



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ

РАДИОБИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

*Учебное пособие для студентов
факультета почвоведения МГУ*

МОСКВА
2025

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. ЛОМОНОСОВА
Факультет почвоведения

РАДИОБИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие
для студентов факультета почвоведения МГУ



МОСКВА - 2025

УДК 504.055:504.064(075.8)

ББК 28.071я73

P15



<https://elibrary.ru/jwlvem>

*Рекомендовано Ученым советом факультета почвоведения МГУ
в качестве учебного пособия для студентов факультета почвоведения МГУ,
обучающихся по направлению 05.03.06 «Экология и природопользование»*

Авторы:

В.В. Столбова, А.И. Щеглов, О.Б. Цветнова, Д.В. Манахов, Г.И. Агапкина

Рецензенты:

*С.А. Гераськин – д-р биол. наук, проф., заведующий лабораторией радиобиологии
и экотоксикологии с/х растений ФГБНУ ВНИИ радиологии и агроэкологии;*

*В.Г. Петров – канд. хим. наук, доцент кафедры радиохимии химического
факультета МГУ, заведующий лабораторией дозиметрии и радиоактивности
окружающей среды химического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова*

Радиобиология растений : Учебное пособие для студентов
P15 факультета почвоведения МГУ / В.В. Столбова, А.И. Щеглов,
О.Б. Цветнова и др. – Москва : МАКС Пресс, 2025. – 112 с. : ил.
ISBN 978-5-317-07359-6
<https://doi.org/10.29003/m4361.978-5-317-07359-6>

Пособие является изложением материала спецкурса, читаемого для студентов 3 курса бакалавриата на кафедре радиозкологии и экотоксикологии факультета почвоведения МГУ имени М. В. Ломоносова. Основное внимание уделено закономерностям, установленным при исследовании экологических последствий радиационных аварий. Проанализированы радиационные эффекты и факторы радиочувствительности растений. Рассмотрены показатели, используемые для оценки степени загрязнения фитомассы изотопами ^{137}Cs и ^{90}Sr . Дано представление о генетических процессах в облученных фитоценозах и методах их изучения. Практическая часть содержит руководство для проведения занятий по оценке радиотоксичности почв.

Ключевые слова: радиационные эффекты, фитоценоз, радионуклидное загрязнение, радиочувствительность, биоиндикация, радиоморфозы, тест-системы растений, радиоадаптация.

УДК 504.055:504.064(075.8)

ББК 28.071я73

Издание осуществлено в авторской редакции

ISBN 978-5-317-07359-6

© Авторы, 2025

© Оформление. МАКС Пресс, 2025

Оглавление

Введение.....	5
Тема 1. Лучевые реакции и радиочувствительность растений ...	6
1.1. Радиобиология растений как составляющая часть общей радиобиологии.....	6
1.2. Радиационные эффекты растений.....	8
1.3. Составляющие радиационного синдрома и критические системы растений.....	10
1.4. Способы изучения радиационных эффектов растений.....	12
1.5. Радиочувствительность растений.....	18
1.6. Модификация радиочувствительности.....	24
Тема 2. Прямые радиационные эффекты растений – «радиационные ожоги». Эффекты хронического облучения и пострадиационное восстановление.....	28
2.1. «Радиационные ожоги» как биоиндикационные показатели зонирования территорий радиационных аварий.....	28
2.2. Радиационные эффекты древесных растений.....	32
2.2.1. Летальные и сублетальные эффекты поражения ассимиляционного аппарата и апикальных меристем у побегов хвойных пород.....	33
2.2.2. Радиоморфозы деревьев сосны в отдаленный период радиационной аварии.....	36
2.2.3. Эффекты острого радиационного поражения латеральной меристемы древесных растений.....	38
2.3. Радиоморфозы травянистой растительности.....	40
2.4. Фенологические радиационные эффекты в фитоценозах.....	41
2.5. Показатели генеративной активности в облученных фитоценозах.....	43
2.6. Эффекты пострадиационного восстановления фитоценозов.....	45
Тема 3. Растения как фактор миграции техногенных радионуклидов в лесных и луговых биогеоценозах	51
3.1. Факторы радионуклидного загрязнения надземной фитомассы на начальных этапах радиационной аварии.....	51
3.2. Особенности и способы изучения миграции радионуклидов в биогеоценозах.....	55
3.3. Миграция радионуклидов в надземной фитомассе леса.....	59
3.3.1. Первичное задержание радиоактивных выпадений.....	59
3.3.2. Внекорневое усвоение и биологическое самоочищение надземной биомассы.....	61

3.4. Корневое поступление радионуклидов в биомассу в отдаленный период радиационной аварии.....	64
3.4.1. Количественные показатели транслокационных переходов радионуклидов в растения	65
3.4.2. Факторы, регулирующие переход радионуклидов в биомассу при корневом усвоении	68
3.4.3. Закономерности динамики ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных биогеоценозах	72
3.4.4. Закономерности накопления ^{137}Cs и ^{90}Sr растениями в естественных травяных ценозах	75
Тема 4. Генетические эффекты в ценопопуляциях растений в условиях хронического облучения фитоценозов	82
4.1. Понятие о генетических эффектах, их локализация и уровни проявления	82
4.2. Методы изучения генетических процессов, тест-системы на основе растений	84
4.3. Феномен радиоадаптации популяций и «генетический груз».....	87
Тема 5. Твердофазное тестирование почв, загрязненных техногенными радионуклидами (Практическое занятие)	89
5.1. Описание метода	89
5.2. Методика проведения испытания	90
5.3. Статистический анализ данных цитогенетического исследования при оценке цито(гено)токсичности почв по методу твердофазного тестирования с <i>Allium cepa</i>	96
Литература	104
Список используемых сокращений.....	106
Глоссарий	106

Введение

Концепция спецкурса «Радиобиология растений», читаемого на кафедре радиоэкологии и экотоксикологии, основана на опыте наук радиационной направленности по использованию разнообразных реакций растительных организмов на облучение и ориентирована на решение практических задач на территориях, загрязненных техногенными радионуклидами в результате радиационных аварий.

Знание основных радиационных эффектов растений позволяет использовать представителей флоры в качестве индикаторов уровней радиационного воздействия на экосистемы при зонировании территорий радиационных аварий и восстановления экосистем в период после воздействия. Например, накопленный к настоящему времени материал об экологических последствиях радиационных аварий свидетельствует, что лесные фитоценозы являются «критическими системами» в условиях загрязнения и играют важнейшую биоиндикационную и защитную роль в ландшафте.

Информация о роли растений как факторе миграции техногенных радионуклидов важна с точки зрения радиационной безопасности и защиты человека от переоблучения. Поэтому одной из важнейших задач при использовании данных радиобиологии растений в природоохранной практике является недопущение переоблучения в звене «фитомасса ↔ человек». Последнее возможно как при контакте с загрязненной фитомассой, так и при передаче радионуклидов по пищевым цепям. Анализ закономерностей накопления и перераспределения радионуклидов чернобыльского выброса в компонентах лесного фитоценоза позволяет выделить следующие значимые процессы: первичное удержание радиоактивных аэрозолей атмосферных выпадений в надземной фитомассе, внекорневое усвоение, биологическое самоочищение крон и вторичное загрязнение напочвенного покрова и почв, а также последующее корневое поступление радиоактивных загрязнителей в растения из почвы.

И наконец, использование широкого круга тест-систем на основе растений лежит в основе определения как общих закономерностей радиобиологии, так и специфичности реакции разных ви-

дов растительных организмов на облучение. Исследование генетических процессов в условиях хронического облучения растений показало возможность популяционного ответа в виде повышенной радиорезистентности.

Тема 1. Лучевые реакции и радиочувствительность растений

1.1. Радиобиология растений как составляющая часть общей радиобиологии

Радиобиология (радиационная биология) – наука о действии ионизирующей радиации на живые организмы (от лат. radius – луч, греч. bios – жизнь и logos – учение).

Радиобиология – комплексная экспериментальная научная дисциплина, она исследует, как происходит передача энергии ионизирующих излучений живому веществу, какие первичные физико-химические процессы и биохимические эффекты при этом возникают и к каким морфологическим и функциональным изменениям организма (лучевым реакциям) они приводят. [Радиация и патология, 2005]. Воздействие радиации проявляет себя на всех уровнях системной организации биологических систем: молекулярном (субклеточном), клеточном, тканевом, организменном и надорганизменном (популяционном и ценотическом), экосистемном (биогеоценотическом и глобальном биосферном). Первоначально в классическом варианте общая радиобиология рассматривала действие ионизирующей радиации на биологические объекты суборганизменного и организменного уровня: молекулярном, клеточном, целого организма, его органов и тканей, однако по мере расширения исследовательской базы стала очевидна исключительная важность оценки последствий радиационного воздействия на биологические системы надорганизменного уровня.

Радиобиология растений (радиационная ботаника) – часть общей радиобиологии, исследует реакции растений на действие ионизирующих излучений на различных уровнях организации.

Радиобиология растений охватывает радиационные эффекты в более широком диапазоне их проявления: от молекулярно-клеточных, организменных и популяционных до фитоценологических и экосистемных (биогеоценологических). В реакциях растений на облучение (радиационных эффектах) проявляются как особенности, свойственные только растениям (специфичность реакции), так и общие черты (универсальность реакции), характерные и для других царств живого. Задачей радиобиологии растений является установление связей между специфическими лучевыми реакциями и функционально-структурными особенностями растительного организма (анализ эффектов, составляющих радиационный синдром растений) и универсальными радиобиологическими реакциями растений и общебиологическими процессами в живых организмах [Современные проблемы..., 1971; Гродзинский, 1989].

Опыты с растительными тест-системами способствовали выявлению причин различной радиочувствительности организмов и общих закономерностей биологического действия ионизирующей радиации. Факторы, влияющие на особенности лучевых реакций растений, значимы для любой биологической системы. Радиационные эффекты у растений зависят от:

- 1) особенностей самого ионизирующего излучения и создаваемой им дозы облучения;
- 2) внешних условий воздействия излучения на объект (условий облучения биологического объекта);
- 3) состояния самого облучаемого биологического объекта;
- 4) взаимодействия всех факторов.

Особенности облучения: тип и энергия излучения, локализация источника излучения, продолжительность облучения, доза/мощность дозы, способ подачи дозы. При одной и той же дозе облучения радиационные эффекты растений могут различаться, что определяется способом облучения. Виды (способы) облучения и накопления дозы можно классифицировать по (1) мощности излучения, (2) облученной части организма и (3) расположению источника.

- 1) По особенностям накопления дозы (распределения мощности излучения) во времени выделяют:
 - острое (кратковременное в «радиобиологическом смысле») / пролонгированное (протяженное) облучение;

- острое облучение может быть однократное / многократное (фракционированное, дробное);
- пролонгированное облучение может быть фракционированным / нефракционированным (непрерывным);
- хроническое облучение – непрерывное пролонгированное облучение в малых дозах, когда мощность дозы сохраняется постоянной либо изменяется на протяжении всей жизни организма (или ее значительного периода).

Примером хронического облучения является облучение растений в природной среде за счет тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН) и космического излучения.

- 2) По особенностям накопления дозы в разных частях организма выделяют:
 - общее облучение (облучен весь организм) / локальное облучение (облучена часть организма);
 - равномерное облучение (одинаковая доза получена всеми органами) / неравномерное облучение (органами получены разные дозы).
- 3) По расположению радиоактивного источника относительно организма выделяют:
 - внутреннее облучение (от инкорпорированных РН) / внешнее облучение (от внешних радиоактивных источников). Облучение от инкорпорированных РН обычно имеет характер пролонгированного.

На радиационные эффекты растений влияют также: состояние облучаемого объекта (фаза жизненного цикла, фаза сезонного цикла, физиологическое состояние, биохимические особенности метаболизма); сочетание облучения с другими факторами физической и химической природы (свет и другие волновые агенты, температура, кислород, химические агенты) [Гродзинский, 1989; Алексахин, Гераськин, 2015].

1.2. Радиационные эффекты растений

В результате действия ионизирующей радиации у растений развивается биологический ответ (реакция). Формы биологического

ответа, наблюдаемые и регистрируемые в ходе натуральных исследований или лабораторных экспериментов, принято называть радиационными эффектами или лучевыми реакциями.

Регистрируемые доступными методами реакции растительных организмов и их сообществ на облучение называются радиационными эффектами растений или лучевыми реакциями растений. Синонимы: эффекты облучения растений, иногда радиобиологические реакции (эффекты) растений.

Рассмотрение всего многообразия эффектов в облученных фитоценозах целесообразно начинать с анализа реакций растительного организма.

До проявления на уровне целостного организма радиационный эффект проходит множество этапов на доорганизменном уровне. Он начинается первичными реакциями взаимодействия ионизирующих излучений с молекулами, входящими в состав растительных клеток (молекулярно-клеточный уровень). В формирование лучевых реакций вовлекаются разнообразные системы клеток и физиологические процессы многоклеточного растительного организма. Особенности строения и метаболизма растительных клеток и тканей, разнообразие жизненных форм, особенности экологии обуславливают многообразие лучевых реакций растений. Приведем примеры некоторых радиационных эффектов растений и их сообществ, начиная с молекулярно-клеточного уровня:

- повреждение ДНК, белков, мембран;
- нарушение/торможение клеточного деления;
- гибель клеток;
- образование хромосомных aberrаций в вегетативных и генеративных клетках;
- ингибирование/стимулирование ростовых процессов растений;
- нарушение формообразования, морфозы растений;
- изменение гормонального статуса растений;
- сдвиги в наступлении фаз развития;
- угнетение генеративной активности и стерильность растений;
- летальные эффекты растений;

- структурные сдвиги в ценопопуляции растений; в том числе:
 - изменение протекания генетических процессов в популяции растений;
 - изменение видовой, пространственной и ценотической структуры фитоценоза;
 - смена фитоценозов;
 - восстановительные процессы в фитоценозах и
 - другие эффекты.

В многообразии ответных реакций на облучение можно выделить как процессы, сходные для организмов любого из царств живой природы, так и эффекты, характерные только для растений. В то же время радиационные эффекты, проявляемые на популяционном, ценотическом и биогеоценотическом уровнях организации биосистем, как правило, тождественны для различных представителей биоты.

1.3. Составляющие радиационного синдрома и критические системы растений

Первичные молекулярные нарушения, наносимые ионизирующими излучениями молекулам любых клеток, универсальны. В дальнейшем протекающие в организмах процессы фиксируют эти первичные молекулярные повреждения, ослабляя или усиливая их. Специфические для растения реакции возникают в результате реализации первичных повреждений в физиологических системах клеток, тканей и на уровне организма растений.

Специфические для растений реакции на облучение, фиксируемые исследователем на уровне организма, являются составляющими радиационного синдрома растений.

Радиационный синдром имеет разные формы проявления.

У теплокровных животных и человека выделяют три основные формы проявления радиационного синдрома, связанные с поражением трех клеточных «критических» систем – костного мозга (стволовые клетки системы кроветворения), эпителия тонкого кишечника и клеток центральной нервной системы. Для каждой формы радиационного синдрома животных и человека типичны вполне определенные клинические проявления.

Радиационный синдром растительного организма реализуется в более разнообразных формах. Широкий набор признаков (эффектов) лучевого поражения растения может быть связан с определенными причинами и «критическими системами».

«Критические системы» растений – наиболее радиочувствительные ткани, повреждение которых влечет за собой лучевое поражение всего растения, определяют общую реакцию растения на действие радиации.

При действии ионизирующих излучений на вегетирующее растение радиационные эффекты обусловлены преимущественно поражением образовательных тканей – меристем [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Гродзинский, 1989; Крупные радиационные аварии..., 2001; Гераськин и др., 2021]. Оказалось, что радиоустойчивость меристем значительно меньше, чем клеток специализированных тканей растений. При действии радиации возможно отмирание или дисфункция меристем и последующее уменьшение клеточных потоков, а также нарушение общей системы регуляции морфогенеза у растения из-за изменения гормонального статуса. В результате радиационные эффекты наблюдаются в самых разнообразных изменениях морфологических и функциональных характеристик растительного организма.

Наиболее разнообразна картина радиационного поражения растительного организма при облучении в моменты наибольшей активности меристем. Так проявляется универсальное правило клеточной радиочувствительности Бергонье-Трибондо: *ионизирующее излучение тем сильнее действует на клетки, чем интенсивнее они делятся и чем менее определено выражены их морфология и функция, то есть чем менее они дифференцированы*. Экспериментально это явление легче обнаружить методами биотестирования на ранних этапах онтогенеза растения. Поскольку первичные меристемы растений являются наиболее радиочувствительной частью формирующегося растения, то в качестве тест-систем для выявления эффектов воздействия радиации чаще всего используют семена и проростки. При развитии зародыша, прорастании семени, на стадии проростка степень радиационного поражения по морфологическим аномалиям зависит от степени зрелости зародыша или возраста проростка на момент облучения. Известно, что облучение

зародыша семени в фазе проэмбриогенеза приводит к повреждению всех частей формирующегося растения. Степень лучевого повреждения растения тем выше, чем более ранний этап формирования проходит растение, и чем меньше клеток имеет проэмбрио на момент облучения.

Также информативными тест-объектами для оценки радиационных эффектов у растений являются «гамма-проростки». При сильном радиационном повреждении меристем зародыша семени появляются лишенные образовательных тканей проростки, по виду экспериментального острого облучения получившие название « γ -проростки». Данные проростки лишены нормально функционирующих меристем, что прекращает их рост делением. Гамма-проростки могут достигнуть предельного возможного размера только по механизму растяжения клеток [Гродзинский, 1989].

1.4. Способы изучения радиационных эффектов растений

Лучевые реакции растений изучаются как на территориях с техногенным радионуклидным загрязнением, так и на участках с аномально высоким уровнем естественного радиационного фона (ЕРФ) Земли. Основные участки натуральных исследований влияния техногенного загрязнения это:

- 1) специальные исследовательские полигоны закрытых предприятий военно-промышленного комплекса, действовавшие на начальных этапах развития ядерных технологий;
- 2) территории, загрязненные в результате радиационных аварий;
- 3) полигоны испытаний ядерного оружия после окончания их проведения;
- 4) зоны влияния действующих предприятий ядерного топливного цикла и места захоронения радиоактивных отходов.

Кроме этого, анализ радиационных эффектов у растений ведется на экспериментальных установках:

- 1) с использованием технологических каналов атомных электростанций (АЭС);
- 2) на специально созданных гамма-полях, в гамма-оранжереях, при размещении открытого источника нейтронов (реактора без защиты) в различных типах фитоценозов;

- 3) в модельных лабораторных экспериментах с использованием специальных технических устройств и/или радионуклидов как источников излучения [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980; Действие ионизирующей радиации..., 1988; Антропогенная радионуклидная аномалия..., 1991; Щеглов, 2000; Переволоцкий, 2006; Радиоэкологические чтения..., 2009; Алексахин, Гераськин, 2015].

Полигоны с техногенным радиоактивным загрязнением – оборотная сторона освоения энергии атома в мирных и военных целях. На объектах имелись специальные площадки для натуральных наблюдений и полевых экспериментов по изучению миграции радионуклидов и действия ионизирующих излучений в среде обитания растений. Например, в бывшем СССР такие исследования велись на базе химкомбината «Маяк» в Челябинской области (опытная научно-исследовательская станция (ОНИС) НПО «Маяк»), в лаборатории «Б» в Снежинске (Челябинск-70), в институте биологии Уральского филиала АН СССР на экспериментальной базе в Миассово, в филиалах №4 и №1 Института биофизики Минздрава СССР. В США аналогичные исследования проводились на предприятиях, связанных с начальными этапами производства ядерного оружия и переработкой радиоактивных отходов в Ок-Ридже, Хэнфорде, в районе Саванна Ривер. В России и Казахстане до настоящего времени исследования проводятся и на бывших полигонах испытания ядерного оружия (Новая земля, Семипалатинск), а также на территориях, загрязненных в результате аварий на предприятиях атомной промышленности.

В качестве объектов для биоиндикационных исследований в настоящее время используются зоны вокруг действующих предприятий ЯТЦ по добыче, переработке и хранению радиоактивных материалов. Это территории горно-металлургических урановых предприятий (карьеры, рудники, промплощадки, хвостохранилища, рудные склады), для которых характерно загрязнение ТЕРН уранового и ториевого рядов (Забайкальский горнообогатительный комбинат в Читинской области). Можно выделить территории химико-металлургических предприятий по производству ядерных материалов с приоритетным загрязнением радионуклидами урано-

вого и ториевого рядов (Москва, Электросталь, Новосибирск, Глазов), а также промплощадки и хранилища физико-технологических и радиохимических предприятий по производству ядерных материалов (НПО «Маяк», Сибирский химкомбинат, Горно-химический комбинат) с загрязнением радиоцезием, радиостронцием, изотопами урана и плутония. Нередко радиоактивное загрязнение этих территорий сопровождается повышенным содержанием токсичных химических соединений фтора, бериллия, ртути, меди, мышьяка, никеля, свинца, цинка, хрома.

Полигоны с техногенным радиоактивным загрязнением часто объединяют под термином «радиационные заповедники». Так, авария на химкомбинате «Маяк» в Челябинской области в 1957 году привела к образованию Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). Здесь в 1966 году по инициативе радиоэкологов В. М. Ключковского и Е. А. Федорова был создан Восточно-Уральский государственный заповедник – первый радиационный заповедник. Практика показала отсутствие приемлемых по экономическим показателям способов эффективной дезактивации сильнозагрязненных радионуклидами обширных территорий (тыс. га). Создание радиационных заповедников обеспечивало защиту населения за счет его переселения на «чистые» территории и вывода загрязненных земель из хозяйственного использования. Радиационные заповедники реально существовали на ядерных полигонах в Семипалатинске (Республика Казахстан) и на Новой Земле и «юридически» были оформлены в зонах радиоактивного загрязнения на Южном Урале и в Чернобыле.

Радиационные заповедники служили прежде всего временной мерой защиты населения. Однако фундаментальные радиоэкологические исследования, проводимые на этих территориях, значительно обогатили практику радиоэкологии. Следует отметить некоторые положения из опыта работ на ВУРСе и в ближней зоне аварии на ЧАЭС, важные для радиобиологии растений. Опыт ВУРСа показал, что загрязненная радионуклидами сельскохозяйственная продукция может являться основным источником внутреннего облучения населения, при этом доза внутреннего облучения (и суммарная доза) может быть уменьшена за счет исключения поступления радионуклидов с продуктами питания (в том числе

растительными). На основе опыта ВУРСа была разработана система защитных мероприятий, регулирующая поступление радионуклидов из сельскохозяйственной продукции и снижающая дозовые нагрузки от внутреннего облучения на человека на загрязненных территориях, и было показано, что регулирование внутреннего облучения населения (в том числе суммарного облучения) технологически проще и эффективнее, чем регулирование внешнего облучения. Выявленные в результате исследований в зоне отчуждения ЧАЭС визуальные признаки радиационного поражения растительности легли в основу биоиндикационного зонирования территории, но не ограничили территорию по радиационной опасности для населения. В зоне аварии ЧАЭС площадь с визуальными последствиями лучевого поражения растительности меньше зоны, где законодательно ограничивается ведение хозяйственной деятельности человека (вплоть до отселения) вследствие превышения санитарно-гигиенических норм, прежде всего по содержанию радионуклидов в сельскохозяйственной продукции [Крупные радиационные аварии..., 2001; Радиоэкологические чтения..., 2009; Радиоэкологические последствия..., 2018].

На Земле существуют области с повышенным ЕРФ за счет космического излучения и продуктов его взаимодействия с атмосферой планеты. Это высокогорные районы, где уровень влияния космического излучения выше, чем на равнинных территориях. Мощность дозы космического излучения на земной поверхности зависит от географической широты: в высоких широтах она в 2 раза больше, чем в экваториальном поясе.

Участки с аномалиями ЕРФ могут быть связаны с составом пород. Встречаются обширные районы с повышенным содержанием урана во всех компонентах экосистем: в США (плато Колорадо, урановые месторождения в штатах Вайоминг, Дакота, Невада, Вашингтон); на западе Аргентины вдоль Бразильского горного щита; на юге Африки; в Европе – во Франции, Чехии, Словакии.

Способы искусственного облучения растений дают возможность изучать радиационные эффекты в строго контролируемых условиях. Можно выделить следующие подходы:

- многолетние (10–15 лет) полевые эксперименты для моделирования условий радиоактивного загрязнения (при внесении различных радионуклидов в экосистему) – отечественная школа;
- экспериментально созданные гамма-поля (^{60}Co или ^{137}Cs) в лесных и агроэкосистемах – зарубежная и отечественная школа;
- помещение в естественный фитоценоз (тропические дождевые, субтропические и широколиственные леса) реактора без защиты – США и Франция;
- экспериментальное моделирование условий радиоактивного загрязнения различными радионуклидами в искусственных экосистемах – отечественная школа и школы ряда стран.

Гамма-поле (γ -поле) – участок, окруженный защитным валом или стеной (аналог – гамма-оранжерея). В центре участка, в шахте, помещается источник γ -излучения, который с помощью дистанционного устройства выводится из шахты и фиксируется на определенной высоте над уровнем почвы. Для регистрации эффектов и ухода за растениями источник опускается в шахту. В случае цилиндрического или точечного источника равные дозы получают растения, высаженные по концентрическим окружностям вокруг источника. На гамма-полях в качестве источника излучений использовали ^{60}Co активностью около 2,5 кКи ($92,5 \cdot 10^3$ ГБк), в гамма-оранжереях – около 0,2 кКи ($7,4 \cdot 10^3$ ГБк). В 1965–75 годах на территории Восточно-Уральского государственного радиационного заповедника на Опытной научно-исследовательской станции (ОНИС) для облучения природных экосистем был сооружен самый крупный в Европе точечный источник γ -излучения – 32 кКи ($1,184 \cdot 10^6$ ГБк). Здесь в течение нескольких недель облучались большие участки лесных и луговых сообществ. На основе данных, полученных с его помощью, в строго контролируемых условиях и при точной дозиметрии удалось описать особенности лучевого поражения леса и закономерности пострадиационного восстановления лесов. Аналогичное облучение и описание лучевых эффектов сделаны и для лугового сообщества.

