

ИЗУЧЕНИЕ ПОСЛЕДСТВИЙ АВАРИИ НА ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС. К 35-ЛЕТИЮ КАТАСТРОФЫ

УДК 539.1.047:581.5:539.163:57.084.2

ЧТО МЫ УЗНАЛИ О БИОЛОГИЧЕСКИХ ЭФФЕКТАХ ОБЛУЧЕНИЯ В ХОДЕ 35-ЛЕТНЕГО АНАЛИЗА ПОСЛЕДСТВИЙ АВАРИИ НА ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС?

© 2021 г. С. А. Гераськин^{1,*}, С. В. Фесенко¹, П. Ю. Волкова¹, Н. Н. Исамов¹

¹ *Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии, Обнинск, Россия*

**E-mail: stgeraskin@gmail.com*

Поступила в редакцию 11.01.2021 г.

После доработки 27.01.2021 г.

Принята к публикации 24.02.2021 г.

Обобщены результаты многолетних исследований радиобиологических эффектов у растений и животных, населяющих территории, подвергшиеся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС.

Ключевые слова: Чернобыльская АЭС, радиоактивное загрязнение, дозы, биологические эффекты

DOI: 10.31857/S0869803121030061

Крупнейшая в истории атомной энергетики авария на Чернобыльской АЭС не имеет аналогов по количеству попавших в окружающую среду радионуклидов, площади радиоактивного загрязнения и тяжести биологических последствий. Широкомасштабное и неравномерное радиоактивное загрязнение, разнообразие реакций живой природы на разных уровнях биологической организации — от молекулярно-клеточного до экосистемного — сделали исследования биологических последствий чернобыльской аварии источником уникальной научной информации. Хотя с момента аварии прошло 35 лет, ее влияние на живую природу ощущается до настоящего времени.

Наибольшему радиационному воздействию подверглись природные и аграрные экологические системы 30-километровой зоны ЧАЭС. Чернобыльская авария произошла в конце апреля — период активного роста и формирования репродуктивных органов, когда растительные сообщества и многие представители мезофауны наиболее радиочувствительны. Максимальное радиационное воздействие на объекты живой природы пришлось на первые 10–20 дней с момента аварии, когда значительный вклад в поглощенную дозу вносили короткоживущие изотопы [1].

При анализе биологических последствий аварии на ЧАЭС выделяют два периода времени, различающиеся по выраженности радиационных эффектов [2, 3]:

— период острого радиационного воздействия (весна-лето 1986 г.), для которого характерны ярко выраженные биологические эффекты на всех

уровнях биологической организации — от молекулярно-генетического до экосистемного;

— период хронического радиационного воздействия (с осени 1986 г. — по настоящее время), для которого более характерны эффекты на молекулярно-генетическом и организменном уровнях.

Сразу после аварии в подвергшихся радиоактивному загрязнению районах были начаты исследования, выявившие многочисленные факты радиационного поражения растений и животных. Целью настоящей работы являются обобщение и систематизация результатов этих многолетних исследований.

АГРАРНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Сельскохозяйственные растения

Организменный уровень. У озимой пшеницы на сельскохозяйственных угодьях, где на 15-й день после аварии мощность экспозиционной дозы составляла 7.5 мР/ч, число семян в колосе было ниже, стерильность растений достигала 25%, урожайность составила 10 ц/га [4]. При поглощенной за первый месяц дозе 15 Гр были зафиксированы снижение урожайности озимой ржи на 50% и частичная стерильность зерна [5]. В то же время всхожесть семян озимой пшеницы при дозе 10–40 Гр за первый месяц была удовлетворительной (67–95%), морфологические показатели проростков были в пределах нормы.

Бобы сорта Белорусские и горох сорта Уладовский юбилейный выращивали на пяти участках 30-километровой зоны с уровнями загрязнения 60–925 кБк/м² по ⁹⁰Sr и 150–2700 кБк/м² по ¹³⁷Cs, поглощенная доза γ -излучения за 110 дней вегетации в зависимости от участка составляла 0.03–2.5 Гр. Только при максимальной дозе у бобов были зарегистрированы [6] признаки радиационного воздействия: снижение количества соцветий на растении, количества цветков в соцветии, количества цветков с измененным цветом, количества опавших на 70-й день цветков, количества семян в бобах и продуктивности. При дозах 0.03–0.15 Гр частота aberrантных клеток в корешках проросших семян у бобов составляла 1–2%, при 1.1 Гр – возрастала вдвое, при 2.5 Гр – в 8 раз. У гороха регистрировали четырехкратное увеличение частоты aberrаций лишь при максимальной дозе (2.5 Гр).

Поражение трех сортов озимой пшеницы в 10-километровой зоне ЧАЭС мучнистой росой и бурой ржавчиной было в 1.5–2.0 раза выше, чем у контрольных растений, и возрастало с увеличением радиоактивного загрязнения почвы [7]. Пониженная устойчивость растений к фитопатогенным грибам сохранялась при выращивании на незагрязненной радионуклидами почве. Возможной причиной снижения устойчивости растений к болезням в условиях хронического облучения является уменьшение активности ингибиторов протеиназ. Таким образом, хроническое облучение снижает устойчивость растений к действию стресса другой природы – биотического. Кроме того, хроническое радиационное воздействие, действуя как мутагенный фактор, ускоряет возникновение новых форм фитопатогенов с повышенной вирулентностью [7, 8].

Генетические эффекты. Частота aberrантных клеток корневой меристемы проростков семян озимых ржи и пшеницы урожая 1986 г. и их нагруженность повреждениями увеличивались вместе с дозой [5, 9]. Статистически значимое превышение спонтанного уровня aberrаций зафиксировано при поглощенной дозе 3.1 Гр, угнетение митотической активности – 1.3 Гр, всхожести – 12 Гр [9], т.е. радиационное поражение сельскохозяйственных растений в 1986 г. по основным тестам было сходно с эффектом, индуцированным острым γ -облучением в сопоставимых дозах. Анализ трех последовательных поколений озимых ржи и пшеницы показал, что частота aberrантных клеток в интеркалярной меристеме во втором и третьем поколениях на наиболее загрязненных участках статистически значимо превышала этот показатель для первого поколения [10]. Наиболее вероятное объяснение этого феномена связано с дестабилизацией генома растений, выращенных

из подвергшихся радиационному воздействию семян.

Существенная роль генетической нестабильности в формировании отдаленных последствий радиационного воздействия была подтверждена в ходе многолетнего исследования мутационной изменчивости четырех генотипов озимой пшеницы из 10-километровой зоны ЧАЭС. В 1986 г. дозы внешнего облучения растений варьировали в диапазоне 9–20 Гр. В первую вегетацию доля растений с морфологическими аномалиями составила 60–80%, во вторую при самосеве в зоне достигала 60% [6]. У растений, третья вегетация которых проходила в 30-километровой зоне, преобладали частичная и полная стерильность, укороченный колос и др. У растений, выращенных из семян этого поколения на чистой почве, уровень стерильности был в 2–3 раза меньше, но морфологические аномалии (изменения линейных размеров и формы растений, отдельных органов и их количества, окраски, степени кустистости и др.) наблюдались с высокой частотой. Высокий уровень мутагенеза сохранялся на протяжении многих поколений как в условиях 30-километровой зоны, так и на контрольных участках. Аналогично, у потомков сосен, облученных в результате аварии на Чернобыльской АЭС, обнаружены [11] значительные изменения количественных признаков и возрастание частоты морфологических аномалий. Таким образом, типичные эффекты радиационного воздействия (стимуляция и угнетение развития, аномалии морфогенеза) могут наблюдаться у потомков облученных растений.

Высокая частота нарушений мейоза и процессов формирования мужского гаметофита была обнаружена у ячменя. За период от всходов до микроспоро- и гаметогенеза растения ячменя линии *ваху*, выращенные на двух экспериментальных участках в г. Чернобыль (4.4×10^{-4} мГр/ч), (2.1×10^{-2} мГр/ч) и в районе пос. Янов (17.3×10^{-2} мГр/ч), получили дозы 0.05 сГр, 2.56 сГр и 21.12 сГр соответственно [12]. У растений с первого участка было обнаружено 7.2% стерильных пыльцевых зерен, второго – 35.4%, третьего – почти 90%. На третьем участке выход *ваху*-реверсий составил 0.0452%, на участке 1 – 0.0038%, однако в расчете на единицу дозы частота мутаций была выше на наименее загрязненных участках. Интересно отметить, что при облучении в условиях γ -поля частота *ваху*-реверсий возрастала линейно, а в условиях чернобыльской зоны – экспоненциально [13]. Эти различия связаны с тем, что в условиях радионуклидного загрязнения растения подвергаются воздействию как внешнего, так и внутреннего облучения разными видами (α , β и γ) излучения.

Выраженное влияние хронического облучения на частоту мутаций в клетках зародышевой линии

пшеницы было показано на загрязненных радионуклидами территориях вблизи Чернобыльской АЭС [14]. Хроническое облучение привело к трехкратному увеличению частоты гетерозиготных структурных вариантов в 13 мономорфных микросателлитных локусах. Авторы считают, что такое существенное возрастание частоты мутаций может быть связано с немишенными эффектами облучения [14].

