

П-151
130

ISSN 0568-6148

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
МОНИТОРИНГ
ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр

П-151

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ
ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Труды Коми научного центра УрО
Российской академии наук,
№ 130

Редакционная коллегия
А.И.Таскаев (отв. редактор), О.И.Попова, И.И.Фролова

Сыктывкар 1993

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ
 - Сыктывкар, 1993.-148 с. (Труды Коми научного
 центра УрО Российской академии наук, № 130).

В материалах сборника представлены новые результа-
 ты экологического мониторинга, проводимого сотрудни-
 ками Института биологии УрО РАН на территориях, под-
 вергшихся радиоактивному загрязнению различного гене-
 зиса. Конечной целью исследований являются определе-
 ние последствий хронического действия ионизирующих
 излучений для флоры и фауны, создание методов ранней
 диагностики радиационного риска, разработка предельно
 допустимых норм антропогенного давления на природные
 экосистемы.

Предназначена для радиобиологов, экологов, генети-
 ков.

Рецензент

Н.А.Мойсеенко, доцент кафедры
 физиологии человека и животных
 Сыктывкарского университета



©

17136/3
 Коми научный центр УрО Российской АН, 1993

ПРЕДИСЛОВИЕ

С первых дней после аварии на Чернобыльской АЭС в
 30-километровой зоне, прилегающей к разрушенному ре-
 актору, с целью оценки радиационной опасности и гене-
 тических последствий радиоактивного загрязнения осу-
 ществляется непрерывный мониторинг за состоянием фло-
 ры и фауны. Накоплен большой объем научной информации,
 порой достаточно противоречивой, нуждающейся в даль-
 нейшем изучении и детализации. Это относится, в част-
 ности, к оценке роли именно радиационного фактора на
 фоне одновременного действия множества других, способ-
 ных либо маскировать, либо модифицировать лучевое по-
 ражение объекта. Оптимизации мониторинга в таких слу-
 чаях могли бы способствовать тщательные и квалифициро-
 ванные биологические исследования, проводимые не толь-
 ко в природе, но и в условиях эксперимента.

Успеху мониторинга могли бы способствовать также
 выработка нетрадиционных подходов и направлений иссле-
 дований, внедрение новых методических приемов оценки
 получаемых материалов, продолжение поисков в природных
 тест-объектах, а также показателей, удобных для эффек-
 тивного контроля за состоянием среды. Представленные
 в настоящем сборнике статьи отражают усиливающиеся в
 этом направлении тенденции в мониторинговых исследо-
 ваниях. Одновременно они знакомят с новыми фактически-
 ми данными, полученными на основе продолжающегося в
 зоне аварии многолетнего радиоэкологического контроля.

В открывающей сборник обзорной статье В.Ю.Сергиен-
 ко читатель найдет попытку по-новому взглянуть на
 проблему генетического мониторинга и действия малых
 доз ионизирующих излучений. Исходя из последних дости-
 жений в исследовании генома эукариот, становится все
 более очевидной роль различных фракций избыточной ДНК
 в генетических процессах при стрессовых воздействиях
 на организм. Автор ставит вопрос о необходимости изу-

чения поведения этой ДНК, которая, как выяснилось, способна более чутко реагировать на изменения окружающей среды.

Серия статей, посвященных разносторонним исследованиям мышевидных грызунов - одной из наиболее распространенных в зоне аварии групп мелких млекопитающих - добавляет новые штрихи к описанию тех сдвигов, которые были зарегистрированы у животных в первые годы после катастрофы. Весьма продуктивным нам представляется переосмысление с позиций иммунологии полученной ранее информации о состоянии морфологии белой крови. В порядке дискуссии печатается работа Б.В.Тестова, предлагающего свою точку зрения на возможность адаптации животных к хроническому радиационному облучению.

Продолжается мониторинг за состоянием древесной и травянистой растительности в 30-километровой зоне. Прослежен ход репарационных процессов при различных уровнях радиационного поражения лесов. Предлагается оригинальный способ биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах, который позволяет получить сведения о поглощенных дозах в ретроспективе. Разрабатывается рабочая гипотеза, объясняющая феномен высокой радиочувствительности хвойных растений. Ведутся попытки найти недорогие, но достаточно информативные приемы оценки состояния природных растительных популяций на основе изучения изменчивости количественных признаков. Принимаются попытки вычленения и самостоятельной оценки радиационного фактора при изучении антропогенного радиоактивного загрязнения растительных ценозов.

В ходе изучения миграции радионуклидов в системе почва-растения исследуются механизмы дозообразования, а также создаются направленные на их выявление соответствующие количественные модели в условиях действия радиационного фактора на природные экосистемы. Сведения эти представляют исключительную важность при соотнесении наблюдаемых биологических эффектов с дозовыми нагрузками.

Помещенные в сборник материалы, вместе взятые, направлены в конечном итоге на изучение последствий радиоактивного загрязнения территорий для флоры и фауны, создание методов ранней диагностики радиационного риска, разработку предельно допустимых норм антропогенного давления на природные экосистемы.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА ЭУКАРИОТ И ПРОБЛЕМА МАЛЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

В.Ю.Сергиенко

В настоящем обзоре мы попытались предельно кратко изложить современные достижения в изучении структурно-функциональной организации генома эукариот и охарактеризовать некоторые проблемы генетического мониторинга действия малых доз ионизирующей радиации.

В количественном отношении граница между большими и малыми дозами очень расплывчата и зависит от многих факторов. Подразделение на эти два диапазона определяется различиями эффектов, вызываемых большими и малыми дозами [36]. В то время как большие дозы имеют ярко выраженный поражающий характер, воздействию малых доз противостоят мощные системы общей, в том числе и генетической, регуляции и гомеостаза [22]. Системы репарации генетических повреждений являются одним из таких механизмов, поддерживающих стабильность генетического материала клетки [20, 24].

Вместе с тем, исследования последних 20 лет в области структурно-функциональной организации генома эукариот выявили и присущую ему естественную нестабильность, которая заключается в том, что функционирование наследственного материала проявляется и в изменении первичной последовательности ДНК. Такая особенность основывается прежде всего на сложной организации генома эукариот, которая сильно отличается от организации прокариотической ДНК [25].

С первых шагов развитие молекулярной генетики эукариот привело к возникновению так называемого "парадокса величины С". Величина С - это количество ДНК, выраженное в пикограммах, дальтонах или ко-

личестве пар оснований, приходящееся на гаплоидный геном клетки.

Этот парадокс проявляется двойко. С одной стороны, наблюдается огромное различие в величинах C у видов, организация которых так сильно не различается. Например, у разных видов амфибий количество ДНК может отличаться на два порядка. С другой стороны, наблюдается явный избыток ДНК по сравнению с количеством, необходимым для кодирования белков. Расчеты показывают, что число генов эукариот составляет от 10 000 до 200 000. Это лишь несколько процентов того количества генов, которое могла бы кодировать вся ДНК, содержащаяся в ядре клетки [13].

К настоящему времени парадокс величины C практически разрешен! Послужило этому, во-первых, открытие прерывистости уникальных генов эукариот [8], и, во-вторых, исследование молекулярной структуры избыточной, не геновой ДНК. Последняя представляет собой совокупность последовательностей ДНК, имеющих различную степень повторяемости — от нескольких копий до нескольких миллионов на геном, и особый характер распределения в хромосомах [19].

На основании молекулярных исследований структурно-функциональной организации ядерный геном можно разделить на пять основных фракций.

1. К первой относится совокупность последовательностей ДНК, представляющих собой уникальные гены. Именно эта фракция в классической генетике нашла свое отражение в построении генетических карт. Такие гены обычно представлены единственной копией (парой аллелей) и занимают определенное положение в хромосомах у всех особей одного вида. У большинства животных уникальные последовательности составляют около 50% генома [13]. Однако у пчел и некоторых инфузорий эта фракция занимает более 90% ДНК [13], в то время как у злаков на уникальные последовательности приходится около 1% ДНК [27].

2. Другая фракция ДНК, которую можно выделить в геноме эукариот, — это короткие последовательности, повторенные сотни тысяч и миллионы раз. Их функция во многом до сих пор остается загадочной. Высокоповторяющаяся ДНК чаще всего расположена блоками. Обыч-

но такая ДНК по нуклеотидному составу сильно отличается от остальной ДНК и называется сателлитной, или стДНК. У разных видов содержание стДНК в геноме колеблется от 1 до 80% [2]. Например, у *Drosophila hydei* целое плечо X-хромосомы образовано мультипликацией одного сателлита [10]. У растений стДНК локализуется преимущественно в прицентромерном гетерохроматине [1] и сильно варьирует по количеству в пределах даже одного рода. Например, у различных видов рода *Brassica* стДНК составляет от 0 до 37% суммарной ДНК [2]. У человека стДНК занимает 2% генома [18].

3. Значительная часть генома эукариот состоит из последовательностей, повторенных от 10 до нескольких тысяч раз. Среднеповторяющаяся, или умеренная ДНК, занимает примерно 10–30% генома. Это наиболее сложная в структурном отношении фракция ДНК эукариот. К ней относятся семейства повторенных жизненно важных генов, кодирующих рибосомальные белки, гистоны, рибосомные и транспортные РНК и др. Но основную долю умеренных повторов составляют различного рода семейства рассеянных по геному мобильных генетических элементов (МГЭ) [7]. МГЭ выявлены практически у всех изученных организмов как эукариотических, так и прокариотических [25]. У *D. melanogaster* описано более 20 семейств различных мобильных элементов [14]. Этот список постоянно пополняется [9]. В геноме человека обнаружены два семейства МГЭ — *Alu* и *Kpn1*. Семейство *Alu* — последовательностей составляет около 3% всей ДНК человека [14].

Несколько семейств МГЭ выявлено у кукурузы *Zea mays*, классического объекта изучения мобильных элементов у растений [35], а также у львиного зева *Antirrhinum majus* (элементы *Tam1*, *Tam2* и *Tam3*) и сои *Glicina max* (элемент *Tam1*) [27].

За последние 15 лет наиболее важные открытия, имеющие общебиологическое значение, сделаны в области изучения генетики мобильных элементов.

4. Следующую фракцию ДНК составляет совокупность различного рода псевдогенов (безинтронных копий уникальных генов), орфонов (одиночных копий из семейств tandemно повторяющихся генов), а также эндогенных вирусов, последовательности которых частично или полностью интегрированы в геном хозяина [10, 21].

5. К последней фракции ядерной ДНК можно отнести микрохромосомы, плазмиды, добавочные или В-хромосомы. В-хромосомы обнаружены у растений, беспозвоночных и у более чем 10 видов животных [5]. Эти компоненты могут оказывать значительное влияние на генетические процессы в клетке [12].

Сложность организации генома эукариотической клетки свидетельствует отнюдь не в пользу гипотезы эгоистичности избыточной ДНК [29], а современные достижения в области изучения функциональных особенностей каждого класса последовательностей и вовсе отвергают эту гипотезу.

Ряд экспериментов показал, что именно фракция избыточной ДНК способна более чутко реагировать на изменения условий окружающей среды [35]. Возможно, некоторые функции избыточной ДНК лежат в основе более мощных механизмов стабилизации генетического аппарата эукариотических организмов, чем известные системы репарации поврежденной ДНК.

Теоретические объяснения отдаленных генетических последствий воздействия малых доз радиации построены так, как будто кроме менделевских генов в ДНК эукариот больше ничего нет. Такие теории были бы верны лишь в случае правильности гипотезы об эгоистичности или нейтральности избыточной ДНК. В то же время накоплен огромный материал по исследованию физиологических и генетических последствий действия ионизирующей радиации на организмы, еще не нашедший своего объяснения на молекулярном уровне. К таким последствиям можно отнести явления адаптивного ответа, стимулирующего действия малых доз [17], а также эффекты продленной, или реплицирующейся нестабильности [11]. На наш взгляд, такой пробел во многом мог бы быть заполнен с применением последних достижений в исследовании структурно-функциональной организации генома эукариот. В этом и заключается одна из проблем изучения последствий действия ионизирующей радиации.

Особое значение эта проблема приобретает именно в условиях действия малых доз облучения, когда повреждения, вызываемые радиацией, в большей степени носят стохастический характер, и имеет, по крайней мере, два аспекта.

Во-первых, необходимо изучение последствий действия ионизирующей радиации, обусловленных повреждением фракций избыточной ДНК, и, во-вторых, исследование механизмов геномного ответа на излучение как на стрессовый фактор, которые также во многом определяются функционированием элементов избыточной ДНК [35].

Первый аспект указанной проблемы основывается на том, что механизмы передачи наследственной информации, которую заключает в себе фракция избыточной ДНК, во многих случаях отличаются от механизмов, свойственных обычным генам. Например, высокоповторяющаяся ДНК играет важную роль в формировании вторичной и третичной структур ДНК и хромосом, которые так же, как и первичная последовательность нуклеотидов, несут информационную нагрузку [33]. Именно эта фракция ДНК во многом, по-видимому, определяет морфопоэтические процессы при клеточном делении и восстановлении ядерных структур [19]. Регистрация радиационных повреждений этого класса ДНК и их последствий с применением методик, свойственных исследованиям обычных генов (например, методы генетического анализа), может быть сильно затруднена. Известно, что огромное число как спонтанных, так и индуцированных мутаций у дрозофилы возникает вследствие эксцизии или внедрения в соответствующий локус того или иного мобильного элемента [3, 30]. Частота перемещений МГО в геноме при обычных условиях не сильно отличается от частоты спонтанного мутирования [28], но при некоторых стрессовых воздействиях они могут активироваться и сильно влиять на мутационный процесс. Радиация вполне может служить таким стрессовым фактором, а это значит, что при одних и тех же воздействиях спектр и частота мутаций могут сильно различаться у организмов, которые имеют различные количество и/или структуру мобильных элементов [34].

Рассмотрение этого аспекта проблемы радиационного поражения может во многом пролить свет на вопрос о связи возникающих в облученном организме изменений и тем, как и в каком виде эти изменения будут передаваться по наследству.

Второй аспект поставленной проблемы о необходимости изучения функционирования элементов избыточной ДНК в условиях геномного ответа на стрессирующее воздействие

радиации имеет не только прикладное, но и фундаментальное значение. Поведение генома при стрессе еще очень мало изучено, тем более в отношении малых доз облучения. Данные генетического мониторинга природных популяций, живущих в условиях повышенного фона ионизирующей радиации, в этом аспекте в литературе отсутствуют вообще. Поэтому обоснование такого подхода к проблеме малых доз носит лишь косвенный характер и целесообразно только в том случае, если допустить, что действие повышенного фона ионизирующей радиации не обладает узкой специфичностью. На наш взгляд, такое допущение вполне можно сделать, основываясь на том, что в процессе эволюции организмы вряд ли могли путем естественного отбора выработать механизмы устойчивости к облучению такой дозой, к которой они вполне устойчивы на данном этапе своего развития и которая не встречалась на земле по крайней мере последние 500 млн. лет [23]. Радиорезистентность свидетельствует скорее всего о существовании общих механизмов адаптации к любому воздействию стрессовых факторов окружающей среды [21].

Данные, полученные при исследовании действия анормальных температур, давления отбора, межвидовой и межлинейной гибридизации и других стрессирующих факторов, свидетельствуют в пользу необходимости такого взгляда на проблему генетического мониторинга действия малых доз.

Наиболее интересные результаты в этом отношении получены при изучении МГЭ. На основании многолетних исследований мобильных элементов у *Zea mays* Б. МакКлинтоном сформулирована гипотеза "геномного стресса", предполагающая существование особых триггерных механизмов, функционирование которых приводит к быстрой адаптации генома к стрессовому воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды [35]. Резкое увеличение частот мутаций, вызываемых перемещением МГЭ, также создает более широкий материал для естественного отбора [3].

Показано, что при действии жесткого искусственного отбора по адаптивным признакам у *D. melanogaster* происходит увеличение частоты перемещения некоторых семейств МГЭ [31]. Интересно, что при снятии давления отбора, при возвратном отборе на высокую приспособлен-

ность и у небольшого числа высокоприспособленных особей, выщепляющихся в селектируемых линиях, исследованные МГЭ с высокой частотой возвращались на свои прежние места (горячие точки) в хромосомах [6, 15].

Кроме того, у дрозофилы известны три семейства мобильных элементов (P, I и hobo), активация которых происходит при гибридизации линий, различающихся по количеству и/или по структуре этих МГЭ, и вызывает комплекс генетических аномалий в генеративных клетках особей первого поколения от таких скрещиваний (летальные и видимые мутации, хромосомные aberrации, нарушение кроссинговера, стерильность и др.). Это явление получило название "синдром гибридного дисгенеза" [32].

Гибридный дисгенез может повлиять на оценку генетического эффекта действия радиации у дрозофилы по методикам с применением межлинейных скрещиваний, например, при определении частот рецессивных летальных мутаций в половых хромосомах и аутосомах. Используемые в таких тестах лабораторные линии обычно сильно отличаются паттерном мобильных элементов от природных популяций. Полученные частоты мутаций в таких скрещиваниях могут быть результатом аддитивного взаимодействия радиации и стрессирующего эффекта межлинейной гибридизации [25, 32].

Мобильные элементы, вызывающие гибридный дисгенез, пока описаны только у *D. melanogaster*, однако сходные явления при гибридизации обнаружены и у других организмов. Так, в работе [4] при скрещивании двух линий мышей *Mus musculus domesticus* (дикой и лабораторной C57BL/6J) обнаружен ряд аномалий в генеративных клетках F₁, в то время как в соматических клетках (костный мозг) повышения частоты мутаций не выявлено. Именно такой характеристикой обладает "дрозофильный" дисгенез. Авторы, видимо, не знакомы с этим явлением и дают довольно общее и расплывчатое объяснение полученных результатов.

В заключение необходимо отметить, что важность результатов структурно-функциональных исследований фракций избыточной ДНК эукариот уже находит свое отражение в новых подходах к теории эволюции [16, 25, 26, 30]. На наш взгляд, эти достижения открывают широкие перспективы в решении проблемы малых доз ионизирующей

радиации и развитии общей теории молекулярной радиобиологии гена.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анакбер Е. Б., Чернышев А. И. Молекулярная организация генома растений // Организация генома. - М.: Наука, 1989. - С. 218-236.
2. Бердусе Т. Г. Сателлитная ДНК. - М.: Наука, 1982. - 100 с.
3. Бердников В. А. Основные факторы макроэволюции. - Н.: Наука, 1990. - 253 с.
4. Бородин П. М., Горлов И. П. Цитогенетические последствия гибридизации между дикими и лабораторными мышами // Генетика, 1986. - Т. 22. - № 5. - С. 855-860.
5. Волобуев В. Т. В-хромосомы млекопитающих // Усп. совр. биол., 1981. - Т. 86. - № 3. - С. 387-402.
6. Гвоздев В. А., Кайданов Л. З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биол., 1986. - Т. 47. - № 1. - С. 53-63.
7. Георгиев Г. П. Множественные рассеянные структурные гены с варьирующей локализацией в геноме дрозофилы // Молекулярные основы генетических процессов. - М.: Наука, 1981. - С. 44-47.
8. Георгиев Г. П. Гены высших организмов и их экспрессия. - М.: Наука, 1989. - 254 с.
9. Георгиев Г. П., Симонова О. Б., Герасимова Т. И. Новый тип нестабильности генома у *Drosophila melanogaster* // Генетика, 1988. - Т. 24. - № 5. - С. 867-876.
10. Голубовский М. Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости у эукариот // Молекулярные механизмы генетических процессов. - М.: Наука, 1985. - С. 146-162.
11. Дубинин Н. П. Потенциальные изменения в ДНК и мутации. - М.: Наука, 1987. - 246 с.
12. Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. - М.: Наука, 1985. - 400 с.
13. Збарский И. Б. Организация клеточного ядра. - М.: Медицина, 1988. - 368 с.
14. Ильин Ю. В. Повторяющиеся гены эукариот // Мол. биол., 1982. - Т. 16. - № 2. - С. 229-257.
15. Кайданов Л. З. Генетические процессы при длительной селекции по приспособительно важным признакам // Проблемы генетики и теории эволюции. - М.: Наука, 1991. - С. 198-213.
16. Корочкин Л. И. Эволюционное значение генетически подвижных элементов: Гипотеза // Цитология и генетика, 1983. - Т. 4. - № 4. - С. 67-78.
17. Кузин А. М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы. - М.: Агропромиздат, 1977. - 136 с.
18. Лимборская С. А. Геном человека // Организация генома. - М.: Наука, 1989. - С. 196-217.
19. Максимовский Л. Ф. Роль структурной организации генома в регуляции морфогенетических процессов // Структурно-функциональная организация генома. - Н.: Наука. - 1989. - С. 59-80.
20. Москалева Е. Ю., Илюшина Н. А. Повреждения ДНК при действии ионизирующих излучений и их репарация // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. биологическая, 1990. - Т. 9. - С. 3-313.
21. Моссэ И. Б. Адаптация популяций к длительному облучению и антимуtagenез // Тр. рабочего совещания по генетическому действию корпускулярного излучения. - Дубна, 1989. - С. 221-237.
22. Нефедов В. П., Ясайтис А. А., Новосельцев В. Н. и др. Гомеостаз на различных уровнях организации биосистем. - Н.: Наука, 1991. - 232 с.
23. Сарапульцев Б. И., Гераськин С. А. Биологический смысл радиационной устойчивости // Природа, 1991. - № 6. - С. 41-49.
24. Томилин Н. В. Генетическая стабильность клетки. - Л.: Наука, 1983. - 156 с.
25. Хесин Р. Б. Непостоянство генома. - М.: Наука, 1984. - 472 с.
26. Шахмурадов И. А., Колчанов Н. А., Соловьев В. В., Ратнер В. А. Энхансероподобные структуры в умеренно повторяющихся последовательностях эукариотических геномов // Генетика, 1986. - Т. 22. - № 3. - С. 357-367.

27. Шумный В.К., Вершинин А.В. Организация генома в растительных клетках: является ли повторяющаяся ДНК лишней? // Структурно-функциональная организация генома. - Н.: Наука, 1989. - С.115-149.

28. Charlesworth B., Langley C.H. The population genetic of Drosophila transposable elements // Annu. Rev. Genet., 1989. - V.23. - P.251-287.

29. Doolittle W.F., Sapienza C. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution // Nature, 1980. - V.284. - N.5757. - P.601-603.

30. Finnegan D.J. Eukariotic transposable elements and genome evolution // Trends in Genet., 1989. - V.5. - N 4. - P.103-107.

31. Kaidanov L.Z., Bolshakov V.N., Tzygvintzev P.N., Gvozdev V.A. The sources of genetic variability in highly inbred long term selected strains of Drosophila melanogaster // Genetica, 1991. - V.85. - P.73-78.

32. Kidwell M.G., Kidwell J.F., Sved J.A. Hybrid dysgenesis in Drosophila melanogaster: a syndrome of aberrant traits including mutations, sterility and male recombinations // Genetics, 1977. - V.86. - P.813-833.

33. Laat de S.W., van der Saag P.T. The plasma membrane as a regulatory site in growth and differentiation of neuroblastoma cells // Int. Rev. Cytol., 1982. - V.74. - P.1-54.

34. Margulies L., Griffith C.S., Dooley J.C., Walance S.S. The interaction between X-rays and transposon mobility in Drosophila: Hybrid sterility and chromosomal loss // Mut. Res., 1989. - N.215. - P.1-14.

35. McClintok B. The significance of response of the genome to challenge // Science, 1984. - V.226. - P.792-801.

36. Pohl-Rüling J. Chromosome aberrations of blood lymphocytes induced by low-level doses of ionizing radiation // Adv. in Mut. Res., 2. - Springer-Verlag: Berlin-Heidelberg, 1990. - P.155-190.

ИССЛЕДОВАНИЯ МОРФОЛОГИИ БЕЛОЙ КРОВИ
КАК МЕТОД КОНТРОЛЯ
ЗА СОСТОЯНИЕМ ИММУНОРЕАКТИВНОСТИ ЖИВОТНЫХ
ПРИ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ

Л.Д.Материй

Анализ радиобиологической литературы свидетельствует о том, что одна из важнейших функций организма - иммунологическая реактивность - является и наиболее радиочувствительной [5,25,29]. В настоящее время изменения системы иммунитета в облученном организме хорошо изучены. В экспериментах при действии как острого, так и хронического (внешнего и внутреннего) облучения у лабораторных животных разных видов в ранние сроки, практически сразу после действия радиации, отмечалось угнетение комплекса иммунологических реакций: клеточных и гуморальных факторов неспецифического иммунитета, способности организма к формированию активного иммунного ответа и т.д. [12,14]. Примечательно, что изменения иммунореактивности у лабораторных грызунов были обнаружены даже при таких низких суммарных дозах, как 0,3 Гр за 30 суток для стронция-90 и 0,6 Гр за 30 суток для цезия-137 [29,30].

Однако, несмотря на многочисленность радиобиологических работ по проблемам иммуногенеза, интерес к ним не ослабевает. Остаются еще далеко не решенными вопросы отдаленных последствий хронического действия повышенных уровней гамма-фона в природной среде не только для жизнеспособности отдельного индивида, но и будущих поколений. Поскольку антиинфекционная и противоопухолевая резистентность организма находится под контролем иммунной системы, это дает радиобиологам нужные ориентиры для постановки и проведения дальнейших экспериментальных работ. Но исследования состояния иммунной

системы животных природных популяций, обитающих на радиоактивных территориях, практически не проводятся из-за отсутствия адекватных методов, удобных для работы полевых условиях. Иммунологические методы, разработанные для экспериментов и практики, — такие как учет фагоцитарной активности лейкоцитов, синтеза иммуноглобулинов, способности клеток к антителогенезу и др. — оказались для этой цели трудоемкими.

В настоящей работе предлагается для "первичной" характеристики иммунного статуса организма использовать цитоморфологические показатели белой крови. Основанием тому служит известное положение о том, что в основе иммунного ответа на эндо- и экзогенные воздействия лежит кооперативное взаимодействие лейкоцитов, а количественный и качественный состав белой крови непосредственно влияет на характер иммунологических реакций [2, 10, 27]. Покажем это на примере изучения морфологии белой крови у полевок-экономок, отловленных на участке (Изумрудное) 30-км зоны аварии на Чернобыльской АЭС.

Материал и методы

Исследования проведены в 1986-1991 гг. Мощность гамма-фона во время первого отлова животных (осень 1986 г.) составляла 4-6 мР/ч, в последующие годы снизилась до 0,4-0,6 мР/ч. В момент аварии микропопуляция полевок-экономки, обитающей на этом участке, была подвергнута воздействию более высоких доз [32]. Содержание радионуклидов в почве данного участка составляло (Кл/км²): ¹⁴⁴Ce — 500; ¹⁰⁶Ru — 100-200; ¹³⁴Cs — 10-30; ¹³⁷Cs — 50; ⁹⁰Sr — 30; ^{239,240}Pu — 2-3 (данные представлены лаб. ОРМОС НПО "Припять") [7].

Основной вклад в поглощенную полемками дозу вносили следующие источники: внешнее бета-, гамма-облучение от выпавших на почвенно-растительный покров радионуклидов; альфа- и бета-облучение за счет изотопов, сорбированных на внешней поверхности тела, пероральное поступление нуклидов с пищей, водой, воздухом. Таким образом, животные здесь подвергались хроническому малоинтенсивному многокомпонентному воздействию ионизирующей радиации в сочетании с другими неблагоприятными факторами среды — природными и антропогенными.

Для проведения гематологических анализов отловленных живоловушками зверьков подвергали через 24-48 часов декапитации. Исследования крови проводили стандартными цитоморфологическими и цитохимическими методами [17, 23, 28]. Критериями оценки состояния белой крови служили: показатели гемопоэза в костном мозге и селезенке (общая клеточность в единице объема гомогената ткани, митотическая активность кроветворных клеток (МИ), данные миело- и спленограмм), а также общее количество лейкоцитов в единице объема крови, лейкограмма, особенности структуры клеток, содержание и распределение гликогена в нейтрофилах.

Показатели крови самцов и самок объединены в один вариационный ряд, поскольку ранее нами было установлено, что у полевок-экономки в норме, как и у других видов мышевидных грызунов, между животными разного пола не наблюдается достоверно значимых различий [20].

Анализ мазков-отпечатков проводили на микроскопе NY-2 при увеличениях: Ок.х12,5, Об.х12,5 и 100. При статистической обработке результатов использовали общепринятые методы и программу, разработанную для микрокалькулятора "Электроника БЗ-21" [6, 24].

За физиологическую норму состояния крови принимали показатели, полученные при обследовании полевок-экономок с чистых, нерадиоактивных территорий среднетаежной зоны Республики Коми.

Результаты и обсуждение

Ниже приводятся результаты исследований состояния белой крови (гемопоэз в костном мозге и селезенке, периферическая кровь) полевок из 30-километровой зоны и наши соображения по поводу их использования для характеристики иммунологической реактивности организма исследуемых зверьков.

Костный мозг — основной орган гемопоэза — отнесен иммунологами и к центральному органу иммунной системы [2, 10]. Напомним, что гемопоэтическая ткань его весьма гетерогенна по своему клеточному составу и включает элементы эритроидного, миелоидного, лимфоидного и мегакариоцитарного рядов, находящихся на разных стадиях развития. Кроме выполнения гемопоэтической функции,

113613

обеспечивающей организм иммунокомпетентными клетками крови, костный мозг является также основным поставщиком стволовых клеток и В-лимфоцитов в периферические органы иммунной системы.

Сопоставление цитоморфологической картины состояния костного мозга у полевок из 30-километровой зоны с показателями нормы свидетельствует о существенных различиях между ними (табл.1). Так, у животных при длительном радиационном воздействии наблюдается достоверное увеличение количества кариоцитов и более высокие значения МИ. Эти данные указывают на известную интенсификацию гемопоэза в условиях пролонгированного облучения организма дозами малой интенсивности [1,9,20]. При этом на фоне выраженных, явно компенсаторных сдвигов результаты анализа миелограмм свидетельствуют не только о нарушении, но и о своеобразной перестройке процессов кроветворения у исследуемых зверьков. Установлено выраженное снижение числа гемоцитобластов во все годы наблюдений (табл.1). С одной стороны, это может быть признаком истощения гемопоэтической ткани, вызванного активацией гемопоэза (повышенный МИ) в условиях непрекращающегося радиационного воздействия на организм [1,16,20]. С другой - указывать на повышенную миграцию гемоцитобластов в периферические органы иммунной системы, как это бывает при антигенном воздействии [2,10]. Одновременно в миелограмме выявлено увеличение числа иммунокомпетентных клеток (эозинофилов, базофилов, моноцитов и плазматических), что свидетельствует не только об активации компенсаторной реакции кроветворной ткани, но и о своеобразной функциональной перестройке гемопоэза.

Селезенка, известная больше как орган кроветворения, в иммунологии рассматривается и как один из периферических органов иммунной системы, куда, в частности, мигрируют стволовые клетки (гемоцитобласты) из костного мозга и становятся здесь предшественниками антителообразующих форм [2,8].

Селезенка является не только основным центром формирования иммунокомпетентных клеток и антителогенеза. Как один из компонентов ретикулоэндотелиального аппарата и системы мононуклеарных фагоцитов (СМФ), она всегда вовлекается в любые процессы, происходящие в

Таблица 1

Характер морфологических изменений гемопоэза в костном мозге половозрелых полевок-экономок ($\bar{X} \pm m\bar{x}$)

Гематологические показатели и пролиферативная активность	Норма (контроль) n = 10	Годы наблюдений и количество обследованных животных (n)			
		1986 n = 4	1987 n = 9	1988 n = 14	1989 n = 10
Кариоциты, $\times 10^6$	18,0 \pm 1,0	23,6 \pm 0,6**	28,3 \pm 0,7**	21,8 \pm 0,4**	23,2 \pm 0,6**
МИ, %	0,9 \pm 0,04	1,3 \pm 0,2	2,1 \pm 0,1	2,0 \pm 0,03	2,9 \pm 0,2
Гемацитобласты	8,8 \pm 0,1	2,1 \pm 0,01**	4,5 \pm 0,04**	3,8 \pm 0,3**	4,8 \pm 0,3**
Эритроидные клетки	25,8 \pm 0,4	20,9 \pm 0,8**	20,0 \pm 0,8**	16,8 \pm 1,6**	17,9 \pm 0,6**
Незрелые миелоидные клетки	16,1 \pm 0,5	13,3 \pm 0,7**	12,5 \pm 0,3**	18,8 \pm 1,9	14,0 \pm 0,9
Зрелые формы нейтрофилов	21,1 \pm 0,2	21,3 \pm 1,0	15,4 \pm 1,5**	13,2 \pm 1,8**	18,4 \pm 0,9
эозинофилов	0,7	1,3	1,5	1,8	1,0
базофилов	0,8	1,8	3,7	2,2	1,9
Лимфоциты	16,0 \pm 0,3	15,3 \pm 0,2	14,8 \pm 0,3	15,4 \pm 0,4	16,3 \pm 0,6
Моноциты	2,2 \pm 0,03	8,0 \pm 0,04**	8,6 \pm 0,2**	8,2 \pm 0,4**	10,4 \pm 0,5**
Мегакарициты	0,9	0,9	2,1	2,3	1,2
Плазматические клетки	1,6 \pm 0,01	3,6 \pm 0,02	3,4 \pm 0,02	5,2 \pm 0,4	5,6 \pm 0,1
Ретикулярные клетки	3,0 \pm 0,6	4,6 \pm 0,04	3,6 \pm 0,04	4,7 \pm 0,8	3,8 \pm 0,02
Неопределенные клетки	3,0 \pm 0,02	6,9 \pm 0,06	8,9 \pm 0,05**	7,5 \pm 0,6**	4,5 \pm 0,1

Примечание. Здесь и в табл.2,3 и 4: \bar{X} - среднее арифметическое, $m\bar{x}$ - ошибка среднего, "+" - есть клетки, "-" - нет клеток, ** - различия достоверны по отношению к норме при $P \leq 0,05$ между группой и значениями исследуемых показателей.

организме [4,8-10]. Кроме того, этот орган контролирует уровень лимфоцитов в периферической крови и осуществляет их рециркуляцию [3,4,22]. Функции селезенки как иммунологического органа этим не исчерпываются. Расположенная непосредственно по кровотоку, она функционирует как своеобразный иммунологический фильтр, поскольку здесь вырабатываются антитела фактически против всех антигенных и неантигенных веществ, попадающих в кровь [35,36].

Наши исследования состояния селезенки касаются лишь клеточного состава спленограмм. Установлено, что у полевок из 30-км зоны наряду с высокими значениями митотического индекса, на протяжении всех лет исследований наблюдалось заметное снижение количественных показателей лимфоидных клеток (табл.2). Сам по себе этот факт является закономерной реакцией лимфоидной ткани на облучение. Высокая радиочувствительность белой пульпы селезенки известна давно [16,22]. В частности, есть сведения, что при хроническом поступлении в организм цезия-144, рутения-106 и стронция-89 наблюдается постепенная атрофия лимфофолликул данного органа, а также других лимфоцитопозитических центров [26]. Далее анализ показал, что от 40 до 75% лимфоцитов селезенки составляли малые лимфоидные клетки, среди которых выделялись и "микролимфоциты". Возможно, они относятся к той группе клеток, основная функция которых - цитотоксическая [2]. Одновременно выявлены многочисленные очажки активной пролиферации ретикуло-эндотелиальных и плазматических клеток, причем первые из них представлены двумя разновидностями. Одни ретикулярные клетки селезенки по морфологическим признакам можно отнести к фагоцитирующим формам, принимающим, как известно, участие в специфическом иммунном ответе [10,34]. Другая группа ретикулярных клеток идентифицируется со стромальными элементами или фибробластами собственно ретикулярной ткани этого органа [3,4,10].

Следует отметить, что в селезенке полевок, подобно костному мозгу, заметно повышен и уровень моноцитов (табл.1 и 2).

Таким образом, параллельно сокращению уровня лимфоцитов в селезенке исследуемых зверьков наблюдается активная пролиферация других клеточных элементов,

Таблица 2

Характер изменений клеточного состава селезенки у половозрелых полевок-экономок, ($\bar{X} \pm m\bar{x}$)

	Годы наблюдений и количество обследованных животных				
	1986 n=4	1987 n=9	1988 n=14	1989 n=10	1991 n=10
Спленограмма, % на 500 клеток, митотическая активность, %	62,9±0,7	52,5±1,2**	47,8±1,2**	50,4±0,3**	52,2±0,4**
Лимфоидные клетки	9,4±0,3	11,0±1,0	13,5±1,3**	12,2±0,2	10,8±0,7
Эритроидные	8,6±0,8	10,6±0,8	11,3±0,8**	9,5±0,4**	10,2±0,2
Миелоидные	3,7±0,02	5,2±0,2	8,0±0,1**	7,5±0,2**	5,0±0,06
Моноциты	4,8±0,05	5,8±0,07	7,4±0,3**	6,8±0,02	7,0±0,03
Плазматические	1,3	2,9±0,03	2,8±0,07	3,6±0,05**	3,2±0,07**
Мегакарициты	9,3±0,7	12,0±1,1	11,4±0,9	10,0±0,6	11,6±0,2
Ретикуло-эндотелиальные	0,7	1,5	1,9	1,7	1,9
Митотический индекс					

участвующих в иммунитете. Выявленные реактивные сдвиги можно квалифицировать как компенсаторную реакцию, направленную на поддержание иммунных свойств данного органа.

Периферическая кровь. Как указано выше, лейкоцитам периферической крови отводится ведущая роль в реализации иммунных реакций организма [10,27]. Результаты проведенных анализов табл.3 наглядно свидетельствуют о количественных и качественных изменениях, наблюдаемых в периферическом звене белой крови хронически облучающихся полевок аварийной зоны.

Во все сроки наблюдений отмечена нестабильность количественных характеристик (норма, лейкопения, лейкоцитоз), свидетельствующая, вероятно, о разных периодах развития лучевой реакции организма. Однако основная масса зверьков характеризова-

Таблица 3

Характер морфологических изменений
периферического звена белой крови
у половозрелых полевок-экономок ($\bar{X} \pm m\bar{x}$)

Гематологические показатели	Норма n=46	Годы наблюдений и количество обследованных животных			
		1987 n=9	1988 n=14	1989 n=10	1991 n=10
Лейкоциты, тыс./мм ³	6,6±0,3	3,9±0,3**	3,8±0,5**	3,6±0,3**	4,2±0,6
Нейтрофилы, всего	Лейкоформула, % на 200 клеток 41,2±0,9	28,7±0,2**	28,8±0,5**	37,7±1,9	34,4±1,6
Миелоциты	-	2,0±0,1	2,1±0,3	2,5±0,2	1,4±0,2
Мегамиелоциты	1,4±0,01	4,1±0,2**	4,1±0,5**	4,9±0,4**	3,7±0,3
Палочкоядерные	27,1±2,1	14,7±0,2**	14,7±0,6**	20,7±0,8	14,8±0,6
Сегментоядерные	12,7±0,7	7,9±0,2	7,8±0,4	9,5±0,4	9,7±0,5
Базофилы	0,6	2,5±0,2**	2,5±0,3**	2,4±0,3**	1,8±0,2**
Лимфоциты, всего	60,9±1,8	49,7±0,4**	50,6±0,8	44,6±0,7	56,0±0,8
малые	15,3±0,7	22,7±0,6**	21,5±1,5**	20,4±1,3**	34,6±1,8**
средние	20,0±0,8	21,8±0,5	22,7±1,3	20,0±1,5	14,2±1,3**
большие	25,6±1,7	5,2±0,2**	5,1±0,4**	4,0±0,6**	6,8±0,9**
Моноциты	3,8±0,2	17,7±0,3**	16,6±0,8**	13,8±0,5**	10,6±0,7**
Плазматические клетки	-	+	+	+	+
Ретикулярные клетки	-	+	+	+	+
Клетки Тюрка	-	+	+	+	+

лась умеренно выраженной лейкопенией.