Моделирование условий поступления радионуклидов в экосистемы для выявления закономерностей их распределения проводилось в серии экспериментов под руководством Н. В. Тимофеева-

Ресовского, который в 1955–64 годах заведовал отделом биофизики в Институте биологии УФАН СССР в Свердловске и работал на биостанции, основанной на озере Большое Миассово в Ильменском заповеднике.

«Собственно радиационно-биогеоценологические опыты проводились в модельных пресноводных и наземных биогеоценозах (лабораторные водоемы в сосудах и бачках, серии слабопроточных бачков, специальные слабопроточные пруды, наружные большие ящики с почвой и растительным покровом и опытные площадки) с внесением тех или иных радиоизотопов в воду или почву. Для 18 различных радиоизотопов было установлено четыре типа их распределения по основным компонентам водоема (вода, грунт и биомасса): гидротропы, эквитропы, педотропы и биотропы».

В 1951 году в Брукхейвенской национальной лаборатории США было сооружено гамма-поле, где облучение носило хронический многолетний характер (20 ч/сут). Данное поле предназначалось для облучения сельскохозяйственных растений и получения радиационно-индуцированных мутантов. Интересно отметить, что случайно через несколько лет по эффекту пожелтения и отмирания хвои у деревьев, произрастающих на краях гамма-поля, была обнаружена высокая радиочувствительность сосны. По существовавшим ранее представлениям мощности доз облучения на окраине гамма-поля не должны были привести к лучевому поражению древесных растений. Обнаруженные эффекты поражения сосны стали стимулом проведения исследований по радиочувствительности растений. Сосна оказалась наиболее радиочувствительным высшим растением и стала широко использоваться в радиоэкологических исследованиях как биоиндикатор радиационного воздействия. Сосна, согласно рекомендациям Международной комиссии по радиационной защите (МКРЗ), включена в число референтных организмов, предназначенных для обоснования активно разрабатываемой в настоящее время методологии радиационной защиты окружающей среды и экологического нормирования радиационных воздействий на экосистемы [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Гродзинский, 1989; Антропогенная радионуклидная аномалия..., 1991; Алексахин, Гераськин, 2015].

Позднее в районе аварии на ЧАЭС было обнаружено, что ель *Picea abies* (L.) Karst обладает более высокой радиочувствительностью, чем сосна *Pinus sylvestris* L. [Кобузов, Таскаев, 2007].

1.5. Радиочувствительность растений

В общем виде под радиочувствительностью биологической системы понимают степень реакции (радиационного поражения) этой системы в ответ на воздействие ионизирующей радиации (излучения).

Степень радиационного поражения оценивают по изменению показателя, выбранного критерием оценки радиочувствительности. При сравнении радиочувствительности различных биологических систем должны использоваться адекватные критерии, легко регистрируемые в сравниваемых системах. Для оценки радиочувствительности организмов в качестве критерия обычно используют изменение выживаемости (смертности) либо показатели, однозначно связанные с выживаемостью (смертностью) в данном диапазоне доз (рис. 1).

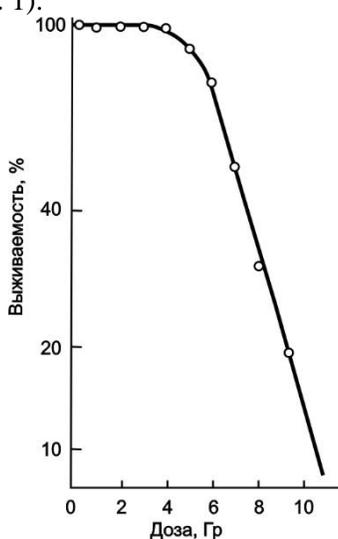


Рис. 1. Кривая выживаемости клеток в полулогарифмической системе координат (γ -облучение апикальной меристемы корней проростков гороха *Pisum sativum* L.) [Гродзинский, 1989]

Мерой (количественной оценкой) радиочувствительности является доза облучения, при которой возникает регистрируемый эффект.

Какими способами можно количественно оценить чувствительность различных биологических объектов к действию радиации? Основным экспериментальным приемом является построение дозовых зависимостей (кривые «доза-эффект»), интерпретация параметров которых различна для молекулярно-клеточного и организменного уровня рассмотрения эффектов облучения. В общей радиобиологии и радиобиологии растений на графиках дозовых зависимостей клеточного уровня традиционно отражают количество не погибших, а выживших после облучения объектов [Гродзинский, 1989; Радиация и патология..., 2005]. Такие кривые называются «кривые выживаемости», они представляются в полулогарифмических координатах и различаются в зависимости от вида излучения и мощности дозы. Например, при действии плетноизирующего излучения в полулогарифмических координатах они представлены линейной зависимостью, а при облучении редкоизирующими излучениями на графике имеется «плечо» и линейный участок (рис. 2).

Для дискретных/одноклеточных объектов по кривым их выживаемости находят величину такой дозы облучения, которая достаточна для того, чтобы в среднем в каждой клетке, подвергнутой облучению, возникло по одному летальному повреждению, то есть число треков излучения в среднем равно числу пораженных «мишеней». Эта доза обозначается D_0 и измеряется в Грех (Гр). С учетом случайности распределения событий попадания при дозе облучения, равной D_0 , в эксперименте выживает $\sim 37\%$, а погибает $\sim 63\%$ клеток. Иногда дозу D_0 называют D_{37} , что в случае экспоненциальных зависимостей (рис. 2, Б) одно и то же, но для кривых, имеющих плечо, величины D_0 и D_{37} , различны (рис. 2, А).

Величина дозы D_0 (D_{37}) служит мерой радиочувствительности/радиорезистентности клеток и определяется по кривой выживаемости как доза, при которой выживает $\sim 37\%$ клеток от исходного количества. Чем больше доза D_0/D_{37} , тем выше устойчивость клеток к облучению (радиорезистентность), меньше радиочувствительность (радиопоражаемость).

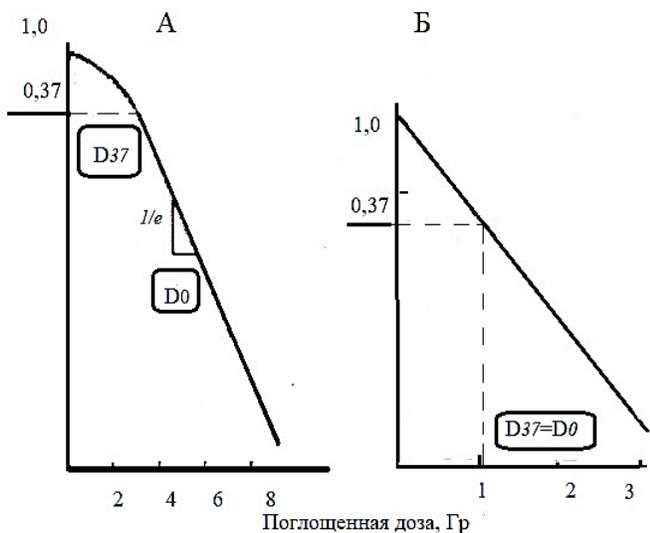


Рис. 2. Вид в полулогарифмических координатах и параметры кривых выживаемости при действии: (А) редко- и (Б) плотноионизирующих излучений, полученные для оценки радиочувствительности одноклеточных объектов [Гродзинский, 1989; Радиация и патология..., 2005]

Параметры дозовых зависимостей организменного уровня имеют несколько иную интерпретацию. Для количественного изучения радиочувствительности организма используют кривые смертности или кривые, отражающие изменение ростовых, продукционных или других показателей. В данном случае при построении кривых на оси абсцисс откладывают дозы облучения, а на оси ординат – процент гибели или процент снижения величины регистрируемой тест-функции в строго определенные сроки наблюдения. Чаще всего кривая в линейных координатах имеет S-образную форму.

Традиционным количественным показателем (мерой) радиочувствительности организменного уровня является величина ЛД₅₀ (среднесмертельная доза) или ЕД₅₀ (среднеэффективная доза). На кривой зависимости «доза-эффект» величина ЛД₅₀ соответствует

дозе, при которой наблюдается гибель 50% организмов, а величина ED_{50} – дозе, при которой наблюдается снижение на 50% любого другого показателя, кроме смертности.

В качестве количественного показателя радиочувствительности часто используют долю клеток с хромосомными перестройками, так как число таких хромосомных aberrаций зависит от дозы облучения и коррелируют с выживаемостью.

Видовая специфичность радиочувствительности – это зависимость радиочувствительности от видовой принадлежности организма.

Диапазон радиочувствительности представителей фитоценозов чрезвычайно широк. Хвойные породы деревьев отличаются высокой радиочувствительностью, сравнимой с радиочувствительностью человека, и характеризуются величиной LD_{50} в пределах 0,4–1,2 кР (около 4–12 Гр). Лиственные породы в 5–10 раз устойчивее хвойных: LD_{50} в пределах 2–10 кР (около 20–100 Гр). Травянистые растения, в свою очередь, в среднем на порядок устойчивее к действию излучения, чем древесные. Низшие растения (мхи, водоросли, лишайники) исключительно устойчивы к облучению, и угнетение их жизнедеятельности наблюдается при кумулятивных дозах в десятки кР (сотни Гр).

Широкие диапазоны колебаний радиочувствительности различных видов делают возможным проведение научных исследований с целью поиска корреляционных показателей между радиочувствительностью и различными характеристиками клетки. Теоретической основой для этого является теория «мишени» (мишень – чувствительный объем внутри клетки, поражение которого приводит к регистрируемому эффекту – гибели клетки). Гибель большинства видов клеток при действии ионизирующих излучений обусловлена главным образом разрывами молекул ДНК, поэтому на роль «мишени» претендуют прежде всего ядра клеток. Удастся зарегистрировать взаимосвязь между некоторыми количественными параметрами клеточного ядра (содержанием ДНК в ядре, объемом интерфазного ядра и хромосом, количеством нуклеотидов в ДНК на одну хромосому) и уровнем радиостойчивости растений и представителей других царств живого.

Анализ содержания ДНК в ядре позволил разделить по радиочувствительности организмы разных видов на группы, названные радиотаксонами.

Радиотаксон – группа видов организмов, объединенных общей регрессионной линией, связывающей радиоустойчивость и содержание ДНК в ядре. Данный термин предложен английским радиобиологом А. Х. Сперроу [Алексахин, Гераськин, 2015].

В пределах одной группы (радиотаксона) уровень радиоустойчивости связан с содержанием ДНК в клеточном ядре обратно пропорциональной зависимостью (рис. 3).

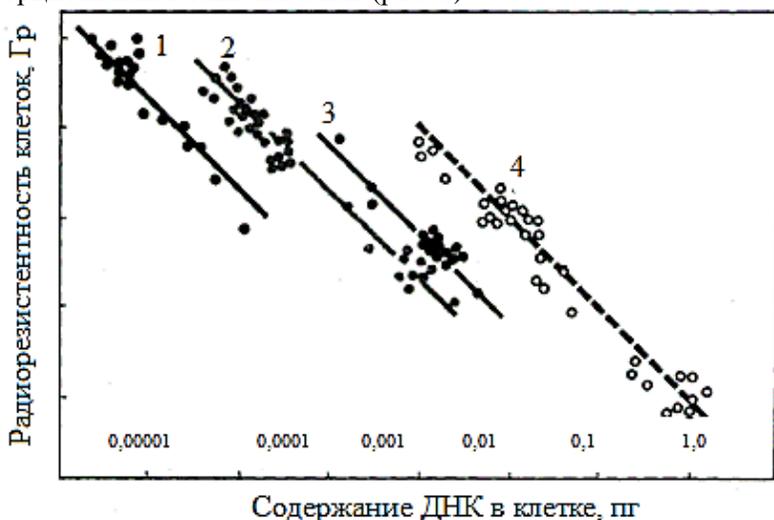


Рис. 3. Зависимость радиорезистентности, измеряемой дозой облучения D_0 , от содержания ДНК в клетках. Для групп клеток радиотаксонов, которым соответствует каждая из прямых, радиорезистентность уменьшается пропорционально увеличению содержания ДНК. 1, 2, 3, 4 – номера радиотаксонов [Корогодин, 1985]

Оказалось, что каждый радиотаксон объединяет организмы различных видов со сходной структурной организацией генетического аппарата. По уровню структурной организации генетического аппарата большинство живых организмов также можно разделить на четыре группы (кариотаксона): РНК-вирусы и мелкие вирусы с однонитевой ДНК; организмы с двунитевой ДНК (вирусы, бактерии, включая сине-зеленые водоросли); гаплоидные

организмы (многие грибы и водоросли, у которых молекула ДНК организована в хромосомы и в вегетативно размножающихся клетках содержится по одному набору хромосом); диплоидные организмы (некоторые грибы на определенных стадиях жизненного цикла и водоросли, все высшие растения, животные и человек). Выделенные А. Х. Сперроу группы радиотаксонов соответствовали кариотаксонам.

Почему выделяются четыре линии регрессии, которые параллельны друг другу; почему зависимость радиоустойчивости видов от содержания ДНК в клеточном ядре не укладывается на одну регрессионную линию?

В. И. Корогодиным [Корогодин, 1985] введено понятие «надежность генома», что позволяет количественно охарактеризовать взаимосвязь радиоустойчивости со структурной организацией генома и обосновать выделение 4-х типов радио/кариотаксонов. Чем больше требуется энергии излучения, чтобы нанести летальные для клетки повреждения в ДНК, тем генетический аппарат относительно радиорезистентнее, надежнее. Усложнение структурной организации генома увеличивает относительную радиоустойчивость клеток. Для оценки величины надежности генома В. И. Корогодиным предложено использовать произведение D_0C , где C – содержание ДНК в клетке (табл. 1). Среднее значение этой величины для организмов, относящихся к одному кариотаксону, обозначает надежность генома организмов данного кариотаксона. При переходе от 1-го кариотаксона к 4-му надежность генома увеличивается почти в 600 раз. При этом содержание ядерной ДНК в клетках организмов от 1-го и до 4-го кариотаксона увеличивается на четыре-шесть порядков. Если бы надежность генома не зависела от уровня его структурной организации, то с увеличением содержания ДНК радиоустойчивость клеток к повреждению ДНК уменьшалась бы намного резче. По сделанным оценкам, в случае действия ионизирующих излучений для клеток человека D_0 была бы близка к 0,01 Гр, что на два порядка меньше, чем в действительности. Снижающий радиоустойчивость эффект увеличения содержания ДНК в геноме компенсируется ступенчатыми повышениями надежности генома при переходе от одного кариотаксона к другому.

Таблица 1. Содержание ДНК и надежность генома у организмов разных кариотаксонов [Корогодин, 1985]

Кариотаксон	Содержание ДНК на геном, пг	Надежность генома, 100 эВ
1	$10^{-6} \div 10^{-4}$	1,2
2	$3 \cdot 10^{-5} \div 3 \cdot 10^{-2}$	10,7
3	$10^{-3} \div 10^{-1}$	45,8
4	$10^{-2} \div 10^2$	610,5

Усложнение генома определяет возрастание радиорезистентности ДНК к летальным повреждениям. В настоящее время принято считать, что это связано с совершенствованием репарационных систем клетки в процессе эволюции [Гераськин и др., 2021].

Не для всех видов растений выявляется принадлежность к радиотаксону. Более строгие корреляции выявляются между объемом интерфазного ядра и объемом интерфазных хромосом [Гродзинский, 1989]. Для растений существует четкая прямая зависимость между радиочувствительностью и размером хромосом в стадии интерфазы. Виды растений с небольшими хромосомами, как правило, характеризуются высокой радиоустойчивостью (низкой радиочувствительностью). Из сравнения размеров интерфазных хромосом хвойных и лиственных пород следует, что у хвойных деревьев хромосомы в среднем в 10 раз крупнее, чем у лиственных, а сравнение радиочувствительности лиственных и хвойных пород выявляет на порядок большую радиочувствительность последних [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980; Действие ионизирующей радиации..., 1988; Кобузов, Таскаев, 1994; Радиоэкологические последствия..., 2018].

1.6. Модификация радиочувствительности

В условиях острого облучения фактическая радиочувствительность растений может несколько отличаться от предсказанной по размерам интерфазных хромосом. Какие факторы в различных условиях облучения могут влиять на радиоустойчивость растений? Проявления поражающего действия радиации (радиационный эффект) у растений, как и у других биологических объектов, зависят от множества условий: вида и геометрии поля излучения, поглощенной дозы облучения, времени и скорости ее накопления (мощности дозы), влажности, температуры, газового состава

среды, фазы жизненного цикла (стадии онтогенеза) организма и других.

Изменение радиоустойчивости под влиянием определенных воздействий или внешних условий называют ее модификацией.

Под влиянием модифицирующих факторов радиочувствительность растений может меняться не более чем в 2–3 раза по сравнению с предсказанной на основе цитогенетических характеристик ядра.

Все внешние факторы, влияющие на *интенсивность клеточного деления* вегетативных и генеративных клеток, модифицируют радиочувствительность растительного организма, поскольку радиочувствительность зависит от количества делящихся на момент облучения клеток. Соматические клетки проходят несколько стадий во время клеточного цикла. Фаза деления клетки – митоз, стадии вне митоза – интерфаза. Самыми радиочувствительными клетки оказываются во время митоза. Радиочувствительность в пределах вида пропорциональна количеству делящихся клеток организма в момент облучения и связана с митотическим индексом – процентом клеток, которые находятся в стадии деления. Апикальные меристемы могут рассматриваться как «критические системы» вегетирующих растений в условиях облучения. Размеры клеточного ядра в апикальной меристеме древесных растений значительно больше, чем в других тканях. В среднем они в 1,3 раза превышают размеры боковой (камбиальной) меристемы древесных растений. При облучении древесных растений в сублетальных дозах сначала приостанавливается рост верхушечного побега, при этом радиальный рост продолжается. Темп митотического деления в клетках апикальной меристемы затем может восстановиться. Уровень облучения, близкий к летальной дозе, вызывает полное усыхание верхушечной почки. Угнетение роста верхушечного побега может сопровождаться морфологическими изменениями. Однако в целом вегетативный рост растений более радиоустойчив, чем процессы развития и функционирования генеративных систем. Генеративные органы (генеративная фаза онтогенеза) являются «критическими системами» в условиях хронического облучения. У хвойных и лиственных древесных растений в условиях

хронического облучения первыми поражаются генеративные процессы: задерживается оплодотворение, фиксируется большая частота хромосомных aberrаций в виде мостов и микроядер в клетках, снижается количество образованных полноценных семян [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980; Кальченко и др., 1993; Гераськин и др., 2021]. У травянистых цветковых растений радиочувствительность изменяется в течение всего онтогенеза и возрастает в генеративных фазах (гаметогенез), во влажных семенах (молочная, восковая спелость) и на стадии проростка [Гродзинский, 1989].

Радиобиологический эффект растений зависит также от скорости деления/продолжительности клеточного цикла. Это обуславливает возможности модификации радиочувствительности в зависимости от мощности дозы.

Рассмотрим вначале острое облучение, при котором радиочувствительность прямо пропорциональна скорости деления клеток (обратно пропорциональна продолжительности клеточного цикла). Как следствие, на острое облучение сильнее реагируют быстрорастущие растения (при благоприятных погодных условиях, в периоды активного роста). В условиях хронического облучения радиочувствительность прямо пропорциональна продолжительности клеточного цикла, то есть чем больше продолжительность клеточного цикла, тем больше радиочувствительность и радиобиологический эффект. Как следствие, на хроническое облучение сильнее реагируют медленно растущие растения. Радиобиологический эффект более выражен у медленно растущих растений, так как большее число ионизаций будет приходиться на стадию делящихся радиочувствительных клеток.

Сравнение радиочувствительности травянистых и древесных растений показало, что в условиях острого облучения поражающая доза (летальные и сублетальные поражения) для древесных растений в 2–3 раза меньше, чем для травянистых. В условиях хронического облучения поражающая доза может различаться в 10 раз. Таким образом, древесные растения в условиях острого облучения в 2–3 раза радиочувствительнее травянистых, и в 10 раз – в условиях хронического, что связано с разной скоростью роста/продолжительностью клеточного цикла. Однако при полном

зимнем покое хроническое облучение деревьев в 3 раза менее эффективно, чем при облучении в летний период. Это связано с: 1) почти полным прекращением деления клеток в эти периоды; 2) уменьшением объема клеточного ядра в интерфазе зимой (в 1,65 раза) [Современные проблемы..., 1971].

Причины меньшей радиостойчивости репродуктивных органов растений по сравнению с вегетативными при хроническом облучении связывают: 1) с размерами хромосом и 2) с продолжительностью клеточного цикла. Размеры ядра и хромосом в профазе мейоза значительно превышают размеры хромосом в соматических клетках во время митоза. Время прохождения ранних стадий мейоза у высших растений сильно варьирует. Мейоз является более длительным процессом по сравнению с митозом, особенно если сравнивать длительность стадий профазы [Биоиндикация..., 1999].

Итак, наиболее радиочувствительными (наименее радиорезистентными) у растений являются генеративные ткани и апикальные меристемы.

На примере древесных растений можно проследить следующую последовательность проявления лучевых эффектов (по возрасту поглощенной дозы):

- стимуляция роста и развития (эффект признается не всеми исследователями);
- возрастание частоты хромосомных aberrаций в соматических и генеративных клетках;
- изменение протекания генеративных процессов и снижение способности к образованию полноценных пыльцы и семян;
- изменение/замедление роста и развития, морфологические аномалии у вновь формирующихся побегов;
- стерильность пыльцы и семян;
- летальные эффекты [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Гродзинский, 1989, Антропогенная радионуклидная аномалия..., 1991; Кобузов, Таскаев, 2007, Гераськин и др., 2021].

Тема 2. Прямые радиационные эффекты растений – «радиационные ожоги». Эффекты хронического облучения и пострадиационное восстановление

2.1. «Радиационные ожоги» как биоиндикационные показатели зонирования территорий радиационных аварий

Реакции биологических систем непосредственно на облучение, наблюдаемые на всех уровнях системы организации, называются прямыми радиационными эффектами. На надорганизменном уровне (популяционный, фитоценотический, биогеоценотический) прямые эффекты часто называются первичными радиационными эффектами.

Реакции растительного организма непосредственно на облучение, наблюдаемые за относительно короткий период (острый период) после воздействия при достаточно высоких дозах, являются прямыми радиационными эффектами и называются «радиационными ожогами» растений.

Реакции растительного организма непосредственно на облучение, наблюдаемые за относительно продолжительный период в условиях хронического облучения, называются прямыми радиационными эффектами хронического облучения.

Последствия «радиационных ожогов» – это летальные и сублетальные эффекты у представителей фитоценозов. Летальные эффекты у растительности используются для сравнительной оценки экологической опасности в зонах влияния предприятий с различным составом выбросов. Непосредственные эффекты острого периода используются как визуальные биоиндикационные признаки, по которым производится зонирование территорий радиационных аварий в «острый» период. Размеры территорий с признаками поражения растительности на зоне ЧАЭС выделяют по степени поражения: 600 га – летальные эффекты (гибель лесов); 3000 га – сублетальные эффекты; 12000 га – средняя степень поражения. На территории ВУРСа отмечено 2000 га с различной степенью поражения растительности. Визуальные признаки зоны радиационного

поражения растительности легли в основу биоиндикационного зонирования территорий ВУРСа, а затем – 30-километровой зоны ЧАЭС.

Радиационные эффекты у сосны наблюдали на территории головной части ВУРСа весной 1958 года, когда начались активные ростовые процессы. Это могли быть деревья с желто-коричневой усохшей хвоей и частично или полностью пожелтевшими побегами, что привело в дальнейшем к усыханию крон, а через 2–3 года после аварии – к гибели части пораженных деревьев [Крупные радиационные аварии ..., 2001]. Загрязнение радиостронцием в диапазоне сильного поражения и сублетальных эффектов характеризовалось для сосны пороговыми величинами плотности загрязнения в 1,5–1,8 МБк/м² и 3,7–7,4 МБк/м² соответственно. На основе визуальных биоиндикационных признаков выделены три зоны степени радиационного поражения растительности (табл. 2).

Зонирование территории аварии на ЧАЭС по степени поражения леса включало выделение четырех зон:

- зона полной гибели хвойных пород, так называемый «Рыжий лес» (уровни поглощенных доз по внешнему γ -облучению в 1986–87 годах составили 8 000–10 000 рад (80–100 Гр) при максимальной мощности экспозиционной дозы 500 мР/час (5 мГр/час);
- зона сублетальных поражений (поглощенная доза 1 000–8 000 рад (10–80 Гр), мощность экспозиционной дозы 200–250 мР/час (2–2,5 мГр/час);
- зона среднего повреждения (поглощенная доза 400–500 рад (4–5 Гр), мощность экспозиционной дозы 50–200 мР/час (0,5–2 мГр/час) и
- зона слабого поражения (поглощенная доза 50–120 рад (0,5–1,2 Гр), мощность экспозиционной дозы 20 мР/час (0,2 мГр/час).

Однако эти признаки лучевого поражения растительности ограничили территорию по радиационной опасности для населения.