Сельскохозяйственные и домашние животные

Организменный уровень. Радиационные эффекты у сельскохозяйственных животных в условиях аварии на ЧАЭС были связаны главным образом с поражением щитовидной железы из-за накопления в ней радиоактивного йода. Через 240 сут после аварии у коров из Гомельской области (Беларусь) соотношение поглощенных щитовидной железой, слизистой желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) и всем телом доз от всех источников облучения составляло 230 : 1.2 : 1 [15]. Дозы на слизистую ЖКТ крупного рогатого скота (КРС) за первый месяц после аварии могли превышать 10 Гр у небольшого количества животных, 7 Гр — у десятков тысяч голов эвакуированного скота и в пределах 1 Гр — у остального поголовья [2]. Зимой 1986–1987 гг. ухудшилось состояние части поголовья, эвакуированного из 30-километровой зоны: увеличился процент падежа, уменьшилось число лейкоцитов в крови. При вскрытии регистрировали повреждение печени, увеличение количества внутреннего жира, увеличение размеров желчного пузыря и селезенки, дистрофию миокарда. В то же время весной 1987 г. клинических признаков радиационного поражения животных не было выявлено.

В июне 1986 г. у КРС и лошадей была выявлена тенденция к снижению β -литической активности крови при дозе внешнего облучения 0.5–0.7 Гр. Содержание животных на территориях с плотностью загрязнения пастбищ ^{137}Cs на уровне 1480 кБк/м² приводило к снижению показателей естественной резистентности, при этом у телят бактерицидная активность сыворотки крови снижалась на 2–9%, а активность лизоцима на 11–34%.

Через 7–10 лет после аварии содержание КРС на загрязненной территории (1480 кБк/м²) сопровождалось снижением показателей естественной резистентности гуморального и клеточного иммунитета. Содержание лизоцима и бактерицидной активности сыворотки крови было ниже на 41.0 и 8.2% соответственно, фагоцитарной активности нейтрофилов — на 13.1% [16].

Степень подавления функций щитовидной железы зависела от полученной дозы (69% снижение при дозе 50 Гр на щитовидную железу, 82% при дозе 280 Гр) [17]. В течение первого месяца в

щитовидной железе наблюдали расстройства гемодинамики, гиперемии, отек стромы, полнокровие капилляров, межфолликулярной ткани, кровоизлияния в интерстициальную ткань и в полость фолликулов. В последующие 1.5–2 мес. изменялся объем щитовидной железы, обнаруживали некродистрофические изменения эпителия фолликулов, пикноз ядер, гибель и слушивание эпителиальных клеток, появление тяжелой соединительной ткани. Спустя 5 мес. после аварии отмечали уменьшение щитовидной железы в объеме, уплотнение и слоистость на разрезе. При гистологическом исследовании обнаруживали фиброз органа, а спустя 8 мес. отмечали атрофию щитовидной железы с появлением на месте органа тяжелой соединительной ткани.

В дальнейшем морфологические изменения в щитовидной железе у животных из разных хозяйств различались по степени выраженности. У КРС в 1987 г. встречали изменения, характерные для коллоидного зоба. Щитовидная железа была увеличена, многие фолликулы растянуты, эпителий уплощен, наблюдали разрывы перегородок фолликулов и слияние их в крупные кисты. У животных из хозяйств Гомельской области в щитовидной железе отмечали изменения, характерные для базедового зоба. Фолликулы железы имели неправильные очертания. Выстилающий их эпителий кубический или призматический, располагался в несколько слоев, образуя сосочковые разрастания. У отдельных животных в те же сроки наблюдали пролиферацию эпителия фолликулов, который разрастался в виде тяжелой с формированием мелких фолликулов без коллоида или с небольшим количеством его, образуя паренхиматозный зоб.

Обнаруженные у продуктивных животных в первый год после аварии изменения концентрации тиреоидных гормонов и активности аденилатциклазы носили [18] обратимый характер, что свидетельствует о существовании компенсаторного механизма активации системы цАМФ у животных с пониженной секрецией тиреоидных гормонов при радиойодном поражении щитовидной железы. Степень радиационного поражения щитовидной железы связана с содержанием стабильного йода в рационе. Так, у овец Белорусского Полесья с пониженным уровнем йодного питания происходил интенсивный захват радиоактивного йода щитовидной железой, что способствовало формированию в 2–2.5 раза больших, чем в контроле, доз на этот орган [19].

Через 5 мес. после аварии у овец, вывезенных из окрестностей ЧАЭС через 10 сут после аварии, обнаружены серьезные гематологические изменения в периферической крови, свидетельствующие о том, что все поголовье овец находилось в переходной фазе от подострой к хронической лу-

чевой болезни [2]. Наиболее частым признаком поражения являлись лейкопения (89% животных) и лимфопения (90% животных). У 54% овец отмечены начальная и выраженная формы анемии.

В мае-июне 1986 г. у брошенных животных (собаки, кошки, свиньи) отмечены радиационные ожоги I–II степени с образованием язв, а также эпиляция на ногах и брюхе. У собак диагностировали изменения во внутренних органах и тканях, характерные для хронической лучевой болезни – снижение массы мышечной и жировой ткани, изменения в печени, почках, кишечнике и желудке с кровоизлияниями и локальными некрозами (печень, почки). У кур, помимо изменений в печени, наблюдали атрофию яичников. Явно выраженные изменения в крови, преимущественно в виде лейкопении, а также анемии нормо- и гиперхромного типа, были зарегистрированы у собак, кошек и ежей, отловленных летом 1986 г. на расстоянии 10–20 км от ЧАЭС.

Таким образом, патологические изменения у сельскохозяйственных и домашних животных после Чернобыльской аварии наблюдались в основном в течение первых двух лет на территориях с уровнем загрязнения более 1480 кБк/м². В отдаленный период изменения у сельскохозяйственных животных наблюдались на молекулярно-клеточном уровне и носили преходящий характер. Для их проявления важное значение имело несоблюдение зоотехнических и ветеринарно-санитарных правил в животноводческих хозяйствах.

НАЗЕМНЫЕ ПРИРОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Почвенные организмы

Уровень биологических сообществ. Авария на ЧАЭС совпала с наиболее радиочувствительными фазами в развитии обитателей почвы, наступившими с ее весенним прогревом: период размножения и линек беспозвоночных после зимнего оцепенения. Через 2 мес. после аварии большая часть радионуклидов с крон деревьев переместилась в лесную подстилку и оставалась в верхнем 3–5 см слое почвы в течение длительного времени, что предопределило высокие дозы облучения мезофауны. В результате обитающие в лесной подстилке виды мезофауны сильно пострадали на расстоянии 3–7 км от станции, где численность почвенных клещей и находившихся на ранних стадиях развития представителей мезофауны к середине июля 1986 г. сократилась в 30 раз [20]. Значительно меньше, в 2–3 раза, сократилась численность мезофауны в толще пахотных почв, находящихся в этой же зоне.

Радиоактивное загрязнение нарушило процесс нормального воспроизводства почвенных

обитателей. Среди почвенного населения сосновых лесов отсутствовали личинки и нимфы мезофауны первых возрастов. Облучение обитателей почвы в дозе 30 Гр вызвала катастрофические (среднее число почвенных обитателей снизилось со 104 до 2.2 индивидуумов на стандартную пробу), 8 Гр – статистически значимые изменения в сообществах мезофауны. У обитателей пахотных почв эти процессы были менее выражены, но численность молодых дождевых червей была в 4 раза ниже, чем на контрольных участках. Даже при дозе 86 Гр на поверхности животные в толще пахотных почв пострадали слабо, так как были хорошо защищены верхним слоем почвы от внешнего β -излучения, вклад которого в общую дозу в 1986 г. составлял 94% [20]. Через год после аварии началось восстановление почвенной фауны леса за счет сохранившихся организмов и активного заселения насекомыми извне. Через 2.5 года общая численность мезофауны восстановилась, но видовое разнообразие на загрязненных радионуклидами участках даже через 10 лет после аварии составляло 80% от доаварийного уровня [21].

Хорошо известна роль почвенной микробиоты, включающей в себя бактерии, микроскопические грибы, археи и вирусы, в накоплении и переносе радионуклидов. Эффекты радиационного воздействия на сообщества этих организмов изучены фрагментарно, что связано со сложностью проведения пробоотбора и оценки состава и динамики таких сообществ. Важнейшую роль в функционировании лесных и луговых сообществ, а также в перераспределении радионуклидов среди компонентов экосистемы, играют микоризообразующие грибы [22, 23]. В районе расположения Чернобыльской АЭС были выделены порядка 2000 штаммов 180 видов грибов, принадлежащих к 92 семействам, и показано снижение видового разнообразия грибов с увеличением дозы облучения, что свидетельствует о различии в радиочувствительности видов внутри сообщества [24, 25]. Предполагается, что меланин играет важную роль в формировании полиморфизма по радиорезистентности, выступая в качестве радиопротектора. До 40% грибов, изолированных из реакторной комнаты Чернобыльской станции, содержали меланин или другие пигменты [24].

Ионизирующее излучение может изменять способность микоризообразующих грибов к колонизации растений. Исследования на территории Брянской области, загрязненной радиоактивными выпадениями после Чернобыльской аварии, продемонстрировали увеличение плотности микоризных корней у двухлетних саженцев сосны при мощностях доз 239.2 и 528.4 мкР/ч, тогда как мощность дозы 737.6 мкР/ч приводила к снижению этого показателя и к снижению тургора живых клеток паренхимы корня [26]. Стимуля-

ция микоризообразующих процессов была показана и для двухлетних саженцев ели при мощностях доз 159.4–541.2 мкР/ч [27].