Постоянно наблюдались изменения качественного состава белой крови [20]. Установлен сдвиг формулы крови влево, выявлены многочисленные структурные нарушения лейкоцитов. Обнаружено, что одна часть патологических клеток возникла в результате аномальных митозов (фрагментация ядер, ядерные протуберанцы, двуядерность, микроядра). Другая связана, на наш взгляд, с непосредственным повреждением интерфазных кроветворных клеток (гомогенизация, пикнотизация, вакуолизация ядер, резкая базофилия цитоплазмы, расширение перинуклеарной зоны лимфоцитов и т.д.). Можно предположить, что циркуляция патологически измененных функционально неполноценных клеток будет отрицательно сказываться на физиологии белой крови.

Ниже последует краткое описание изменений качественного состава периферического звена белой крови и возможности их интерпретации для характеристики иммунореактивности организма исследуемых зверьков.

Нейтрофилы (гранулоциты, полинуклеары). Основные функции этих клеток (хемотаксис, фагоцитоз, цитотоксическое действие на клетки-мишени, нейтрализация гистамина и т.д.) направлены, как известно, на поддержание иммунного гомеостаза организма. Их нарушение способствует развитию патологий разных типов [2,9,27].

Как видно из табл.3, у исследуемых полевок фиксируется нейтропения и присутствие в периферической крови повышенного количества юных миелоидных элементов. У некоторых животных были обнаружены юные миелоидные элементы в состоянии митоза [20]. При этом следует заметить, что молодые формы нейтрофилов не обладают теми многочисленными функциями, которые присущи зрелым полинуклеарам [28]. Наблюдаемые морфологические изменения, в том числе и присутствие в циркуляции 10-15% аномальных нейтрофилов с различными деструктивными нарушениями, свидетельствуют о функциональной неполноценности определенной части лейкоцитов нейтрофильного ряда, что, естественно, снижает защитный потенциал крови.

Полуколичественная оценка содержания гликогена в этих клетках существенно дополняет и подтверждает этот вывод. Установлено выраженное снижение энергетического потенциала нейтрофилов (табл.4). В первые годы после

Характер изменений содержания и распределения гликогена в нейтрофилах половозрелых полевок-экономок ($\bar{X} \pm m\bar{x}$)

Годы	Кол-во животных	Кол-во проанализированных клеток	Распределение клеток по группам, к общему числу клеток				Содержание гликогена в усл.ед. (баллах)
			I	II	III	IV	
1986	4	400	1,0±0,01	13,5±0,8	43,0±0,6	42,5±0,8	2,200
1987	9	900	1,9±0,07	15,5±0,2	42,8±0,3	39,8±0,7	2,400
1988	14	1400	2,5±0,1	19,0±1,0	36,8±1,5	41,7±2,1	3,000
1989	10	1000	3,0±0,06	18,5±0,8	43,5±0,7	35,0±0,5	3,800
1991	10	1000	3,2±0,07	17,5±0,6	41,8±1,2	37,5±0,7	3,200
Норма	10	1000	9,8±0,2	50,8±0,3	37,2±0,3	2,8±0,1	5,144

аварии (1986, 1987, 1988, 1989, 1991) содержание гликогена в этих клетках было минимальным и составляло 2,2 (усл.ед.), тогда как в норме оно равно 5,1 (усл.ед.). Изменялся и характер распределения гликогена в клетках (увеличен процент лейкоцитов с минимальным содержанием и отсутствием полисахаридных накоплений, а клетки с максимальным накоплением гликогена были единичные). В последующие годы (1988-1991) отмечен некоторый подъем в содержании гликогена в гранулоцитах до 3,2-3,8 (усл.ед). Однако полной нормализации этих показателей не наблюдалось. К тому же обнаружена иная по сравнению с нормой биоморфология гликогена (крупные глыбки, часто объединенные в своеобразные конгломераты темно-вишневого цвета, сконцентри-

рованные вокруг ядер, что характерно для патологических состояний организма, вызванных различными неблагоприятными воздействиями, в том числе и радиационной природы [11].

Результаты проведенного анализа наглядно свидетельствуют не только о нарушениях клеточного метаболизма, но еще раз подчеркивают функциональную неполноценность большей части лейкоцитов периферической крови у обследованных полевок.

Базофилы. Помимо того, что эти клетки обладают такими же функциями, как и нейтрофилы, они являются к тому же и медиаторами аллергических реакций [2, 27].

У исследуемых животных обнаружено увеличение в 3-5 раз этих клеток в периферической крови (табл.3). С одной стороны, это указывает на известное раздражение иммунной системы. С другой, рассматривается в радиобиологии как своеобразное проявление лучевой реакции крови.

Моноциты - мононуклеарные фагоцитирующие лейкоциты. Активно взаимодействуя с другими типами клеток белой крови, моноциты оказывают регуляторное влияние на их функции и тем самым принимают участие в регуляции иммунологических реакций организма [2, 9, 28].

Существенной особенностью клеточного состава белой крови зверьков из аварийной зоны является относительный моноцитоз (табл.3), что в основном характерно для реакций крови на хроническое действие радиации дозами малой интенсивности [9, 13]. Однако в данном случае мы можем связать это явление и с активизацией защитно-компенсаторных процессов иммунной природы. Выявленное же присутствие среди моноцитов около 20% деструктивных клеток снижает значение этих сдвигов и создает предпосылки для определенных изменений в иммунном статусе животных.

Лимфоциты - центральные антителообразующие клетки крови, способные продуцировать иммуноглобулины пяти больших классов [2, 18]. У млекопитающих, в том числе и мышевидных грызунов, они представляют собой гетерогенную популяцию клеток с различными функциональными, морфологическими, биохимическими, биофизическими особенностями и поверхностными маркерами [18, 27].

Наши исследования касаются лишь морфологии этих клеток. Из табл.3 следует, что полевки во все годы ис-

следований характеризовались умеренно выраженной лимфоцитопенией. Изменялся и качественный состав этих клеток. По сравнению с нормой здесь резко снижено количество больших лимфоцитов и заметно возросло число малых лимфоидных клеток. При этом обнаружено любопытное явление - "микролимфоциты". Клетки эти не превышали диаметра 7 мк и напоминали по внешнему виду "голые ядра". Среди малых лимфоцитов эти формы составляли 7-20%. Интересно заметить, что в радиационной гематологии описан случай появления в периферической крови своеобразных лимфоцитов, подобных "голым ядрам", у экспериментальных животных в первые часы после их затравки ^{140}La , ^{147}Nb , ^{91}Y и ^{32}P [5].

Наблюдаемые изменения лимфоидных клеток, на наш взгляд, являются следствием как перераспределительных реакций, так и реактивной перестройки в центрах лимфоцитопоэза, вызванных радиационным воздействием на организм полевок.

Важной особенностью периферической крови полевок, обитающих в "Изумрудном", является присутствие здесь плазматических, ретикулярных клеток и форм раздражения Тюрка [20]. Клетки этих типов при нормальном состоянии организма в крови не обнаруживаются [33].

Плазматические клетки - высоко специализированные антителопродуценты, локализованные в лимфоидных органах и костном мозге [2,9,10]. Известно, что эти клетки отличаются от лейкоцитов своей радиорезистентностью и могут выживать при дозах 700-800 R [5]. Как полагают иммунологи, появление этих клеток в заметных количествах в органах гемопоэза и даже в периферическом русле может быть вызвано антигенной стимуляцией плазматического цитогенеза. При этом каждая такая клетка синтезирует антитела только одного класса, подкласса, аллотипа. Следует отметить, что антитела, секретируемые плазматическими клетками, принимают участие в формировании как первичного, так и вторичного ответа при аллергических реакциях немедленного типа [2,10,27].

Клетки Тюрка (формы раздражения) выделяются прежде всего крупными размерами. Однако по прочим морфологическим особенностям и функциональным способностям они подобны плазматическим клеткам. Появление их в периферической крови связано, как правило, с выраженной

активизацией защитных реакций, вызванных воспалительными и аллергическими процессами [33]. Феномен постоянного присутствия в периферической крови клеток плазматического типа, вероятно, можно объяснить накоплением в хронически облучаемом организме специфических веществ (продуктов клеточного метаболизма, гормонов, радиотоксинов и т.д.) [1,5,7,9,16] в количествах, способных действовать на иммунную систему подобно антигенам и вызывать выраженное напряжение иммуногенеза.

Ретикулярные клетки, присутствующие в крови полевок, являются типичными макрофагами [15;20]. По данным радиационной гематологии, появление их в заметных количествах в циркуляции связано с обилием в периферической крови облученных животных разрушающихся клеток и с расстройством физиологического дискриминатора, в норме задерживающего клеточный детрит в органах его утилизации [9,13,16]. Тем самым ретикулярные клетки в крови исследуемых зверьков не только свидетельствуют о степени выраженности деструктивных процессов в системе крови, но и могут одновременно служить показателем активизации защитной реакции ретикулоэндотелиальной ткани.

Итак, представленные выше результаты гематологических исследований, выполненных в 30-км зоне Чернобыльской АЭС на полевах-экономках, дают наглядное представление не только о процессах кроветворения, но и о степени развития защитных реакций организма. Ряд показателей свидетельствует о явной иммунологической перестройке в системе крови и вовлечении ее в иммунный ответ организма на действие сложившихся радиоэкологических условий среды обитания. Так, в органах кроветворения полевок отмечена усиленная пролиферация и дифференцировка клеточных элементов, участвующих в иммунитете, а также усиленная их миграция в циркулирующее русло. Вероятно, по этой причине наблюдалось синхронное увеличение количества базофилов, моноцитов и плазматических клеток в костном мозге, селезенке и периферической крови. Несмотря на неспецифический характер наблюдаемых эффектов, они тем не менее могут служить признаками выраженного напряжения иммунореактивности организма полевок и позволяют сделать заключение о том, что жизнеспособность основной массы животных на момент проведения ис-

- ной защиты организма в рамках радиоэкологического мониторинга // Иммуный статус человека и радиация.- М.: МЗ СССР, 1991.- С. 110-111.
22. Материй Л.Д., Маслова К.И. Морфофункциональное состояние селезенки и лимфоцитов крови у полевок-экономок при обитании в районах повышенной естественной радиоактивности // Радиация как экологический фактор при антропогенном загрязнении.- Сыктывкар, 1988.- С.55-62. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 67).
23. Никитин В.Н. Атлас клеток крови сельскохозяйственных и лабораторных животных.- М.: С-х лит-ра, 1949.- 48 с.
24. Парчевская Д.С. Статистика для радиоэкологии.- Киев: Наукова думка, 1969.- 12 с.
25. Петров Р.В. Иммунология.- М.: Медицина, 1983.- 368 с.
26. Пономарева Т.В., Невструева М.К., Меркушев Н.Г. Цитоморфологические изменения в селезенке / Биологическое действие продуктов ядерного деления.- М.: Атомиздат, 1975.- С.126-154.
27. Физиология лейкоцитов человека / В.А.Алмазов, Е.В.Афанасьев, А.Ю.Зарицкий и др.- Л.: Наука, 1979.- 232 с.
28. Шабдаш А.Л. Рациональная методика гистохимического обнаружения гликогена и ее теоретическое обоснование // Изв. АН СССР, 1947.- № 6.- Сер. биол. наук С.745-760.
29. Шубик В.М. Ионизирующие излучения и иммунитет.- М.: Атомиздат, 1977.- 148 с.
30. Шубик В.М. Иммунологические аспекты лучевого старения // Проблемы радиационной геронтологии.- М.: Атомиздат, 1978.- С.149-154.
31. Шубик В.М. Влияние малых доз ионизирующих излучений на некоторые иммунологические показатели // Радиобиология, 1990.- Т.30.- Вып.4.- С.560.
32. Экологические и морфофизиологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС для популяций мышевидных грызунов / А.И.Таскаев, Б.В.Тестов, Л.Д.Материй, В.А.Шевченко.- Сыктывкар, 1988.- 56 с. (Сер. препринтов "Науч. доклады"/Коми науч. центр УрО АН СССР).
33. Яновский Д.Н. Клиническая гематология.- Киев: Госмедиздат, 1962.- С.9-96.

34. Van Turth R., Rouburn J., Zwetvan T. Characteristics of human mononuclear phagocytes // Blood., 1979.- Vol.54, N 2.- P.485-500.
35. Helpap P., Cerails V., Yamashita K. Histological and autoradiographical finding in the immunologically stimulated spleen // Virchow's Arch.B. Cell. Pathol., 1975.- Vol. 19.- P.266-279.
36. Pabst R. Die Milz und ihre Funktion bei Immunreaktionen // Med. Monatsschr. Pharm., 1982.- Vol. 5, N 2.- P.43-48.

УЗЕЛКОВАЯ ГИПЕРПЛАЗИЯ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ
У ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ
РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

О.В. Ермакова

Принимая во внимание универсальную роль коры надпочечников в реакции организма на действие неблагоприятных факторов, нам представляется чрезвычайно важным определение морфофункционального состояния этой железы в условиях хронического облучения в природной среде. Необходимость исследования диктуется еще и тем, что патология органов внутренней секреции, возникающая после облучения, в клинике встречается довольно часто [1, 5].

Экспериментальный материал, которым располагает современная радиобиология, свидетельствует о том, что первоначальная реакция коркового слоя надпочечников на облучение проявляется главным образом в усилении его функции [1, 5, 7, 9]. Относительно последующих изменений коры надпочечников сведения достаточно противоречивы [1, 16]. Это можно объяснить двойственной природой изменений желез внутренней секреции. С одной стороны, происходящие нарушения — результат прямого влияния радиации, с другой — внутрисистемных взаимодействий в звеньях эндокринной цепи, приводящих к развитию компенсаторных реакций.

Проведено патоморфологическое изучение коры надпочечников мышевидных грызунов (*Microtus oeconomus*), которые в течение многих поколений находились в естественных условиях повышенной радиоактивности как за счет внешнего облучения, так и попадания в организм радионуклидов широкого спектра. Часть материала получена в районе аварии Чернобыльской АЭС, часть — на участках с повышенной естественной радиоактивностью в Республике Коми. Контрольные животные отловлены с радиационно

"чистых" участков (Ухтинской район, подзона средней тайги). За исследуемый период (1984–90 гг.) были взяты для гистологического анализа эндокринные органы от 611 полевок. Выбранные биологические объекты удобны тем, что в связи с короткой продолжительностью жизни и интенсивным размножением появляется возможность проследить динамику изменений во многих поколениях.

В более ранних работах [2, 3, 4] было показано, что длительное воздействие ионизирующего излучения с низкой мощностью дозы в природной среде вызывает хроническое функциональное напряжение коры надпочечников, выраженное в период пика численности и сопровождающееся деструктивными и дистрофическими нарушениями в адреналовой ткани.

В данной работе основное внимание уделено структурным изменениям коры надпочечников, обнаруженным у полевок через три года после аварии на АЭС. Сравнительный анализ имеющихся в нашем распоряжении материалов показал повторяемость наблюдаемых эффектов у животных из района аварии и с территорий с урано-радиевым загрязнением в Республике Коми, что еще раз подтверждает их радиационную природу.

Динамические наблюдения в Чернобыле начиная с 1986 г. выявили более отчетливые и многообразные морфологические нарушения коры надпочечников полевок из района аварии по сравнению с теми, которые наблюдались у средне-таежных зверьков с радиоактивного участка в Коми. В начальные сроки после аварии это были главным образом деструктивные, некротические изменения. В последующем, когда основной вклад радиационного воздействия определялся инкорпорированными альфа- и бета-излучателями, морфологическая структура менялась, становилась неоднородной и многокомпонентной. Отмечались локальные мозаичные участки деструкции, дисконфлексация зон коры надпочечника, очаговые скопления лимфоидных элементов, гипертрофия и пикноз ядер адренокортикоцитов, участки пролиферации соединительной ткани.

Одной из особенностей в реакции надпочечников чернобыльских полевок в 1989–1990 гг. является возникновение участков узелковой гиперплазии. Этому уделено особое внимание в настоящей работе. Подобные нарушения не наблюдались у животных с контрольных участков и в пер-

вые годы после аварии, но отмечались у единичных животных, отловленных на территории с урано-радиевым загрязнением в 1984 г. [3]. Следует отметить, что количество животных из 30-километровой зоны ЧАЭС с узелковой гиперплазией коры надпочечников возрастает с временем, прошедшим после аварии, и в 1990 г. достигает 27%. Нарушения встречались только в надпочечниках взрослых половозрелых особей.

Периферический слой таких узелков построен по типу клубочковой зоны, а центральная часть состоит из радиально ориентированных клеточных тяжей, что характерно для пучковой зоны (см. рисунок). Узелки кортикальной ткани округлой или овальной формы, идентичны по структуре коре надпочечника, отделены от собственно коры общей с ней соединительнотканной капсулой, состоят из типичных железистых адренкортикальных клеток и сохраняют структурные признаки и зональность нормальной коры. Подобные аденоматозные разрастания некоторые исследователи называют "добавочной корой" надпочечников [10, 15].

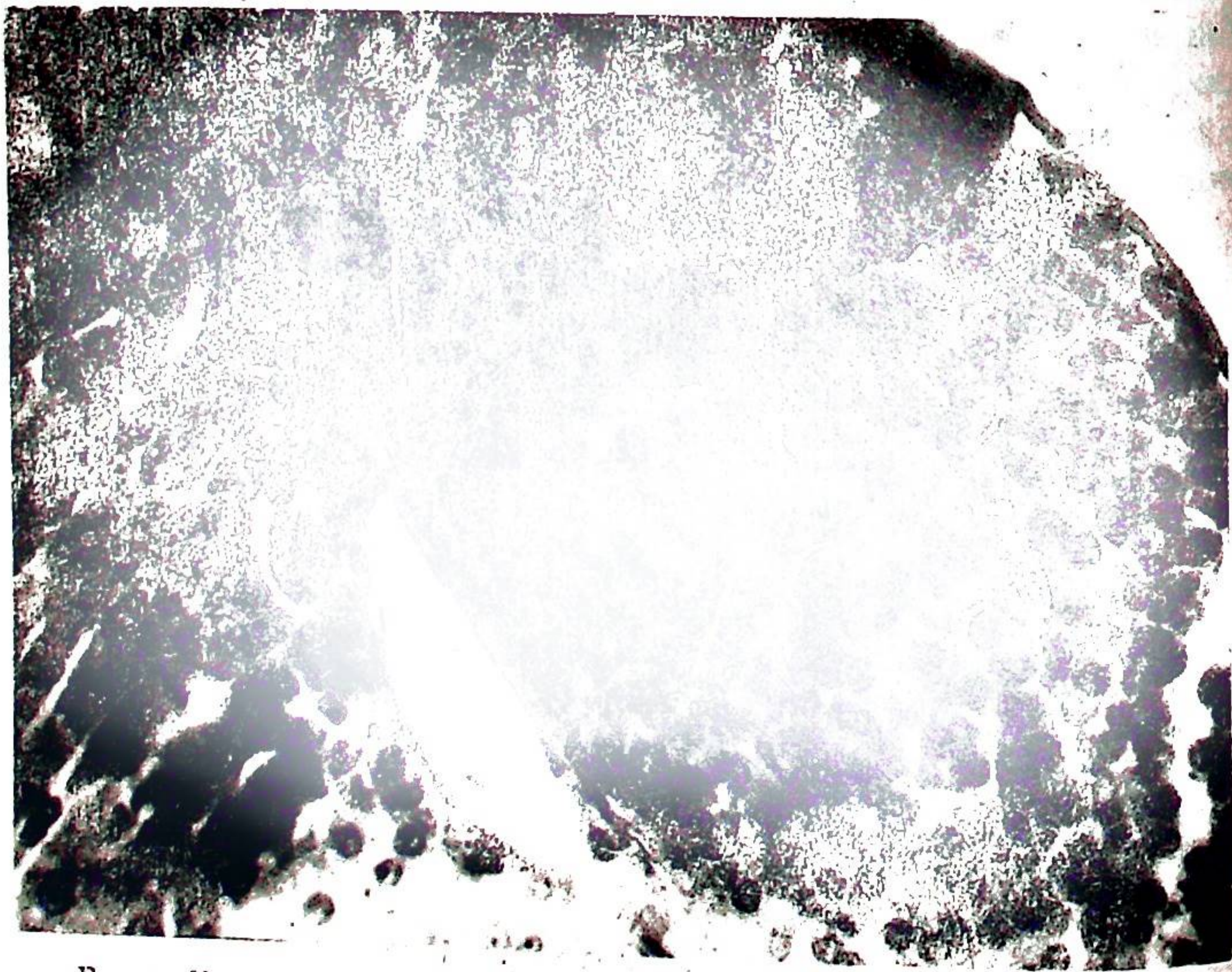


Рис. Узелковая гиперплазия коркового вещества надпочечника полевки-экономки. Гематоксилин-эозин. Ок. 16, об. 12, 5х.

Этот феномен, обнаруженный нами у животных радиоактивных территорий, — дополнительное свидетельство не-обычной активизации ткани надпочечника. По имеющимся в литературе сведениям, такие добавочные узелки встречаются в надпочечниках при развитии стойкой экспериментальной гипертонии у собак, вызывавшейся прошиванием солнечного сплетения [13], в коре надпочечников кроликов при экспериментально вызванном аллергическом артритом [10, 11] и длительном введении кортикотропина и адренкортикального гормона [1, 10]. В аналогичных условиях у крыс также возникают "аденомы" преимущественно в капсуле надпочечника [1]. Е.В. Строганова и А.К. Носов [12] описали образование узелков или "аденом" надпочечника в фазе длительного функционального напряжения у людей, погибших после травмы с агональным периодом 5-6 суток.

Следует особо отметить, что такие изменения были обнаружены почти у всех облученных собак "хронического эксперимента" через 3-5 лет радиационного воздействия в малых дозах [9]. В литературе нет единого взгляда на происхождение и сущность узелковых образований ("микроаденом") — гормонально активных опухолей надпочечников. Есть мнение, что такие добавочные узелки чаще всего подвержены процессам гиперплазии [14]. Реакции клеток добавочных надпочечников, выявляющие кетостероиды, карбоксильные группы белков, тирозин, триптофан, гистидин, дисульфидные и сульфгидрильные группы, — те же самые, что и в клетках соответствующих зон коры основного надпочечника, однако процессы секреции в нем видоизмененные [15].

Узелковую гиперплазию принято расценивать как морфологическую адаптацию, направленную на усиление функции коры надпочечников [1, 8]. Существует точка зрения, что образование аденом — это проявление компенсаторно-гиперпластической реакции адренкортикальной ткани в ответ на длительный дефицит в крови глюкокортикоидов [6]. Анализ полученных нами результатов по морфофункциональной активности надпочечников у полевок, обитающих на участках с повышенным содержанием радионуклидов, и научных данных позволяет прийти к выводу, что узелковая гиперплазия надпочечников с образованием в капсуле или снаружи от нее "аденом" чаще всего находится в непосред-

редственной связи с продолжительным функциональным напряжением секреторных клеток коркового вещества. Это обстоятельство позволяет рассматривать развитие аденоматозной гиперплазии в надпочечнике полевок в качестве компенсаторной реакции органа на неблагоприятные воздействия. В этом явлении мы склонны видеть одну из форм ответной реакции надпочечника, обусловленную разными способами стимуляции, включая и хроническое радиационное воздействие в малых дозах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Войткевич А.А., Полуэктов А.И. Регенерация надпочечной железы. - М.: Медицина, 1970. - 200 с.
2. Ермакова О.В. Изменение некоторых демографических и морфофизиологических показателей у полевок-экономок в зависимости от стадий популяционного цикла и радиационной обстановки // Радиэкология биогеоценозов с повышенным фоном естественной радиоактивности. - Сыктывкар, 1987. - С.19-26. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 81).
3. Ермакова О.В. Морфофункциональные изменения щитовидной железы и коры надпочечника у полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности: Автореф. дис.... канд. биол. наук. - Киев, 1991. - 26 с.
4. Ермакова О.В., Батура Л.В. Структурные особенности состояния ткани надпочечников у полевок-экономок в условиях повышенного радиационного фона // Экологические последствия радиоактивного загрязнения среды. - Сыктывкар, 1991. - С.47-57. (Тр. Коми научного центра УрО АН СССР, № 120).
5. Кандрор В.И. Гипофиз и надпочечники при радиационных напряжениях организма. - М.: Медицина, 1965.
6. Медведев Н.Ю. Изменения надпочечников при синдроме внезапной смерти у детей // Архив патологии. - Т.67. - № 4. - 1985. - С.42-47.
7. Надпочечная железа (экспериментально-морфологическое исследование) / Д.Х.Хамидов, А.А.Войткевич, К.А.Зуфоров, Г.А.Овчинникова. - Ташкент: АН УзССР, 1966. - 360 с.
8. Николаев О.В., Тараканов Е.И. Функциональная морфология надпочечников // Гормонально-активные опухоли коры надпочечников. - М., 1963. - С.5-23.

9. Соматические эффекты хронического гамма-облучения / Ю.Г.Григорьев, В.И.Попов, А.В.Шифиркин и др. - М.: Энергоатомиздат, 1986. - 196 с.

10. Строганова Е.В. Изменения в гипофизе и надпочечниках при экспериментальных аллергических артритах и применении АКТГ и кортизона // Тез. докл. научн. сессии по проблеме "Гипофиз" (физиология, патология, клиника). - М., 1957. - С.37-38.

11. Строганова Е.В. Процессы компенсации и регенерации коры надпочечника и влияние на них АКТГ, ДОКА и кортизона // Вопросы регенерации желез внутренней секреции. - М., 1961. - С.70-80.

12. Строганова Е.В., Носов А.К. Возрастные изменения структурных и восстановительных процессов в коре надпочечников человека // Матер. У1 научн. конф. по вопр. возраст. морфол. физиол. и биохимии. - М., 1963.

13. Тараканов Е.И. Нейросекреция в норме и патологии. - М., 1968.

14. Уильямс Е.Д. Гистологическая классификация опухолей эндокринной системы // Всемирная организация здравоохранения. - Женева, 1983.

15. Ферхмин А.А. К вопросу о гистогенезе коры надпочечников // Вопросы цитологии, гистологии и эмбриологии. - Рига, 1960.

16. Betz E.N. Contribution a l'etude du syndrom endocrinien provoqué par l'irradiation totale de l'organisme. Preface de R.Conrrier. - Paris: Masson et Cie, 1956.

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССОВ
ПЕРОКСИДНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ ПЕЧЕНИ
МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ
В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

А.Г. Кудяшева, Н.Г. Загорская, Л.Н. Шишкина

Тесно контактируя с почвой, мышевидные грызуны являются удобным объектом для организации радиоэкологического мониторинга. Однако в связи с широким спектром их природной радиочувствительности использование в целях мониторинга того или иного вида требует априорного знания его реакции на воздействие радиационного фактора.

Цель настоящей работы — изучение видовых особенностей процессов пероксидного окисления липидов (ПОЛ) печени отдельных представителей мышевидных грызунов, обитающих в районе радиоактивного загрязнения ЧАЭС.

Материал и методы исследований

Объектом исследований служили самцы и самки полевков-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.), рыжих полевков (*Clethrionomus glareolus*) и полевых мышей (*Apodemus agrarius*), отловленных в 1987 г. на одном из загрязненных участков (β -фон — 0,02 мР/ч) аварийной территории АЭС.

В биофизических анализах использовали более 300 животных, распределенных по трем возрастным группам: неполовозрелые сеголетки, половозрелые сеголетки и перезимовавшие особи. Анализ биофизических показателей проводили спустя 1–2 суток после отлова. Животных декапитировали в одно и то же время (9–11 час. утра). Состояние системы регуляции ПОЛ оценивали по уровню антиокислительной активности (АОА) липидов, составу фосфолипидов в печени животных по методам [2,5,13].

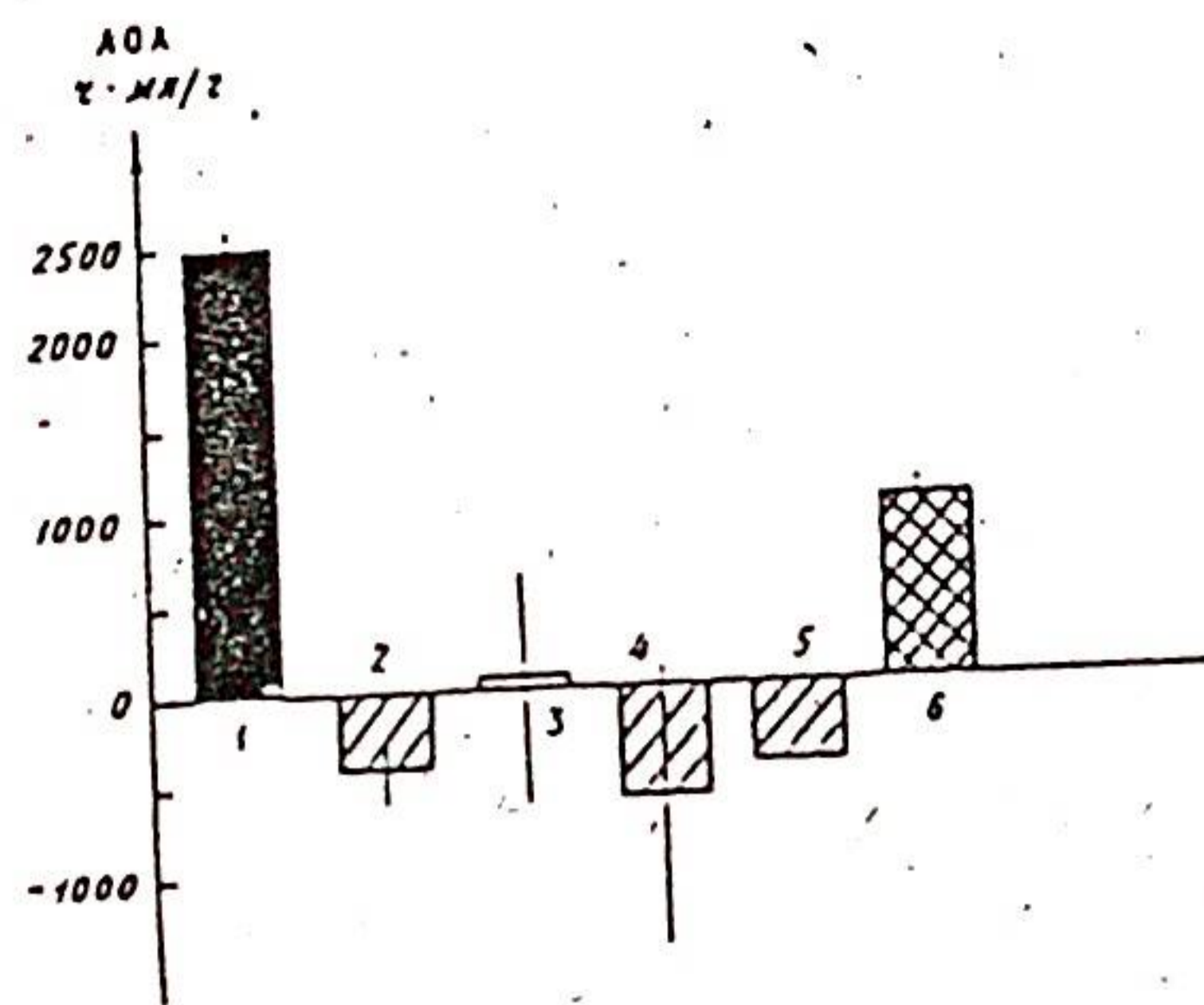


Рис. 1. Уровень антиокислительной активности липидов печени (ч·мл/г) у разных групп животных. 1 — половозрелые мыши ШК; 2 — неполовозрелые полевки-экономки; 3 — неполовозрелые полевые мыши; 4 — половозрелые полевки-экономки; 5 — перезимовавшие полевки-экономки; 6 — перезимовавшие рыжие полевки.

жание антиоксидантов найдено в печени половозрелых полевков-экономок, а самое высокое — у перезимовавших рыжих полевков. Значения АОА у полевков-экономок всех возрастных групп свидетельствуют о существенном обеднении липидов антиоксидантами. Следует отметить, что величина АОА липидов печени у рассматриваемых групп грызунов из зоны аварии оказалась значительно ниже соответствующих значений как у интактных лабораторных мышей (рис. 1), так и у интактных рыжих полевков подмосковной популяции [8]. Нами ранее было показано, что у полевков-экономок из 30-километровой зоны ЧАЭС в первый год после аварии наблюдалось значительное снижение АОА липидов не только печени, но также и липидов головного мозга и селезенки [6]. То же падение уровня антиоксидантов отмечено и в экспериментах с лабораторными животными, подвергающимися облучению в

Результаты
и
обсуждение

На рис. 1 представлено содержание АОА липидов печени у разных видов грызунов из аварийной зоны. Для сравнения даны эти показатели у интактных лабораторных мышей ШК (черный столбик). По уровню АОА липидов печени исследуемые группы мышевидных грызунов можно расположить в следующий возрастующий ряд: половозрелые полевки-экономки < неполовозрелые полевки-экономки < перезимовавшие полевки-экономки < неполовозрелые полевые мыши < перезимовавшие рыжие полевки. Из этих данных следует, что самое низкое содер-

летальных и сублетальных дозах [1,5], то есть существует четкая закономерность снижения АОА липидов во всех органах животных (костный мозг [5], селезенка, почки [3,4], печень [3,4,8]) по мере возрастания тяжести лучевого поражения.

Известно, что изменения АОА при развитии лучевого поражения определенным образом связаны с такими общими характеристиками лучевой болезни, как показатель ЛД_{50/30}, а также состоянием лейкопоза [5]. В нашем случае прослеживается подобная связь: наиболее низкие показатели АОА липидов печени у полевок-экономки характеризуются одновременно самыми низкими величинами ЛД_{50/30} [10]. Напротив, у рыжей полевки, отличающейся более высокими показателями ЛД_{50/30} [7,9], уровень АОА оказался значительно выше. Одновременно у полевок-экономок при обследовании белой крови были отмечены наиболее выраженные признаки лучевого заболевания: сильное угнетение миелопоэза, снижение количества лейкоцитов, нарушение процессов созревания клеток, развитие лейко- и эритропений [11].

Таким образом, совокупность наших и литературных данных свидетельствует о существовании закономерной связи между радиорезистентностью животных и характером изменения АОА.

Установлено, что изменения скорости окислительных превращений в липидах происходят одновременно (или взаимосвязанно) с изменением их состава [5]. Как показали наши результаты, наблюдаемые сдвиги в уровне АОА липидов коррелировали с изменениями в составе фосфолипидов печени этих же животных. Так, у диких грызунов из зоны аварии на фоне снижения АОА липидов обнаружено повышение содержания лизофосфатидилхолина (ЛФХ) (рис.2А). Если в норме у лабораторных интактных мышей и полевок-экономок из "чистой зоны" содержание его находится в пределах 2-3%, то у всех остальных проанализированных грызунов оно составляет 18-38%. Лизофосфатидилхолина в фосфолипидах печени у разных возрастных групп полевок-экономок в 5-22,5 раза, у полевых мышей в 7-17 раз, у рыжих полевок в 18 раз больше, чем в фосфолипидах интактных лабораторных мышей. Неполовозрелые полевки-экономки среди всех рассматриваемых видов грызунов имели самое высокое содержание этой фрак-

ции (до 38,3%). Ранее было установлено увеличение количества лизоформ фосфолипидов при остром облучении лабораторных животных [1,12]. Однако это возрастание не достигало столь высокого уровня, какой был обнаружен у грызунов, обитающих на загрязненном участке.

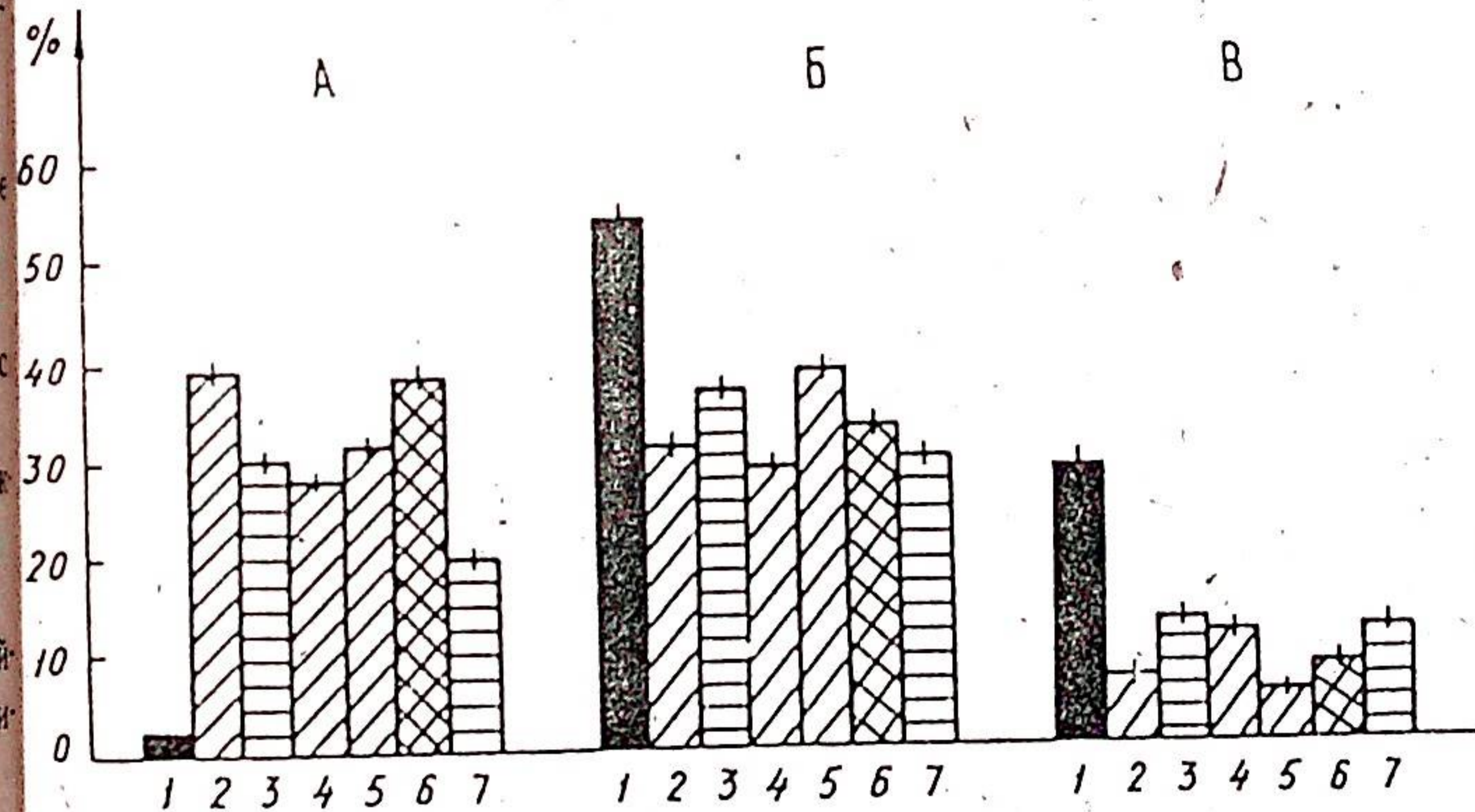


Рис.2. Относительное содержание основных фракций фосфолипидов в печени лабораторных животных и разных групп грызунов (%): А - лизофосфатидилхолин; Б - фосфатидилхолин; В - фосфатидилэтаноламин. Условные обозначения те же, что на рис.1. Дополнение к усл. обозначениям: 7 - перезимовавшие рыжие полевки.

