

УДК 574:539.16.047

© 2013

ПОСЛЕДСТВИЯ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

В.Н. Позолотина, Е.В. Антонова, Э.М. Каримуллина

Россия, г. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

О.В. Харитонова

Россия, г. Пермь, Пермская государственная сельскохозяйственная академия

им. акад. Д.Н. Прянишникова

В настоящее время в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) концентрации основного загрязнителя ^{90}Sr в верхних слоях почвы превышают глобальный уровень в 200–15000 раз, а содержание ^{137}Cs в 5–225 раз. Обусловленные ими дозовые нагрузки на 1–3 порядка величин выше фоновых. Растительность в головной части ВУРСа представлена комплексом синантропных и полуестественных сообществ на различных стадиях деградации и восстановительных сукцессий. Деградация фитоценозов лишь отчасти обусловлена воздействием радиации, большое влияние на состояние сообществ оказали рекультивационные мероприятия, а также антропогенная нагрузка в доаварийный период. Показано, что γ -разнообразие (видовое богатство всех растительных сообществ на центральной и периферийных трансектах) при удалении от эпицентра аварии увеличивается. Эколого-генетические последствия хронического облучения у растений проявляются в повышении мутабельности растений и их семенного потомства, оцененной по частоте встречаемости морфозов в выборках. На качество семенного потомства растений в зоне ВУРСа существенное влияние оказывают погодные условия (температура, осадки), изменяющихся в разные годы. Можно рассматривать этот феномен как результат сочетанного действия радиации и других экологических факторов, поскольку влияние погодных условий на качество семян фоновых ценопопуляций сказывается в меньшей степени.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

Техногенные радионуклиды, поступившие в окружающую среду в результате радиационных аварий, накапливаясь в почвенно-растительном покрове, создают повышенный радиационный фон. Обитающие в таких условиях живые организмы приспосабливаются к новому фактору в соответствии с видовыми особенностями. Сопряженный анализ миграционных характеристик долгоживущих радионуклидов, обусловленных ими дозовых нагрузок и биологических эффектов у живых организмов, относится к числу наиболее актуальных проблем радиэкологии [1–4]. Мировая ядерная промышленность, продолжая свое развитие,

увеличивает загрязнение биосферы техногенными радионуклидами. Выброс в биосферу радиоактивных веществ в результате аварии на АЭС г. Фукусимы в 2011 г. в очередной раз стимулировал интерес к изучению трансформации природных биосистем, обитающих в условиях повышенного радиационного фона.

Одна из первых в мире крупных ядерных аварий произошла на ПО “Маяк” 29 сентября 1957 г. В результате этой аварии сформировался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), протяженность которого составила 300 км, а территория с плотностью загрязнения 0,1 Ки/км² по ^{90}Sr достигла 23 тыс. км² [5, 6].

Радиоэкологические исследования на территории ВУРСа проводились нами более 20 лет по двум взаимодополняющим направлениям: первое включало оценку интенсивности миграции и накопления радионуклидов в почвах, мортмассе, растениях и расчет на этой основе дозовых нагрузок, второе – изучение биологических эффектов у растений в условиях хронического облучения [2, 7–10].

Цель настоящей работы – обобщение данных о состоянии растительности в головной части ВУРСа и анализ результатов исследований радиобиологических эффектов у модельных видов травянистых растений, произрастающих в градиенте загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе исследований растительных сообществ на территории бывшего Восточно-Уральского государственного заповедника (ВУГЗа) были заложены постоянные и временные пробные площади на четырех поперечных профилях, пересекающих территорию на следующих расстояниях: 1) 6–7 км (центр и периферия лежневой дороги); 2) 10–14 км (юго-западный берег оз. Бердениш; южная и западная границы ВУГЗа); 3) 15–18 км (северный, южный и западный берега оз. Урускль, северо-западная граница ВУГЗа и север-западный берег оз. Кожакуль); 4) 27 км (пойма р. Караболки) от эпицентра аварии. Был изучен видовой состав фитоценозов, общее проективное покрытие и встречаемость слагающих его растений, высота травостоя. В исследованиях использовали шкалу обилия видов, предложенную О. Друде [11]. Кроме того, применяли классификацию К. Раункиера, выделившего пять типов травянистых растений по расположению почек возобновления относительно поверхности почвы.

На всех участках закладывали почвенные разрезы, из которых послойно отбирали почву, подстилку или ветошь. Вблизи разрезов отбирали пробы вегетативной массы разных видов растений. Все образцы высушивали, измельчали, озоляли при 450 °С, затем определяли в пробах содержание основных радионуклидов. ^{137}Cs определяли на γ -анализаторе Canberra с полупроводниковым детектором, для определения содержания ^{90}Sr использовали радиохими-

ческий метод. Подробно методика изложена в монографии [2].

В данной работе приведены результаты по оценке радиобиологических эффектов у 6 видов травянистых растений: дрема белая (*Melandrium album* Mill.), звездчатка злаковая (*Stellaria graminea* L.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), подорожник большой (*Plantago major* L.), бодяк щетинистый или осот розовый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) и одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg). Выбор этих растений обусловлен тем, что они принадлежат к разным семействам (гвоздичные, мятликовые, подорожниковые и астровые), обладают разной радиочувствительностью [12], имеют специфические экологические характеристики, а значит и механизмы адаптации у них различны. Изученные виды достаточно широко распространены в градиенте радиоактивного загрязнения и отличаются высокой семенной продуктивностью. Исследования каждого вида проводили в течение ряда лет, что позволило выявить разные типы внутривидовой изменчивости (индивидуальная, межгодовая) жизнеспособности, мутабельности и радиоустойчивости семенного потомства, а также оценить эффекты взаимодействия радиационного фактора с изменчивыми погодными условиями.

Семена растений собирали на пробных площадках по мере их созревания. Проращивание проводили в рулонной культуре в условиях постоянной температуры и освещенности, учитывая всхожесть семян, выживаемость трехдельных проростков, длину их корней, скорость формирования листьев, частоту встречаемости в выборках морфологических изменений. Для оценки радиоустойчивости семян использовали метод дополнительного острого γ -облучения на установке типа «Игур» с источником ^{137}Cs . Облученные семена проращивали, учитывая комплекс перечисленных выше критериев. Сопоставление полученных результатов с необлученным собственным контролем позволяет оценить адаптивный потенциал ценопопуляций в отношении радиационного фактора. Методики культивирования подробно описаны [2].