Недавние прорывы в метагеномике открывают новые возможности для описания структуры прокариотических почвенных сообществ в условиях радионуклидного загрязнения. Было показано, что образцы почвы с низким содержанием ^{137}Cs (~40 кБк/кг), отобранные на территориях, загрязненных в результате аварий на Чернобыльской АЭС и АЭС Фукусима, по результатам таксономического анализа кластеризуются совместно [28]. В исследованных метагеномах были идентифицированы 46 генов, наличие которых коррелировало с содержанием углерода, ^{137}Cs и ^{90}Sr в почве. Большинство данных генов были связаны с ответом микроорганизмов на стресс [28].

Древесные растения

Экосистемный уровень. Наиболее серьезные экологические последствия формировались в случае, когда самые чувствительные компоненты экосистем получали наибольшие дозы. Примером такой ситуации является радиационное поражение хвойных лесов в 10-километровой зоне ЧАЭС. Хвойные деревья характеризуются высокой задерживающей способностью и медленным очищением от выпадающих из атмосферы радионуклидов. Это обусловило аккумуляцию в древесном ярусе 60–90% радиоактивных выпадений [29] и привело к формированию высоких доз, главным образом β -излучения, на апикальную и листовую меристемы.

Было выделено [30] четыре различающиеся степенью радиационного поражения леса зоны:

1) зона летальных эффектов площадью 600 га. Поглощенная доза на 01.06.1986 г. достигала 60–100 Гр. К концу 1987 г., помимо массовой гибели сосновых деревьев, наблюдалось серьезное поражение крон лиственных деревьев – березы и ольхи;

2) зона сублетальных эффектов площадью 3800 га, поглощенная доза 30–40 Гр, в которой усохло 40–75% деревьев. У 90–95% выживших деревьев наблюдался некроз меристем и молодых побегов, высыхание верхней части кроны и подавление роста;

3) зона среднего поражения площадью 11900 га, поглощенная доза 5–6 Гр. Типичными эффектами для этой зоны были подавление роста, частичное опадение хвои с верхней части побегов, повреждение репродуктивных органов;

4) зона слабого воздействия, охватывающая остальные леса 30-километровой зоны, поглощенная доза 0.5–1.0 Гр. В этой зоне у части деревьев наблюдалось подавление роста, на 10–12% увеличилась доля невыполненных семян.

Первые признаки радиационного поражения сосновых лесов – пожелтение и отмирание хвои – появились на площади примерно 100 га через 2–3 нед у деревьев в непосредственной близости от АЭС, где поглощенные хвоей и апикальной меристемой дозы превышали 500 Гр. В течение лета 1986 г. площадь радиационного поражения расширилась в северо-западном направлении до 5 км, серьезное повреждение сосновых лесов наблюдалось на расстоянии до 7 км [30].

Массовая гибель сосновых лесов вокруг Чернобыльской АЭС является ярким примером радиационного поражения на экосистемном уровне и представляет собой убедительное доказательство повышенной чувствительности лесных экосистем (в первую очередь хвойных деревьев) к радиационному воздействию. Гибель сосновых деревьев резко изменила микроклимат на участках пораженного леса. С 1988 г. территория “Рыжего леса” стала постепенно зарастать травой, кустарниками и молодыми лиственными деревьями. Повышение температуры и освещенности поверхностного слоя почвы привело к 3–5-кратному увеличению биомассы травяного покрова [2]. Таким образом, гибель радиочувствительных видов-доминантов (хвойных деревьев) привела к интенсивному развитию более устойчивых к облучению лиственных деревьев, кустарников и травянистых растений.

Организменный уровень. В зоне сублетальных эффектов сосны не формировали доброкачественных семян 5–7 лет после аварии [31]. Острое облучение сосен в 1986 г. в дозах 10–12 Гр вело к массовой гибели пыльников и шишек первого года, в то время как шишки второго года продолжали развитие и достигали нормальных размеров при дозах до 25 Гр [32]. Дозы 1–5 Гр существенно влияли на репродуктивную способность сосны, что проявлялось в снижении числа семян и увеличении фракции невыполненных семян [31]. Период острого облучения совпал с микро- и макроспорогенезом, гаметогенезом и ранним эмбриогенезом сосны, что привело к разнообразным нарушениям семяпочек двух поколений (шишки у сосны развиваются 2 года). При поглощенной дозе 3.8–5.2 Гр наблюдали частичную женскую стерильность (снижение гаметофитной выживаемости опыленных в 1986 г. семяпочек и уменьшение эмбриональной выживаемости семяпочек, опыленных в 1985 г.) [33]. При дозах 7–9 Гр зафиксировано угнетение роста ауксипластов и хвои.

Радиочувствительность ели европейской (*Picea abies* L.) выше, чем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Дозы 8–10 Гр вели к отмиранию молодых побегов у елей 25-летнего возраста, а через 2–3 года – к гибели большинства облученных деревьев. У 40-летних елей после облучения в до-

зах 2.5–3 Гр масса побегов уменьшилась на 60%, на 20% снизилась масса 100 хвоинок [30].

До 80% поглощенной в 1986 г. дозы было получено в течение первого месяца после аварии. Процесс лучевого поражения крон хвойных деревьев продолжался до осени 1986 г. Отмирание сосуших и тонких проводящих корней началось во второй половине вегетационного периода 1987 г. К этому времени большая часть радионуклидов с крон деревьев переместилась в лесную подстилку и верхние слои почвы.

Из лиственных деревьев в окрестностях Чернобыльской АЭС наиболее распространены береза, осина, ольха, акация и дуб. Они значительно устойчивее хвойных к радиационному воздействию [34], поэтому поражение крон лиственных деревьев наблюдалось лишь в непосредственной близости от разрушенного реактора [32]. Поражение листьев березы и акации зарегистрировано на участках, где γ -фон превышал 500 мР/ч [4]. У берез, получивших дозы порядка 500 Гр, к середине августа практически полностью погибли молодые побеги, а листья пожелтели и осыпались, осенью был отмечен некроз отдельных ветвей.

С весны 1987 г. началось восстановление деревьев, сохранивших хотя бы небольшую часть хвои. Оно происходило за счет деления более резистентных спящих клеток, частично защищенных от β -излучения покровными тканями. Дозы облучения, после которых наблюдались восстановительные процессы, составляли для сосны обыкновенной 50–60 Гр, для ели европейской – 10–12 Гр [30]. У сосен, подвергшихся облучению в дозах 15–20 Гр, из-за гибели побегов 1986 г. снизилась масса вновь образующейся хвои [32, 35]. Компенсация происходила за счет формирования в 1987 г. более крупной хвои (в 1.5–2.3 раза длиннее, чем на незагрязненных участках) и увеличения продолжительности ее жизни. Снижение прироста побегов по сравнению с контролем в 1987 г. наблюдалось у деревьев, начиная с дозы 0.43 Гр, а полное прекращение роста – при дозе 3.45 Гр [36]. Максимальное снижение прироста наблюдалось в сосновых насаждениях возрастом 40–60 лет [37]. Подавление процессов роста и развития деревьев сопровождалось уменьшением фотосинтетической активности и транспирации [6].

Начало восстановительных процессов сопровождалось массовым появлением морфологических нарушений, обусловленных снятием апикального доминирования, нарушением геотропизма, изменением формы, размеров и количества хвоинок в пучке, нарушениями в порядке закладывания и количества ежегодных побегов, бесхлорофилльными химерами [30, 32, 35]. Морфологические нарушения устойчиво фиксировались, начиная с мощности доз 0.17–0.26 Гр/ч. По содержанию общих и индивидуальных белков, ор-

ганизации генома, особенностям его экспрессии и кариотипу морфологически аномальная хвоя отличалась от контрольной [38]. Аналогичные эффекты в 5-километровой зоне вокруг реактора зафиксированы у лиственных деревьев (гигантизм листьев, изменение формы листовых пластинок) [32]. Аномальный морфогенез сопровождался существенными изменениями в метаболизме клеток [38].

В 5-километровой зоне вокруг разрушенного реактора в 1987 г. часть мужских и женских сережек у березы имела разветвленную и скрученную форму, отмечен некроз пыльников [32]. К середине лета края листьев на этих деревьях приобрели ярко-желтую окраску, середина оставалась зеленой. В верхней части кроны формировались темно-зеленые листья необычно большого размера. В 1988 г. деревья восстановили нормальную окраску и форму листьев. Но даже через 10 лет после аварии радиоактивное загрязнение продолжало оказывать влияние на стабильность процессов в онтогенезе растений. В 1996 г. уровень флуктуирующей асимметрии листовых пластинок белой акации и рябины был положительно связан с плотностью радиоактивного загрязнения [39]. В более отдаленные периоды после аварии хроническое облучение по-прежнему вызывало морфологические изменения в популяциях сосны обыкновенной, включая увеличение уровня флуктуирующей асимметрии и частот некрозов и морфозов [40]. Постепенное снижение мощностей доз на загрязненных территориях ведет к исчезновению морфологических эффектов. Недавнее исследование в Чернобыльской зоне отчуждения свидетельствует об отсутствии влияния хронического облучения на индексы флуктуирующей асимметрии хвои сосны обыкновенной и листьев березы бородавчатой [41].