У других фракций из состава фосфолипидов - фосфатидилхолина (ФХ) и фосфатидилэтанолamina (ФЭ), которые относятся к основным, напротив, наблюдалось падение их относительного содержания (рис.2Б,В). Во всех возрастных группах полевок-экономок из зоны радиоактивного загрязнения обнаружено достоверное снижение этих фракций не только по отношению к показателям интактных лабораторных мышей и контрольных полевок-экономок, но и по отношению к таковым у рыжих полевок ($P \leq 0,1$) и полевых мышей ($P \leq 0,001$). Самое низкое содержание ФХ в фосфолипидах печени найдено у половозрелых ($27,8\% \pm 1,24$) и неполовозрелых полевок-экономок ($30,11\% \pm 1,82$),

против $53,2\% \pm 0,99$ у лабораторных мышей. Следует отметить, что у перезимовавших и неполовозрелых полевок-экономок содержание более легкоокисляемой фракции фосфолипидов - ФЭ - упало соответственно до $4,5\% \pm 1,65$ и $6,4\% \pm 1,25$ (рис. 2В) и было самым низким среди всех рассматриваемых групп зверьков. Наряду со снижением вышеназванных фосфолипидов (рис. 2Б, В) похожее явление отмечено и для других легкоокисляемых фракций, таких как фосфатидилинозит и фосфатидилсерин (на рис. 2 не обозначены). Его можно наблюдать у всех видов грызунов особенно у перезимовавших полевок-экономок. Вновь следует отметить, что в экспериментах по облучению лабораторных животных прослежено параллельное снижение уровня АОА липидов, а также легкоокисляемых фракций [5].

Кроме изменения содержания отдельных фракций в составе фосфолипидов печени, у животных из зоны аварии наблюдались также изменения суммарных показателей липидного обмена (рис. 3). Наши данные и в этом случае подтверждают выводы других авторов о сопряженном падении уровня АОА и количества фосфолипидов в составе общих липидов в условиях облучения (рис. 3А). В ходе анализа установлено, что для всех видов исследуемых грызунов характерно существенно более низкое (в 2-10 раз) содержание фосфолипидов в составе общих липидов по сравнению с интактными животными. Это особенно проявляется у рыжих полевок и полевок-экономок. На рис. 3Б далее видно, что самое высокое значение отношения ФХ/ФЭ наблюдается у перезимовавших полевок-экономок (в 5 раз выше, чем у интактных лабораторных мышей и в 2,2 раз выше, чем у перезимовавших рыжих полевок). Это явление можно объяснить резким падением относительного содержания ФЭ в составе липидов, на что было указано ранее (рис. 2В). Наконец, одновременно найдено падение такого суммарного показателя, как отношение сумм легкоокисляемых к трудноокисляемым фосфолипидам ($\sum \text{ЛОФЛ} / \sum \text{ТОФЛ}$) печени исследуемых грызунов (рис. 3В). По-прежнему самым низким показатель обнаружен у перезимовавших полевок-экономок: в среднем в 3 раза ниже, чем у интактных лабораторных мышей и полевок-экономок из "чистой зоны".

Приведенные данные по составу фосфолипидов печени животных, обитающих на обследованном нами участке в зоне аварии, дополняют отмеченные выше факты значительного отклонения показателей АОА липидов у полевок-экономок, выделяя их как наиболее чувствительный вид мышевидных грызунов. Этот вывод подтверждается также проведенными нами исследованиями процессов дегидрирования у этих же животных [6].

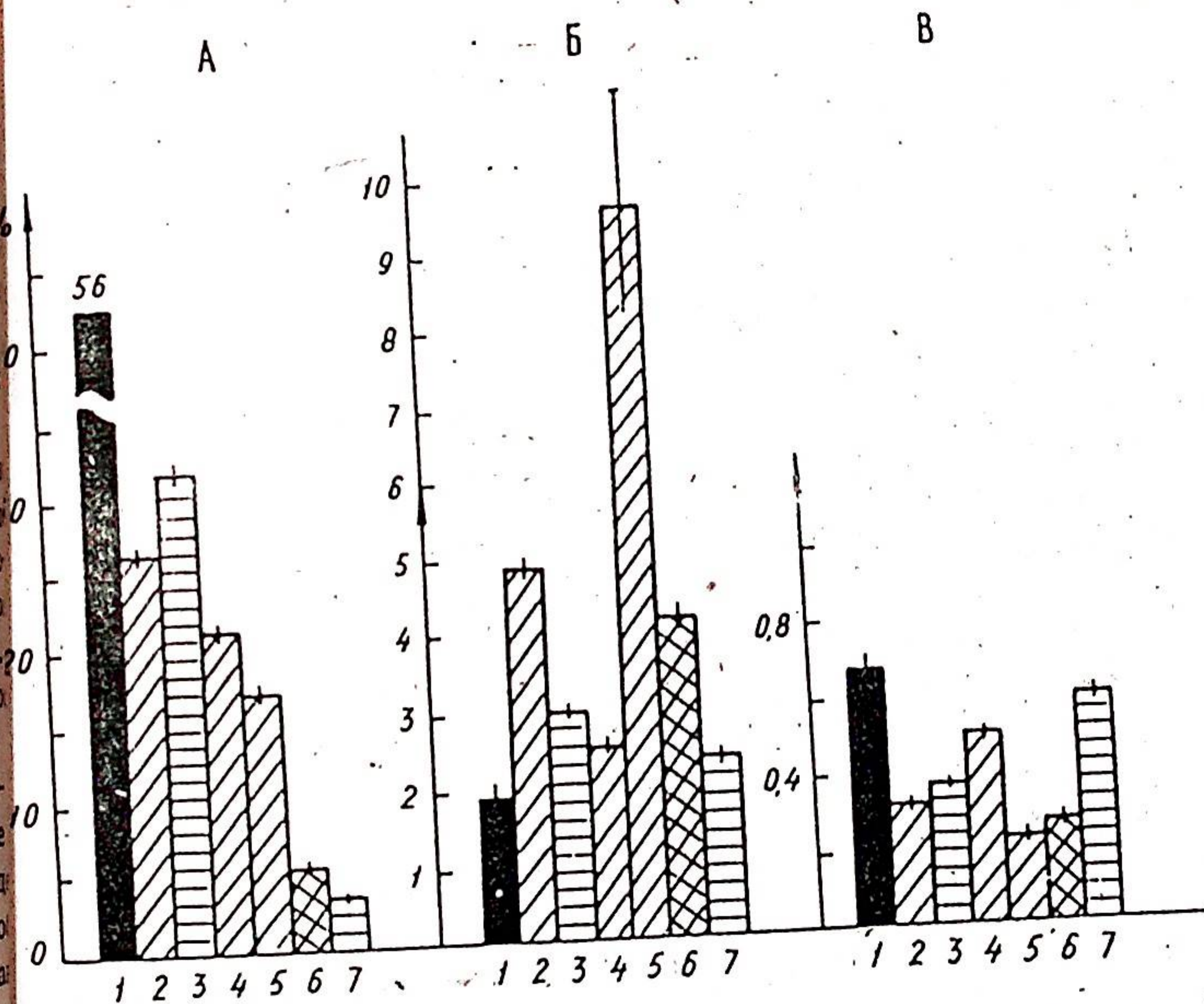


Рис. 3. Суммарные показатели состава фосфолипидов в печени лабораторных животных и разных групп грызунов: А - % фосфолипидов в составе общих липидов; Б - отношение количества фосфатидилхолина к фосфатидилэтанолмину; В - отношение сумм легкоокисляемых к трудноокисляемым фосфолипидам. Усл. обозн. те же, что на рис. 1 и 2.

ного отклонения показателей АОА липидов у полевок-экономок, выделяя их как наиболее чувствительный вид мышевидных грызунов. Этот вывод подтверждается также проведенными нами исследованиями процессов дегидрирования у этих же животных [6].

ЛИТЕРАТУРА

1. Архипова Г.В., Шишкина Л.Н. Изменение антиокислительных свойств и состава липидов мембран при облучении // Информ. бюлл. Науч. сов. АН СССР по радиобиологии. - 1975. - № 18. - С. 125-128.
2. Биологические мембраны. Методы. - М.: Мир, 1990. - 424 с.

3. Бурлакова Е.Б., Дзюба Н.М. Биофизика, 196 Т. II, № 1. - С.54.
4. Бурлакова Е.Б., Дзюба Н.М., Пальмина Н.П. Свободнорадикальные процессы в биологических системах. М.: Наука, 1966. - С.202.
5. Бурлакова Е.Б.; Алесенко А.В., Молочкина Е.М. Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте. - М.: Наука, 1975. - 214 с.
6. Влияние техногенного загрязнения на регуляторные системы клетки / А.Г.Кудяшева, Л.Н.Шишкина, Н.Г.Загорская и др. - Сыктывкар, 1990. - 40 с. (Сер. препринтов "Науч.доклады" / Коми науч. центр УрО АН СССР; Вып. 248).
7. Граевская Б.М. Некоторые итоги изучения радиочувствительности млекопитающих // Радиобиология, 1971 Т. XII., № 3. - С.232-235.
8. Иваненко Г.Ф. Роль антиокислительной активности липидов и эндогенных тиолов в обеспечении радиорезистентности организма: Автореф. дисс. - М., 1985.
9. Радиочувствительность рыжих полевок, обитающих в различных географических районах Европейской части СССР / А.И.Ильенко, Р.Б.Мажейките, Г.В.Нижник и др. Радиобиология, 1977. - Т.ХУИ, № 4. - С.545-546.
10. Маслова К.И. О радиочувствительности и радиорезистентности природных популяций мелких млекопитающих // Радиочувствительность растений и животных биогеоценозов с повышенным естественным фоном радиации. Сыктывкар, 1988. - С.5-15. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР, № 97).
11. Материй Л.Д. Цитоморфологические изменения в системе крови полевок-экономки из 30-километровой зоны аварии Чернобыльской АЭС // Экологические последствия радиоактивного загрязнения среды. - Сыктывкар, 1991. - С.37-46. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР, № 120).
12. Роль липидов митохондриальных мембран в радиационном нарушении транспорта ионов / Б.И.Медведев, Ю.В.Евтодиенко, Л.С.Ягужинский и др. // Информ. бюлл. Науч. сов. АН СССР по радиобиологии. - 1975. - № 18. - С. 93-98.
13. Skipsky V.P., Barclay M. // Methods Enzymol.: N.-J. Acad.Press, 1969. - V. XIY. - P.530-598.

ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
НА ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН В ПЕЧЕНИ
ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК

Н.Г.Загорская, А.Г.Кудяшева, Л.Н.Шишкина

В настоящее время установлено, что липиды являются не только энергетическими субстратами клетки. Например, фосфолипиды - одни из основных компонентов клеточных мембран. К изучению роли липидов в регуляции клеточного метаболизма в норме и при действии повреждающих факторов в последние 10-15 лет привлечено самое пристальное внимание исследователей. Установлено, что после действия ионизирующей радиации наблюдаются фазовые изменения практически всех исследованных биофизических и биохимических параметров, в частности и липидного обмена [4,6]. Масштаб изменения этих показателей при сублетальных и летальных дозах радиации, как правило, коррелирует с тяжестью лучевого поражения [4]. После аварии на Чернобыльской АЭС эти показатели липидного обмена стали активно использоваться в качестве биохимических индикаторов при оценке степени длительного воздействия радиации низкой интенсивности. В данной работе приведены материалы исследования липидного обмена в печени полевок-экономок из разных зон аварии на ЧАЭС. Выбор печени в качестве объекта исследования обусловлен рядом причин. Как известно, этот орган достаточно чувствителен к действию неблагоприятных факторов [3,10]. Это подтверждается и анализом процессов дегидрирования в печени полевок-экономок, отловленных в 30-километровой зоне ЧАЭС [5]. Кроме того, ранее была установлена высокая чувствительность параметров физико-химической системы регуляции окислительных реакций в липидах в условиях техногенного загрязнения, одним из важных звеньев которой

является состав фосфолипидов [5,11].

Материал и методы исследований

Полевых-экономок отлавливали в 30-километровой АЭС на трех участках с различным уровнем радиоактивного загрязнения: в августе 1987 г. на сильно загрязненном участке (№ 1) β -фон составлял 70-120, на среднезагрязненном (№ 4) колебался от 0,8 до 1,6 и на слабозагрязненном (№ 6) находился на уровне 0,02 мР/час. Подробная характеристика участков отлова и радиационной обстановки на них представлена ранее [8].

Исследовали животных трех возрастных групп: неполовозрелые сеголетки, половозрелые сеголетки и перезимовавшие животные, отлавливаемые в весенне-осенний период 1987, 1990, 1991 годов. Для биохимических анализов полевых декапитировали в утренние часы через 1-2 суток после отлова.

Разделение липидов печени на отдельные фракции проводили методом тонкослойной хроматографии [2] с последующим количественным определением отдельных фракций фосфолипидов по методу, приведенному в работе [9]. В качестве суммарных показателей липидного обмена брали такие, как доля фосфолипидов в составе общих липидов (% ФЛ), отношение сумм легкоокисляемых к трудноокисляемым фосфолипидов (Σ ЛОФЛ/ Σ ТОФЛ) и отношение фосфатидилхолина к фосфатидилэтаноламину (ФХ/ФЭ). Сумму ЛОФЛ составляют фракции фосфатидилинозита, фосфатидилсерина, фосфатидилэтаноламина, кардиолипина и фосфатидной кислоты, которые в своем составе, как правило, содержат больше ненасыщенных жирных кислот [7]. Сумма ТОФЛ включает фракции лизофосфатидилхолина, сфингомиелина, фосфатидилхолина, в составе которых обычно содержится больше насыщенных жирных кислот [7].

В качестве биологического контроля были взяты суммарные показатели состава фосфолипидов печени полевых-экономок, отловленных на участках с естественным уровнем радиоактивного излучения в Республике Коми и в районе г.Киева. Для сравнения приведены также соответствующие величины исследуемых показателей в печени лабораторных мышей [11].

Результаты и обсуждение

Прежде чем приступить к анализу суммарных показателей состава фосфолипидов у полевых-экономок из разных районов радиоактивного загрязнения, рассмотрим данные паразиты у животных, отловленных с участков с нормальным фоном. Из таблицы видно, что как у неполовозрелых, так и у половозрелых полевых, отловленных в районе Сыктывкара и г.Киева, доля фосфолипидов в составе общих липидов более 30%, отношение основных фракций фосфолипидов (ФХ/ФЭ) находится в пределах 1,4-2,3 относительных единиц, а Σ ЛОФЛ/ Σ ТОФЛ колеблется от 0,74 до 0,90. Найденные значения суммарных показателей липидного обмена у полевых-экономок с "чистых" территорий близки к таковым, полученным у лабораторных мышей SHK, используемых нами в качестве условного биологического контроля, или нормы.

Суммарные показатели состава фосфолипидов печени лабораторных мышей и полевых-экономок разных возрастных групп

Возраст животных	Район отлова	Пол	ФЛ, %	ФХ/ФЭ, отн.ед.	Σ ЛОФЛ/ Σ ТОФЛ, отн.ед.
Полевка-экономка					
неполовозрелые	Сыктывкар	самки	30,5±1,05*	2,28±0,05	0,74±0,02
половозрелые	Сыктывкар	самцы	40,4±1,43	2,02±0,04	0,83±0,04
половозрелые	Киев	самцы	51,3±1,90	1,39±0,20	0,90±0,04
Лабораторные мыши SHK					
половозрелые	Виварий	самцы	56,1±6,50	1,90±0,06	0,69±0,02
		самки			

* Среднее арифметическое с ошибкой среднего арифметического.

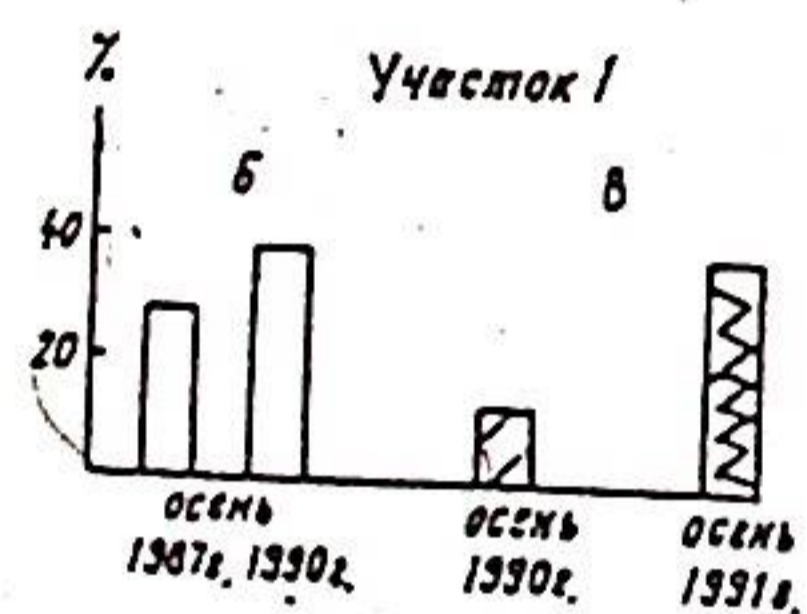
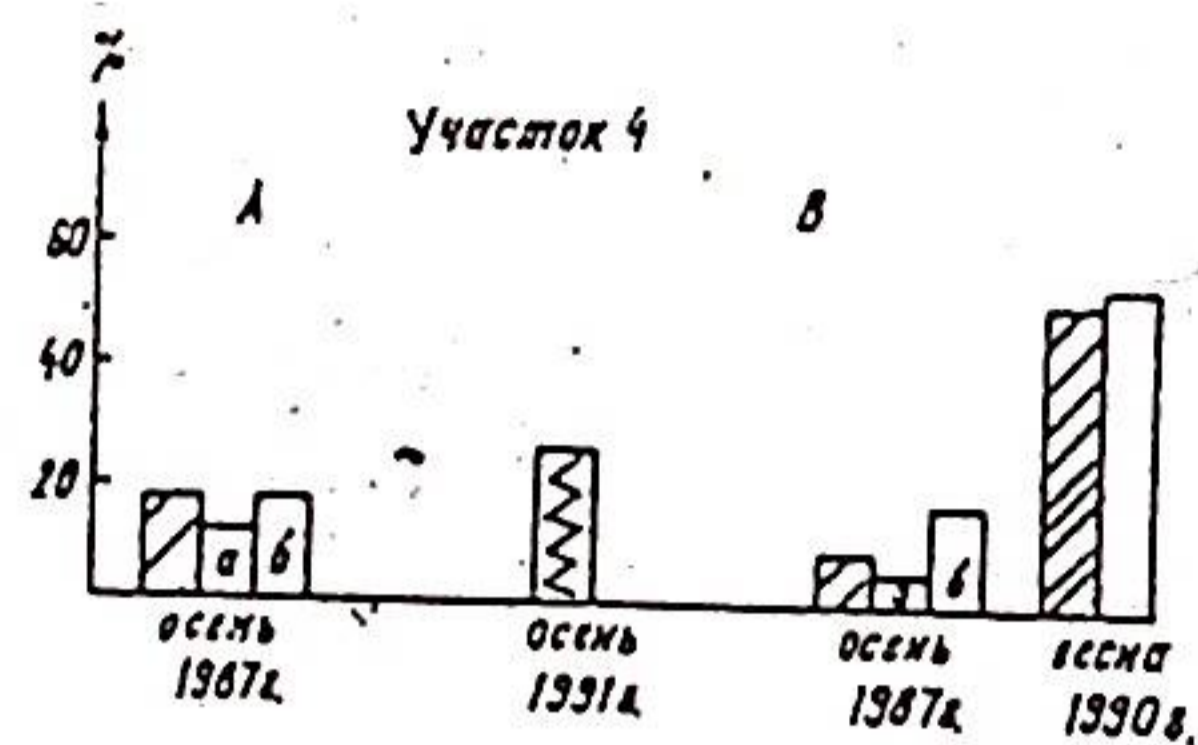
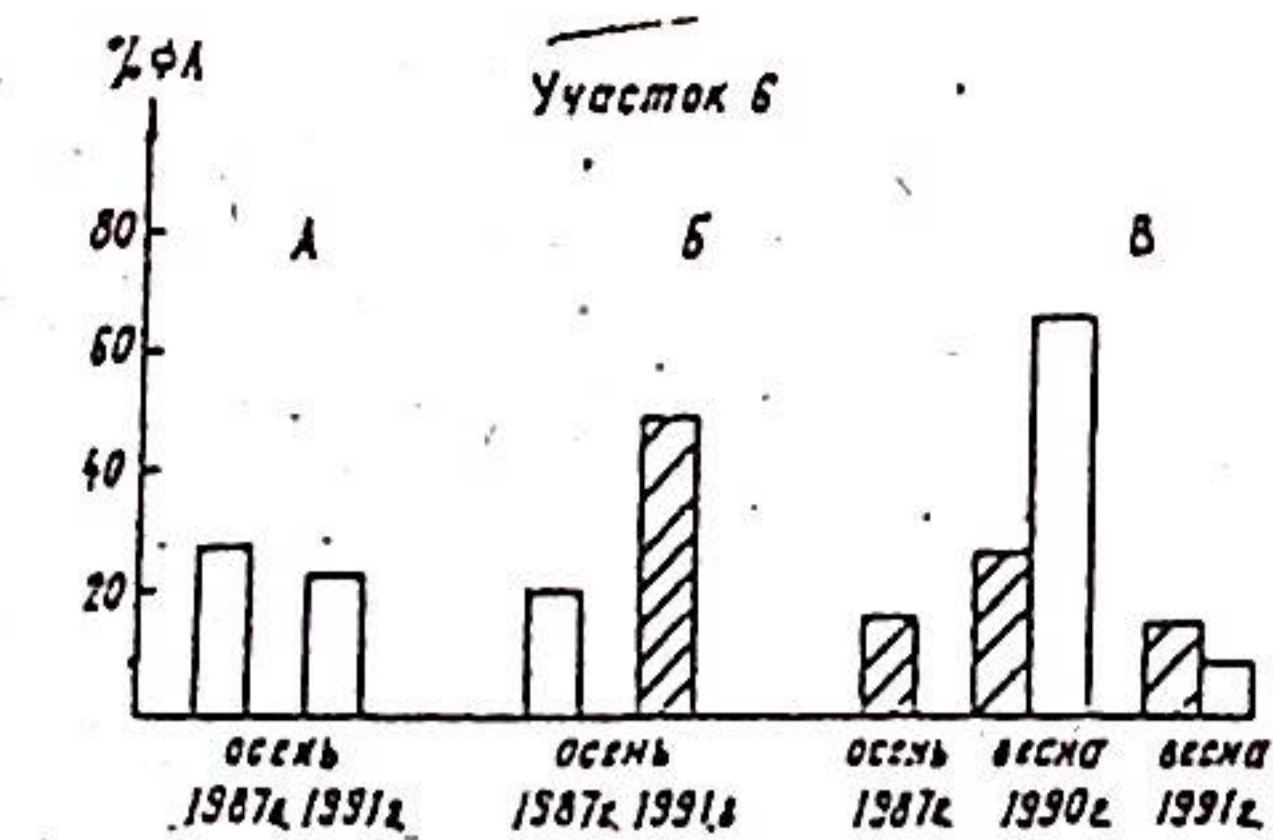


Рис. 1. Доля фосфолипидов (%) в составе общих липидов в печени полевок-экономок на участках с разным уровнем радиоактивного загрязнения. Обозначения: А - неполовозрелые се-голетки; Б - половозрелые-сеголетки, В - перезимовавшие животные; а и б - группа самок. - самцы, - самки, - объединенная группа полевок всех возрастов.

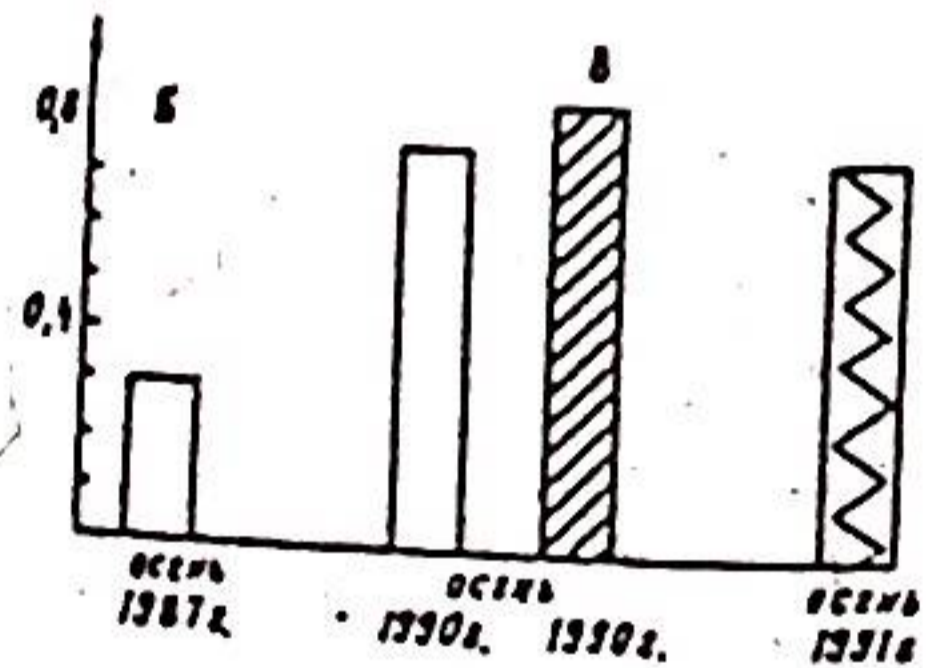
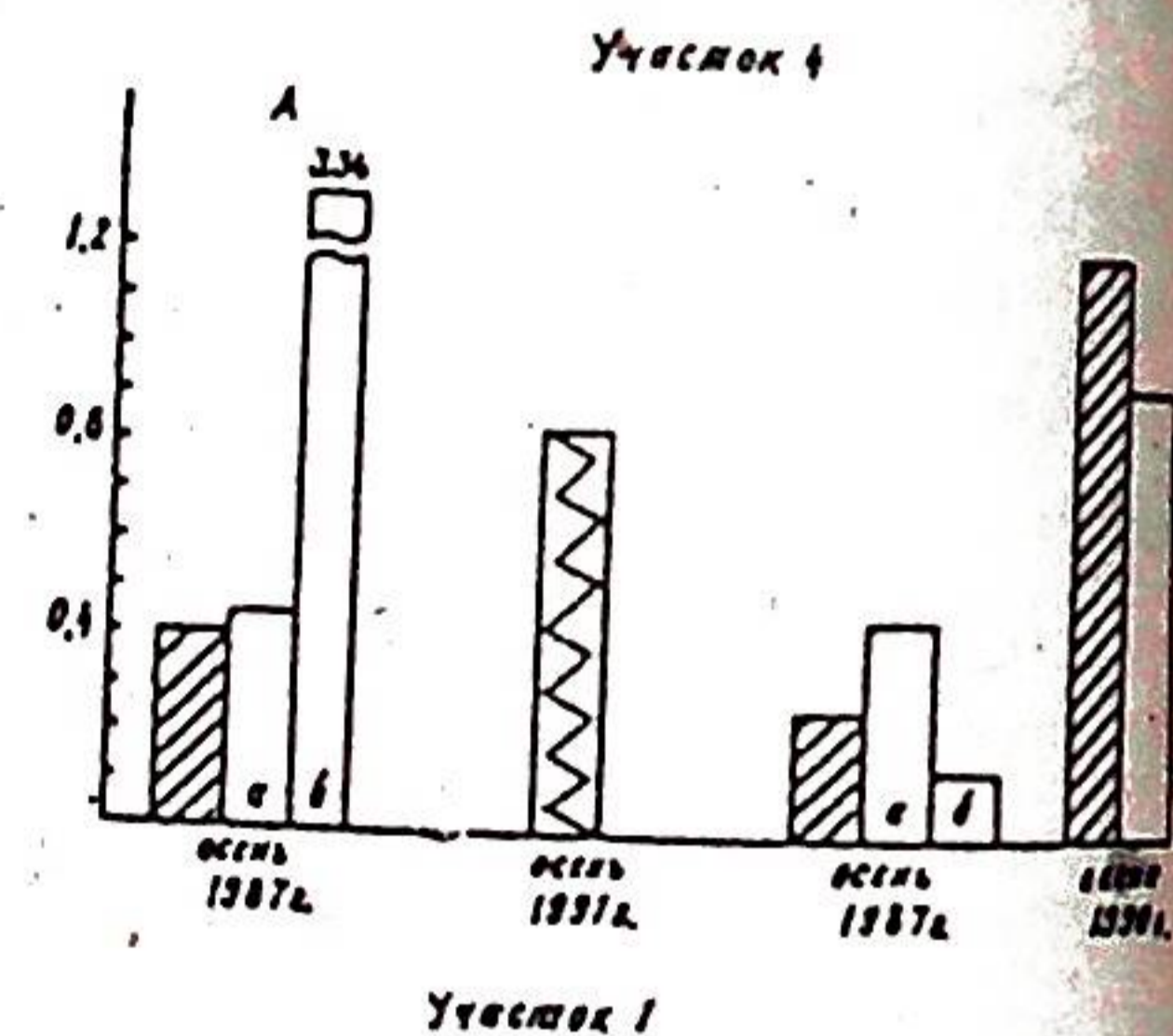
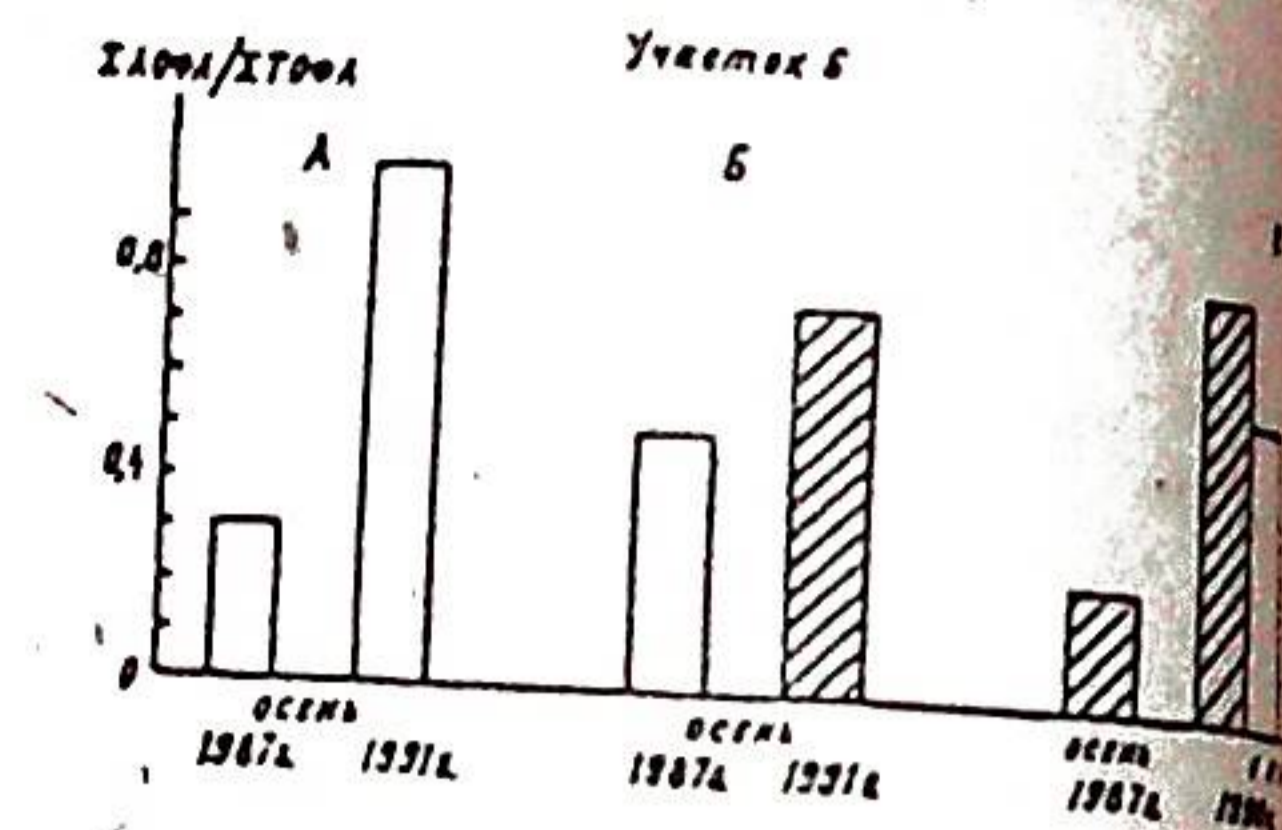


Рис. 2. Изменения показателя отношения ФХ/ФЭ (в носительных единицах) в печени полевок-экономок на аварийной зоне. Условные обозначения см. на рис. 1.

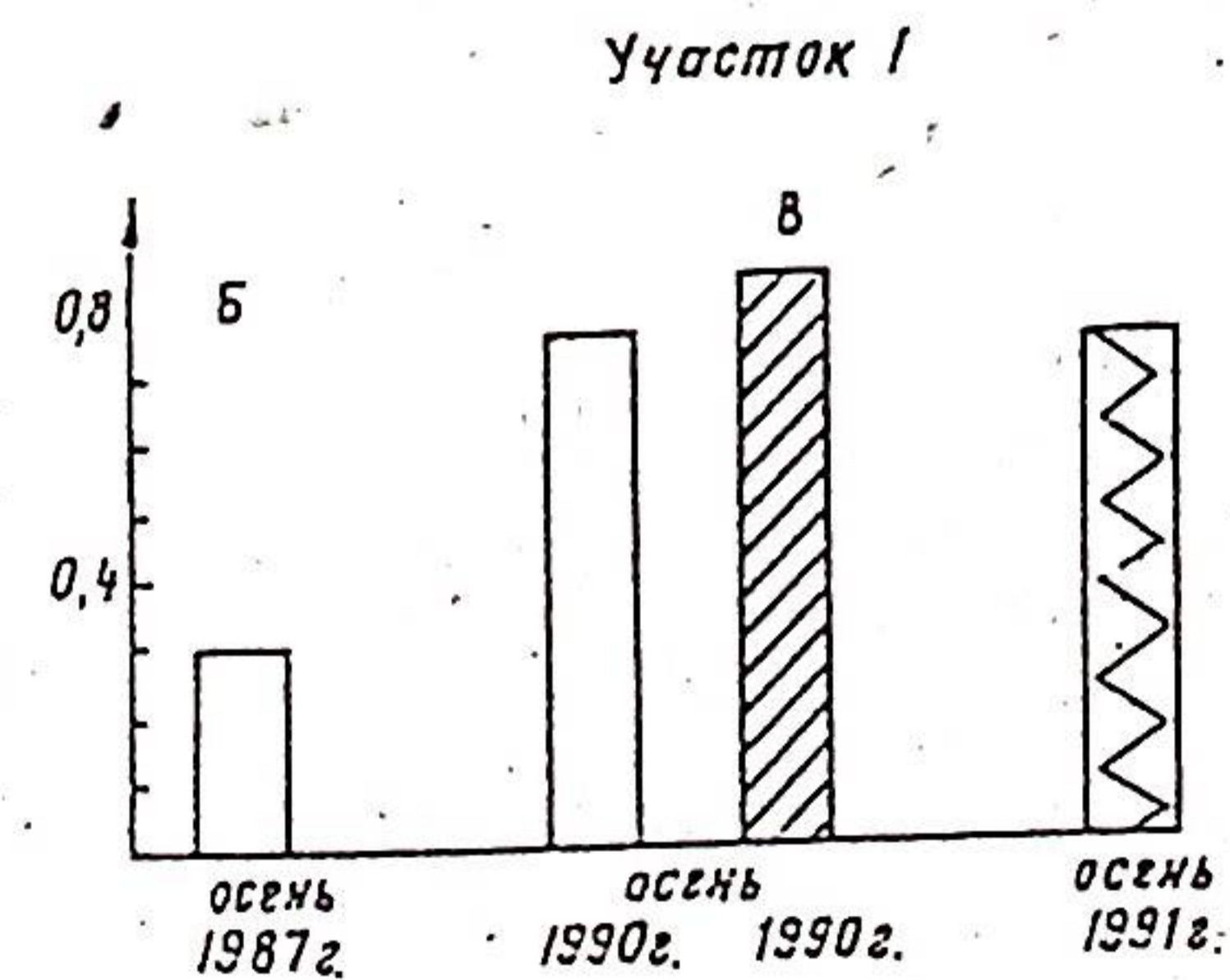
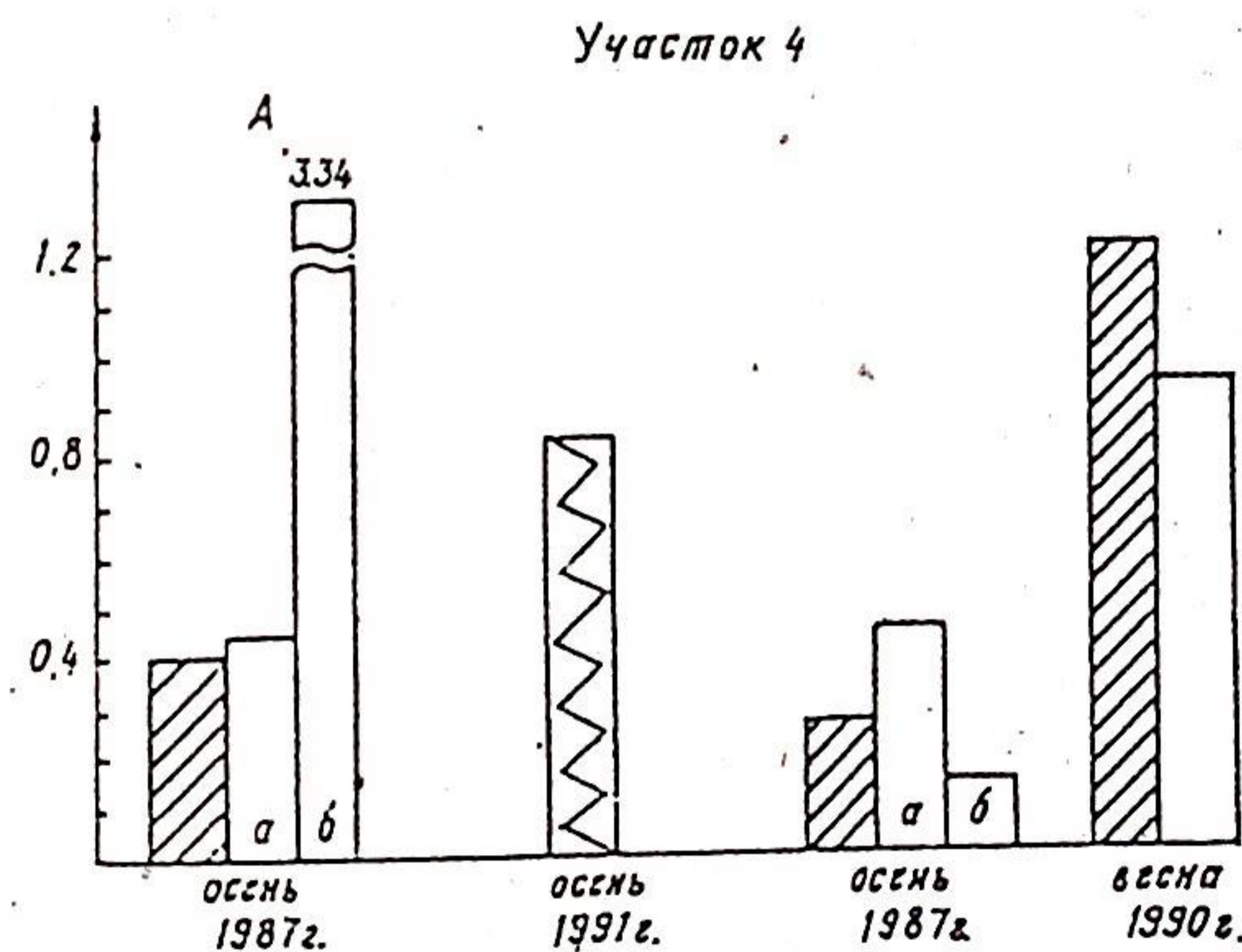
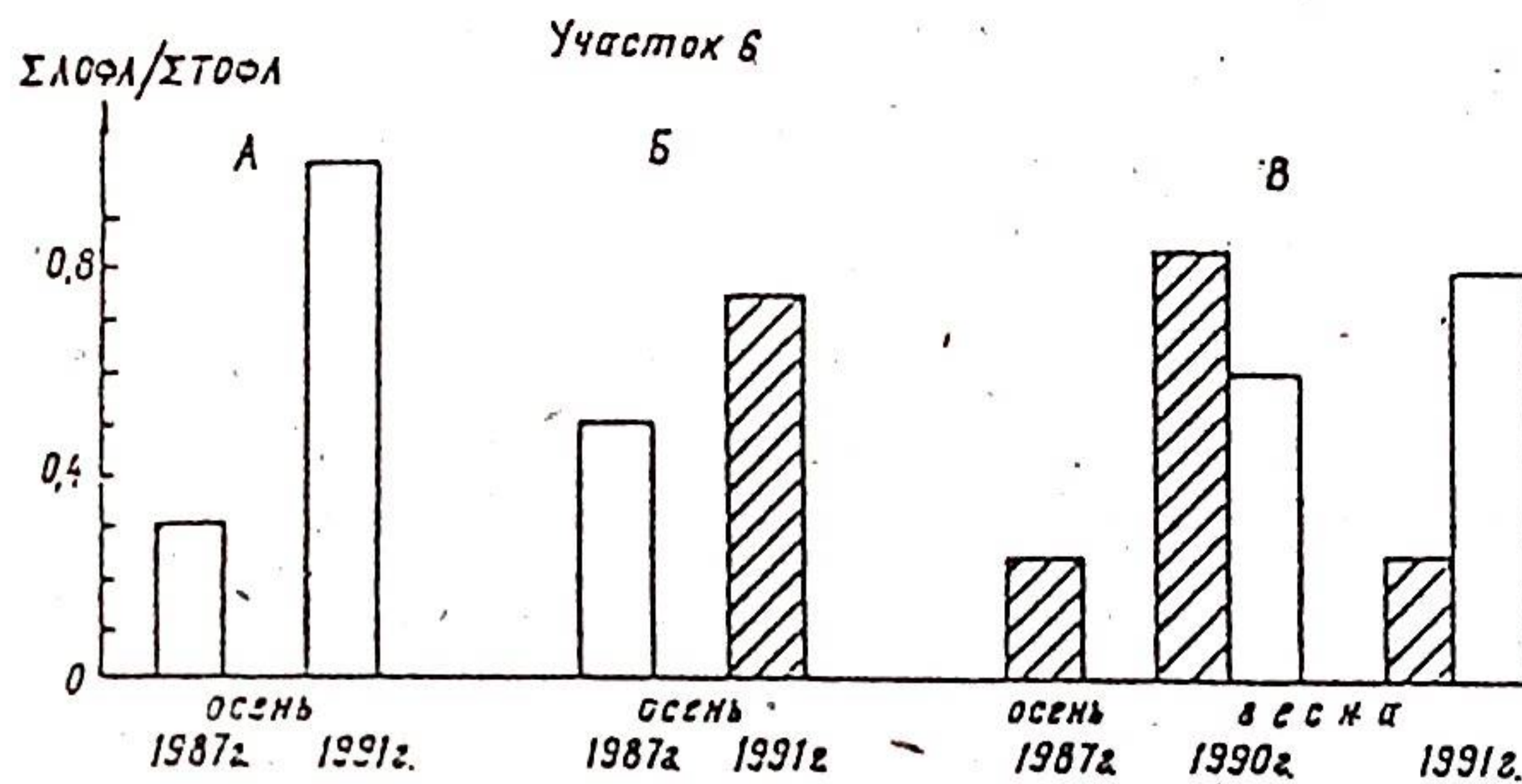


Рис. 3. Изменения показателя $\Sigma \text{ЛОФЛ} / \Sigma \text{ТОФЛ}$ в относительных единицах в печени полевок-экономок, обитающих на участках с разным уровнем радиоактивного загрязнения. Условные обозначения см. на рис. 1.