Для анализа погодных условий на площадках рассчитывали отдельно для каждого летнего месяца и для сезона в целом средние эффективные температуры, сумму осадков и индекс

аридности, разработанный Г.Т. Селяниновым [13].

$$IA = \frac{P \cdot 10}{\sum_{n=1}^3 T_n},$$

где IA – индекс Селянинова;

P – сумма осадков при эффективных температурах за расчетный период;

ΣT_n – сумма эффективных температур за расчетный период.

Эффективной считали среднесуточную температуру выше 10 °С. При расчетах использовали данные двух метеостанций, наиболее близко расположенных к участкам исследования: Екатеринбург (фоновые участки) и Касли (зона ВУРСа).

Полученные данные по жизнеспособности, мутабельности и радиочувствительности семенного потомства были обработаны статистически с использованием методов дисперсионного и корреляционного анализов в программе STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Уровни загрязнения ВУГЗа и оценка дозовых нагрузок на растения

В настоящее время фоновое содержание радионуклидов в пределах Уральского региона составляет 2,0 (1,8–2,5) кБк/м² по ⁹⁰Sr; 4,0 (3,5–6,5) кБк/м² по ¹³⁷Cs и 0,1 кБк/м² по ^{239,240}Pu. Радиоэкологическое обследование почв ВУГЗа показало, что с увеличением расстояния от ПО “Маяк” содержание ⁹⁰Sr в них снижается от 29,3 до 0,4 МБк/м², а ¹³⁷Cs – от 0,90 до 0,02 МБк/м². Плотность загрязнения почв ^{239,240}Pu в крайних точках опробования различаются в 100 раз, изменяясь от 70 до 0,7 кБк/м². Для всех радионуклидов отмечены зависимости описываются экспоненциальными уравнениями [9]. В заповеднике в направлении от его центра к перифериям прослеживается резкое падение градиента радионуклидного загрязнения, так что в почвах приграничных участков содержание ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs составляет 50–100 и 17–20 кБк/м², соответственно [7].

На основании данных об уровнях загрязнения исследованную территорию условно разделили на импактную (приурочена к центральной оси) и буферную (расположена на западной и

восточной перифериях следа) части. Используя данные о концентрациях радионуклидов в почвах и вегетативной массе растений, рассчитали дозовые нагрузки на подземные и надземные органы растений. Поглощенные дозы на буферных участках превышали значения на фоновых площадках в 2–10 раз, а на импактных участках – на 2–3 порядка величин, результаты расчетов подробно изложены в монографии [2]. Основная часть дозовой нагрузки на территории ВУРСа была получена живыми организмами в течение первых четырех лет, за этот период практически все короткоживущие радионуклиды распались [6]. В настоящее время рассчитанные нами максимальные дозы в поверхностном слое почвы составляют порядка 0,3–0,8 Гр/год. Если учесть, что продолжительность жизни многих травянистых растений может достигать 20 лет, то за весь период онтогенеза находящиеся постоянно в верхнем слое почвы корни, корневища, плагиотропные части розеточных растений могут накопить дозы порядка 6–16 Гр. Такие нагрузки относятся к области малых доз для растительных объектов.

Разнообразие растительных сообществ в головной части ВУРСа

Реакции фитоценозов в первые годы после аварии. Наиболее существенные изменения в составе и структуре фитоценозов проявились в первые годы после аварии [14]. Облучение вызвало массовую гибель хвойных, а затем и лиственных пород. У выживших деревьев отмечались поражения хвои и листьев, кроме того, пострадали апикальные и латеральные меристемы. Деревья с пораженным камбием подвержены ветроломкости, большая часть таких деревьев погибла в течение 2–3 лет. Облучение вызвало усыхание и гибель почек роста. Гибли не все почки, часть из них давала сильно укороченные побеги с множественными морфологическими нарушениями. У всех растений наблюдались фенологические сдвиги, как правило, облучение вызывало торможение темпов роста и развития растений. Радиоустойчивость травянистых растений выше, чем древесных. Из состава травянистых сообществ выпали полностью или значительно снизили свое проективное покрытие хамефиты, гемикрип-

тофиты и терофиты [15]. В лесах изменения состава травянистых сообществ были вызваны не только прямым действием радиации, но и косвенными экологическими факторами. Так, дефолиация и усыхание древостоев приводили к увеличению освещенности нижних ярусов, увеличению температуры и влажности, что давало преимущества травянистым растениям, в первую очередь, светолюбивым видам [14].

В луговых сообществах изменение видового состава в первые годы после аварии было обусловлено непосредственным облучением [14, 16]. Были отмечены большие различия видовой радиочувствительности (более чем 100-кратные), которые зависели от способности растений к вегетативному размножению, от расположения почек возобновления над поверхностью почвы, а также от эффективности работы восстановительных систем на молекулярно-клеточном и организменном уровнях.

Уникальность фитоценозов в головной части ВУРСа состоит в том, что после аварии и создания на этой территории ВУГЗа в 1966 г. антропогенное воздействие на нее было сильно снижено. Имеются отдельные участки (бывшие деревни), которые еще до аварии интенсивно использовались людьми. На некоторых из них после аварии проводились рекультивационные мероприятия: глубокая перепашка, снятие верхнего наиболее загрязненного слоя, внесение химических реагентов. На территории бывших деревень с помощью землеройной техники разрушали строения и захоранивали их в траншеях. В настоящее время есть возможность сравнить состояние естественных и антропогенно-нарушенных сообществ.

Современное состояние фитоценозов. Среди лесных сообществ, так же как и на момент аварии, преобладают березовые леса (березняк остепненный, березняк травяной, березняк орляковый), изредка встречаются осиновые колки и посадки сосны. Сомкнутость древесного полога невысокая 0,5–0,6. Кустарниковый ярус разреженный. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в зависимости от типа леса изменяется от 45 до 90 %. 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 и рудеральных растений). Общее проективное покрытие обычно высокое (80–100 %), высота травостоя зависит от видов, слагающих сообщества, и может достигать 1–1,5 м.

Рудеральная растительность представлена в основном нитрофильным бурьяном (на месте отселенных деревьев), а также придорожными растительными сообществами. Нитрофильный бурьян образован зарослями растений, типичных для первых стадий вторичных сукцессий: крапивы двудомной, бодяка щетинистого, иванчая узколистного. Общее проективное покрытие достигает 90–100 %, травостой исключительно высокий (до 1,5–1,7 м). Придорожные сообщества отличаются высокой мозаичностью. Для колеи характерно небольшое проективное покрытие и неравномерное размещение растений, в то же время межколеинное пространство и обочины заняты сообществами сложного состава, которые включают рудеральные, а также лесные или луговые растения (в зависимости от окружающих типов растительности). Однако практически все исследованные фитоценозы в той или иной мере можно отнести к производным. Лесные фитоценозы на данной территории представлены преимущественно вторичными березняками, встречаются посадки сосны. Луга на изученных участках являются вторичными (за исключением остепненных), появившимися на месте сведенных лесов и заброшенных пашен [17, 18]. Более подробное описание растительности ВУРСа с указанием флористического состава дано в наших ранних работах [2, 19].

