30	26	–	94

Основные показатели разнообразия растительных сообществ не выявили прямой связи между радиационной нагрузкой, уменьшающейся с расстоянием от места аварии, и видовым богатством [88]. Из табл. 4 видно, что среднее число видов на одной пробной площадке (α -разнообразие) в сообществах, встреченных на центральной оси следа, было выше, чем в фитоценозах периферийной части. Не отличались оценки α -разнообразия и в разных типах сообществ (лесные, луговые, рудеральные), расположенных на центральной оси в градиенте загрязнения. В то же время наблюдается изменение γ -разнообразия (видовое богатство всех растительных сообществ на данном отрезке трансекты). При удалении от эпицентра аварии этот показатель увеличивается, за исключением участка 27 км. Данный участок представляет собой заболоченную местность (пойма р. Караболки), для растительности которой характерно пониженное видовое богатство [88]. Здесь практически не формируются типичные рудеральные фитоценозы.

Высокие показатели γ -разнообразия на участках, удалённых на 10–14 км (южный берег оз. Бердениш) и 15–18 км (юго-западный берег оз. Урускуль), связаны с большей мозаичностью растительности. До аварии здесь располагались деревни, которые впоследствии были снесены. В настоящее время эти территории заняты рудеральным бурьяном, луговыми и лесными сообществами на пойменных и суходольных участках. Вторичные луга сформировались на старопахотных землях и заброшенных покосах. Можно заключить, что уровень видового богатства на территории ВУГЗа зависит в основном

от разнообразия типов сообществ на рассматриваемых участках, а также опосредованно от характера и интенсивности хозяйственной деятельности в доаварийный период [88].

Представляет интерес сравнение территории ВУГЗа с сетью особо охраняемых природных территорий в лесостепной зоне Челябинской области [90]. Специалисты используют разные методы: изучают сходство групп и сообществ организмов, наличие видов, занесённых в Красную книгу Челябинской области, количество эндемиков и реликтов. Установлено, что флора бывшего ВУГЗа типична для региона и похожа на Карагайский, Троицкий и Санарский заказники. Эти территории играют ключевую роль в поддержании экологического баланса и сохранении биологического и ландшафтного разнообразия в регионе, где высока степень хозяйственного использования земель [80; 90].

Мощности поглощённых доз травянистых растений на территории ВУГЗа

На основании эмпирических данных о содержании ^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$ в почвах и растениях с помощью Erica Tool [91] рассчитаны мощности поглощённой дозы для 14 видов травянистых растений, длительное время произрастающих в зоне Кыштымской аварии [30, 40, 92–97]. В буферной и импактной зоне ВУГЗа они превышали фоновый уровень на 1-2 порядка (табл. 5). За редким исключением современные дозовые нагрузки в головной части следа не превышают уровень малых доз для референтной группы "дикорастущие травы".

Таблица 5

Мощность поглощённой дозы (мкГр/ч) травянистых растений ВУГЗа. Цит. по [4; 93; 94]

Зоны	Концентрация в почве, кБк/кг		Суммарная МПД	Кратность превышения *
	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs		
Фоновая	0,0013–0,0021	0,004–0,005	1,2–3,5×10-3	1
Буферная	2,2–24,0	0,38–1,0	0,11–24,5	1,2–117
Импактная	90,9–195	4,4–9,9	9,99–199	49,5–952

Примечание: * Превышение мощности поглощённой дозы (МПД) на импактных и буферных участках относительно фоновых уровней рассчитано с учётом естественного радиационного фона, равного 0,1–0,2 мкГр/ч.

Молекулярно-генетические исследования растений

В условиях хронического действия малых доз радиации изучена генетическая структура и выявлена дифференциация популяций одуванчика *Taraxacum officinale* [98–101], звездчатки *Stellaria graminea* [102], дрёмы *Melandrium album* [103–105], подорожника *Plantago major* [4, 106, 107] и костреца *Bromus inermis* [108, 109], оценённая по аллозимным, микросателлитным и неспецифическим (RAPD) локусам. При действии техногенных факторов генетическое разнообразие выборок может как снижаться, поскольку из популяции элиминируют наиболее чувствительные организмы, так и увеличиваться за счёт появления мутаций. В условиях малых доз радиации увеличение генетической изменчивости может быть ассоциировано с появлением редких и уникальных аллелей. Этот феномен был обнаружен в зоне ВУРСа в популяциях *Centaurea scabiosa* [110], *Stellaria graminea* [111], *Melandrium album* [105] и *Taraxacum officinale* [100]. У костреца из зоны ВУРСа, напротив, было выявлено снижение изменчивости RAPD-локусов [108]. Аналогичные данные были получены при изучении вариабельности микросателлитных [106] и аллозимных [107] локусов подорожника из зоны ВУРСа.

С помощью метода проточной цитометрии доказана октоплоидная ($2n = 8x = 56$) форма уральских популяций костреца. Размер генома костреца, произрастающего на территории ВУГЗа, не отличался от контрольных [112]. Анализ изменчивости микросателлитных локусов также не выявил различий [109]. Впервые

у костреца секвенированы частичные последовательности ключевых генов биосинтеза антоцианов (халконизомеразы *F3H* и флаванон-3-гидроксилазы *CHI*) и показана их филогенетическая связь с эгилопсом и ячменём [108].

Оценка биохимического статуса растений

Нами исследованы биохимические параметры: содержание низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО), антоцианов, активность супероксиддисмутазы (SOD), каталазы (CAT), пероксидазы (POX), интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ), оценённая по количеству малонового диальдегида (MDA) у травянистых растений (дрёма белая, звездчатка злаковая, кострец безостый, подорожник большой), произрастающих в головной части ВУРСа [40, 92, 104, 108, 111, 113–115]. По собственным и литературным данным показано, что звездчатка [111], прозанник пятнистый, подорожник ланцетолистный и средний характеризовались повышенной активностью антиоксидантных систем [116]. У трёхлетних саженцев пятилистника кустарникового в зоне ВУРСа синтезировалось повышенное количество кверцетина [117]. Проростки костреца безостого и дрёмы белой из хронически облучаемых выборок характеризовались повышенным содержанием НМАО [118–120]. При этом у дрёмы этот показатель был отрицательно связан с интенсивностью ПОЛ и активностью SOD, POX и CAT [121], а импактные популяции костреца не отличались от фоновых по количеству антоцианов [108].

У проростков подорожника большого из зоны ВУРСа нами обнаружена повышенная

активность ферментов SOD и CAT, а также интенсивность процессов ПОЛ, при этом активность POX была понижена [114]. Кроме того, для этих выборок было характерно высокое содержание НМАО. Оценка интегрального прооксидант/антиоксидант индекса $PAI = MDA / (SOD + CAT + POX)$ показала, что в выборках ВУРСа скорость накопления вторичных продуктов ПОЛ более чем в 3 раза превышала фоновый уровень, а выживаемость проростков положительно коррелировала с PAI [114]. В ряде работ также показано, что при высоком содержании НМАО доля проростков с аномалиями в развитии снижается [92, 122], а скорость роста и развития проростков увеличивается [92].