Таблица 2. Первичные радиационные эффекты у древесных растений [Крупные радиационные аварии..., 2001]

Степень поражения	Сосна			Береза	
	Средняя поглощенная доза, Гр		Признаки поражения и территория их проявления	Средняя поглощенная доза, Гр	Признаки поражения и территория их проявления
	Хвоя	Почки			
Заметное и сильное	5-10	2-4	Неполное повреждение крон – усыхание и отпад хвои в нижней части кроны, снижение прироста побегов и древесины. Площадь территории с признаками поражения 200–250 км ² с пороговой плотностью загрязнения 1,5–1,8 МБк/м ² по Sr ⁹⁰	40–60	Отмирание кроны у 1% деревьев, усыхание около 30% подроста, неполноценность семян. Площадь территории с признаками поражения 15 км ² с пороговой плотностью загрязнения 37–59 МБк/м ² по Sr ⁹⁰
Сублетальное	10-20	5-10	Сильное повреждение кроны с усыханием 95%, остановка роста. Площадь территории с признаками поражения 80 км ² с пороговой плотностью загрязнения 3,7–7,4 МБк/м ² по Sr ⁹⁰	100–150	Отмирание кроны у 30% деревьев, усыхание до 70% подроста. Площадь территории с гибелью 50% деревьев около 3 км ² при пороговой плотности загрязнения более 140 МБк/м ² , с гибелью 10% деревьев – около 12 км ² при минимальной плотности загрязнения 92 МБк/м ² по Sr ⁹⁰
Летальное	20-40	10-20	Полная гибель всего древостоя сосны к осени 1959 года. Площадь территории с гибелью насаждений около 50 км ² при минимальной плотности загрязнения 6,3–7,4 МБк/м ² по Sr ⁹⁰		Полной гибели всего древостоя березы не отмечено
Летальная доза для хвои сосны – 30–50 Гр, для почек 15–25 Гр				Летальная доза для почек березы – более 200 Гр	

Зоны с законодательным введением ограничений для человека введены законом «О социальной защите граждан, подвергшихся воздействию радиации вследствие катастрофы на Чернобыльской АЭС» от 15 мая 1991 года № 1244-1.

Действие Закона распространяется на территории, подвергшиеся радиоактивному загрязнению вследствие катастрофы на Чернобыльской АЭС, из которых в 1986 году и в последующие годы проведена эвакуация и отселение граждан, и на которых начиная с 1991 года среднегодовая эффективная эквивалентная доза облучения населения превышает 1 мЗв (0,1 бэр); на которых начиная с 1991 года плотность радиоактивного загрязнения почвы цезием-137 превышает 37 кБк/м² (1 Ки/км²). Указанные территории подразделяются на следующие зоны: зона отчуждения; зона отселения; зона проживания с правом на отселение; зона проживания с льготным социально-экономическим статусом. Границы этих зон и перечень населенных пунктов, находящихся в них, устанавливаются в зависимости от изменения радиационной обстановки и с учетом других факторов и пересматриваются Правительством Российской Федерации не реже чем один раз в пять лет.

Зона отчуждения (именовавшаяся в 1986–1987 годах 30-километровой зоной, а с 1988 года до 15 мая 1991 года – зоной отселения) – территория вокруг Чернобыльской АЭС, а также часть территории Российской Федерации, загрязненная радиоактивными веществами вследствие катастрофы на Чернобыльской АЭС, из которых в соответствии с Нормами радиационной безопасности в 1986 и в 1987 годах население было эвакуировано.

Необходимо отметить, что на территории России с 2024 года прекращает существование зона отчуждения. Из списка исключены четыре населенных пункта в Брянской области, которые ранее относились к зоне отчуждения (Постановление Правительства Российской Федерации от 28 марта 2023 года № 490 «О признании утратившим силу постановления Правительства Российской Федерации от 8 октября 2015г. № 1074).

Зона отселения – часть территории Российской Федерации за пределами зоны отчуждения, на которой плотность загрязнения почв цезием-137 составляет свыше 15 Ки/км² (555 кБк/м²), или стронцием-90 свыше 3 Ки/км² (111 кБк/м²), или плутонием-239,

240 свыше $0,1 \text{ Ки/км}^2$. На территории зоны отселения, где плотность загрязнения почв цезием-137 составляет свыше 40 Ки/км^2 (1480 кБк/м^2), а также на территории зоны, где среднегодовая эффективная эквивалентная доза облучения населения от радиоактивных выпадений может превысить $5,0 \text{ мЗв}$ ($0,5 \text{ бэр}$), население подлежит обязательному отселению, переселению людей на указанные территории зоны отселения вплоть до снижения риска радиационного ущерба до установленного приемлемого уровня за прещается.

Зона проживания с правом на отселение – часть территории Российской Федерации за пределами зоны отчуждения и зоны отселения с плотностью загрязнения почв цезием-137 от 5 до 15 Ки/км^2 ($37\text{--}185 \text{ кБк/м}^2$). Граждане, проживающие в населенных пунктах этой зоны, в которых среднегодовая эффективная эквивалентная доза облучения населения превышает 1 мЗв ($0,1 \text{ бэр}$), и принявшие решение о выезде на другое место жительства, имеют право на возмещение вреда и меры социальной поддержки, установленные настоящим Законом.

Зона проживания с льготным социально-экономическим статусом – часть территории Российской Федерации за пределами зоны отчуждения, зоны отселения и зоны проживания с правом на отселение с плотностью радиоактивного загрязнения почвы цезием-137 от 1 до 5 Ки/км^2 ($37\text{--}185 \text{ кБк/м}^2$). В указанной зоне среднегодовая эффективная эквивалентная доза облучения населения не должна превышать 1 мЗв ($0,1 \text{ бэр}$)

В сельскохозяйственном обороте могут находиться земли с плотностью загрязнения Cs-137 до 1480 кБк/м^2 (40 Ки/км^2) и Sr-90 – до 111 кБк/м^2 (3 Ки/км^2).

2.2. Радиационные эффекты древесных растений

Радиационное воздействие на представителей древесного яруса леса приводит к поражению наиболее радиочувствительных органов и тканей (генеративные системы, ассимиляционный аппарат, апикальные и латеральные меристемы), оно может проявляться на различных стадиях жизненного цикла растений у вегетативных и

генеративных органов или целого организма и обычно классифицируется по степени поражения на летальную и сублетальную форму радиационного эффекта.

2.2.1. Летальные и сублетальные эффекты поражения ассимиляционного аппарата и апикальных меристем у побегов хвойных пород

К летальным эффектам ассимиляционного аппарата хвойных относится прежде всего поражение хвои и верхушечных почек. К визуальным признакам летального поражения хвои относятся так называемые «лысые побеги». Вначале фиксируется появление характерной желто-коричневой («рыжей», red) окраски с последующим отмиранием (некроз). Хвоя на побегах может опадать полностью, образуя «лысые побеги», или частично. В результате летальных эффектов у почек наблюдается гибель молодых побегов (рис. 4, Б (2) и Д).

Сублетальные эффекты у растений проявляются в виде прижизненных аномалий – радиоморфозов, возникающих в результате радиационного поражения точек/тканей возобновления роста (рис. 4 В и Г).

Радиоморфозы – прижизненные морфологические эффекты воздействия радиации, аномалии в строении органов (чаще всего побегов), наблюдаемые у жизнеспособного в условиях радиационного поражения растения.

Большинство аномалий неспецифичны, в качестве составляющих радиационного синдрома растений рассматривается весь комплекс признаков поражения. Широкий спектр летальных эффектов и радиоморфозов побегов сосны наблюдали в ходе экспериментальных работ на НПО «Маяк» с экспериментальным β -облучением леса при внесении в кроны деревьев радиоактивных изотопов стронция и в эксперименте с осенним γ -облучением леса при поглощенной дозе 2 Гр:

- желто-коричневая «рыжая» окраска хвои;
- отмирание хвои на побегах с образованием «лысых побегов»;
- летальные эффекты у почек и гибель молодых побегов;
- замена главного побега боковым в результате гибели верхушечной почки;

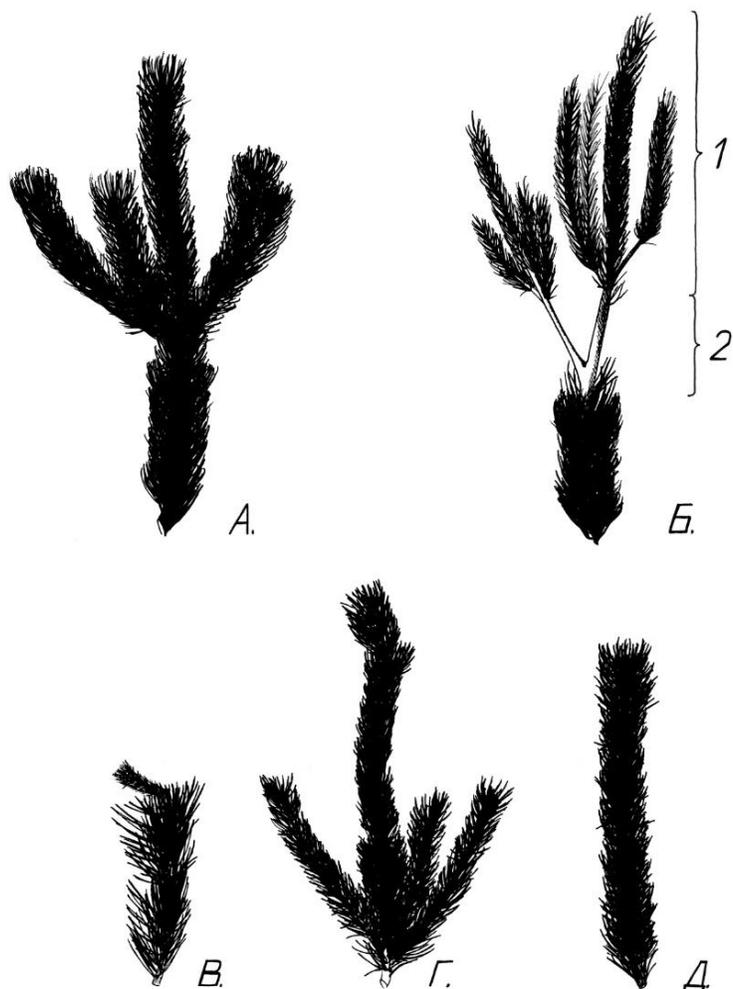


Рис. 4. Летальные эффекты и радиоморфозы побегов сосны, наблюдаемые при внесении радиострелция в кроны деревьев и в эксперименте с γ -облучением: А – контрольный побег; Б - отмирание хвои облученных (2) побегов сосны, при котором побеги следующего года (1) нормально развивались; В - замена главного побега боковым в результате гибели верхушечной почки; Г - изменение ориентации в пространстве и искривление побега; Д – отсутствие молодого побега в результате гибели верхушечной почки. Адаптировано с фотографий [Действие ионизирующей радиации..., 1988]

- изменение ориентации в пространстве и искривление побега;
- образование пучка побегов;
- формирование в верхней части побега крупной хвои;
- гигантизм.

Наблюдения в аварийной зоне ЧАЭС в 1986–87 годах несколько расширили перечень визуальных признаков сублетального радиационного поражения деревьев сосны *P. silvestris* и ели обыкновенной *P. abies* с наиболее выраженными явлениями нарушения/ослабления прироста и формы охвоенности побегов (рис. 5).

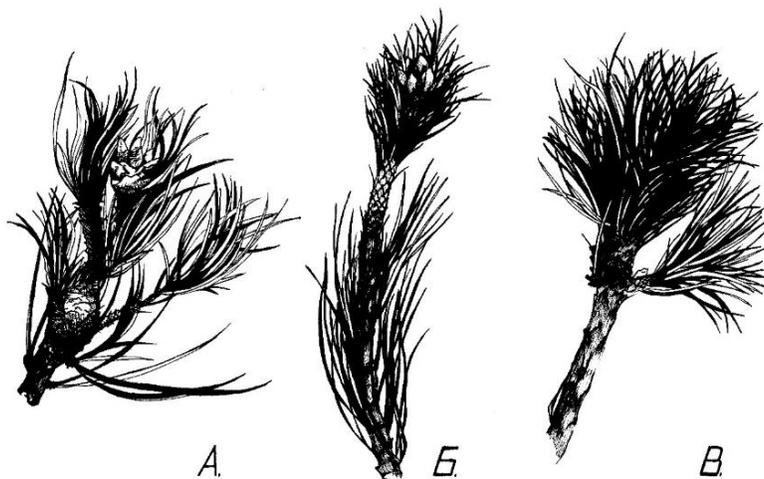


Рис. 5. Радиоморфозы побегов сосны, наблюдаемые в аварийной зоне ЧАЭС в 1986–87 годах: А – «ананасовидные» побеги в виде сильно укороченного аномального побега с утолщением у основания; Б – увеличение в размерах и аномальная форма вновь формирующихся верхушечных почек с сильным разрастанием почечных чешуй; В – «щетковидное» разрастание хвои, когда при угнетении роста побега отмечено аномально густое его охвоение. Адаптировано с фотографий [Кобузов, Таскаев, 1994; Кобузов, Таскаев, 2007].

При анализе радиационного воздействия на морфогенез побегов хвойных в зоне ЧАЭС следует учитывать, что ткани подверглись облучению в 1986 году на стадии интенсивного роста, что привело к столь часто наблюдаемым прижизненным аномалиям в

строении побегов. Сублетальные дозы облучения вызывали торможение роста хвой и побегов за вегетационный период 1987 года и изменение места, количества и формы при закладке новых почек. При закладке новых ростовых почек на сформированных в 1987 году побегах были характерны:

- изменение формы и размера почек,
- увеличенное количество почек на побеге,
- изменение места закладки новых почек, когда новые побеги закладывались не только на конце вторичного побега, но и в паузах хвоинок,
- изменение ориентации в пространстве относительно оси побега.

К началу следующего вегетационного периода некоторые из аномально заложенных почек погибали. Из уцелевших аномальных почек формировались пучки хвой или короткие толстые побеги со скрученной хвоей увеличенных размеров. Наблюдалось ослабление прироста и охвоенности побега. Новые почки на таких побегах не закладывались. При закладке большего, чем обычно, количества почек в последующий вегетационный период формировались «ведьмины метлы» – пучки побегов в верхушечной части. На отдельных деревьях верхушечные побеги частично продолжали рост, хотя их длина не превышала 5–15 см, а контрольный прирост за предыдущие годы превышал 40–50 см. Хвоя на таких побегах сохранилась лишь частично, чаще всего у основания или верхушки побега либо только с одной его стороны. Для ели обыкновенной *P. abies* отмечены также «когтевидные» израстания хвой, сильно увеличенная хвоя саблевидной формы, изогнутая к основанию побега [Козубов, Таскаев, 1994].

2.2.2. Радиоморфозы деревьев сосны в отдаленный период радиационной аварии

В последующий после острого периода временной интервал частота появления радиоморфозов снижается. На примере ближней зоны аварии на ЧАЭС показано, что спустя 2 года деревья, облученные в сублетальных дозах, полностью восстанавливали нормальный рост и почти не отличались от контрольных. Однако имеются подтверждения и того факта, что в отдаленный период (более

20 лет после выброса) фиксируется увеличенная частота морфологических аномалий у растений на загрязненных участках [Игонина и др., 2012]. Так, у растений сосны и ели и их ассимиляционного аппарата в ближней зоне аварии на ЧАЭС в условиях хронического уровня облучения наблюдали следующий ряд морфозов:

- изменение жизненной формы в результате формирования кроны по типу кустовой экобиоморфы;
- значительную ветвистость кроны, обусловленную подавлением верхушечных точек роста и активностью боковых почек, которые сформировали дополнительные ветви;
- бифуркации (разветвления) и фасциации (сращивания в виде ленты) стеблей;
- отсутствие хвои на некоторых побегах, то есть «лысые побеги»;
- изменение размера хвои (на некоторых побегах – удлинённая, на некоторых – укороченная);
- гигантизм побегов/хвои и некоторые другие проявления [Кобузов, Таскаев, 2007].

Повышенная частота морфологических аномалий у сосны в зоне отчуждения ЧАЭС наблюдалось в течение всего послеварийного периода как среди облученных растений, так и у их потомков. Бифуркации и фасциации стебля встречались у 43–100% деревьев исследованной выборки на территории «рыжего леса», с фоновой частотой этой аномалии до 6% в контрольных фитоценозах [Игонина и др., 2012].

Механизм сублетальных эффектов растений под действием радиации связывают со снятием апикального доминирования в результате поражения верхушечной почки осевого побега и снижением фитогормона ауксина в верхушечном побеге.

Ауксин перестает поступать в расположенные ниже точки роста и контролировать рост нижних побегов. В растениях содержание ауксина снижается при поглощенных дозах в диапазоне от 0,25 до 10 Гр. Ауксин в чистом виде чрезвычайно устойчив к облучению. Предполагают, что уменьшение количества ауксина вызывается нарушением биохимических процессов его синтеза, в который вовлечены несколько ферментных систем. На клеточном уровне к причинам морфологических изменений (радиоморфозов) можно отнести цитогенетические (радиационное повреждение

ДНК и нарушение/ингибирование процесса митотического деления клеток меристем) и физиологические (изменение фитогормонального равновесия), то есть нарушение функционирования апикальных меристем вызывает аномалии морфогенеза побегов растений из-за нарушений процесса гормональной регуляции роста. Молекулярные механизмы связаны с нарушениями нуклеинового (ДНК и рибосомальный аппарат синтеза белков) и липидного (автоокисление липидов) обмена [Современные проблемы, 1971; Козубов, Таскаев, 2007].

При гибели верхушечного побега в последующие периоды вегетации наблюдается характерный набор визуальных эффектов снятия апикального доминирования. Новые побеги могут закладываться не только на конце вторичных боковых побегов, но и у их основания, а также в верхней части побегов предыдущего года формирования в пазухах хвоинок (боковые замещающие почки). При этом на конце верхушечного и боковых побегов образуются многочисленные укрупненные почки от 8–10 до 25–30 штук с нарушением характерной ориентации, среди которых трудно выделить доминирующую верхушечную почку [Козубов, Таскаев, 1994; Крупные радиационные аварии..., 2001]. На верхушке побега впоследствии образуются щетки сильно укороченных побегов, с чрезмерно густым охвоением (до 120 хвоинок на 1 см побега при норме 18–20 хвоинок). В последующие вегетационные периоды именно из таких аномальных побегов и формируются «ведьмины метлы».

2.2.3. Эффекты острого радиационного поражения латеральной меристемы древесных растений

Латеральная меристема у древесных растений значительно более радиорезистентна, чем апикальная и ассимиляционный аппарат. Например, в результате «острого» воздействия пожелтение хвои крон сосен наблюдали при поглощенных дозах в кроне 100–200 Гр, а лучевой ожог поражает латеральную меристему деревьев при поглощенных дозах 1000–2000 Гр [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Кобузов, Таскаев, 2007; Радиоэкологические последствия..., 2018]. К летальным последствиям «радиационных

ожогов» латеральной меристемы (камбия) древесных растений относят отмирание коры и древесины. Пораженный камбий в месте соединения ксилемы и флоэмы буреет и отслаивается. Кора отслаивается и осыпается на 1/2–2/3 высоты ствола сосны. В результате нарушения тока ассимилятов деревья усыхают, что в облученных фитоценозах может существенно увеличивать пожароопасность и способствовать размножению энтомофагов.

Так, при исследованиях в зонах радиационных аварий у облученных большими дозами берез в выпилах из стволов обнаруживали мертвую древесину, она окрашивалась кармином и располагалась со стороны поражения камбия. Деревья с поврежденным камбием подвержены большей ветроломности из-за нарушения структуры древесины и ее отмирания в местах гибели камбия [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Крупные радиационные аварии..., 2001].

Сублетальные эффекты поражения латеральной меристемы древесных растений выражаются в существенном снижении прироста по диаметру ствола и изменении структуры древесины. При радиоэкологических исследованиях на территории НПО «Маяк» показано, что эффект ингибирования латерального прироста стволовой древесины сосны является дозозависимым, то есть радиальный прирост с увеличением величины поглощенной дозы уменьшается. Наиболее резко падение прироста прослеживалось на 3-й год вегетации после облучения. Пороговые дозы по данному эффекту составляли 30–35 Гр [Действие ионизирующей радиации..., 1988; Биоиндикация..., 1999].

Дозозависимость данного эффекта позволила обосновать его практическое использование для условий острого облучения древостоя в зоне аварии на ЧАЭС. Был разработан способ биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах, основанный на эффекте подавления радиального прироста древесины в год острого облучения. Способ позволял ретроспективно определять поглощенные дозы с точностью, сопоставимой с инструментальными методами дозиметрии в области поглощенных доз 2–3 Гр для ели европейской (*P. abies*), 25–40 Гр для сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), 100–120 Гр для березы повислой (*Betula pendula*) и ольхи черной (*Alnus glutinosa*) [Кобузов и др., 1993].

Изучение прироста по диаметру ствола в аварийной зоне ЧАЭС с различной степенью поражения растительности показало, что на участках с сублетальной дозой прирост в 1986 году отсутствовал. На участке со средней интенсивностью воздействия прирост уменьшался в 2–3 раза, при этом полностью отсутствовали поздние трахеиды.

В целом, эффекты острого поражения латеральной меристемы деревьев способствовали потере механической прочности древесины, сокращению радиального прироста, отмиранию коры и древесины, усыханию и гибели деревьев, что обосновало выбор контрмер для проведения в облученных лесных биогеоценозах.

В частности, радиэкологи, которые исследовали «рыжий лес», оценили его состояние и дали рекомендации по его захоронению, в докладной записке отмечали следующее. «...Массовое отмирание деревьев в первой зоне, а также значительное ослабление сосен во второй зоне приводит к ряду неблагоприятных явлений, основными из которых являются высокая пожароопасность этих древостоев и резкое возрастание вредителей и болезней леса. В то же время отмершие и отмирающие деревья длительный период времени являются источником ионизирующего излучения, в связи с чем целесообразно их убрать в ближайшее время...».

2.3. Радиоморфозы травянистой растительности

«Радиационные ожоги» у более радиоустойчивых представителей травянистой растительности проявлялись в основном в виде сублетальных эффектов – морфозов. Радиоморфозы травянистой растительности, выраженные на территории 30-километровой зоны ЧАЭС, включали:

- фасциацию и ветвление (бифуркации) стеблей;
- изменение/потерю окраски (хлороз);
- увеличение размеров (гигантизм) листовых пластинок;
- изменение соцветий (махровость).

При этом в 1986 году в зоне ЧАЭС визуальных эффектов обнаружено не было. Радиоморфозы начинали фиксировать при достижении пороговой мощности экспозиционной дозы гамма излучения в 20–30 мР/час (0,2–0,3мГр/час) только на следующий год,

причем данная пороговая величина эффектов соответствовала мощности дозы на пробных участках на 10 мая 1986 года (табл. 3).

Таблица 3. Радиационные эффекты у дикорастущей травянистой растительности на территории зоны отчуждения ЧАЭС [Крупные радиационные аварии..., 2001]

Эффекты	Пороговая мощность экспозиционной дозы $\dot{\gamma}$ -излучения, мР/ч	
	На 10 мая 1986 года	Летом 1987 года
Морфозы:		
фасциация стебля	30	0,75
хлороз листьев	50	1,2
Изменение окраски листьев	50	1,2
Гигантизм	75	1,9
Гибель части видов	48	12

Появление морфологических изменений наблюдали в 1987 году у целого ряда растений: икотник серый (*Berteroa incana* L.), мелкопестник канадский (*Erigeron canadensis* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.).

2.4. Фенологические радиационные эффекты в фитоценозах

К фенологическим (сезонным) проявлениям радиационного поражения растений относят:

- эффект «сдвига фенофаз» (фенологический сдвиг) как изменение момента наступления основных сезонных явлений;
- эффект «двойного прироста» как возрастание частоты вторичного прироста.

У лиственных древесных пород характерной ответной реакцией на облучение является более позднее распускание листьев весной и более ранний листопад осенью. Данный эффект охарактеризован количественно в экспериментах с облучением березы бородавчатой (*B. verrucosa*) по сумме эффективных температур, так как распускание листьев березы в норме контролируется в основном температурным сигналом.

Задержка сроков распускания листьев в сильно поврежденных насаждениях при поглощенных дозах в 100–200 Гр составляла по сумме эффективных температур 30°·сут (рис. 6). В условиях экспериментального облучения эффект составил от 7 до 9 суток. При

этом фенологический сдвиг уменьшался на 4–5 суток на следующий после облучения год. Через 5 лет феноменологический сдвиг уменьшился более значительно и через 7 лет распускание листьев происходило в обычные сроки, что демонстрирует *обратимость эффекта*.

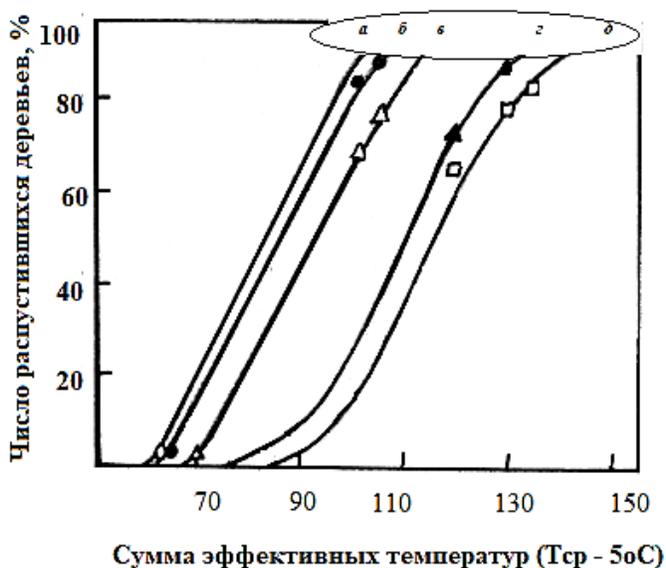


Рис. 6. Зависимость фенологического сдвига, выраженного через сумму эффективных температур, от дозы через 3 года после экспериментального облучения: *а* – контроль; *б* – 15 Гр; *в* – 40 Гр; *г* – 100 Гр; *д* – 250 Гр [Действие ионизирующей радиации..., 1988]

Для сосны в зоне ЧАЭС отмечено возрастание частоты вторичного (двойного) прироста. Почка, заложенная на побегах 1986 года, в том же году трогалась в рост. Таким образом, побеги давали прирост дважды за год с различными рода аномалиями в заложении хвои и боковых почек. Эффект двойного прироста был ранее зарегистрирован у сосны и на экспериментально облученных участках леса.

2.5. Показатели генеративной активности в облученных фитоценозах

В древостоях чувствительным ранним индикатором острого и хронического действия излучения является пыльца хвойных пород, состояние которой оценивают по показателям массы и жизнеспособности.

Удобным тестовым показателем жизнеспособности пыльцы является длина пыльцевой трубки. Выявлена прямая корреляция между жизнеспособностью и длиной пыльцевой трубки при проращивании пыльцы на агаризованной среде с сахарозой.