Основные показатели разнообразия растительных сообществ

Несмотря на то, что в настоящее время плотность загрязнения почвенно-растительного покрова ВУГЗа по-прежнему высока, нами не выявлено прямой зависимости между повышением радиационного фона и уменьшением видового богатства в изученных фитоценозах. Из табл. 1 видно, что среднее число видов на одной пробной площади (α -разнообразие) в сообществах, встреченных на центральной оси следа, несколько выше, чем в фитоценозах периферийной части.

В то же время наблюдается изменение γ -разнообразия (видовое богатство всех растительных сообществ на данной трансекте). При удалении от эпицентра аварии этот показатель увеличивается, за исключением участка 27 км (табл. 1). Данный участок представляет собой заболоченную местность (пойма р. Караболки), для растительности которой характерно пониженное видовое разнообразие. Здесь практически не формируются типичные рудеральные фитоценозы.

В целом можно заключить, что лесные сообщества исследованных участков характеризуются более высоким разнообразием по сравнению с остальными типами фитоценозов. Для рудеральных сообществ, наоборот, характерно снижение видового богатства. Среднее число видов в луговых сообществах лишь немногим меньше такового показателя в лесах. При этом α -разнообразие в сообществах различного типа практически не изменяется в градиенте удаления от эпицентра аварии (табл. 2).

Если рассматривать разнообразие видов, образующих растительные сообщества различного типа (β -разнообразие), то заметно его увеличение во всех типах фитоценозов на участках, расположенных на 10–14 и 15–18

км от эпицентра аварии. Это можно объяснить большей мозаичностью растительности на указанных участках (табл. 2). Например, на южном берегу оз. Бердениш и на юго-западном берегу оз. Урускуль до аварии располагались поселки, которые впоследствии были снесены, а земли рекультивированы. В настоящее время эти территории заняты рудеральным бурьяном и вторичными лугами. Вокруг указанных озер имеются участки, занятые луговыми фитоценозами, которые можно отнести к старопахотным землям и заброшенным покосам. Такие типичные рудеральные сообщества, как лесные и полевые дороги, встречены на всех исследованных участках. Кроме того, для территорий ВУГЗа характерны периодически возникающие пожары (как природного, так и антропогенного происхождения), что также может приводить к смене растительных сообществ [18]. Однако нами не было отмечено смены доминантов в сообществах после пожаров.

Таким образом, уровень видового богатства на территории ВУГЗа зависит от разнообразия типов сообществ на рассматриваемых участках, а также от характера и интенсивности хозяйственной деятельности.

Таблица 1

α - и γ -разнообразие фитоценозов в разных частях ВУГЗа

| Расстояние от эпицентра, км | Среднее число видов в сообществе (α) | | Общее количество видов в фитоценозах (γ) | |
|-----------------------------|---|-----------|---|-----------|
| | 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 | – | 26 | – | 94 |

Таблица 2

α - и β -разнообразие различных групп фитоценозов ВУГЗа

| Расстояние от эпицентра, км | Среднее число видов в сообществе (α) | | | Общее количество видов в фитоценозах (β) | | |
|-----------------------------|---|---------|-------------|--|---------|-------------|
| | лесные | луговые | рудеральные | лесные | луговые | рудеральные |
| 6–7 | 34 | – | 23 | 55 | – | 43 |
| 10–14 | 43 | 48 | 22 | 102 | 104 | 59 |
| 15–18 | 41 | 40 | 25 | 138 | 108 | 105 |
| 27 | 27 | 30 | – | 48 | 44 | – |

Зависимость обилия видов растений от радиочувствительности

Результаты многочисленных радиобиологических исследований показывают, что от воздействия радиации в первую очередь страдают молодые, растущие и размножающиеся организмы [20]. Монокарпические виды (однолетники) размножаются исключительно генеративным путем, поэтому следует ожидать снижения доли их участия в составе фитоценозов в зоне с высоким уровнем радионуклидного загрязнения. Оценка количества монокарпических видов в зоне ВУГЗа показала, что при удалении от эпицентра аварии наблюдается закономерное увеличение их числа (табл. 3). То же самое наблюдается при сравнении фитоценозов, расположенных в пределах центральной оси следа и на его перифериях. Однолетние растения чаще всего приурочены к антропогенно трансформированным местообитаниям (участки вблизи оз. Бердениш и оз. Урускуль), поэтому в рудеральных сообществах их количество больше. Это связано также с тем, что именно в сильно деградированных местообитаниях наблюдается интенсивный занос семян растений с менее загрязненной территории.

Е.Г. Смирнов с соавторами [15], проводя исследования по влиянию радиации на луговые сообщества, выделил несколько наиболее радиостойчивых видов растений: *Cirsium setosum* (бодяк щетинистый), *Chamaenerion angustifolium* (иван-чай узколистый), *Poa pratensis* (мятлик луговой), *Potentilla anserina* (лапчатка гусиная), *Sonchus arvensis* (осот полевой), *Taraxacum officinale* (одуванчик лекарственный). Предполагалось, что их обилие со

временем не уменьшится, а распространение расширится. Проведенный нами анализ встречаемости данных видов на территории ВУГЗа показал, что все они, кроме одного вида (*Cirsium setosum*), не получили видимого преимущества и встречаются, в основном, в тех типах фитоценозов, к которым имеют ценотическую приуроченность (табл. 4).

Исключительно высокую встречаемость *C. setosum* (в пределах 6–7 и 10–14 км зон) в лесных и луговых ценозах отчасти можно объяснить рекультивационными работами, которые проводились в первые годы после аварии. На некоторых сильно загрязненных участках верхний наиболее загрязненный слой почвы снимали и засыпали сверху «чистой» почвой, содержащей семена и корневища бодяка и других сорных растений. Другой причиной массового присутствия бодяка является высокая пластичность вида, способного приспосабливаться к самым разным условиям среды, включая повышенный радиационный фон.

Таким образом, можно заключить, что на формирование растительных сообществ, их видового состава и структуры в настоящее время в меньшей степени оказывает влияние радиоактивное загрязнение почвы на данной территории и в большей степени разнообразная антропогенная нагрузка (рекультивационные работы, сенокосение, вырубка леса и лесовосстановление, прокладка дорожно-тропиночной сети и т.п.).