Отдалённые последствия действия малых доз радиации у растений

Ранее нами были обобщены собственные и литературные данные о трансгенерационной и внутригодовой (сезонной) изменчивости эффектов у растений в условиях хронического облучения из зон радиационных аварий и районов испытания ядерного оружия [123]. Трансгенерационные эффекты или ответные реакции, проявляющиеся в ряде поколений у потомков, которые не испытывали стресс, но произошли от облучённых родителей, исследованы у растений в ходе полевых и лабораторных экспериментов [124–129]. Ключевую роль в формировании таких эффектов играет наследственная компонента, обусловленная материнским эффектом [130] и стрессовым импринтингом [131], а также эпигенетическая составляющая [132]. На примере однократного острого γ -облучения родительских растений одуванчика было показано [128], что облучение в больших дозах оказывает воздействие на их потомков вплоть до F_5 -поколения. Изменения про- и антиоксидантных свойств родительских растений подорожника большого в ответ на действие малых доз радиации могут сохраняться не менее чем в двух поколениях после снятия стресса [133]. У одуванчика из зоны ВУРСа F_1 -поколение обладало высокой жизнеспособностью, но было чувствительно к острому провокационному облучению и действию тяжёлых металлов [134].

Сезонная динамика разных физиологических признаков, характеризующих семенное потомство, подвержена ритмическим колебаниям. Так, у костреца в разные месяцы внутригодового эксперимента варьировала не только выживаемость проростков, их реакция на дополнительное облучение, но и частота проявления морфозов [92]. При этом в выборках ВУРСа размах изменчивости признаков был выше по сравнению с фоновыми популяциями, что может быть связано с радиационно-индукционной нестабильностью генома [135]. В аналогичных экспериментах с дрёмой было показано, что минимальные значения жизнеспособности семенного потомства характерны для выборки с наиболее загрязнённого участка. Как и в случае с кострецом, наибольшая чувствительность к облучению и доля проростков с аномалиями в развитии отмечена в физиологически неблагоприятный осенне-зимний период в выборках из зоны ВУРСа [136]. Аналогичные данные были получены у одуванчика [137]. Следовательно, хроническое облучение в малых дозах может вызывать изменения ритмики процессов у растений.

Взаимодействие факторов радиационной и нерадиационной природы

В природных экосистемах действие радиации на живые организмы сопряжено с влиянием комплекса разных экологических факторов, приводящих к формированию синергических, антагонистических и аддитивных эффектов [21, 138–140]. Поэтому краткосрочные, выполняемые в течение 1–3 лет исследования не могут выявить многообразия адаптивных ответов растений на пролонгированное действие радиации. Ведущая роль здесь принадлежит длительному мониторингу [40, 123, 139].

В ходе лабораторных экспериментов нами была оценена многолетняя изменчивость качества семенного потомства 11 видов травянистых растений из зоны ВУРСа. Как видно из табл. 6, выживаемость проростков на стадии листообразования в разные годы была выше, ниже или не отличалась от контрольных значений. Обобщение собственных и литературных данных [123] о межгодовой изменчивости показателей жизнеспособности, мутабильности и

Таблица 6

Выживаемость проростков на стадии листообразования разных видов травянистых растений из зоны ВУРСа в сравнении с фоновыми выборками

Вид	Год сбора семян	Цитируемый источник																			
		2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Arctium tomentosum</i>	→	↓	→	↓	↓	↓	↑	↓	↓	↔	↔	↔	↔	↔	↔	↔	↔	↔	↔	↔	[142]
<i>Bergera incana</i>	↓	↓	↓	↓	↔	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	не опубл.
<i>Bromus inermis</i>	↑	↔	↔	↔	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	[40]
<i>Cirsium setosum</i>	↔	↔	↔	↔	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	[143]
<i>Leomurus quinquelobatus</i>	↑	↓↑	↓	↓	↓↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	[30]
<i>Plantago major</i>	↔	↓	↓	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑↔	↑↔	↑↔	↑↔	↑↔	↑↔	↑↔	↓↔	↓↔	↓↔	↓↔	[95]
<i>Silene latifolia</i>	↓	↑	↑	↔	↔	↓	↓	↓	↓	↔	↔	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	[104]
<i>Stellaria graminea</i>	↓	↑	↔	↔	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	[111]
<i>Taraxacum officinale</i>	↓	↓↑	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	[139]
<i>Trifolium medium</i>	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	[144, 145]
<i>Vicia cracca</i>	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	[144]

Примечание: ↑ – выше, ↓ – ниже, ↔ – различия с фоновыми выборками отсутствуют.

радиочувствительности семенного потомства растений в условиях хронического облучения свидетельствует о том, что погодные факторы играют ключевую роль при формировании качества семенного потомства и могут модифицировать действие радиации [30, 40, 95, 104, 111, 139, 141]. Так, для одуванчика и дрёмы из зоны ВУРСа отмечены положительные зависимости между показателями жизнеспособности семенного потомства и температурами мая, июня и августа текущего сезона [104, 139]. В импактных популяциях звездчатки качество семян обратно зависело от температуры в июне [111].

У одуванчика из зоны ВУРСа за 14 лет наблюдений отмечен эффект горизонта в год с наиболее благоприятным температурным режимом и экстремальное снижение выживаемости в год с низкими температурами и избыточными осадками. При этом в фоновых популяциях показатели не выходили за пределы нормы реакции [139]. В то же время в хронически облучаемых выборках костреца значимого влияния погодных условий на качество семенного потомства не было обнаружено, что обусловлено высокой межгодовой изменчивостью признаков, в 2-3 раза превышающую фоновый уровень [40].

Для пустырника из зоны ВУРСа показано значимое влияние условий предыдущего (осенне-зимнего) сезона на качество семян текущего года [30]. Кроме того, фоновые и импактные по-

пуляции пустырника демонстрировали разный по силе отклик на действие осадков и температуры (гидротермический коэффициент – ГТК) за апрель. Так, значения коэффициентов b_0 уравнений линейной регрессии по выживаемости (фоновые выборки) и длине корней (импактные выборки) были сопоставимы (рис. 3а), однако значения b_1 импактных выборок в 4,6 раза превышали значения фоновых. Аналогичные данные (значение b_1 импактных выборок в 3,6 раза превышало значение b_1 фоновых распределений) были получены по влиянию схожих, но не идентичных факторов: влиянию отношения суммы осадков при эффективных температурах за прошлую и текущую вегетацию к эффективным температурам за текущие летние месяцы ($\text{Pef}_{10-7}/\text{Tef}_{6-7}$; $\text{Pef}_{10-6}/\text{Tef}_{5-8}$) на формирование аномалий у проростков (рис. 3б). Следовательно, влияние погодно-климатических факторов для пустырника из зоны ВУРСа было сильнее, чем в фоновых выборках. Вероятно, в результате взаимодействия радиации и погодных условий возникают синергические эффекты и выборки становятся более чувствительными к изменениям окружающей среды [30, 139].