При экспериментальном осеннем облучении сосны (*Pinus*) масса пыльцы в пыльнике резко снижается в первый и последующие сезоны вегетации с минимальной пороговой дозой в 1 Гр. На 5-й год наблюдений при дозе 22 Гр величина показателя составляет 24% от контроля (табл. 4). При весеннем облучении в 1-й сезон снижение незначительно, но радиационный эффект с течением времени усиливается. Жизнеспособность пыльцы сосны (*Pinus*) как показатель ее качества при осеннем облучении резко снижается с возрастанием дозы от 1 до 6 Гр в первый вегетационный период. Максимальная пороговая доза, при которой сохраняется цветение в 1-й сезон после осеннего облучения, составляет 12 Гр с жизнеспособностью всего лишь 10% от исходной. В последующий период жизнеспособность пыльцы восстанавливается. При весеннем облучении в первый вегетационный период жизнеспособность снижается незначительно при дозах до 5 Гр и лишь при дозах 12 Гр и выше снижение достоверно до 40% от контрольного.

Итак, масса пыльцы в пыльнике и её жизнеспособность в первый период вегетации после облучения начинают достоверно отличаться от контрольных показателей при поглощенной дозе 1 Гр, что сравнимо с минимальными пороговыми дозами проявления кроветворного радиационного синдрома у человека. Результаты исследований свидетельствуют также о более высокой радиочувствительности пыльцы после осеннего облучения.

Таблица 4. Влияние облучения сосны в осенний и весенний периоды вегетации на массу пыльцы в пыльнике [Действие ионизирующей радиации..., 1988]

Поглощенная доза, Гр	Осеннее облучение, вегетационные периоды			
	1-й		5-й	
	$1 \cdot 10^{-2}$ Г	Опыт к контролю, %	$1 \cdot 10^{-2}$ Г	Опыт к контролю, %
Контроль	2,1±0,2	100	1,9±0,2	100
1	1,0±0,1	47	1,9±0,1	100
2	—	—	—	—
3	1,0±0,2	47	1,6±0,1	80
4	—	—	—	—
5	—	—	—	—
6	0,8±0,2	34	0,9±0,1	48
12	0,6±0,1	28	0,7±0,1	36
15	—	—	—	—
22	0,1±0,1	5	0,4±0,1	24
Поглощенная доза, Гр	Весеннее облучение, вегетационные периоды			
	1-й		2-й	
	$1 \cdot 10^{-2}$ Г	Опыт к контролю, %	$1 \cdot 10^{-2}$ Г	Опыт к контролю, %
Контроль	2,2±0,1	100	2,9±0,1	100
1	2,2±0,1	100	2,5±0,4	86
2	2,1±0,1	96	0,7±0,1	24
3	2,0±0,2	92	0,5±0,1	17
4	2,0±0,2	92	0,5±0,1	17
5	1,9±0,2	88	0,3±0,1	10
6	—	—	0	0
12	1,5±0,1	70	—	—
15	1,3±0,1	60	—	—
22	—	—	—	—

Из сопоставления реакций на острое облучение различных органов сосны (*Pinus*) следует, что в осеннем варианте облучения генеративные органы проявляют гораздо более высокую радиочувствительность по сравнению с вегетативными. В условиях весеннего облучения различия в радиочувствительности генеративных и вегетативных органов не столь значительны.

Радиочувствительность семян сельскохозяйственных и дикорастущих травянистых растений в условиях острого аварийного облучения также была оценена на примере участков 30-километровой зоны ЧАЭС, где поглощенная доза в мае 1986 года варьировала в интервале 1–100 Гр, но могла достигать максимальных значений 1000 Гр. При таких дозах возможна стерильность растений,

однако завязавшиеся и созревшие семена урожая 1986 года отличались разной жизнеспособностью. Всхожесть зерна озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при дозе за первый месяц 10–400 Гр была удовлетворительной и составляла 67–95%, а морфологические признаки проростков были нормальными. Выявлены эффекты снижения урожайности зерна озимой ржи (*Secale cereale* L.) до 50% и частичная стерильность зерна при поглощенной дозе 12–15 Гр за первые 40 дней после аварии. У дикорастущих растений частичная (на 20%) стерильность семян наблюдалась при 40 Гр у вики (*Vicia sativa* L.), а при 10 Гр – у мышиного горошка (*Vicia cracca* L.) и арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.). Полная стерильность (100%) при дозе 10 Гр отмечалась у семян одуванчика (*Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F.H.Wigg.).

2.6. Эффекты пострадиационного восстановления фитоценозов

После прекращения острого облучения через 1–2 года после воздействия радиационного фактора в фитоценозе начинаются восстановительные процессы [Тихомиров, 1980; Действие ионизирующей радиации..., 1988; Крупные радиационные аварии..., 2001; Радиоэкологические последствия..., 2018]. Происходят естественные природные процессы восстановления растительного покрова. В пострадиационном восстановлении фитоценоза после острого облучения определяющую роль играют следующие факторы:

- доля выживших растений;
- способность растений к вегетативному размножению;
- наличие в почвах и подстилках качественных семян;
- скорость восстановления генеративных функций у поврежденных облучением растений;
- наличие неповрежденных соседних фитоценозов.

Доля выживших растений при радиоактивных выпадениях из атмосферы во многом будет определяться их положением в экотопе и экспонированностью к выпадениям. Большой экспозиции подвержены краевые части древостоя с наветренной стороны (опушечный эффект) и верхушечные части крон. Менее экспонированы подветренные и нижние части крон, а также кроны деревьев

нижних ярусов и подлеска, которые подвергаются меньшему облучению. Часть подроста и самосева в условиях аэральных выпадений могут быть защищены от радиоактивного запыления кронами деревьев верхнего яруса древостоя и могут являться основой для пострadiaционного восстановления фитоценоза.

Значимым способом восстановления древостоя после облучения является порослевое вегетативное возобновление, к которому способны некоторые лиственные породы и кустарниковые формы деревьев. Так, в зоне отчуждения ЧАЭС происходило возобновление поросли деревьев от сохранивших жизнеспособность стволов и пней.

Порослевое возобновление облученных фитоценозов – восстановление растений в составе фитоценоза вегетативным путем от корневых почек, корневищ и других органов, находящихся под землей в момент облучения – является следствием экранирования органов возобновления растений в острый период радиационной аварии.

По радиочувствительности подземные органы растений могут не отличаться от надземных, но в острый период радиационной аварии они защищены от воздействия излучений экранирующим влиянием почвы.

Возможность вегетативного размножения от подземных органов является важным механизмом восстановления многолетних видов в травянистых сообществах.

По месту расположения точек возобновления выделено несколько жизненных форм растений:

- фанерофиты с почками возобновления над землей;
- хамерофиты с почками возобновления, зимующими в слое снега невысоко над землей;
- гемикриптофиты с почками возобновления на поверхности почвы;
- криптофиты с почками возобновления в слое почвы;
- терофиты с зимующими семенами.

По результатам исследования естественных фитоценозов на территории ВУРСа можно спрогнозировать, за счет каких жизненных форм растений восстановится травянистый покров через 5 лет после острого периода облучения (рис. 5).

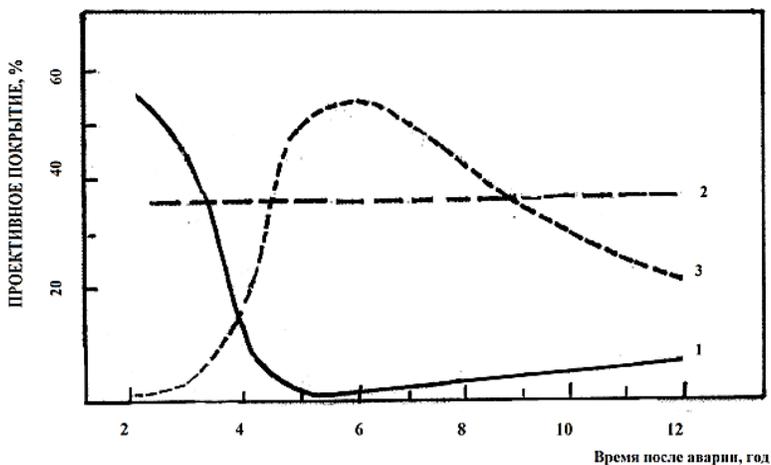


Рис. 5. Динамика проективного покрытия группами растений разных жизненных форм в березовом лесу при поглощенных дозах «острого периода» в диапазоне 100–200 Гр по результатам исследований на ВУРСе: 1 – гемикриптофиты; 2 – криптофиты, не изменившие покрытие; 3 – криптофиты, изменившие покрытие [Крупные радиационные аварии..., 2001]

Для хвойных древесных пород, исследованных на территории ВУРСа (сосны *Pinus*, ели *Picea*, пихты *Abies*), установлено, что возможность порослевого возобновления отсутствует или крайне незначительна и реализуется лишь на стадии подроста для некоторых видов. Поэтому основная роль в пострадиационном возобновлении хвойных деревьев принадлежит семенному возобновлению [Действие ионизирующей радиации..., 1988]. При этом надо учитывать, что условия семенного возобновления после радиоактивных выпадений крайне неблагоприятны для радиочувствительных ранних стадий жизненного цикла деревьев. Основная часть радионуклидов из первоначально загрязненных крон перемещается под порог леса и депонируется в лесной подстилке и прилегающем слое почвы, где могут создаваться достаточно высокие уровни дозовых нагрузок, к которым экспонированы семена с момента их

созревания до стадии проростков. Доля способных к прорастанию семян будет определяться их радиочувствительностью.

Радиочувствительность процесса семенного возобновления у древесных растений можно связать с видовыми особенностями. Сравнение радиоустойчивости по всхожести семян после острого гамма-облучения демонстрирует значительные различия лесобразующих видов по величине поглощенной дозы, снижающей всхожесть на 50% (табл. 6).

Особенности семенного возобновления хвойных пород в условиях радиоактивного загрязнения ^{137}Cs наблюдали в районах 30-километровой зоны отчуждения ЧАЭС [Крупные радиационные аварии..., 2001]. Отмечено, что возобновление сосны (*Pinus*) в погибших сосновых древостоях началось значительно позже начала порослевого возобновления лиственных пород и травяных фитоценозов. Механизм восстановления фитоценозов обусловлен привнесением семян с окружающей зону территории, что является проявлением так называемых маргинальных (краевых) эффектов.

Маргинальные явления в облученных фитоценозах – занос семян с прилегающих чистых или менее загрязненных территорий.

Эти эффекты, с одной стороны, могут маскировать истинные масштабы радиационных повреждений фитоценозов, что затрудняет интерпретацию результатов биоиндикации за время острого периода аварии. С другой стороны, маргинальные явления обеспечивают семенное восстановление поврежденных фитоценозов, особенно хвойных.

Особенности семенного возобновления хвойных пород в условиях загрязнения ^{90}Sr – ^{90}Y изучены в серии работ Ф. А. Тихомирова [Тихомиров, 1980; Действие ионизирующей радиации..., 1988]. Были поставлены опыты по изучению влияния β -излучающих радионуклидов при поверхностном внесении радиоактивного раствора на грунтовую всхожесть хвойных пород (лиственница *Latix*, ель *Picea*, сосна *Pinus*). Радиоактивное загрязнение почвы в диапазоне 0,05–15 мкКи/м² (1,85–555 кБк/м²) не влияло на грунтовую всхожесть семян хвойных видов (поглощенная доза, накапливаемая семенами за период прорастания, ниже летальной).

Таблица. 6. Поглощенные дозы острого гамма-облучения, снижающие всхожесть семян основных лесобразующих видов древесных растений на 50% [Действие ионизирующей радиации..., 1988]

Древесные и кустарниковые породы	Поглощенная доза, понижающая всхожесть семян на 50%, Гр
Сосна веймутова (<i>Pinus strobus</i>)	7,0
Сосна ежовая (<i>P. echinata</i>)	16
Кедр сибирский (<i>P. sibirica</i>)	10÷50
Сосна обыкновенная (<i>P. sylvestris</i>)	30÷55
Сосна крымская (<i>P. pallasians</i>)	30÷50
Сосна норвежская (<i>P. resinosa</i>)	49
Лиственница сибирская (<i>Latix sibirica</i>)	10÷50
Ель обыкновенная (<i>Picea excelsa</i>)	8÷30
Ель сизая (<i>P. glauca</i>)	11
Ель сибирская (<i>P. obovata</i>)	50÷100
Ель черная (<i>P. mariana</i>)	37
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i>)	15
Кипарис вечнозеленый пирамидальный (<i>Cupressus sempervirens pyramidalis</i>)	50
Ольха серая (<i>Alnus incana</i>)	15
Ольха клейкая (<i>A. glutinosa</i>)	50÷100
Береза повислая (<i>Betula pendula</i>); старое: Береза бородавчатая (<i>B. verrucosa</i>)	100
Береза пушистая (<i>Betula pubescens</i>)	100
Береза белая китайская (<i>B. albosinensis</i>)	100÷300
Береза Шмидта (<i>B. schmidtii</i>)	100
Осина обыкновенная (<i>Populus tremula</i>)	100
Акация желтая (<i>Caragana arborescens</i>)	50÷100
Дуб белый (<i>Quercus alba</i>)	100
Дуб черешчатый (<i>Q. robur</i>)	50
Акация белая (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	100
Вяз (ильм) красный (<i>Ulmus rubra</i>), Вяз ржавый или скользкий (<i>Ulmus fulva</i>)	100
Клен ясенелистный (<i>Acer negundo</i>)	200
Клен красный (<i>A. rubrum</i>)	100÷1000
Клен сахарный (<i>A. saccharum</i>)	100÷1000
Клен татарский (<i>A. tataricum</i>)	300
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i>)	300
Ясень американский (<i>F. americana</i>)	100÷1000
Орех черный (<i>Juglans nigra</i>)	100÷1000
Платан западный (<i>Platanus occidentalis</i>)	100÷1000
Липа сердцевидная (<i>Tilia cordata</i>)	150
Липа круглолистная (<i>T. platyphyllos</i>)	300÷600

Наиболее критичным периодом для семян хвойных растений на загрязненных территориях являются начальные стадии онтогенеза – фаза проростков. В зависимости от длины пробега частиц и квантов ионизирующего излучения от подстилки получают дозу

все «критические системы» – верхушечная почка, корневая система и стволики сеянцев. По мере роста сеянцев в высоту и углубления корневой системы данные «критические системы» выходят из зоны облучения. Опыты показали, что действие радиоактивного загрязнения на молодые всходы проявляется уже в течение первого вегетационного периода, а его интенсивность зависит от степени загрязнения территории (имеет дозовую зависимость). Так, при уровнях радиоактивного загрязнения:

- 40 мкКи/м² (1480 кБк/м²) уже через 2 месяца с момента посева (1-й вегетационный период) замечено повреждающее действие излучения, к концу вегетации большая часть сеянцев погибла;
- 6–9 мкКи/м² (222–333 кБк/м²) наблюдали необратимое повреждение сеянцев, так как на 3-й год вегетации все сеянцы прекратили рост, выглядели слабыми и нежизнеспособными;
- 3 мкКи/м² (111 кБк/м²) в течение 3 лет вегетации наблюдали снижение прироста сеянцев, но без необратимых последствий. На 4-й год жизни сеянцы хвойных пород начинали давать удовлетворительный прирост в высоту;
- до 3 мкКи/м² (111 кБк/м²) возможно нормальное семенное возобновление лесного ценоза в условиях загрязнения ⁹⁰Sr.

Итак, полученные результаты свидетельствуют о том, что критическая система – это фаза проростка, а стадия прорастания семени более радиоустойчива с порогом по плотности загрязнения 15 мкКи/м² (555 кБк/м²).

Была также зафиксирована радиостимуляция сеянцев на загрязненных территориях при уровнях радиоактивного загрязнения на порядок меньших пороговых. В некоторых случаях высота сеянцев увеличивалась в 2 раза по сравнению с контролем.

Усиление ростовой функции растения при малых дозах облучения получило название радиостимуляции.

Интервал доз, в пределах которого наблюдается эффект радиостимуляции растений, именуют интервалом стимулирующих доз (иногда «малых доз»). В целом, понятие «малые дозы» в радиобиологии и радиозологии при описании различных объектов и эффектов количественно неоднозначно. Для культурных растений упоминаются как стимулирующие дозы излучения: для гороха (*Pisum sativum* L.) – 3÷10 Гр, хлопчатника (*Gossypium* L.) – 5÷30

Гр, кукурузы (*Zea mays* L.) – 5÷10 Гр, ржи озимой (*Secale cereale* L.) – 10 Гр, льна (*Linum usitatissimum* L.) – 10 Гр, пшеницы озимой (*Triticum aestivum* L.) – 25 Гр [Гродзинский, 1989].

Величина стимулирующих и угнетающих доз в условиях естественного обитания при загрязнении фитоценоза радионуклидами зависит от условий окружающей среды. При условиях, благоприятных для роста, пороговые уровни сдвигаются в сторону более высоких значений поглощенных доз или показателей загрязнения территории.

Итак, радиобиологический эффект растений в фитоценозе определяется сочетанным действием облучения и других факторов внешней среды нерадиационной природы.

Тема 3. Растения как фактор миграции техногенных радионуклидов в лесных и луговых биогеоценозах

3.1. Факторы радионуклидного загрязнения наземной фитомассы на начальных этапах радиационной аварии

Крупнейшая радиационная авария на АЭС с разрушением активной зоны ядерного реактора и выходом радиоактивных веществ в окружающую среду произошла 26 апреля 1986 года на четвертом энергоблоке Чернобыльской АЭС (ЧАЭС). Радиоактивные вещества попали в атмосферу в результате взрыва и последующего пожара, который длился около 2 недель. При этом высота струи горящего графита доходила до 1 км, образовалось радиоактивное облако [Крупные радиационные аварии..., 2001; Радиоэкологические последствия..., 2018].

В начале мая 1986 года в районе аварии на ЧАЭС наблюдалась переменная погода с дождями, когда влажные и сухие радиоактивные выпадения привели к изначальной неоднородности (мозаичности) полей загрязнения напочвенного покрова. Лесные насаждения характеризовались как средневозрастные (35 лет) и молодняки с сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), дубом черешчатым

(обыкновенным) (*Quercus robur* L.), березой бородавчатой (повислой) (*Betula verrucosa* Roth (*B. pendula*)), ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench) в качестве основных лесообразующих пород. Основные зоны радиоактивного загрязнения сформировались в северо-западном, западном и северо-восточном направлении от ЧАЭС. Наблюдения за распределением радиоактивных веществ по компонентам экосистем начались в июне 1986 года в первый период вегетации, когда основным был аэральный путь загрязнения надземной фитомассы (факторы – ветровой перенос, осадки) [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Кобузов, Таскаев, 2007; Радиоэкологические последствия..., 2018].

Атмосферные выпадения – выпадение радионуклидов из атмосферы, один из основных путей загрязнения растительного покрова.

Выпадения могут быть разовыми (например, «залповые» выпадения в условиях аварийных ситуаций), а могут иметь хронический характер (например, глобальные выпадения).

Степень загрязнения фитомассы характеризуют величиной удельной активности. Показатель отражает величину активности определенного радионуклида в единице биомассы (зола) растения и имеет размерность Бк/кг.

Загрязнение в условиях радиационной аварии на предприятиях ядерного топливного цикла создается в основном (1) продуктами деления ядер топливной композиции реактора АЭС, (2) продуктами «наведенной активности» и (3) остатками непрореагировавшего топлива с рядом трансурановых элементов:

- 1) ^{91}Y , $^{89,90}\text{Sr}$, ^{95}Zr , ^{95}Nb , $^{103,106}\text{Ru}$, ^{103}Rh , $^{134,137}\text{Cs}$, ^{140}Ba , ^{140}La , ^{144}Ce , $^{131,133}\text{I}$, ^{143}Pr , ^{142}Pm , ^{121}Sn , ^{124}Sb и др.;
- 2) ^{51}Cr , $^{54,56}\text{Mn}$, ^{59}Fe , $^{58,60}\text{Co}$, ^{65}Zn и др.;
- 3) ^{239}Np , ^{239}Pu , ^{241}Am и др.

Продукты деления и продукты наведенной активности представлены в основном β - и ($\beta+\gamma$)-излучателями, а трансурановые элементы в остатках непрореагировавшего ядерного топлива характеризуются всем спектром ионизирующих излучений с существенным вкладом α -компоненты.

Поглотительная емкость растительной фитомассы по отношению к аэральным радиоактивным выпадениям зависит от ряда

факторов. Для лесной растительности задерживающая способность выпадений напрямую определяется показателем «степень сомкнутости крон». Исключение составляют лиственные леса в период, когда деревья лишены своего ассимиляционного аппарата в силу сезонных процессов. Задерживающая способность древесного яруса в этом случае оказывается примерно в 3 раза ниже, что ярко демонстрирует *сезонную зависимость* поглотительной способности [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980; Крупные радиационные аварии..., 2001; Кобузов, Таскаев, 2007; Радиоэкологические последствия..., 2018]. Радиационно-опасная для человека ситуация может возникнуть в случае существенного загрязнения листвы древесных пород радиоактивными выпадениями в пределах городских агломераций. Поведение техногенных радионуклидов в системе «листовой опад↔подстилка↔почва» будет в значительной степени определяться сезонными факторами, что требует выбора соответствующих ситуации контрмер.

Рассмотрим ситуацию, которая сложилась после аварии на ЧАЭС в Киеве. Суммарное содержание радиоактивных загрязнителей в листьях деревьев в 1986 году составляло от $4,5 \cdot 10^{-7}$ до $6,7 \cdot 10^{-6}$ Ки/кг. Наибольшую долю составляли ^{144}Ce , ^{95}Zr и ^{95}Nb . В 1987 году содержание радионуклидов в листовом опаде осталось на порядок больше, чем в почве, имелось высокое содержание гамма-излучателей (особенно ^{239}Pu), то есть разложение опада еще не привело к переходу нуклидов в почву. Поэтому было принято решение о вывозе листового опада на захоронение, что снизило полученную дозу облучения для населения города [Гродзинский, 1989; Антропогенная радионуклидная аномалия..., 1991].

Анатомо-морфологические особенности растений также являются значимыми факторами загрязнения фитомассы. Так, наземная биомасса лесной растительности характеризуется большой поглотительной способностью радиоактивных веществ из атмосферных выпадений, что связано с наличием значительно расчлененных поверхностей (листья, хвоя, мелкие ветки), удерживающих радиоактивные осадки и выполняющих роль барьера на пути их дальнейшего распространения по компонентам экосистемы.

Барьерная функция древесной растительности обеспечивает санитарную (защитную) роль леса в условиях радиоактивного загрязнения.

Барьерная функция – способность служить барьером, ограничителем дальнейшего распространения миграции радиоактивных загрязнителей в окружающей среде.

В ближней части зоны радиационной аварии бывает выражен так называемый «опушечный эффект». Он проявляется в повышенном осаждении радионуклидов в кронах деревьев на опушках, с наветренной стороны по отношению к источнику радиоактивного выброса. Соответственно, лесные опушки, расположенные с подветренной стороны, экранируют от радиоактивных выпадений прилегающие к ним безлесные участки. Опушечный эффект прослеживался на расстояниях 20–50 м от кромки леса [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Переволоцкий, 2006; Радиоэкологические последствия..., 2018; Гераськин и др., 2021].

У лиственных пород и видов травянистой растительности в условиях аэральных выпадений степень загрязнения листовых пластинок (побегов) в значительной степени зависит от их анатомо-морфологических особенностей:

- размера,
- изрезанности края,
- ориентации в пространстве,
- опушённости,
- выраженности жилкования,
- ребристости поверхности,
- особенностей кутикулярного слоя (наличие или отсутствие воскового налета, что определяют степень смачиваемости поверхности) [Антропогенная радионуклидная аномалия..., 1991; Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001].

Степень смачиваемости поверхности может определять форму полей загрязнения под кронами деревьев и являться своеобразным индикатором типа выпадений. Так, после аварии на ЧАЭС под стволами наклоненных берез радиоактивное загрязнение почвы в пристволовой зоне было в 2 раза больше со стороны наклона, чем с противоположной стороны. Для прямостоящих берез и деревьев других пород данная аномалия не обнаружена. Явление получило

название «*эффект наклоненной березы*» и проявлялось только в зоне влажных радиоактивных выпадений, то есть ретроспективно свидетельствовало о дожде во время осаждения радионуклидов аварийного выброса. Дальнейшие исследования показали, что эффект связан с анатомо-морфологическими особенностями ствола берез (несмачиваемая поверхность), за счет чего во время дождей вода стекает по стволу в сторону наклона, формируя пятно загрязнения [Радиация и патология..., 2005]. Подобные эффекты важны для оценки условий формирования доз у человека как в аварийный период, так и в условиях долговременного загрязнения ландшафта техногенными радионуклидами, поступившими в почву.

3.2. Особенности и способы изучения миграции радионуклидов в биогеоценозах

Особенностями биогенного круговорота техногенных радионуклидов, поступивших в экосистемы в результате аварий, являются:

- 1) нестационарный характер миграции в начальный период аварии, быстро меняющаяся картина распределения радионуклидов по компонентам фитомассы;
- 2) невозвратимость к исходному состоянию, нецикличность;
- 3) неоднородность загрязнения напочвенного покрова, мозаичность полей загрязнения;
- 4) постепенное приближение к характеру распределения и особенностям круговорота природных радиоизотопов и стабильных аналогов;
- 5) установление квазиравновесия в отдаленный по времени период после аварийного выброса радионуклидов [Щеглов, 2000].

Необходимость изучения особенностей перераспределения и накопления радионуклидов аварийных выбросов в структурных компонентах фитомассы лесных экосистемах связана как с фундаментальными научными целями, так и с решением сугубо практических задач, так как:

- леса – это объект хозяйственного использования. Необходимы научные основания для разработки рекомендаций по ведению

лесного хозяйства на загрязненных территориях, для обоснования и установления нормативов содержания радионуклидов в продукции леса;

- леса – это естественные барьеры и аккумуляторы радионуклидов аэральных выпадений, они препятствуют дальнейшему распространению радиоактивного загрязнения, выполняют санитарную функцию в ландшафтах;
- леса (особенно хвойные) как тип биогеоценоза – одни из наиболее радиочувствительных экосистем в биосфере, для сохранения и поставарийной реабилитации которых чрезвычайно важен прогноз радиоэкологических последствий облучения [Щеглов, 2000; Радиологические последствия..., 2018].

