

УДК [57+61]:539.1.04:633/635

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

© 2010 г. С. А. Гераськин\*, А. А. Удалова, Н. С. Дикарева, Е. М. Мозолин, Е. В. Черноног,  
Ю. С. Прыткова, В. Г. Дикарев, Т. А. Новикова

*ВНИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии РАСХН, Обнинск*

Представлены результаты многолетних полевых исследований биологических эффектов в популяциях растений, населяющих участки контрастные по уровню радиоактивного загрязнения и спектру дозообразующих радионуклидов. Развивающиеся в условиях радиоактивного загрязнения популяции растений характеризуются повышенной частотой генных и хромосомных мутаций. Даже относительно низкие уровни техногенного воздействия способны увеличивать величину генетической изменчивости и нарушать присущие интактным популяциям закономерности саморазвития. Хроническое радиационное воздействие, начиная с определенной мощности, способно менять генетическую структуру природных популяций. В условиях экологического стресса в популяциях растений происходит отбор на повышение устойчивости к действующему фактору. Но скорость и сама возможность осуществления этого процесса могут существенно различаться в разных радиоэкологических условиях.

*Популяции растений, радиоактивное загрязнение, хроническое облучение, поглощенные дозы, генные и хромосомные мутации, генетическая структура популяции, репродуктивные качества семян.*

Проблема разработки принципов радиационной защиты биоты — одна из наиболее сложных в современной радиоэкологии. Ее актуальность связана с растущим пониманием, что выживание человека самым непосредственным образом зависит от сохранения окружающей его среды. Формой реального существования растений и животных в природе является популяция, поэтому при переходе от антропоцентрических к экологическим принципам нормирования происходят не только изменение показателей, по которым оно осуществляется, но и смена самого объекта, к которому эти показатели применяются (табл. 1). В его роли выступают не индивидуумы, как это было в рамках антропоцентрического подхода, но системы надорганизменного уровня — популяции, экосистемы, биоценозы. Особое значение популяционного уровня существования и развития жизни на Земле состоит в том, что через него осуществляются как генетическая преемственность поколений, так и регуляция биологически важных свойств. В нормальных условиях генофонд популяции устойчиво сохраняется во времени, однако в условиях резко меняющейся среды генофонды популяций способны кардинально перестраиваться.

Анализ созданной в ходе выполнения европейских проектов FASSET и ERICA базы данных

\* Адресат для корреспонденции: 249020 Обнинск, Калужская обл., Киевское ш., 109 км, ВНИИСХРАЭ; тел.: (48439) 9-69-64; факс: (48439) 6-80-66; e-mail: stgeraskin@gmail.com.

FEDERICA, которая на настоящий момент содержит наиболее полные данные по действию ионизирующих излучений на представителей флоры и фауны, показал [1–3], что, как это ни парадоксально, хуже всего в ней представлена информация о биологических эффектах именно в популяциях растений и животных, населяющих загрязненные радионуклидами территории. Действительно, в научной литературе исследования закономерностей формирования ответных реакций популяций растений и животных на техногенное загрязнение их естественной среды обитания представлены относительно мало. В то же время поддержание гомеостаза в природных системах обеспечивается не только адаптацией отдельных организмов, реализуемой через коррекцию биохимических и физиологических процессов, но и популяционными механизмами. Радиоактивное загрязнение ведет к кардинальным изменениям условий существования населяющих эти территории растений и животных, меняет направленность и формы естественного отбора. Это одна из причин того, что наблюдаемые в природных условиях эффекты хронического облучения в малых дозах существенно отличаются от тех, которые фиксируют в контролируемых условиях лабораторного эксперимента. Хотя первичные эффекты, вызванные всеми техногенными поллютантами и радионуклидами, проявляются на клеточном уровне, на высших уровнях биологической организации, в том числе и на популяционном, проявляются эффекты, несводимые к элементарным механизмам действия этих

**Таблица 1.** Различия антропоцентрического и экоцентрического подходов к нормированию действия ионизирующего излучения

Показатель	Антропоцентрический	Экоцентрический
Поглощенные человеком и биотой дозы	Близки	Существуют радиоэкологические ситуации, когда некоторые представители биоты получают дозу в 10–300 раз выше, чем человек [4–6]
Объект нормирования	Человек	Системы надорганизменного уровня (популяции, экосистемы, биоценозы)
Показатели, по которым осуществляется нормирование	Детерминистские и стохастические эффекты	Сохранение структуры и устойчивое функционирование систем надорганизменного уровня

агентов, что существенно ограничивает возможность экстраполяции гораздо более обширных данных лабораторных экспериментов на популяционный уровень. В целом использование накопленных к настоящему времени данных о биологических эффектах ионизирующего излучения в целях радиационной защиты биоты требует ясного понимания того, как будет осуществляться экстраполяция от острого к хроническому и от внешнего к внутреннему режимам облучения, от воздействия одного агента к случаю комбинированного загрязнения, с индивидуального уровня на популяционный и т.д.