Чувствительность хронически облучаемых популяций пустырника к другим экологическим факторам была также подтверждена в экспериментах с промышленными наночастицами (Al_2O_3 , ZnO , TiO_2 , SiO_2 и Ag) [146]. Так, выявлено стимулирующее действие наночастиц ZnO и TiO_2 на всхожесть семян пустырника из

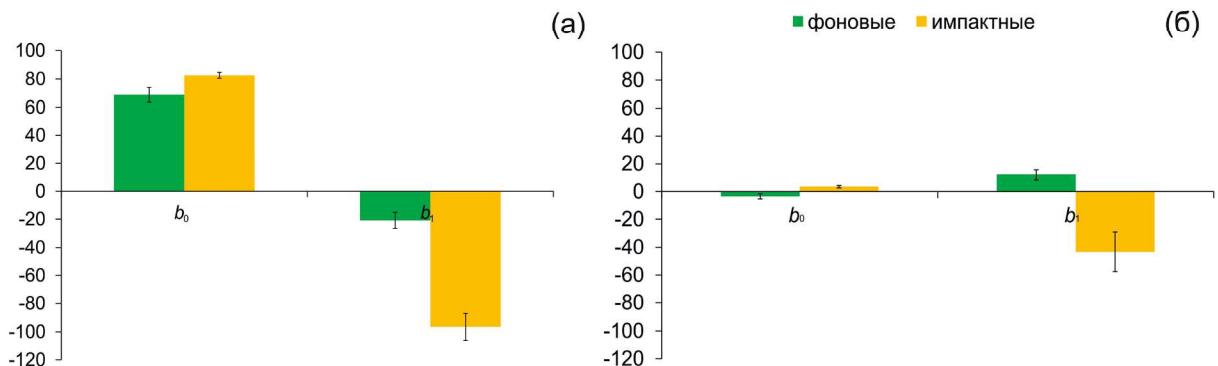


Рис. 3. Значения коэффициентов линейной регрессии (b_0 и b_1):
 (а) выживаемость фоновых проростков и длина корней импактных проростков;
 (б) доля проростков с некрозом настоящих листьев в зависимости от $\text{Pef}_{10-7}/\text{Tef}_{6-7}$ (фоновые выборки) и $\text{Pef}_{10-6}/\text{Tef}_{5-8}$ (импактные выборки)

зоны ВУРСа. Токсическое действие наночастиц обнаружено по всхожести семян (Al_2O_3), числу проростков с настоящими листьями (Al_2O_3 , Ag и ZnO) и появлению аномалий в развитии (Al_2O_3 , TiO_2) проростков импактных выборок. Эти результаты свидетельствуют о необходимости проведения исследований природных популяций растений, произрастающих в зонах сочетанного воздействия разных техногенных факторов, и нормирования выбросов как минимум четырёх наночастиц.

Сравнение эффектов действия тяжёлых металлов и малых доз радиации на растения

Для сравнения действия на растения ионизирующей радиации (ВУРС) и химического загрязнения были выбраны две зоны влияния: АО "ЕБРАЗ Нижнетагильский металлургический комбинат" (НТМК) и АО "Карабашмедь" (КМЗ). Исследования на одуванчике из зоны ВУРСа и зоны влияния НТМК выявили [147], что независимо от действующего фактора и его интенсивности реакции семенного потомства имеют универсальный (неспецифичный) характер. Так, выборки из зоны НТМК были чувствительны, а из зоны ВУРСа – устойчивы к действию обоих провокационных факторов (облучение и тяжёлые металлы). После снятия стресса у одуванчика из зоны ВУРСа сформировалось первое поколение с высокой жизнеспособностью, но низкой устойчивостью к техногенным факторам, поскольку потомство имело скрытые генетические повреждения. Первое после снятия техногенного стресса поколение одуванчика из зоны влияния НТМК обладало не только высокой жизнеспособностью, но и повышенным адаптивным потенциалом. Значимых различий в ответах на "привычный" и "новый" факторы провокационного воздействия в выборках из техногенных зон не обнаружено [134, 148, 149].

Молекулярно-генетические характеристики часто не совпадают с оценками на организменном уровне. В результате аллозимного анализа выявлено, что все популяции из обеих техногенных зон одуванчика уникальны [99, 134]. Общей чертой выборок, испытывающих химический или радиационный стресс, можно

считать повышенный уровень изменчивости ферментных систем за счёт увеличения доли редких морф (по сравнению с фоновой выборкой) и, как следствие, снижение клonalного разнообразия. В зоне ВУРСа можно говорить об общей направленности отбора, поскольку в буферной и импактной выборках доминировал один и тот же клон.

У костреца безостого различий в размере генома [112] и изменчивости микросателлитных локусов [109] в разных зонах техногенного загрязнения не было обнаружено. Специфичное действие разных по природе факторов проявилось на молекулярно-клеточном уровне у подорожника большого из зоны ВУРСа и КМЗ, поскольку были выявлены разные адаптивные ответы про- и антиоксидантных систем [114]. На уровне целостного организма реакция на загрязнение (снижение ростовых показателей) была сходной и обнаруживалась в выборках с максимальными поглощёнными дозами или индексами токсической нагрузки [115]. Эффект преадаптации отсутствовал в этих зонах, однако семенное потомство подорожника из зоны НТМК проявляло повышенную устойчивость не только к провокации привычными тяжёлыми металлами, но и к новому для них облучению [113]. Отметим также, что короткая длина корней у проростков подорожника из зоны влияния КМЗ сохранилась и в череде поколений после снятия стресса [133]. На уровне популяций у подорожника из зоны ВУРСа и КМЗ отмечено снижение генетической изменчивости [106]. Причиной этого феномена на территории заповедника оказалось снижение миграционных потоков семян из-за ограничения доступа человека на загрязнённую территорию. В зоне влияния КМЗ снижение разнообразия обусловлено отбором в пользу генотипов, устойчивых к токсическому загрязнению [106].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, Кыштымская авария является старейшей крупной радиационной аварией на планете, уникальной по изотопному составу и реперному радионуклиду (^{90}Sr). За 65 лет исследований разными организациями (ОНИС, ЦЗЛ ФГУП "ПО "Маяк", МГУ, ГЕОХИ, Почвенный институт РАН, МСХА

им. К.А. Тимирязева, ИОГен РАН, ИПЭ РАН, ИЭРиЖ УрО РАН, ИПЭ УрО РАН, Ильменский заповедник и т. д.) накоплен значительный материал, требующий переосмысления и обобщения, особенно это касается архивов ЦЗЛ ФГУП "ПО "Маяк". Перспективными направлениями исследований на ближайшее десятилетие в зоне ВУРСа станет сочетание классических полевых радиоэкологических и радиобиологических методов с лабораторными физиологическими экспериментами и современными эпигенетическими и омиксными (геномные, транскриптомные, протеомные и метаболомные) технологиями для оценки радиобиологических эффектов действия малых доз радиации в меняющихся условиях природных экосистем.