Накопление информации о поведении радиоактивных изотопов в структурных компонентах наземных экосистем ведется:

- в лабораторных и вегетационных опытах, с искусственным внесением растворов радионуклидов в модельные системы, имитирующие естественные фитоценозы;
- в мелкомасштабных полевых экспериментах с искусственным внесением радионуклидов на небольшие (десятки квадратных метров) участки различных фитоценозов;
- в крупномасштабных полевых экспериментах с внесением относительно высоких количеств радиоизотопов на территории площадью до 1 га;
- в ходе мониторинга на территориях радиационных аварий (ВУРС, 30-километровая зона ЧАЭС и др.);
- в ходе изучения миграции в фитоценозах техногенных радионуклидов из глобальных выпадений.

Например, рассмотрев схему эксперимента с искусственным введением изотопа ^{134}Cs в стволы деревьев лиственных пород лесного биогеоценоза, можно отметить следующие закономерности его перераспределения по компонентам фитомассы на второй год после поступления (рис. 7):

- в листья поступает до 40% инокулированного в ствол ^{134}Cs ;
- до 15% радионуклидов легко выщелачивается из листьев с дождевыми осадками;
- с осенним листопадом кроны дезактивируются в 2 раза интенсивнее, чем с дождевыми осадками;

- ^{134}Cs достаточно быстро выщелачивается из подстилки, его количество уменьшается в два раза спустя 20 недель после поступления.

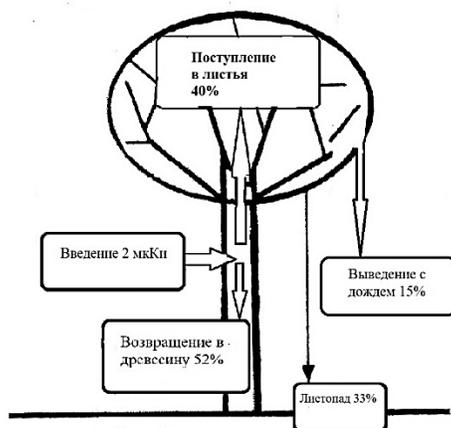


Рис. 7. Распределение ^{134}Cs по компонентам лесного биогеоценоза второй год после введения радионуклида в стволы деревьев [Современные проблемы..., 1971]

При радиоэкологическом мониторинге территорий радиационных аварий и наблюдении за глобальными радиоактивными выпадениями на стационарных пробных площадках принято выделять следующие структурные компоненты лесного фитоценоза (рис. 8).

При этом необходимо учитывать, что структурные части деревьев, анализируемые при радиоэкологическом мониторинге, в первом приближении соответствуют следующим основным тканям и органам древесных растений:

- внешняя (наружная) кора ↔ пробка – мертвая покровная ткань;
- внутренняя кора ↔ флоэма (луб) – проводящая ткань;
- камбий ↔ латеральная меристема – образовательная ткань;
- почки возобновления ↔ апикальная меристема – образовательная ткань;
- древесина (с разделением на заболонь и ядро) ↔ ксилема – проводящая ткань;
- ветви крупные ↔ ветки с диаметром более 1–1,5 см;

- ветви мелкие ↔ ветки с диаметром менее 1–1,5 см;
- шишки, сережки, желуди, пыльца ↔ генеративные органы;
- листья, хвоя, побеги текущего года формирования ↔ ассимиляционный аппарат.

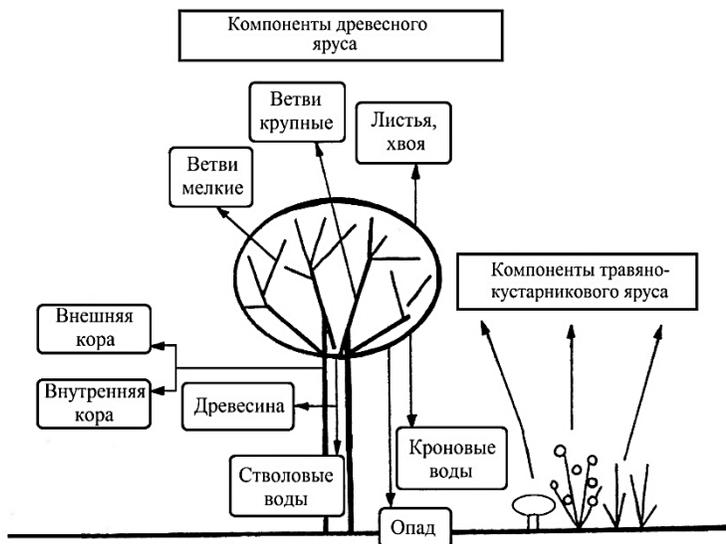


Рис. 8. Компоненты лесного фитоценоза, контролируемые при радиэкологическом мониторинге на стационарных пробных площадях [Щеглов, 2000]

Как показали результаты многолетних исследований на территориях, загрязненных радионуклидами чернобыльских выпадений, распределение радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr , поступающих через корневые системы из почвы в надземные части древостоя, характеризуется высокой специфичностью. Это позволяет в качестве индикаторных органов при оценке загрязнения древесных пород рассматривать разные структурные части: для ^{137}Cs – наиболее физиологически активные, растущие ассимилирующие органы текущего года формирования, для ^{90}Sr – омертвевшие и стареющие ткани (кора наружная и хвоя прошлых лет) [Щеглов, 2000].

3.3. Миграция радионуклидов в надземной фитомассе леса

В первый период после радиационной аварии с выбросом радиоактивных веществ в атмосферу основная часть выпавших на лес радионуклидов удерживается в надземной фитомассе в результате *первичного задержания* кронами древесных растений и *внекорневого* (листового, фоллиарного) *усвоения*. Во втором периоде наблюдается *вторичное перераспределение* радионуклидов, когда с одной стороны активизируются процессы *биологического самоочищения* надземной фитомассы, а с другой – нарастает роль *корневого поступления*. В третьем периоде постепенно достигается квазиравновесное состояние круговорота радионуклидов в системе «почва-растение».

3.3.1. Первичное задержание радиоактивных выпадений

Процесс захвата радиоактивных частиц, выпадающих из атмосферы на растительный покров, называется *«первичным задержанием»* радиоактивных веществ на растительности. Количественно процесс характеризуется безразмерным *коэффициентом первичного задержания* (иногда *задерживания*) ($K_{п.з.}$), расчет которого проводится с использованием внесистемных единиц площадного загрязнения Ки/км²:

$$K_{п.з.} = \frac{A_0}{A_1} \quad (1),$$

где A_1 – количество радионуклида, выпавшего на единицу поверхности, Ки/км², A_0 – количество радионуклида, первоначально задержанного растительным покровом, Ки/км².

Для описания закономерностей аэрального загрязнения растительности луговых и агроценозов предложены формулы, учитывающие биомассу в период выпадений.

Известно, что лесные фитоценозы характеризуются значительно более высокой задерживающей способностью по отношению к аэральным выпадениям техногенных радионуклидов, чем травянистые сообщества растений, что позволяет говорить о *барьерной функции леса* в ландшафте. Так, для глобальных радиоактив-

ных выпадений количественно показано, что луговая растительность и посевы сельскохозяйственных растений в среднем задерживают 25% общего количества выпадающих радионуклидов. В условиях реальных выпадений после аварии на ЧАЭС получены сходные оценки коэффициента первичного задержания для растительности лугов и агросистем – 27–31%. Коэффициенты же первичного задержания радионуклидов древесным ярусом леса варьируют от 20 до 100%, причем величина коэффициента зависит от вида ценоза. Так, в опытах, имитирующих влажные выпадения продуктов деления (^{90}Sr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , ^{144}Ce), количественные оценки коэффициента первичного задержания в надземной части сосново-березового леса были выше 40%, при выпадениях на сосновый подрост – до 90%. В плотносомкнутых хвойных насаждениях в условиях эксперимента кронами задерживалось 100% радионуклидов. Видно, что в наибольшей степени радионуклиды поглощались кронами хвойных деревьев. Аналогично, на примере аэрального загрязнения растительности радионуклидами чернобыльского выброса показано, что задерживающая способность лесных экосистем более чем в два раза выше, чем для других типов ценозов [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980; Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Переволоцкий, 2006; Радиозоологические последствия..., 2018].

Значительное влияние на первичное задержание радионуклидов смешанными и лиственными лесами оказывает фенофаза. При нейтральных метеорологических условиях и в период максимального развития листовой поверхности кронами задерживается значительно больше радионуклидов по сравнению с периодом, когда деревья лишены листьев. Задерживающая способность древесного яруса лиственных лесов снижается при этом более, чем в 3 раза.

Степень дисперсности аэрозоля также влияет на процессы перераспределения радиоактивных выпадений в системе «древесный ярус ↔ лесная подстилка». Так, в ближней к эпицентру аварии на ЧАЭС зоне радиоактивные осадки, выпавшие из атмосферы в виде крупных частиц («горячие частицы»), в основном не удерживались в надземной фитомассе древесного яруса и оседали под пологом леса, в подстилке. По оценкам специалистов, в надземной фи-

томассе еловых пород древесного яруса возрастом 20–25 лет удерживалось не более 20% радиоактивных веществ в виде крупных частиц, а 80% попадали в лесную подстилку. При этом была значительно загрязнена внешняя кора со стороны источника выбросов. На расстоянии более 2 км от эпицентра картина была иная – фитомассой древесного яруса удерживалось до 70–80% радиоактивных веществ в виде мелких аэрозолей, и только 30% – в лесной подстилке [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Радиоэкологические последствия..., 2018;].

Итак, к факторам первичного задержания можно отнести: степень дисперсности частиц, метеорологические условия, тип биогеоценоза, видовой состав фитоценоза и его особенности (проективное покрытие напочвенного яруса, густоту и сомкнутость крон древостоя), морфологические особенности растений (размер и ориентация побегов, опушенность и смачиваемость листовых пластинок, неровности стволовой поверхности), фенофазу. Нельзя не отметить и влияния на особенности первичного распределения радионуклидов в лесных экосистемах опушечного эффекта, который проявляется в повышенном отложении радионуклидов в кронах деревьев на опушках с наветренной стороны по отношению к источнику радиоактивного выброса.

3.3.2. Внекорневое усвоение и биологическое самоочищение надземной биомассы

В процессе вегетации первоначально задержанные радионуклиды могут перейти во внутренние ткани растений по механизму *внекорневого (листового, фоллиарного) усвоения*. Вопросы фоллиарного поглощения радионуклидов древесной растительностью изучены еще недостаточно. В экспериментальных условиях с имитацией влажных выпадений оказалось, что наиболее подвижным при внекорневом усвоении является ^{137}Cs . К числу менее мобильных в этих условиях относят ^{90}Sr , ^{95}Zr , ^{95}Nb , ^{106}Ru , ^{144}Ce [Современные проблемы..., 1971]. Для глобальных выпадений «дочернобыльского» периода вклад внекорневого пути в загрязнение оценивался для ^{137}Cs в 60–75% от корневого, а для ^{90}Sr – менее, чем в 10%. Особенности загрязнения древесной растительности в начальный период после чернобыльских выпадений показали, что

нельзя исключить факт внекорневого поступления радионуклидов через ассимилирующие органы с их последующим перераспределением внутри растения. Это возможно для радионуклидов в составе мелкодисперсной компоненты выброса (газовой или аэрозольной) даже на значительном расстоянии от ЧАЭС [Радиоэкологические последствия..., 2018].

Первично удержанные на надземных органах радионуклиды аэральные выпадений слабо связаны с растениями и в дальнейшем могут быть удалены с их поверхности под действием дождя, ветра, с опадом и отпадом. Процессы биологического самоочищения надземной фитомассы от радионуклидного загрязнения в практике радиоэкологии обозначаются как *дезактивация (деконтаминация)* крон. При этом считается, что скорость вертикальной миграции радионуклидов в лесном ценозе при его аэральном загрязнении связана в основном с интенсивностью ростовых процессов и зависит, таким образом, от сезонных условий. В меньшей степени она определяется количеством атмосферных осадков. Поэтому весной, в период активного роста, процесс вертикальной миграции ускоряется. Радионуклиды мигрируют под полог леса преимущественно в твердой форме в составе покровной чешуи и чехликов почек, листовых восковых чешуек, частей коры.

Чем активнее ростовые процессы, тем выше темпы дезактивации крон.

Осенью на почвенный покров с листопадом переносятся радионуклиды с лиственных пород и с надземной части представителей травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. В целом для условий средней полосы важное значение для миграции радиоактивных веществ, первоначально задержанных надземной частью растений, имеет осенний листопад, поскольку в этот период значительная часть радионуклидов перемещается на подстилку. В фазе физиологического покоя зимой процесс вертикальной миграции замедляется. В зимнее время радионуклиды переносятся из крон взрослых деревьев и подроста на снежный покров в результате их стряхивания ветром.

В хвойных ценозах миграция радионуклидов, связанная с биологическими процессами опадания ассимилирующих органов, происходит более медленно (продолжительность жизни хвои 3–4 года,

иногда до 7 лет). Высокая сорбционная способность хвойных по отношению к аэральным радиоактивным выпадениям и длительное время их удержания в наземной биомассе – основание для использования хвойных древесных пород при радиоэкологическом мониторинге. Сбор хвои дает возможность произвести быструю оценку радиологической обстановки на местности [Биоиндикация..., 1991; Щеглов и др., 2013].

Количественно интенсивность вторичных процессов вертикальной миграции радионуклидов в первый период после их выпадения на растительный покров оценивают показателем «*период получищения*» (для растительности луговых и аграрных ценозов получивший название «*период полевых полупотерь*»).

Период получищения – время, в течение которого с растительности под действием различных процессов (кроме радиоактивного распада) удаляется половина всего количества удержанных наземной биомассой радионуклидов.

Период получищения для широкого набора продуктов ядерного деления составляет 12–30 дней. Эксперименты с разовыми влажными выпадениями ^{89}Sr на молодые насаждения сосны в возрасте 6–10 лет позволили количественно оценить величину периода получищения для их наземной части в 2 недели [Тихомиров, 1980; Современные проблемы..., 1971]. Слабо изучено перемещение продуктов деления в первый период после осадения на кроны взрослых древесных растений. Полученные после аварии на ЧАЭС характеристики периода получищения были несколько противоречивы [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Переволоцкий, 2006; Радиоэкологические последствия..., 2018]. По одним оценкам, период получищения лиственных пород достигал 5 месяцев, а хвойных – 11 месяцев. При этом для лиственных пород была возможность проследить следующий ряд в порядке уменьшения скорости очищения: осина > дуб > сосна > ольха > береза. По другим данным, с поверхности наземной фитомассы деревьев половина крупнодисперсных частиц была удалена за 3 недели, через 3 месяца оставалось 13–15% от всех первоначально задержанных радионуклидов, а через год после выпадений – только 6–7%.

С травянистых растений удаление техногенных радионуклидов в первом приближении подчиняется экспоненциальному закону, более сложные модели учитывают дополнительно скорость радиоактивного распада радионуклидов. Обнаружено, что аэрозоли, попавшие на влажные растения агроценозов и луговых экосистем, удаляются в два раза медленнее, чем выпавшие на сухую биомассу [Радиоэкологические последствия..., 2018].

Произрастание травянистых растений и кустарников под пологом леса делает возможным их *вторичное загрязнение* радиоактивными частицами, поступающими с древесного яруса в процессе его самодезактивации. Для представителей напочвенного покрова леса в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах был установлен следующий нисходящий ряд по способности перехватывать радионуклиды аэральные выпадений: мхи > лишайники > травянистые растения > кустарнички. Высокая радиорезистентность низших растений даже при относительно высоком содержании в них радионуклидов является фактором, обуславливающим их меньшую радиопоражаемость и возможность использования в качестве биоиндикаторов по типу *аккумулятивной биоиндикации* [Щеглов и др., 2013].

В целом можно отметить, что за первый поставарийный период вегетации основной вклад в уровень загрязнения фитомассы вносят процессы первичного задержания и внекорневого усвоения радионуклидов. Процессы дезактивации биомассы связаны с механическим удалением радионуклидов под влиянием погодных факторов и с биологическими процессами самоочищения, зависящими от сезонных условий.

3.4. Корневое поступление радионуклидов в биомассу в отдаленный период радиационной аварии

Анализ развития экологической ситуации в зоне ЧАЭС показывает, что до 1988 года регистрировалось только внешнее загрязнение хвои, листовых пластинок и коры многолетних растений. В 1989 году впервые получены достоверные данные, свидетельствующие о корневом поступлении радионуклидов в вегетативные ор-

ганы многолетних растений – отмечено корневое поступление радионуклидов через проводящую ткань ствола сосны обыкновенной *P. silvestres* [Крупные радиационные аварии..., 2001].

Радионуклиды, достигшие лесной подстилки и почвы, становятся доступными для усвоения корневыми системами растений преимущественно в водорастворимой и обменной формах. С течением времени поглощение радионуклидов растениями из почвы (*корневое усвоение*) становится основным путем загрязнения фитомассы (совместно с поступлением нуклидов глобальных выпадений). Корневой путь загрязнения фитомассы является основным и в ситуации, когда радиоактивные загрязнители в биодоступной форме переносятся с грунтовыми водами из мест захоронения радиоактивных отходов (РАО).

3.4.1. Количественные показатели транслокационных переходов радионуклидов в растения

Рассмотрим основные количественные показатели транслокационных переходов радионуклидов в растения [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Радиоэкологические чтения..., 2009; Радиоэкологические последствия..., 2018]. Содержание радиоактивных изотопов в природной среде принято оценивать величиной *удельной активности*.

Удельная активность радионуклида – активность, приходящаяся на единицу массы или объема вмещающей среды, размерность – Бк/кг, Бк/м³.

Для оценки степени радиоактивного загрязнения территории используют *плотность радиоактивного загрязнения*, которая характеризует запас радионуклидов в определенном слое почвы, с размерностью Бк/м².

Параметры биогенной миграции радионуклидов выражают *коэффициентом накопления* (КН) и *коэффициентом перехода* (КП).

Коэффициент накопления (КН) – это соотношение массовых удельных активностей радионуклидов. Он рассчитывается как отношение удельной активности данного изотопа в золе растения (A_p) к его удельной активности в прокаленной почве (A_n) и является безразмерной величиной.

$$KH = \frac{A_p}{A_{\text{п}}} \quad (2),$$

где A_p – удельная активность радионуклида в золе растения, Бк/кг, $A_{\text{п}}$ – удельная активность почвы, Бк/кг.

Коэффициент перехода (КП) – это удельная активность радионуклида в растении при уровне радионуклидного загрязнения территории (запасе радионуклида в слое почвы) в 1 Бк/м², рассчитывается как отношение удельной активности радионуклида в растении к плотности загрязнения почвы этим радионуклидом. Размерность – м²/кг.

$$KP = \frac{A_p}{A_{\text{пл}}} \quad (3),$$

где A_p – удельная активность радионуклида в золе растения, Бк/кг, $A_{\text{пл}}$ – плотность радионуклидного загрязнения территории (запас в слое почвы), Бк/м².

Величина КП ранее обозначалась как «нормированная концентрация», поскольку содержание нуклида в растениях нормируется относительно плотности загрязнения, что нивелирует влияние этого показателя на уровень загрязнения растительной биомассы. Факт «большая плотность загрязнения территории – большее накопление радионуклида растениями» достаточно очевиден. Поэтому представление данных в виде КП позволяет выявить зависимость накопления радиоактивных изотопов растениями от различных факторов. Особый интерес представляет влияние:

- видовых особенностей растений как накопителей;
- свойств различных радионуклидов на их биологическую доступность.

Для количественной характеристики содержания в среде изотопа ⁹⁰Sr и на основании тесной зависимости в миграции ⁹⁰Sr и кальция предложено использовать понятие *стронциевых единиц* (с.е.).

С.е. – нормированное относительно кальция содержание ⁹⁰Sr в исследуемом объекте, внесистемная единица. 1 с.е. – соответствует концентрации 37 МБк (1 пКи) ⁹⁰Sr на 1 г кальция:

$$1 \text{ с.е.} = \frac{37 \text{ МБк } ^{90}\text{Sr}}{1 \text{ г Ca}} \quad (4).$$

Аналогично, для количественной характеристики содержания в средах ^{137}Cs введены внесистемные *цезиевые единицы* (ц.е.), нормирующие содержание радионуклида ^{137}Cs относительно калия:

$$1 \text{ ц.е.} = \frac{37 \text{ МБк } ^{137}\text{Cs}}{1 \text{ г Ca}} \quad (5).$$

Сравнительное биогеохимическое перераспределение в природной среде в системе «почва – растение» для микроколичеств радионуклидов и макроколичеств их химических аналогов оценивают с помощью специальных коэффициентов – *дискриминации* или *обогащения*. Усвоение микроколичеств ^{90}Sr или ^{137}Cs растительностью зависит от присутствия и концентрации в почве их химических аналогов – стабильных макроэлементов – «носителей» техногенных нуклидов. Благодаря различной концентрации стабильных химических аналогов в почвах поступление техногенных радионуклидов в растения может сильно варьировать при одном и том же их содержании в среде. В радиэкологии используется термин «*коэффициенты дискриминации*» (КД) или более раннее эквивалентное обозначение «*наблюдаемые отношения*» (н.о.).

$$\text{КД} = \frac{\left(\frac{A_{\text{радионуклид в растении}}}{C_{\text{стаб. аналог в растении}}} \right)}{\left(\frac{A_{\text{радионуклид в почве}}}{C_{\text{стаб. аналог в почве}}} \right)} \quad (6).$$

Значения КД можно применять в качестве коэффициента для количественной характеристики транслокационного перехода микроколичеств ^{90}Sr и ^{137}Cs из почвы в растения с учетом свойств ППК – содержания обменного кальция и калия, соответственно. Например, для пары $^{90}\text{Sr}/\text{Ca}$:

$$\text{КД} = \frac{\left(\frac{A_{^{90}\text{Sr}} \text{ в растении}}{C_{\text{Ca}} \text{ в растении}} \right)}{\left(\frac{A_{^{90}\text{Sr}} \text{ в почве}}{C_{\text{Ca}} \text{ в почве}} \right)} \quad (7).$$

В несколько иной форме для пары $^{90}\text{Sr}/\text{Ca}$ значение КД в системе «почва – растение» можно выразить как отношение числа с.е. в растениях и в почве:

$$\text{КД} = \frac{\text{с.е. в растении}}{\text{с.е. в почве}} \quad (8).$$

Для полевых условий, особенно в агроценозах, используют нормированный показатель В.М. Клечковского (НПК). Это связано с тем, что величины КД трудно поддаются определению вследствие значительной неоднородности распределения ^{90}Sr и Ca^{2+} в пределах корнеобитаемого слоя почвы. Поэтому В.М. Клечковским был предложен коэффициент, учитывающий соотношение и Ca^{2+} в растениях, и нормированное относительно обменного кальция площадное загрязнение почвы ^{90}Sr .

$$\text{НПК} = \frac{\left(\frac{A_{^{90}\text{Sr}} \text{ в золе растения}}{C_{\text{Ca}} \text{ в золе растения}} \right)}{\left(\frac{A_{\text{пл. } ^{90}\text{Sr}} \text{ в почве}}{C_{\text{Ca}} \text{ в ППК}} \right)} \quad (9),$$

где $A_{^{90}\text{Sr}}$ в золе растения — удельная активность ^{90}Sr в золе растительной продукции, Бк/кг; C_{Ca} в золе растения — содержание кальция в золе растительной продукции, г/кг; C_{Ca} в ППК — содержание обменного кальция в ППК, ммоль(+) Ca/100 г почвы; $A_{\text{пл. } ^{90}\text{Sr}}$ в почве — плотность загрязнения ^{90}Sr (запас в слое почвы), кБк/м².

Средние значения НПК для основных видов растениеводческой продукции, получаемой на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа, представлены в табл. 7.

Таблица 7. Средние значения нормированного показателя В. М. Клечковского для основных видов продукции растениеводства (в скобках указан разброс значений НПК) [Крупные радиационные аварии..., 2001]

Продукция	НПК
Зерно злаковых и бобовых культур	0,009 (0,007÷0,011)
Картофель и овощи	0,015 (0,009 ÷0,019)
Сено, солома и силосные культуры с пахотных угодий	0,014 (0,009÷0,016)
Сено с естественных угодий	0,060 (0,040÷0,090)

3.4.2. Факторы, регулирующие переход радионуклидов в биомассу при корневом усвоении

Результаты опытов по изучению поглощения радиоактивных изотопов $^{89,90}\text{Sr}$, ^{95}Zr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , $^{141,144}\text{Ce}$ в системах «раствор – рас-

тение» и «почва – растение» легли в основу представлений о поступлении и накоплении продуктов ядерного деления в сельскохозяйственных растениях в различных ситуациях загрязнения окружающей среды.

Так, многие особенности поведения техногенных радионуклидов в системе «почва – сельскохозяйственное растение» при корневом усвоении были описаны в научных трудах Биофизической лаборатории при Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева еще в работах 1956 года [Радиоэкологические чтения..., 2009]. Схема организации модельных экспериментов включала условия, при которых удельные активности радионуклидов не оказывали существенного влияния на рост и развитие тест-культур (пшеницы *Triticum aestivum*, овса *Avena sativa*, гороха *Pisum sativum*, подсолнечника *Helianthus annuus* и др.). При таких условиях:

- охарактеризованы особенности перемещения и поглощения растениями техногенных радионуклидов в системах «раствор-растение» в зависимости от концентрации калия и pH водного раствора;
- проведена сравнительная оценка поступления радиоизотопов $^{89,90}\text{Sr}$, ^{95}Zr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , $^{141,144}\text{Ce}$ и распределение их по различным частям надземной биомассы растений в условиях гидропонной и почвенной культуры;
- охарактеризовано поступление радиоизотопов в надземные органы в системе «почва-растение» при раздельном и совместном внесении извести и органического вещества;
- изучено влияние глубины внесения в почвенную массу радиоактивных изотопов;
- изучена способность вытеснять из ППК уже поглощенных почвой изотопов при дополнительном внесении растворов нейтральных солей в условиях с внесением или без внесения извести и органики;
- охарактеризованы особенности поглощения радионуклидов в системе «почва-растение» в зависимости от гранулометрического состава почв на фоне внесения органического вещества и в различные периоды вегетации растений;

- показаны закономерности передвижения радиоизотопов ^{90}Sr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , ^{144}Ce в надземных органах подсолнечника *H. annuus* в лабораторной системе почва-растение при нанесении их на листья в различные сроки вегетации.