На рис. 1-3 представлены результаты анализа суммарных показателей состава фосфолипидов в печени полевок-экономок.

номок, отловленных в 30-километровой зоне ЧАЭС. В первый год анализа (осень 1987 г., рис.1) в печени полевок всех возрастных групп и со всех участков исследования, как правило, содержание фосфолипидов в составе общих липидов меньше 30%, что ниже указанной нормы. Наиболее сильное обеднение липидов фосфолипидами отмечено у полевок-экономок, отловленных на участке 4 (средний уровень радиоактивного загрязнения), где до фосфолипидов в составе общих липидов как у неполовозрелых, так и у перезимовавших зверьков обоего пола составляет 7-18%. Следует особо отметить гетерогенность популяции самок полевок-экономок. Если по количеству фосфолипидов в составе общих липидов вся проанализированная выборка неполовозрелых самцов и самок полевок различается незначительно, то перезимовавшие самки полевок по данному показателю как бы распадаются на две группы в соотношении 3:4 (рис.1, а-б).

В том же 1987 г. другой показатель липидного обмена - отношение ФХ/ФЭ - во всех исследуемых группах полевок, как правило, выше двух, что также отличает этих животных от контрольных (см.таблицу). Наиболее высокие значения этого параметра характерны для полевок-экономок участка 4. По-прежнему и по этому показателю самки участка 4 могут быть разделены на две неравнозначные группы (рис.2, а-б).

Отношение Σ ЛОФЛ/ Σ ТОФЛ, как и предыдущие рассматриваемые параметры липидного обмена, выявило также в 1987 г. более значительные отклонения от нормы (рис.3). В первый год после аварии этот показатель во всех проанализированных группах полевок-экономок из 30-километровой зоны меньше 0,4 относительных единиц, что в среднем в два раза ниже нормы (см.таблицу). Самые низкие показатели (меньше 0,2 относительных единиц) у перезимовавших самок участка 4. Но в этой же группе у неполовозрелых самок отмечены и самые высокие показатели, порой превышающие норму в 7 раз (рис.3, а-б).

Сопоставление суммарных показателей липидного обмена в печени полевок-экономок из зоны аварии спустя 4-5 лет с таковыми у полевок, отловленных на контрольных участках (см.таблицу), обнаруживает следующее. Количество фосфолипидов в составе общих липидов и соотношение сумм ЛОФЛ/ТОФЛ в печени половозрелых поле-

вок, отловленных на участках 1 и 6, наиболее близки к величинам, характерным для печени интактных грызунов (см.таблицу, рис.1 и 3). Одновременно первый показатель у неполовозрелых и перезимовавших зверьков с участков 1 и 6 находится, как и в 1987 г., на довольно низком уровне.

Рассматривая изменения отношения ФХ/ФЭ на 4-5-й год после аварии, можно отметить, что в большинстве случаев значения данного показателя оказываются близкими к норме, равной двум (см.таблицу). На фоне этой общей тенденции у групп перезимовавших полевок с сильно- и среднезагрязненных участков 1 и 4 данный показатель остается ниже нормы. Но, в отличие от 1987г., суммарные показатели липидного обмена у животных среднего участка 4 оказались наиболее близкими к норме. Напротив, у перезимовавших полевок с наиболее чистого участка 6 обнаружилось существенные отклонения от нормы по количеству фосфолипидов в составе общих липидов (рис.1), а у животных с сильнозагрязненного участка 1 - по показателям ФХ/ФЭ и Σ ЛОФЛ/ Σ ТОФЛ (рис.2,3).

На основании анализа показателей липидного обмена создается впечатление, что в первый год после аварии у животных, обитающих на всех трех участках, происходят определенные сдвиги в липидном обмене. Наиболее заметные из них отмечены в микропопуляциях животных, обитающих на участке со средним уровнем радиоактивного загрязнения. Спустя 4-5 лет после аварии происходит в целом как бы нормализация отдельных показателей липидного обмена, особенно у животных 4 участка. У полевок двух других участков эта нормализация проявляется не повсем суммарным показателям липидного обмена. Характерно, что отмеченная динамика показателей липидного обмена носила фазовые изменения, что было прослежено нами у тех же животных при изучении других биофизических параметров, например, антиокислительной активности липидов [8].

Сопоставление направленности изменений исследованных параметров в послеварийный период обнаруживает, что в большинстве случаев изменение отношения ФХ/ФЭ происходит антибатно с изменением соотношения сумм легко- и трудноокисляемых фосфолипидов. Это закономерно, поскольку

ЛИТЕРАТУРА

ку ФХ и ФЭ являются основными фракциями среди труднорастворимых и легкоокисляемых фосфолипидов соответственно. Однако у группы неполовозрелых самок участка 4 в 1987 г., в фосфолипидах печени которых обнаружены значительные изменения количества фосфатидной кислоты, найдены симбатные изменения этих показателей. Аналогичная направленность изменений данных параметров отмечена у перезимовавших самок участка 6, отловленных в 1990 и 1991 гг. У большинства проанализированных групп грызунов наблюдаются симбатные изменения количества фосфолипидов и соотношения сумм легко- и трудноокисляемых фосфолипидов. Однако снова в уже упоминавшейся группе неполовозрелых самок участка 4 и у перезимовавших самок участка 6 изменения этих показателей антибатные. Очевидно, именно у этих групп животных дисбаланс биохимических и регуляторных функций в печени наиболее выражен.

В целом необходимо отметить, что при одинаковой направленности изменений показателей липидного обмена печени у полевок-экономок одинаковых возрастных групп и пола за одни и те же временные сроки после аварийные значительные отклонения исследуемых параметров наблюдаются в первый год после аварии у полевок-экономок, отловленных на участке со средним уровнем радиоактивного загрязнения. Эти данные подтверждаются исследованиями, проведенными на полевках-экономках по другим тестам [1,5,11]. Анализ суммарных показателей содержания фосфолипидов печени полевок, отловленных на участках с разным уровнем техногенного загрязнения, показывает отсутствие монотонной зависимости исследуемых параметров от уровня радиоактивного загрязнения на участках отлова, что ранее было отмечено при анализе антиоксидантной активности липидов печени и активности ферментов дегидрирования [5]. Значительные колебания в содержании не только минорных фракций фосфолипидов, но и тех, которые являются основными в составе клеточных липидов, падение доли фосфолипидов в составе общих липидов свидетельствуют о протекании деструктивных изменений в печени, что подтверждается морфологическими исследованиями и изучением состояния энергетического обмена в этом органе [5,11].

1. Башлыкова Л.А. Частота микроядер в клетках костного мозга мышевидных грызунов в условиях радиоактивного загрязнения // Экологические последствия радиоактивного загрязнения среды.- Сыктывкар, 1991.- С.58-64. (Тр. Коми научного центра УрО АН СССР, № 120).
2. Биологические мембраны: методы исследования.- М.: Мир, 1990.- 424 с.
3. Блюгер А.Ф., Новицкий И.Н. Практическая гепатология.- Рига: Звайгзне, 1984.- 404 с.
4. Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте / Е.Б.Бурлакова, А.В.Алесенко, Е.М.Молочкина и др.- М.: Наука, 1975.- 214 с.
5. Влияние техногенного загрязнения на регуляторные системы клетки / А.Г.Кудяшева, Л.Н.Шишкина, Н.Г.Загорская и др.- Сыктывкар, 1990.- 40 с. (Сер.препринтов "Науч.доклады" / Коми науч. центр УрО АН СССР; Вып. 248).
6. Коломийцева И.К. Радиационная биохимия мембранных липидов.- М.: Наука, 1989.- 182 с.
7. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран.- Л.: Наука, 1981.- 340 с.
8. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г. Динамика изменений антиоксидантной активности липидов печени полевки-экономки в зоне аварии на ЧАЭС// Радиоэкологические исследования в 30-километровой зоне аварии на Чернобыльской АЭС.- Сыктывкар, 1992. (Тр. Коми науч.центра УрО РАН, № 127).
9. Молочкина Е.М. Определение эффективности антиоксидантов по их влиянию на реакцию окисления ненасыщенных липидов, катализуемых темсодержащими соединениями // Исследование синтетических и природных антиоксидантов in vitro и in vivo: Сб. науч. ст.- М.: Наука, 1992.- С.62-64.
10. Москалев Ю.И. Радиобиология инкорпорированных радионуклидов.- М.: Энергоатомиздат, 1989.- 264 с.
11. Структурно-функциональные нарушения в печени диких грызунов из районов аварии на Чернобыльской АЭС// Л.Н.Шишкина, Л.Д.Материй, А.Г.Кудяшева и др.// Радиобиология, 1992.- Т.32, вып.1.- С.19-29.

О ВОЗМОЖНОСТИ АДАПТАЦИИ ЖИВОТНЫХ К ХРОНИЧЕСКОМУ РАДИАЦИОННОМУ ОБЛУЧЕНИЮ

Б.В.Теслов, Л.Н.Баранова

Длительные наблюдения за природными популяциями мышевидных грызунов, обитающих на участках, загрязненных естественными и искусственными радионуклидами, выявили возможность успешного обитания и размножения этих животных в условиях широкого диапазона доз облучения. Так, по нашим данным, хроническое радиационное воздействие, при котором зверьки получали от 0,2 до 150 рад за месяц, не оказало существенного влияния на размножение, смертность, популяционную структуру и не привело к видимым морфологическим изменениям. Однако проведенные в этих условиях исследования на тканевом, клеточном и биохимическом уровнях показали наличие серьезных функциональных отклонений [7,12], которые трактовались авторами как различные этапы патологических повреждений. Не подвергая сомнению наличие функциональных изменений, мы предполагаем, что часть из них, скорее всего, носит адаптивный характер. Целью настоящего исследования является рассмотрение путей адаптации организмов теплокровных животных, обитающих в условиях радиационного загрязнения.

Материал и методика

Исследования проводили на беспородных белых мышках гибридах (СВА х С57В1) F₁, полученных из питомника Рапполово (Санкт-Петербург). Облучение животных осуществляли на установке ИГУР-1, оборудованной 4 источниками ¹³⁷Cs, выдвигающимися в рабочее положение автоматически, что позволяло варьировать мощность дозы облучения. Потребление кислорода определяли респирационным

методом при помещении животных в изолированный объем с поглотителем углекислого газа [5]. Ректальную температуру измеряли резистерным термометром. Теплоотдачу животных определяли калориметрическим методом, регистрируя величину нагрева среды, в которую помещались животные.

Изменение теплопродукции животных при облучении

По литературным данным, гамма-облучение животных (мышей, крыс, кошек, кроликов, обезьян) и человека способно повышать температуру организма [15,16]. При этом величина повышения температуры зависит от интенсивности и характера облучения. Острое облучение в диапазоне 1-15 Гр индуцирует в организме гипертермию, при которой ректальная температура может повышаться на 0,9°C, а облучение в дозе более 20 Гр создает гипертермию [16]. Гипертермия была зарегистрирована также при введении радона: термодатчики, вживленные в почки, печень и селезенку, фиксировали увеличение температуры на 0,8-3,5°C в зависимости от введенной концентрации [9]. Такое существенное увеличение теплопродукции предполагало усиление метаболизма, что подтверждалось увеличением продуктов белкового обмена.

Наши измерения интегрального потребления кислорода лабораторных мышей при облучении в дозах 400, 40, 4, 0,04, 0,004 рада (соответственно при мощности доз 30 и 20 рад/мин, 480 и 48 мрад/ч) выявили примерно однотипную картину (рис.1). Повышение потребления кислорода наблюдали сразу после включения источника облучения, затем оно достигало максимального значения и снижалось до величин ниже исходного уровня. При этом не было отмечено существенных различий в реакции организма в зависимости от величины и мощности дозы, а также от времени облучения. На основании полученных данных можно предположить, что повышение потребления кислорода при облучении связано с неспецифической реакцией организма на изменение окружающих условий (по Зотину - индуцибельно-импульсная реакция [2], которая схожа с реакцией организма на изменение температуры, давления и содержания кислорода в среде).

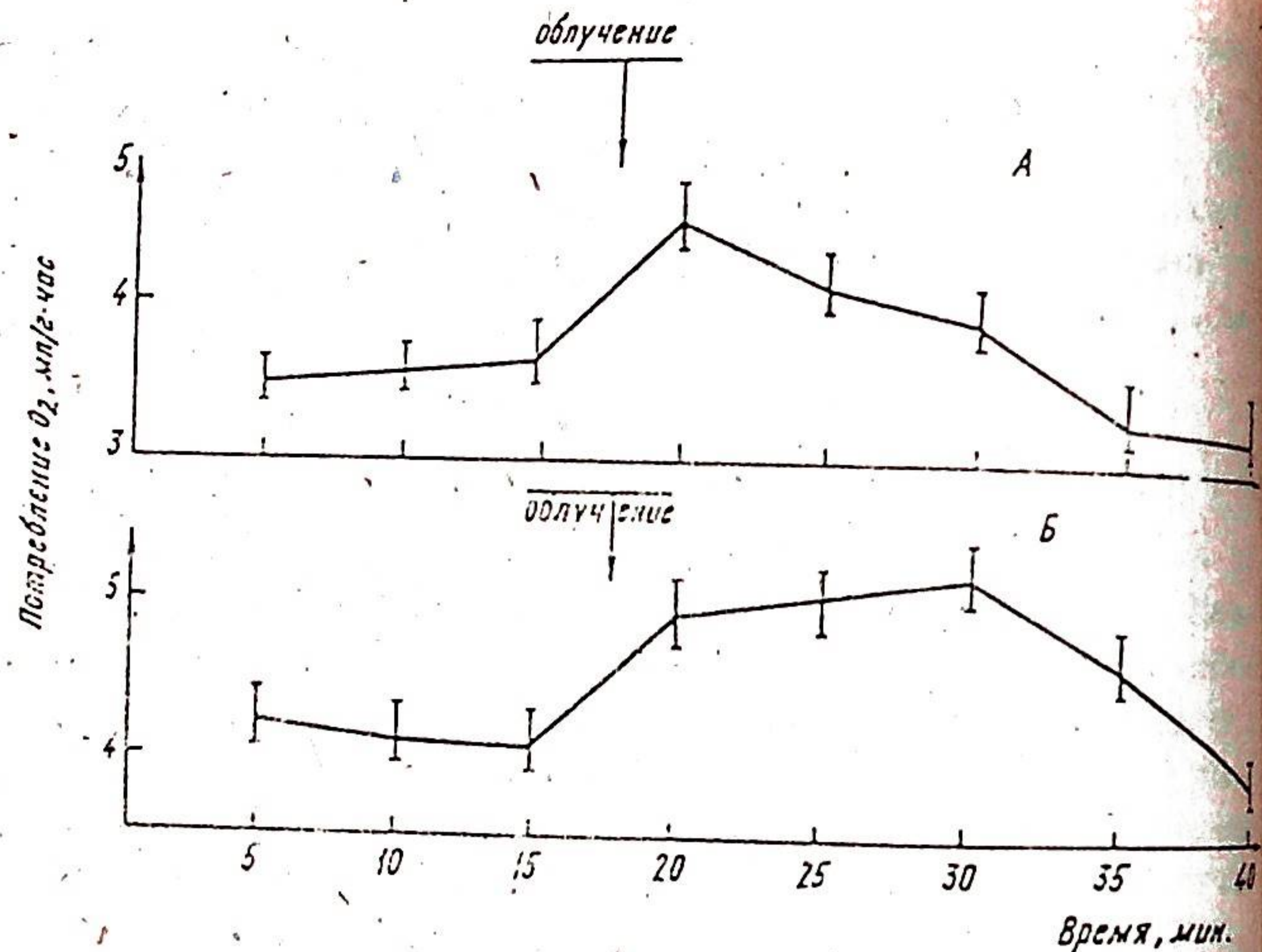


Рис. 1. Изменения потребления кислорода после облучения дозами: А - 0,04; Б - 0,004 рад.

Фракционное облучение, представляющее ряд последовательных 20-минутных облучений при дозе 48 мрад/ч с 80-минутным интервалом, между фракциями, вызывало повторение картины однократного облучения. На основании этого можно было ожидать, что непрерывное облучение будет вызывать снижение уровня метаболизма облучаемого организма. Проведенные эксперименты показали, что повышение уровня метаболизма наблюдается при включении источника облучения и продолжается 15-20 мин, после чего происходит его снижение. Замеры, проведенные через три суток после начала непрерывного облучения при мощности дозы 300 мрад/ч, показали достоверное снижение потребления кислорода облучаемыми животными по сравнению с контролем.

Параллельное измерение температуры показало, что индуцибельно-импульсной реакции одновременно с повышением потребления кислорода происходит увеличение ректальной температуры, которое, в отличие от динамики газообмена, удерживается в течение нескольких часов. Фракционное облучение мышей дозой 100-150 мрад/ч при

водило к повышению температуры при каждой фракции облучения, но величина подъема температуры в этом случае не превышала 1°C (рис. 2). После первых фракций облучения снижение температуры до исходного уровня протекало в течение трех часов, а далее ее спад происходил значительно быстрее. Экстраполяция полученных результатов к ситуации более частого функционирования, а затем и непрерывного облучения позволяет предположить возможность увеличения ректальной температуры при непрерывном облучении (хотя бы на первых порах).

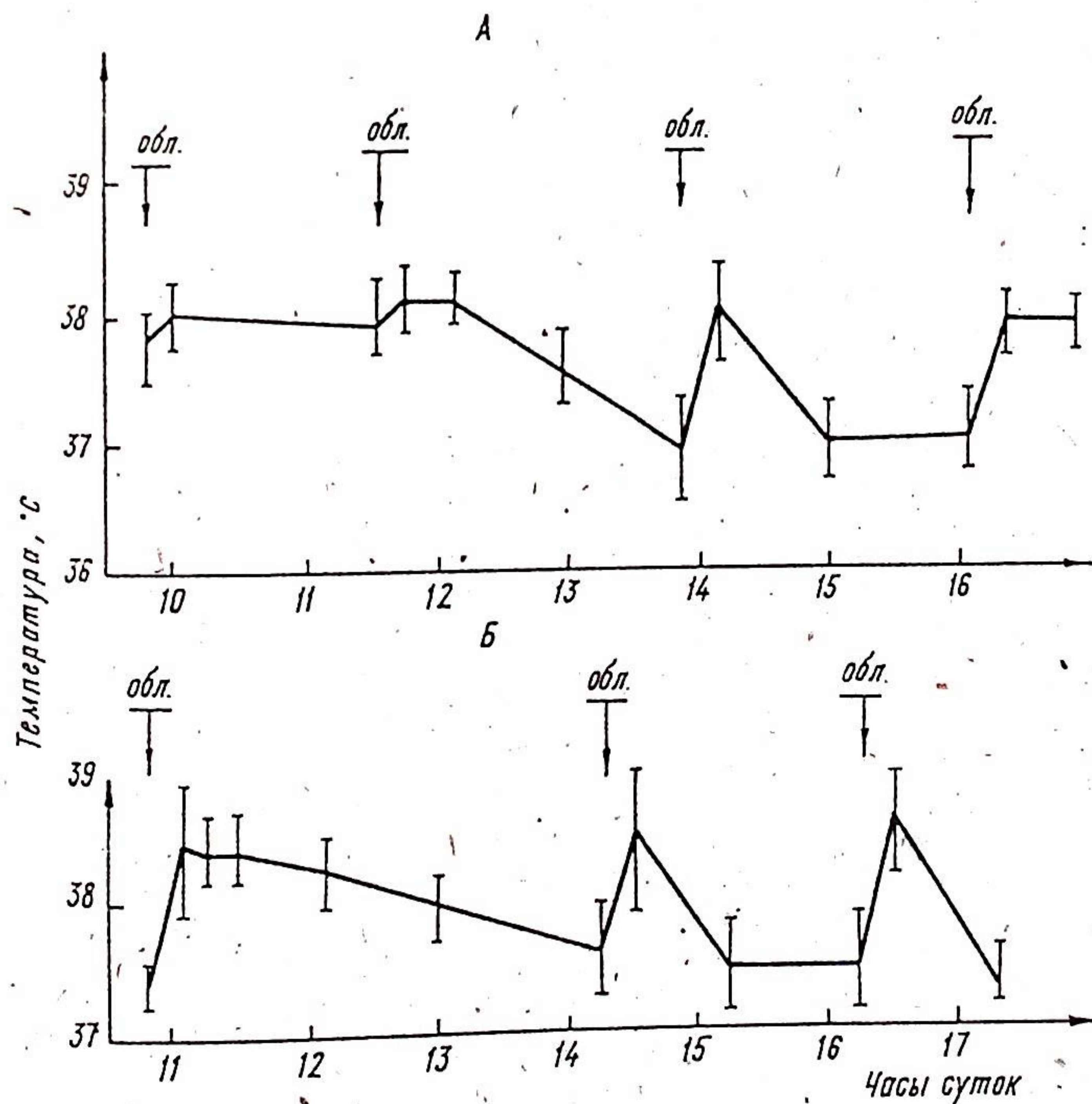


Рис. 2. Изменение ректальной температуры при фракционном гамма-облучении мышей. А - мощность дозы 150, Б - 100 мР/ч. Облучение указано стрелками.

При экспозиции лабораторных крыс (Вистар) на радиоактивном участке Чернобыльского полигона в 1990-1991 было обнаружено достоверное повышение ректальной температуры у этих животных уже через сутки после начала облучения, но в дальнейшем температура нормализовалась.

При непрерывном облучении в условиях лаборатории причина ректальной температуры у облучаемых животных через трое суток после начала облучения практически не отличалась от температуры необлученных мышей. Это означает, что поддержание постоянства температуры является одним из важнейших условий организменного гомеостаза.

Для выявления картины энергетического обеспечения организма в условиях непрерывного облучения мы провели сравнение теплоотдачи облучаемых и интактных животных. Теплоотдача в условиях поддержания постоянства температуры организма отражает теплопродукцию и обычно используется для калориметрического (прямого) определения уровня метаболизма. Измерения показали, что животные, находящиеся более трех суток под постоянным облучением при мощности дозы 300 мрад/ч, расходуют на теплоотдачу $39,0 \pm 2,6\%$ энергии, получаемой за счет окислительных процессов в организме, тогда как контрольные животные расходуют только $27,6 \pm 2,4\%$ (разница достоверна при $p < 0,01$). Итак, животные, находящиеся под непрерывным облучением, расходуют на теплопродукцию примерно на 12% энергии больше, и по этой причине для поддержания постоянства температуры они должны снижать потребление кислорода на 13-15% по сравнению с интактными животными. Действительно, такое снижение газообмена было зафиксировано у зверьков, обитающих на радиоактивных участках, и определено как гипоксигения [3]. Этими же авторами доказано, что величина снижения газообмена зависит от концентрации радионуклидов в организме.

Причиной гипоксигении несомненно является облучение. Пока неизвестен механизм, при помощи которого облучение мощностью дозы 300 мрад/ч (соответствующее поглощенной энергии $7,2 \cdot 10^{-7}$ кал/г.час) вызывает увеличение теплопродукции на 1 кал/г.час, т.е. приводит к выделению энергии в $1,4 \times 10^8$ раз больше поглощенной. По-видимому, таким механизмом может являться разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования, которое наблюдается при облучении [14].

Перераспределение энергии метаболизма при разобщении дыхания и окислительного фосфорилирования

Известно, что примерно 50% энергии дыхания теплокровный организм расходует на теплопродукцию, остальная часть энергии запасается в виде макроэргов в процессе окислительного фосфорилирования [4]. Поэтому даже частичное разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования приводит к увеличению теплопродукции за счет перераспределения энергии метаболизма. Если предположить, что степень разобщения растет с увеличением дозы облучения, то при больших дозах организм может оказаться не в состоянии справиться с выделением избыточного тепла и в этом случае может произойти тепловая инактивация молекул. Радикальным средством в этом случае должно быть резкое увеличение теплоотдачи, позволяющее организму избавиться от избытка тепла.

Увеличение теплоотдачи достигается естественным путем за счет увеличения выноса тепла кровью из центра на периферию, что в свою очередь приводит к регистрируемому подъему температуры периферийных участков, увеличению градиента между температурой тела и окружающей среды и потоотделением. Проведенное нами искусственное увеличение теплоотдачи путем снижения температуры окружающей среды, усиления воздухообмена за счет принудительной вентиляции, а также смачивания мехового покрова вызывало у исследуемых животных явно выраженный защитный эффект. Так, например, снижение температуры воздуха в камере облучательной установки на 4°C увеличивало выживаемость мышей на $38 \pm 4\%$. Включение принудительной вентиляции при той же температуре во время облучения повышало выживаемость на 20-40% в зависимости от интенсивности вентилирования. Смачивание мехового покрова с целью уменьшения теплоизоляционных свойств меха повышало выживаемость животных на 53-64%. Сочетание эффекта смачивания с вентиляцией позволило достичь 73% выживаемости при облучении мышей в дозе 10 Гр (температура воздуха 14°C), при 100% гибели в контроле.

Представленные результаты свидетельствуют о том, что если избыточная теплопродукция при облучении живот-

ных в указанном диапазоне доз и не определяет поражающий эффект, то в значительной степени усугубляет его. Поэтому снижение отрицательных последствий комбинированного действия радиации может быть достигнуто как снижением дозы облучения, так и усилением теплоотдачи организма. Последние приемы, выработанные в ходе эволюционного развития, используются дикими животными: сезонная линька, преимущественно ночной образ жизни в теплое время года, заселение более влажных биотопов, и, наконец, прекращение размножения в жаркое лето.

Подтверждением этого может служить наблюдаемое на более раннее весеннее размножение зверьков на участках с сильным радиоактивным загрязнением в зоне аварии на АЭС. Размножающиеся зверьки с этих участков в термостатной установке предпочитали занимать более холодное место по сравнению с неполовозрелыми, что можно расценить как защиту от комбинированного термо-радиационного воздействия [13]. Не менее любопытны, на наш взгляд, эксперименты по экспозиции лабораторных мышей на этом участке летом 1987 г. Через месяц самцы в двух из трех экспонированных клеток оказались полностью стерильными [14], в то время как среди отловленных на этом участке зверьков стерильность составила менее 3%.

Скорее всего, стерилизация самцов лабораторных мышей была вызвана тем, что они помимо радиационного облучения одновременно, в отличие от диких грызунов, подвергались термическому воздействию (температура воздуха днем достигала 30°C). Дикие зверьки в жаркое время года в основном находились в подземных укрытиях, где температура, естественно, была гораздо ниже.

Таким образом, эволюционно выработанные механизмы регуляции теплоотдачи позволяли зверькам природных популяций адаптироваться к условиям радиационного загрязнения и успешно размножаться на радиоактивных участках.

Морфологические нарушения как возможный результат изменения теплопродукции

Изменение энергетики организма отражается на всех функциональных связях. Поскольку дыхание осуществляется в клетках, а основными "силовыми станциями" клеток являются митохондрии, в которых происходит образование АТФ, то в митохондриях может создаваться наибольший из-

быток тепла при разобщении дыхания и фосфорилирования. Возможно, именно по этой причине наиболее ранние морфологические нарушения при облучении наблюдали в митохондриях [6,8].

Удаление избыточного тепла из клеток связано с выносом молекул, обладающих большой кинетической энергией, чему должно способствовать увеличение проницаемости клеточных мембран. Поэтому изменение проницаемости мембран и сдвиг ионного баланса, являющиеся типичными показателями реакции клеток на облучение [14,17], могут быть связаны с увеличением теплоотдачи клеток.

Возникающая при радиационном облучении неспецифическая реакция организма, к показателям которой относится увеличение вязкости цитоплазмы, увеличение сродства цитоплазмы и ядра к ряду красителей, изменение клеточной проницаемости, может быть обратимой и необратимой [8]. Комплекс изменений в обратимой фазе (паранекроз) может характеризовать состояние адаптации; при этом изменения в клетках свидетельствуют о процессах их приспособления к изменившимся условиям [1].

Таким образом, наблюдавшиеся структурные и функциональные различия в организме зверьков, обитающих на радиоактивных и "чистых" участках [12], следует расценивать не только как нарушения, но и как адаптивные изменения, соответствующие измененным экологическим условиям обитания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Браун А.Д., Булычев А.Г., Ганелина Л.Ш. Изменение метаболизма клетки при повреждении // Цитология, 1967.- Т.9.- № 10.- С.1225-1247.
2. Зотин А.И. Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы.- М.: Наука, 1988.- 272 с.
3. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе.- М.: Наука, 1989.- 224 с.
4. Исаакян Л.А. Метаболическая структура температурных адаптаций.- Л.: Наука, 1972.- С.135.
5. Калабухов Н.И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных.- М.: Сов. наука, 1951.- 176 с.

6. Каруцу В.Я., Ткаченко З.Я., Демидо - ва Г.Г. Влияние излучения на мембранные структуры котных волокон // Действие ионизирующих излучений клеточные мембраны. - М.: Атомиздат, 1973. - С.95.

7. Маслова К.И., Верховская И.Н. Биологическое действие повышенной радиоактивности на организм животных в природных условиях // Проблемы радиозологии и биологического действия малых доз ионизирующей радиации. - Сыктывкар, 1976. - С.127-141.

8. Насонов Д.Н., Александров В.Я. Реакция животного вещества на внешние воздействия. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - С.115.

9. Пегель В.А., Докшина Г.А. Влияние радона на температуру внутренних органов животных // Мед. радиология, 1961. - Т.6. - № 11. - С.54-58.

10. Пегель В.А., Докшина Г.А., Хило З.В. и др. О влиянии радона на теплообразование и белковый обмен в организме // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском университете, 1970. - Т.1. - С.125-131.

11. Померанцева М.Д., Тестов Б.В., Рамайма и др. Генетические нарушения у лабораторных мышей, экспонированных в районе Чернобыльской АЭС // Цитология и генетика, 1990. - Т.24. - № 4. - С.46-50.

12. Таскаев А.И., Тестов Б.В., Материй Л.Д., Шевченко В.А. Экологические и морфофизиологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС для популяции мышевидных грызунов. - Сыктывкар, 1988. - 56 с. (Сер. препринтов "Науч. доклады" / Коми науч. центр УрО АН СССР).

13. Тестов Б.В., Алексашенко В.Н. Изменение реакции мышевидных грызунов на температуру среды при хроническом облучении // Экологические последствия радиоактивного загрязнения среды. - Сыктывкар, 1991. - С.65-71.

14. Эйдус Л.Х. Неспецифическая реакция клеток и радиочувствительность. - М.: Атомиздат, 1977. - 152 с.

15. Kandasamy S.B., Hunt W.A. Involvement of histamine H₁ and H₂ receptors in hypothermia induced by ionizing radiation in guinea pigs // Life Sci. - 1988. - V.42. - P.555-563.

16. Kandasamy S.B., Hunt W.A. Involvement of

prostaglandins and histamine in radiation-induced temperature response in rats // Radiat Res. - 1990. - V.121. - P.84-90.

17. Trump B.F., Golblatt P.J., Stowell R.E. An electron microscopis study of early cytoplasmic alterations in hepatic parenchymal cells of mouse liver during necrosis in vitro (autolysis) // Lab. Investig. - 1962. - V.11. - N 12. - P.p.986.

УРОВЕНЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
В ПОТОМСТВЕ ПОСЛЕАВАРИЙНЫХ РЕПРОДУКЦИЙ
PLANTAGO LANCEOLATA L.

О.Н. Попова, Н.П. Фролова, А.И. Таскаев

В современных эколого-популяционных исследованиях для целей биомониторинга за состоянием популяций в условиях давления тех или иных факторов естественного и антропогенного происхождения рекомендуют проведение анализа изменчивости различных морфологических признаков [1]. Генофонд каждой популяции формируется в сложной зависимости от условий среды и проявляет в целом стабильность во времени. Любой популяции присущ определенный уровень изменчивости фенотипических признаков. Поэтому учет фенотипического разнообразия является одним из наиболее распространенных подходов к изучению природных популяций. Настоящая работа является попыткой реализации такого подхода при изучении состояния природной популяции травянистого растения подорожника ланцетолистного, широко представленного в загрязненной радионуклеидами зоне Украинского полесья. Ионизирующие излучения, кроме макромутаций, могут индуцировать и микромутации — наследственные изменения количественных признаков. Значительная часть мутаций представляет собой небольшие количественные изменения. Определить такую изменчивость, непосредственно исследуя генотип, в настоящее время практически невозможно. Оценить ее можно лишь косвенно, путем анализа фенотипической изменчивости с помощью статистических методов [10].

Существуют различные приемы учета фенотипического разнообразия морфологических признаков в популяциях [3]. Наиболее распространен метод испытания потомства на однородных экологически контрастных фонах [1, 4, 8, 9], позволяющий в контролируемых экспериментальных услови-

ях определять присущий популяциям уровень генетической неоднородности. Успешный опыт использования данного метода известен и в отношении взятого нами для мониторинга подорожника ланцетолистного [12]. В цитируемой работе авторам удалось путем анализа изменчивости в потомстве количественных признаков идентифицировать различающиеся по генотипу природные популяции этого вида, тем самым подтвердить еще раз продуктивность способа оценки генетической гетерогенности растительных популяций по количественным признакам.

Материал и методика

Семена подорожника ланцетолистного *Plantago lanceolata L.*, формирующиеся в послеаварийный период с 1986 по 1990 гг. на территории 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС в ценопопуляциях, подвергшихся различным уровням радиоактивного загрязнения (мощность γ -фона на 1 авг. 1986 г. на стационарных участках колебалась от 0,08 до 800 мР/ч; подробное описание участков сделано ранее [5, 6]) высевали в условиях северного питомника г. Сыктывкара, контрастных для аборигенной флоры Украинского полесья. Испытание потомства проводили на однородном агрофоне при оптимальном режиме питания, исключая конкуренцию. Пробы семян первой и третьей послеаварийных репродукций составлялись из 50-100 случ; но собранных для каждой ценопопуляции соцветий от 20-50 различных особей подорожника — так называемые "общие сборы". Семенное потомство каждой отдельной особи пятой послеаварийной репродукции исследовали самостоятельно методом посемейного анализа. Фенотипическое разнообразие растений в M_1 оценивали в конце первого вегетационного сезона по ряду морфометрических параметров: биомасса одной особи, высота растений, число генеративных побегов, длина и ширина листьев. В качестве критериев количественной изменчивости признаков использовали значения средней арифметической и коэффициента вариации, являющиеся достаточно объективными и надежными показателями изменчивости. Для оценки уровня варьирования признаков в потомстве растений из различных по степени радиоактивного загрязнения ценопопуляций применен аппарат дисперсионного анализа.

Прежде чем приступить к анализу изменчивости количественных признаков в потомстве подорожника ланцетолистного, произрастающего в 30-километровой зоне и подвергающегося хроническому облучению различной интенсивности, дадим характеристику семенного материала, используемого для этой цели и ежегодно формирующегося в природных ценопопуляциях загрязненной местности в послеаварийные годы. В табл.1 приведены сведения о динамике среднепопуляционных значений для всей зоны показателя массы 1000 семян и амплитуды его изменчивости - коэффициента вариации C_v - за период с 1986 по 1991 гг. Обращает на себя внимание высокая стабильность указанных значений, особенно проявляющаяся у первых четырех послеаварийных репродукций, после чего наблюдается некоторое их снижение. В наших более ранних сообщениях [5,6] подчеркивалось, что по крайней мере до 1989 г. абсолютная величина показателя массы 1000 семян и границы ее варьирования в пределах аварийной зоны проявляли достаточно высокую независимость от степени радиоактивного загрязнения местности, где проводили сбор семян. Как показали результаты обследования семян, пятой и шестой послеаварийных репродукций, отмеченная независимость продолжала сохраняться. Поэтому есть основания предполагать, что и проявившееся к концу шестилетнего мониторинга небольшое смещение обоих параметров

Таблица 1
Изменчивость показателя массы 1000 семян в популяции подорожника ланцетолистного в послеаварийный период

Год наблюдений	Масса 1000 семян, г	Лимиты, г	Коэффициент вариации C_v , %
1986	1,24±0,01		
1987	1,17±0,04	0,86-1,62	17
1988	1,21±0,06	0,64-1,43	13
1989	1,10±0,02	0,80-1,48	15
1990	0,92±0,03	0,55-1,30	14
1991	0,95±0,03	0,70-1,54	10
		0,70-1,46	12

характеризующих массу 1000 семян, вряд ли следует относить на счет радиационного кумулятивного эффекта по мере пребывания фитоценоза под действием хронического ионизирующего излучения. С известной долей уверенности можно поэтому сказать, что на данном этапе наблюдений происшедшая авария не повлекла за собой сколько-либо заметные сдвиги в изменчивости показателя массы 1000 семян подорожника. Исходный семенной материал, который использовался нами для последующей оценки в M_1 генетической гетерогенности хронически облучающихся ценопопуляций, по степени выраженности этого жизненно важного признака отличался на протяжении данного отрезка времени достаточно большим однообразием.