БЛАГОДАРНОСТИ

В разные годы исследования сотрудников лаборатории популяционной радиобиологии и лаборатории общей радиоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН в зоне ВУРСа были поддержаны грантами Президиума УрО РАН (12-М-24-2016, 12-С-4-1001, 15-2-4-21), Программы ОФИ между Институтами УрО РАН и ГК РФ (12-4-002-ЯЦ), ФЦНТП поддержки системы ведущих научных школ (РИ-112/001/249, РИ-112.0/001/337, 02.740.11.0279, НШ-5286.2006.4, НШ-1022.2008.4, НШ-3260.2010.4, НШ-5325.2012.4, НШ-2840.2014.4), Программы Президента РФ для молодых ученых (МК-4788.2006.4), РРФФИ (01-05-65258, 01-05-64116, 04-04-96099, 07-05-00070, 07-04-96098, 11-04-01260, 15-04-01023, 15-34-20639, 19-05-00469, 19-05-00816), РНФ (21-74-00038), DFG (RO 1055/12-1), INTAS (94-1221), Европейского Совета по ядерной безопасности (FI4C-CT95-0001) и Скандинавской программы ядерной безопасности. Обобщение материалов и написание статьи проведено в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН (122021000077-6).

ЛИТЕРАТУРА

1. INES. The international nuclear and radiological event scale. User's manual. – Vienna: IAEA, 2013. – 206 p.
2. Кадастровый отчет по ООПТ государственный природный заповедник федерального значения "Восточно-Уральский". – ИАС "ООПТ России", 2022.
3. Бурназян А.И. Итоги изучения и опыт ликвидации последствий аварийного загрязнения территории продуктами деления урана. – М.: Энергоатомиздат, 1990. – 144 с.
4. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. – Екатеринбург: Гошицкий, 2008. – 204 с.
5. Атлас Восточно-Уральского и Карабаевского радиоактивных следов, включая прогноз до 2047 года / под ред. Израэля Ю.А. – М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, Фонд "Инфосфера" – НИА-Природа, 2013. – 140 с.
6. Заключение комиссии по оценке экологической ситуации в районе производственного объединения "Маяк", организованной по решению Президиума Академии наук №1140-501 // Радиобиология. – 1991. – Т. 31. – № 3. – С. 436–452.
7. Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P. et al. Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: estimates based on soil samples collected in the South Urals (1990–1995) // Sci Tot Environ. – 1997. – V. 201. – No. 2. – P. 137–154.
8. Об утверждении схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий Челябинской области на период до 2020 года. – Челябинск: Постановление правительства Челябинской области от 21.02.2008 – № 34-П, 2008.
9. Об утверждении Схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий Челябинской области на период до 2025 года. – Челябинск: Постановление правительства Челябинской области от 21.02.2008 – № 34-П, 2019.
10. Nikipelov B.V., Romanov G.N., Buldakov L.N. et al. About accident on Southern Urals of 29 September 1957 // Inform. Bull. Interdepartmental. Council for Information and Public Relations in the Atom. Energy. – 1990. – P. 39–48.
11. Чуканов В.Н., Волобуев П.В., Дрожко Е.Г. и др. Генезис и концепция Государственной программы Российской Федерации по радиа-

- ционной реабилитации Уральского региона. – Екатеринбург, 1993. – 66 с.
12. Soran D.M., Stillman D.B. Analysis of the alleged Kyshtym disaster. – Los Alamos, 1982. – 29 p.
13. Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Криволуцкого Д.А. – М.: Наука, 1993. – 336 с.
14. Чуканов В.Н., Баженов А.В., Вараксин А.Н. Восточно-Уральский радиоактивный след (Свердловская область) / Под ред. Чуканова В.Н. – Екатеринбург: УрО РАН, 1996. – 168 с.
15. Авраменко М.И., Аверин А.Н., Лобойко Б.Г. и др. Авария 1957 г. Оценка параметров взрыва и анализ характеристик радиоактивного загрязнения территории // Вопросы радиац. безопасности. – 1997. – № 3. – С. 18–28.
16. Алексахин Р.М., Булдаков Л.А., Губанов В.А. и др. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры / Под ред. Ильина Л.А., Губанова В.А. – М.: ИздАТ, 2001. – 752 с.
17. Смагин А.В. Экология промышленных водоёмов предприятия ядерного топливного цикла на Южном Урале. – Озёрск: РИЦ ВРБ, 2007. – 190 с.
18. Mousseau T.A., Møller A.P. Plants in the light of ionizing radiation: what have we learned from Chernobyl, Fukushima, and other "hot" places? // Frontiers in Plant Science. – 2020. – V. 11. – Art. 552.
19. Коломийцева И.К. Немонотонность зависимости доза-эффект в области малых доз ионизирующей радиации // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2003. – Т. 43. – № 2. – С. 179–181.
20. Audette-Stuart M., Kim S.B., McMullin D. et al. Adaptive response in frogs chronically exposed to low doses of ionizing radiation in the environment // J. of Environmental Radioactivity. – 2011. – V. 102. – No. 6. – P. 566–573.
21. Caplin N., Willey N. Ionizing radiation, higher plants, and radioprotection: from acute high doses to chronic low doses // Frontiers in Plant Science. – 2018. – V. 9. – Art. 847.
22. Geras'kin S.A., Oudalova A.A., Kim A.K. et al. Cytogenetic effect of low dose gamma-radiation in *Hordeum vulgare* seedlings: non-linear dose-effect relationship // Radiation and Environmental Biophysics. – 2007. – V. 46. – No. 1. – P. 31–41.
23. Осипов А.Н., Елаков А.Л., Пучков П.В. и др. Оценка молекулярных и цитогенетических эффектов хронического воздействия низкоинтенсивного излучения у мышей // Генетика. – 2002. – Т. 38. – № 10. – С. 1345–1350.
24. Oudalova A.A., Geras'kin S.A., Dikarev V.G. et al. Induction of chromosome aberrations is non-linear within the low dose region and depends on dose rate // Radiation Protection Dosimetry. – 2002. – V. 99. – No. 1–4. – P. 245–248.
25. Biological mechanisms of radiation actions at low doses: a white paper to guide the Scientific Committee's future programme of work. – NY: UNSCEAR, 2012. – 45 p.
26. Zaka R., Chenal C., Misset M.T. Effects of low doses of short-term gamma irradiation on growth and development through two generations of *Pisum sativum* // Science of the Total Environment. – 2004. – V. 320. – No. 2. – P. 121–129.
27. Morgan W.F. Non-targeted and delayed effects of exposure to ionizing radiation: II. Radiation-induced genomic instability and bystander effects in vivo, clastogenic factors and transgenerational effects // Radiation Research. – 2003. – V. 159. – No. 5. – P. 581–596.
28. Tang F.R., Loke W.K. Molecular mechanisms of low dose ionizing radiation-induced hormesis, adaptive responses, radioresistance, bystander effects, and genomic instability // International J. of Radiation Biology. – 2015. – V. 91. – No. 1. – P. 13–27.
29. Zemp F.J., Kovalchuk I., Kovalchuk O. The epigenetics of the bystander effect: Animal and plant models // Environ and Molecular Mutagenesis. – 2006. – V. 47. – No. 6. – P. 453–453.
30. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Межгодовая изменчивость качества семенного потомства пустырника пятилопастного (*Leonurus quinquelobatus*) в условиях хронического облучения // Экология. – 2020. – № 5. – С. 341–353.
31. Geras'kin S., Oudalova A., Kuzmenkov A. et al. Chronic radiation exposure modifies temporal dynamics of cytogenetic but not reproductive indicators in Scots pine populations // Environmental Pollution. – 2018. – V. 239. – P. 399–407.
32. Kukarskikh V.V., Modorov M.V., Devi N.M. et al. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation // Science of the Total Environment. –