Таким образом, были установлены общие закономерности корневого поступления радионуклидов в растения. Учет этих закономерностей в районах Кыштымской и Чернобыльской аварий имели решающее значение при выборе контрмер, направленных на снижение поступления радионуклидов из почв в сельскохозяйственную продукцию. Эти меры включали:

- использование минеральных и органических удобрений,
- использование специальных видов пахоты,
- подбор видов растений с минимальным накоплением радионуклидов, что позволило снизить уровни загрязнения сельскохозяйственных продуктов ^{137}Cs и ^{90}Sr в 5–10 раз.

Результаты многолетних исследований на загрязненных чернобыльскими выпадениями территориях существенно расширили представления о динамике загрязнения фитомассы и факторах, регулирующих переход радионуклидов из почвы в растения природных экосистем [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Переволоцкий, 2006; Щеглов и др., 2013; Радиоэкологические последствия..., 2018]. При сравнении влияния условий аэральных выпадений на миграционную способность двух важнейших долгоживущих радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных и травяных ценозах было отмечено, что запасы радионуклидов в биомассе определяются целым рядом факторов, основными являются:

- плотность загрязнения почв;
- время после выпадений, определяющее приоритетный (внекорневой/корневой) путь загрязнения фитомассы;
- физико-химическая природа радионуклида и время его нахождения в почве, определяющие снижение биодоступности из-за «старения» и миграции за пределы корнеобитаемого слоя;
- физические, физико-химические и химические свойства почв;
- систематическая принадлежность растения и его физиологические и биохимические особенности, которые определяют потребность вида в макроэлементах – химических аналогах техногенных радионуклидов;

- глубина корневой системы растений, которая обеспечивает поглощение биодоступных форм соединений радионуклидов по всей глубине корнеобитаемого слоя;
- ландшафтные (почвенно-экологические) особенности условий произрастания.

Информативным показателем в условиях радиоактивного загрязнения обширных территорий является КП. Как уже отмечалось (раздел 3.4.1), величина КП является показателем транслокационных переходов радионуклидов в фитомассу и нивелирует влияние различий в плотности загрязнения участков. Это позволяет выделить ведущие факторы загрязнения фитомассы ^{137}Cs и ^{90}Sr , отметить особенности динамики их поступления и закономерности распределения в структурных частях фитомассы. Например, анализ средних величин и варьирования КП ^{137}Cs в компоненты древостоя различных экотопов позволил заключить, что размах значений определяется разнообразием почвенно-экологических условий. Наибольшая его величина характерна для тех структурных компонентов, загрязнение которых полностью зависит от корневого поступления (ассимилирующие листья и хвоя, кора внутренняя, древесина) и соответственно биодоступности ^{137}Cs в почве. А минимальное варьирование свидетельствует о большем вкладе внешнего загрязнения для данного компонента (кора внешняя), по сравнению с корневым поступлением.

Сравнение ^{137}Cs и ^{90}Sr по средней величине и размаху варьирования КП в древесные породы позволило выявить большую подвижность ^{90}Sr (более высокие величины КП) и меньшую зависимость его биодоступности от неоднородности почвенно-экологических условий (более узкий диапазон размаха). При этом для ^{90}Sr , в отличие от ^{137}Cs , более значимое влияние на биодоступность оказала физико-химическая форма радионуклида в выпадениях (значительная часть поступила в почву в составе труднорастворимой фракции диспергированного топлива) [Щеглов, 2000]. Диапазоны колебаний КП ^{137}Cs и ^{90}Sr в компонентах древесного яруса лесов представлены в таблице 8.

Таблица 8. Диапазоны колебаний КП ^{137}Cs и ^{90}Sr в структурных компонентах древостоя лесов (на 1992 год) [Щеглов, 2000]

Регион	Cs^{137} , КП $\cdot 10^{-3}$, м ² /кг	Sr^{90} , КП $\cdot 10^{-3}$, м ² /кг
Древесина		
Брянская обл.	0,15÷4,4	1,5÷12,1
Тульская обл.	0,05÷0,1	0,6
Киевская обл. (Украина)	0,05÷6,1	0,1÷3,7
Кора внутренняя		
Брянская обл.	0,7÷22	8,6÷43,7
Тульская область	0,1÷0,4	2,5
Киевская обл. (Украина)	0,1÷87	1,6÷18,4
Кора наружная		
Брянская обл.	1,2÷21,6	4,9÷52,6
Тульская обл.	0,1÷0,4	0,1÷0,4
Киевская обл. (Украина)	0,8÷30,6	0,4÷36,7
Ветви крупные		
Брянская обл.	0,3÷11,7	2,3÷31,4
Тульская обл.	0,2÷2,3	3,3
Киевская обл. (Украина)	0,3÷13	0,3÷20,2
Ветви мелкие		
Брянская обл.	0,2÷17,7	3,6÷79,2
Тульская обл.	0,06÷0,4	4,3
Киевская обл. (Украина)	0,3÷34,2	0,3÷25,1
Хвоя прошлых лет		
Брянская обл.	0,2÷32,2	1,9÷8,1
Тульская обл.	0,2	3,3
Киевская обл. (Украина)	0,2÷21,9	0,1÷5,7
Прирост хвои /листья		
Брянская обл.	0,5÷37,4	2,3÷67,6
Тульская обл.	0,1÷0,6	1,5
Киевская обл.	0,3÷111,0	0,2÷32,2
Генеративные органы		
Брянская обл.	0,9÷39,4	0,5÷2,2
Тульская область	0,5÷1,7	0,6
Киевская обл. (Украина)	1,6÷88,5	0,02÷2,2

3.4.3. Закономерности динамики ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных биогеоценозах

Различия между поведением ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных ценозах были отмечены ещё в экспериментах на территории НПО Маяк при экспериментальном внесении этих изотопов и других ПЯД в молодые насаждения. Отмечалась более высокая подвижность радиоизотопов цезия в надземной части лесного ценоза по сравнению со ^{90}Sr . На этапе корневого поступления значимым фактором различий в миграционной способности является прочная сорбция ^{137}Cs в ППК, отсутствующая у ^{90}Sr . Поэтому при прочих равных условиях ^{137}Cs

будет поступать из почвы в древесные растения в меньших количествах, чем ^{90}Sr . Количественно на примере лиственных пород было показано, что накопление ^{137}Cs в листьях березы и осины в 2–10 раз меньше, чем накопление ^{90}Sr , то есть ^{90}Sr усваивался растениями сильнее. [Современные проблемы..., 1971; Тихомиров, 1980].

Существенно обогатили знания о динамике ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных экосистемах исследования на территориях, загрязненных чернoбыльскими выпадениями [Щеглов, 2000; Крупные радиационные аварии..., 2001; Переволоцкий, 2006; Щеглов и др., 2013; Радиоэкологические последствия..., 2018]. На начальном этапе аэрального загрязнения максимальная удельная активность ^{137}Cs отмечена у мелких ветвей и ассимилирующих органов, минимальная – в коре внутренней и древесине, причем только для цезия отмечали возможность транспорта с поверхности загрязненных органов во внутренние части растения (древесина, кора внутренняя). Значимыми факторами загрязнения на этом этапе являются морфологические особенности/степень развития ассимиляционного аппарата и форма поверхности коры древесных пород. Особенности первичной аккумуляции ^{137}Cs играли существенную роль в процессах его вторичного внекорневого перераспределения в древесину и внутренние слои коры. На этапе корневого поступления (через 2–3 года после выпадений) существенную роль в загрязнении биомассы играют почвенно-экологические условия (определяющие в том числе тип растительной ассоциации), видовые особенности растений и форма радиоактивных выпадений.

Для ^{90}Sr на этапе внекорневого перераспределения в компонентах лесных ценозов не выявлено существенных отличий от ^{137}Cs . Однако картина меняется, когда в результате вторичных процессов нуклиды мигрируют в нижние ярусы леса, попадают в подстилку и почву. При доминировании корневого поступления обнаружено, что ^{90}Sr в целом более равномерно распределен по всем компонентам древесных пород и, в отличие от ^{137}Cs , не имеет существенного преобладания в какой-либо части растения. Особенностью распределения этого нуклида по структурным компонентам древостоя может считаться его относительно большее содержание в древесине и внутренней коре. Для ^{137}Cs можно отметить,

что на этапе корневого загрязнения фитомассы отмечено меньшее накопление в ассимилирующих органах и коре внутренней для лиственных пород, а для хвойных, напротив, наиболее загрязнены ассимилирующие органы и внутренние слои коры. Очевидно, что интенсивность потребления растениями ^{90}Sr много выше, чем ^{137}Cs . На основании особенностей распределения ^{137}Cs и ^{90}Sr по компонентам лесного фитоценоза ^{90}Sr отнесен к радионуклидам «остаточного» накопления, ^{137}Cs – «динамического» накопления. Поэтому индикаторами, характеризующими загрязнение древостоя, для ^{137}Cs являются активно растущие ассимилирующие органы текущего вегетационного сезона, а для ^{90}Sr – стареющие и омертвевшие ткани дерева (хвоя прошлых сезонов и кора наружная).

С течением времени различия между радионуклидами заметно увеличиваются. Многолетняя динамика КП ^{90}Sr в древесные растения отражает возрастание биологической доступности радионуклида, причем, в отличие от ^{137}Cs , как на автоморфных, так и на гидроморфных почвах (с небольшим снижением в торфяниках). На биодоступность ^{90}Sr меньшее влияние оказали почвенно-экологические факторы, при этом тренды многолетней динамики в ряде случаев противоположны тем, которые отмечены для ^{137}Cs в лесных ценозах. В многолетней динамике удельной активности ^{137}Cs в структурных компонентах древесных растений выделяется три типа: 1) с трендом снижения КП в растительность на автоморфных почвах элювиальных ландшафтов; 2) с выраженным трендом нарастания величины КП на гидроморфных почвах аккумулятивных ландшафтов и 3) с невыраженным трендом в переходных ландшафтах и на участках ближней зоны выпадений. Эти различия связывают с влиянием на величину КП разнонаправленных процессов: самоочищения древесного яруса и корневого поступления ^{137}Cs , интенсивность которого, в свою очередь, зависит от типа ландшафта и формы выпадений.

Особенности многолетней динамики ^{137}Cs в биомассе растений травяно-кустарничкового яруса леса сходны с таковыми для древесных пород в одинаковых ландшафтных условиях.

Таким образом, первоначально удержанные надземной биомассой леса биологически значимые изотопы чернобыльского выброса ^{137}Cs и ^{90}Sr существенно различаются по миграционной способности и накоплению в структурных компонентах древесных растений в основном на этапе корневого усвоения. Именно широкомасштабными радиоэкологическими исследованиями было установлено, что степень гидроморфности ландшафта является существенным фактором, определяющим особенности поступления долгоживущих техногенных радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr из почвы в растения естественных лесных и травяных фитоценозов [Крупные радиационные аварии..., 2001].

3.4.4. Закономерности накопления ^{137}Cs и ^{90}Sr растениями в естественных травяных ценозах

Результаты исследовательских работ на территории ВУРСа свидетельствуют о возможности выделения в естественных травяных фитоценозах *растений-концентраторов* (экстремально высокое накопление радионуклидов) и *растений-дискриминаторов* (экстремально низкое накопление радионуклидов). Тенденция к повышенному или пониженному накоплению радионуклидов наблюдается у отдельных семейств, что связано с их физиологическими особенностями [Биоиндикация..., 1999]. Особенно важна потребность растений в элементах – химических аналогах основных техногенных долгоживущих радионуклидов (табл. 9).

Для видов, максимально накапливающих ^{90}Sr , характерно высокое содержания кальция в биомассе, для пары ^{137}Cs – калий такой тесной взаимосвязи не выявлено. Оценивая влияние почвенных факторов на накопление ^{137}Cs и ^{90}Sr , было отмечено, что наряду с содержанием макроэлементов – химических аналогов радионуклидов имеет значение степень обогащения почв органическим веществом и азотом. На территории ВУРСа наименьшее накопление ^{137}Cs и ^{90}Sr в растениях наблюдали на богатых органикой и азотом почвах бывших поселков [Биоиндикация..., 1999]. По величине КП ^{137}Cs и ^{90}Sr экстремальные группы видов выделены для четырех типов фитоценозов ВУРСа (табл. 10). Были рассмотрены травянистые виды растений напочвенного покрова в березовом лесу, на двух типах лугов и залежи.

Таблица 9. Величины КП радионуклидов и содержание элементов-аналогов в экстремальных видах всего флористического состава ВУРСа [Биоиндикация..., 1999]

Вид	^{90}Sr , КП·10 ⁻³ , мг/кг	Ca, мг/кг	^{137}Cs , КП·10 ⁻³ , мг/кг	K, мг/кг
Кокушник комариный <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	380	19,0	–	–
Очиток пурпурный <i>Sedum purpureum</i> L.	350	31,3	–	–
Лютик жгучий <i>Ranunculus flammula</i> L.	280	17,8	–	–
Сфагнум <i>Sphagnum</i> L.	270	17,0	60	–
Линнея северная <i>Linnaea borealis</i> L.	230	17,6	–	–
Герань полевая <i>Geranium pratense</i> L.	190	34,2	–	–
Ожика волосистая <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	170	14,6	–	–
Вероника ползучая <i>Veronica repens</i> Clarion ex DC.	150	11,6	–	–
Осока ржавая <i>Carex ferruginea</i> Scop.	140	12,1	–	–
Кизильник <i>Cotoneaster</i> Medik.	140	10,8	–	–
Осока береговая <i>Carex riparia</i> Curt.	–	–	36,0	5,3
Нонна бледножёлтая <i>Scabiosa ochroleuca</i> L.,	–	–	4,9	69,6
Чертополох акантолистный <i>Carduus acanthoides</i> L.	–	–	4,0	34,3
Звездчатка злаковидная <i>Stellaria graminea</i> L.	–	–	4,0	8,3
Молочай лозный <i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	–	–	3,3	29,7
Шлемник колпаконосный <i>Scutellaria galericulata</i> L., Sp. Pl.	–	–	3,0	–
Чина болотная <i>Lathyrus palustris</i> L.	–	–	3,0	94,0
Бескильница расставленная <i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	–	–	2,9	24,0
Мыльнянка лекарственная <i>Saponaria officinalis</i> L.	–	–	2,9	100
Осока лисья <i>Carex vulpina</i> L.	1,3	1,1	–	–
Осока песчаная <i>Carex arenaria</i> L.	1,3	1,3	–	–
Овсец пустынный <i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	1,2	2,6	–	–
Белена черная <i>Hyoscyamus niger</i> L.	0,9	1,6	–	–

Вид	^{90}Sr , КП·10 ⁻³ , мг/кг	Ca, мг/кг	^{137}Cs , КП·10 ⁻³ , мг/кг	K, мг/кг
Лопух большой <i>Arctium lappa</i> L.	0,8	1,6	–	–
Бодяк разнолистный <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	0,8	1,2	–	–
Ковыль перистый <i>Stipa pennata</i> L.	0,8	1,0	–	–
Щавель домашний <i>Rumex longifolius</i> DC.	0,4	0,8	–	–
Пустырник волосистый <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	0,4	0,6	0,06	–
Аистник сорный <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton	0,3	0,6	0,06	–
Звездчатка маленькая <i>Stellaria graminea</i> L.	–	–	0,1	8,3
Пырей ползучий <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	–	–	0,1	3,3
Щавель конский <i>Rumex confertus</i> Willd.	–	–	0,1	7,3
Вьюной полевой <i>Convolvulus arvensis</i> L.	–	–	0,09	4,6
Василек луговой <i>Centaurea jacea</i> L.	–	–	0,08	4,6
Триостренник морской <i>Triglochin maritima</i> L.	–	–	0,07	–
Бедренец камнеломка <i>Pimpinella saxifraga</i> L.	–	–	0,07	20,0
Бодяк мягкошетиный <i>Cirsium arvense</i> var. <i>integrifolium</i> Wimm. & Grab.	–	–	0,07	3,3

Таблица 10. Накопление радионуклидов в экспериментальных видах фитоценозов ВУРСа [Биоиндикация..., 1999]

Сообщество	Вид	^{90}Sr , КП·10 ⁻³ , мг/кг	^{137}Cs , КП·10 ⁻³ , мг/кг
Берёзовый лес	Подмаренник цепляющий <i>Galium aparine</i> L.	40	6,0
	Подорожник средний <i>Plantago media</i> L.	30	5,2
	Вероника широколистная <i>Veronica teucrium</i> L.	20	4,0
	Пырей ползучий <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevsk	1,2	–
	Тимофеевка степная <i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	1,0	0,03

Сообщество	Вид	^{90}Sr , КП · 10 ⁻³ , м ² /кг	^{137}Cs , КП · 10 ⁻³ , м ² /кг
	Купена лекарственная <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	–	0,2
	Бедренец камеломка <i>Pimpinella saxifraga</i> L.	0,3	0,007
Мятлико-овсянищевый луг	Икотник серо-зеленый <i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	110	–
	Клевер люпиновидный <i>Trifolium lupinaster</i> L.	76	–
	Клевер ползучий <i>Trifolium repens</i> L.	70	–
	Скабиоза бледно-желтая <i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	–	4,9
	Будра плющевидная <i>Glechoma hederacea</i> L.	–	1,5
	Подорожник средний <i>Plantago media</i> L.	–	1,2
	Вьюнок полевой <i>Convolvulus arvensis</i> L.	2,0	1,4
	Репешок аптечный <i>Agrimonia eupatoria</i> L.	–	1,3
	Горечавка соколиная <i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	–	0,9
	Истод обыкновенный <i>Polygala vulgaris</i> L.	0,5	–
Проломник нитевидный <i>Androsace filiformis</i> Retz.	0,1	–	
Ячменный луг	Калужница болотная <i>Caltha palustris</i> L.	90	8,9
	Лапчатка ползучая <i>Potentilla reptans</i> L.	36	3,5
	Одуванчик бессарабский <i>Taraxacum bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.-Mazz.	35	3,3
	Ситник нитевидный <i>Juncus filiformis</i> L.	0,6	0,1
	Щавель домашний <i>Rumex longifolius</i> DC.	0,6	–
	Тростник <i>Phragmites</i> Adans.	0,3	0,1
	Чина луговая <i>Lathyrus pratensis</i> L.	–	0,1
Залежь	Мать-и-мачеха <i>Tussilago farfara</i> L.	4,1	–

Сообщество	Вид	^{90}Sr , КП · 10 ⁻³ , м ² /кг	^{137}Cs , КП · 10 ⁻³ , м ² /кг
	Одуванчик лекарственный <i>Taraxacum officinale</i> (L.) Webb ex F.H. Wigg	2,5	–
	Марь белая <i>Chenopodium album</i> L.	2,6	–
	Крестовник обыкновенный <i>Senecio vulgaris</i> L.	–	0,41
	Тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium</i> L.	–	0,38
	Пупавка красильная <i>Cota tinctoria</i> (L.) J. Gay	–	0,33
	Бескильница расставленная <i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	0,4	–
	Вьюнок полевой <i>Convolvulus arvensis</i> L.	0,2	–
	Смолёвка хлопושка <i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	0,2	–
	Душица обыкновенная <i>Origanum vulgare</i> L.	0,1	–
	Свербита восточная <i>Bunias orientalis</i> L.	-	0.036
	Фиалка полевая <i>Viola arvensis</i> Murray	-	0,029

Сравнивая особенности накопления ^{137}Cs и ^{90}Sr по результатам многолетних исследований естественных фитоценозов ВУРСа, можно отметить следующие закономерности (сохранившие свою актуальность для условий автоморфных ландшафтов):

- 1) при одинаковой плотности загрязнения территории ^{137}Cs и ^{90}Sr и при аналогичных физико-химических свойствах почвы накопление ^{137}Cs в растительной продукции приблизительно на порядок ниже, чем ^{90}Sr ;
- 2) во многих случаях виды растений, экстремальные по накоплению ^{90}Sr , экстремальны и по накоплению ^{137}Cs ;
- 3) виды, имеющие максимальное содержание радионуклида в одном фитоценозе, зачастую обладают максимальной концентрацией этого же радионуклида и в другом растительном сообществе, и наоборот.

В зоне чернобыльских выпадений среди доминирующих видов флоры травяно-кустарничкового яруса леса также удалось выделить виды-концентраторы и дискриминаторы по накопительной способности ^{137}Cs (в пределах одного экотопа автоморфного ландшафта). Накопление цезия в ландыше майском (*Convallaria majalis* L.) и папоротнике орляке обыкновенном (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) оказалось в 2–10 раз выше, чем в других исследованных видах. Сложности с ранжированием видов по накопительной способности были связаны с сезонной изменчивостью накопления ^{137}Cs в травянистых растениях. Поэтому на фоне высокой сезонной вариабельности для выделения видов накопителей и дискриминаторов использовали величину средневзвешенной удельной активности за весь сезон вегетации [Щеглов, 2000; Щеглов и др., 2013].

Необходимо подчеркнуть, что выделение растений концентраторов и дискриминаторов радионуклидов (ранжирование видов по накопительной способности) возможно лишь в выровненных экотопических и ценотических условиях, поскольку эти факторы в наибольшей степени определяют особенности транслокационных переходов. Например, виды растений экологической группы гигрофитов накапливают в десятки раз больше ^{137}Cs , чем виды, выделенные как концентраторы на автоморфных почвах [Щеглов, 2000]. Аналогично, сравнение размаха межвидовой и межценотической вариабельности накопления ^{137}Cs проведено для звена «почва – травостой» луговых экосистем. В зоны загрязнения после аварии на ЧАЭС попали луга различных типов: суходольные, пойменные, низинные и болотные. На одном типе луга КП цезия в различные виды травянистых растений изменялся не более чем в 18 раз (в диапазоне 6,5–115). При этом КП ^{137}Cs в одни и те же виды растений на лугах различных типов варьировал от 1,7 для клевера *Trifolium platensis* до 57,8 для мятлика лугового *Poa platensis* (L.) [Радиоэкологические последствия..., 2018].

Помимо видовых особенностей, на накопление радионуклидов травянистыми растениям влияют условия их произрастания, во многом определяющие особенности сезонной и многолетней динамики. При этом важно отметить, что сезонность накопления биомассой цезия сходна с поведением калия и многих микроэлементов. На автоморфных участках накопление ^{137}Cs возрастает за

вегетационный период и лишь осенью снижается из-за отмирания растений. А в гидроморфных условиях отмечен однонаправленный тренд снижения поступления цезия от весны до осени. Многолетний тренд накопления ^{137}Cs для гидроморфных ландшафтов связан с возрастанием показателя удельной активности радионуклида в биомассе. Нарушение данной закономерности наблюдали только в исключительно сухие вегетационные сезоны. На автоморфных участках наблюдали тренд на снижение показателя удельной активности ^{137}Cs с течением времени. Итак, отчетливо проявляется многолетний тренд повышенного накопления ^{137}Cs в биомассе травянистых растений при возрастании степени гидроморфизма.

Для ^{137}Cs чернобыльского выброса проведено сравнение тенденций многолетнего накопления в травяном покрове двух типов фитоценозов: леса и залежи. Оказалось, что при одинаковой плотности загрязнения на участках леса травяной покров накапливает в 2–3 раза больше радионуклида, чем залежи [Щеглов, 2000].

В целом как для лесных экосистем (древостой и травяно-кустарничковый ярус), так и для луговых ценозов можно отметить, что влияние видовых особенностей растений на накопление радионуклидов в естественных местообитаниях менее значимо, чем роль ценологических и экотопических факторов.

Теоретически на способности некоторых растений к сверхаккумуляции радионуклидов (экстремальное накопление) могут быть основаны методы *фиторемедиации*.

Фиторемедиация в условиях радионуклидного загрязнения – дезактивация загрязненных радионуклидами территорий наземных экосистем с помощью накопления их из почв растениями-аккумуляторами.

Однако ряд радиоэкологов считают данный подход к реабилитации загрязненных радионуклидами территорий не имеющим практических перспектив, поскольку в этом случае остро встает вопрос о необходимости утилизации загрязненной фитомассы, которая по уровням удельной активности радионуклидов может быть отнесена к РАО [Крупные радиационные аварии..., 2001].

Тема 4. Генетические эффекты в ценопопуляциях растений в условиях хронического облучения фитоценозов

Проанализируем данные генетических исследований, полученные как в ходе лабораторных испытаний, так и в облученных фитоценозах на территории ВУРС и зоны отчуждения ЧАЭС в различное время после радиоактивных выпадений. Основные вопросы, которые возникают в этой связи: обнаружены ли генетические изменения (мутации) у растений на загрязненных радионуклидами территориях; какова их судьба при смене поколений и каково влияние на свойства популяции. При этом отдельного внимания заслуживают темы: какие типы генетических изменений (мутаций) принято выделять и каковы наиболее часто применяемые методы их обнаружения при проведении эколого-генетических исследований ценопопуляций растений [Шевченко и др., 1992; Кальченко и др., 1993; Столбова и др., 2016; Гераськин и др., 2021].