Испытание потомства подорожника в ходе интродукционного эксперимента в условиях северного питомника г.Сыктывкара, в несвойственном для него ареале, должно было сыграть роль "разлагающего" дифференцирующего фактора, способного в более полной мере раскрыть генетическое разнообразие растений в зоне загрязнения. В табл.2 приведены результаты обследования потомства первой и третьей послеаварийных семенных репродукций на основании суммарного учета особей всей интродукционной популяции, составленной на каждый год обследования из 10-11 исходных черныбыльских ценопопуляций. Судя по приведенным среднепопуляционным показателям, трехлетнее пребывание фитоценозов под радиационной нагрузкой не сказалось существенно даже на абсолютных величинах обследованных признаков, хотя различия в погодных условиях 1986 и 1988 гг., равно как и 1987 и 1989 гг. (когда проведены испытания потомства), могли существенно повлиять на изменчивость этих величин.

Наибольший же интерес представляет тот факт, что и значения коэффициентов варьирования всех исследованных признаков также оказались весьма близки при сопоставлении данных по обоим годам учета. Это положение хорошо дополняется рис.1, где схематически представлены распределения коэффициентов варьирования морфометрических показателей в потомстве подорожника в зависимости от уровня γ -фона в местах произрастания материнских растений. Как видно из приведенных данных, амплитуда изменчивости коэффициента вариации C_v для каждого признака меняется достаточно произвольно и не зависит

Таблица 2
Изменчивость морфометрических показателей в потомстве M_4 первой и третьей послеварийных репродукций подорожника ланцетолистного

Год учета	Биомасса одной особи, г		Высота, см		Число генеративных побегов, шт		Длина листа, см		Ширина листа, см	
	$X \pm m$	$C_v, \%$	$X \pm m$	$C_v, \%$	$X \pm m$	$C_v, \%$	$X \pm m$	$C_v, \%$	$X \pm m$	$C_v, \%$
1986	21,3±1	52	75±2	17	39±2	38	35±2	24	2,5±0,1	28
1988	24,0±1	51	63±1	14	35±1	51	28±1	18	не определяли	

от уровня радиационного фона. И это справедливо как для 1986, так и для 1988 гг. Более того, это справедливо и для 1990г., о чем речь пойдет особо. Таким образом, анализ по ряду морфометрических параметров степени фенотипического разнообразия в потомстве подорожника, полученном из семян как в год аварии, так и спустя три года после нее, обнаружил большое сходство особей независимо от уровня радиоактивного загрязнения в местах произрастания материнских растений.

Напомним, что выше шла речь об анализе интродукционного материала, полученного в результате общих сборов семян в каждой ценопопуляции. В последние годы для оценки генетической гетерогенности популяций по количественным признакам, наряду с вышеописанным приемом экологического испытания популяций, широкое применение нашел используемый в практике селекции животных и растений метод посемейного анализа [7], позволяющий благодаря сочетанию обоих подходов более целенаправленно и экономно исследовать по-

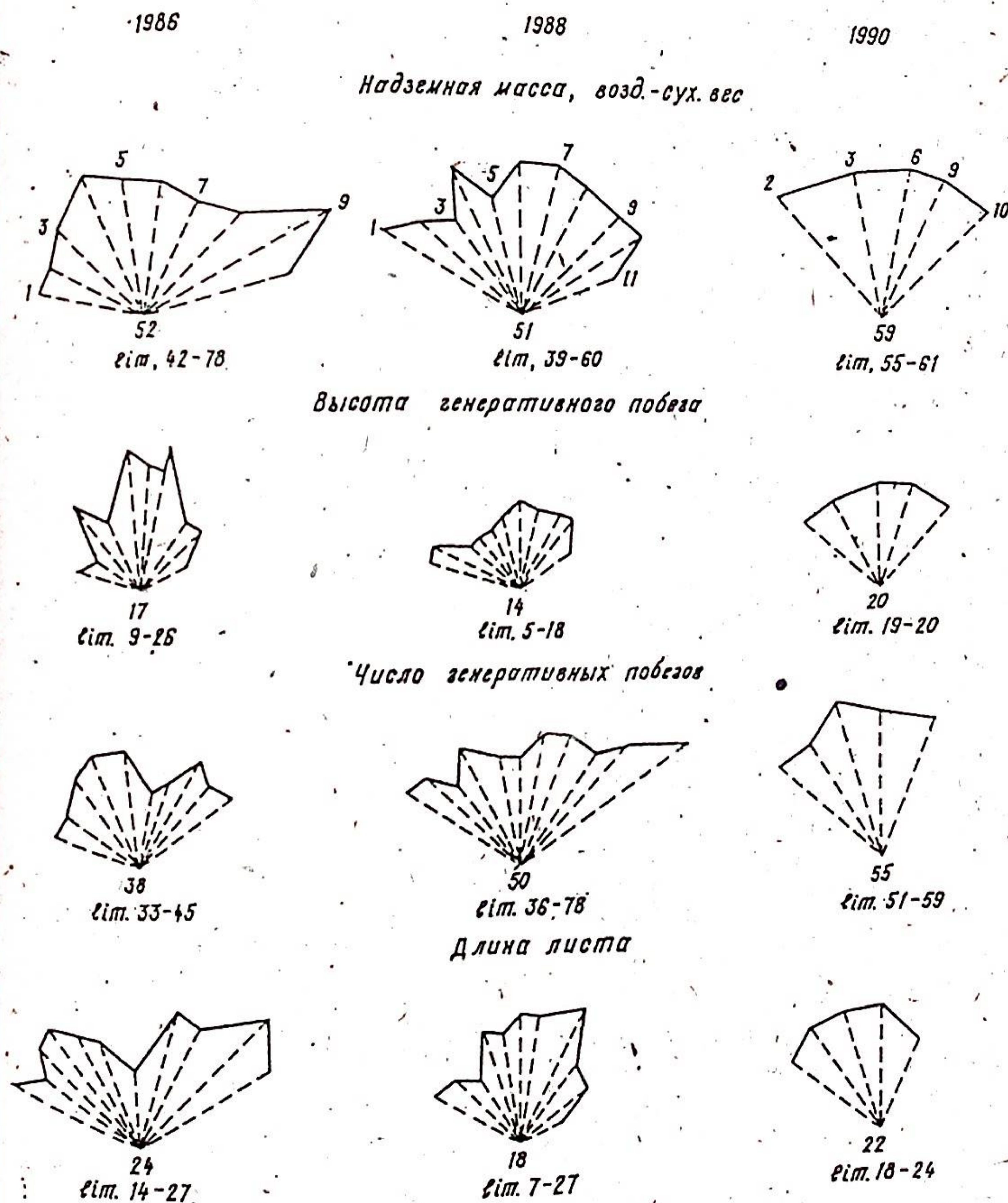


Рис. 1. Проявление уровня изменчивости (C_v , коэффициентов вариации) ряда морфометрических показателей в совокупностях особей подорожника ланцетолистного, выращенных в условиях северного питомника из семян различных ценопопуляций 30-километровой зоны (репродукции семян 1986, 1988 и 1990 годов).

В основании "веера" - среднее значение коэффициента вариации C_v и его лимиты для зоны. Длина луча соответствует степени выраженности C_v для каждой ценопопуляции.

Цифрами 1, 2, 3... обозначены номера ценопопуляций; мощность экспозиционной дозы гамма-излучения в местах произрастания популяций на 01.08.86 соответствует 0,1; 0,1; 0,4; 3,0; 5,0; 5,0; 6,0; 40; 150; 200 и 800 мР/ч.

тенциал различных популяций, особенно в связи с проблемами их охраны [2]. Суть его состоит в следующем. Семена, собранные от разных растений, высеваются в одинаковых условиях. При этом тот или иной количественный признак измеряется у потомков, о которых мы точно знаем, происходят ли они от одного или разных материнских растений. Сходство условий для всех выращиваемых особей как бы позволяет отождествлять наблюдаемую дисперсию признаков с генетической (наследственной), поскольку в этом случае отклонения негенетического происхождения приближаются к нулю [2, 8, 10]. Таким образом, по уровню генетической гетерогенности тех или иных признаков можно получить представление о генетическом потенциале популяций, испытывающих то или иное антропогенное воздействие.

В 1990 г., исследуя состояние пятой послеаварийной репродукции семян подорожника, мы уже имели дело с тем же самым материалом, собранным посемейно, индивидуально с каждого растения каждой из пяти взятых для обследования ценопопуляций (табл. 3). Анализ генеративной сферы материнских растений спустя пять лет после аварии подтвердил проступившую уже в 1989 г. тенденцию к снижению репродуктивной деятельности отдельных особей, составляющих ценопопуляции подорожника на наиболее загрязненных участках аварийной зоны, что отразилось на среднепопуляционных значениях некоторых показателей. По-прежнему растения с участка, где показания γ -фона были наименьшие (0,1 мР/ч), отличались наибольшей семенной продуктивностью и пониженной стерильностью соцветий. Из гистограмм распределения материнских растений по количеству продуцируемых ими в 1990 г. семян (рис. 2) видно, что в выборке растений с этого участка преобладали высокопродуктивные особи, чего нельзя сказать о совокупностях, представляющих остальные четыре

Таблица 3

Структура урожая генеративных органов подорожника (репродукция 1990 г.)

Мощность экспозиционной дозы излучения, мР/ч	Число генеративных побегов на особь		Длина соцветий, см	Продуктивность семян на особь, мг	Масса 100 семян, мг
	всего, шт	из них стерильных, %			
0,1	$12,0 \pm 1,5$ 81	$28,3 \pm 2,9$ 66	$2,1 \pm 0,1$ 30	$81,2 \pm 11,7$ 93	$95,5 \pm 1,9$ 13
0,4	$7,2 \pm 0,7$ 59	$52,4 \pm 5,4$ 61	$1,8 \pm 0,1$ 31	161 ± 31 114	$77,7 \pm 6,5$ 49
5	$10,0 \pm 1,4$ 88	$61,5 \pm 5,0$ 61	$2,5 \pm 0,1$ 31	255 ± 34 84	$87,4 \pm 5,0$ 36
150	$5,3 \pm 0,6$ 73	$67,2 \pm 5,3$ 48	$1,9 \pm 0,1$ 34	54 ± 11 129	$103,5 \pm 5,1$ 28
200	$14,7 \pm 1,8$ 49	$66,0 \pm 7,1$ 42	$1,9 \pm 0,1$ 35	186 ± 38 81	$92,0 \pm 3,3$ 14

Примечание. Мощность экспозиционной дозы приведена на август 1986 г. (1 мР/ч = 0,0717 нА/кг). В числителе - среднестатистическая, с ошибкой, в знаменателе - коэффициент вариации, %.

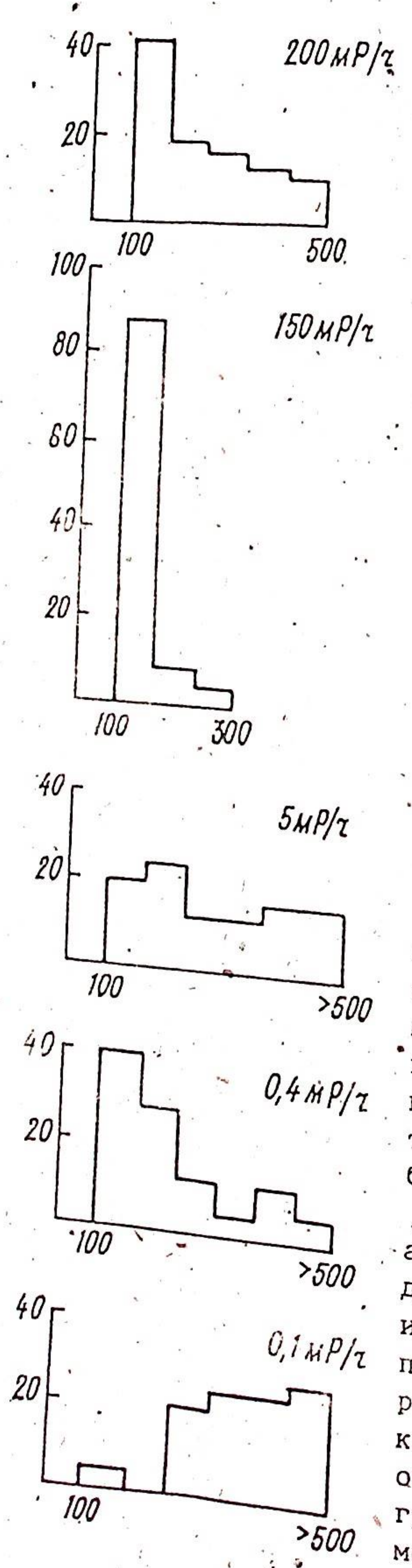


Рис. 2. Гистограммы распределения материнских растений подорожника в ценопопуляциях пятой послеаварийной репродукции по семенной продуктивности (число семян на одну особь). По оси абсцисс - границы классов, по оси ординат - их частоты.

ценопопуляции. Так, среди случайно взятых для анализа растений участка с γ -фоном 150 мР/ч оказались очень низкопродуктивными 21 (или 84%). Для сравнения, среди такого же числа растений с самого "чистого" участка низкопродуктивным оказалось всего лишь одно. В остальных ценопопуляциях этот показатель находился в пределах 20-40%. Таким образом, посемейный сбор семян пятой послеаварийной репродукции позволил в ходе индивидуального анализа материнских растений выявить неравнозначность исследуемых выборок по семенной продуктивности составляющих их особей.

Результаты посемейного анализа потомства этой репродукции приведены в табл. 4, из которой можно получить представление об уровне варьирования фенотипических признаков как в пределах каждой из обследованных выборок (внутри групповая, или межсемейная изменчивость), так и в пределах

Таблица 4

Изменчивость морфологических показателей в потомстве M_1 пятой послеаварийной репродукции подорожника (посемейный анализ) при разных дозах облучения

Параметры	Воздушно-сухая масса, г	Число генеративных побегов	Высота генеративного побега, см	Длина листа, см	Ширина листа, см
$X \pm m$	$13,2 \pm 0,5$	$18,6 \pm 0,6$	$51,4 \pm 1,0$	$21,1 \pm 0,5$	$2,9 \pm 0,07$
σ	2,7	3,1	4,9	2,5	0,3
$Cy, \%$	20	17	9	12	11
limit	8,6-18,8	13,9-26,0	38,7-61,9	16,4-27,7	2,4-3,3
$X \pm m$	$17,4 \pm 1,1$	$21,1 \pm 1,2$	$55,3 \pm 1,6$	$24,1 \pm 1,0$	$3,0 \pm 0,07$
σ	5,3	5,8	8,0	4,8	0,3
$Cy, \%$	30	28	14	20	11
limit	10,5-29,4	14,5-37,0	46,7-76,4	17,7-33,9	2,3-3,5
$X \pm m$	$15,7 \pm 0,8$	$18,8 \pm 1,0$	$47,6 \pm 0,9$	$19,9 \pm 0,5$	$2,8 \pm 0,06$
σ	3,7	5,1	4,6	2,4	0,3
$Cy, \%$	24	27	10	12	11
limit	9,3-25,0	12,9-30,8	40,2-55,7	16,4-26,0	2,3-3,6

Окончание табл. 4

Параметры	Воздушно-сухая масса, г	Число генеративных побегов	Высота генеративного побега, см	Длина листа, см	Ширина листа, см
$X \pm m$	17,1 \pm 1,1	150 мр/ч 20,8 \pm 0,9	54,3 \pm 1,2	23,1 \pm 0,7	3,0 \pm 0,06
σ	5,3	4,7	5,7	3,4	0,3
$C_v, \%$	31	23	10	15	11
Limit	9,0-31,0	12,0-28,6	42,6-64,2	18,0-33,7	2,0-3,4
$X \pm m$	17,0 \pm 1,1	200 мр/ч 20,9 \pm 1,5	52,4 \pm 1,1	24,6 \pm 0,5	2,9 \pm 0,09
σ	4,4	6,2	4,3	1,9	0,3
$C_v, \%$	26	30	8	9	12
Limit	9,7-26,0	12,9-35,0	47,8-61,8	20,6-27,8	2,3-3,5
$X \pm m$	15,2 \pm 0,5	Межгрупповая изменчивость			
σ	1,1	19,0 \pm 0,3	51,8 \pm 1,2	22,3 \pm 0,9	
$C_v, \%$	7	0,6	2,4	1,9	
η^2	12	3	5	9	
F факт.	3,8	4,9	19,5	28,6	6,0
		1,4	6,8	11,2	1,9

Примечание: F факт. = 2,45

30-километровой зоны (межгрупповая изменчивость). Как и при испытании потомства чернобыльских репродукций подорожника 1986 и 1988 годов, фитоценотическая среда северного питомника вновь привела к массовому изменению его жизненной стратегии: длинный день способствовал быстрому формированию вегетативной массы, и многолетник приступил к плодоношению уже в первый год жизни. По возрастному состоянию практически все растения в M_1 к концу вегетационного сезона оказались одинаковыми. Лишь в единичных семьях отмечены особи, не сформировавшие генеративные побеги. Выживаемость всех без исключения высаженных в питомник растений составила 100%. Анализ средних абсолютных значений морфометрических показателей (табл. 4) свидетельствует в целом о значительном, их совпадении у сравниваемых совокупностей особей, как это имело место и при исследовании первых послеаварийных репродукций. Можно лишь говорить о некотором отличии потомков с участка № 1, а также до некоторой степени с участка № 3, у которых усредненные абсолютные значения всех показателей оказались несколько ниже. О большом сходстве особей M_1 всех пяти обследованных участков также свидетельствуют и коэффициенты вариации C_v , а также приведенные лимиты изменчивости, колеблющиеся (за небольшим исключением) в относительно узких пределах от участка к участку.

Дисперсионный анализ полученных данных позволил количественно оценить отмеченную межгрупповую вариабельность. Как выяснилось, сила влияния фактора η^2 (в данном случае радиоэкологические условия на участках) оказалась в целом невелика (от 4,9 до 19,5%, табл. 4, предпоследняя строка). В то же время проявившиеся по отдельным признакам (воздушно-сухая масса, высота генеративного побега, длина листа) различия между средними для групп с вероятностью 0,01 или 0,05 можно считать существенными, поскольку здесь значения критерия Фишера (F) превысили табличные. Однако различия эти скорее всего не следует относить на счет неодинакового уровня радиационного загрязнения участков, поскольку ни в одном случае не удастся проследить каких-либо тенденций к изменению значений признаков в градиенте показателя мощности гамма-фона на участках.

Таблица 5

Дисперсионный анализ генетической гетерогенности ценопопуляций подорожника в различных пунктах 30-километровой зоны ЧАЭС

Мощность экспозиционной дозы гамма-излучения на участке, мР/ч	Воздушно-сухая масса		Число генеративных побегов		Высота генеративного побега		Длина листа		Ширина листа	
	η^2	F факт.	η^2	F факт.	η^2	F факт.	η^2	F факт.	η^2	F факт.
0,1	0,093	2,4	0,082	2,1	0,165	4,9	0,268	9,3	0,188	5,4
0,4	0,197	7,8	0,176	6,8	0,289	13,3	0,609	21,7	0,202	5,3
5	0,122	3,6	0,181	5,1	0,114	3,3	0,240	8,5	0,152	4,1
150	0,181	2,1	0,135	2,8	0,246	6,2	0,318	9,1	0,182	4,3
200	0,131	2,9	0,298	1,2	0,109	2,5	0,140	3,4	0,242	6,4

Примечание. $F_{\text{табл.0,05}} = 2,45$; $F_{\text{табл.0,01}} = 3,51$.

Посемейный анализ потомства позволил оценить уровень генетической гетерогенности каждой из исследуемых ценопопуляций. С помощью однофакторного дисперсионного анализа были получены значения дисперсии и вычислено относительное влияние различий между материнскими растениями (семьями) на проявление признаков у их потомков. Как видно из приведенных для каждой выборки (ценопопуляции) данных (табл.5), вариация, обусловленная действием фактора (семьи), то есть генотипическая компонента изменчивости, во всех выборках колеблется в достаточно узких пределах: от 8 до 30%. Лишь для показателя длины листа влияние различий между материнскими растениями оказалась весьма существенным (60,9%, при $F_{\text{факт.}} = 21,7$).

Внутригрупповое варьирование того или иного признака в потомстве обследованных семей M_1 , обусловленное биологической неравноценностью особей, может быть проиллюстрировано на прилагаемых гистограммах распределения (рис.3). Все распределения одних и тех же количеств

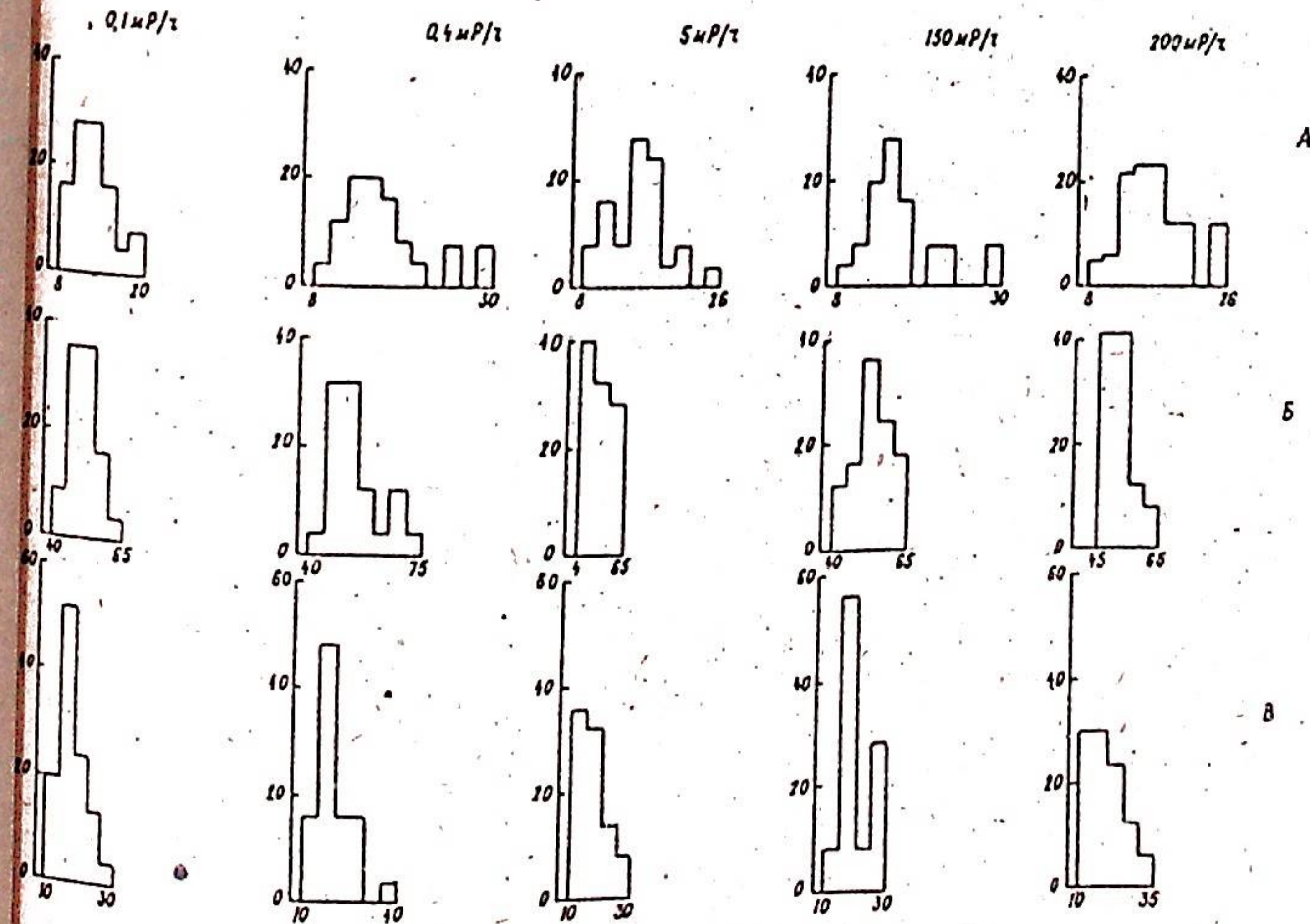


Рис.3. Гистограммы распределения семей подорожника (потомство M_1) по трем количественным признакам: А -

- воздушно-сухой вес надземной массы, г; Б - высота особи, см; В - число генеративных побегов. По оси абсцисс - границы классов, по оси ординат их частоты.

венных признаков в рамках исследуемых выборок носят достаточно сходный характер. Они, как правило, обладают асимметричностью, которую однако не удается связать с изменчивостью радиационной обстановки в месте произрастания материнских растений.

Таким образом, судя по совпадающим величинам варьирования выбранных для мониторинга отдельных морфологических показателей у особей-потомков подорожника lanceолистного из ценопопуляций, испытывающих в 30-километровой зоне АЭС на протяжении пяти лет радиационные нагрузки различной интенсивности, можно сделать заключение, что в этих ценопопуляциях формируются смена, дающие в M_1 потомство, варьирование признаков которого не выходит за пределы нормы как для каждой исследуемой ценопопуляции, так и для растений всей рийной зоны. Совокупность полученных результатов позволяет говорить об отсутствии на данном этапе сколько-либо существенных изменений в их генетической структуре.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.1.- М.: Мир, 1989.- 667 с.
2. Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология.- 1983.- № 1.- С.3-10.
3. Захаров В.М., Яблоков А.В. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций животных // Радиоэкология почвенных животных.- М.: Наука, 1985.- С.176-185.
4. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику.- М.: Наука, 1990.- 230 с.
5. Мониторинг природной популяции *Plantago lanceolata* L. в 30-километровой зоне ЧАЭС / Н.П.Фролова, О.Н.Попова, А.И.Таскаев, Ю.М.Фролов.- Сыктывкар,

1989.- 48 с. (Сер. препринтов "Науч.докл" / Коми науч. центр УрО РАН).

6. Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии Чернобыльской АЭС.- СПб.: Наука, 1992.- 144 с.

7. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику.- Минск: Вышэйш. школа, 1974.- 448 с.

8. Семириков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере дуба европейской части СССР и Кавказа).- М.: Наука, 1986.- 140 с.

9. Синская Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений // Проблема популяций у высших растений.- Вып.2.- М., 1963.- С.3-124.

10. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция.- М.: Мир, 1982.- 488 с.

11. Яблоков А.В. Некоторые проблемы изучения изменчивости животных // Журн. общ. биологии.- 1976.- № 5.- С.649-659.

12. Wolff K., Delden W.V. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. 1. Population characteristics // Heredity.- 1987.- N 58.- P.183-192.

МУТАБИЛЬНОСТЬ СЕМЯН ОВСЯНИЦЫ ЛУГОВОЙ
(*FESTUCA PRATENSIS HUDS.*)
В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ

В.И. Шершунова, В.Г. Зайнуллин, Е.Р. Виленский

Изучение мутагенных эффектов в хронически облучаемых природных популяциях, как правило, ведется на фоне взаимодействия радиационной природы. Это затрудняет интерпретацию получаемых результатов из-за неопределенности в оценке вклада ионизирующих излучений в наблюдаемые эффекты. Одним из путей преодоления трудностей подобного рода является использование искусственных источников радиации [8]. В настоящей работе представлены результаты изучения мутагенных эффектов, проявляющихся в потомстве овсяницы луговой (*Festuca pratensis Huds.*), длительное время произраставшей на территории гамма-поля Московского отделения ВИР (источник ^{60}Co).

Материал и методика

Семена овсяницы луговой *Festuca pratensis Huds.* в 1987 г. были собраны на территории гамма-поля на расстояниях 23-25 (Зона 1), 13-15 (Зона 3) и 8-10 (Зона 4) метров от источника ^{60}Co (на момент установки источника в 1972 г. активность его составила 200 Ки). За период работы гамма-установки (1972-1987) мощности экспозиционных доз постепенно снижались: от 110 до 14 мР/ч (Зона 1), от 2500 до 310 мР/ч (Зона 3) и от 5500 до 680 мР/ч (Зона 4). Соответственно суммарные дозы облучения дикорастущих видов растений к моменту сбора семян овсяницы луговой составили 1,7 кР, 37,1 и

84,6 кР, а дозы, накопленные за вегетацию 1987 г., достигали в этих точках 33 Р, 746 Р и 1329 Р. Часть семян была собрана в "защищенном" секторе гамма-поля (Зона 2). Здесь мощность экспозиционной дозы в 1987 г. составила 17 мР/ч, а доза облучения за вегетацию - 40,8 Р. Защита этой части гамма-поля посредством свинцового экрана предусматривала практически полное поглощение излучений. Повышенный уровень радиации в этом секторе, по видимому, обусловлен рассеиванием излучений окружающими предметами [10]. Расчет выше приведенных доз был проведен исходя из режима работы гамма-установки по 16 ч в сутки в летний период года в течение 130 дней.

В качестве условного "контроля" была выбрана группа растений овсяницы луговой, произрастающей за окружающим гамма-полем земляным валом, где мощность гамма-фона составила 0,02-0,2 мР/ч, что также в 2-20 раз превышает фоновый уровень.

Исследовали морфобиологические показатели семян (масса 1000 зерен, всхожесть), выживаемость и высоту проростков семян на стадии 3-5 листьев. Учитывали частоту хромосомных aberrаций в ана-телофазных клетках корешков прорастающих семян. Часть собранных семян высеивали в фотостате в ящики с почвой, проростки исследовали на частоту проявления хлорофильных мутаций типа *albina* и *xantha* [2]. Полученные результаты обрабатывали стандартными методами математической статистики [4].

Результаты и обсуждение

В таблице представлены результаты исследования качества и мутабельности семян овсяницы луговой, собранных в различных зонах экспериментального гамма-поля, а также за его пределами. Данные морфобиологического анализа семян (масса 1000 зерен, всхожесть) свидетельствуют о том, что по исследуемым показателям субпопуляции овсяницы луговой на гамма-поле достоверно не отличались как между собой, так и от контрольной популяции. Выживаемость проростков семян с гамма-поля, учтенная в фазе 3-5 листьев, составила $93,6 \pm 4,2\%$,

Жизнеспособность и мутабельность семян
хронически облучаемой популяции овсяницы луговой

Вариант	Мощность γ-фона, мР/ч	Масса 1000 зе- рен, г	Всхожесть, %	Хромосомные aberrации			Хлорофильные мутации	
				количество просмотрен- ных		наруше- ний, %	число учтенных всходов	час- тога, %
				кореш- ков	А-Г клеток			
Зона 1	14	1,6±0,21	27±9,4	22	660	1,21	616	0
Зона 2 ("защи- щенный" сектор)	17	1,8±0,04	48±5,4	32	1254	1,10	697	0
Зона 3	310	2,3±0,09	50±9,7	30	908	1,65	959	0,63
Зона 4	680	2,1±0,18	32±5,0	35	909	0,88	799	0,25
Среднее для зон		2,0±0,16	39,2±5,8			1,26		0,26
Контроль	0,02-0,2	1,9±0,04	40±9,6	41	1533	0,65*	931	1,50*

*Различия достоверны при $p < 0,05$.

а их высота - $10, 6 \pm 0,83$ см (данные в таблице не при-
водятся). Значения этих показателей у контрольных
растений были соответственно выше (100% и $11,8 \pm 2,2$ см),
но также достоверно не отличались от опытных ($p < 0,05$).

Учет частоты хромосомных aberrаций в ана-телофаз-
ных клетках корешков семян исследуемых групп растений
(см. таблицу) выявил повышенный по сравнению с контро-
лем выход структурных нарушений в семенах, собранных
на гамма-поле ($p < 0,05$). Общее число ана-телофаз с
aberrациями у растений с гамма-поля составило в сред-
нем $1,26\%$, в контрольной группе - $0,65\%$. При этом важ-
но отметить, что между мутабельностью семян, собранных
в разных точках гамма-поля, и уровнем радиации в пунк-
тах их сбора не было обнаружено достоверной положитель-
ной корреляции.

Оценка частоты хлорофильных мутаций выявила среди
всходов семян, собранных в различных зонах гамма-поля,
в среднем пониженный ($0,26\%$) по сравнению с "контроль-
ным" уровнем ($1,50\%$) выход мутаций типа albina и
хantha.

Анализируя полученные материалы о мутабельности се-
мян овсяницы луговой, в течение нескольких вегетаций
подвергающейся хроническому γ-облучению ⁶⁰Co в раз-
личных дозах, следует отметить несколько моментов. За-
регистрированный факт повышенного уровня хромосомных
aberrаций в корневой меристеме семян хронически облу-
чающихся растений можно рассматривать как реакцию рас-
тений на действие хронического γ-облучения, поскольку
это явление находится в соответствии с общеизвестными
представлениями о повреждающем действии радиации на
хромосомный аппарат.

Выявленные данные о более низкой по сравнению с
контролем частоте хлорофильных мутаций в потомстве рас-
тений, произрастающих на гамма-поле при уровнях радиа-
ции $14-680$ мР/ч, требуют, как нам кажется, специаль-
ного анализа. Обзор литературы свидетельствует о су-
щественности примеров подобного рода. Так, похожую кар-
тину наблюдал Ичикава [11] при изучении частоты розовых
мутантных клеток в волосках тычиночных нитей (ВТН) у
растений традесканции (клон 02), произрастающей в со-
судах, расставленных в различных зонах гамма-поля,
где мощности доз варьировали от 115 до 925 мР/ч

(источник Co-60). Другая часть растений была размещена на вершине холма, окружающего гамма-поле. Мощность γ -фона здесь не превышала 14 мР/ч. Анализ результатов показал, что частота мутаций у традесканции при дозе рассеянного облучения 14 мР/ч оказалась равной частоте нарушений у растений, облучающихся непосредственно на гамма-поле при мощности дозы 110 мР/ч. В другом исследовании на гамма-поле в Бальсгарде [3] при изучении частоты хлорофильных мутаций у ячменя, произрастающего в секторе, защищенном от облучения свинцовым экраном, был зарегистрирован неожиданно высокий выход мутантных колосьев у растений.

В обеих цитируемых работах авторы объясняют причину наблюдаемых явлений большей биологической эффективностью рассеянного γ -излучения. В нашем случае "контрольная" популяция, как было отмечено выше, также подвергалась действию слабого рассеянного облучения, и более высокий выход в ней хлорофильных нарушений можно было бы отнести на этот же счет. Но тогда необходимо было бы признать, что эффективность действия рассеянной радиации, рассчитанная на единицу дозы, превышает таковую прямого излучения в среднем на три порядка, что маловероятно. К тому же полное отсутствие хлорофильных мутаций у растений в "защищенном" секторе оставляет долю сомнения в правомочности такой точки зрения. Пытаясь найти возможное объяснение столь существенных различий в уровне мутабельности по хлорофильному тесту между растениями, произрастающими с одной стороны, на территории гамма-поля и за земляным валом, с другой стороны, обратимся к некоторым специфическим особенностям этого теста.

Хлорофильные мутации - особый класс генных рецессивных мутаций, широко представленный в генотипе растений [1, 2]. В гомозиготном состоянии мутантные аллели нарушают правильный синтез хлорофилла или приводят к полному его прекращению. Летальные мутации фенотипически представлены в виде белых (albina) и желтых (xantha) проростков, которые погибают после того, как будут истощены запасные вещества в семени. Одновременно в гетерозиготном состоянии эти рецессивные аллели при некоторых условиях могут иметь селективное преимущество.

На ячмене показано [10], что мутации albina и xantha обладают свойством сверхдоминирования. Так, гетерозиготы по аллелям albina и xantha имеют больший репродуктивный потенциал по сравнению с доминантными гомозиготами, т.е. превосходят их по числу колосьев на растении, по весу и числу зерен в колосе. Такой эффект авторы связывают с более высоким содержанием пигментов хлорофилла и каротиноидов в гетерозиготных растениях.

При наличии селективного преимущества гетерозигот рецессивные мутантные аллели могут быстро распространяться в популяции, служить важным источником генетической изменчивости. Так, известен случай сбалансированного полиморфизма в популяциях ежи сборной по признаку альбинизма, в потомстве которых была обнаружена поразительно высокая частота белых проростков (до 12-15%), объясняемая селективным преимуществом гетерозиготных растений [9].

Высокий полиморфизм у растений по этому признаку наблюдали и в селекционных потомствах овсяницы луговой [5, 6]. При этом в исследованных образцах "наряду с потомством, полностью свободным от хлорофильной недостаточности, обнаружены селекционные образцы, процент хлорофильных проростков в потомстве которых достигал 20% и более". Иными словами, отдельным видам растений, в том числе и овсянице луговой, присущ достаточно широкий полиморфизм по частоте возникновения мутаций хлорофильной недостаточности. Не исключено поэтому, что неодинаковый уровень хлорофильных мутаций, наблюдаемый нами в потомстве овсяницы луговой, произрастающей на гамма-поле и за его пределами, есть проявление свойственного этому растительному объекту полиморфизма. Вместе с тем приуроченность всех исследованных субпопуляций растений, отличающихся более низкими по сравнению с контролем значениями частоты мутаций хлорофильной недостаточности, к территории гамма-поля вынуждает нас вернуться к радиационному фактору, способному, как известно, выступать не только в качестве индуктора мутаций, но и их отбора. Установлено, что гетерозиготные носители мутаций, нарушающих синтез хлорофилла, обладают повышенной чувствительностью к экстремальным воздействиям [7]. В нашем случае в ка-

честве таковых может выступать фактор ионизирующего излучения, способного устранять из популяции дефектные особи. Усилению этого процесса может способствовать земляной вал, ограждающий, как фактор изоляции, территорию гамма-поля. Изоляция и малые размеры популяции (площадь поля ~ 0,3 га) могли резко повысить вероятность выщепления рецессивных мутаций хлорофильной недостаточности и привести к гомозиготизации популяции.

Резюмируя полученный материал, можно высказать предположение, что длительное пребывание популяции овсяницы луговой в условиях хронического γ -облучения могло привести к перестройке ее генетической структуры, что нашло свое выражение в существенно более низком по сравнению с контрольным вариантом выходе мутаций хлорофильной недостаточности на фоне продолжающейся индукции в этих условиях новых нарушений хромосомного аппарата.

ЛИТЕРАТУРА

1. Индуцированные генные мутации в популяциях растений / Н.П.Дубинин, В.А.Кальченко, Н.В.Стеллецкая и др. // Успехи современной генетики. - 1985. - Т. 13. - С.3-26.
2. Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллинн: Валгус, 1974. - 60 с.
3. Ньюбом Н., Густафссон О., Грэнхолл И., Эренберг Л. Генетическое действие хронического γ -облучения на ячмень // Радиоактивные излучения и селекция растений. - М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1957. - С.88-101.
4. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. - М.: Изд-во МГУ, 1972. - С.46-52.
5. Титов А.Ф., Олимпиенко Г.С. Морфологическая гетерогенность селекционного материала у овсяницы луговой при первичном отборе // Сельскохозяйственная биология. - 1979. - Т.14. - № 4. - С.496-498.
6. Титов А.Ф., Олимпиенко Г.С. Частота хлорофиллдефектных проростков в селекционных потомствах растений овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) // Генетика. - 1976. - Т.12. - №2. - С.162-164.
7. Холопцева Н.П., Лебедева О.Н., Титов А.Ф.