2021. – V. 781. – Art. 146827.
33. Oliver E.J. The encyclopedia of world climatology. – Dordrecht: Springer, 2005. – 854 p.
34. Climate change 2014: synthesis report / Eds Pachauri R.K., Meyer L.A. – Geneva: IPCC, 2014. – 151 p.
35. Martínez-Ballesta M.C., López-Pérez L., Muries B. et al. Climate change and plant water balance: the role of aquaporins – A review // Climate change, intercropping, pest control and beneficial microorganisms / Eds Lichtfouse E. – Dordrecht: Springer, 2009. – P. 71–89.
36. Ruelland E., Zachowski A. How plants sense temperature // Environmental and Experimental Botany. – 2010. – V. 69. – No. 3. – P. 225–232.
37. Wagner R., Dietzel L., Bräutigam K. et al. The long-term response to fluctuating light quality is an important and distinct light acclimation mechanism that supports survival of *Arabidopsis thaliana* under low light conditions // Planta. – 2008. – V. 228. – No. 4. – P. 573–587.
38. Thakur P., Kumar S., Malik J.A. et al. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: An overview // Environmental and Experimental Botany. – 2010. – V. 67. – No. 3. – P. 429–443.
39. Qiu J., Bai Y., Fu Y.-B. et al. Spatial variation in temperature thresholds during seed germination of remnant *Festuca hallii* populations across the Canadian prairie // Environmental and Experimental Botany. – 2010. – V. 67. – No. 3. – P. 479–486.
40. Антонова Е.В., Позолотина В.Н., Каримуллина Э.М. Изменчивость костреца безостого в условиях хронического облучения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. – 2014. – № 6. – С. 459–468.
41. Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Радиоэкологические исследования в России // Экология. – 1999. – № 2. – С. 99–104.
42. Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Позолотина В.Н. и др. Радионуклиды в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Дефектоскопия. – 1998. – № 4. – С. 87–92.
43. Aarkrog A., Dahlgaard H., Frissel M. et al. Sources of anthropogenic radionuclides in the Southern Urals // J. of Environmental Radioactivity. – 1992. – V. 15. – No. 1. – P. 69–80.
44. Позолотина В.Н., Молчанова И.В. Ретроспективный обзор радиоэкологических исследований на Урале // Вопросы радиац. безопасности. – 2003. – № 4. – С. 3–13.
45. Молчанова И.В., Караваева Е.Н. Экологогеохимические аспекты миграции радионуклидов в почвенно-растительном покрове. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 161 с.
46. Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Mikhaylovskaya L.N. et al. The current state of terrestrial ecosystems in the Eastern Ural Radioactive Trace // Radionuclides: sources, properties and hazards. / Eds. Gerada J.G. – New York: Nova Science, 2012. – P. 1–22.
47. Molchanova I., Mikhailovskaya L., Antonov K. et al. Current assessment of integrated content of long-lived radionuclides in soils of the head part of the East Ural Radioactive Trace // J. Environ. Radioact. – 2014. – V. 138. – No. 6. – P. 238–248.
48. Молчанова И.В., Кайгородова С.Ю., Михайловская Л.Н. и др. Состав, свойства и уровень радионуклидного загрязнения почвенного покрова 15-километровой зоны Белоярской АЭС // Ж. Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2016. – Т. 9. – № 3. – С. 321–337.
49. Molchanova I.V., Pozolotina V.N., Karavaeva E.N. et al. Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // Radioprotection. – 2009. – V. 44. – No. 5. – P. 747–757.
50. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Радиоэкологическое исследование почвенного покрова Восточно-Уральского государственного заповедника и сопредельных территорий // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2011. – Т. 51. – № 4. – С. 476–482.
51. Molchanova I.V., Pozolotina V.N., Antonova E.V. et al. The impacts of permanent irradiation on the terrestrial ecosystems of the Eastern-Ural Radioactive Trace // Radioprotection. – 2011. – V. 46. – No. 6. – P. S567–S572.
52. Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N., Antonova E.V. Accumulation of ⁹⁰Sr by plants of different taxonomic groups from the soils at the East Ural Radioactive Trace // Behavior of strontium in plants and the environment. / Eds Gupta D.K., Walther C. – Cham: Springer, 2018. – P. 61–73.
53. Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N. et al. Radionuclides in terrestrial ecosystems of the zone of Kyshtym accident in the Urals // J.