Эффекты ионизирующего излучения проявляются (рис. 1) сначала на молекулярно-клеточном уровне. Изменения на клеточном уровне могут быть не столь впечатляющими, как морфологические и летальные эффекты, но в долгосрочной перспективе наследуемые генетические изменения важнее для судьбы популяции. Чем больше мы узнаем о процессах, происходящих в природных популяциях, вынужденных длительное время развиваться в условиях радиоактивного загрязнения, тем все более очевидно становится [7], что изменения на клеточном уровне способны влиять на такие важные для существования популяции параметры, как здоровье и репродуктивная способность составляющих популяцию индивидов. Этот тип биологических эффектов требует особого внимания, поскольку они могут проявляться даже после того, как источник воздействия исчезнет из окружающей среды. Следовательно, именно генетические тест-системы должны использоваться для ранней и устойчивой диагностики изменений в окружающей среде, обусловленных производственной деятельностью человека.

Корректная оценка эффектов хронического радиационного воздействия на популяционном уровне должна быть основана на анализе результатов многолетних полевых экспериментов. Только такой подход позволяет выяснить, какие процессы происходят в природных популяциях, населяющих загрязненные радионуклидами территории. При этом принципиальное значение имеют следующие вопросы:

- каков мутагенный эффект хронического радиационного воздействия в низких дозах?
- какова судьба индуцированных мутаций в измененных экологических условиях?
- является ли хроническое радиационное воздействие фактором отбора, изменяющим генетическую структуру популяций?

Наша лаборатория в течение многих лет проводит полевые исследования биологических эффектов в популяциях растений, населяющих территории, существенно различающиеся как уровнем радиоактивного загрязнения, так и спектром дозообразующих радионуклидов (табл. 2). В настоящей работе будут упомянуты лишь некоторые результаты, полученные в ходе реализации этой исследовательской программы.

С 1949 по 1989 г. на Семипалатинском испытательном полигоне, Республика Казахстан, было проведено 456 ядерных испытаний [14], результатом которых стало широкомасштабное и крайне неравномерное радиоактивное загрязнение тер-



**Рис. 1.** Эффекты техногенного воздействия на разных уровнях организации живой материи.

**Таблица 2.** Полевые исследования на дикорастущих и сельскохозяйственных растениях, проводимые лабораторией экотоксикологии растений ВНИИСХРАЭ

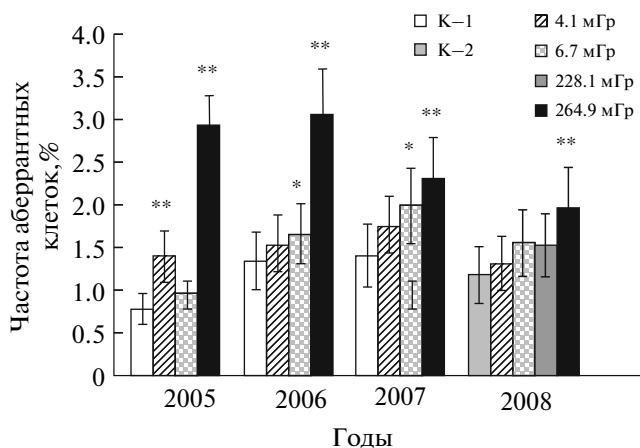
Объект	Место и время	Показатели
Рожь, пшеница, ячмень, овес	10-км зона ЧАЭС (12–454 МБк/м <sup>2</sup> ), Украина, 1986–1989	Жизнеспособность семян, цитогенетические нарушения в интеркалярной меристеме и проростках семян [8]
Сосна, пырей	30-км зона ЧАЭС (250–2690 мкР/ч), Украина, 1995	Цитогенетические нарушения в проростках семян [9]
Сосна	Хранилище радиоактивных отходов, Ленинградская обл., 1997–2002	Цитогенетические нарушения в проростках семян и интеркалярной меристеме хвои [10]
Сосна	Брянская обл. (60–350 мкР/ч), 2003–2009	Цитогенетические нарушения в проростках семян, полиморфизм изоферментных локусов, доля abortивных семян [11, 12]
Тонконог тонкий	Семипалатинский полигон (74–3557 мкР/ч), Казахстан, 2005–2008	Цитогенетические нарушения в колеоптилях проростков [13]

ритории полигона и его окрестностей. В рамках одного из наших исследований на полигоне были оценены [13] пролиферативная активность и частота цитогенетических нарушений в клетках апикальной меристемы колеоптилей проростков семян тонконога тонкого — типичного для Казахстана степного злака — из популяций, населяющих контрастные по уровню радиоактивного загрязнения участки Семипалатинского полигона. Из представленных на рис. 2 данных следует, что существует устойчивая связь частоты цитогенетических нарушений с величиной поглощенной растениями дозы. Важно, что данные, получен-

ные для семян урожаев 2005–2008 гг., которые существенно различались по погодным условиям, согласуются между собой. С учетом однородности участков по почвенным характеристикам и содержанию тяжелых металлов следует сделать вывод о радиационной природе наблюдаемых в популяциях тонконога цитогенетических эффектов.

Исследование в Брянской области, подвергшейся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС, было начато в 2003 г. и продолжается до настоящего времени. Частота цитогенетических нарушений в корневой меристеме проростков семян сосны на всех загрязненных участках достоверно превышала контрольный уровень в течение всех 5 лет исследования (рис. 3). В совокупности с данными других наших многолетних полевых экспериментов, выполненных в разных климатических зонах на разных видах растений, населяющих участки, контрастные по уровню и спектру радионуклидного загрязнения [8–10, 12, 13], результаты этого исследования позволяют сделать вывод, что популяции растений, населяющие участки даже с относительно невысокими уровнями радиоактивного загрязнения (поглощенные генеративными органами сосны дозы на экспериментальных участках менялись в диапазоне 7.4–37.8 мГр/год [15]), характеризуются повышенной частотой цитогенетических нарушений.