Анализируя современное состояние растительности ВУГЗа, другие авторы [21] считают, что бывший заповедник, несмотря на вынужденный характер его создания, эффективно выполняет функцию особо охраняемой природной

Таблица 3

Число монокарпических растений в разных частях и типах сообществ ВУГЗа

| Расстояние от эпицентра, км | Количество монокарпических видов | | | | |
|-----------------------------|----------------------------------|-----------|------------|---------|-------------|
| | центральная ось | периферия | сообщества | | |
| | | | лесные | луговые | рудеральные |
| 6–7 | 1 | 3 | 1 | 3 | 0 |
| 10–14 | 15 | 2 | 5 | 9 | 8 |
| 15–18 | 27 | 15 | 7 | 14 | 28 |
| 27 | – | 4 | 2 | 3 | – |

Таблица 4

Встречаемость радиоустойчивых видов растений на территории ВУГЗа

| Виды растений | Расстояние от эпицентра, км | Встречаемость, % | | |
|-----------------------------------|-----------------------------|-------------------|--------------------|------------------------|
| | | лесные сообщества | луговые сообщества | рудеральные сообщества |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> | 6–7 | 0 | – | 0 |
| | 10–14 | 33,3 | 25 | 0 |
| | 15–18 | 37,5 | 100 | 0 |
| | 27 | 50 | 0 | – |
| <i>Cirsium setosum</i> | 6–7 | 100 | – | 100 |
| | 10–14 | 33,3 | 100 | 100 |
| | 15–18 | 50 | 85,7 | 100 |
| | 27 | 50 | 100 | – |
| <i>Poa pratensis</i> | 6–7 | 0 | – | 50 |
| | 10–14 | 33,3 | 75 | 75 |
| | 15–18 | 25 | 28,5 | 80 |
| | 27 | 0 | 100 | – |
| <i>Potentilla anserina</i> | 6–7 | 0 | – | 0 |
| | 10–14 | 0 | 25 | 25 |
| | 15–18 | 0 | 28,6 | 100 |
| | 27 | 0 | 20 | – |
| <i>Sonchus arvensis</i> | 6–7 | 0 | – | 50 |
| | 10–14 | 0 | 0 | 50 |
| | 15–18 | 12,5 | 57,1 | 20 |
| | 27 | 0 | 50 | – |
| <i>Taraxacum officinale</i> | 6–7 | 0 | – | 50 |
| | 10–14 | 33,3 | 0 | 50 |
| | 15–18 | 25 | 42,9 | 60 |
| | 27 | 0 | 0 | – |

территории (ООПТ) и способствует сохранению видового разнообразия в регионе. Однако анализ литературных данных [22, 23], как и результаты наших собственных исследований показывают, что качество генофонда флоры ВУГЗа снижено под действием хронического облучения.

*Радиобиологические эффекты
в ценопопуляциях травянистых
растений ВУГЗа*

Многолетние исследования свидетельствуют о высоком мутационном грузе (частота

встречаемости хромосомных aberrаций) на загрязненных территориях у василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.), тимopheевки луговой (*Phleum pratense* L.), скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.), репешка аптечного (*Agrimonia eupatoria* L.). У подорожников среднего и ландцетелистного (*Plantago media* L. и *P. lanceolata* L.), прозанника крапчатого (*Achirophorus maculatus* L.) и проломника северного (*Androsace septentrionalis* L.) превышение прослеживалось на уровне тенденции [24–27]. У некоторых видов отмечен сдвиг частот аллелей ведущих ферментных систем и появление редких аллелей в ценопопуляциях ВУРСа [23, 28, 29].

Ранее [2] мы обобщили данные скринингового исследования эколого-генетических особенностей семенного потомства 11 видов растений из зоны ВУРСа. Показано, что выживаемость проростков у большинства видов из зоны ВУРСа достоверно не отличалась от фоновых выборок или была снижена (звездчатка злаковая, кострец безостый, икотник серый). Ростовые показатели (скорость формирования листьев, длина корней), характеризующие состояние апикальных меристем, скорость деления клеток, способность растений к дальнейшему развитию, у проростков разных видов из загрязненной зоны в большинстве случаев были ниже фоновых значений. В год исследования эффект гормезиса (стимуляции ростовых процессов) проявился только у щавеля конского, а феномен радиоадаптации (повышенной устойчивости к дополнительному облучению) отмечен у бодяка, щавеля и подорожника большого из головной части ВУРСа. Оценка мутабельности растений показала, что в большинстве ценопопуляций разных видов,

испытывающих длительное облучение, мутационный процесс идет более интенсивно, чем в фоновых выборках.

Можно заключить, что однозначного вывода о жизнеспособности семян, формирующихся в условиях повышенного радиационного фона сделать невозможно, поскольку, во-первых, существуют различия, обусловленные эколого-генетическими особенностями видов, во-вторых, единичных результатов биоиндикации недостаточно для понимания процессов, происходящих в природных популяциях, где на растения постоянно действует весь комплекс экологических факторов, включая радиационный. Только длительные мониторинговые исследования ценопопуляций с выявлением разных типов внутривидовой изменчивости могут выявить в полной мере закономерности реакции популяций на радиоактивное загрязнение среды. Расширяя работы в этом направлении, мы продолжили мониторинговые исследования качества семенного потомства некоторых видов

Таблица 5

Результаты многолетних исследований качества семенного потомства травянистых видов растений из ценопопуляций ВУРСа и фоновых территорий

| Вид | Зона ВУРСа* | Показатели жизнеспособности | | | Мутабельность | Показатели радиостойчивости | | |
|-------------------------|---------------------|-----------------------------|---------|---------|---------------|-----------------------------|---------|---------|
| | | Вж | Л | Дл. К. | | Вж | Л | Дл. К. |
| Одуванчик лекарственный | Буферная (1) [13] | +; -; 0 | +; 0 | +; 0 | +; 0 | 0 | +; 0 | 0 |
| | Импактная (1) [2] | - | - | - | +; 0 | - | - | - |
| Подорожник большой | Буферная (2) [3-4] | -; 0 | -; 0 | +; - | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| | Импактная (3) [1-3] | -; 0 | -; 0 | +; -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| Звездчатка злаковая | Буферная (1) [2-3] | + | + | -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| | Импактная (3) [3-4] | +; -; 0 | +; -; 0 | -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| Дрема белая | Буферная (1) [3] | 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| | Импактная (3) [2-3] | 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| Кострец безостый | Буферная (2) [1-3] | +; - | +; - | +; - | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| | Импактная (5) [1-5] | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| Бодяк щетинистый | Буферная (2) [1-3] | +; - | +; - | +; - | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |
| | Импактная (4) [1-4] | -; 0 | -; 0 | -; 0 | +; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 | +; -; 0 |

Примечание. В оценках использован принцип выявления значимых различий ($p < 0,05$) между ценопопуляциями ВУРСа с фоновыми выборками.