- Environ. Radioact. – 2010. – V. 101. – No. 6. – P. 438–442.
54. Трапезников А.В., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Миграция радионуклидов в пресноводных и наземных экосистемах. Ч. 2 / Под ред. Донник И.М. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. – 399 с.
55. Радиационная обстановка на территории России и сопредельных государств в 2014 году: / Под ред. Шершакова В.М., Булгакова В.Г., Крышева И. И. и др. – Обнинск: ФГБУ "НПО Тайфун", Росгидромет, 2015. – 350 с.
56. Modorov M., Seleznev A., Mikhailovskaya L. Heterogeneity of ⁹⁰Sr radioactive contamination at the head part of the East Ural radioactive trace (EURT) // J. of Environmental Radioactivity. – 2017. – V. 167. – P. 117–126.
57. Mikhailovskaya L.N., Modorov M.V., Pozolotina V.N. et al. Heterogeneity of soil contamination by ⁹⁰Sr and its absorption by herbaceous plants in the East Ural Radioactive Trace area // Science of the Total Environment. – 2019. – V. 651. – P. 2345–2353.
58. Pozolotina V.N., Shalaumova Y.V., Lebedev V.A. et al. Forests in the East Ural Radioactive Trace: structure, spatial distribution, and the ⁹⁰Sr inventory 63 years after the Kyshtym accident // Environmental Monitoring and Assessment. – 2023. – V. 195. – No. 6. – Art. 632.
59. Михайлова Л.Н., Гусева В.П., Рукавишникова О.В. и др. Техногенные радионуклиды в почвах и растениях наземных экосистем в зоне воздействия атомных предприятий // Экология. – 2020. – № 2. – С. 110–118.
60. Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N. Spatial distribution of ⁹⁰Sr from different sources in soils of the Ural region, Russia // Strontium contamination in the environment / Eds Pathak P., Gupta D.K. – Cham: Springer, 2020. – P. 141–158.
61. Коробова Е.М., Тарасов О.В., Романов С.Л. и др. Исследование процессов миграции ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в элементарных ландшафтно-геохимических системах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиац. безопасности. – 2020. – № 3. – С. 51–62.
62. Молчанова И.В., Позолотина В.Н., Михайлова Л.Н. и др. Оценка эффективности естественных процессов самоочищения и контрмер, использованных на ВУРСе в постварийный период // Вопросы радиац. безопасности. – 2013. – № S1. – С. 53–58.
63. Караваева Е.Н., Михайлова Л.Н., Молчанова И.В. и др. Накопление ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs растениями из почв, загрязнённых в результате эксплуатации предприятий ядерно-энергетического комплекса // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. – 2010. – № 1(12). – С. 85–90.
64. Молчанова И.В., Михайлова Л.Н., Позолотина В.Н. и др. Техногенные радионуклиды в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа и их накопление растениями различных таксономических групп // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2014. – Т. 54. – № 1. – С. 77–84.
65. Karavaeva Y.N., Molchanova I.V., Mikhailovskaya L.N. Peculiarities of the technogenical radionuclides transfer from soils into plants in the radioactive contaminated areas // Radioprotection. – 2009. – V. 44. – No. 5. – P. 371–375.
66. Тарасов О.В., Фёдорова О.В., Тананаев И.Г. и др. Формы состояния и миграция радионуклидов в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. – 2016. – Т. 1. – № 185. – С. 47–52.
67. Beresford N., Wright S. Non-linearity in radiocaesium soil to plant transfer: Fact or fiction? // Radioprotection. – 2005. – V. 40. – № S1. – P. 67–72.
68. Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N., Modorov M.V. et al. Accumulation of ⁹⁰Sr by *Betula pendula* within the East Ural Radioactive Trace zone // J. of Environmental Radioactivity. – 2022. – V. 250. – Art. 106914.
69. Михайлова Л.Н., Позолотина В.Н., Михайлова З.Б. Вклад современных газоаэрозольных выбросов атомных предприятий в загрязнение растительного покрова // Междунар. науч.-практ. конф. "Ядерно-физические исследования и технологии в сельском хозяйстве". – Обнинск: РИРАЭ, 2020. – С. 201–203.
70. Михайлова Л.Н., Позолотина В.Н., Гусева В.П. и др. Накопление ⁹⁰Sr основными лесообразующими породами на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Материалы VI Международной конференции "Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека". – Т. 2. – Томск: Изд-

- во Томского политех. ун-та, 2021. – С. 152–156.
71. Тихомиров Ф.А. Распределение и миграция радионуклидов в лесах ВУРС при радиоактивных выпадениях // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Криволуцкого Д.А. – М.: Наука, 1993. – С. 21–39.
72. Щеглов А.И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах. – М.: Наука, 1999. – 228 с.
73. Karavaeva Y.N., Kulikov N.V., Molchanova I.V. et al. Accumulation and distribution of long-living radionuclides in the forest ecosystems of the Kyshtym accident zone // Science of the Total Environment. – 1994. – V. 157. – No. 1–3. – P. 147–151.
74. Алексахин Р.М., Нарышкин М.А. Миграция радионуклидов в лесных биогеоценозах. – М.: Наука, 1977. – 144 с.
75. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Нифонтова М.Г. Радионуклиды глобальных выпадений в растениях лесных экосистем Уральского региона // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. – 2012. – № 2. – С. 110–117.
76. Переволоцкий А.Н., Булавик И.М., Переволоцкая Т.В. и др. Накопление ^{137}Cs и ^{90}Sr древесиной берёзы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) в различных условиях местопроявления // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2005. – Т. 45. – № 4. – С. 498–505.
77. Переволоцкий А.Н., Булавик И.М., Переволоцкая Т.В. и др. Особенности распределения ^{137}Cs и ^{90}Sr в почве и накопления древесиной и корой сосны (*Pinus sylvestris* L.) в различных условиях местопроявления // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2007. – Т. 47. – № 4. – С. 463–470.
78. СП 2.6.1.759–99.2.6.1. Ионизирующее излучение, радиационная безопасность. Допустимые уровни содержания ^{137}Cs и ^{90}Sr в продукции лесного хозяйства (утв. Главным государственным санитарным врачом РФ 02.07.1999 г.). – М., 1999.
79. Смирнов Е.Г. Природные условия и растительность Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Криволуцкого Д.А. – М.: Наука, 1993. – С. 79–84.
80. Мартюшов В.З., Смирнов Е.Г., Тарасов О.В. и др. Экологический мониторинг в Восточно-Уральском заповеднике // Координация мониторинга в ООПТ Урала. – Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург", 2000. – С. 96–110.
81. Позолотина В.Н., Лебедев В.А., Антонова Е.В. и др. Состояние лесов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа, ближней к эпицентру Кыштымской аварии // Экология. – 2022. – № 1. – С. 42–54.
82. Таксационное описание лесничества Восточно-Уральского государственного заповедника, ПО "Маяк" – Нижний Новгород: ФГУП "Поволжский леспроект", Нижегородская лесоустроительная экспедиция, 2003.
83. Лесной план Челябинской области. Постановление Губернатора Челябинской области от 29 декабря 2017 г. № 282.
84. Тарасов О.В., Бакуров А.С., Крылова Е.И. Природные пожары на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа: влияние на радиационную обстановку в зоне наблюдения ПО "Маяк" // VI Съезд по радиационным исследованиям (радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность). – Т. 2. – М., 2010. – С. 71.
85. Ровный С.И., Куценогий К.П., Тарасов О.В. и др. Эмиссия аэрозолей при лесных пожарах на территориях, загрязнённых радионуклидами // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. – 2010. – Т. 1. – № 12. – С. 66–71.
86. Тихомиров Ф.А., Романов Г.Н. Дозы облучения организмов в условиях радиоактивного загрязнения леса // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Криволуцкого Д.А. – М.: Наука, 1993. – С. 13–20.
87. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Харитонова О.В. и др. Последствия хронического действия радиации для флоры Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2009. – Т. 49. – № 1. – С. 97–106.
88. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М. и др. Последствия хронического облучения для растительности в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиац. безопасности. – 2013. – № S1. – С. 31–45.
89. Куликов П.В. Определитель сосудистых рас-