4.1. Понятие о генетических эффектах, их локализация и уровни проявления

Под радиационно-индуцированными генетическими эффектами будем понимать обнаруженные специальными исследованиями изменения генетических процессов в облученных фитоценозах. Нарушения могут фиксироваться на клеточном уровне как патологии процессов деления и проявляться на уровне популяции как результат отклонений при передаче наследственной информации в чередѐ поколений. Генетические нарушения могут инициироваться радиационным воздействием как в соматических, так и в генеративных клетках растений и проявляться как: 1) генные (точковые) мутации (изменения последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК); 2) хромосомные мутации или абберации хромосом (изменение числа или структуры хромосом как последствия двойных разрывов ДНК и ошибок репарации); 3) геномные мутации (изменение числа наборов хромосом в клетке растений как последствия аномалий деления клетки).

Рассмотрим *радиационные химеры растений* как пример соматических мутаций.

Радиационная химера – растение, выросшее из облученного семени, или побег, развившийся из облученной почки, состоящие из генетически разнородных тканей [Гродзинский, 1989].

Причиной радиационного химеризма являются соматические мутации в облученных клетках образовательных тканей растения, не утративших способности к делению и дающих новые клеточные линии в ряде секторов тканей растения. Так, при облучении зародыша в семени, почки на вновь формирующемся побеге или растения в фазе проростка возможно образование клеток с измененным генетическим материалом как эффект мутагенного действия ионизирующего излучения. Если после облучения дальнейшая пролиферация мутантной клетки возможна, то в ходе гистогенеза будет сформирован пул генетически измененных клеток в составе новых тканей. Растение будет состоять из генетически разнородных тканей и являться по сути радиационной химерой.

Рассмотрим *радиационный мутагенез у растений* с точки зрения возможностей его практического использования в селекции в ходе искусственного отбора наследуемых ценных изменений. Генетические изменения, возникающие при экспериментальном остром облучении семян или проростков растений, могут оказаться полезными для селекционеров. Отбору подвергаются те мутантные формы растений, полученные из облученных семян или проростков, которые обладают признаками, отвечающими задачам селекционера на пути создания нового сорта. При этом из изменений, наведенных облучением и проявленных в фенотипе растений, лишь около 1% оказываются интересными для дальнейших работ селекционеров [Гродзинский, 1989]. При последующем скрещивании между собой этих мутантных форм получатся растения, которые могут проявлять требуемые ценные хозяйственные свойства: более высокую урожайность, величину зерен, повышенное содержание белка, высоту растения, прочность соломины у злаковых культур и т.д.

4.2. Методы изучения генетических процессов, тест-системы на основе растений

Особенности протекания генетических процессов в популяциях на загрязненных радиоактивными выпадениями территориях выявляются в рамках цитогенетического мониторинга популяций и методами биотестирования в лабораторных модельных экспериментах.

Для выявления различных патологий деления используются разнообразные методы цитогенетических исследований с однородным или дифференцированным окрашиванием генетического материала клетки: анафазный и/или метафазный анализ, микроядерный тест и другие. Широко применяются также показатели пыльцевого анализа и биохимические маркеры генетических изменений в рамках возможностей изоферментного анализа. Для понимания молекулярных механизмов генетических процессов в облученных фитоценозах возможны лабораторные эксперименты, моделирующие условия облучения в строго стандартных условиях. Генетические изменения, индуцированные излучением от загрязненных радионуклидами почв, в лабораторных популяциях тест-растений выявляются с помощью широкого набора методов биотестирования с использованием вышеперечисленных цитогенетических и биохимических методик учета результатов.

Анафазный анализ основан на регистрации хромосомных нарушений на стадии ана-телофазы. Аномальные анафазы имеют мосты и ацентрические фрагменты, возникающие в результате структурных нарушений хромосом типа асимметричных транслокаций и делеций. Подсчитывается процент аномальных анафаз по отношению к общему количеству делящихся клеток.

Микроядерный тест позволяет проводить оценку уровня хромосомных нарушений по анализу интерфазного ядра, не требует наличия клеток в митозе. Частота встречаемости клеток в интерфазе во много раз выше, чем в митозе. Микроядерный тест основан на подсчете клеток с микроядрами, которые представляют собой автономно существующие ацентрические фрагменты хромосом, возникающие в результате хромосомных aberrаций. Микроядро обычно расположено в виде спутника вблизи основного ядра.

Метафазный анализ позволяет проводить учет нарушений числа и морфологии хромосом на стадии метафазы. Метафазный анализ

более трудоемок и требует специальной квалификации исследователя. Необходимо знание кариотипа организма. Для накопления клеток на стадии метафазы митоза тест-объект для остановки деления обрабатывают водным 0,1–0,01% раствором колхицина.

Цитогенетические нарушения мейоза регистрируются на стадии диакинеза–метафазы 1, где завершается процесс синапсиса хромосом. Полное нарушение синапсиса (асинапсис) и преждевременное прерывание синапсиса (десинапсис) приводят к появлению в метафазе 1 одиночных хромосом унивалентов, в то время как при нормальном синапсисе хромосомы в метафазе 1 представлены попарно сближенными хромосомами-бивалентами. В процессе анализа учитывается количество клеток с нарушенным синапсисом, а также количество унивалентов на клетку. Объектом исследования мейоза служит пыльца растений. Большинство мейотических нарушений приводит к нарушению сегрегации и редукции числа хромосом в гаметах, вызывая образование неполноценных клеток с несбалансированным числом хромосом (стерильная пыльца). *Стерильная пыльца* часто характеризуется уменьшенными размерами, измененной формой, сморщенным ядром и отстающей цитоплазмой. Экспериментальное обнаружение измененной пыльцы проводится окрашиванием пыльников ацетокармином. *Жизнеспособность пыльцы* как способность мужского гаметофита к росту на соответствующих тканях пестика оценивается по способности пыльцевых зерен прорасти на искусственной среде. В качестве среды используется агаризованная сахароза. Длина пыльцевой трубки должна быть не меньше, чем длина пыльцевых зерен.

Биохимические методы эколого-генетических исследований включают изоферментный анализ растительного материала. Биохимические системы растений являются удобным маркерами протекания генетических процессов в облученных популяциях. Фенотипическая неоднородность в популяции проявляется на молекулярном (биохимическом) уровне как полиморфизм белков – существование разных изоформ белка, выполняющих сходные функции в организме. Чаще всего изучают полиморфизм белков-катализаторов биохимических процессов в клетке (ферментов), поскольку их легче обнаружить по катализируемой (ферментативной) реакции. В качестве наследуемых признаков используют

набор полиморфных ферментов – аллозимов, кодируемых аллельными формами одного гена. Поэтому аллозимы как проявление наследуемого признака могут служить маркерами генетической изменчивости в популяции. Различают разные формы ферментов по изменению электрофоретической подвижности в ПААГ.

Тест-системы на основе растений позволяют выявить как общие закономерности радиобиологии, так и специфику лучевых реакций у растительных организмов. Традесканция (*Tradescantia scobiosa*) в настоящее время успешно используется как высокочувствительная растительная тест-система для оценки действия малых доз облучения и сочетанного воздействия факторов радиационной и нерадиационной природы. Нить *Tr. scobiosa* несет от 30 до 70 волосков тычиночных нитей. Обычно волосок состоит 10–30 клеток. В качестве тест-функции учитывают возрастание частоты морфологических аномалий в виде гигантских или карликовых клеток; изгибов и разветвлений нитей; проявлений угнетения клеточного деления (клеток меньше 12) и полную потерю репродуктивной способности. Кроме этого, как проявление соматических мутаций в волосках тычинок регистрируют количество так называемых «белых и розовых мутантных событий».

Все более широкое применение находит *Allium*-тест на основе лука репчатого (*Allium cepa* (L.)). Этот биотестер был использован на начальных этапах радиобиологических исследований К. Саксом для оценки воздействия гамма-лучей на митоз при облучении клеточного цикла на разных стадиях. Для разработки классификаций радиационно-индуцированных патологий клеточного деления и объяснения возможных молекулярных механизмов aberrаций хромосом используются метафазный или ана-телофазный методы учета цитогенетических нарушений в апикальной меристеме корешков проростков семян или корня луковицы на начальных стадиях роста.

Широкомасштабные исследования молекулярных механизмов реализации первичных радиационных повреждений в те или иные виды aberrаций хромосом и патологии деления проводились Н. Дубининым на основе тест-организма скерды зеленой (*Crepis capillaris* (L.)), диплоидные наборы хромосом которой являются удобным индикатором повреждений.

4.3. Феномен радиоадаптации популяций и «генетический груз»

Какова судьба генетических изменений, вызванных излучением, и как они влияют на свойства популяции в условиях радиоактивного загрязнения места обитания? Отметим два разнонаправленных эффекта: 1) эволюционным отбором может быть подхвачена любая мутация, увеличивающая в фенотипе радиорезистентность особи, что приведет к увеличению доли радиорезистентных особей в популяции; 2) увеличение «генетического груза» проявится в появлении спектра форм, менее приспособленных к условиям окружающей среды по сравнению с нормой. При этом давление естественного отбора будет направлено на элиминацию особей – носителей «генетического груза».

Теория радиационного мутагенеза в популяциях сложилась при исследовании генетических последствий воздействия ионизирующих излучений на природные и искусственные сообщества растений на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа. Имеются экспериментальные данные о популяционном ответе в виде повышенной радиорезистентности популяции. Вместе с тем в экспериментах показана возможность появления в популяции «генетического груза» (в результате неблагоприятных радиационно-индуцированных мутаций) и его дальнейшей элиминации. На примере одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* (Beij.) В. А. Шевченко дал анализ динамики и стадийности мутационного процесса и показал, что при установлении нового равновесия в течение смены многих поколений может возрастать радиорезистентность хронически облучаемых популяций [Шевченко и др., 1992].

Таким образом, увеличение средней радиоустойчивости популяции (сдвиг купола толерантности в сторону больших мощностей доз) является следствием индуцированных хроническим радиационным воздействием генетических процессов в природных популяциях растений. Это явление получило название «*феномен радиоадаптации*».

Эффект радиоадаптации популяций при радиоактивном загрязнении территорий заключается в повышенной радиоустойчивости хронически облучаемых популяций (несколько поколений), выявляемой при дополнительном остром облучении.

Радиоадаптация впервые была обнаружена в исследованиях на ВУРСе. Для растений она экспериментально выявляется при анализе результатов дополнительного острого (провокационного) облучения семян.

Так, в экспериментах 1965 года было показано, что дополнительное γ -облучение в дозе 100–150 Гр спящих почек березы, произраставших на участках с плотностью загрязнения ^{90}Sr 37–140 МБк/м², не увеличило, а снизило частоту аберраций хромосом в меристематических клетках побегов относительно контрольного чистого экспериментального участка. Аналогичные исследования велись в 1973 году с использованием 10 видов травянистых дикорастущих растений (горошек узколистый, вероника лесная, клевер горный, лапчатка гусиная и др.), в которых также было подтверждено, что дополнительное γ -облучение семян в дозе 150 Гр вызывало повышение всхожести семян и снижение частоты аберраций хромосом в проростках по сравнению с контролем.

Дальнейшие исследования показали, что радиоадаптация популяций может быть следствием действия естественного отбора на эффективность ферментных систем репарации радиационных повреждений ДНК и не сопровождается видимыми морфологическими изменениями. Последние научные исследования молекулярных механизмов, задействованных в формировании адаптивного ответа, также выявили участие систем антиоксидантной защиты, изменение активности мобильных генетических элементов и повышенный уровень метилирования генома [Крупные радиационные аварии..., 2001; Гераськин и др., 2021].

Однако эффект радиоадаптации растений не всегда воспроизводится, в ряде исследований этого феномена не обнаружено.

Таким образом, относительно низкие хронические уровни радиационного воздействия способны увеличивать уровень генетической изменчивости организма и нарушать присущие популяциям закономерности развития. В условиях радиоактивного загрязнения ареала в популяциях растений может происходить естественный отбор на повышение устойчивости к радиационному фактору. Отбор идет по возрастанию эффективности систем репарации. Скорость и сама возможность осуществления этого про-

цесса могут существенно различаться в различных радиоэкологических условиях. Для оценки важности этих процессов для состояния природных экосистем и степени их интенсивности необходимы дополнительные научные исследования.

Итак, радиационно-генетическими исследованиями на ВУРСе и в ближней и дальних зонах аварии на ЧАЭС были показаны генетические изменения, выявляемые у различных представителей фитоценозов главным образом цитогенетически и на биохимическом уровне. В природных популяциях не найдено конститутивных мутаций (морфологических изменений), которые передаются по наследству. Судьба генных мутаций, выявленных в семенах растений, обитающих на загрязненных территориях, в большинстве случаев неизвестна. Есть данные, подтверждающих их включение в популяционный генофонд и данные, отрицающие включение таких мутаций в генофонд популяции. Имеются доказательства популяционного ответа в виде повышенной радиорезистентности, что, вероятно, является следствием генетических процессов в ценопопуляциях растений в условиях хронического облучения [Крупные радиационные аварии..., 2001].

Тема 5. Твердофазное тестирование почв, загрязненных техногенными радионуклидами (Практическое занятие)

5.1. Описание метода

Твердофазное биотестирование почв является методом измерения цито(гено)токсического действия почв и твердых субстратов в контролируемых условиях краткосрочного лабораторного фитотеста с луком репчатым *Allium cepa* (L.) Оценка цито(гено)токсического действия основана на определении показателей митотической активности с фиксацией патологий деления и аббераций хромосом в клетках апикальной меристемы корешков проростков лука репчатого *A. cepa*, доступных к регистрации ана-телофазным методом цитогенетического исследования с простым недифференцированным окрашиванием хромосом [Столбова и др., 2016; Stolbova et al., 2018].

Поскольку деление клетки является чрезвычайно радиочувствительным процессом, метод позволяет использовать высокий биоиндикационный потенциал данной тест-системы для оценки степени и формы проявления токсичности почв, загрязненных радионуклидами. Весовые микроколичества техногенных радионуклидов в почве и их фиксация при «старении» твердой фазой полностью исключают традиционную форму измерения токсичности, основанную на тестировании водных вытяжек. Твердофазное тестирование имитирует ситуацию контактного внешнего облучения клеток корневой меристемы при контролируемой геометрии излучения от загрязненных образцов. Такая ситуация реальна в условиях долговременного загрязнения биогеоценозов ПЯД и при тесном контакте небольших объектов биоты или частей биомассы растений с загрязненными вмещающими средами. В отдаленные по времени периоды после радиационной аварии излучение в слое почвы создается преимущественно долгоживущими «осколочными» радионуклидами, которые присутствуют в аварийных выбросах АЭС. Ионизирующее излучение характеризуется варьирующим спектром с различным вкладом α -, β - и γ -компоненты, что зависит в значительной степени от радионуклидного состава загрязнений. В настоящее время существенной задачей в рамках разработки системы экологического нормирования радиационных нагрузок остается оценка «биологического качества» β - и α -компоненты излучения для биоты. Поскольку размер ряда представителей почвенной биоты или частей подземной биомассы сопоставим с пробегом α - и β -частиц, то вероятна ситуация переоблучения этих «критических» организмов для условий радиоактивного загрязнения почв.

5.2. Методика проведения испытания

Пробоподготовка включает стандартные процедуры растирания и просеивания образцов воздушно-сухой почвы через сито с диаметром отверстий в 1 мм. Просеянную почву помещают в чашки Петри диаметром 5,5 см и увлажняют из расчета 10 мл воды на 16–18 г навески. Полученную пасту разравнивают шпателем для получения ровной поверхности. Приготовленные таким образом образцы помещают в чашки Петри диаметром 10 см, на дно которых наливается дистиллированная вода для создания режима влажной

камеры. Аналогично в каждой серии опыта готовятся камеры для контрольных биотестов: с твердым инертным субстратом, а также с культивационной водой и 3 мМ раствором пероксида водорода.

Прединкубация биотестера: сухие семена лука репчатого *A. сера* помещаются на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри размером 10 см. Проращивание осуществляется в темноте в условиях влажной камеры при комнатной температуре в течение 48 часов. В опыт по биотестированию берутся только проросшие семена. Для синхронизации клеточного деления клеток апикальной меристемы возможна выдержка при температуре 4–6°C в течение суток.

Основная процедура биотеста: в чашки Петри с подготовленными почвенными пластинами помещают по 15–20 проростков семян лука репчатого *A. сера*. Проростки на поверхности почвенной пасты в чашках Петри инкубируются в темноте при комнатной температуре в условиях влажной камеры. Длительность твердофазного биотестирования – от 24 до 120 часов в зависимости от величины удельной активности образцов. Одновременно реализуются биотесты с контрольным твердым субстратом, культивационной водой и 3мМ пероксидом водорода.

Полученный биоматериал отмывают от частиц твердой фазы почвы в фарфоровых чашках водопроводной водой. Затем от корешка проростка отрезают кончик длиной 1–2 см и помещают в фиксатор Кларка. Нахождение биоматериала в фиксаторе возможно в течение 2–14 суток. Если цитогенетическое исследование клеток апикальной меристемы невозможно в течение 14 суток после фиксации, то материал переводят в 70% этиловый спирт (v/v) для долгосрочного хранения. В качестве отрицательного контроля цитогенетического исследования используется культивационная вода, как положительный контроль – 3мМ раствор пероксида водорода. Результаты цитогенетического анализа заносятся в лабораторный журнал.

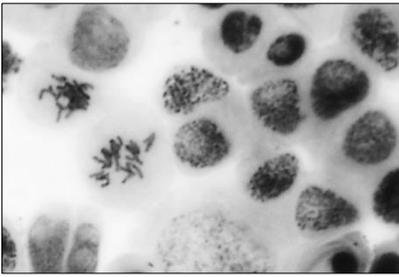
Код образца (П) включает номер тестируемой почвы (П1, П2 и т. д.) и повторность теста (П1-1, П1-2 и т. п.). В столбце «Биопроба» указан номер корешка проростка, взятого в анализ (1, 2, ...). Столбцы П, М, А и Т в секции «Клетки в митозе» содержат информацию о количестве клеток апикальной меристемы в про-

фазе, метафазе, анафазе и телофазе митоза, соответственно. В секции «Патологии митоза» отмечают виды нарушений деления, связанные с воздействием на митотический аппарат и хромосомы.

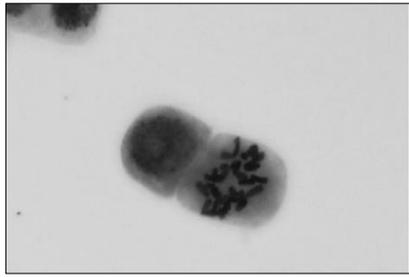
Таблица 11. Образец формы учета результатов цитогенетического анализа биоматериала после процедуры твердофазного биотестирования почв с луком репчатым *Allium cepa*

Код образца	Биопроба	Слайд	Просмотрено клеток	Клетки в митозе				Патологии митоза	
				П	М	А	Т	Дезорганизация хромосом	Аберрации хромосом
П1-1	1	1							
		2							
		...							
	2	1							
		2							
		...							
							
	Всего:								
	П1-2	1	1						
2									
...									
2		1							
		2							
		...							
...		...							
Всего:									

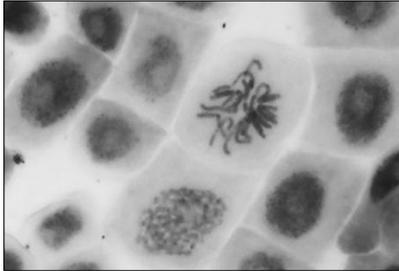
Столбец «Дезорганизация хромосом» фиксирует патологии деления, связанные с влиянием испытуемого образца на митотический аппарат клетки: отставания и убегание хромосом в стадии мета- и/или анафазы, слипания хромосом в метафазе, в том числе с изменением вида метафазных хромосом по типу к-митоза, рассеивание хромосом, полые метафазы, трехполюсные и иные ацентричные митозы (рис. 9).



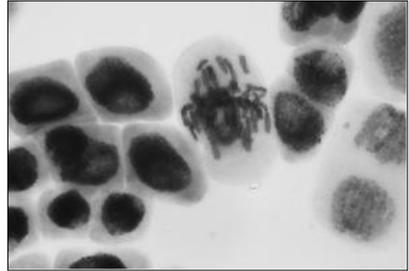
(а)



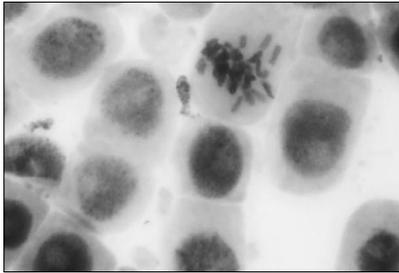
(б)



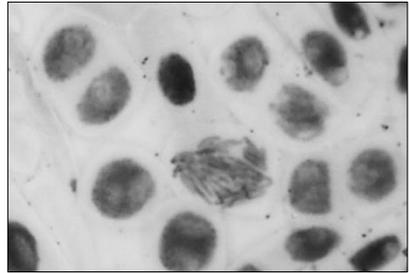
(в)



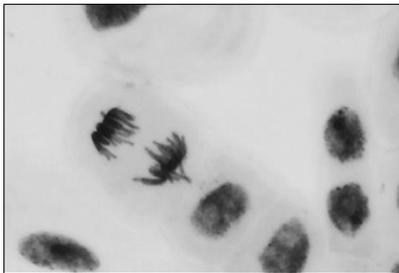
(г)



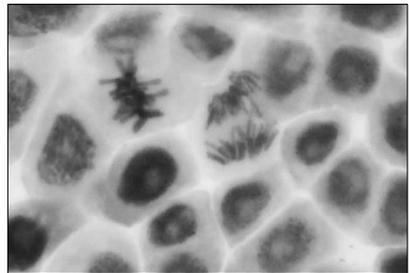
(д)



(е)



(ж)

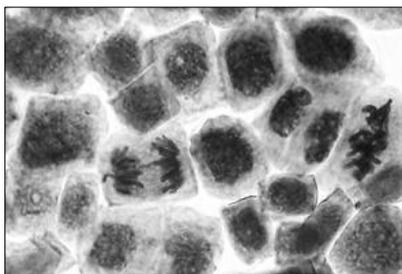


(з)

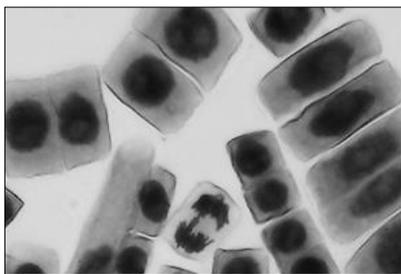
Рис. 9. Патологии митоза (увеличение 10x40) в клетках *Allium cepa*, связанные с дезорганизацией хромосом: (а) – рассеяние хромосом в

метафазе с частичным слипанием в одной клетке; (б) – полая метафаза с проявлениями к-митоза; (в) – рассеяние хромосом в метафазе; (г) – полая метафаза с частичным слипанием и фрагментацией хромосом; (д) – дезорганизованная метафаза с отставанием и фрагментацией хромосом; (е) – ацентричный мультиполярный митоз; (ж) – убегание хромосом в анафазу; (з) – ацентричный трехполярный митоз с отставанием хромосом в анафазу

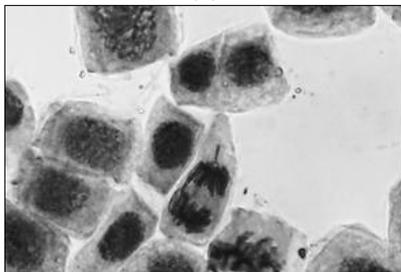
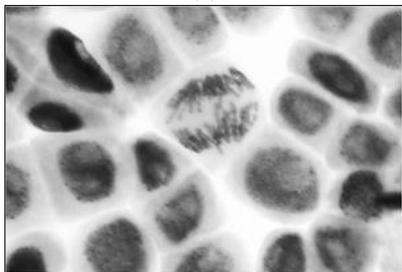
Столбец «Аберрации хромосом» отражает вклад в генотоксичность кластогенного воздействия непосредственно на хромосомы: одиночные и двойные фрагменты хромосом, одинарные и двойные мосты в анафазе митоза (в том числе разрывы мостов в анафазе), множественные фрагментированные хромосомы и пробелы хромосом (рис. 10). Возможно отнести к этой категории внеядерный хроматин, фиксируемый как «микроядро» в интерфазе клетки.



(а)



(б)



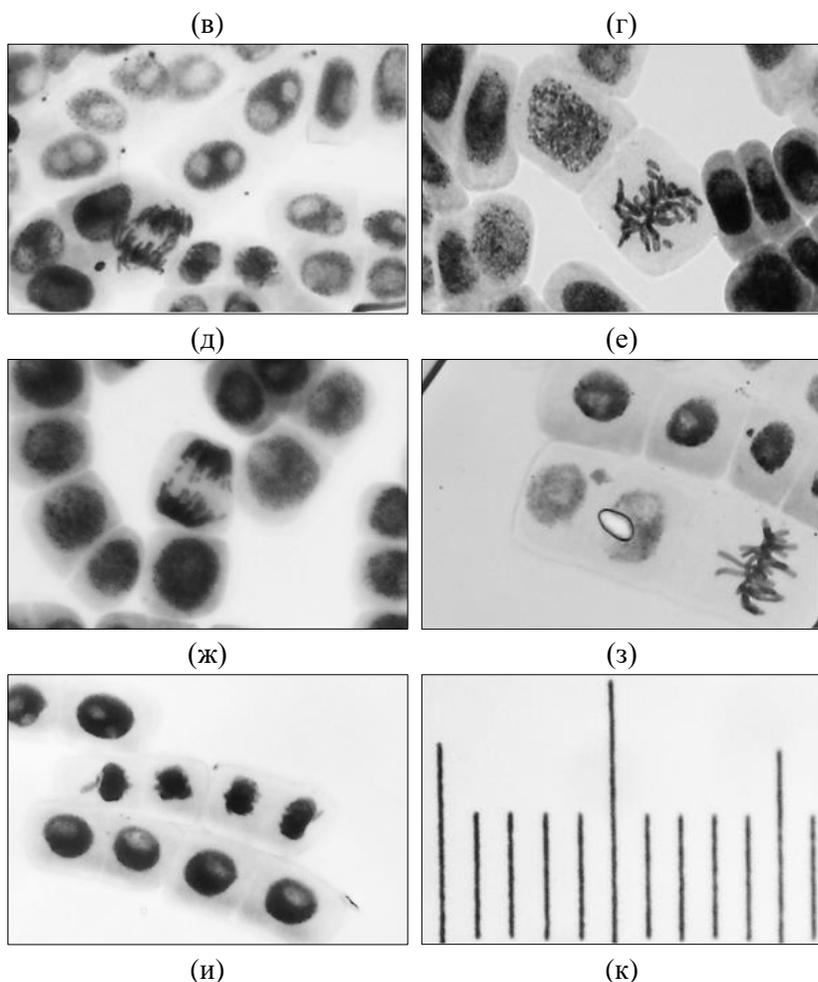


Рис. 10. Патологии митоза (увеличение 10x40) в клетках *Allium cepa*, связанные с кластогенным воздействием на хромосомы: (а) – одиночный мост; (б) – двойной параллельный мост; (в) – двойной перекрещенный мост; (г) - двойной мост в виде большого дицентрического кольца; (д) – двойной мост в виде двух сцепленных по типу звеньев в цепи хроматид; (е) – фрагментация хромосом с двойной природой фрагментов; (ж) – фрагментация хромосом с одиночной природой фрагментов/пробелами хромосом; (з) – внеядерный хроматин в виде микроядер в интерфазе; (и) – фрагмент хромосомы в телофазе, не попавший в ядро дочерней клетки; (к) – микрошкала (цена деления 10 мкм)

По полученным данным рассчитывают значения основных цитогенетических показателей, отражающих формы проявления токсичности. В качестве тест-функций для оценки цитотоксического воздействия образца почвы используют величины митотического и фазных индексов. Для оценки общего генотоксического эффекта рассчитывают частоту патологий митоза, суммируя количество клеток с хромосомными aberrациями и дезорганизацией хромосом. Для учета вклада кластогенного эффекта в цито(гено)токсичность оценивают частоту aberrаций хромосом (ЧАХ).