«+» – показатель выше, чем в фоновых выборках; «-» – показатель ниже; «0» – различий не выявлено.

Если ценопопуляций в зоне было несколько (количество указано в круглых скобках) или исследования проводились в течение нескольких лет (количество указано в квадратных скобках) и сравнительные оценки не совпадали, приведены данные по всем отмеченным эффектам отдельно.

из зоны ВУРСа. Из табл. 5 видно, что эффекты разнообразны: в разные годы в буферных и импактных ценопопуляциях всех изученных видов формировалось потомство либо сходное с фоновым уровнем, либо превышающее ее по жизнеспособности, либо имевшее сниженные показатели роста.

Возникает вопрос, с чем связана межгодовая изменчивость жизнеспособности семян? Содержание радионуклидов в почвенно-растительном покрове ВУРСа за 4–5 лет исследований изменилось незначительно, состояние фитоценозов на ключевых участках также было стабильно. Значимыми были колебания погодных условий в разные годы [29].

Влияние погодных условий на качество семенного потомства растений

На примере звездчатки злаковой (рис. 1) установлена обратная зависимость между выживаемостью проростков с импактных участков и суммой эффективных температур за июнь (время роста вегетативных органов, $R=-0,82$; $p=0,0035$) (рис. 1А) и прямая – за август (период формирования семян, $R=0,74$; $p=0,013$) (рис. 1Б). В фоновых выборках подобной закономерности не установлено ($R=-0,18...-0,015$; $p=0,69-0,97$). Между выживаемостью семенного потомства из зоны ВУРСа и суммарным количеством осадков наблюдалась обратная зависимость в августе ($R=-0,81$; $p=0,0046$) с отсутствием каких-либо закономерностей на фоновых участках ($R=-0,46$; $p=0,29$) (рис. 2).

Обобщающей характеристикой погодных условий является индекс аридности Т.Г. Селянинова. В зоне ВУРСа зависимость между выживаемостью проростков и индексом была значима в июне ($R=0,84$; $p=0,0026$) и в августе ($R=-0,83$; $p=0,003$). Поскольку направление линии регрессии аналогично влиянию осадков в августе, можно предположить, что именно этот фактор является определяющим при формировании семян. Семена лучшего качества формировались у звездчатки в зоне ВУРСа в условиях высоких температур и небольшого количества осадков в августе. На фоновых площадках зависимость между качеством семенного потомства звездчатки и индексом аридности отсутствовала ($R=-0,44...0,71$; $p=0,07-0,33$).

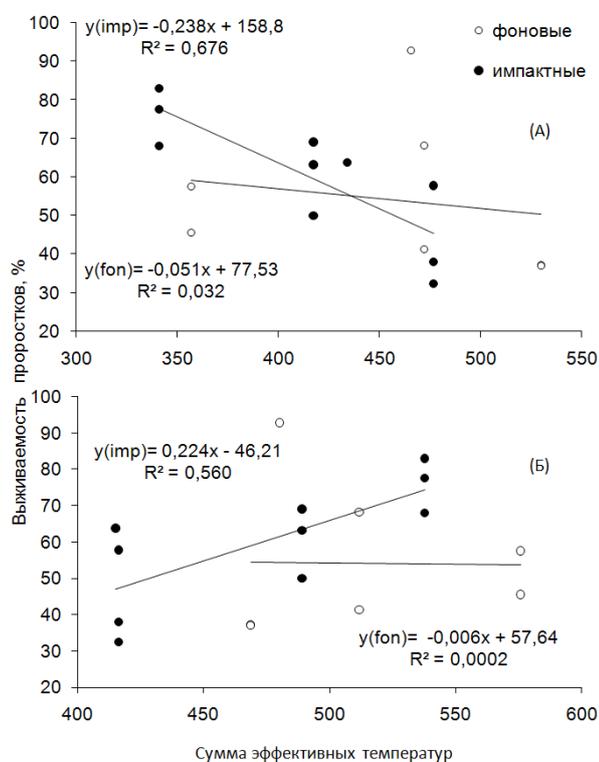


Рис. 1. Зависимость выживаемости проростков звездчатки из разных ценопопуляций от суммы эффективных температур в июне (А) и августе (Б) за 4 года исследований

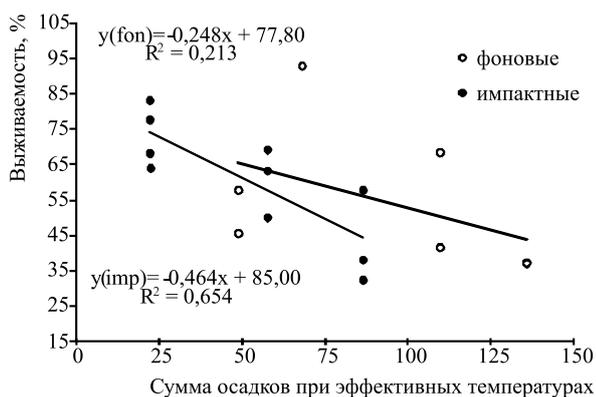


Рис. 2. Зависимость между выживаемостью проростков звездчатки из разных ценопопуляций и суммарным количеством осадков в теплые дни августа

Важно подчеркнуть, что зависимость качества семенного потомства звездчатки злаковой от меняющихся погодных условий в разные годы выражена в радиоактивно загрязненной среде сильнее, чем на фоновых территориях. Аналогичные данные были получены нами у одуванчика лекарственного, подорожника большого, дремы белой и бодяка щетинистого [2, 30, 31]. Данный феномен может быть следствием прямого действия радиации, как известно при облучении в малых дозах наблюдается высокая нестабильность различных физиологических и генетических процессов в организмах [32, 33]. Возможно также, что отмеченная закономерность является следствием эффектов синергизма и антагонизма при взаимодействии радиации с другими экологическими факторами среды. Необходимо учитывать возможность эпигенетических изменений в ценопопуляциях под влиянием повышенного радиационного фона. В загрязненных популяциях василька зафиксировано увеличение доли радиоустойчивых и уменьшение радиочувствительных растений, т.е. не исключается роль естественного отбора в зоне ВУРСа [25]. Поскольку в работе [34] было показано, при загрязнении почв тяжелыми металлами чувствительность к колебаниям погодных условий у *Taraxacum officinale f. pectinatiforme* повышается, можно предположить, что подобные изменения реакции на погодные факторы в условиях токсического стресса имеют неспецифический характер.