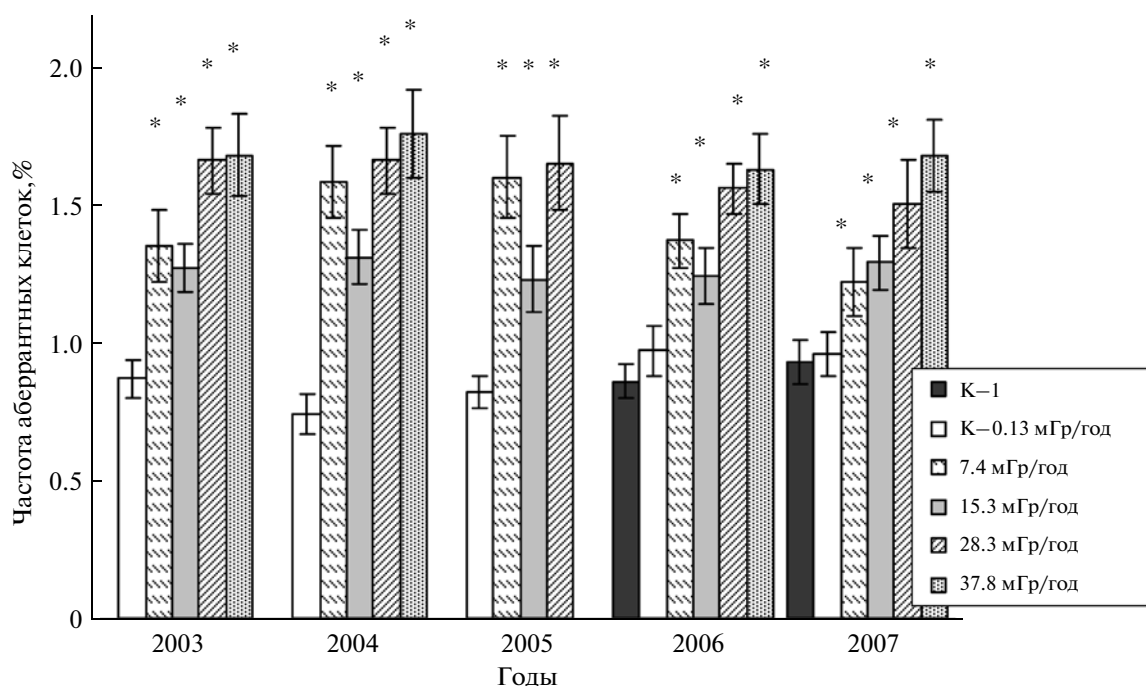
Важно подчеркнуть, что цитогенетические эффекты — лишь относительно небольшая, по сравнению с подводной, часть айсберга, своеобразный маркер сложных процессов, происходящих в природных популяциях в условиях хронического действия низких доз ионизирующего излучения. Чтобы больше узнать о процессах формирования ответной реакции на стрессовое воздействие, помимо цитогенетических эффектов мы изучили изоферментный полиморфизм в популяциях сосны из загрязненных радионуклидами районов Брянской области и оценили частоты трех типов



**Рис. 2.** Частота aberrантных клеток в колеоптилях проростков тонконога тонкого из популяций, населяющих контрастные по уровню радиоактивного загрязнения участки Семипалатинского испытательного полигона.

K-1 и K-2 — контрольные участки для 2005–2007 гг. и 2008 г. соответственно. Приведены годовые поглощенные растениями дозы.

Достоверное отличие от контроля: \*  $p < 0.10$ ; \*\*  $p < 0.05$ . Корреляция с поглощенной дозой составляет в 2005 г. — 96% ( $p = 0.02$ ), 2006 г. — 99% ( $p = 0.004$ ), 2007 г. — 77% ( $p = 0.19$ ), 2008 г. — 78% ( $p = 0.17$ ).



**Рис. 3.** Частота цитогенетических нарушений в корневой меристеме проростков семян сосны обыкновенной, собранных в Брянской области, 2003–2007 гг.

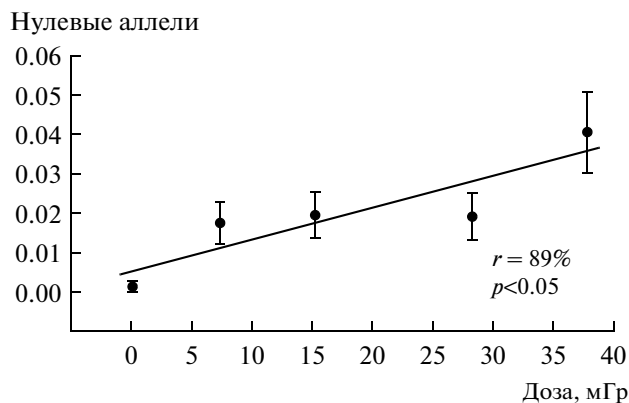
\* – отличие от контролей К–1 и К–2 достоверно ( $p < 0.05$ ).

Корреляция с поглощенной дозой составляет в 2003 г. – 91% ( $p = 0.03$ ), 2004 г. – 79% ( $p = 0.11$ ), 2005 г. – 69% ( $p = 0.31$ ), 2006 г. – 91% ( $p = 0.01$ ), 2007 г. – 98% ( $p = 0.0004$ ).