Генетические эффекты. В первые годы после аварии в популяциях сосны обыкновенной частота мутаций ферментных локусов была в 4–17 раз, а частота клеток с абберациями хромосом в проростках семян в 1.5–7.2 раза выше, чем в контроле [42, 43]. Частота абберантных клеток и мутаций ферментных локусов нелинейно зависела от уровня радиоактивного загрязнения, причем на единицу поглощенной дозы при низких уровнях загрязнения (5–10 Ки/км²) частота мутаций была в 16 раз выше, чем при высоких (400–550 Ки/км²). В 1987–1990 гг. скорость снижения частоты цитогенетических нарушений в хвое отставала от уменьшения радиоактивного загрязнения местности [36]. Аналогичные результаты были получены и в экспериментах на сельскохозяйственных растениях [10]. У семян сосны обыкновенной урожая 1986–1989 гг. не было обнаружено различий по частоте хлорофилльных мутаций, но по некоторым морфологическим му-

тациям обнаружены существенные отклонения от нормы [44].

Даже спустя 30 лет после аварии частота цитогенетических аномалий [45] и мутаций в изоферментных локусах [46, 47] в популяциях сосны обыкновенной статистически значимо превышала контрольный уровень, а генетическая дифференциация популяций определялась в том числе радиационным воздействием [45]. Развивающиеся в условиях хронического облучения популяции сосны характеризовались нарушением присущих фоновым популяциям циклических закономерностей, увеличением вариабельности генетических показателей и тенденцией к снижению во времени частоты цитогенетических нарушений [48]. Однако повышенный уровень мутагенеза не отразился на репродуктивной способности сосны, которая в значительно большей степени определялась погодными условиями в период формирования семян [49]. Уровень полногеномного метилирования ДНК хронически облученных сосен был существенно повышен [50, 51]. Эти данные свидетельствуют о важной роли эпигенетических механизмов в формировании ответной реакции растений на радиационное воздействие.

Генетические и молекулярные исследования выявили сложные регуляторные процессы, координирующие ответ растений на хроническое облучение. Анализ транскриптома деревьев сосны обыкновенной, произрастающих на загрязненных вых после Чернобыльской аварии территориях, выявил несколько специфичных профилей экспрессии генов, связанных с хроническим радиационным воздействием [52]. У хронически облучаемых деревьев выявили дифференциальную экспрессию генов, продукты которых связаны с модуляцией накопления активных форм кислорода, контролем клеточных повреждений (гистоны и белки теплового шока) и ионного баланса. Также были выявлены изменения в контроле активности мобильных генетических элементов, что может влиять на стратегии поддержания целостности генома деревьев в условиях хронического облучения [52].

Травянистые растения

Уровень биологических сообществ. Гибель — наиболее тяжелое следствие лучевого поражения живого организма, которое в условиях аварии на Чернобыльской АЭС наблюдалось на сравнительно небольших территориях в первые месяцы и годы после аварии. Другие радиобиологические эффекты наблюдались на значительно больших площадях.

Последствия радиационного воздействия в луговых фитоценозах во многом определяются вли-

янием излучения на репродуктивные органы растений. Частичная и полная стерильность семян наблюдалась при дозах за первый месяц 40 Гр (вика) и 10 Гр (одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.), резуховидка Таля (*Arabidopsis thaliana* Heynh. L.)) [5]. Стручки мышиного горошка (*Vicia cracca* L.), заселявшего участок с мощностью экспозиционной дозы 2 мР/ч, преимущественно содержали 1–2 горошины. Доля полностью стерильных плодов достигала 7%, эмбриональных летальных мутаций — 13%. На незагрязненных радионуклидами участках эти показатели составляли 4.5 и 3% соответственно [4]. С увеличением мощности дозы γ -излучения статистически значимо снижались всхожесть и масса 1000 семян ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) [53]. На участках с высокой плотностью радиоактивного загрязнения это растение выпало из состава фитоценоза. В аналогичных условиях у клевера ползучего (*Trifolium repens* L.), кипрея узколистного (*Chamaenerion angustifolium* L.) и дремы белой (*Silene latifolia* Poir.) отмечали увеличение доли нежизнеспособной пыльцы на 30% [6]. Эти данные свидетельствуют о том, что радиационное воздействие способно менять структуру фитоценоза за счет угнетения развития и снижения репродуктивной способности радиочувствительных видов. Результатом этих процессов являются снижение биоразнообразия и изменение доминантности видов.

Действительно, плотность травянистого покрова вблизи поселка Янов (30-км зона ЧАЭС) в 1987 г. сократилась с 740 до 310 экземпляров/м² по мере увеличения мощности экспозиционной дозы γ -излучения с 50 до 3500 мР/ч [4]. При этом число радиочувствительных видов сокращалось с ростом дозы, а радиоустойчивых — возрастало из-за ослабления межвидовой конкуренции. Резкое сокращение числа видов растений на второй год после аварии наблюдали начиная с мощности дозы γ -излучения 80 мР/ч. Видовое разнообразие по сравнению с доаварийным периодом не восстановилось к 1990 г.; доля радиочувствительных видов в фитоценозе снизилась к 1998 г. примерно в 4 раза.

Организменный уровень. Сообщества травянистых растений чернобыльской зоны характеризуются большим разнообразием видов и широким диапазоном радиоустойчивости. Полученные в первый период аварии дозы на критические органы травянистых растений на наиболее загрязненных участках 30-километровой зоны ЧАЭС были достаточны для формирования широкого спектра биологических эффектов, включая стерильность, снижение продуктивности и даже гибель отдельных растений [3].

Основной вклад в поглощенные травянистыми растениями дозы вносило β -излучение, на до-

лю γ -излучения приходилось 5–10% [2, 54]. Две трети поглощенной растениями дозы было получено в первый месяц после аварии. Поверхностное расположение апикальной и листовой меристем делает растения особенно чувствительными к радиоактивным выпадениям. Поэтому формирующиеся в этих критических тканях поглощенные дозы существенно превышают дозы, полученные населяющими ту же экосистему животными [55].

Эксперименты с бобами и горохом в контролируемых условиях показали, что сопоставимый по уровню эффект соответствует дозам хронического γ -облучения, в 10 раз превышающим наблюдавшиеся в условиях чернобыльской зоны [6]. Этот вывод согласуется с данными о том, что в настоящее время в чернобыльской зоне 70–95% дозы растения и животные получают за счет внутреннего облучения [6]. Такое соотношение вкладов внешнего и внутреннего облучения в поглощенную растениями дозу может быть причиной многочисленных несоответствий биологического эффекта и дозы внешнего облучения, наблюдавшихся в полевых исследованиях чернобыльской зоны. Это происходит из-за того, что при поступлении в растения многие радионуклиды концентрируются в зонах роста, где происходит активное деление клеток [56]. Поэтому реальные дозовые нагрузки на наиболее чувствительные ткани растений — меристемы — могут на порядок превышать оценки доз, рассчитанных из предположения о равномерном распределении радионуклидов.

Тератогенные эффекты у травянистых растений фиксировали начиная с 1987 г. У разных видов растений описаны изменения размеров (увеличение, уменьшение) отдельных органов, их формы (морщинистость, скручиваемость, искривления, асимметрия, сращивание и расщепление, утолщение и утончение), окраски, нарушение ветвления и порядка листорасположения, преждевременное опадение листьев, хвои, цветков и др. В 1987 г. морфозы наблюдали начиная с мощности экспозиционной дозы γ -излучения 20–30 мР/ч на 10 мая 1986 г. [5]. Чаще всего встречались фасциация и ветвление стеблей, махровость, изменение соцветий, окраски и размеров листовых пластинок и цветов. При мощности дозы 75–150 мР/ч наблюдали усиление вегетативного размножения вереска и гигантизм отдельных видов растений. Нехарактерные опухолевидные образования наблюдали у ястребинки постенной и зонтичной, малины красной и ежевики [6]. В популяциях осота полевого, на пятый год после аварии, когда мощность экспозиционной дозы снизилась в 3 раза до 0.16 мА/кг, 80% растений имели опухолевидные разрастания на основных и боковых побегах. При выращивании

собранных в чернобыльской зоне семян подорожника ланцетолистного в контролируемых условиях теплицы обнаружена повышенная частота тератогенных изменений, главным образом в строении соцветий [57]. В отдаленный период после аварии выращенные в лаборатории потомки растений резуховидки Таля, мощности дозы для которых составляли 3–100 мкГр/ч, не проявляли изменений морфометрических параметров и активности антиоксидантных ферментов [58].

Генетические эффекты. Первые четыре года после аварии частота клеток с абберациями хромосом в проростках скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) нелинейно зависела от плотности радиоактивного загрязнения [54, 59]. Через 3 и 4 года после аварии наблюдали корреляцию между частотой клеток с абберациями и частотой проростков с аномальным кариотипом. Нелинейная зависимость между цитогенетическим эффектом и мощностью дозы отмечена на том же объекте и в исследованиях в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа [60], но аномальных кариотипов обнаружено не было. Не было найдено измененных кариотипов и спустя 7 лет после аварии на ЧАЭС в загрязненных радионуклидами районах Брянской области [59], хотя частота абберантных клеток на некоторых участках была даже выше, чем в 30-километровой зоне.