Цитотоксичность тестируемого образца выявляют по статистически достоверному отличию от контрольных значений величин митотического и фазных индексов и достоверному изменению соотношения количества клеток в разных фазах митоза; генотоксичность – по достоверным различиям контрольных и опытных показателей общего числа патологий деления и ЧАХ для выявления доли кластогенного эффекта.

5.3. Статистический анализ данных цитогенетического исследования при оценке цито(гено)токсичности почв по методу твердофазного тестирования с *Allium* сера

Задание 1. Расчет величины митотического индекса и его ошибки для оценки митотоксичности почв, загрязненных радионуклидами.

Теория. Доля как среднее в совокупности альтернативных признаков.

Доля, частота встречаемости признака

Пусть p – доля единиц выборочной совокупности, обладающих каким-либо признаком. Если f^+ – это число единиц выборочной совокупности с данным значением признака, а n – объем выборки, тогда частота встречаемости признака p :

$$p = \frac{f^+}{n} \quad (10).$$

Формула для расчета величины ошибки доли s_p :

$$s_p = \sqrt{\frac{p \times (1-p)}{n}} \quad (11).$$

Митотический индекс (МИ) – доля делящихся клеток в корневой апикальной меристеме *Allium cepa* на момент фиксации материала биотестера (отношение числа клеток, находящихся в процессе деления, к общему числу просмотренных клеток в препарате).

$$MI = \frac{(\Pi + M + A + T)}{N} \times 100\% \quad (12),$$

где (Π+M+A+T) – это сумма числа клеток, находящихся на стадии про-, мета-, ана- и телофазы, а N – общее число проанализированных для данного тестируемого образца клеток апикальной меристемы (объем выборки).

Эксперимент: по результатам твердофазного *Allium*-теста для ряда загрязненных образцов почв получены представленные в таблице цитогенетические данные о количестве делящихся клеток в корневой апикальной меристеме проростков семян *Allium cepa*. Выполните расчеты величин митотического индекса и его ошибки и заполните таблицу 12.

Таблица 12. Расчет величины митотического индекса и его ошибки

Тестируемый образец	Общее число просмотренных клеток	Общее число делящихся клеток	Митотический индекс MI, доля	Ошибка MI
Контроль-вода	1142	27		
Контроль-твердофазный	1382	42		
1	1596	97		
2	2712	113		
3	1757	77		
4	1910	166		
5	1379	131		
6	1544	92		

Задание 2. Расчет величины абсолютной погрешности и доверительного интервала значений митотического индекса для уровней значимости 0,01 и 0,05 при токсикометрии почв, загрязненных радионуклидами.

Теория. Анализ долей.

Абсолютная погрешность оценки доли, доверительный интервал доли

Пусть s_p – оценка ошибки доли p , а t_α – табличное значение критерия Стьюдента для данного объема выборки (для долей берется ∞) и уровня значимости α , тогда **абсолютная погрешность** оценки доли Δ_α для уровня значимости α :

$$\Delta_\alpha = t_\alpha \times s_p \quad (13).$$

Формула для расчета величины **доверительного интервала** доли \bar{p} :

$$\bar{p} = p \pm t_\alpha \times s_p \quad (14).$$

Эксперимент: по результатам твердофазного Allium-теста получены оценки величины митотического индекса, рассчитана его ошибка для ряда образцов почв и контроля.

- 1) Вставьте в таблицу полученные из задания 1 значения митотического индекса и его ошибки (в долях и до 1-го знака после запятой).
- 2) Рассчитайте абсолютную погрешность этой оценки для уровней значимости 0,01 и 0,05. Объем выборки для оценки долей рассматривается как бесконечный ∞ . Выполните расчеты (до 1-го знака после запятой) и заполните таблицу 13.

Таблица 13. Расчет величины абсолютной погрешности митотического индекса

Образец	Число просмотренных клеток	Число делющихся клеток	МИ, доля	Ошибка	Абсолютная погрешность (0,01)	Абсолютная погрешность (0,05)	$t_{0,05}$	$t_{0,01}$
Вода	1142	27					1,96	1,64
Твердофазный образец	1382	42					1,96	1,64
1	1596	97					1,96	1,64
2	2712	113					1,96	1,64
3	1757	77					1,96	1,64
4	1910	166					1,96	1,64
5	1379	131					1,96	1,64
6	1544	92					1,96	1,64

- 3) Представьте данные в другой таблице (таб. 14) в виде величины доверительного интервала (по желанию в долях или %).

Таблица 14. Расчет величины доверительного интервала значений митотического индекса

Тестируемый образец	Объем выборки	Митотический индекс ± ошибка	Митотический индекс ± доверительный интервал
контроль-вода	1142		
контроль-твердофазный	1382		
1	1596		
2	2712		
3	1757		
4	1910		
5	1379		
6	1544		

Задание 3. Оценка достоверности различий между найденными в эксперименте величинами митотического индекса для контрольных и тестируемых образцов.

Теория. Проверка гипотезы о наличии значимых различий между выборочными средними величинами по критерию Стьюдента.

- 1) Нулевая гипотеза об отсутствии статистических различий между митотическими индексами образцов

$$H_0: p_1 - p_2 = 0$$

Этапы: Рассчитывается разность $|d|$, ошибка разности s_d и t -критерий Стьюдента t . Сравниваются значения рассчитанного t -критерия и табличное значение t_α для ∞ и уровня значимости α . Если рассчитанный t -критерий меньше табличного значения $t_{\infty; 0,05}$, то принимается нулевая гипотеза **H0**. Вывод – различия не достоверны с уровнем значимости α :

$$s_d = \sqrt{\frac{n_1 + n_2}{n_1 \times n_2}} \quad (15),$$

$$t = \frac{|d|}{s_d} = |d| \sqrt{\frac{n_1 \times n_2}{n_1 + n_2}} < t_\alpha \quad (16).$$

- 2) Альтернативная гипотеза о различиях между величинами митотических индексов образцов

$$H_1: p_1 - p_2 \neq 0$$

$$t = \frac{|d|}{s_d} = |d| \sqrt{\frac{n_1 \times n_2}{n_1 + n_2}} \geq t_\alpha \quad (17).$$

Если рассчитанный t -критерий больше или равен табличному значению $t_{\infty; 0,05}$, то принимается альтернативная гипотеза **H1**. Вывод – различия достоверны с уровнем значимости α .

В формулах: $|d|$ – разность, s_d – ошибка разности, t – рассчитанный t -критерий Стьюдента, t_α – табличное значение критерия Стьюдента для данного объема выборки (для долей берется ∞) и уровня значимости α .

Эксперимент: по результатам твердофазного *Allium*-теста для определенных объемов выборки цитогенетических данных получены оценки величины митотического индекса. Рассчитайте значения t -критерия по формуле и оцените для уровня значимости $\alpha=0,05$, какая гипотеза принимается – нулевая или альтернативная. Сделайте вывод о достоверности различий: 1) между митотическими индексами образцов контроль-вода и контроль-твердофазный; 2) между митотическими индексами всех экспериментальных образцов и образцом контроль-твердофазный. Заполните таблицу 15.

Таблица 15. Результаты твердофазного тестирования с луком репчатый *Allium cepa* контрольных и загрязненных почвенных образцов для оценки достоверности различий значений митотического индекса при уровне значимости 0,05

Образец	Объем выборки	MI	Разность	Ошибка разности	t	t табл.	Гипотеза, достоверность различий
контроль-вода	1142	0,024					
контроль-твердофазный	1382	0,030				1,96	
1	1596	0,061				1,96	
2	2712	0,042				1,96	
3	1757	0,044				1,96	
4	1910	0,087				1,96	
5	1379	0,095				1,96	
6	1544	0,060				1,96	

Задание 4. Статистический анализ данных цитогенетического исследования в случае малых значений величин митотического и фазных индексов и частот патологий митоза и хромосомных аберраций

Теория. Анализ малых долей с помощью преобразования Фишера.

Величина доли p подчиняется закону биномиального распределения, при больших объемах выборки стремится к нормальному распределению. При малых или больших p распределение оценок доли становится отличным от нормального, поэтому нахождение доверительных границ и гарантированных минимумов и максимумов, а также все процедуры статистического анализа для нормально распределенных величин не будут обоснованы. Если величина доли приближается к нулю (единице), то статистический анализ проводят, используя преобразование величины доли в углы φ .

Угловое преобразование Фишера («фи»-преобразование) – преобразование величины долей p (%) в углы φ (рад), для которых доказано нормальное распределение:

$$\varphi = 2 \times \arcsin \sqrt{p} \quad (18).$$

Для упрощения вычислений значения угла φ , соответствующие значениям доли p , могут быть табулированы в статистических таблицах. С помощью обратного преобразования или по таблице можно перейти от углов к долям для представления в таблицах ошибки и доверительных границ доли:

$$p = \sin^2 \frac{\varphi}{2} \quad (19).$$

Меняя распределение долей (в %) распределением углов φ (в радианах), которое близко к нормальному, можно применять все процедуры статистического анализа нормально распределенных величин, рассмотренные в заданиях 1–3.

Ошибка репрезентативности для угла φ , соответствующего доле p , зависит только от объема выборки n :

$$s_{\varphi} = \frac{1}{\sqrt{n}} \quad (20).$$

Формула для расчета величины доверительного интервала угла $\bar{\varphi}$:

$$\bar{\varphi} = \varphi \pm t_{\alpha} \times s_{\varphi} \quad (21).$$

Эксперимент: получены данные биотестирования ряда образцов почв с комплексным загрязнением.

- 1) Найдите по представленным в таблице цифрам ошибку репрезентативности для угла и проведите интервальную оценку (доверительные интервалы) для **генерального** значения угла.
- 2) Преобразуйте результат в доверительный интервал для доли и заполните таблицу 16. Обратите внимание, что доверительный интервал доли будет выражен в %. В строке «Проба 1» дан пример записи доверительного интервала угла и его преобразование в доверительный интервал доли.

Таблица 16. Статистическая обработка результатов твердофазного тестирования с луком репчатым *Allium cepa* с использованием углового преобразования

Проба	Число клеток	МП (доля), %	Значение угла	t при $v = \infty$	Ошибка / Абсол. погрешность угла	Доверит. интервал угла	Доверит. интервал доли
1	2835	4,55	0,428	1,96		0,391÷0,465	3,8÷5,3
2	2624	5,37	0,469	1,96			
3	1773	6,71	0,524	1,96			
4	1901	2,79	0,336	1,96			
5	2191	4,84	0,442	1,96			
6	1869	4,92	0,446	1,96			
7	3215	6,63	0,520	1,96			
8	3117	7,25	0,547	1,96			
9	2900	4,83	0,442	1,96			
Контроль	5158	8,28	0,584	1,96			

- 3) Сравните полученные значения угла с контрольным (*вспомните материал задания 3*) и сделайте выводы:
 - a. принимается или отвергается нулевая гипотеза;
 - b. достоверны ли отличия значений митотического индекса в опыте и контроле. Заполните таблицу 17.

Таблица 17. Оценка достоверности различий значений митотического индекса в опыте и контроле после углового преобразования при уровне значимости 0,05

Проба	Число клеток	Значение доли, %	Значение угла	d разность	t	по $t_{\text{табл.}} (=1,96)$ отвергаем / принимаем
1	2835	4,55	0,428			
2	2624	5,37	0,469			
3	1773	6,71	0,524			
4	1901	2,79	0,336			
5	2191	4,84	0,442			
6	1869	4,92	0,446			
7	3215	6,63	0,520			
8	3117	7,25	0,547			
9	2900	4,83	0,442			
Контроль	5158	8,28	0,584			

Литература

Основная

1. Алексахин Р. М., Гераськин С. А. А. Х. Сперроу – классик радиобиологии и радиоэкологии XX века (к 100-летию со дня рождения) // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2015. – Т. 55, № 1. – С. 104–107.
2. Биоиндикация радиоактивных загрязнений. – М.: Наука, 1999. – 384 с.
3. Гераськин С. А., Фесенко С. В., Волкова П. Ю. и др. Что мы узнали о биологических эффектах облучения в ходе 35-летнего анализа последствий аварии на Чернобыльской АЭС? // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2021. – Т. 61, № 3. – С. 234–260.
4. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений. – Киев : Наук. думка, 1989. – 384 с.
5. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз / Д. А. Кривоуцкий, Ф. А. Тихомиров, Е. А. Федоров, А. Д. Покаржевский, А. И. Таскаев. – М. : Наука, 1988. – 240 с.
6. Кобузов Г. М., Таскаев А. И. Особенности морфогенеза и ростовых процессов у хвойных растений в районе аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 204–223.
7. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры. Р. М. Алексахин, Л. А. Булдаков, В. А. Губанов и др. / Под общей ред. Л. А. Ильина и В. А. Губанова. – М. : ИздАТ, 2001. – 752 с.
8. Переволоцкий А. Н. Распределение ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных биогеоценозах. – Гомель : РНИУП «Институт радиологии», 2006. – 255 с.
9. XXXVII Радиоэкологические чтения, посвященные действительному члену ВАСХНИЛ В.М. Ключковскому / Под ред. акад. Россельхозакадемии Р. М. Алексахина. – Обнинск : ГНУ ВНИИСХРАЭ, 2009. – 280 с.
10. Радиоэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС: биологические эффекты, миграция, реабилитация загрязненных территорий / Под ред. чл.-корр. РАН Н. И. Санжаровой и проф. С. В. Фесенко. – М. : РАН, 2018. – 278 с.
11. Шевченко В. А., Печуренков В. Л., Абрамов В. И. Радиационная генетика природных популяций. – М. : Наука, 1992.

12. Щеглов А. И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах: По материалам 10-летних исследований в зоне влияния аварии на ЧАЭС. – М. : Наука, 2000. – 268 с.
Дополнительная
1. Антропогенная радионуклидная аномалия и растения / Д. М. Гродзинский, К. Д. Коломиец, Ю. А. Кутлахмедов и др. // Под ред. Д. М. Гродзинского. – Киев : Лыбидь, 1991. – 156 с.
2. Кальченко В. А., Рубанович А. В., Федотов И. С., Архипов Н. П. Генетические эффекты, индуцированные Чернобыльской аварией, в половых клетках сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) // Генетика. – 1993. – Т. 29. №7. – С. 1205–1212.
3. Козубов Г. М., Козлов В. А., Таскаев А. И., Патов А. И. Биологическая дозиметрия в лесных биогеоценозах // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем: Труды Коми научного центра УрО РАН. – 1993. – № 3. – С. 119–127.
4. Корогодин В. И. Кариотаксоны, надежность генома и прогрессивная биологическая эволюция // Природа. – 1985. – № 2. – С. 3–14.
5. Радиация и патология: Учеб. пособие / Под общей ред. А. Ф. Цыба. – М. : Высш. шк., 2005. – 341 с.
6. Современные проблемы радиобиологии. Радиоэкология / Под ред. В. М. Ключковского, Г. Г. Поликарпова и Р. М. Алексашина. – М. : Атомиздат, 1971. – 424 с.
7. Столбова В. В., Манахов Д. В., Щеглов А. И. Регистрация результатов Allium-теста с помощью комплекса визуализации на основе микроскопа Микмед-6 для оценки генотоксичности почв // Вестн. МГУ. – Сер. 17, Почвоведение. – 2016. – № 2. – С. 40–44.
8. Тихомиров Ф. А. Теоретические и прикладные вопросы защиты почвенно-растительного покрова от радиоактивного загрязнения // Биологические науки. – 1980. – № 4. – С. 18–27.
9. Щеглов А. И., Цветнова О. Б., Столбова В. В. Биодиагностика радиоактивного загрязнения природных экосистем // Вестник МГУ. – Сер.17, Почвоведение. – 2013. – № 4. – С. 43–49.
10. Stolbova V. V., Agapkina G. I., Kotelnikova A. D. et al. A short-term method for assessing the genotoxicity of soil as a solid-phase body based on the Allium test // Moscow University Soil Science Bulletin. – 2018. – Vol. 73, N 5. – P. 204–210.

Список используемых сокращений

АЭС – атомная электростанция
ВУРС – Восточно-Уральский радиоактивный след
ЕКО – емкость катионного обмена
ЕРФ – естественный радиационный фон
МКРЗ – Международная комиссия по радиационной защите
ОНИС – Опытная научно-исследовательская станция
ПААГ – полиакриламидный гель
ППК – почвенный поглощающий комплекс
ПЯД – продукты ядерного деления
ТЕРН – тяжелые естественные радионуклиды
РАО – радиоактивные отходы
ЧАХ – частота аббераций хромосом
ЧАЭС – Чернобыльская атомная электростанция
ЯТЦ – ядерный топливный цикл

Глоссарий

Аллозимы (изоферменты) – альтернативные формы фермента, кодируемые различными аллелями одного и того же гена.

Ауксин – гормон растений, активирует метаболизм, отвечает за рост и развитие растений, дифференциацию органов, ориентацию отдельных органов и всего растения в целом по отношению к свету и силе тяжести.

Генетический груз – доля популяции, для которой приспособленность к окружающей среде уменьшена по сравнению с жизнеспособностью особей, имеющих оптимальный генотип. Элиминация генетического груза – снижение доли менее приспособленных мутантных особей – носителей генетического груза.

«Горячие частицы» – в основном непрореагировавшие в реакторе остатки ядерного топлива, поступившие в атмосферу в виде относительно крупных частиц радиоактивных аэрозолей.

Доза – количественная характеристика (мера) воздействия ионизирующего излучения на объект, мера облучения. В Международной системе единиц (СИ) установлена единица измерения поглощенного организмом ионизирующего излучения (поглощенная доза) – Грей (русское обозначение – Гр, международное – Gy).

1 Гр равен поглощенной дозе излучения, при которой веществу с массой 1 кг передается энергия ионизирующего излучения 1 Дж: $1 \text{ Гр} = 1 \text{ Дж/кг}$. Поглощение энергии ионизирующего излучения является первичным процессом, дающим начало последовательности физико-химических преобразований в облученной ткани, приводящей к наблюдаемому радиационному эффекту. Поглощенную дозу следует отличать от экспозиционной дозы, являющейся внесистемной количественной мерой излучений электромагнитной природы (γ - и рентгеновского) и измеряемой в рентгенах (Р) по ионизационной способности воздуха. Однако в некоторых случаях (более ранние работы в области радиобиологии и радиоэкологии) экспозиционная доза используется для описания влияния ионизирующих излучений на вещество.

Ионизирующие (ядерные) излучения – излучения, испускаемые радионуклидами при радиоактивном распаде, вызывающие ионизацию атомов вещества-поглотителя.

Популяция – устойчивая внутривидовая группировка особей, объединенных территориально, имеющих единый жизненный цикл и генофонд, в какой-то мере репродуктивно изолированная от других группировок и обладающая способностью к гомеостазу в изменяющихся условиях существования.

Прозомбрио – многоклеточная, не дифференцированная на органы структура, возникающая после нескольких первых делений зиготы.

Радиационная авария – потеря управления источником ионизирующего излучения, вызванная неисправностью оборудования, неправильными действиями персонала, стихийными бедствиями, которая привела к незапланированному облучению людей или загрязнению окружающей среды.

Радиационный (лучевой) синдром (симптомокомплекс) – сочетание признаков, симптомов радиационного поражения организма (лучевого патогенеза).

Радиоактивное облако – образуется при авариях на радиационно опасных объектах, ядерных взрывах и т. д., и представляет собой дисперсию радионуклидов в паро-газовом состоянии, перемещается с воздушными потоками, обуславливая радиоактивное загрязнение местности (акватории).

Радиоактивность – самопроизвольное превращение (распад) ядер атомов одних элементов в другие, сопровождающееся испусканием частиц различной природы и энергии.

Радиоактивные изотопы (радионуклиды) – нестабильные самопроизвольно распадающиеся ядра химических элементов.

Радиоактивный распад – процесс самопроизвольного распада радионуклидов (радиоактивных изотопов). Показателем скорости радиоактивного распада является постоянная радиоактивного распада, λ с размерностью сек^{-1} , которая характеризует вероятность распада за одну секунду. За единицу измерения радиоактивности в системе СИ принят беккерель (Бк или 1 распад/сек). Внесистемной единицей является Кюри (Ки): 1 Ки = $3,7 \cdot 10^{10}$ Бк.

Сумма эффективных температур – характеристика теплового режима за вегетационный период, являющаяся суммой средних суточных температур за этот период или суммой ежедневных превышений среднесуточной температуры воздуха над условной величиной нижнего предела вегетации растений.

Трахеиды – основной элемент древесины хвойных пород, занимают свыше 90% общего объема древесины. В пределах одного годичного слоя трахеиды раннего и позднего периода вегетации сильно отличаются друг от друга. Ранние трахеиды, образующиеся в начале вегетационного периода, выполняют проводящие функции, имеют широкую внутреннюю полость и тонкие стенки с многочисленными порами. Поздние трахеиды, отложенные камбием во второй половине вегетационного периода – это механические элементы, у которых стенки сильно утолщены из-за резкого уменьшения внутренней полости.

Фасциация – деформация побегов растений, уплощение в виде ленты. Возникает вследствие срастания стеблей друг с другом или ветвей с главным побегом.

Ценопопуляция – совокупность особей одного вида, входящих в состав экосистемы в пределах биогеоценоза.

Цитогенетический мониторинг – оценка состояния хромосомного набора на отдельных стадиях митоза и мейоза с целью выявления хромосомных aberrаций и нарушений процесса деления, возникающих спонтанно в популяциях или индуцированных мутагенными факторами.

Для заметок

Reviewers:

S.A. Geraskin – Doctor of Biological Sciences, Professor,
Head of the Laboratory of Radiobiology and Ecotoxicology of Agricultural Plants,
Federal State Budgetary Scientific Institution

All-Russian Research Institute of Radiology and Agroecology;

V.G. Petrov – Candidate of Chemical Sciences, Associate Professor
of the Department of Radiochemistry, Faculty of Chemistry,
Moscow State University, Head of the Laboratory of Dosimetry and Radioactivity
of the Environment, Faculty of Chemistry, Lomonosov Moscow State University

Plant radiobiology: A textbook for students of the Soil Science Faculty of Lomonosov Moscow State University / V.V. Stolbova, A.I. Shcheglov, O.B. Tsvetnova, D.V. Manakhov, G.I. Agapkina. – Moscow: MAKS Press, 2025. – 112 p.: ill.

ISBN 978-5-317-07359-6

<https://doi.org/10.29003/m4361.978-5-317-07359-6>

The manual is a summary of the special lectures course for 3rd-year undergraduate students at the Department of Radioecology and Ecotoxicology, Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University. The focus is on research in areas of radiation accidents and on the consequences of plant irradiation. Plant radiobiology theoretical principles, irradiation effects and radiosensitivity factors are analyzed. The indicators of radioactive contamination of vegetation with ^{137}Cs and ^{90}Sr are considered. Some ideas of the genetic processes in irradiated phytocenosis and methods of their study are given. The practical part contains guidelines for soil toxicity assessment.

Keywords: radiation effects, phytocenosis, radionuclide contamination, radiosensitivity, bioindication methods, radiomorphosis, phytotests, radioadaptation.

The publication is carried out in the author's edition

Учебное издание

СТОЛБОВА Валерия Владимировна, ЩЕГЛОВ Алексей Иванович,
ЦВЕТНОВА Ольга Борисовна и др.

РАДИОБИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие
для студентов факультета почвоведения МГУ

Издательство «МАКС Пресс»
Главный редактор: *Е.М. Бугачева*
Обложка: *А.В. Кононова*

Отпечатано с готового оригинал-макета

Подписано в печать 05.03.2025 г.
Формат 60х90 1/16. Усл.печ.л. 7,0.
Тираж 50 экз. Заказ 021.

Издательство ООО «МАКС Пресс»
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
МГУ им. М.В. Ломоносова, 2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 8(495)939-3890/91. Тел./Факс 8(495)939-3891.

Отпечатано в полном соответствии с качеством
предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт»
109316, г. Москва, Волгоградский проспект, д. 42,
корп. 5, эт. 1, пом. I, ком. 6.3-23Н

Пособие знакомит с теоретическими положениями радиобиологии растений, рассматривает эффекты острого и хронического облучения представителей фитоценоза и закономерности радионуклидного загрязнения фитомассы на территориях радиационных аварий.