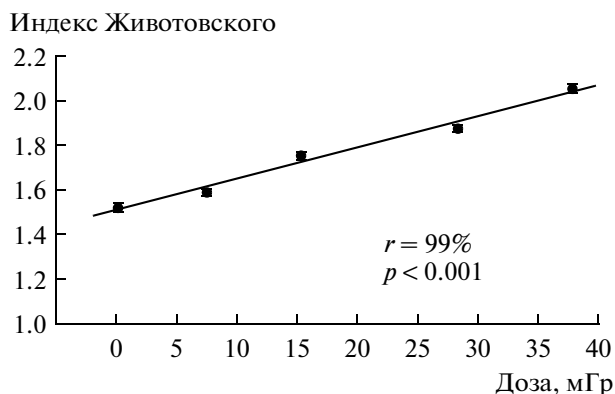
мутаций изоферментных локусов – нуль-аллелей, дупликаций и изменений электрофоретической подвижности. Из полученных результатов следует [12], что в условиях хронического радиационного воздействия достоверно возрастает частота не только цитогенетических нарушений, но и мутаций изоферментных локусов. В частности, частота нуль-мутаций в эндоспермах семян достоверно превышала контрольный уровень на всех экспериментальных участках (рис. 4) и росла с увеличением поглощенной генеративными органами растений дозой. Аналогичным образом изменяется и индекс фенотипического разнообразия в исследованных популяциях (рис. 5). Оценка наблюдаемой изменчивости еще более возрастает, если вспомнить [16], что часть единичных аминокислотных замен электрофоретически не выявляется.

Обитающие в неблагоприятных условиях (суровый климат, границы ареалов распространения видов, техногенное загрязнение) популяции характеризуются не только большим полиморфизмом, но и повышенной гетерозиготностью. Гетерозиготность, как мера генетического разнообразия популяций, отражает запас их экологической пластичности за счет постоянного выщепления и комбинации генотипов, относительная приспособленность которых способна меняться в разных

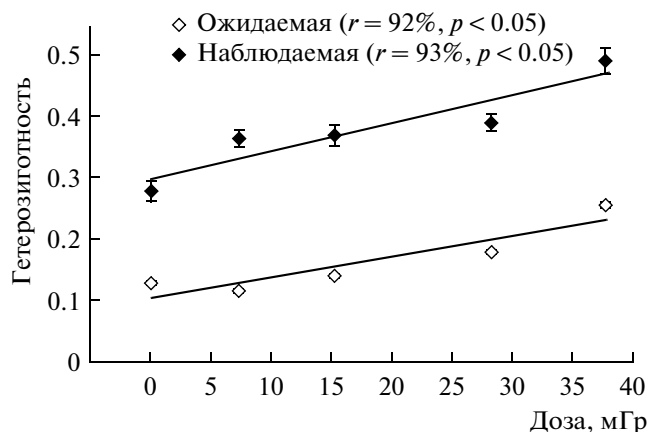
условиях существования особей. В чем причины преимущества гетерозиготного генотипа? Существует несколько объяснений [16]: 1) увеличение числа доминантных аллелей в локусах, бывших прежде гомозиготными по неблагоприятным рецессивным аллелям; 2) множественность генных продуктов и их комбинаций позволяет гетерози-



**Рис. 4.** Частота нулевых аллелей (среднее по 10 локусам) в изоферментных локусах зародышей семян сосны обыкновенной с контрастных по уровню радиоактивного загрязнения участков Брянской области в зависимости от годовой дозы облучения репродуктивных органов, 2005 г.



**Рис. 5.** Индекс фенотипического разнообразия (среднее по 10 локусам) в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС, в зависимости от годовой дозы облучения репродуктивных органов, 2005 г.



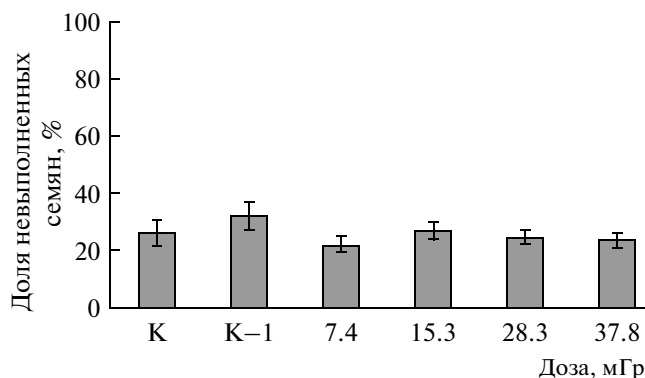
**Рис. 6.** Наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность (среднее по 10 локусам) в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС, в зависимости от годовой дозы облучения репродуктивных органов, 2005 г.

готному организму поддерживать постоянство своих функций в более широком диапазоне изменения средовых факторов; 3) гетерозиготность обеспечивает возможность популяции восстанавливать свою генетическую структуру после выведения ее из равновесия (генетический гомеостаз). Имеются данные [7, 16, 17], что гетерозиготы лучше приспособлены к условиям экологического стресса. Средняя наблюдаемая гетерозиготность популяций сосны обыкновенной, населяющих участки, различающиеся степенью воздействия выбросов крупных химических предприятий, была выше ожидаемой и увеличивалась вместе с ростом техногенной нагрузки [18]. Для исследованных нами популяций также характерна (рис. 6) повышенная по сравнению с контролем гетерозиготность и превышение наблюдаемой гетерозиготности над ожидаемой, что свидетельствует о селективном преимуществе гетерозигот в условиях хронического облучения. Тем не менее необходимо помнить, что адаптация на основе селективного преимущества гетерозигот всегда сопряжена с неблагоприятными биологическими эффектами за счет выщепления менее приспособленных гомозигот. В целом из представленных данных следует, что в исследованных популяциях сосны обыкновенной формируется семенное потомство с высоким уровнем мутационной изменчивости, а генетическая дифференциация популяций в значительной степени обусловлена радиационным воздействием.