Посевы сои в течение 8 лет (2007–2014 гг.) выращивали на участке 30-километровой зоны, где мощность дозы достигала 30.3 мкГр/ч. В 2015 г. собранные в чернобыльской зоне семена посеяли на незагрязненном радионуклидами участке. Анализ потомков растений из чернобыльской зоны показал серьезные нарушения фотосинтетического аппарата и накопление снижающих приспособленность наследуемых изменений в течение всех лет выращивания растений на загрязненных территориях [61].

В отдаленный период после аварии (2019–2020 гг.) в зоне отчуждения были исследованы генетические, биохимические и физиологические параметры травянистых растений, принадлежащих к разным семействам: пастушьей сумки обыкновенной (*Capsella bursa-pastoris* L.), клевера ползучего, одуванчика лекарственного, ежи сборной и водосбора обыкновенного (*Aquilegia vulgaris* L.). Радиационное воздействие (0.27–12.5 мкГр/ч) изменяло концентрации абсцизовой кислоты и окислительно-восстановительный баланс в тканях облученных растений, влияло на фотосинтетический аппарат. При этом наблюдаемые биохимические и физиологические изменения являлись видоспецифичными [62]. В популяциях пастушьей сумки было проведено секвенирование транскриптома, подтвердившее ранее выявленные в работах на сосне обыкновенной закономерности [52], свидетельствующие о важной роли

гистонов и шаперонов в адаптации растений к хроническому облучению.

Млекопитающие

Информация о радиационных эффектах у представителей животного мира в условиях Чернобыльской катастрофы более фрагментарна и менее достоверна. Это связано с мобильным образом жизни животных, что значительно усложняет экспериментальную работу с ними и одновременно делает гораздо менее точной оценку полученных доз.

Популяционный уровень. Среди животных наиболее радиочувствительным классом являются млекопитающие. На радиоактивно загрязненной в результате аварии на ЧАЭС территории самым распространенным семейством млекопитающих были мышевидные грызуны. Эти животные, в силу высокой численности и плодовитости, быстрой смены поколений, а также обитания в верхних горизонтах почвенного покрова, где формируются наиболее высокие дозы, являются удобной моделью для изучения радиоэкологических эффектов. Поэтому неудивительно, что именно для этого семейства млекопитающих были получены наиболее представительные данные об обусловленных аварией на ЧАЭС эффектах.

Весной 1986 г. уровень радиационного воздействия был настолько высок, что мог привести к массовой гибели мышевидных грызунов на наиболее загрязненных участках вокруг ЧАЭС [63]. Осенью 1986 г. численность мышевидных грызунов на наиболее загрязненных участках вокруг Чернобыльской АЭС была в 2–10 раз ниже их численности на незагрязненной радионуклидами территории [64]. В первые годы после аварии радиационное воздействие привело к сокращению продолжительности жизни и другим проблемам со здоровьем, однако мощный репродуктивный потенциал мышевидных грызунов позволил быстро восстановить численность популяций. Весной 1986 г. на наиболее загрязненных участках количество новорожденных мышат составляло лишь 15% от этого показателя на незагрязненных радионуклидами участках. В октябре 1986 г. эмбриональная смертность у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) составляла 34% (в норме 6%) [32]. Если осенью 1986 г. на загрязненных радионуклидами участках рождаемость была снижена на 30%, то весной 1987 г. это различие уменьшилось до 12%. К весне 1987 г. численность животных на загрязненных участках восстановилась главным образом за счет миграции с окружающих территорий. В последующие годы (1994–1995) снижения численности и биологического разнообразия в популяциях мышевидных грызунов, населяющих даже наиболее загрязненные

участки чернобыльской зоны, зафиксировано не было [65].

Организменный уровень. В 1986–1992 гг. была изучена динамика процессов поражения и восстановления кроветворной системы полевок-экономок, населяющих контрастные по уровню радиоактивного загрязнения участки 30-километровой зоны ЧАЭС [66]. К началу отлова зверьков (осень 1986 г.) γ -фон на расположенном в 5 км к югу от ЧАЭС участке составлял 4–6 мР/ч, поглощенная доза от внешнего γ -облучения – 1 Гр. Другой участок был расположен в 20 км к юго-западу от ЧАЭС, мощность γ -фона – 0.8 мР/ч, поглощенная животными доза – 0.02 Гр. В 1986 г. вклад β -излучения в поглощенную дозу был в 2–5 раз выше, чем γ -излучения, вклад инкорпорированных радионуклидов – на 1–2 порядка ниже, чем внешнего облучения [67]. В 1987–1992 гг. уровень внешнего облучения существенно снизился, а вклад инкорпорированных радионуклидов в поглощенную дозу возрос [68].

У обследованных зверьков, несмотря на внешне благополучное состояние, были выявлены многочисленные и разнообразные изменения красной и белой крови, а также внутренних органов. Заметные изменения кроветворной системы были обнаружены через 5–6 мес. после аварии [66]. Они сохранились и даже усугубились в последующие годы в ряду поколений животных. Более 20% полевок имели выраженные признаки гиперхромной макроцитарной анемии, что является типичным проявлением острой лучевой болезни. У 20% зверьков обнаружены признаки гипохромной анемии, выявлено пониженное содержание гемоглобина и ретикулоцитов, что свидетельствует о депрессии эритропоэза. Количество лейкоцитов в единице объема ткани полевок с наиболее загрязненного участка в год аварии почти в 2 раза, а в 1987 г. в 1.5 раза превышало контроль. В последующие годы (1988–1992) у новых поколений животных количество форменных элементов белой крови снизилось до 60% от нормы.

В ходе гистологического анализа срезов костного мозга полевок не было выявлено структурных изменений, способных повлиять на кроветворную функцию [66], и признаков заболеваний крови опухолевой природы [67], однако частота клеток с микроядрами была статистически значимо выше контрольного уровня. Красная пульпа животных находилась в напряженном состоянии. Содержание лимфоидных клеток в белой пульпе было на 45–50% ниже физиологической нормы [66]. Сопоставление полученных данных с результатами лабораторных экспериментов показало, что гистоморфологическое состояние селезенки у большинства полевок из 30-километро-

вой зоны ЧАЭС соответствует лучевому заболеванию средней тяжести.

Печень обеспечивает химический гомеостаз организма и определяет его устойчивость к неблагоприятным воздействиям. Клетки печени накапливают скрытые повреждения, проявляющиеся при стимуляции пролиферации. Паренхима полевок-экономок из 30-километровой зоны имела на срезах мозаичную структуру [69]. Одновременно наблюдали как свойственные первичной реакции организма на острое облучение изменения, так и деструкцию ткани, характерную для хронической лучевой патологии. Об усилении процессов физиологической регенерации свидетельствовало увеличение числа двуядерных гепатоцитов в интактных тканях. В норме у полевок-экономок, в зависимости от возраста, двуядерные гепатоциты составляют 12–18%, у полевок из 30-километровой зоны до 1989 г. их доля составляла 71–100%, в последующие годы – 65–92%. В печени полевок накапливались патологические митозы, причем если до 1989 г. преобладали связанные с абберациями хромосом аномалии, то в последующие годы – клетки с патологией митотического аппарата.

У отловленных в 1987 г. полевых мышей, полевок-экономок и полевок обыкновенных (мощность экспозиционной дозы в местах отлова 0.02–200 мР/ч, вклад β -излучения превышал вклад γ -излучения в 34–37 раз) были обнаружены множественные деструктивные поражения печени, обедненность липидов антиоксидантами, падение доли фосфолипидов в сумме общих липидов и угнетение процессов дегидрирования [70]. Отсутствовала связь между изменением биохимических и биофизических параметров, выраженностью дегенеративных изменений в гепатоцитах и мощностью экспозиционной дозы. Даже спустя 5 лет после аварии у полевок-экономок с тех же участков изменения в составе фосфолипидов печени сохранились, хотя были и не столь выражены [71].

У полевок из 30-километровой зоны ЧАЭС была увеличена ширина коры надпочечников за счет гипертрофии пучковой зоны, вырабатывающей гормоны глюкокортикоидного типа, и уменьшены размеры клубочковой зоны, продуцирующей гормоны минералкортикоидного типа. Было отмечено появление клеток с пикнотическими ядрами, повышение митотической активности клеток пучковой и клубочковой зон, увеличение числа диплоидных и полиплоидных клеток. Гипертрофия коры надпочечников прослеживалась у полевок из 30-километровой зоны ЧАЭС в течение 5 поколений после аварии [67]. У отловленных в сентябре 1986 г. в 4–5 км к югу от ЧАЭС полевок (мощность экспозиционной дозы в местах отлова 7–12 мР/ч) содержание ка-

техоламинов в надпочечниках было статистически значимо ниже, а активность протеинкиназы статистически значимо выше, чем в контрольной популяции [72].

В первые годы после аварии в щитовидной железе полевок, как и в надпочечниках, наблюдали главным образом некротические изменения. Были зафиксированы участки деструкции, дистрофические изменения, локальные скопления лимфоидных элементов, гипертрофия и гиперплазия клеток, пикноз ядер [67]. У первого послеаварийного поколения полевок (1987 г.) в щитовидной железе увеличилось количество дегенерирующих фолликулов. Если в первые годы после аварии наблюдали высокую функциональную активность щитовидной железы, то в последующие была отмечена тенденция к разделению органа на активно функционирующие и гипофункционирующие зоны, сопровождающаяся деструкцией фолликулов и частичным разрушением тиреоцитов. Такие процессы ведут к нарушению метаболизма тиреоидных гормонов и возникновению парадоксального состояния одновременного гипер- и гипотиреоза. Попытка связать эти морфологические изменения с мощностью дозы внешнего γ -облучения на разных участках и в разные годы исследования не дала результатов. Однако даже в 2016–2017 гг. существовала статистически значимая отрицательная корреляция уровня радиационного воздействия с относительной массой мозга и почек и положительная – с относительной массой сердца [73]. В то же время масса легких, селезенки и печени не коррелировала с уровнем хронического облучения.