Мутабельность растений в зоне ВУРСа

Результаты многолетних исследований свидетельствуют о значительном генетическом грузе, проявляющемся в повышении частоты морфозов в облучаемых ценопопуляциях. Так, у бодяка щетинистого, вида расселившегося в зоне ВУРСа очень широко, на наиболее загрязненном участке в районе лежневой дороги до 80 % растений в ценопопуляции несут мутацию типа **albina** (рис. 3). У дремы белой в зоне ВУРСа обнаружены растения с обоеполыми цветками, в то время как в норме у этого двудомного вида четко выражен половой диморфизм, признак находится под контролем двух основных областей на хромосоме Y [35]. При индуцировании γ -излучением мутаций (делеции) в этой хромо-



Рис. 3. Хлорофильная аномалия типа **albina** у бодяка щетинистого



Рис. 4. Изогнутость листа и хлорофильная аномалия типа **claroviridis** у костреца безостого (на заднем плане видны некрозы колеоптиле)

соме частота развития растений-гермафродитов резко возрастает [36]. Семена с мутантных растений бодяка и дремы были посеяны на экспериментальных делянках на Биофизической станции ИЭРиЖ УрО РАН в условиях выровненного агрофона. Обнаружено, что растения F1-поколения также несут эти фенотипические признаки, следовательно, они наследуются.

Повышение частоты встречаемости морфологических аномалий выявлено также у семенного потомства всех изученных видов в зоне ВУРСа. Часто встречались хлорофильные

нарушения, которые классифицировали согласно Определителю [37]. Например, у костреца безостого (рис. 4) изменение формы листа сопровождалось хлорофильными нарушениями типа **claroviridis** (светло-зеленый), **xantha** (желтый) и **albina** (белый). Доля проростков костреца с хлорофильными аномалиями в выборках ВУРСа была значимо выше, чем в фоновых выборках ($\chi^2(5)=62,27$; $p < 0,01$).

У проростков отмечали увеличение частоты встречаемости изгибов корней, гипокотилей, побегов, генетическая природа подобных нарушений показана у редиса [38]. У некоторых видов (одуванчик, бодяк, дрема, звездчатка) отмечены мутации типа **monopteros** и **gnom**, причины появления которых также хорошо изучены [39]. Другие часто встречаемые типы нарушений – некрозы корней и семядолей – так-

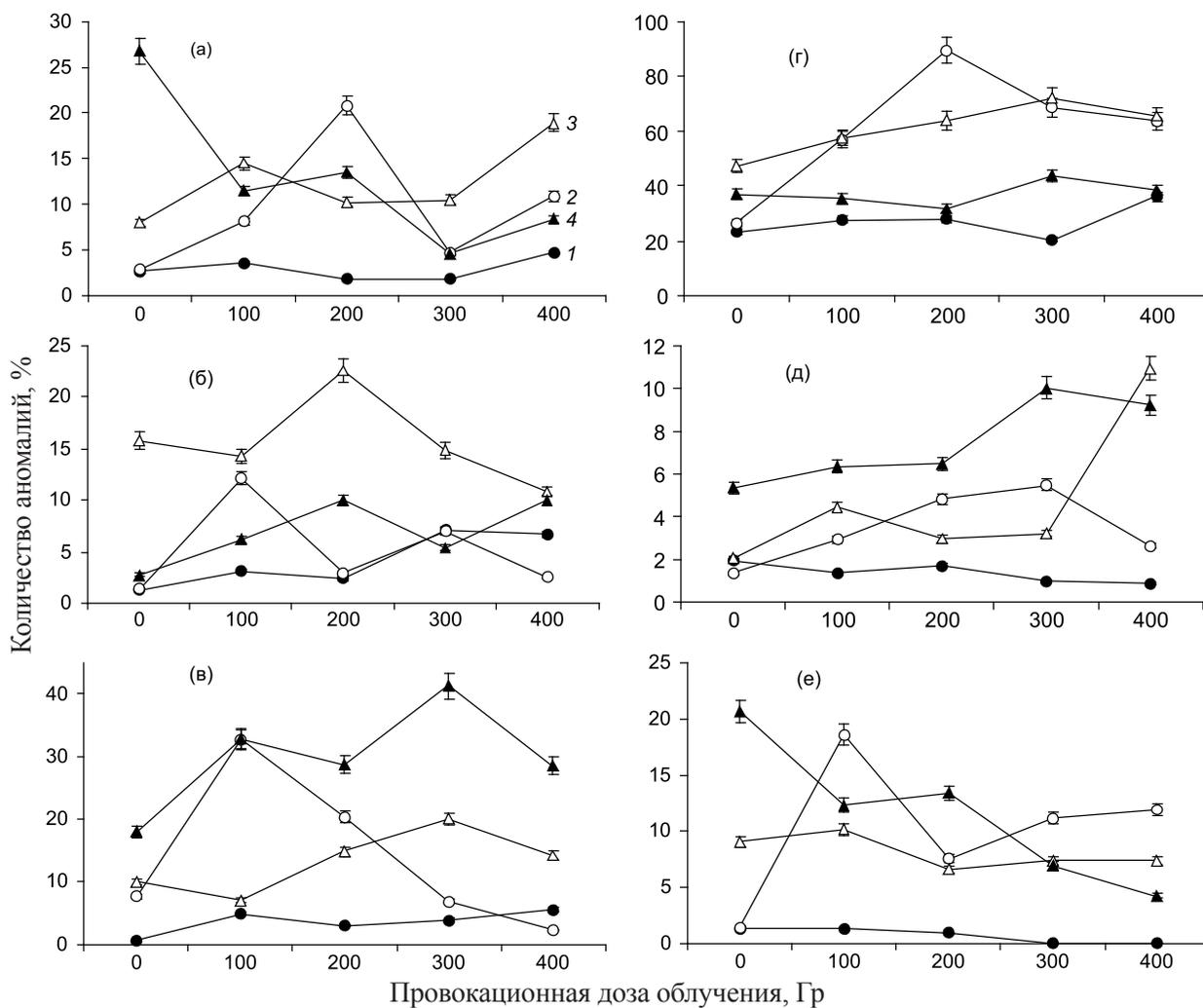


Рис. 5. Проявление морфологических аномалий у проростков дремы из разных ценопопуляций в условиях дополнительного облучения: 1 – фоновая-2, 2 – буферная, 3 – импактная-1, 4 – импактная-2; а – форма семядолей, б – некроз семядолей, в – цвет семядолей, г – некроз корня, д – нарушен гелиотропизм, е – гипокотиль скручен

же генетически обусловлены [40, 41]. Причем часть повреждений существует в семенах в скрытом виде и проявляется фенотипически только после дополнительного облучения. На примере дремы белой показано (рис. 5), что доля проростков из зоны ВУРСа с разными типами морфозов в вариантах с облучением возрастала. Эта закономерность проявилась в отношении всех отмеченных аномалий, за редким исключением. Провокационное облучение практически не влияло на частоту встречаемости всех типов нарушений у проростков фоновых ценопопуляций (рис. 5). Это означает, что в фоновых популяциях скрытая мутабельность незначительна ($F(4,15) = 0,205-1,75$, $p=0,191-0,932$).