Возникает вопрос о биологическом смысле обнаруженного в нашем исследовании высокого уровня мутационной изменчивости и механизмах, ответственных за его поддержание. До сих пор остается неясным, какое значение имеют повышенные темпы мутагенеза, выявленные во

многих исследованиях [19–21] у разных видов, воспроизводящихся на территориях с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения. Резкие изменения среды обитания, помимо формирования новых экологических ниш, являются пусковым механизмом экспрессии молчащей генетической информации. Именно увеличение возможностей фенотипического проявления скрытой ранее генетической изменчивости могло послужить одной из причин смены в ходе эволюции гаплоидной формы организации генома на диплоидную, способную в значительно больших масштабах [22] аккумулировать разнообразную генетическую изменчивость, не проявляя ее до поры в фенотипе. С этой точки зрения, генетический груз в виде плейотропных рецессивных мутаций в диплоидном эукариотическом геноме способен играть определенную роль в биологической эволюции.

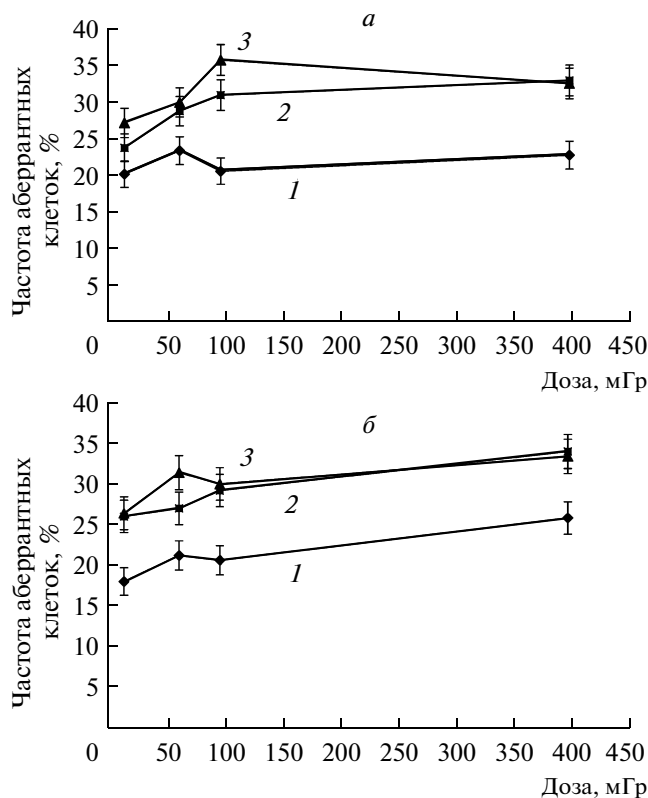
При оценке последствий хронического радиационного воздействия следует учитывать, что зародышевые клетки растений формируются гораздо позже в онтогенезе, чем у животных [23], поэтому содержащиеся мутации соматические клетки могут впоследствии дифференцироваться в половые и наследоваться. Именно это фундаментальное свойство лежит в основе удивительной фенотипической и генотипической пластичности растений и их способности быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды обитания, в том числе к высоким уровням техногенного загрязнения [24]. Еще одно отличие растений от животных состоит в том, что у животных подвижными являются взрослые особи, а у растений – эмбриональные формы (семена). В связи с этим возникает закономерный вопрос: как сказывается обнаруженный нами высокий уровень мутационной



**Рис. 7.** Доля невыполненных семян в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС, в зависимости от годовой дозы облучения репродуктивных органов, 2007 г.

изменчивости на репродуктивных качествах семенного потомства? Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных (рис. 7) позволяет сделать вывод о том, что в условиях хронического облучения с мощностью поглощенной дозы до 40 мГр/год в популяциях сосны обыкновенной формируется семенное потомство, достоверно не отличающееся по репродуктивным качествам от контрольного уровня. Это не тривиальный результат, поскольку в первые годы после аварии на Южном Урале и в Чернобыле репродуктивная сфера сосны пострадала очень сильно [25–27].