Генетические эффекты. Частота аббераций хромосом в клетках костного мозга рыжих полевок, популяции которых в 1986–1992 гг. обитали в загрязненных в результате аварии на ЧАЭС районах Беларуси (плотность радиоактивного загрязнения стационаров по ^{137}Cs 8–1526 кБк/м²), возрастала по мере увеличения плотности радиоактивного загрязнения [74]. На стационарах с плотностью радиоактивного загрязнения 220–1526 кБк/м² частота аббераций хромосом в течение всего периода исследований (за это время сменилось 14 поколений животных) превышала контрольный уровень в 3–7 раз и характеризовалась тенденцией к росту во всех обследованных популяциях. Большинство аббераций в клетках костного мозга были хроматидными. На сильно загрязненных стационарах нагруженность поврежденных клеток абберациями была выше, а аббераций хромосомного типа (парные фрагменты, Робертсоновские транслокации, инверсии) встречались чаще, чем у животных в контроле. Однако корреляционный анализ не показал статистически значимой связи частоты аббераций хромосом с плотностью радиоактивного загрязнения или

мощностью экспозиционной дозы. Выполненная позже реконструкция поглощенных полевками доз и анализ их связи с наблюдаемыми эффектами позволили предположить, что дозы в диапазоне 20–50 мГр индуцировали у животных генетическую нестабильность, а дозы 51–356 мГр – радиоадаптивный ответ [75]. Выращенное в условиях вивария потомство отловленных на экспериментальных участках полевков характеризовалось столь же высоким уровнем цитогенетических нарушений, как и животные из загрязненных радионуклидами районов.

В исследованных популяциях зарегистрированы высокие частоты полиплоидных клеток в костном мозге рыжих полевков, превышающие доаварийный уровень на 1–3 порядка [76]. Продемонстрирована зависимость их частоты от концентрации инкорпорированных в тушках радионуклидов. Обнаружен статистически значимый рост частоты геномных мутаций во времени вплоть до 1991 г. (12-е послеаварийное поколение животных). Даже у 21–22 поколений животных (1996 г.) была выявлена повышенная частота микроядер в полихроматофильных эритроцитах (ПХЭ) [77]. В то же время в работе [78] не обнаружено увеличения частоты микроядер в ПХЭ у полевков, населяющих наиболее загрязненные радионуклидами участки рядом с Чернобыльской АЭС.

У отловленных в 1986–1991 гг. в 30-километровой зоне ЧАЭС домашних мышей были исследованы [79, 80] генетические нарушения в половых и соматических клетках. В 1986 г. мощность экспозиционной дозы на поверхности почвы участков составляла 0.02–200 мР/ч. Суммарные поглощенные дозы внешнего облучения семенников более чем вдвое превышали дозу от γ -излучения, доля внутреннего облучения составляла не более 10%. Интегральные дозы облучения самцов, отловленных в 1986–1987 гг., составляли 3–4 Гр в месяц. У животных, населяющих участки с большей плотностью радиоактивного загрязнения, частота aberrаций хромосом и клеток с микроядрами в ПХЭ костного мозга была выше, однако зависимость эффекта от мощности экспозиционной дозы отсутствовала. Встречаемость клеток с микроядрами в ПХЭ была примерно на порядок ниже частоты aberrантных клеток. Частота клеток с микроядрами у изученных типов соматических клеток была одного порядка, хотя при анализе нормохромных эритроцитов периферической крови можно было ожидать накопления повреждений за весь период экспозиции, в отличие от ПХЭ клеток костного мозга, где эффект обусловлен полученной за клеточный цикл дозой. Различия в степени загрязнения участков были значительно выше, чем различия по наблюдаемым эффектам.

Только два самца с максимально загрязненного участка из 250 оказались необратимо стерильными, у части самцов наблюдалась временная стерильность. Эмбриональная смертность была повышена лишь в потомстве самцов, отловленных на максимально загрязненных участках. Различий по частоте аномальных головок спермиев у самцов в зависимости от степени загрязнения участков и года отлова не было обнаружено. Лишь у некоторых самцов с наиболее загрязненного участка отмечено снижение массы семенников. Частота реципрокных транслокаций в сперматоцитах имела тенденцию к повышению с ростом мощности дозы, но в популяциях мышей, гетерозиготных по рецессивным летальным мутациям, падала с увеличением прошедшего после аварии времени, т.е. накопления мутаций со временем не происходило. Это позволяет полагать, что относительно высокий уровень гетерозигот по рецессивным летальным мутациям в 1986–1987 гг. в значительной степени связан с радиационным воздействием. Отсутствие накопления гетерозигот в популяции с течением времени, несмотря на хроническое радиационное воздействие, вероятно связано с избирательной гибелью несущих генетические нарушения клеток.

У отловленных в 30-километровой зоне ЧАЭС (мощность экспозиционной дозы на экспериментальных участках в 1986 г. 0.03–300 мР/ч) полевков-экономок, рыжих полевков и полевых мышей максимальную частоту аномальных головок спермиев наблюдали в первые два года после аварии [81, 82]. Частота микроядер в 1986–1989 гг. была статистически значимо выше, чем в последующие годы. Только в этот период встречались множественные микроядра (до 10–14 на клетку), пульверизация ядра, очаговое поражение клеток. Максимальная частота нарушений отмечена у полевки-экономки, минимальная – у полевой мыши. Через 5–6 лет после аварии частота генетических нарушений в половых и соматических клетках снизилась до спонтанного уровня. В 1994–1995 гг. даже у мышевидных грызунов, населяющих наиболее загрязненные радионуклидами участки чернобыльской зоны, не обнаружено повышенной частоты атипичных хромосом [65].

Сравнение спектра мутаций у трех видов полевков, пойманных в 30-километровой зоне ЧАЭС, показало, что эволюционно наиболее молодой вид – полевка обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas) характеризовался повышенной частотой анеуплоидных клеток [83]. Клетки эволюционно наиболее древнего вида – полевки экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) характеризовались повышенной стабильностью хромосомного аппарата.

Птицы

Организменный уровень. Информация о влиянии радиационного воздействия на птиц основывается на многолетних исследованиях научной группы под руководством А.Р. Møller и Т.А. Mousseau. Несмотря на то что дозиметрия и дизайн экспериментов этой научной группы вызывают серьезные вопросы у других исследователей [84, 85], полное отсутствие информации из альтернативных источников о радиационных эффектах у птиц чернобыльской зоны вынуждает нас использовать данные этих исследователей. У ласточек из чернобыльской зоны был обнаружен [86] пониженный уровень лейкоцитов и иммуноглобулинов, а также пониженная масса селезенки, что свидетельствует о пониженной способности к формированию иммунного ответа. В выборке из 1669 птиц, отловленных в течение 2010–2012 гг. на восьми участках в зоне Чернобыльской аварии (амбиентная доза составляла 0.02–200 мкЗв/ч), зарегистрировали повышенное число случаев частичного альбинизма перьев и повышенную частоту опухолевых образований [87]. Исследование эякулятов нескольких десятков видов диких птиц, гнездящихся в районах с разным уровнем радиоактивного загрязнения в зоне Чернобыльской аварии, показало, что частота аспермии у самцов логарифмически росла с увеличением уровня дозы. На загрязненных территориях 18.4% самцов не имели спермы, тогда как в контрольных незагрязненных районах подобное наблюдали только у 3.0% самцов [88].

Генетические эффекты. При помощи коматеста были оценены уровни повреждения ДНК в клетках крови ласточек (*Hirundo rustica* L.), отловленных на разных участках в зоне Чернобыльской аварии. Повреждения ДНК были более выраженными у птиц, обитающих на участках с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения [89]. Концентрация метаболитов активных форм кислорода в крови взрослых ласточек была увеличена на радиоактивно загрязненных участках [90].

Пресноводные организмы

Организменный уровень. При оценке радиологических последствий для водоемов наибольший интерес представляют рыбы – самые радиочувствительные организмы из холоднокровных гидробионтов. К моменту аварии водоем-охладитель ЧАЭС населяли более 30 видов рыб. Полученные ими дозы зависели от субстрата, на котором происходило развитие икры, продолжительность эмбриогенеза, а при переходе на самостоятельное питание – от характера трофики. У хищных видов концентрация цезия в тканях и органах была на порядок больше, чем у фитофагов [32]. Исходя из этих критериев, к критиче-

ским видам в пруде-охладителе можно отнести судака и жереха. Согласно оценкам [32], поглощенные некоторыми распространенными в водоем-охладителе видами рыб дозы, накопленные с момента аварии до 1995 г., составили 10–17 Гр. Уровень флуктуирующей асимметрии числа лучей в грудных плавниках молоди судака 1986 г. был в 30 раз выше, чем в контроле [91]. Изменчивость морфометрических показателей у потомства карпа, густеры и толстолобика была значимо выше, чем у родителей [92]. У рыб, икра которых основную дозу получает от накапливающих радионуклиды водных растений, были отмечены нарушения в системе крови (серебряный карась), репродуктивной системы (окунь и карп), а также цитогенетические аномалии (карп) [93]. В Киевском водохранилище, где дозы были ниже, изменчивость морфологических признаков у этого вида рыб не выходила за пределы видовой диапозона.