- тений Челябинской области / Под ред. Мухина В.А. – Екатеринбург: УрО РАН, Ботанический сад, 2010. – 969 с.
90. Лагунов А.В., Смагин А.И. Восточно-Уральский государственный заповедник в системе особо охраняемых природных территорий Челябинской области // Вопросы радиационной безопасности. – 2007. – Специ выпуск. – С. 45–67.
91. Brown J.E., Alfonso B., Avila R. et al. The ERICA tool // J. Environ. Radioact. – 2008. – V. 99. – №. 9. – P. 1371–1383.
92. Antonova E.V., Pozolotina V.N., Karimullina E.M. Time-dependent changes of the physiological status of *Bromus inermis* Leyss. seeds from chronic low level radiation exposure areas // Biol. Rhythms. Res. – 2015. – V. 46. – №. 4. – P. 587–600.
93. Karimullina E., Antonova E., Pozolotina V. Assessing radiation exposure of herbaceous plant species at the East-Ural Radioactive Trace // J. Environ. Radioact. – 2013. – V. 124. – P. 113–120.
94. Karimullina E.M., Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N. et al. Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural Radioactive Trace area using the ERICA Tool // Environ. Sci. Pollut. Res. – 2018. – V. 25. – №. 14. – P. 13975–13987.
95. Shimalina N.S., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Multiannual assessment of quality of *Plantago major* L. seed progeny from Kyshtym accident area: weather-dependent effects // Plants. – 2023 (in press).
96. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Онищенко А.Д. и др. Оценка доз внешнего облучения травостоя в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. – 2012. – Т. 4. – № 21. – С. 70–78.
97. Михайловская Л.Н., Антонова Е.В., Позолотина В.Н. и др. Накопление радионуклидов и дозовые нагрузки у представителей семейства Fabaceae из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Междунар. науч. конф. "Радиобиология: "Маяк", Чернобыль, Фукусима". – Гомель: Институт радиологии, 2015. – С. 137–141.
98. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Клональная структура ценопопуляций одуванчика в условиях радионуклидного загрязнения на Урале // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2007. – Т. 47. – № 3. – С. 349–355.
99. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Особенности аллозимной структуры ценопопуляций одуванчика в условиях радионуклидного и химического загрязнения // Экология. – 2007. – № 5. – С. 355–361.
100. Ульянова Е.В., Позолотина В.Н. Клональное разнообразие и редкие фены в ценопопуляциях *Taraxacum officinale* s.l. из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Доклады Академии наук. – 2006. – Т. 406. – № 5. – С. 715–717.
101. Ульянова Е.В., Позолотина В.Н. Изменчивость ферментных систем в ценопопуляциях одуванчика лекарственного из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2004. – Т. 44. – № 5. – С. 579–584.
102. Каримуллина Э.М. Эколо-генетическая характеристика звездчатки злаковой и дрёмы белой из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2012. – 20 с.
103. Антонова Е.В., Корчагина О.С. Изменчивость микросателлитных локусов в уральских популяциях *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) // Известия РАН. Серия биологическая. – 2017. – № 5. – С. 499–506.
104. Антонова Е.В., Позолотина В.Н., Каримуллина Э.М. Внутривидовая изменчивость дрёмы белой в градиенте радионуклидного загрязнения ВУРСа // Экология. – 2013. – № 1. – С. 20–29.
105. Karimullina E.M., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Genetic variation in natural *Melandrium album* populations exposed to chronic ionizing radiation // Environ. Sci. Pollut. Res. – 2016. – V. 23. – №. 21. – P. 21565–21576.
106. Shimalina N.S., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Genetic polymorphism of *Plantago major* populations from the radioactive and chemical polluted areas // Environmental Pollution. – 2020. – V. 257. – Art. 113607.
107. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Михайловская Л.Н. и др. Современные уровни радионуклидного загрязнения ВУРСа и биологические эффекты в локальных популяциях *Plantago major* L. // Экология. – 2005. – № 5. – С. 353–361.
108. Antonova E.V., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Biochemical and genetic polymorphism of

- Bromopsis inermis* populations under chronic radiation exposure // *Planta*. – 2019. – V. 249. – No. 6. – P. 1977–1985.
109. Antonova E.V., Röder M.S. Evaluation of the genetic structure of *Bromus inermis* populations from chemically and radioactively polluted areas using microsatellite markers from closely related species // *International J. of Radiation Biology*. – 2022. – V. 98. – No. 7. – P. 1289–1300.
110. Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. Изменчивость полиморфных систем *Centaurea scabiosa* L. под действием хронического облучения // Радиац. биология. Радиоэкология. – 1999. – Т. 39. – № 6. – С. 623–629.
111. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М. Оценка радиационного воздействия на ценопопуляции звездчатки злаковой в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. – 2010. – № 6. – P. 403–413.
112. Antonova E.V., Fuchs J., Röder M.S. Influence of chronic man-made pollution on *Bromus inermis* genome size // *Rus. J. Ecol.* – 2020. – V. 51. – No. 4. – P. 337–344.
113. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Шималина Н.С. Адаптация *Plantago major* L. к длительному радиационному и химическому воздействию // Экология. – 2016. – № 1. – С. 3–13.
114. Шималина Н.С., Орехова Н.А., Позолотина В.Н. Особенности про- и антиоксидантных систем *Plantago major*, длительное время произрастающего в зоне радиоактивного загрязнения // Экология. – 2018. – № 5. – С. 333–341.
115. Shimalina N.S., Orekhova N.A., Pozolotina V.N. Comparative evaluation of prooxidant/antioxidant balance in seed progeny of *Plantago major* L. from radioactively and chemically contaminated areas // *J. of Siberian Federal University. Biology*. – 2021. – V. 14. – No. 3. – P. 306–317.
116. Абрамов В.И., Степанова А.А., Фамелис С.А. Радиобиологические эффекты у растений, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2010. – Т. 50. – № 3. – С. 345–351.
117. Храмова Е.П., Тарасов О.В., Крылова Е.И. и др. Особенности накопления флавоноидов у растений в условиях радиоактивного загрязнения // Вопросы радиац. безопасности. – 2006. – № 4. – С. 13–21.
118. Karimullina E.M. The impact of radiation factor on the low molecular weight antioxidants content in *Melandrium album* and *Bromopsis inermis* // The Intern. Youth Sci. Environ. Forum "ECOBALTICA'2008". – St. Petersburg, 2008. – P. 121–125.
119. Каримуллина Э.М., Антонова Е.В. Генетические, биохимические и экологические особенности хронически облучаемых популяций дрёмы белой // Междунар. конф. "Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды". – Сыктывкар: ИБ КНЦ УрО РАН, 2009. – С. 61–64.
120. Каримуллина Э.М., Позолотина В.Н. Низкомолекулярные антиоксиданты у травянистых растений в условиях радионуклидного загрязнения // Годич. собрания о—ва физиологов растений России и Междунар. науч. конф. "Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера". – Апатиты: Полярно-альпийский ботан. сад-институт, 2009. – С. 152–153.
121. Антонова Е.В., Орехова Н.А., Позолотина В.Н. Половой диморфизм и биохимический статус дрёмы белой (*Silene latifolia*) из зоны Кыштымской аварии // V Всероссийская научно-практическая конференция "Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования". – Нижний Тагил: НТГСПА Тагил, 2017. – С. 47–53.
122. Antonova E.V., Orekhova N.A., Pozolotina V.N. Correlation between physiological and biochemical status of *Silene latifolia* seedlings from the Kyshtym accident (Russia, Urals) // Fourth International Conference on Radiation and Applications in Various Fields of Research (RAD 2016) / Eds Ristić G. – Niš: Niš University, 2016. – P. 362.
123. Антонова Е.В., Шималина Н.С., Позолотина В.Н. Временная изменчивость реакций растений в условиях хронического облучения: возможные подходы к оценке адаптации к абиотическому стрессу // Траектория исследований – человек, природа, технологии. – 2022. – Т. 1. – № 1. – С. 39–53.
124. Laanen P., Saenen E., Mysara M. et al.