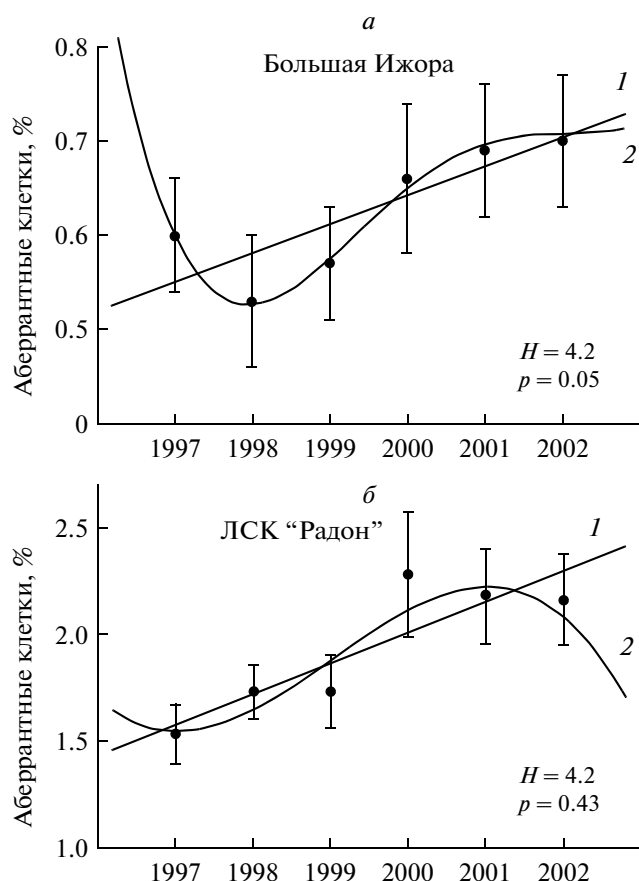
Исследования эффектов хронического радиационного воздействия в ряду поколений в естественной среде обитания растений предпринимаются крайне редко в силу сложности постановки такого рода экспериментов и интерпретации получаемых результатов. Тем не менее именно такие исследования создают реальную основу для прогноза отдаленных популяционно-генетических последствий хронического облучения. В 1987–1989 гг. нами было предпринято исследование закономерностей формирования цитогенетических эффектов в трех последовательных поколениях озимой ржи и пшеницы, населяющих контрастные по уровню радиоактивного загрязнения участки 10-километровой зоны ЧАЭС [8]. Осенью 1989 г. частота цитогенетических нарушений в интеркалярной меристеме второго и третьего поколения озимых ржи и пшеницы достоверно превышала этот показатель у первой генерации (рис. 8). Поскольку растения всех трех поколений выращивались в идентичных условиях и получили одни и те же дозы, наиболее вероятным объяснением данного феномена является дестабилизация генома растений, выращенных из подвергшихся радиационному воздействию семян. Полученные в исследовании [8] результаты сви-



**Рис. 8.** Частота aberrantных клеток в интеркалярной меристеме озимых ржи (а) и пшеницы (б) в зависимости от дозы, поглощенной за вегетационный период; 1, 2, 3 – соответствующие поколения растений.

детельствуют о том, что хроническое радиационное воздействие, начиная с определенной мощности дозы, способно выступать в роли экологического фактора, создающего предпосылки для изменения генетической структуры популяции.

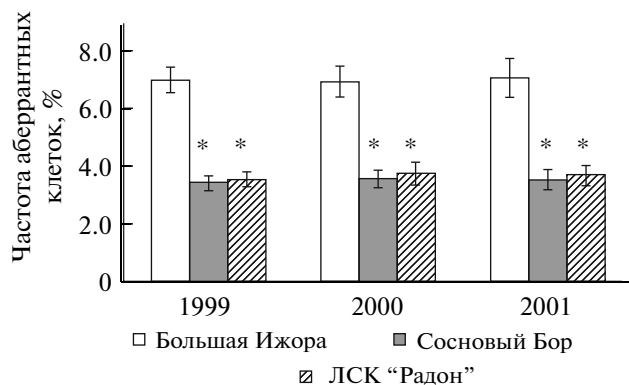
Какие динамические процессы происходят в природных популяциях, длительное время находящихся в условиях относительно невысокого техногенного воздействия? Ответ на этот вопрос возможен только на основе количественного анализа данных многолетних полевых наблюдений. Такое исследование было проведено нами в Ленинградской обл. Экспериментальные популяции сосны обыкновенной были выбраны [9] на территории хранилища радиоактивных отходов в непосредственной близости от Ленинградской АЭС и на территории г. Сосновый Бор. Наблюдения за этими популяциями продолжались в течение 6 последовательных лет, что позволило оценить направленность наблюдаемых изменений. Анализ полученных результатов выявил (рис. 9) принципиальное различие закономерностей изменения во времени частоты цитогенетических нарушений в выборках из контрольной и подвергшихся техногенному воздействию популяций. Использование нелинейных моделей позво-



**Рис. 9.** Частота аберрантных клеток в корневой меристеме проростков семян из фоновой (Большая Ижора) и импактной (ЛСК "Радон") популяций сосны обыкновенной из Сосновоборского района Ленинградской обл. в зависимости от года исследования и аппроксимация данных линейной (1) и полиномиальной третьей степени (2) моделями  $H, p$  – величина и значимость критерия Хайека для оценки улучшения качества аппроксимации данных нелинейной моделью по сравнению с линейной.

лило установить [10], что в контрольной популяции цитогенетические параметры испытывают циклические изменения во времени, что характерно для многих природных процессов. В противоположность этому в популяциях, находящихся под техногенным прессом, эти закономерности не столь очевидны, т.е. уровень техногенного воздействия в исследуемом районе достаточен для нарушения присущих интактным популяциям закономерностей саморазвития.