Радиочувствительность семенного потомства растений

Адаптационный потенциал ценопопуляций оценивали по устойчивости семенного потомства к дополнительному облучению. Как видно из табл. 5, практически у всех видов наблюдалось разнообразие реакций на провокационное облучение: по сравнению с фоновыми выборками отмечалось увеличение или уменьшение устойчивости, а также отсутствие значимых различий между фоновыми и импактными выборками. Только у одуванчика лекарственного из импактной ценопопуляции (уч. Бердениш) жизнеспособность и радиорезистентность семенного потомства были всегда снижены.

Рассмотрим этот вопрос более подробно с учетом индивидуальной изменчивости признака на примере дремы белой. Семена дремы предварительно облучали в дозе 200 Гр. Потомки каждого растения (исследовано не менее 10 растений на выборку) проращивали отдельно, эту общность называли группой. Ценопопуляции не различались между собой по средним значениям выживаемости проростков ($H(3, n=104) = 2,7-2,94$; $p=0,44$). При дополнительном облучении в большинстве групп внутри каждой ценопопуляции наблюдалось угнетение разной степени (рис. 6, точки под биссектрисой). Также во всех выборках зафиксированы единичные случаи повышения выживаемости проростков после облучения в провокационной дозе (точки над биссектрисой). Во всех выборках наблю-

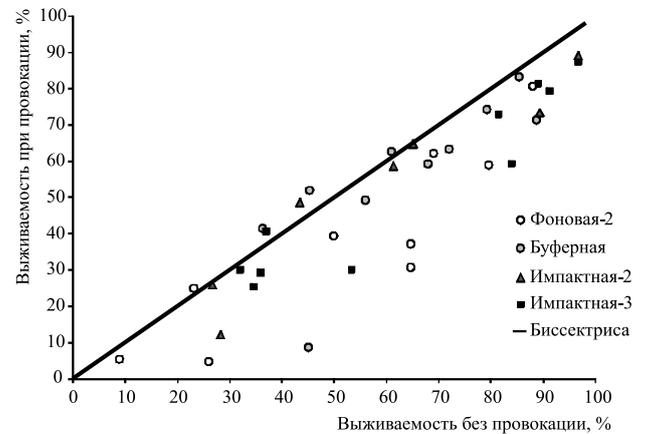


Рис. 6. Внутрипопуляционная изменчивость радиочувствительности семенного потомства дремы белой из фоновых и импактных ценопопуляций

далась значимая зависимость между исходной выживаемостью проростков и их устойчивостью к дополнительному облучению (значения коэффициентов детерминации для импактных выборок составили $R^2=0,95-0,96$; $p=0,00003-0,0007$; для буферной – $R^2=0,80$; $p=0,0052$; для фоновой – $R^2=0,90$; $p=0,0009$). Выявленная закономерность не зависит от уровня радионуклидного загрязнения местообитания родительских растений. Аналогичные результаты были получены для одуванчика, звездчатки, костреца и бодяка.

Опыт наблюдений на старых полях вблизи полигонов испытания ядерного оружия и в зонах крупных аварий показывает, что большая часть видов способна выжить и адаптироваться к условиям радиоактивного загрязнения [42–44, 2]. Высказывается даже точка зрения, что уловить какие-либо эффекты облучения на уровне популяций и сообществ вообще проблематично [45]. Проводимые нами работы показывают, что генетические эффекты сохраняются в отдаленные сроки после аварий. Возрастает значимость экологических подходов в изучении последствий облучения, учитывающих эффекты взаимодействия радиации с другими факторами среды, оценивающих внутри- и межпопуляционную изменчивость признаков, а также их видовые особенности. Необходимо вовлекать

такие исследования виды с контрастными экологическими характеристиками, разными способами размножения и распространения, разной устойчивостью не только к ионизирующему излучению, но и к другим экологическим факторам.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы междисциплинарных исследований между Институтами УрО РАН (проект №12-М-24-2016), Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4), Программы ОФИ между Институтами УрО РАН и госкорпорациями РФ (проект №12-4-002-ЯЦ) и гранта РФФИ (проект №11-04-01260).

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексахин Р.М. Проблемы радиоэкологии: Эволюция идей. Итоги. – М.: Россельхозакадемия – ГНУ ВНИИСХРАЭ, 2006. – 880 с.
2. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. – Екатеринбург: Голицынский, 2008. – 204 с.
3. Geras'kin S.A. et al. Effects on non-human species inhabiting areas with enhanced level of natural radioactivity in the north of Russia: a review // J. of Environ. Radioactivity. – 2007. – V. 94. – No.3. – P. 151–182.
4. Copplestone D., Hingston J., Real A. The development and purpose of the FREDERICA radiation effects database // J. Environ. Radioact. – 2008. – V. 99. – P. 1456–1463.
5. Заключение комиссии по оценке экологической ситуации в регионе производственного объединения «Маяк», организованной по распоряжению Президиума АН № 1140–501 // Радиобиология. – 1991. – Т. 31, вып. 3. – С. 436–452.
6. Romanov G.N., Nikipelov B.V., Drozhko E.G. // Proc. of Seminar on Comparative Assessment of the Environmental Impact of Radionuclides released during Three Major Nuclear Accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl. Luxemburg: Commission of the European Communities, EUR 13574, 1990. – P. 25–40.
7. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Радиоэкологическое исследование почвенного покрова Восточно-Уральского государственного заповедника и сопредельных территорий // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2010. – № 4. – С. 476–482.
8. Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P. et al. The radiological impact of the Chernobyl debris compared with that from nuclear weapons fallout // J. of Environ. Radioactivity. – 1988. – V. 6. – No.2. – P. 151–162.
9. Molchanova I., Pozolotina V., Karavaeva E. et al. Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // Radioprotection. – 2009. – V. 44. – No.5. – P. 747–757.
10. 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. of Environ. Radioact. – 2010. – V. 101. – P. 438–442.
11. Полевая геоботаника: Сб. науч. тр. / Под ред. А.А. Корчагина и др. – Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – 524 с.
12. Преображенская Е.И. Радиоустойчивость семян растений. – М.: Атомиздат, 1971. – 231 с.
13. The Encyclopedia of World Climatology (Encyclopedia of Earth Sciences Series). Ed. by J.E. Oliver. – Dordrecht: Springer, 2005. – 854 p.
14. Тихомиров Ф.А., Карабань Р.Т. Лучевое поражение леса в условиях радиоактивного загрязнения // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – М.: Наука, 1993. – С. 85–95.
15. Смирнов Е.Г. Природные условия и растительность Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – М.: Наука, 1993 а. – С. 79–84.
16. Смирнов Е.Г. Жизненные формы и радиоэкология растений // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – М.: Наука, 1993 б. – С. 103–118.
17. Крашенинников И.М. Физико-географические районы Южного Урала // Изв. АН СССР. – 1939. – Вып. 7, ч. 1. – 109 с.
18. Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 969 с.
19. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М. и др. Последствия хрониче-