Анализ отобранных форм овсяницы луговой на заморозкоустойчивость: Тез. докл. научн. конференции биологов Карелии, посвященной 250-летию Академии наук СССР. Физиология, биохимия и генетика растений. - Петрозаводск, 1974. - С.72.

8. Шульц В., Уикер Ф. Радиоэкологические методы. - М.: Мир, 1985. - 306 с.

9. Apirion D., Zohary D. Chlorophyll lethal in natural populations of the orchard grass (*Dactylis glomerata* L.). A case of balanced polymorphism in plants // Genetics. - 1961. - V.46. - N 4. - P.393-398.

10. Holm G. Chlorophyll mutations in barley // Acta Agr. Scand. - 1954. - P.457-471.

11. Ichikawa S. Somatic mutation at low levels of chronic gamma-ray exposures in *Tradescantia* stamen hairs // Japan. J. Genetics. - 1971. - V.46. - N 6. - P.371-381.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О КОМБИНИРОВАННОМ ВЛИЯНИИ ИЗОТОПОВ УРАНОВОЙ СЕРИИ НА WAХУ-ЛЮКУС ЯЧМЕНЯ

А.А.Хомиченко, В.И.Шершунова

Отдельные территории в местах складирования отходов уранодобывающей промышленности в настоящее время отличаются повышенным уровнем радиации. Такие территории можно использовать в качестве экспериментальных участков для изучения воздействия повышенного уровня радиации на живую природу.

Ниже приводятся результаты изучения мутагенных эффектов у растений, выращиваемых на территории старого урано-радиевого хвостохранилища.

Материалы и методы

Общий радиационный фонд на площадке, где проводились работы, достигает 2-2,5 мР/ч. Содержание радиоизотопов в почвенной смеси, обогащенной урано-радиевой породой, превышало кларковые значения на два порядка. Концентрации этих радионуклидов в растениях овсяницы луговой, произраставших на этом участке, превышали контрольные значения в среднем в 5 (для U-238) и 20 (для Ra-226) раз [5].

Приземный воздух экспериментального участка содержит продукты распада материнских изотопов, среди которых существенна доля Rn-22, Po-210 и других радионуклидов. Характеристика радиационной обстановки на опытном участке дана в ряде работ [2, 5]. Химическое загрязнение, внесенное при промышленной обработке породы, носит весьма сложный характер.

Контрольный участок с уровнем содержания естественных

радионуклидов, приближающимся к кларковым, расположен в небольшом удалении от опытного участка.

При изучении эффектов, вызываемых слабыми мутагенными факторами, решающее значение имеет правильный подбор объектов исследования и тест-систем. В нашем случае использована генетическая тест-система "ваху-мутация в пыльцевых зернах ячменя", детально описанная в работе [7]. Суть системы состоит в способности выявлять мутантные пыльцевые зерна, приобретающие в растворе Люголя красновато-бурую окраску, в отличие от пыльцы дикого типа, окрашиваемой в темно-синий цвет.

В работе использована мутантная линия ячменя "ваху", отличающаяся повышенной радиочувствительностью и более высоким уровнем спонтанного мутирования [3].

Колосья растений собирали в стадии цветения. Фиксацию колосьев и учет мутаций проводили по методике Эрикссона [8]. Оценивали фенотипическое состояние пыльцы (размер, форму и т.д.). Учитывали фертильность (шт на 1 пыльник) и стерильность (%) пыльцевых зерен. Достоверность различий учитывали с помощью критерия t (для мутагенных эффектов с учетом величины φ (фи)) при $P < 0,05$ [4].

Результаты и обсуждение

Результаты анализа мутабельности и качества пыльцы ячменя представлены в таблице.

Исследования показали, что частота обратных ваху-мутаций у растений ячменя, произрастающих на участке с повышенным уровнем радиации, более чем в два раза, с вероятностью $P < 0,05$, выше таковой у растений на контрольном участке ($14 \cdot 10^{-5}$ против $5 \cdot 10^{-5}$). По приблизительным подсчетам, число фертильных пыльцевых зерен на пыльник у растений, произраставших в условиях урано-радиевого участка, оказалось достоверно ниже, чем у растений в контроле. При этом пыльца опытных растений была низкого качества: сморщенная, неправильной формы, мелкая, полустерильная.

По фенологическим наблюдениям опытные растения созревали значительно быстрее контрольных. На момент сбора колосьев в пыльниках контрольных растений имелась большая доля незрелой пыльцы, поскольку многие зерна плохо прокрашивались.

Частота обратных ваху-мутаций
и качество пыльцы у ячменя,
произрастающего на экспериментальном участке
в условиях хронического облучения

Вариант	Мощность экспозици- онной дозы, мкР/ч	Число про- смотренных пыльцевых зерен	Частота ревер- сий, $n \cdot 10^{-5}$	Число фер- тильной пы- льцы на пыль- ник, шт
Хроническое облучение	2500	234929	14,0	1515,6±106
Контроль	40	111749	5,4	2031,8±156

Увеличение числа реверсий в пыльцевых зернах ячменя в условиях радиоактивного загрязнения, возможно, связано с мутагенным действием повышенных концентраций радионуклидов, содержащихся в почвенном субстрате опытной площадки. Полученные результаты согласуются с данными других авторов. Так, было отмечено удвоение частоты мутаций ячменя по этой же тест-системе при хроническом облучении вегетирующих растений (мощность дозы 0,025-0,1 Рад/сут) [9].

Как было отмечено выше, загрязнение носит многокомпонентный характер. Радиационная обстановка осложняется тем, что тяжелые естественные радионуклиды (главным образом уран) могут оказывать токсическое действие. Известно, что соли урана высокотоксичны и проявляют мутагенное действие [5], не исключена и возможность синергизма при действии солей тяжелых металлов и радиации [10].

Попытка оценить вклад внешнего гамма-облучения в исход ваху-мутаций у ячменя, выращиваемого на этом же участке, была предпринята ранее [6].

Было показано, что чисто внешнее гамма-облучение ячменя не вызывает достоверного повышения уровня мутаций, хотя и наблюдалась тенденция к увеличению их количества.

В нашем опыте приходится говорить о сочетанном действии внутреннего и внешнего облучения, а также токсических веществ - урана и химических соединений антропогенной природы, присутствующих в субстрате.

В связи с этим планируется продолжение опытов с целью определения мутагенного влияния внутреннего облучения на ваху-локус ячменя за счет инкорпорированных тяжелых естественных радионуклидов, в условиях минимального внешнего гамма-фона. Это представляется необходимым для вычленения основных мутагенных факторов, действующих на данной местности, и уточнения вклада в наблюдаемые эффекты каждого из них.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // *Агрехимия*. - 1985. - №6. - С.90-100.
2. Уровень хромосомных аномалий в природной популяции *Vicia cracca* L. в условиях экспериментального урано-радиевого загрязнения / О.Н.Попова, В.И.Шершунова, Р.П.Коданева, А.И.Таскаев, В.С.Никифоров // *Радиобиология*. - 1984. - Т.24. - №3. - С.397-400.
3. Щербаков В.К. Мутации в эволюции и селекции растений. - М.: Колос, 1982. - 328 с.
4. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 160 с.
5. Попова О.Н., Шершунова В.И. Наблюдения за качеством семян овсяницы луговой, интродуцированной на участке с повышенным содержанием в почве $U-238$ и $Ra-226$ // *Радиобиология*. - 1987. - Т.27. - №3. - С.400-404.
6. Попова О.Н., Шершунова В.И. Частота ваху-мутаций в пыльцевых зернах ячменя, выращиваемого в условиях хронического облучения малыми дозами // *Генетика*. - 1981. - Т.17. - №7. - С.1229-1233.
7. Eriksson G. The waxy character // *Hereditas*. - 1969. - V.63. - N 1-2. - P.160-204.
8. Eriksson G. Radiation induced raversions of a waxy allele in barley // *Radiation Botany*. - 1962. - N 2. - P.35-39.
9. Nettancourt P., Eriksson G., Puite K. Effect of low doses by different types of radiation on the waxy locus in barley and maize // *Hereditas*. - 1977. - V.85. - N 1. - P.89-100.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ
РЕАКЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
НА РАДИАЦИОННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

Г.М. Козубов

Проведенные в конце 50-х - начале 60-х годов радиоэкологические исследования выявили исключительно высокую радиочувствительность хвойных растений, особенно сосен различных видов [1]. В дальнейшем путем экспериментального воздействия мощными источниками ионизирующего излучения на биогеоценоз было установлено, что хвойные леса являются одним из наиболее радиочувствительных природных образований биосферы [2]. Изучение радиустойчивости семян древесных растений, которые обладают большей резистентностью, чем вегетирующие растения, также подтвердило высокую радиочувствительность хвойных. Так, для семян ели обыкновенной летальная доза составила 50, а для сосны обыкновенной 100 Гр [5, 7].

К настоящему времени накоплено большое число фактов, подтверждающих высокую радиочувствительность хвойных, однако лишь в отдельных работах предприняты попытки дать объяснение этому феномену. По мнению Спэрроу с сотр., высокая радиочувствительность хвойных в значительной мере обусловлена их крупными хромосомами и высоким содержанием ДНК в ядре [10]. Предпринимались попытки связать радиочувствительность растений с их филогенетическим положением: по мнению ряда авторов, менее продвинутые в эволюционном развитии таксоны отличаются пониженной радиустойчивостью [3, 5, 7]. Однако экспериментальные данные

показали, что, например; мхи и лишайники, относящиеся к примитивным высшим растениям, имеют весьма высокую радиочувствительность [1]. Анализ имеющейся радиобиологической литературы показывает, что какого-либо однозначного объяснения высокой радиочувствительности хвойных растений до сих пор нет. Лесные биогеоценозы, доминантами которых в северном полушарии в основном являются хвойные древесные растения, играют большую средорегулирующую роль, в том числе и в накоплении, перераспределении и трансформации радионуклидов как при глобальном, так и локальном радиоактивном загрязнении.

Общие закономерности механизмов радиационного воздействия на растительные организмы подробно рассмотрены в фундаментальной сводке Д.М.Гродзинского [3]. Наиболее интересны приведенные автором данные по физиолого-биохимическим и структурно-молекулярным реакциям растительного организма на облучение. Одним из характерных начальных эффектов облучения является изменение проницаемости биологических мембран, что, по-видимому, связано с нарушением их макромолекулярного строения. Весьма активны в облученных клетках продукты радиолитиза воды, которые могут выступать как сильные окислители или восстановители в биохимических реакциях.

Особую роль в развитии лучевого поражения клетки играют изменения в структуре макромолекул нуклеиновых кислот, выражающиеся в нарушении отдельных нуклеотидов и углеводных компонентов, в разрушении дуплетной структуры ДНК, в ослаблении ДНК-гистоновых связей. Определенные нарушения в структуре и функции белков также были отмечены после их облучения. Ионизирующее облучение оказывает значительное влияние на липидный обмен в клетках растений, особенно при развитии цепных автоокислительных реакций, в результате которых образуются карбонилы, альдегиды, кетоны, спирты. Многие из этих соединений токсичны для растительных клеток. Облучение вызывает нарушение фитогормонального статуса растений, причем зачастую нарушения в гормональном обмене оказываются неадекватными прямым воздействию излучения, а, вероятно, являются следствием влияния радиации на структуры, определяющие синтез фитогормонов.

Изучение механизмов радиационного воздействия на растительные организмы имеет общеприкладное значение, так как большинство приспособительных реакций часто носит неспецифический универсальный характер, а проблема устойчивости растений - одна из основных в растениеводстве, в том числе и в лесовыращивании.

Комплексные исследования лесов в районе аварии на Чернобыльской АЭС, проведенные в 1986-1992 гг., подтвердили высокую радиочувствительность хвойных фитоценозов. Изучение особенностей морфогенеза, динамики ростовых и репродуктивных процессов позволило выявить определенные морфофункциональные закономерности в реакции сосны и ели на острое и хроническое облучение.

Изучение морфофункциональных особенностей реакции хвойных растений на радиационное воздействие в районе аварии на Чернобыльской АЭС показало, что в послеварийный период можно выделить три основных периода.

Первый период - мощное острое облучение, при котором преобладало активное биологическое воздействие короткоживущих радиоизотопов (с 26 апреля по 10-15 мая 1986 г.).

Второй период - хроническое облучение при значительных мощностях ионизирующего излучения (с середины мая до конца вегетационного периода 1986 г.), в начале которого преобладали явления ингибиции роста, в ряде случаев полное подавление новообразовательных процессов, некроз точек роста и молодых побегов, отмирание ослабленных деревьев. Во второй половине этого периода начались восстановительные процессы - заложение замещающих точек роста, рост укороченных и вторичных побегов, разрастание боковых побегов.

Третий период - хроническое облучение в сравнительно малых дозах, характеризующийся быстрым нарастанием активности репарационных процессов, интенсификацией роста вегетативных органов, восстановлением репродуктивной деятельности. Этот период завершился нормализацией жизнедеятельности дерева. Начало данного периода относится к весне 1987 г., у большинства пораженных насаждений он завершился уже в 1989-1990 гг. [8].

Следует отметить, что подобные этапы характерны для насаждений, сохранивших свою жизнеспособность при поглощенных дозах - в среднем 10-20 - 40 Гр. При более высоких поглощенных дозах - 50-70 Гр и выше, второй этап в хвойных насаждениях чаще всего происходил вяло и завершался на 2-й-3-й год усыханием пораженных древостоев.

Высокая радиочувствительность хвойных растений, как отмечалось выше, до сих пор не получила какого-либо однозначного объяснения. Морфофункциональные исследования особенностей жизнедеятельности хвойных в районе аварии на ЧАЭС и анализ имеющейся литературы позволяют высказать по этой проблеме приведенную ниже рабочую гипотезу.

Феномен высокой радиочувствительности хвойных обусловлен, по всей вероятности, их структурно-метаболическими особенностями: во-первых, значительными размерами ядерно-хромосомного комплекса при высоком содержании нуклеопротеидов и, во-вторых, доминированием липидного обмена практически во всех жизненно важных звеньях метаболизма. С белково-нуклеиновым и липидным обменом у хвойных тесно связана динамика системы эндогенных фитогормонов. Определенные "перекосы", вызываемые ионизирующим излучением в данной триаде, приводят к запуску серии процессов, приводящих к снижению устойчивости хвойных растений.

Особую роль в регуляции ростовых процессов у хвойных растений играет абсцизовая кислота (АБК), которая может вызывать временные сдвиги в динамике роста, ингибировать активность РНК- и ДНК-полимераз, что в свою очередь приводит к подавлению синтеза нуклеиновых кислот и снижению активности белкового обмена. Максимум содержания АБК у хвойных растений наблюдается при стрессовых ситуациях [9]. Большинство морфофункциональных отклонений в ростовых процессах, выявленных у сосны и ели при радиационном воздействии, во многом адекватны реакциям, вызываемым АБК при экзогенном воздействии. По всей вероятности, многие пострадавшие ростовые эффекты у хвойных растений связаны с резким возрастанием в их тканях содержания этого фитогормона.

Практически все ткани хвойных, в том числе и меристематические, богаты различными формами липидов.

Известно, что радиационное воздействие на жирные кислоты и эфирные масла часто приводит к запуску антиокислительных процессов [6]. Электронно-микроскопические исследования хвои сосны и ели в районе аварии на Чернобыльской АЭС, как уже упоминалось, показали, что при поглощенных дозах 10-15 и 20-25 Гр происходит активный распад мембранных структур в хлоропластах, митохондриях и частично мембран эндоплазматического ретикулума, что обуславливается прежде всего деструкцией фосфолипидно-белкового комплекса.

В радиобиологической литературе, как уже упоминалось, неоднократно приводились данные о взаимосвязи радиочувствительности тканей различных организмов с размерами хромосом и объемом хроматина. Облучение ядерных структур, особенно белково-нуклеинового комплекса, во многом определяет ход пострадиационных процессов. Все хвойные растения, особенно сосна и ель, характеризуются крупными хромосомами и высоким содержанием ДНК на ядро и на хромосомный набор [4].

Следует отметить, что при облучении разрывы водородных связей и денатурация ДНК происходят при достаточно высоких мощностях поглощенных доз [3]. При дозовых нагрузках от 10-20 до 80-100 Гр, отмеченных при Чернобыльской аварии, более вероятны нарушения связи белок-нуклеиновая кислота. Нарушение этих связей может приводить к заметным сдвигам в "работе" генома, что в свою очередь проявляется в аномалиях при морфогенезе в виде различных морфозов, атаксизмов, реверсий в сексуализации почек и т.д.

Нарушения в процессах морфогенеза, особенно в период активных новообразований, на фоне сдвигов в гормональной системе - возрастание ингибирующего воздействия АБК, способность подавлять синтез нуклеиновых кислот и индолилуксусной кислоты (ИУК), а также деструкция липидов, в том числе фосфолипидов мембран, приводят при остром облучении к некрозу новообразовательных тканей и активно растущих молодых побегов. Все эти явления характерны для первого периода после аварии.

Массовый некроз меристематических тканей и молодых побегов, являющихся местом синтеза и перераспределения индолилуксусной кислоты, приводит к резкому снижению активности этого гормона роста, что также повышает ин-

гибирующую роль абсцизовой кислоты. В конечном счете эти взаимосвязанные явления в метаболизме хвойных растений приводят к быстрому нарастанию радиационного стресса. Растения с пониженной энергией роста и молодые растения, у которых наиболее высокое удельное содержание образовательных и растущих тканей, оказываются наиболее радиочувствительными и погибают при дозовых нагрузках, характерных для зоны сублетального поражения сосны обыкновенной.

В посткритический момент (во втором периоде), через 1-1,5 месяца после острого облучения у деревьев, сохранивших свою жизнеспособность, начинаются репарационные процессы, происходит интенсивное заложение крупных боковых почек, причем их количество на одном побеге может достигать 15-25 и более. В этот же период активизируется деятельность латеральной меристемы, быстро возрастает объем меристематических тканей, продолжается поступление метаболитов от корневых систем. Подобные процессы приводят к активизации синтеза ИУК и снижению ингибирующего воздействия АБК, значительная часть которой уже включилась в процессы метаболизма и дезактивировалась.

Преобладание стимуляторов роста на фоне снижения мощности внешнего и внутреннего облучения приводит к активизации белково-нуклеинового комплекса, стабилизации липидного обмена. Нормализуется работа генома, хотя влияние радиации на ранние процессы инициации в новообразовательных тканях еще не устраняется. В связи с этим наибольший спектр морфогенетических аномалий проявляется во втором вегетационном периоде - весной 1987 г., т.е. в начале третьего послеаварийного периода.

Установленные морфофункциональные закономерности в реакции хвойных растений на облучение позволили составить гипотетическую схему, на которой отражены основные этапы прохождения репарационных процессов после острого облучения (рис.). Данная схема, безусловно, не дает полной картины радиационного воздействия на хвойные растения. Многие стороны морфофизиологических процессов, происходящих при этом, не отражены. Одна-

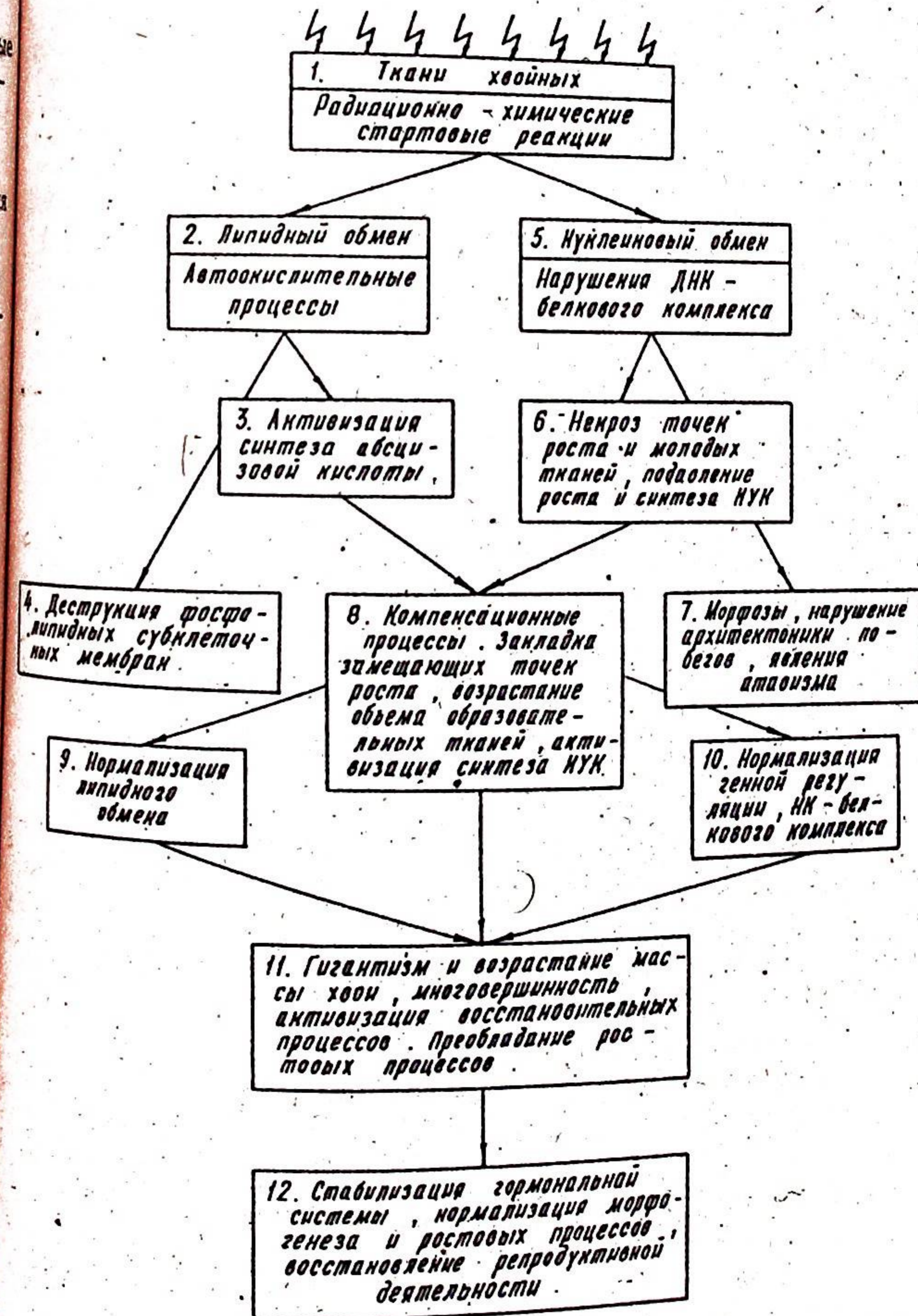


Рис. Гипотетическая схема реакции хвойных растений на остро-хроническое облучение в дозах, вызывающих сублетальное поражение сосны (20-40 Гр), на примере аварии на Чернобыльской АЭС.

Этапы 1-4 и 5-6 характерны для первого поставарийного периода с мощным острым облучением (26 апреля - 10-15 мая 1986 г.). Этапы 4, 7-8 протекают при высоких дозах хронического облучения во втором периоде, сопровождающемся интенсификацией восстановительных процессов (10-15 мая - октябрь 1986 г.). Этапы 9-12 проходят при хроническом облучении в сравнительно малых дозах. На этих этапах осуществляются основные репарационные процессы, завершающиеся нормализацией жизнедеятельности деревьев (апрель 1987 г. - осень 1989-1990 гг.).

ко предлагаемая рабочая гипотеза может послужить, по нашему мнению, научно-теоретической основой для проведения комплексных исследований по экспериментальной проверке высказанных выше положений об особенностях реакции хвойных растений на радиационный стресс. Положения подтверждают высказанную ранее А.М.Кузиным [6] структурно-метаболическую теорию радиочувствительности, согласно которой последняя определяется объемом и структурой генетического аппарата, активностью защитных и репарационных систем, общей устойчивостью организма, особенностью метаболизма, в том числе углеводного и липидного обменов.

В приведенной выше гипотетической схеме не учитывалась индивидуальная изменчивость деревьев по радиочувствительности, которая во многом обусловлена генетически и требует специального изучения. Однако исходя из положения о неспецифичности воздействия большинства экстремальных факторов на живые организмы, следует ожидать, что индивидуальная радиорезистентность отдельных деревьев во многом обусловлена их жизнеспособностью, повышенной энергией роста и общей устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды, высокой активностью метаболических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексахин Р.М. История лесной радиоэкологии, ее достижения и некоторые нерешенные задачи. - М.: Гидрометиздат, 1979. - С.6-26. (Труды ИПГ; Вып.38).
2. Действие острого гамма-облучения на лесной биогеоценоз / Р.Т.Карабань, Н.Н.Мищенко, Б.С.Прис-тер и др. // Там же. - С.27-52.
3. Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. - Киев: Наукова думка, 1989. - 384 с.
4. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). - Л.: Наука, 1986. - 192 с.
5. Кудинов М.А. Внешняя среда и формирование устойчивости у древесных растений. - Минск: Наука и техника, 1986. - 167 с.
6. Кузин А.М. Структурно-метаболическая теория в радиобиологии. - М.: Наука, 1986. - 286 с.
7. Преображенская Е.И. Радиоустойчивость семян растений. - М.: Атомиздат, 1971. - 232 с.
8. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС / Под ред. Г.М.Козубова и А.И.Таскаева. - Сыктывкар, 1990. - 136 с.
9. Федорова А.И. Фитогормоны и рост дерева. - Новосибирск: Наука, 1982. - 149 с.
10. Sparrow A.H., Rogers A.F., Schwem-mers S.S. Radiosensitivity studies with woody plants // Radiation Botany. - 1968. - Vol.8, N 2. - P.149-186.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ
ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ
В ЗОНЕ АНТРОПОГЕННОЙ РАДИОНУКЛИДНОЙ АНОМАЛИИ

М. В. Сурсо

Ель европейская в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС представлена лишь фрагментарно в виде немногочисленных культур различного возраста. Естественные древостои эта порода здесь не образует. Вместе с тем, исследования отдельных авторов показали, что ель обладает более высокой, по сравнению с сосной обыкновенной, радиочувствительностью [1, 2]. Реакции ели на радиоактивное загрязнение более разнообразны, чем у сосны, что позволяет говорить об ее меньшей устойчивости к ионизирующему излучению при дозах, не вызывающих у сосны обыкновенной каких-либо видимых эффектов.

Авария на четвертом энергоблоке ЧАЭС 26 апреля 1986 г. пришлась на период активных ростовых процессов у ели в данном регионе. Это в целом обусловило поставленную картину развития ассимиляционного аппарата ели на участках, подвергавшихся значительному радиоактивному воздействию. В 1986 г. при поглощенной дозе 0,7-2,0 Гр гамма-излучения у ели, по данным Г.М. Козубова и др. [2], сформировалась укороченная ланцетовидная хвоя при общем снижении линейного прироста побегов, произошло заложение большого количества боковых почек на центральном побеге и наблюдался вторичный рост побегов. При более высоких дозах облучения происходило отмирание апикальных меристем побегов и их гибель. В 1987 г. на многих деревьях, подвергнувшихся значительному облучению в 1986 г., наблюдалось формирование очень крупной ("гигантской") хвои, имевшей своеобраз-

ное анатомическое строение, а с 1988 г. происходила постепенная нормализация вновь формирующегося ассимиляционного аппарата, при этом "доаварийная" хвоя быстро осыпалась, что приводило к формированию своеобразной архитектоники кроны. Часть деревьев ели, особенно в молодых культурах, ослабленных значительными дозами облучения и имевших существенные повреждения ассимиляционного аппарата, полностью погибли.

Материал и методика

Стремительное поставарийное развитие событий, обусловленных снижением мощности экспозиционных доз (МЭД) в форме логарифмической кривой, вызывало необходимость изучения особенностей ростовых процессов у ели в условиях постоянной, или, при невозможности соблюдения данного условия, медленно снижающейся МЭД. С этой целью в 30-километровой зоне ЧАЭС осенью 1990 - весной 1991 гг. на участках с различной мощностью МЭД были заложены опытные культуры ели европейской. В качестве посадочного материала использовались 6-летние саженцы ели из временного питомника на левом берегу р. Припять, приблизительно в 1,5-2 км от КПП "Парьшев". Ниже приводится краткая характеристика опытных участков.

Участок 1 - условный контроль. Находится на левом берегу р. Припять в 1,5-2 км от КП "Парьшев". Посадка проводилась осенью 1990 - весной 1991 гг. Участок сильно задернен, хорошо дренирован, почва - легкий суглинок. МЭД гамма-излучения на почве не превышала 0,05 мР/ч. Высажено 452 растения.

Участок 2 - базисный питомник Ново-Шепеличского лесничества в 5 км к западу от АЭС. Почва супесчаная, сильно минерализованная, гумусовый горизонт отсутствует, задернение слабое, напочвенный покров представлен в основном ксерофитными видами. Посадка осуществлялась весной 1991 г. МЭД в том году в среднем составляла 5-7 мР/ч, в 1992 - 4-5 мР/ч. Высажено 216 растений.

Участок 3 расположен около железнодорожного переезда в 1,0 км от четвертого блока ЧАЭС и по лесорастительным условиям близок к участку 2. Посадка проводилась осенью 1990 г. Высажено около 500 елей.

Участок 4 расположен в районе бывшего п. Янов, при-

лизительно в 2-2,5 км к западу от ЧАЭС, на границе с "рыжим" лесом. Задернение сильное. Посадка осуществлялась весной 199 г. МЭД в 1991 г. составляла 35-45 Мр/ч, в 1992 - около 30 Мр/ч. Высажено 150 растений.

Участок 5 находится в 15-20 м от участка 4. Почва супесчаная, временами наблюдается избыточное увлажнение, задернение сильное. Посадка 182 елей проводилась осенью 1990 - весной 1991 гг. МЭД в 1991 году составляла 60-80 Мр/ч, в 1992 - 35-40 Мр/ч.

На всех участках посадка осуществлялась под меч Колесова без подготовки почвы, по схеме 1,0x2,0 м. Высаженные растения этикетировались, ряды маркировались. Измерения МЭД внешнего гамма-излучения на поверхности почвы проводили при помощи аттестованных дозиметров типа ДП-5А. Осенью у каждого живого растения измеряли высоту, линейный прирост центрального побега, определяли сохранность культур, общее состояние каждого сохранившегося деревца (многопочечность, многовершинность, отмирание центрального побега, израстание почечных чешуй и т.д.). Все данные обрабатывались общепринятыми в вариационной статистике методами по стандартным программам для микрокалькуляторов "Электроника МК-56" [3].

Результаты и обсуждение

Двухлетние наблюдения за ростом культур показали, что на радиоактивно загрязненных участках наблюдалось заметное снижение линейного прироста (см. таблицу).

Зависимость линейного прироста от МЭД достаточно хорошо аппроксимируется уравнением прямой (рис. 1). Для прироста 1991 г. уравнение регрессии имеет следующий вид: $y = 3,65 - 0,038x$, основная ошибка уравнения $\pm 0,335$, остаточная дисперсия 0,056. Для прироста 1992 г. $y = 3,21 - 0,84x$, основная ошибка уравнения $-0,474$, остаточная дисперсия 0,112. Отрицательная связь между линейным приростом и МЭД очень высока. Для прироста 1991 г. коэффициент корреляции между этими показателями $r = -0,976 \pm 0,023$, достоверность коэффициента корреляции - 41,8; для прироста 1992 г. $r = 0,969 \pm 0,031$, достоверность коэффициента корреляции - 31,5. Таким образом, линейный прирост у молодых саженцев ели может служить оптимальным индикатором плотности радиоактивного загрязнения почвы.

Показатели линейного прироста в культурах ели европейской в зависимости от мощности экспозиционной дозы (МЭД)

Номер участка	МЭД, Мр/ч	Статистические показатели				
		\bar{X} , см	$\pm m_x$, см	b , см	C , %	P , %
Исходные показатели роста саженцев (1990 г.)						
1	-	19,1	0,34	7,18	37,5	1,76
2	-	21,2	0,49	7,24	34,1	2,33
3	-	17,8	0,46	6,24	35,0	2,59
4	-	21,6	0,52	6,36	29,5	2,42
5	-	18,4	0,55	7,37	40,0	2,97
Прирост 1991 г.						
1	0,03	3,7	0,09	1,77	52,6	2,75
2	5-7	3,2	0,18	1,44	45,3	5,54
3	35-45	2,5	0,09	1,01	40,5	3,78
4	60-80	0,8	0,07	0,91	119,2	9,52
Прирост 1992 г.						
1	0,03	3,1	0,20	2,75	88,0	6,29
2	4-5	3,1	0,15	2,03	64,4	4,76
3	25-30	0,4	0,10	0,81	189,0	24,4
4	35-40	0,4	0,07	0,63	175,9	21,0

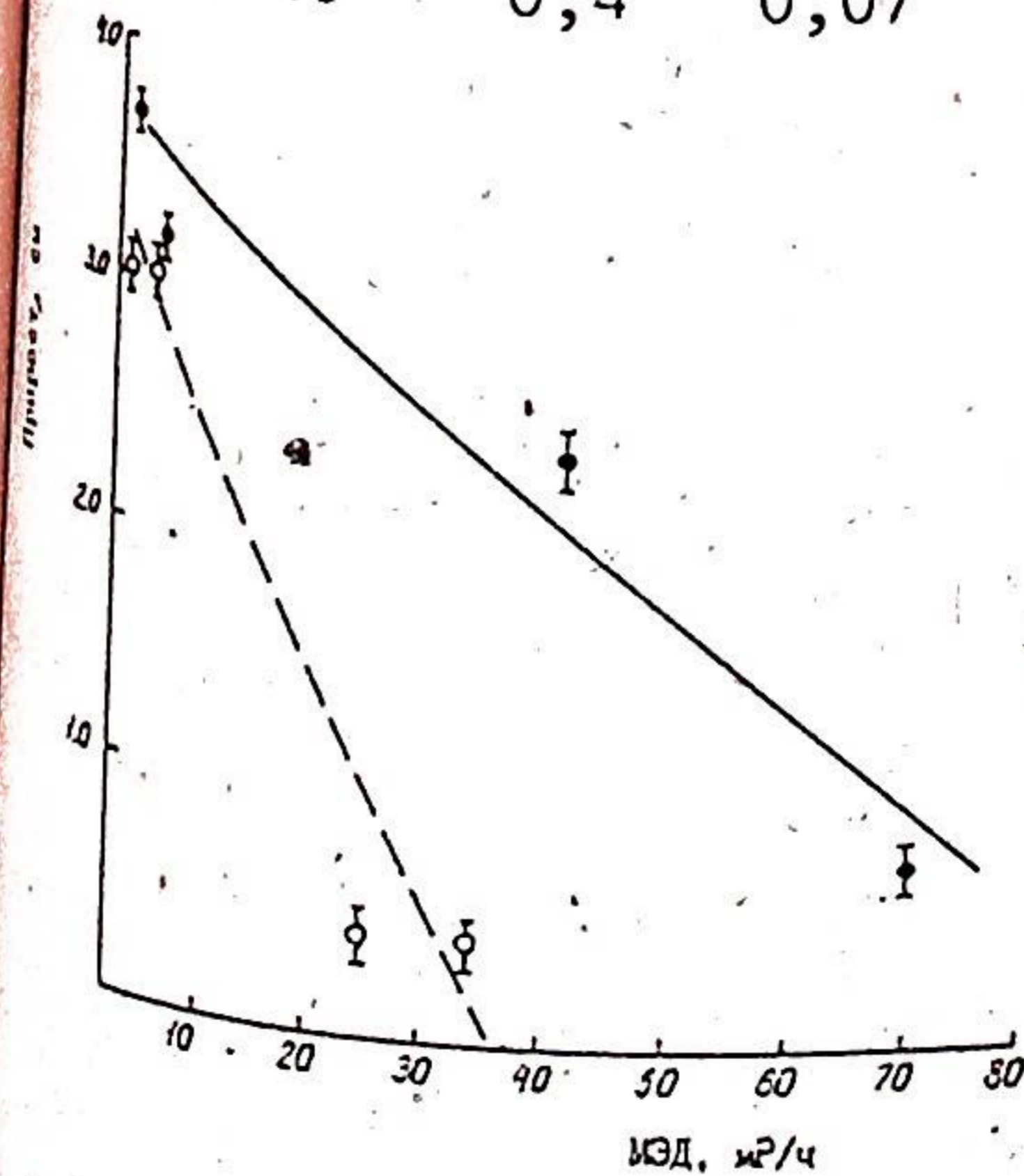


Рис. 1. Зависимость линейного прироста ювенильных растений ели от МЭД в 1991-1992 гг.

Различия в угле наклона регрессионных прямых, построенных для приростов 1991 и 1992 гг., по-видимому, объясняются тем, что в 1991 г. несмотря на высокие дозы облучения на "грязных" участках, реализовался потенциал роста, заложенный еще в 1990 г. при выращивании саженцев на относительно "чистом" субстрате. Количество хвоинок на побегах было детерминиро-

вано при заложении почек, сформировавшихся осенью 1990 г. Однако в вегетационный период 1991 г. на загрязненных участках рост хвои и побегов ингибировались ионизирующим излучением в зависимости от МЭД. Особенно короткая хвоя (по длине в 2-3 раза уступающая контролю) сформировалась на деревцах, развивавшихся при МЭД 60-80 мР/ч. У части высаженных растений линейный рост побегов вообще отсутствовал, хотя они и сохранили жизнеспособность. В 1992 г. при высоких МЭД (30 мР/ч и выше) произошло резкое снижение линейного прироста. Побеги у многих саженцев или вообще не тронулись в рост, или имели очень незначительный прирост (0,3-2,0 мм), с одной или несколькими хвоинками. Сильно укороченные побеги 1991 г. обычно были густо охвоены, и хвоя оказалась более жесткой и короткой по сравнению с контролем.

Осенью 1992 г. на участке 5 у части высаженных растений было отмечено заложение большого количества боковых почек на наиболее развитых побегах как текущего, так и прошлого года, наблюдались израстающие почечные чешуи, гибель центрального побега и многовершинность, осыпание хвои предыдущего (1991) года и более старших возрастов, что приводило к оголению нижней части стволика. Некоторые характерные морфологические аномалии у саженцев ели показаны на рис. 2.

Выводы

В посадках ели, подвергавшихся хроническому облучению, установлены закономерности, характерные для ели при радиационных воздействиях в районе аварии в 1986-1987 гг., за исключением "гигантизма" хвои. Последнее, по-видимому, объясняется тем, что мощности острого облучения в 1986 г. на наиболее загрязненных участках быстро снизились. В 1990-1991 гг. МЭД практически оказались близкими, и радиационный пресс оставался довольно мощным в оба вегетационных периода.