В условиях, когда антропогенное воздействие на биоту стало одним из наиболее значимых экологических факторов, особую актуальность приобретает оценка адаптивных возможностей природных популяций. Исторически сложившееся генетическое разнообразие природных популяций – это важнейшее условие их устойчивого воспроизведения в поколениях и мера адаптации к

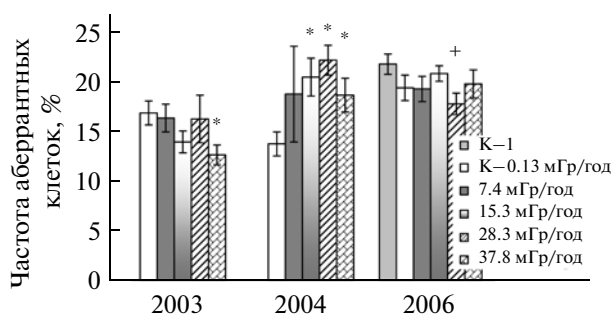


**Рис. 10.** Частота аберрантных клеток в корневой меристеме проростков семян сосны обыкновенной из фоновой (Большая Ижора) и подвергшихся техногенному воздействию (Сосновый Бор и ЛСК "Радон") популяций Сосновоборского района Ленинградской обл. после острого облучения в дозе 15 Гр. \* отличие от контроля достоверно ( $p < 5\%$ ).

среде обитания. Наличие в природных популяциях растений и животных генетического полиморфизма по устойчивости к техногенным факторам и обусловленные этим различия в развитии и выживании составляющих популяцию особей способны запустить микроэволюционные процессы, ведущие к изменению генетической структуры и повышению устойчивости популяции к техногенному воздействию. Однако для оценки того, насколько важны эти процессы для состояния природных экосистем и насколько интенсивно они происходят, необходимы дополнительные исследования.

Одно из следствий индуцированных хроническим радиационным воздействием процессов в природных популяциях – обнаруженное в исследованиях на Восточно-Уральском радиоактивном следе [19] и выявляемое при анализе результатов дополнительного облучения семян увеличение средних популяционных значений радиационной устойчивости, получившее название "феномен радиоадаптации". Причем дивергенция популяций по радиационной устойчивости связана [19] с отбором на эффективность систем репарации и может не сопровождаться видимыми морфологическими изменениями.

Часть собранных в Сосновоборском районе семян сосны была подвергнута острому  $\gamma$ -облучению. Это известный прием, позволяющий выявить скрытую генетическую изменчивость. Результаты провокационного облучения семян, собранных в течение 3 последовательных лет, оказались одинаковыми (рис. 10): подвергшиеся техногенному воздействию популяции характеризуются не только повышенным уровнем цитогенетических нарушений, но и достоверно большей устойчивостью к дополнительному острому

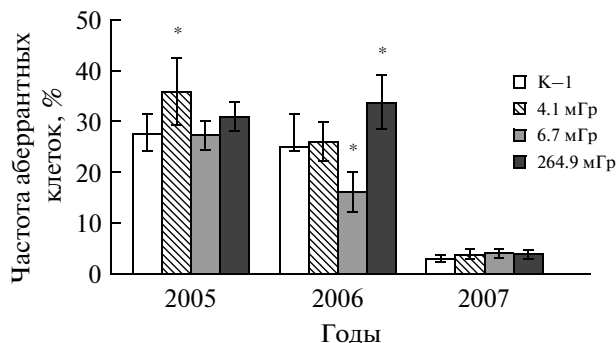


**Рис. 11.** Частота aberrантных клеток в корневой меристеме проростков семян сосны обыкновенной, подвергнутых острому облучению в дозе 15 Гр, из популяций, населяющих контрастные по уровню радиоактивного загрязнения участки Брянской области.

\* отличие от контроля К достоверно; + – отличие от контроля К-1 достоверно ( $p < 5\%$ ).

γ-облучению. Хорошо известно [24], что генетическая адаптация популяций растений к неблагоприятным условиям существования может происходить достаточно быстро, буквально в течение нескольких генераций. Однако так бывает далеко не всегда, о чем свидетельствует отсутствие эффекта радиоадаптации в популяциях сосны обыкновенной в Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС (рис. 11), и в популяциях тонконога тонкого с территории Семипалатинского испытательного полигона (рис. 12).

В настоящее время общепризнано, что система нормирования радиационного воздействия на биоту должна быть ориентирована на защиту популяций, поэтому исследования биологических эффектов в популяциях растений и животных, населяющих территории, контрастные по уровню и спектру дозообразующих радионуклидов, играют уникальную роль в развитии и обосновании принципов экологического нормирования. Особое внимание при этом следует уделять эффектам популяционного уровня, несводимым к элементарным механизмам биологического действия радионуклидов, таким как феномен радиоадаптации, изменение половой, возрастной и генетической структуры популяций. Хроническое радиационное воздействие, начиная с определенной мощности дозы, способно менять генетическую структуру природных популяций. Даже относительно низкие уровни техногенного воздействия способны увеличивать уровень генетической изменчивости и нарушать присущие интактным популяциям закономерности саморазвития. В условиях экологического стресса в популяциях растений происходит отбор на повышение устойчивости к действующему фактору. Но скорость и сама возмож-



**Рис. 12.** Частота aberrантных клеток в coleоптилях проростков тонконога тонкого с контрастных по уровню радиоактивного загрязнения участков Семипалатинского испытательного полигона после острого γ-облучения семян в дозе 68.8 Гр (2790 Гр/ч) (2005 и 2006 гг.) и в дозе 50 Гр (39 Гр/ч) (2007 г.), %

\* – достоверное отличие от контрольного участка К-1,  $p < 0.05$ .

Приведены годовые поглощенные растениями дозы.