Незадолго до аварии водоем-охладитель ЧАЭС стал использоваться для разведения промысловых видов рыб. Радиационное воздействие привело к повышенной частоте аномалий репродуктивной системы населяющих водоем-охладитель рыб. Находившиеся в садках пруда-охладителя в момент аварии мальки белого толстолобика к 1988 г. достигли половой зрелости, накопленная с момента аварии к 1991 г. доза составила 9–11 Гр [94, 95]. Часть толстолобиков (5.6%) была полностью стерильна (в контроле – 0.25%), у 15.4% отмечена частичная стерильность [94]. Асимметричное развитие гонад наблюдали у 11.2% особей (в контроле – 2.9%). Среди других аномалий репродуктивных органов можно выделить разрушение стенок семенных канальцев, разрастание соединительной ткани, деструктивные изменения половых клеток. Однако, поскольку плодовитость самок превышала контрольную на 40%, деструктивные изменения затрагивали лишь часть потомства. Доля оплодотворенных икринок составляла 94%, из них с аномалиями развития – 11% [95]. Удельная активность ¹³⁷Cs в овулировавшей икре составляла 15 кБк/кг. В потомстве толстолобика отмечены замедление темпов роста, повышенная вариабельность линейных и весовых показателей, увеличение числа особей с нарушением морфологии половых желез и клеток, деструктивными изменениями ооцитов, сперматогониев и сперматоцитов, появление бисексуальных и стерильных особей. У самцов нарушения воспроизводительной системы были выражены сильнее [95]. В 2015 г. анализ последствий облучения рыб из семи озер чернобыльской зоны показал, что репродуктивная система окуня более чувствительна к радиационному воздействию, чем у плотвы [96]. У этого вида в наиболее загрязненных озерах наблюдали положительно корре-

лирующую с мощностью дозы задержку развития гонад.

Особенно сильное радиационное воздействие испытали бентосные организмы, в частности, моллюски. Удельные активности радионуклидов у населяющих пруд-охладитель ЧАЭС моллюсков достигали 410 Бк/г [32]. В этих популяциях в 1986–1987 гг. было выявлено [91] состояние депрессии, но к 1991 г. ситуация выровнялась. Исследование морфологической и генетической дифференциации в семи популяциях *Dreissena polymorpha* (Pallas), населяющих водоем-охладитель ЧАЭС и прилегающие водоемы, не выявило статистически значимого эффекта облучения на структуру популяции [97]. Отсутствие связи флуктуирующей асимметрии морфологических показателей [98], плодовитости, массы выводка и доли дающих потомство самок [99] с уровнем радиационного воздействия спустя 30 лет после Чернобыльской аварии было обнаружено в популяциях водяного ослика (*Asellus aquaticus*) из шести озер чернобыльской зоны, мощность поглощенной дозы в которых менялась в диапазоне 0.06–27.1 мкГр/ч.

Генетические эффекты. В семи популяциях бурых лягушек, населяющих загрязненные радионуклидами районы Беларуси (радиоактивное загрязнение участков менялось в пределах 180–2330 кБк/м² по ¹³⁷Cs и 3.7–280 кБк/м² по ⁹⁰Sr), частота аберрантных метафаз и нагруженность клеток костного мозга аберрациями были статистически значимо выше контроля [100, 101]. Спектр аберраций указывал на радиационную природу выявленных аномалий. В качестве контрольных были выбраны популяции из Березинского биосферного заповедника и из прибрежной зоны Заславского водохранилища. Снижения уровня цитогенетических нарушений в 1989 г. по сравнению с 1986 г. не обнаружено. Только в первые годы после аварии наблюдалась [102] связь между уровнем цитогенетических нарушений в клетках костного мозга и накоплением остеотропных радионуклидов в теле животных, после 1990 г. статистически значимая связь частоты цитогенетических нарушений с накоплением отдельных радионуклидов и общей дозовой нагрузкой отсутствовала. В популяциях бурых лягушек из загрязненных радионуклидами районов до 1991 г. число микроядер в эритроцитах периферической крови было выше, чем в контроле. Уменьшение с течением времени плотности радиоактивного загрязнения сопровождалось увеличением частоты аберраций на единицу дозы в 5–6 раз, т.е. наблюдавшееся в 1990–1994 гг. снижение частоты аберрантных клеток в костном мозге не соответствовало снижению дозовых нагрузок [102]. После острого γ -облучения в дозе 2 Гр не наблюдалось [103] различий по частоте цитогенетических нарушений в

клетках костного мозга животных из контрольного и радиоактивно загрязненного участков. Обитающие на загрязненных радионуклидами территориях животные отличались от контрольных частотой клеток костного мозга с повреждением хроматина и скоростью процессов апоптоза после дополнительного радиационного воздействия [104]. В ходе проведенного в 1988–1991 гг. обследования 2500 лягушек двух видов из 13 биотопов были обнаружены семь особей с новообразованиями костной ткани, пять из них были отловлены в окрестностях г. Чериков Могилевской области [105]. В последующие годы опухоли не были зарегистрированы. Судя по размерам лягушек с опухолями костной ткани, все они в момент аварии были в возрасте одного года и находились в стадии ускоренного роста.

РАДИОАДАПТАЦИЯ

Переселение людей из 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС и прекращение там хозяйственной деятельности резко снизило антропогенное воздействие на экосистемы, существенно затруднив тем самым выявление адаптивных реакций живой природы к характерным для чернобыльской зоны повышенным уровням радиационного воздействия. Тем не менее существует ряд хорошо документированных примеров радиоадаптации в популяциях растений и животных.

Возможности и темпы адаптации природных популяций к повышенным уровням радионуклидного загрязнения определяются двумя группами факторов:

- пластичностью вида (занимаемой экологической нишей, чувствительностью к радиационному воздействию, способом размножения, структурно-функциональным состоянием генома и др.);
- спецификой радиоэкологических условий обитания, определяющей дозовые нагрузки от внешнего и внутреннего облучения, наличием в среде обитания дополнительных экологических факторов, способных модифицировать радиационные эффекты.

Чувствительность семян урожая 1997 г. из хронически облучаемых популяций сосны к дополнительному γ -облучению (критерий – частота клеток с аберрациями хромосом) зависела от уровня радиоактивного загрязнения участков – чем выше уровень радиоактивного загрязнения, тем больше устойчивость выращенных на этих участках семян к дополнительному радиационному воздействию [43]. Необходимо отметить, что уровни радиоактивного загрязнения на обследованных участках различались в 100 раз, а радиоустойчивость семян возросла всего в 1.7 раза. Анализ изоферментного полиморфизма показал

[31], что в популяциях сосны, получивших в первый период аварии дозы более 1 Гр, по ряду локусов наблюдался гаметический отбор против аллеля F, что вело к нарушению сегрегации аллелей у гетерозиготных деревьев. Обнаруженный отбор имеет однолокусный характер, не ведет к гаметической интеграции генома, но приводит к изменению генетической структуры семенного потомства. Обусловленные хроническим радиационным воздействием изменения генетической структуры в потомстве сосны обыкновенной сохранялись даже спустя 25 лет после аварии [46].

С 1986 г. в 30-километровой зоне ЧАЭС в течение шести лет исследовали динамику мутационного груза в популяциях резуховидки Таля [54, 106]. Мощность дозы на участках менялась в пределах 0,02–40 мР/ч. Первые 2–3 года после аварии, несмотря на резкое снижение мощности дозы, частота эмбриональных летальных и хлорофильных мутаций в популяциях резуховидки увеличивалась. В последующие годы частота летальных мутаций снизилась, но и в 1992 г. в 4–8 раз превышала спонтанный уровень. На протяжении всех шести лет исследования высокие дозы индуцировали меньше мутаций на единицу дозы, чем низкие. В популяциях резуховидки, населяющих участки с высоким уровнем радиоактивного загрязнения, генетическое разнообразие снижалось со временем [107]. Семена из этих популяций характеризовались повышенной устойчивостью к химическим мутагенам и дополнительному γ -облучению [108]. Интересно, что растения, выросшие из семян, собранных в чернобыльской зоне в 1991 и 1992 гг., были более устойчивы к мутагенам, чем растения, выросшие из семян 1989 и 1990 г. Растения с загрязненных радионуклидами участков характеризовались пониженной частотой межхромосомной гомологической рекомбинации, существенно повышенным уровнем экспрессии генов, кодирующих компоненты системы репарации ДНК и антиоксидантной системы, а также повышенным уровнем метилирования генома. Аналогично, выращенные в чернобыльской зоне соевые бобы отличались повышенной устойчивостью к тяжелым металлам и модифицированным метаболизмом углерода [109].

Повышенная эффективность репарации и способность к прорастанию в условиях абиотического стресса (высокое содержание солей и ускоренное старение) были показаны на растениях примулы (*Oenothera biennis* L.), населяющих загрязненные γ - и β -излучающими радионуклидами участки в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС. Семена растений с участков, загрязненных α -, β - и γ -излучающими радионуклидами, таким свойством не обладали [110]. Аналогичные ре-

зультаты были продемонстрированы и при исследовании популяций горошка мышиного [111].