- ского действия радиации для флоры Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиэкология. – 2009. – Т. 49. – № 1. – С. 97–106.
20. Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. – Киев: Наукова думка, 1989. – 384 с.
21. Лагунов А.В., Смагин А.И. Роль Восточно-Уральского заповедника в системе особо охраняемых природных территорий Урала // Вопросы радиационной безопасности. Спец. вып. «Восточно-Уральскому радиоактивному следу – 50 лет». – 2007. – С. 45–67.
22. Шевченко В.А., Абрамов В.И., Печкуренков В.Л. Генетические последствия на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Радиационная генетика природных популяций. Генетические последствия Кыштымской аварии. – М., 1992. – С. 258–303.
23. Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. Изменчивость полиморфных систем *Centaurea scabiosa* L. под действием хронического облучения // Радиационная биология. Радиэкология. – 1999. – Т. 39. – № 6. – С. 623–629.
24. Шевченко В.В., Гриних Л.И., Абрамов В.И. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum* L., произрастающих в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиэкология. – 1998. – Т. 38. – Вып. 3. – С. 330–336.
25. Кальченко В.А., Рубанович А.В., Шевченко В.А. Генетические процессы в хронически облучаемых популяциях *Centaurea scabiosa* L., произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Радиационная биология. Радиэкология. – 1995. – Т. 37, вып. 5. – С. 708–719.
26. Кальченко В.А., Абрамов В.И., Рубанович А.В. и др. Цитогенетические эффекты в популяциях растений, произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе. // Радиационная биология. Радиэкология. – 2002. – Т. 42, вып. 6. – С. 745–749.
27. Абрамов В.И., Кальченко В.А., Рубанович А.В. и др. Генетические последствия чрезвычайных радиационных ситуаций для популяций дикорастущих растений // Генетика 21 века: современное состояние и перспективы развития: Мат. III съезда Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров России. – М., 2004. – С. 459.
28. Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Клональная структура ценопопуляций одуванчика в условиях радионуклидного загрязнения на Урале // Радиационная биология. Радиэкология. – 2007. – Т. 47, вып. 3. – С. 349–355.
29. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М. Эколого-генетическая характеристика звездчатки злаковой в условиях радиоактивного загрязнения // Экология. – 2010. – № 6. – С. 459–468.
30. Каримуллина Э.М., Антонова Е.В. Генетические, биохимические и экологические особенности хронически облучаемых популяций дремы белой // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды: Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, Респ. Коми, 28.09–01.10.2009. – Сыктывкар, 2009. – С. 61–64.
31. Росяева Д.Ю., Антонова Е.В. Межгодовая изменчивость качества семенного потомства *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. в условиях радионуклидного загрязнения // Экология: традиции и инновации: материалы конф. молодых ученых, 9–13 апреля 2012 г. ИЭРЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Голицынский, 2012. – С. 72–80.
32. Мазурик В.К., Михайлов В.Ф. Радиационно-индуцированная нестабильность генома: феномен, молекулярные механизмы, патогенное значение // Радиационная биология. Радиэкология. – 2001. – Т. 41. – № 3. – С. 272–289.
33. Geras'kin S.A., Oudalova A.A., Dikarev V.G. et al. Effects of contaminant exposure on plants: implications for ecotoxicology and radiological protection of the environment / Ecotoxicology, Ecological Risk Assessment and Multiple Stressors. NATO Security Through Science Series. – Springer, 2006. – P. 165–180.
34. Жуйкова Т.В., Безель В.С. Адаптация растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект // Вестник Удмурт. Ун-та. – 2009. – Вып. 6. – № 1. – С. 31–42.
35. Ye D., Oliveira M., Veuskens J. et al. Sex determination in the dioecious *Melandrium*: the X/Y chromosome system allows complementary cloning strategy // Plant Sci. – 1991. – V. 80. – P. 93–106.
36. Lardon A., Georgiev S., Aghmir A. et al. Sexual dimorphism in white campion: complex control of carpel number is revealed by Y chromosome deletions // Genetics. – 1999. – V. 151. – P. 1173–1185.

37. Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. – Таллинн: Валгус, 1974. – 60 с.
38. Карпинская Л.И., Бузовкина И.С. Генетический контроль признака «изгибы побегов» у редиса *Raphanus sativus* L. // Генетика. – 2005. – Т. 41. – № 9. – С. 1251–1258.
39. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. – С-Пб.: Наука, 2000. – 539 с.
40. Томилов А.А., Томилова Н.В., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Идентификация гена, включенного в контроль развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana* // Генетика. – 2001. – Т. 37. – № 1. – С. 36–45.
41. Томилова Н.В., Томилов А.А., Огаркова О.А., Тарасов В.А. Идентификация гена, мутация в котором обуславливает возникновение некрозов семядолей проростков *Arabidopsis thaliana* // Генетика. – 2001. – Т. 37. – № 4. – С. 494–503.
42. Вудвелл Д.М., Остинг Д.К. Действие хронического γ -облучения на развитие растительных сообществ старых полей / Вопросы радиэкологии / Под ред. В.И. Баранова. – М., 1968. – С. 86–108.
43. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы (1986–2001). – М.: ИПЦ «Дизайн, информация, картография», 2002. – 272 с.
44. Евсеева Т.И. и др. Оценка современной радиационной ситуации в районе проведения взрыва "Чаган" на площадке "Балапан" Семипалатинского испытательного полигона Казахстана // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2008. – Т. 48. – № 5. – С. 573–583.
45. Skarphedinsdottir H., Gilek M., Kautsky U. Are there ecological effects of ionizing radiation? // International conference on the protection of the Environment from the effects of ionizing radiation. Contributed papers. – Stockholm, Sweden, 6–10 October 2003. – P. 102–105.