ность осуществления этого процесса могут существенно различаться в разных радиоэкологических условиях.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00631), гранта государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации НШ-330.2008.4 и проектов МНТЦ 3003 и К-1328.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Real A., Sundell-Bergman S., Knowles J.F. et al. // J. Radiol. Prot. 2004. V. 24. P. A123–A137.
2. Garnier-Laplace J., Gilek M., Sundell-Bergman S. et al. // J. Radiol. Prot. 2004. V. 24. P. A139–A155.
3. Garnier-Laplace J., Coppelstone D., Giblin R. et al. // J. Environ. Radioactiv. 2008. V. 99. P. 1474–1483.
4. Романов Г.Н., Спиринов Д.А. // Докл. АН СССР. 1991. Т. 318. С. 248–251.
5. Крышев И.И., Рязанцев Е.П. Экологическая безопасность ядерно-энергетического комплекса России. М.: ИздАТ, 2000. 384 с.
6. Fesenko S.V., Alexakhin R.M., Geras'kin S.A. et al. // J. Environ. Radioactiv. 2005. V. 80. P. 1–25.
7. Theodorakis C.W. // Ecotoxicol. 2001. V. 10. P. 245–256.
8. Geras'kin S.A., Dikarev V.G., Zyablitskaya Ye.Ya. et al. // J. Environ. Radioactiv. 2003. V. 66. P. 155–169.
9. Geras'kin S.A., Zimina L.M., Dikarev V.G. et al. // J. Environ. Radioactiv. 2003. V. 66. P. 171–180.
10. Geras'kin S.A., Kim J.K., Oudalova A.A. et al. // Mutat. Res. 2005. V. 583. P. 55–66.
11. Гераскин С.А., Дикарева Н.С., Удалова А.А. и др. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48. № 5. С. 584–595.



12. Гераськин С.А., Ванина Ю.С., Дикарев В.Г. и др. // Радиационная биология. Радиозэкология. 2009. Т. 49. № 2. С. 136–146.
13. Гераськин С.А., Мозолин Е.М., Дикарев В.Г. и др. // Радиационная биология. Радиозэкология. 2009. Т. 49. № 2. С. 147–157.
14. Ядерные испытания СССР: современное радиозэкологическое состояние полигонов / Под ред. В.А. Логачева. М.: ИздАТ, 2002. 639 с.
15. Спиридонов С.И., Фесенко С.В., Гераськин С.А. и др. // Радиационная биология. Радиозэкология. 2008. Т. 48. № 4. С. 432–438.
16. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
17. Кальченко В.А., Калабушкин Б.А., Рубанович А.В. // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 676–684.
18. Духарев В.А., Коршиков И.И., Рябоконт С.М., Котова А.А. // Цитология и генетика. 1992. Т. 26. № 3. С. 7–11.
19. Шевченко В.А., Печкуренок В.Л., Абрамов В.И. Радиационная генетика природных популяций. М.: Наука, 1992. 221 с.
20. Geras'kin S.A., Fesenko S.V., Alexakhin R.M. // Environ. Int. 2008. V. 34. P. 880–897.
21. Geras'kin S.A., Evseeva T.I., Belykh E.S. et al. // J. Environ. Radioactiv. 2007. V. 94. P. 151–182.
22. Сарапульцев Б.И., Гераськин С.А. Генетические основы радиорезистентности и эволюция. М.: Энергоатомиздат, 1993. 208 с.
23. Walbot V. // Trends in Plant Science. 1996. V. 1. P. 27–32.
24. Macnair M. // New Phytologist. 1993. V. 124. P. 541–559.
25. Кальченко В.А., Спиринов Д.А. // Генетика. 1989. Т. 25. № 6. С. 1059–1064.
26. Ипатьев В.А., Багинский В.Ф., Булавик И.М. и др. Лес. Человек. Чернобыль. Лесные экосистемы после аварии на Чернобыльской АЭС: Состояние, прогноз, реакция населения, пути реабилитации. Минск: Ин-т леса НАН Беларуси, 1999. 451 с.
27. Федотов И.С., Кальченко В.А., Игонина Е.В., Рубанович А.В. // Радиационная биология. Радиозэкология. 2006. Т. 46. № 3. С. 268–278.

Поступила в редакцию  
27.12.2009

## Biological Effects of Chronic Radiation Exposure on Plant Populations

S. A. Geras'kin, A. A. Oudalova, N. S. Dikareva, E. M. Mozolin, E. V. Chernonog,  
J. S. Prytkova, V. G. Dikarev, T. A. Novikova

*Russian Institute of Agricultural Radiology and Agroecology, Russian Academy of Agricultural Sciences, Obninsk,  
249030 Russia; e-mail: stgeraskin@gmail.com*

The findings from long-term field studies on biological effects in plant populations inhabiting radioactively contaminated territories contrast in levels and compositions of dose-forming radionuclides are presented. Plant populations developing under radioactive impact show enhanced frequencies of gene and chromosome mutations, and their reproductive potential is inferior to reference populations. Even relatively low levels of technogenic impact are able to increase genetic diversity and destroy regularities inherent for intact populations. Chronic radiation exposure from a certain level appears to be an ecological factor changing genetic structure of wild populations. Data presented indicate the presence of adaptation processes in plant populations in territories with technogenic impact. Under ecological stress, there are selection processes for resistance improvement in plant populations. But an appearance and rate of this process can essentially differ in dependence on radioecological conditions.