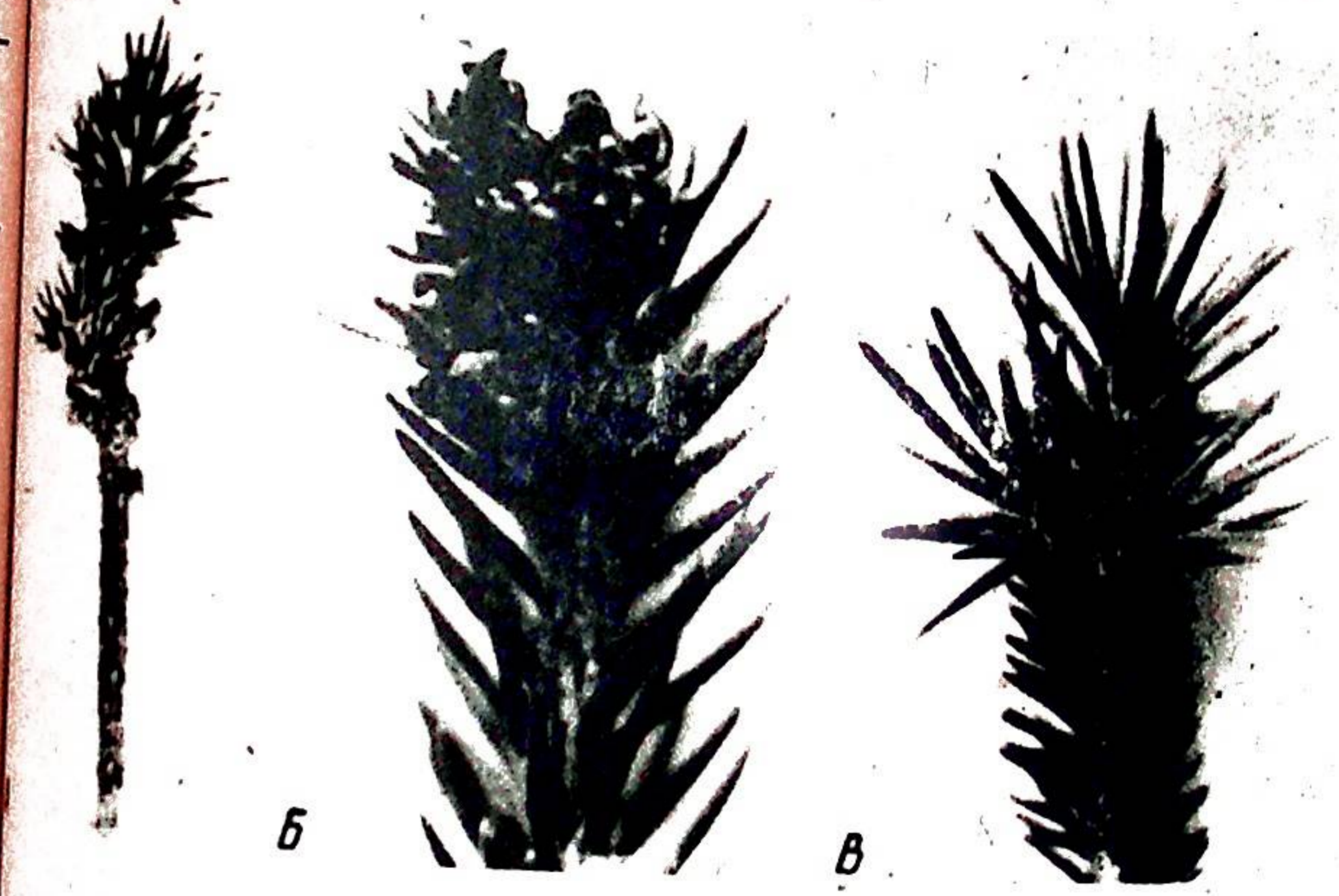


Рис. 2. Морфологические изменения вегетативных побегов ели европейской в результате хронического облучения. А - оголение нижней части стволика вследствие осыпания хвои старше одного года; Б - многовершинность центрального побега, элиминация апекса центрального побега; В - укрупненная хвоя на сильно укороченных побегах в 1992 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кудинов М.А. Внешняя среда и формирование устойчивости у древесных растений. - Минск: Наука и техника, 1986. - 167 с.
2. Радиационное воздействие на хвойные леса в зоне аварии на Чернобыльской АЭС/ Под ред. Г.М.Козлова, А.И.Таскаева. - Сыктывкар: Коми науч. центр УАИ СССР, 1990. - 136 с.
3. Третьяков А.М., Бахтин А.А. Статистическая обработка опытных данных на ЭКВМ "Электроника-56" (методические указания для пользования программными). - Архангельск: Ин-т леса и лесохимии, 1985. - 40 с.

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЛИСТА БЕРЕЗЫ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ РАДИАЦИОННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Н. В. Ладанова

Настоящая работа посвящена изучению ультраструктуры листового аппарата березы, испытывающей многолетнее хроническое облучение в 30-км аварийной зоне Чернобыльской АЭС. В отличие от сосны и ели, у которых листовой аппарат подвергся в этих условиях обстоятельному электронно-микроскопическому исследованию [2, 3, 5], структурная организация мезофилла в листьях березы осталась практически неизученной. Вместе с тем у широко представленного здесь вида — березы повислой — на отдельных участках аварийной зоны встречались случаи морфозов листьев, а также ряд структурных изменений в них [7, 8]. Поэтому изучение ультраструктуры ассимиляционной ткани листа березы при хроническом радиационном воздействии представлялось весьма целесообразным. Ниже излагаются результаты такого исследования.

Материал и методика

Образцы листьев березы были взяты на участке с летальным поражением сосны, расположенном в 2 км от ЧАЭС по "западному следу". Мощности экспозиционных доз на участке составили на 01.05.87 г. 30-40 мР/ч. При средней продолжительности жизни листа березы 5-6 месяцев поглощенная доза за вегетационный период 1992 г. составила около 15 Гр. Возраст изучаемых деревьев 5-6 лет. Листья брались в средней части кроны с юго-западной стороны. Для электронно-микроско-

пических исследований было зафиксировано три варианта листьев: а) укрупненные листья, в 1,5-2 раза по размерам превышающие нормальные листья березы; б) мелкие листья, в 1,5-2 раза меньше обычных; в) хлорозные листья, нормальные по размерам, но отличающиеся наличием по периферии листа широкой желтой каймы (фиксирувалась средняя зеленая часть листа). При подготовке материала для исследований использовались стандартные методики с заливкой объектов в эпон. Изучение и съемку микропрепаратов проводили на электронном микроскопе "Тесла БС-500".

Результаты и обсуждение

В отличие от хвойных растений, мезофилл листьев березы подразделяется на палисадную и губчатую ткань. В норме, в зависимости от условий места произрастания, палисадный мезофилл может состоять из одного-двух слоев клеток, расположенных перпендикулярно верхней эпидерме. По данным Л. В. Талалуевой и Н. Е. Коченко [6], изучивших анатомическое строение листа видов берез, у большинства видов палисадная ткань состояла из двух слоев и состояла из вытянутых, плотно сомкнутых клеток. Губчатая ткань была многослойной и состояла из 4-5 слоев удлинённых клеток (рис. 1). Также было установлено, что в условиях интенсивного освещения в южных местообитаниях у некоторых видов берез появляется третий слой палисадных клеток.

Об ультраструктуре клеток мезофилла листа березы имеются лишь единичные отрывочные данные, полученные в основном за рубежом. Наиболее полной, по нашему мнению, является работа Доджа [10], в которой описана ультраструктура мезофилла в процессе роста и старения листа березы. Однако, как уже упоминалось выше, какие-либо материалы об ультраструктуре листа березы при радиационном воздействии практически отсутствуют. Ниже приведена ультраструктурная характеристика клеток мезофилла листьев березы при хроническом воздействии ионизирующего излучения в районе Чернобыльской АЭС.

Крупные листья. Палисадный мезофилл состоит из двух слоев тонкостенных клеток. В первом слое

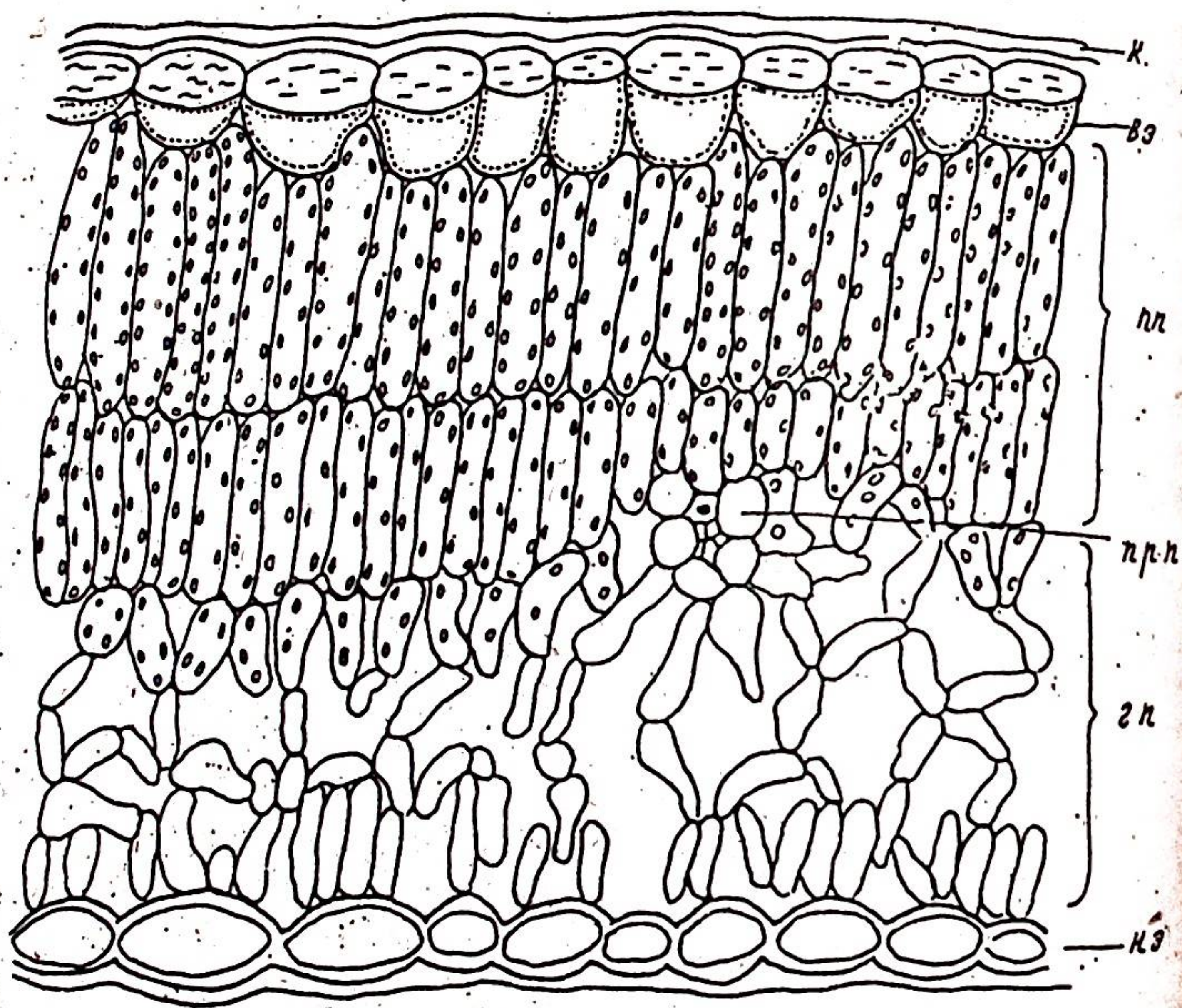


Рис. 1. Поперечный срез листовой пластинки *Betula bogysthenica* (по Л.В.Талалуевой, Н.Е.Косиченко, 1983).
 к - кутикула, вэ - верхняя эпидерма, пп - палисадная паренхима, гп - губчатая паренхима, прп - проводящий пучок, нэ - нижняя эпидерма.

клетки располагаются плотно, без межклетников. Вторым слоем более рыхлый, с небольшими межклетниками. Палисадный мезофилл имеет регулярную структуру клеток, их длина в 5-6 раз превышает ширину. Расположение органелл внутри клеток показано на рис. 2 а. В клетках мезофилла имеются небольшие вакуоли с хлопьевидными включениями. Ядро обычно расположено в центральной части клетки и имеет правильную округлую конфигурацию. Хроматин в нем дисперсный, выражен слабо, ядрышки мелкие и плотные. Довольно значительный объем цитоплазмы занимают хлоропласты, большинство из которых содержит небольшие крахмальные гранулы. Строма пластид имеет низкую электронную плот-

ность, фотосинтетические мембраны четко не выражены, в отдельных клетках палисадной паренхимы обнаруживаются хлоропласты с хорошо развитой системой тилакоидов. В них имеется большое количество гран, состоящих из 6-8 тилакоидов (рис. 2 б). В пластидах, в которых отсутствует тилакоидная система, имеются довольно крупные пластоглобулы, до 10 на срез хлоропласта. Между хлоропластами часто наблюдаются контакты, которые, возможно, образуются вследствие разрастания пластид. При этом пластиды приобретают неправильные очертания и увеличиваются в размерах.

Кроме хлоропластов, цитоплазма в клетках палисадной паренхимы в значительной мере насыщена и другими органеллами, особенно митохондриями и пероксисомами. Митохондрии имеют светлый матрикс и хорошо развитую систему крист. Однако следует отметить, что сами кристы часто не выявляются, сливаясь с электронноплотным фоном матрикса. Рибосомальная фракция представлена сравнительно небольшим числом одиночных рибосом. Эндоплазматический ретикулум четко не выражен. Во втором, более рыхлом слое палисады, имеются клетки с электронноплотной цитоплазмой. В этих осмиофильных клетках объем вакуолей увеличен и, в отличие от первого слоя палисады, заполнен танинами. В цитоплазме таких клеток хлоропласты сохраняются, однако внутренняя система мембран в них нарушена. Тилакоиды и кристы частично деструктурированы. В митохондриях система крист также нарушена.

Губчатый мезофилл состоит из клеток неправильной формы, между которыми находятся значительные воздушные полости. Почти весь объем клеток занят хлоропластами. В стромах хлоропластов имеются небольшие крахмальные гранулы, тилакоидная система не выявляется. Цитоплазма клеток губчатого мезофилла менее насыщена органеллами, чем клетки палисады. Мелкие листья. В отличие от предыдущего объекта, однослойный палисадный мезофилл имеет небольшие межклетники и более вакуолизирован. В вакуолях наблюдается большое количество таниноподобных включений, которые представляют собой мелкодисперсную электронноплотную массу, заполняющую весь объем вакуолей (рис. 3 а). Тонoplast, ограничивающий вакуоли, имеет

Рис. 2. Клетки палисадного мезофилла (а) и ультраструктура хлоропластов (б) в укрупненном листе березы повислой. Поглощенная доза 15 Гр. я-ядро, ко-клеточная оболочка, мк-межклетник, х - хлоропласт, к - крахмал, п - пластоглобулы, м - митохондрии, г - г-граны. Ув.: а - 6000; б - 16000.

звилистые очертания. Электронносветлая цитоплазма занимает сравнительно небольшой объем клеток. Хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок, часто имеют неправильную форму вследствие инвагинаций оболочек. Крахмал в них в большинстве случаев отсутствует, фотосинтетические мембраны не идентифицируются на фоне светлой стромы. В хлоропластах обнаруживаются крупные пластоглобулы, количество которых близко к их содержанию в крупных листьях (рис. 3 б).

Клетки губчатого мезофилла также весьма неоднородны по своей форме, между ними имеются большие воздушные полости. Как и палисадный, губчатый мезофилл сильно вакуолизирован. Вакуоли заполнены танинами. Хлоропласты располагаются в этих клетках неупорядоченно, форма их также разнообразна. Строма хлоропластов имеет низкую электронную плотность, тилакоидная система не выявляется.

Хлорозные листья. Палисадный мезофилл, как и в крупных листьях, двухслойный, однако второй слой клеток менее выражен. Ультраструктура палисадных клеток идентична описанному выше крупному листу, поэтому нет необходимости подробно останавливаться на их строении. Однако следует отметить, что в хлорозных листьях отмечено увеличение содержания танинов в вакуолях и возрастание размеров и количества пластоглобул в строме хлоропластов, а также значительная деструкция мембранных систем (рис. 4 а, б).

Обсуждение результатов исследований затруднено весьма ограниченным количеством работ по воздействию ионизирующего излучения на ультраструктуру тех или иных тканей древесных растений, в том числе и листовых. Имеющиеся работы посвящены, в основном, описанию структуры клеток мезофилла листопадных древесных растений в норме [1, 9, 10]. В этих публикациях

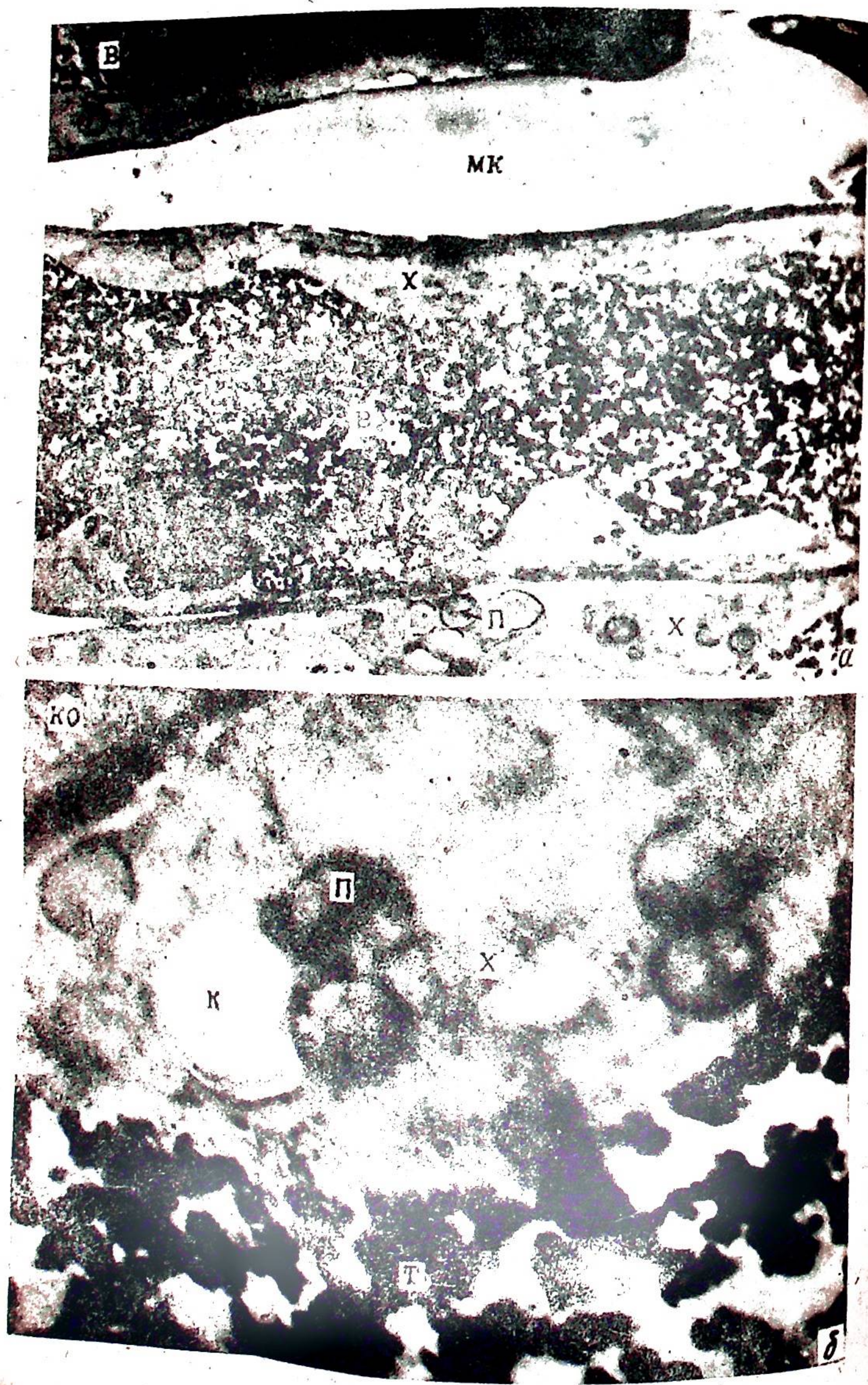


Рис. 3. Структура палисадного мезофилла (а) и хлоропласт с крупными пластоглобулами (б) в мелком листе березы. Поглощенная доза 15 Гр. в - вакуоль, - танин. Остальные обозначения те же, что на рис. 2. Ув.: а - 4 000; б - 14 000.

Ультраструктурная перестройка мезофилла рассматривается, главным образом, в связи с возрастными изменениями листа. Основными признаками старения листа березы, по данным Доджа [10], являются увеличение диаметра липидных глобул в хлоропластах, сокращение размеров самих хлоропластов и возрастание количества тилакоидов в гранах за счет слияния соседних тилакоидов.

Наиболее полная характеристика ультраструктуры хлоропластов мезофилла в процессе развития и старения листьев у видов семейства Oleaceae приведена в работе В.Гамалея и Г.В.Куликова [1]. Старение клетки, по данным, характеризуется уменьшением размеров ядра, деструкцией его содержимого. Одним из первых структурных признаков старения хлоропластов является снижение количества рибосом в них, а в дальнейшем прогрессирующее разрушение тилакоидной системы. В клетках мезофилла листьев березы, которые нами изучены, также были выявлены признаки стареющего листа: просветление нуклеоплазмы и цитоплазмы вследствие потери рибосом, увеличение объема вакуолей, накопление танинов, возрастание размеров пластоглобул в хлоропластах и т.д. Однако наряду с этим были обнаружены признаки, вызванные, видимо, воздействием ионизирующего излучения: изменение формы клеток и хлоропластов, а также разбухание пластид.

Увеличение объема хлоропластов при воздействии строго гамма-облучения в дозах 60-70 Гр на фотосинтетический аппарат березы отмечено Р.П.Пономаревым [4]. Данное явление автор связывает с высокой устойчивостью к облучению систем синтеза белка в хлоропластах. По нашему мнению, размеры хлоропластов увеличиваются в результате нарушения общих метаболических процессов в фотосинтетической ткани.

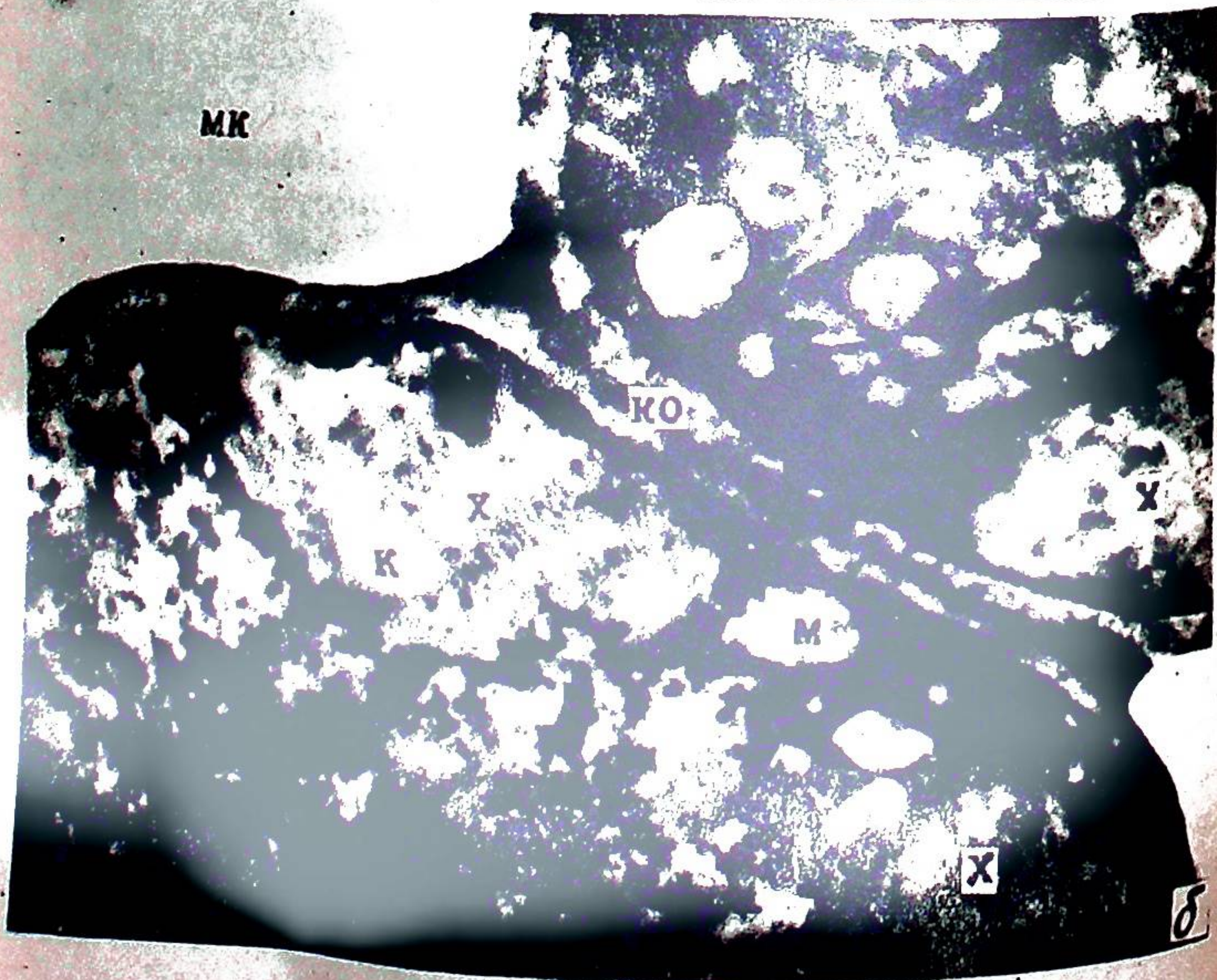
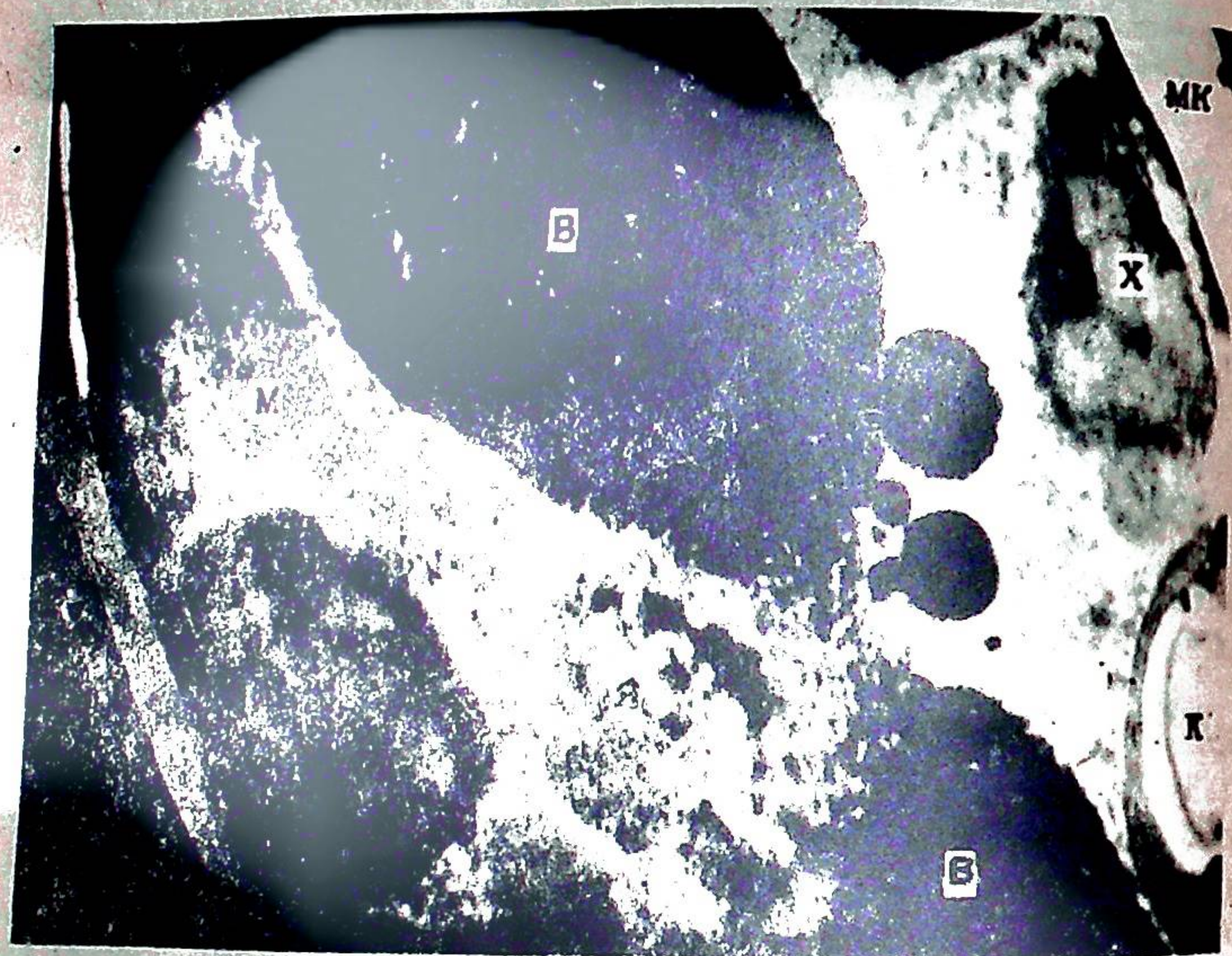


Рис. 4. Фрагмент палисадной клетки (а) и хлоропласты с инвагинациями оболочек (б) в хлорозных листьях березы. Поглощенная доза 15 Гр. Обозначения те же, что на рис. 2 и 3. Ув.: а - 8 000; б - 10 000.

На этом необходимо отметить, что в хлоропластах березы не наблюдалось накопления крахмала, как это было установлено у хвойных в результате нарушения углеводного обмена [2, 3].

По данным Р.П.Пономаревой, количество клеток хлорофиллоносной паренхимы в единице площади листа при стром гамма-облучении снижалось и было наименьшим пожелтевших листьев (52% от контроля). При хроническом облучении, по нашим данным, в листьях березы количество палисадных клеток практически не изменялось. Лишь в мелких листьях палисада состояла из одного слоя клеток, при этом объем клеток увеличивался. Изменения размеров и числа хлоропластов у мелких хлорозных листьев не наблюдалось.

Выводы

1. При воздействии хронического ионизирующего излучения в дозе 15 Гр наблюдаются определенные морфологические и анатомические изменения фотосинтетического аппарата березы, которые выражаются в изменении размеров листовой пластинки и числа слоев палисадного мезофилла.
2. Воздействие ионизирующего излучения на ультраструктуру клеток мезофилла проявляется в увеличении размеров хлоропластов вследствие их разбухания, а также частичного разрушения фотосинтетических мембран хлоропластах.
3. Ультраструктурные изменения в клетках мезофилла березы подтверждают полученные ранее нами данные об ускорении процессов старения в хвое сосны и ели при радиационном воздействии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В., Куликов Г.В. Развитие хлорофиллоносной паренхимы листа. - Л.: Наука, 1978. - 192 с.

2. Ладанова Н.В. Ультраструктурная организация разновозрастной хвои ели при радиационном воздействии // Радиобиология. - 1992. - Т.32. - Вып. 5. - С.640-646.

3. Ладанова Н.В. Влияние ионизирующего излучения на структуру ассимиляционной ткани сосны и ели // Современные проблемы экологической анатомии растений: Матер. II Всесоюзн. совещ. - Владивосток, 1990. - С.86-88.

4. Пономарева Р.П. Действие острого гамма-облучения на фотосинтетический аппарат березы и сосны // Проблемы лесной радиэкологии. - М.: Гидрометеиздат, 1979. - С.68-75 (Тр.Ин-та прикл.геофизики; Вып. 38).

5. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС / Под ред. Г.М.Козубова, А.И.Таскаева. - Сыктывкар, 1990. - 136 с.

6. Талалуева Л.В., Косиченко Н.Е. Адаптивные изменения анатомического строения листьев различных видов рода *Betula* (*Betulaceae*) в условиях сухой степи Нижнего Поволжья // Бот. журн. - 1983. - Т.68. - №10. - С.1374-1379.

7. Уварова С.А. Ультраструктура клеток палисадной паренхимы листа *Betula pendula* при остром лучевом поражении // Биологические и радиэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции: Тез. докл. I Междунар. конф. - Москва, 1990. - С.48.

8. Юшков Г.И., Куликов Н.В., Чуева Т.А. Влияние повышенного фона радиации на надземные органы березы бородавчатой в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС // Там же. - С.53.

9. Butler R.D., Simon E.W. Ultrastructural aspects of senescence in plants // Adv. Gerontol. Res., 1971. - N 3. - P.73-129.

10. Dodge I.D. Changes in chloroplast fine structure during the autumnal senescence of *Betula* leaves // Ann. Bot. - 1970. - Vol.34. - P.817-824.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ДОЗИМЕТРИЯ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Г.М.Козубов, В.А.Козлов, А.И.Таскаев,
А.И.Патов

При крупномасштабных радиоактивных загрязнениях одной из основных проблем является оценка мощностей экспозиционных и поглощенных доз, а также организация радиомониторинга в природных и искусственных экосистемах на значительных площадях. Опыт ликвидации последствий катастрофы на Чернобыльской АЭС показал, что организовать сеть дозиметрических постов и охватить ею всю загрязненную территорию даже в 30-км зоне в начальный период, с максимальным выбросом наиболее биологически активных короткоживущих изотопов, крайне сложно. В то же время методами инструментальной дозиметрии практически невозможно провести ретроспективный анализ поглощенных доз, полученных биологическими системами в этот период.

При изучении влияния ионизирующего излучения на древесные растения ранее было установлено, что радиационное воздействие на хвойные породы уже в дозах 1-4 Гр вызывают снижение прироста древесины по диаметру ствола, у лиственных пород подобное снижение прироста наблюдалось при 30-40 Гр и выше [1, 4, 6, 7]. Однако каких-либо закономерностей, позволяющих дать количественную оценку радиационного воздействия на прирост древесины, авторы этих работ не выявили. В то же время, благодаря многолетней жизнедеятельности древесных растений, по динамике радиального прироста ствола можно восстановить параметры ряда факторов, определяющих величину прироста в пределах

жизни дерева (150-200 и более лет). На данном явлении, собственно, и основан метод дендрохронологии. Целью настоящей работы являлась разработка способа биологической дозиметрии по динамике радиационного прироста ствола при радиационном воздействии.

Материал и методика

Для исследования динамики прироста древесины по радиусу ствола при различных уровнях радиационного воздействия в 30-км зоне ЧАЭС использовались насаждения на 17 экспериментальных участках, с поглощенными дозами от 1-2 до 70-150 Гр. В 1986-1992 гг. были изучены приросты древесины у сосны обыкновенной, ели европейской, березы повислой, осины обыкновенной и ольхи черной. На каждом экспериментальном участке с 10-15 деревьев изучаемой породы с помощью возрастного бурава отбирались керны древесины на высоте 1,3 м от уровня земли. Отбор проб и их обработка проводились согласно стандартам [2]. Из дальнейшего изучения исключались керны при наличии гнили, сучков, креновой древесины, следов пожара и других пороков. Учитывая определенные сложности в определении границ годичных слоев, у березы отбраковывались керны со смещенным центром. Отобранные керны непосредственно после извлечения из бурава помещались в специальные пеналы, предотвращающие коробление образцов. Всего было изучено около 2000 кернов.

Перед изучением образцов проводилась их радиометрия с целью установления наличия радиоактивности. Дозиметрия выполнялась на стандартной гамма-спектрометрической аппаратуре, первичный контроль - на установке УИМ 2-1 еМ. Проведенные измерения показали, что активность образца, средний вес которого составлял около 1 г, даже с сильно загрязненных участков не превышала 10 мкКи, что позволяло проводить их дальнейшую обработку в обычных лабораториях. Однако следует учесть, что кора может иметь активность на 1-2 порядка выше, чем древесина, поэтому ее следует удалять сразу после взятия образца.

Микроскопический анализ древесины проводили по стандартным кернам, с диаметром 5 мм. Параметр ше-

затости керна должен быть не выше 100 мкм.

Керны лиственных пород фиксировались в плоскости радиального среза, которая маркировалась любым красителем. Изучение параметров годичных колец проводили микроскопом с измерительной шкалой (Мир-12).

Тщательно по всей длине керна лезвием безопасности удалялась часть древесины до образования щели 1-2 мм шириной. Для большей контрастности годичных слоев ранней и поздней древесины использовался 1%-ный водный раствор сафранина, а также другой краситель: сафранин водный и хризоидин водный [5]. Хорошие результаты были получены при окрашивании древесины 1-2%-ным раствором йода в 1%-ном йодистом калии или 30-35-процентным раствором хлористого натрия с 1-2%-ным йодом и 3-6%-ным раствором калием [3].

По данным измерений годичных колец от камбия - до внутреннего слоя до аварии (в данном случае до 1981 г.) проводились дендроряды для каждого дерева. Далее проводился корреляционный анализ дендрорядов и из дальнейшего анализа исключались ряды, коэффициент корреляции у которых составлял менее 0,5, т.е. отбраковывались деревья с аномальным ростом. По совокупности дендрорядов вычислялись средние показатели для экспериментальных участков с использованием методов статистической обработки [2].

Результаты и обсуждение

Исследования динамики прироста древесины по радиусу ствола показали, что наибольшее подавление прироста в 1986 г. (до 56-58% от контроля) наступило у европейской уже при поглощенных дозах 2-3 Гр, тогда как у сосны подобное снижение прироста было отмечено при дозах 25-40 и 70-100 Гр, которые практически являются близкими к летальным для этой породы. У сосны, в отличие от остальных изученных пород, максимум падения прироста на всех экспериментальных участках наступал на второй-третий год после аварии, т.е. в 1987-1988 гг. Подобное явление, вероятно, обусловлено особенностями динамики запасных веществ у этих пород, а также более поздним наступлением

активных ростовых процессов у сосны. У березы, осины и ольхи черной ингибция прироста по радиусу ствола проявлялась лишь при 40-60 Гр и выше (табл. 1).

В большинстве публикаций рассматривается динамика приростов отдельных древесных пород при разных поглощенных дозах. Однако для радиобиологической характеристики реакции на радиационное воздействие и радиоустойчивости древесных растений представляет интерес сопоставление параметров прироста древесины у различных пород при одинаковых поглощенных дозах. При этом наиболее нагляден не абсолютный, а относительный прирост, выраженный в процентах. За 100% нами был принят прирост по радиусу ствола в 1985 г., близком по погодным условиям к средним многолетним данным. В 1985 г. были заложены зачатки побегов, произошло накопление питательных веществ, во многом обуславливающих в нормальных условиях параметры приростов в последующем (1986) году. Показатели относительного прироста древесины по радиусу ствола приведены в табл. 2. Как видно из таблицы, отклонения по приросту от контрольного 1985 г., в отсутствие радиационного воздействия, в 1984 г. и 1986 г. не превышали 10-20%.

У всех изученных пород, кроме сосны, на второй год после острого облучения - в 1987 г. - наблюдался "всплеск" прироста по радиусу ствола, в большинстве случаев значительно превышающий ингибцию прироста в 1986 г. При анализе как абсолютных, так и относительных показателей приростов необходимо учитывать погодные условия отдельных лет. Так, особенно неблагоприятным для роста по диаметру ствола у всех изученных пород оказался 1989-й. Наиболее резкий спад прироста проявился в древостоях, не подвергавшихся радиационному воздействию, тогда как облученные древостои, в которых в 1986-1988 гг. была отмечена стимуляция прироста, сохранили и в 1989 г. повышенную энергию роста (см. табл. 1 и 2).