- Changes in DNA methylation in *Arabidopsis thaliana* plants exposed over multiple generations to gamma radiation // Frontiers in Plant Science. – 2021. – V. 12. – №. 532. – Art. 611783.
125. Van de Walle J. From methylome to phenotype: a study on the effects of a multigenerational exposure to gamma radiation in *Arabidopsis thaliana*. – PhD Thesis. – Hasselt, 2018. – 268 p.
126. Макаренко Е.С., Удалова А.А. Оценка состояния второго поколения сосны обыкновенной из зоны отчуждения Чернобыльской АЭС по морфометрическим показателям // Экологическая генетика. – 2015. – Т. 13. – № 4. – С. 6–8.
127. Pernis M., Skultety L., Shevchenko V. et al. Soybean recovery from stress imposed by multigenerational growth in contaminated Chernobyl environment // J. of Plant Physiology. – 2020. – V. 251. – Art. 153219.
128. Позолотина В.Н. Отдалённые последствия действия радиации в чреде поколений у растений-апомиктов // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2003. – Т. 43. – № 4. – С. 462–470.
129. Позолотина В.Н. Отдалённые последствия действия радиации на растения. – Екатеринбург: Гоцицкий, 2003. – 244 с.
130. Maternal effects as adaptations / Eds Mousseau T.A., Fox C.W. – Oxford: University Press, 1998. – 400 p.
131. Bruce T.J.A., Matthes M.C., Napier J.A. et al. Stressful "memories" of plants: Evidence and possible mechanisms // Plant Science. – 2007. – V. 173. – №. 6. – P. 603–608.
132. Horemans N., Spurgeon D.J., Lecomte-Pradines C. et al. Current evidence for a role of epigenetic mechanisms in response to ionizing radiation in an ecotoxicological context // Environmental Pollution. – 2019. – V. 251. – P. 469–483.
133. Shimalina N.S., Pozolotina V.N., Orekhova N.A. Stress memory in two generations of *Plantago major* from radioactive and chemical contaminated areas after the cessation of exposure // International J. of Radiation Biology. – 2023. – <https://doi.org/10.1080/09553002.2023.2146232>
134. Pozolotina V.N., Antonova E.V., Bezel V.S. Comparison of remote consequences in *Taraxacum officinale* seed progeny collected in radioactively or chemically contaminated areas // Ecotoxicology.
- 2012. – V. 21. – №. 7. – P. 1979–1988.
135. Мазурик В.К., Михайлов В.Ф. Радиационно-индукционная нестабильность генома: феномен, молекулярные механизмы, патогенное значение // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2001. – Т. 41. – № 3. – С. 272–289.
136. Антонова Е.В., Каримуллина Э.М., Позолотина В.Н. Хроногенная изменчивость физиологического статуса семенного потомства дрёмы белой из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // V Междунар. конф. "Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека" / Под ред. Рихванова Л.П. – Томск: Томский политех. ун-т, 2016. – С. 438–441.
137. Позолотина В.Н., Антонова Е.В. Биоритмы как мера оценки влияния хронического облучения на качество семенного потомства растений // X Всеросс. популяционный семинар "Современное состояние и пути развития популяционной биологии". – Ижевск: КнигоГрад, 2008. – С. 297–299.
138. Петин В.Г., Жураковская Г.П., Комарова Л.Н. Радиобиологические основы синергических взаимодействий в биосфере. – М.: ГЕОС, 2012. – 219 с.
139. Pozolotina V.N., Antonova E.V. Temporal variability of the quality of *Taraxacum officinale* seed progeny from the East-Ural Radioactive Trace: is there an interaction between low level radiation and weather conditions? // International J. of Radiation Biology. – 2017. – V. 93. – № 3. – P. 330–339.
140. Geras'kin S., Vasiliyev D., Makarenko E. et al. Influence of long-term chronic exposure and weather conditions on Scots pine populations // Environmental Science and Pollution Research. – 2017. – V. 24. – №. 12. – P. 11240–11253.
141. Antonova E.V., Pozolotina V.N., Karimullina E.M. Viability of plant seed progeny from the East-Ural Radioactive Trace: radiation and weather condition // Genetics, evolution and radiation: Crossing borders, the interdisciplinary legacy of Nikolay W. Timofeeff-Ressovsky. / Eds Korogodina V.L., Mothersill C., Inge-Vechtomov S.G. et al. – Cham: Springer, 2016. – P. 267–276.
142. Антонова Е.В., Позолотина В.Н., Каримуллина Э.М. Межгодовая изменчивость качества семенного потомства лопуха паутинистого в условиях хронического облучения //

- Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любичевские чтения, 11-й Всеросс. популяционный семинар и Всеросс. семинар "Гомеостатические механизмы биологических систем" с общей темой "Проблемы популяционной экологии" / Под ред. Розенберга Г.С. – Тольятти: Кассандра, 2015. – С. 47–52.
143. Росляева Д.Ю., Антонова Е.В. Межгодовая изменчивость качества семенного потомства *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. в условиях радионуклидного загрязнения // Экология: традиции и инновации / Под ред. Антоновой Е.В., Кукарских В.В., Ушаковой К.И. и др. – Екатеринбург: Гошицкий, 2012. – С. 108–114.
144. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Межгодовая динамика качества семенного потомства четырёх видов семейства Fabaceae, длительное время произрастающих в зоне Кыштымской аварии // Научно-практич. конф. с междунар. участием "Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность – 2017" / Под ред. Омельчук Ю.А., Ляминой Н.В., Кучерик Г.В. – Севастополь: СевГУ, 2017. – С. 98–102.
145. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Изменчивость физиологических и биохимических параметров у проростков трёх видов семейства Fabaceae из зоны Кыштымской аварии // Всеросс. конф. с междунар. участием "Эволюция биосферы и техногенез", VI Всеросс. симпозиум с междунар. участием "Минералогия и геохимия ландшафта горно-рудных территорий", XIII Всеросс. чтения памяти акад. А.Е. Ферсмана "Рациональное природопользование", "Современное минералообразование", посвященные 35-летию ИПРЭК СО РАН. – Чита: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – С. 303–307.
146. Karimullina E., Antonova E., Pozolotina V. et al. The toxicity of engineered nanoparticles on seed plants chronically exposed to low-level environmental radiation // Russian J. of Ecology. – 2015. – V. 46. – No. 3. – P. 236–245.
147. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С. и др. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию // Экология. – 2006. – № 6. – С. 440–446.
148. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С. Внутрипопуляционная изменчивость качества семенного потомства одуванчика в зонах химического и радиоактивного загрязнения // Экология. – 2009. – № 5. – С. 383–389.
149. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С. Отдалённые эффекты в популяциях растений из зон радиоактивного и химического загрязнения // Радиац. биология. Радиоэкология. – 2010. – Т. 50. – № 4. – С. 414–422.