На основании большого экспериментального материала нами разработан способ биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах, основанный на эффекте по-

Номер участка	Поглощенная доза, Гр	Порода	Возраст, лет	Прирост по радиусу ствола по годам, мм								
				1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	
6	Контроль	Сосна	35	5,82±0,62	6,50±0,71	6,04±0,83	5,63±0,83	4,94±0,55	4,60±0,52	4,99±0,52	4,99±0,52	-
17	Контроль	Сосна	25	6,62±0,74	6,58±0,68	5,31±0,77	5,54±0,60	5,23±0,64	4,27±0,51	4,46±0,60	4,46±0,60	3,71±0,38
11	Контроль	Ель	40	5,47±1,20	4,39±1,08	4,19±1,01	5,13±1,16	4,64±1,11	2,56±0,41	2,56±0,41	-	-
6	Контроль	Береза	30	7,23±0,55	6,03±0,83	5,10±0,43	5,62±0,32	4,35±0,41	3,04±0,26	3,04±0,26	5,41±0,21	-
11	Контроль	Береза	30	2,52±0,30	2,39±0,32	2,32±0,26	2,67±0,26	1,98±0,23	1,13±0,16	1,13±0,16	-	-
11	Контроль	Осина	30	4,26±0,68	3,59±0,49	3,11±0,76	3,60±0,77	2,63±0,76	1,91±0,44	1,91±0,44	3,34±0,60	-
1A	1,5-2	Сосна	13	4,96±0,57	5,95±1,18	5,28±0,64	5,01±0,62	5,26±0,47	6,17±0,61	6,17±0,61	6,53±0,79	6,37±0,68
1A	1,5-2	Ель	13	-	3,17±0,25	2,11±0,11	2,45±0,17	3,05±0,23	2,53±0,16	2,53±0,16	2,61±0,17	1,99±0,25
13	2,0	Сосна	30	1,85±0,23	2,38±0,19	1,85±0,20	2,51±0,16	2,23±0,26	2,44±0,21	2,44±0,21	2,70±0,22	-
13	2,0	Ель	25	2,14±0,21	2,16±0,25	1,24±0,17	1,91±0,21	2,09±0,18	1,87±0,21	1,87±0,21	3,13±0,31	-
13	2,0	Береза	25	-	1,35±0,30	1,62±0,36	1,99±0,35	1,56±0,29	1,39±0,24	1,39±0,24	1,92±0,29	-
13	2,0	Осина	25	3,10±0,50	3,75±0,91	3,13±0,61	3,44±0,80	3,23±0,62	3,01±0,46	3,01±0,46	3,97±0,70	-
8	2-3	Ель	40	2,26±0,19	1,94±0,34	1,09±0,26	1,80±0,26	1,82±0,21	1,00±0,13	1,00±0,13	1,78±0,16	1,87±0,21
8	2-3	Сосна	25	1,82±0,51	2,28±0,48	1,80±0,42	1,62±0,42	1,62±0,40	1,83±0,44	1,83±0,44	2,19±0,37	1,95±0,32
10	25,0	Сосна	50	2,33±0,28	2,13±0,23	1,95±0,19	1,06±0,14	0,89±0,16	1,05±0,21	1,05±0,21	1,76±0,23	2,24±0,37
10	25,0	Береза	25	2,92±0,26	2,87±0,22	2,75±0,22	2,95±0,23	2,94±0,23	2,88±0,24	2,88±0,24	3,16±0,39	2,54±0,20
12	40-60	Сосна	50	2,46±0,27	2,21±0,24	1,72±0,19	1,33±0,17	1,22±0,17	1,18±0,16	1,18±0,16	1,82±0,23	2,35±0,30
12	40-60	Береза	30	1,82±0,81	2,10±0,69	1,04±0,53	3,57±0,82	3,72±0,51	1,88±0,45	1,88±0,45	4,18±0,78	-
12	40-60	Ольха черная	30	1,93±0,14	2,01±0,17	1,50±0,11	2,58±0,16	2,47±0,28	2,05±0,25	2,05±0,25	-	-
16	70-150	Сосна	25	3,69±0,30	3,68±0,49	1,79±0,49	1,33±0,22	0,96±0,21	1,32±0,16	1,32±0,16	1,10±0,11	1,32±0,26
16	70-150	Береза	25	3,13±0,29	2,95±0,25	2,36±0,25	4,11±0,35	3,73±0,25	3,21±0,32	3,06±0,26	3,06±0,26	2,63±0,24
16	70-150	Осина	25	2,77±0,22	2,44±0,26	1,77±0,18	3,75±0,23	2,91±0,26	3,23±0,33	3,10±0,34	3,10±0,34	1,96±0,16

Динамика относительного прироста древесины,
по радиусу ствола на экспериментальных участках
за 1984-1991 гг. (1985 год - 100%)

Таблица 2

Номер участка	Поглощенная доза, Гр	Порода	Возраст, лет	Прирост по радиусу ствола по годам, % от 1985 г.						
				1984	1985	1987	1988	1989	1990	1991
6	Контроль	Сосна	35	89	93	87	76	71	77	-
17	Контроль	Сосна	25	101	81	84	79	65	68	-
11	Контроль	Ель	40	125	95	117	106	58	-	-
6	Контроль	Береза	30	120	84	93	72	50	90	-
11	Контроль	Береза	30	105	97	112	83	47	-	-
11	Контроль	Осина	300	119	87	100	73	53	93	-
1A	1,5-2	Сосна	13	83	89	84	88	104	110	107
1A	1,5-2	Ель	13	-	67	77	96	80	82	63
13	2,0	Сосна	30	77	78	105	94	102	113	-
13	2,0	Ель	25	99	58	89	97	86	145	175
13	2,0	Береза	25	-	120	147	115	103	142	-
13	2,0	Осина	25	83	83	92	86	80	106	-
8	2-3	Ель	40	116	56	93	94	52	92	97
8	2-3	Сосна	25	80	79	71	71	81	96	85
10	25,0	Сосна	50	109	91	50	42	49	83	105
10	25,0	Береза	25	102	96	103	103	100	110	88
12	40-60	Сосна	50	111	75	42	44	46	89	112
12	40-60	Береза	30	87	78	170	177	89	199	-
12	40-60	Ольха черная	30	56	75	128	123	102	-	-
16	70-150	Сосна	25	100	49	36	26	35	30	35
16	70-150	Береза	25	106	80	139	126	109	104	89

давления радиального прироста древесины в год острого облучения и резкого его возрастания в последующие два года*. Наиболее четко эта зависимость проявилась у ели европейской и березы повислой: у первой при поглощенных дозах в 2-3 Гр, а у второй - при 30-40 Гр и выше. В качестве основного показателя было принято не абсолютное значение приростов в год радиационного воздействия - R_1 и в последующий за ним год - R_2 , а их соотношение R_2/R_1 , названное нами коэффициентом стимулирования. Расчет поглощенной дозы проводился по общей формуле:

$$D = \left(\frac{R_2/R_1}{R_{2k}/R_{1k}} - 1 \right) \cdot C, \quad (1)$$

где D - поглощенная доза, Гр; R_1 - радиальный прирост в год воздействия, мм; R_2 - радиальный прирост в после-

* Способ биологической дозиметрии защищен патентом № 1804631. Авторы Г.М.Козубов, В.А.Козлов, А.И.Таскаев, А.И.Патов. Патентовладелец - Ин-т биологии Коми научного центра УрО РАН.

год, мм; R_{1k} и R_{2k} - соответствующие показатели контрольных участков; C - коэффициент соответствия определенной тест-породы, выраженный в Гр. Коэффициент (C) вычислялся по динамике радиального прироста тест-породы на радиоактивно загрязненных участках, на которых с достаточной степенью точности экспериментально была определена поглощенная доза. Физический смысл коэффициента C - это поглощенная доза в которой показатель стимулирования (R_2/R_1) равен 1. Для березы повислой коэффициент C составил по экспериментальным данным:

$$C = \frac{110}{2,83-1} = 60,1 \text{ Гр} \quad (2)$$

Для практической проверки предложенного способа биологической дозиметрии были взяты 8 участков со смешанными сосново-березовыми древостоями, на которых были взяты керны древесины с 10-15 берез. По кернам рассчитаны показатели стимулирования радиального прироста. Одновременно, чтобы исключить влияние погодных условий были определены нормированные показатели стимулирования. По формуле (1) были рассчитаны поглощенные дозы (табл. 3).

Таблица 3

Расчетные и нормированные показатели стимулирования радиального прироста у березы повислой за 1986-1987 гг. и поглощенные дозы

Показатели	Экспериментальные участки							
	2	6	9	11	12	13	14	16
коэффициент стимулирования	2,04	1,10	3,17	1,15	2,17	1,20	1,96	1,74
нормированный показатель стимулирования	1,82	1,00	2,83	1,00	2,06	1,07	1,75	1,55
поглощенные дозы, Гр:								
инструментальные дозы	50-60	контр.	100-120	контр.	нет	нет	нет	нет
расчетные дозы	50	0	110	0	40-60	1-2	50-60	50-60
поглощенные дозы	50	0	110	0	63	1,0	46	34

большие отклонения от определенных инструментальных и предполагаемых доз практически на всех участках превысили 10-20%, и лишь на участке 16 отклонение достигло 30%. На нем до аварии произрастали 15-20-

летние сосновые молодняки, которые полностью погибли уже в начальный период после аварии. Почвы на данном участке хорошо дренированные, промывные, участок расположен в пойме р. Припять, что способствовало сравнительно быстрому выносу радионуклидов. Уровень радиационного фона на этом участке 16 быстро понизился и облучение на росте лиственных пород сказалось слабее, чем по западному следу.

Выводы

1. Наиболее радиочувствительной породой по динамике радиального прироста древесины является ель европейская (снижение на 56-58% от контроля при 2-3 Гр по γ -излучению). У сосны обыкновенной подобная реакция наблюдалась при 25-40 Гр. У березы повислой и ольхи черной даже при 100-120 Гр ингибция радиального прироста не превышала 20-25%. У сосны минимум прироста приходился на второй-третий год после аварии.

2. Стимуляция прироста после острого облучения сохранялась у березы и ольхи черной в течение 3-4 лет.

3. Разработанный способ биологической дозиметрии позволяет ретроспективно определять поглощенные дозы в лесных биогеоценозах. Точность данного способа в большинстве случаев сопоставима с инструментальными методами дозиметрии.

4. Способ биологической дозиметрии, при наличии в составе насаждений березы повислой и ели европейской, позволяет проводить картирование радиоактивно загрязненных территорий через довольно длительный период после аварии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексахин Р.М. История лесной радиоэкологии, ее достижения и некоторые нерешенные задачи. - М.: Гидрометеиздат, 1979. - С.6-26 (Тр. ИПГ; Вып. 38).
2. Древесина. Методы отбора образцов и общие требования при физико-химических испытаниях. ГОСТ 16483-0-78, 6-71, - М., 1991. - 10 с.
3. Измоденов А.Г., Кузенко Ю.Л. Обработка торцевых срезов древесных пород на различимость годичных колец // Лесоведение. - 1973. - №2. - С.90-92.

4. Куликов Н.В., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. Радиоэкология почвенно-растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. - 172 с.
5. Оболенская В.А., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. - М.: Экология, 1991. - 320 с.
6. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС/ Под ред. Г.М.Кобова и А.И.Таскаева. - Сыктывкар, 1990. - 136 с.
7. Bostrack J.M., Sparrow A.H. Effect of electron irradiation the anatomy of vegetative tissue of *Pinus rigida*// Radiat., 1969. - Vol. 9, N 5. P.367-374.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ^{90}Sr И ^{137}Cs
 В НЕКОТОРЫХ ПОЧВАХ ЗОН ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ
 НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ,
 ПРИЛЕГАЮЩЕЙ К НОВОЗЕМЕЛЬСКОМУ ПОЛИГОНУ

И. Г. Кочан, И. И. Шуктомова, О. А. Марченко

Результаты многих исследований [1-3] указывают на то, что специфической чертой поведения радионуклидов (в частности - искусственных) в условиях Крайнего Севера является их концентрирование в пищевой цепи лишайник-олень-человек.

Размеры поступления радионуклидов в исходное звено этой и ряда других цепей определяются, наряду с особенностями обмена веществ лишайников, и некоторыми другими факторами - например, уровнем содержания радиоактивных веществ в почве, а также характером их вертикального распределения по профилю. Поэтому представляется важным оценить основные разновидности почв в зоне потенциального влияния Новоземельского полигона на предмет содержания и распределения в них искусственных радионуклидов. Решение этой задачи поможет не только выявить особенности миграционных процессов в тех или иных почвах, но и создать предпосылки для ответов на ряд прикладных вопросов. Функционирование полигона, по-видимому, будет вызывать преимущественно негативную реакцию населения прилегающих территорий. Поэтому объективная и представительная информация о динамике содержания и вертикального распределения в почвенном покрове искусственных радионуклидов может быть использована не только для выявления неблагоприятных тенденций состояния почв,

но и для аргументированного отклонения необоснованных претензий общественности.

Объекты и методы исследований

В ходе экспедиционных работ (летний полевой сезон 1991 г.) исследованы две территории в пределах Республики Коми: Ижемский район (1) и Воркутинский промышленный узел (2). Обе территории характеризуются развитым оленеводством. Кроме того, была изучена территория (3) в районе оз. Тедин-то (Ненецкий АО Архангельской обл.), поскольку она используется для летнего выпаса оленей из хозяйств Ижемского района.

С целью исключить влияние горизонтальной миграции радионуклидов на результаты почвенные разрезы закладывались на верхних элементах рельефа. Описания разрезов доминирующих на территориях 1 и 2 разновидностей почв, приуроченных к местам выпаса оленей, даны ниже.

Территория 1		
А _{дерн.}	0-3(4) см	Коричневого цвета, сухой. Легкий суглинок. Интенсивно пронизан корнями травянистых растений. Переход постепенный по ровной границе.
А _{1С}	3(4)-8 см	Коричнево-желтого цвета, сухой. Сыпучий. Мелкозернистый песок. Корни растений. По всему горизонту редкие ржавые пятна, мелкая галька. Переход заметный.
Д _д	8-44 см	Серо-коричневый, влажный. Суглинистый. Оглеенный. Мелкокомковатой структуры. Охристо-ржавые вкрапления вокруг песчаных линз размером до 7 см. В толще горизонта темно-коричневые гумусированные слои (разложившиеся корни растений) до 3 мм толщиной. По граням структурных образований темно-ржавые пленки. Корни растений. Переход заметный.

Д _{1д}	44-63 см	Темно-серого цвета, темнее предыдущего, влажный. Тяжелый суглинок. По сравнению с предыдущим горизонтом более крупной комковатой структуры. Встречаются темно-ржавые пятна. По граням структурных образований заиленные пленки. Переход ясный.
Д _{2д}	63-95 см	Серый, влажный. Глина пластинчато-комковатой структуры. Между пластинками светло-охристые прослойки песчаной структуры.
А ₀	0-6 см	Подстилка из торфа, сухая, темно-коричневого цвета. Корни растений. Переход резкий.
А ₂	6-14 (16) см	Светло-серый влажноватый рыхлый песок пронизан корнями. В верхней части гумусовые подтеки. По ходам корней редкие пятна темно-охристого цвета. Встречаются каменные включения разного размера. Переход ясный.
В _{f1}	14(16)-29 см	Ярко-охристого цвета, влажноватый, супесь с мелкими отшлифованными каменными включениями. В толще горизонта линзы темно-ржавого цвета, крупные и мелкие корни растений. Переход ясный.
В _{f2}	29-60 см	Желто-охристый, светлее предыдущего, влажный. Бесструктурный, супесь. Встречаются тонкие прослойки песка, корни растений, песчаные присыпки. Переход заметный.
С _g	60-85 см	Желтовато-охристый, светлее предыдущего, влажный. Плотный, мелкокомковатой структуры, легкий суглинок. По всему горизонту песчаные присыпки, мелкая галька.

А ₀₁	0-10 см	Территория 2 Сухоторфянистый, войлокообразный, густо пронизан мелкими тонкими корнями, 0-5 см. Хорошо прогумусирован, черного цвета, 5-10 см, темно-коричневого цвета. Переход ясный.
А _h	10-14 см	Буро-коричневый, сухой. Бесструктурный суглинок. В верхней части горизонта темно-коричневые гумусовые подтеки. Корни растений. Переход ясный.
С _g	14-24 см	Сизо-серый, сухой, оглеенный средний суглинок слоистой структуры. Множество вкраплений ржавого цвета. В нижней части горизонта 1,5 см слой прерывистый, охристого цвета. Переход ясный.
С	24-95 см	Светло-коричневый, свежий, мелкокомковатой структуры средний суглинок. К низу комковатость более отчетливая. Местами пятна охристого цвета. Корни растений. По граням структурных образований охристые пленки.

На каждой территории (1-3) были заложены разрезы, позволяющие оценить вертикальное распределение ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs по профилю основных разновидностей почв всех типов сельскохозяйственных угодий, включая оленьи пастбища, а также целинных. Отбор почвенных проб из разрезов выполнялся послойно, с шагом в 1 см на глубину до 15 см. Пробы анализировали в лабораторных условиях. Содержание в них ⁹⁰Sr определялось радиохимически, а ¹³⁷Cs - методом полупроводниковой гамма-спектрометрии в соответствии с методическими рекомендациями [9]. Счет суммарной β-активности препаратов ⁹⁰Sr проводился на малофоновой установке УМФ-1500 М, а химический выход стабильного Sr определялся с использованием атомно-адсорбционного анализатора фирмы

Hitachi. Удельная активность воздушно-сухих образцов почв определялась с использованием 3-π-геометрии (сосуды Маринелли, емкость 500 мл) по фотопику 662 Кэв аппаратного спектра, получаемого на спектрометрической установке, состоящей из полупроводникового детектора ДГДК-40В-3 в свинцовой защите толщиной 100 мм и многоканального амплитудного анализатора АМА-03Ф.

Результаты и обсуждение

Результаты послойного анализа почв на содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs приведены по каждому из разрезов в таблице.

Если сравнить разрезы 24 ПН, 25 ПН (заложенные на пойменных лугах с аллювиально-дерновой почвой), 26 ПН (на пашне с почвой подзолистого типа) и 27 ПН (на почве подзолистого типа) в хвойном (ель и сосна с небольшим количеством березы) лесу, то можно отметить следующее. Как на пойменных лугах, так и на пашне для ^{90}Sr характерна слабая дифференциация в распределении между слоями, в т.ч. верхними и нижними, с монотонным (с учетом точности анализа) уменьшением удельной активности сверху вниз. Распределение ^{137}Cs характеризуется довольно резкими различиями между соседними слоями в содержании радионуклида. В целом, применительно к разрезам 24 ПН, 25 ПН, 26 ПН, можно сделать заключение о том, что распределение радионуклидов находится в логическом соответствии с генезисом соответствующих почв (учитывая специфический гидрологический режим пойменных аллювиально-дерновых почв и окультуривание пашни).

Подзолистая почва на коренном берегу р.Ижма, в пойме которой заложены разрезы 24 и 25 ПН, отличается от рассмотренных ранее случаев как существенно большими концентрациями ^{90}Sr и ^{137}Cs в верхних 4-5 слоях, так и более отчетливо выраженным их уменьшением вниз по профилю (разрез 27 ПН). Пробы ягеля в зоне расположения разреза 27 ПН (зимние пастбища оленей), содержали 12-22 Бк/кг ^{90}Sr и 130-160 Бк/кг ^{137}Cs .

Содержание радионуклидов в почвах, Бк/кг

Разрез глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs
-----------------------	------------------	-------------------

Территория I

Почва аллювиальная, дерново-глееватая

24 ПН		
0-1	2,9	5,3
1-2	1,0	11
2-3	0,4	н/о
3-4	0,5	н/о
4-5	0,9	н/о
5-6	0,8	14
6-7	1,0	н/о
7-8	1,1	1,6
8-9	1,7	3,6
9-10	2,0	н/о
10-11	1,7	15
11-12	1,9	9,3
12-13	1,7	4,5
13-14	1,7	н/о
14-15	1,3	3,1

Почва аллювиальная, дерново-глееватая

25 ПН		
0-1	1,9	н/о
1-2	2,0	н/о
2-3	1,4	н/о
3-4	1,3	н/о
4-5	1,4	н/о
5-6	1,9	н/о
6-7	1,5	н/о
7-8	1,9	н/о
8-9	1,9	н/о
9-10	2,5	н/о
10-11	1,7	н/о
11-12	1,7	н/о
12-13	2,5	н/о
13-14	2,4	2,6
14-15	1,7	н/о

Продолжение табл.

Разрез глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs
-----------------------	------------------	-------------------

Подзол освоенный

26 ПН		
0-1	4,0	н/о
1-2	3,0	н/о
2-3	3,0	н/о
3/4	4,0	4
4-5	2,8	12
5-6	2,7	9
6-7	2,8	11
7-8	3,3	н/о
8-9	3,2	2,5
9-10	3,4	н/о
10-11	3,3	н/о
11-12	2,7	н/о
12-13	1,9	н/о
13-14	2,5	н/о
14-15	2,2	3,6

Подзол гумусо-железистый

27 ПН		
0-1	81	8
1-2	74	53
2-3	39	129
3-4	13	54
4-5	3	21
5-6	2,3	9
6-7	1,5	2
7-8	1,3	н/о
8-9	1,1	н/о
9-10	1,5	н/о
10-11	1,1	н/о
11-12	1,2	н/о
12-13	0,9	н/о
13-14	13	н/о
14-15	0,7	н/о

Разрез
глубина, см ^{90}Sr ^{137}Cs

Территория 2

Почва тундровая гумусово-поверхностно-глеевая
Верхняя часть рельефа

28 ПНВ		80
0-1	23	240
1-2	19	110
2-3	17	0,5
3-4	12	77
4-5	21	50
5-6	20	н/о
6-7	21	н/о
7-8	20	н/о
8-9	16	н/о
9-10	9,6	н/о
10-11	7,5	н/о
11-12	5,2	н/о
12-13	5,0	н/о
13-14	3,0	н/о
14-15	2,4	н/о

Почва тундровая поверхностно-глеевая
Верхняя часть рельефа

29 ПНВ		60
0-1	55	н/о
1-2	4,3	1,9
2-3	10	н/о
3-4	4,3	н/о
4-5	3,6	н/о
5-6	3,4	н/о
6-7	3,5	н/о

Почва тундровая поверхностно-глеевая
Верхний элемент рельефа

31 ПНВ		13
0-1	14	59
1-2	22	32
2-3	18	21
3-4	20	12
4-5	20	

Продолжение табл.

Разрез глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs
5-6	9	н/о
6-7	4,9	1,7
7-8	3,3	н/о
8-9	2,1	н/о
9-10	1,4	н/о
10-11	1,9	н/о
11-12	1,3	н/о
12-13	1,2	н/о
13-14	12	н/о
14-15	1,4	н/о
Почва торфяно-поверхностно-глеевая		
33 ПНВ		
0-1	22	19
1-2	33	180
2-3	42	250
3-4	64	320
4-5	77	160
5-6	96	81
6-7	74	н/о
7-8	45	н/о
8-9	22	н/о
9-10	12	н/о
10-11	7,3	4,2
11-12	5,3	н/о
12-13	2,4	н/о
13-14	2,4	н/о
14-15	2,0	н/о
Почва тундровая поверхностно-глеевая		
35 ПНВ		
0-1	39	н/о
1-2	16	150
2-3	22	130
3-4	22	23
4-5	18	12
5-6	21	130
6-7	7,4	н/о
7-8	3,4	н/о

Продолжение табл.

Разрез глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs
8-9	2,3	н/о
9-10	2,3	н/о
10-11	2,6	н/о
11-12	2,1	н/о
12-13	2,0	н/о
13-14	4,6	н/о
14-15	1,3	н/о
Почва тундровая торфяно-поверхностно-глеевая		
37 ПНВ		
0-1	33	2,5
1-2	20	200
2-3	23	71
3-4	21	38
4-5	24	41
5-6	16	24
6-7	16	н/о
7-8	14	н/о
8-9	9,3	н/о
9-10	12	н/о
10-11	9,6	н/о
11-12	18	н/о
12-13	7,3	н/о
13-14	4,5	н/о
14-15	5,4	н/о
Территория 3		
Почва торфянисто-тундровая		
поверхностно-глеевая		
21 ПН		
0-1		130
1-2	55	160
2-3	56	190
3-4	56	9,2
4-5	35	14
5-6	29	19
6-7	15	2,3
7-8	7,0	6,8
	4,6	

Разрез глубина, см	^{90}Sr	^{137}Cs
8-9	2,7	н/о
9-10	3,0	н/о
10-11	1,9	7,2
11-12	2,0	1,2
12-13	1,5	0,9
13-14	1,5	0,2
14-15	1,7	9,5

На летних пастбищах (территория 3, разрез 21 ПН) содержание в почвах ^{90}Sr и ^{137}Cs заметно выше даже по сравнению с разрезом 27 ПН. Можно отметить, что в последнем случае отмечается более глубокое проникновение ^{137}Cs . Так, в разрезе 27 ПН содержание ^{137}Cs в слое 14-15 см достигает 9,5 Бк/кг, тогда как в разрезе 21 ПН этот показатель уже на глубине 7 см не достигает предела обнаружения метода.

Представляет интерес сравнительный анализ миграционных процессов на двух территориях тундровой зоны (№2 и 3). Для территории 2 (почвенные разрезы 28 ПНВ, 29 ПНВ, 31 ПНВ, 33 ПНВ, 35 ПНВ, 37 ПНВ) в значительно большей степени, чем для другой территории (разрез 21 ПН), характерно содержание ^{137}Cs в верхней части исследуемого (0-15 см) слоя. При этом не прослеживаются существенных отличий между территориями в распределении ^{90}Sr . Пробы ягеля, отобранные на территории 3, содержали 27-44 Бк/кг ^{137}Cs .

При недостатке ягельников или их истощении существенным компонентом кормовой базы оленей являются ветви и листья карликовых деревьев - ив, берез. Анализ проб ивняка, отобранных в зонах разрезов 21 ПН и 28 ПНВ, 29 ПНВ, показал содержание в них ^{137}Cs соответственно в пределах 58-280 Бк/кг и 22-74 Бк/кг. Прямое сопоставление этих концентраций с аналогичным показателем для ягеля не будет корректным, поскольку ягельники приурочены, как правило, к верхним элементам рельефа с относительно низким увлажнением, тогда как развитая корневая система карликовых деревьев тяго-

еет к нижним элементам рельефа и микропонижениям. Правомерным, однако, можно считать соображение о целесообразности включения соответствующей растительности в число объектов наблюдения при контроле обстановки в зонах выпаса оленей.

Таким образом, выполненная работа позволила установить текущие уровни содержания ^{90}Sr и ^{137}Cs и характер их распределения по профилю наиболее типичных почв исследованных нами территорий (1-3).

При создании в регионах, примыкающих к Новоземельскому полигону, сети радиэкологического мониторинга, обследованные площадки с почвенными разрезами могут стать составной частью этой сети, а полученная информация войти в соответствующую информационную базу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hanson W.S., Palmer H.E., Criffin B.I. Radioactivity in northern Alaskan Eskimos // Health Phys. - 1964. - V.10. - P.421-429.
2. Miettinen J.K., Rahola T. Radioactive Food Chains in Arctic Regions May 1964 // Third United Nation International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy, 1964.
3. Liden K., Gustafsson M. Relationship and seasonal variations of ^{137}Cs in lichen, reindeer and man in Northern Sweden 1961-1965 // Radioecological Concentration Processes. - Oxford, 1967. - P. 193-208.
4. Lindell B. and Magi A. Observed of ^{137}Cs in Swedish reindeer meat // Radioecological Concentration Processes. - Oxford, 1967. - P.217-219.
5. Magi A., Snihs J. and Swedjemark G. Some measurements on radioactivity in Sweden caused by nuclear test explosions // Radiological Health Data. - 1970. - Vol. 11. - N 10.
6. Aarkrog A. Environmental Radioactivity in Greenland, 1962 // Risö Report. - 1963. - N 65. - P.25.
7. Hill C.R. Routes absorption of polonium-210 in human tissues // Radioecological Concentration Processes. - London: Pergamon Press, 1967. - P.102-108.
8. Hvinden T. and Lillegraven Q. Cesium-137 and strontium-90 in precipitation, soil and animals

in Norway// Nature. - 1961. - Vol. 192, N 4806. -
P.1144-1146.

9. Инструкции и методические указания по оценке
радиационной обстановки на загрязненной территории.
- М.: Госкомгидромет СССР, 1989. - 118 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Берггенко В.Ю. Структурно-функциональная ор- ганизация генома эукариот и проблема малых доз ионизирующей радиации	5
Катерий Л.Д. Исследования морфологии белой крови как метод контроля за состоянием иммуно- реактивности животных при радиэкологическом мониторинге	15
Гармакова О.В. Узелковая гиперплазия коры над- почечников у полевок в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания.	32
Кудяшева А.Г., Загорская Н.Г., Шишки- на Л.Н. Видовые особенности процессов перок- сидного окисления липидов печени мышевидных грызунов в условиях радиоактивного загрязне- ния	38
Загорская Н.Г., Кудяшева А.Г., Шишки- на Л.Н. Влияние радиоактивного загрязнения на липидный обмен в печени полевок-экономок	45
Бестов Б.В., Баранова Л.Н. О возможности адаптации животных к хроническому радиацион- ному облучению	54
Допова О.Н., Фролова Н.П., Таскаев А.И. Уровень фенотипического разнообразия в потом- стве послеаварийных репродукций <i>Plantago lan- ceolata</i> L.	64
Шершунова В.И., Зайнуллин В.Г., Вилен- ский Е.Р. Мутабельность семян овсяницы луго- вой (<i>Festuca pratensis</i> Huds.) в условиях хро- нического гамма-облучения	80
Комиченко А.А., Шершунова В.И. Некоторые данные о комбинированном влиянии изотопов ура- новой серии на <i>ваху-локус</i> ячменя.	88
Козубов Г.М. Морфофункциональные основы реак- ции хвойных растений на радиационное воздействие Сурсо М.В. Рост и развитие ювенильных расте- ний ели европейской в зоне антропогенной радио- нуклидной аномалии	102

Ладанова Н.В. Ультраструктура листа березы при хроническом радиационном воздействии . . .
Козубов Г.М., Козлов В.А., Таскаев А.И., Патов А.И. Биологическая дозиметрия в лесных биогеоценозах
Кочан И.Г., Шуктомова И.И., Марченко О.А. Вертикальное распределение ^{90}Sr и ^{137}Cs в некоторых почвах зон выпаса оленей на территории Республики Коми, прилегающей к Новоземельскому полигону

УДК 504.064.36:621.039.79 + 577.21
108 Сергиенко В.Ю. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА ЭУКАРИОТ И ПРОБЛЕМА МАЛЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ // Радиозкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 5-14. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

119 В обзоре даны современные представления о структурно-функциональной организации генома эукариот и приводятся некоторые литературные данные о значении фракций избыточной ДНК в генетических процессах при стрессовых воздействиях на организм. На основании этих данных поставлена проблема изучения функционирования избыточной ДНК, например, мобильных элементов, при генетическом мониторинге действия малых доз ионизирующей радиации.

УДК 591.5:599.324.4:611.018.5:612.017

Материй Л.Д. ИССЛЕДОВАНИЯ МОРФОЛОГИИ БЕЛОЙ КРОВИ КАК МЕТОД КОНТРОЛЯ ЗА СОСТОЯНИЕМ ИММУНОРЕАКТИВНОСТИ ЖИВОТНЫХ ПРИ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ // Радиозкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 15-31. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; №130).

Представлены результаты многолетних гематологических исследований количественных и качественных изменений белой крови *Microtus oeconomus* P., обитающей на одном из участков 30-км зоны аварии на ЧАЭС.

Выявлены морфологические сдвиги, свидетельствующие о явной иммунологической перестройке в системе крови и вовлечении ее в иммунный ответ организма на действие экологических условий природной среды.

Цитоморфологический анализ белой крови предлагается использовать как методический прием для "первичной" оценки иммунного статуса животных при проведении полевых радиозкологических исследований.

УДК 591.445-007.61:599.323.4:539.16.04

Ермакова О.В. УЗЕЛКОВАЯ ГИПЕРПЛАЗИЯ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ У ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗ-

НЕННАЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ// Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 32-37. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Проведено патоморфологическое изучение коры надпочечников полевок-экономок, которые в течение многих поколений обитали в условиях повышенной радиоактивности (30-км зона Чернобыльской АЭС и участки с урано-радиевым загрязнением в Республике Коми). В структуре надпочечников полевок через 3 года после аварии обнаружено появление участков узелковой гиперплазии.

Узелковая гиперплазия с образованием в капсуле "микроаденом" находится в непосредственной связи с продолжительным функциональным напряжением секреторных клеток коркового вещества, что позволяет рассматривать ее в качестве компенсаторной реакции этого органа на неблагоприятные воздействия, включая и хроническое облучение в малых дозах.

УДК 577.323.4:504.74.054:621.039.7:577.125.8

Кудяшева А.Г., Загорская Н.Г., Шишкина Л.Н. ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССОВ ПЕРОКСИДНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ ПЕЧЕНИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ// Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 38-44. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Представлены результаты сравнительного анализа антиокислительной активности липидов, состава фосфолипидов печени полевок-экономок, полевых мышей и рыжих полевок, отловленных в 1987 г. на одном из участков в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Исследования показали нарушения в отдельных звеньях регуляции процессов пероксидного окисления липидов. Существенные отклонения биофизических показателей, обнаруженные у полевок-экономок, выделяют этот вид как наиболее чувствительный к действию радиации.

УДК 612.014.482:599.323.4:591.436:577.125.8

Загорская Н.Г., Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н. ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН В ПЕЧЕНИ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК// Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. -

С. 45-53. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).
Проведен анализ суммарных показателей липидного обмена в печени полевок-экономок, отловленных на участках с различным уровнем радиоактивного загрязнения в первый год и через 4-5 лет после аварии на Чернобыльской АЭС. Наиболее существенные нарушения по сравнению с нормой в содержании фосфолипидов в составе общих липидов, отношения фосфатидилхолина к фосфатидилэтаноламину и отношения сумм легкоокисляемых к трудноокисляемым фосфолипидам отмечены в 1987 г. у полевок со среднезагрязненного участка. Спустя 4-5 лет после аварии отдельные показатели липидного обмена нормализуются.

УДК 591.525:539.16

Тестов Б.В., Баранова Л.Н. О ВОЗМОЖНОСТИ АДАПТАЦИИ ЖИВОТНЫХ К ХРОНИЧЕСКОМУ РАДИАЦИОННОМУ ОБЛУЧЕНИЮ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 54-63. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Изучено потребление кислорода, изменение температуры и теплоотдачи у лабораторных животных при различных формах облучения. Длительное облучение приводит к повышению теплопродукции, которое может существенно модифицировать радиационное облучение. Предполагается возможность адаптации зверьков к радиационному загрязнению за счет регуляции механизмов теплоотдачи.

УДК 582.96:575.21:539.16.04

Попова О.Н., Фролова Н.П., Таскаев А.И. УРОВЕНЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПОТОМСТВЕ ПОСЛЕАВАРИЙНЫХ РЕПРОДУКЦИЙ PLANTAGO LANCEOLATA L.// Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С.64-79 (Тр. Коми научного центра УрО РАН; №130).

Изучена морфологическая изменчивость пяти природных ценопопуляций подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.), обитающих на различных по уровню радиоактивного загрязнения участках 30-километровой зоны. На основании исследованных количественных показателей не выявлено на данный момент (спустя 5 лет после аварии) значимых, обусловленных действием ра-

диационного фактора различий между исследованными ценопопуляциями.

УДК 633.16:546.815 175+546.73.027

Шершунова В.И., Зайнуллин В.Г., Виленский Е.Р. МУТАБИЛЬНОСТЬ СЕМЯН ОВСЯНИЦЫ ЛУГОВОЙ (*FESTUCA PRATENSIS* HUDS.) В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 80-87. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Представлены результаты изучения мутагенных эффектов в потомстве овсяницы луговой, длительное время произраставшей на территории гамма-поля Московского отделения ВИР (мощности экспозиционных доз 14-680 мР/ч). Хроническое гамма-облучение вызвало изменения в генетической структуре популяции - снижение частоты хлорофильных мутаций (0,26% против 1,5% в контроле) на фоне повышенного выхода хромосомных перестроек в ана-тело-фазных клетках корневой меристемы семян (1,26% против 0,65% в контроле).

УДК 577.391:633.16

Хомиченко А.А., Шершунова В.И. НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О КОМБИНИРОВАННОМ ВЛИЯНИИ ИЗОТОПОВ УРАНОВОЙ СЕРИИ НА WAXY-ЛОКУС ЯЧМЕНЯ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С. 88-92. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Исследовали частоту waxy-изменений в пыльцевых зернах ячменя мутантной линии waxy, произрастающего на территории с урано-радиевым загрязнением (мощность гамма-фона ~ 2,5 мР/ч). Повышенное содержание изотопов урановой серии в сочетании с другими факторами радиационной природы привело к значительному увеличению числа waxy-изменений в пыльцевых зернах ячменя и снижению количества фертильной пыльцы.

УДК 539.16:577.39+634.94

Козубов Г.М. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ РЕАКЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАДИАЦИОННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктыв-

кар, 1993. - С.93-101. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Рассмотрены морфофункциональные особенности у хвойных растений после острого и хронического облучения в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Приведена рабочая гипотеза, согласно которой высокая радиочувствительность хвойных обусловлена повышенным содержанием нуклеопротеидов в ядрах их клеток, доминированием в их тканях липидного обмена, а также нарушением динамики эндогенных фитогормонов.

УДК 539.16:577.39+634.94

Сурсо М.В. РОСТ И РАЗВИТИЕ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ЗОНЕ АНТРОПОГЕННОЙ РАДИОНУКЛИДНОЙ АНОМАЛИИ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С.102-107. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Хроническое облучение ювенильных растений ели европейской, высаженных на участках с мощностью экспозиционной дозы гамма-излучения от 35-40 до 60-80 мР/ч, привело к заметному снижению линейного прироста, что может служить определенным индикатором уровня радиоактивного загрязнения. При подобных уровнях радиационного воздействия наблюдались многопочечность, элиминация центрального побега и многовершинность, израстание почечных чешуй, опадение в нижней части стволика хвой начиная с двухлетнего возраста.

УДК 582.632.1-145:539.16.04.

Ладанова Н.В. УЛЬТРАСТРУКТУРА ЛИСТА БЕРЕЗЫ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ РАДИАЦИОННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ // Радиоэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С.108-118 (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Изучена ультраструктура мезофилла листа березы после 10-15 Гр в год. Подробно описана тонкая организация палисадных и губчатых клеток у морфологически разных листьев. Получены данные, подтверждающие ускоренное старение листьев древесных растений при воздействии ионизирующего излучения.

УДК 539.16:577.39+634.94

Козубов Г.М., Козлов В.А., Таскаев А.И., Патов А.И. **БИОЛОГИЧЕСКАЯ ДОЗИМЕТРИЯ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ**// Радиозэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С.119-127(Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

Приведены данные по динамике прироста древесины по радиусу ствола у основных лесобразующих пород при различных поглощенных дозах в 30-км зоне ЧАЭС. Описан разработанный авторами способ биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах. Показана возможность ретроспективной оценки мощностей поглощенных доз по соотношению показателей ингибиции радиального прироста в год радиационного воздействия и стимуляции его в последующие годы. В качестве тест-породы использованы ель европейская и береза повислая. Точность биологической дозиметрии сопоставима с инструментальными методами.

УДК 546.79:550.42:577.4

Кочан И.Г., Шуктомова И.И., Марченко О.А. **ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ^{90}Sr и ^{137}Cs В НЕКОТОРЫХ ПОЧВАХ ЗОН ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ, ПРИЛЕГАЮЩЕЙ К НОВОЗЕМЕЛЬСКОМУ ПОЛИГОНУ**// Радиозэкологический мониторинг природных экосистем. - Сыктывкар, 1993. - С.128-140.(Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 130).

На основании анализа почвенных проб, отобранных послойно (с шагом в 1 см) в разрезах, заложенных на площадках с наиболее типичными почвами в двух оленеводческих районах Республики Коми, дана оценка вертикальному распределению ^{90}Sr и ^{137}Cs в профиле почв. Полученные данные могут быть использованы при создании информационной базы данных системы радиозэкологического мониторинга применительно к районам, находящимся в зоне потенциального влияния Новоземельского полигона.

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ
ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Редактор Л.П. Мосунова
Техн. редактор М.А. Сазанская
Оператор Т.И. Мергасова

Сдано в набор 28.05.93. Подписано в печать 15.07.93.
Формат 60x90 1/16. Бум. офсетная №2. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 7,4. Усл. печ.л. 9,25. Тираж 500.
Заказ № 109.

Участок оперативной полиграфии
Коми научного центра УрО РАН
167410, г.Сыктывкар, ул. Первомайская, 48