Популяции большого прудовика (*Lymnaea stagnalis* L.) из озера Персток, загрязненного радионуклидами в результате аварии на ЧАЭС (в 1997–1998 гг. плотность радиоактивного загрязнения донных отложений по ^{137}Cs достигала 2200–3000 кБк/м²), характеризовались повышенной частотой клеток с микроядрами в гемолимфе по сравнению с популяциями, населяющими умеренно загрязненную р. Припять (в 1997–1999 гг. плотность радиоактивного загрязнения донных отложений составляла 20–40 кБк/м²) [112]. Эмбриональная смертность в популяциях большого прудовика из озера Персток была ниже, а устойчивость к облучению гораздо выше, чем в популяциях из р. Припять. Радиоустойчивость популяций из этих водоемов была гораздо выше радиоустойчивости популяций из незагрязненных озер за пределами 30-километровой зоны.

Хроническое облучение существенно влияет на темпы развития населяющих Чернобыльскую зону организмов и способы их размножения. Так, характеризующиеся повышенным уровнем нарушений ДНК потомки собранных в чернобыльской зоне кузнечиков *Chorthippus albomarginatus* развивались гораздо быстрее [113]. При исследовании интенсивности и характера размножения олигохет в водоеме вблизи п. Янов (мощность дозы на поверхности донных отложений 14 мкГр/ч) обнаружена статистически значимая связь между тяжестью цитогенетического поражения червей и количеством переходящих к половому размножению особей в популяции [114]. Аналогично, в 30-километровой зоне ЧАЭС было обнаружено [115] возрастание доли растений зверобоя пронзеннолистного (*Hypericum perforatum* L.), размножающихся половым путем и, соответственно, уменьшение роли апомиксиса. Бесполое размножение, сохраняя ценные гетерозиготные типы и обеспечивая тем самым высокую жизнеспособность при постоянных внешних условиях, ограничивает возможности генетической изменчивости и снижает адаптивный потенциал популяций в меняющейся среде. Поэтому неблагоприятные условия стимулируют переход к половому размножению.

Популяции рыжей и обыкновенной полевков, населяющие участок с высоким уровнем радиоактивного загрязнения (37000 кБк/м² по ^{137}Cs), к 1999–2001 гг. (26-е поставарийное поколение) состояли в основном из животных, в клетках костного мозга которых частота встречаемости цитогенетических аномалий не превышала контрольный уровень [116]. На участках с существенно меньшими уровнями радиоактивного загрязнения (185 и 7400 кБк/м²) селекция на повышенную радиорезистентность не была зафиксирована.

Даже через 30 лет после аварии фибробласты рыжих полевок, населявших участок Чернобыльской зоны с радиационным фоном, в 100 раз превышающим контрольный уровень, были более устойчивы к дополнительному облучению, окислительному стрессу и повреждающим ДНК агентам [117]. Аналогично в крови отловленных в 2010 г. птиц концентрации восстановленного глутатиона были увеличены, а уровни окислительного стресса и повреждений ДНК уменьшались с увеличением дозы излучения, что авторы рассматривали как свидетельство адаптации к действию хронического облучения. Воздействие ионизирующего излучения также увеличивало производство менее прооксидантных форм феомеланина, что могло обеспечить снижение концентраций активных форм кислорода и способствовать адаптации птиц к облучению [118].

В работе [119] представлены результаты изучения изменения радиочувствительности европейской рыжей полевки в ряду поколений как интегральной характеристики адаптивных процессов в условиях повышенных уровней радиационного воздействия. Анализ средней продолжительности жизни полевок после дополнительного облучения дозой 14 Гр показал, что радиоустойчивость полевок увеличивается вместе с числом поколений, прожитых в условиях радиоактивного загрязнения. В 12-м поколении (1991 г.) средняя продолжительность жизни достигла максимального значения, превышающего значение этого показателя у животных 1987 г. в 10 раз. Снижение этого показателя в 14-м поколении (1992 г.) может означать восстановление популяционного гомеостаза и стабилизацию популяции на оптимальном уровне радиорезистентности. Синхронно с радиорезистентностью изменялась и дисперсия этого признака [119]. Расширение вариабельности популяционных характеристик создает материал для интенсификации процессов адаптации животных к новым условиям существования. Отсутствовавшие в исходной выборке суперрезистентные животные появляются в 6–10-м поколении, к 12-му поколению их доля достигает 20%. На территориях с низким уровнем загрязнения подобные микроэволюционные преобразования происходят медленнее или не происходят вовсе [116]. Со временем происходит снижение доли радиочувствительных животных и возрастание доли устойчивых к облучению. Аналогичные изменения наблюдали и в популяциях растений, включая структуру популяции василька шероховатого (*Centaurea scabiōsa* L.) [54] в исследованиях на Восточно-Уральском радиоактивном следе.

Анализ потомства быка и трех коров, обнаруженных в сентябре 1987 г. в 4 км от разрушенного реактора и в дальнейшем содержавшихся в экспериментальном хозяйстве в 10 км от саркофага (плот-

ность радиоактивного загрязнения 7400 кБк/м² по ¹³⁷Cs), показал существенные отклонения от равновероятной передачи аллельных вариантов генов от родителей к потомкам [120]. В условиях высоких уровней радиоактивного загрязнения наблюдалась элиминация генотипов, типичных для высокоспециализированной родительской голштинской породы. Вместо этого с повышенной частотой встречались варианты генов, характерных для более примитивных, но более устойчивых к неблагоприятным условиям среды пород, таких как серый украинский скот. В этих условиях радиационное воздействие выступает как селективный фактор, действие которого проявляется главным образом в изменении частоты встречаемости аллелей, а не индукции новых мутаций. Таким образом, генетические последствия катастрофы на Чернобыльской АЭС в значительной степени связаны не с увеличением числа мутантных организмов, а с исчезновением из генофонда популяции части генов вследствие направленного против радиочувствительных организмов отбора.

Представленные в настоящем разделе результаты свидетельствуют о том, что в адаптацию популяций растений и животных, вынужденных развиваться в условиях радиоактивного загрязнения, вовлечены механизмы на разных уровнях биологической организации — генетическом, биохимическом, физиологическом и популяционном. Результатом этих процессов является генетическая и фенотипическая перестройка популяции, обеспечивающая ее выживание в изменившихся условиях существования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чернобыльская авария предоставила уникальный шанс для изучения биологических эффектов облучения в полевых условиях. Однако, несмотря на более чем 30-летний период исследований, до настоящего времени нет полной ясности в отношении последствий этой тяжелой радиационной аварии для живой природы. Последствия аварии на Чернобыльской АЭС для биоты носили разнообразный характер — от повышенного уровня мутагенеза до поражения на экосистемном уровне. Тяжесть радиационных эффектов зависела от дозы, полученной в первый период аварии. В подвергшихся значительному радиационному воздействию биологических сообществах наблюдались зависящее от дозы изменение видовой структуры и снижение биологического разнообразия. Во всех исследованных популяциях растений и животных из чернобыльской зоны в первые годы после аварии выявлен повышенный уровень мутагенеза. В большинстве исследованных случаев зависимость доза—эффект имела нелинейный

характер, а выход мутаций на единицу дозы был выше при облучении в низких дозах и с низкой мощностью. В последующие годы снижение мощности дозы происходило быстрее, чем уменьшение частоты мутаций в населяющих радиоактивно загрязненные территории популяциях.

Помимо дозы и вида излучения, радиационные эффекты в подвергшихся радиоактивному загрязнению природных и аграрных экологических системах зависели от радиочувствительности составляющих экосистему видов, занимаемой экологической ниши, образа жизни, способа размножения и геометрии облучения. Действительно, в первый год после аварии на ЧАЭС в окрестностях деревни Боршевка из 30-километровой зоны поглощенные разными видами биоты дозы различались более чем в 250 раз [121].

Характерным признаком крупных радиационных аварий является наличие двух периодов — интенсивного краткосрочного облучения и последующего длительного этапа с медленным падением мощности дозы. Наиболее серьезные экологические последствия обусловлены радиационным воздействием в период острого облучения. К числу самых радиочувствительных видов растений относятся голосеменные, животных — млекопитающие, а экосистем — хвойные леса. В подвергшихся радиационному воздействию экосистемах выделяют две группы ответных реакций [2]. Первую составляют изменения, непосредственно связанные с радиационным поражением биоты. Ко второй группе относят нарушения структуры и функций экосистем, обусловленные гибелью или угнетением развития наиболее радиочувствительных видов. Так, в погибших хвойных лесах, вследствие улучшения светового режима и условий минерального питания, усиленно развивались более радиоустойчивые лиственные породы и травяной покров. В луговых фитоценозах в силу тех же причин видовой состав сообществ менялся в сторону преобладания более радиорезистентных видов.

Радиационные эффекты на биоценотическом уровне начинаются с доз, летальных для наиболее радиочувствительных видов (например, сосны, мышевидных грызунов). В условиях аварии на ЧАЭС такой экологический сдвиг отмечен при поглощенной за первые месяцы после аварии дозе 60–100 Гр [29, 122]. Гибель ослабленных хвойных деревьев происходила при меньших дозах: ель — 8–10 Гр [30], сосна — 15 Гр [30, 122]. Гибель кустарников и лиственных деревьев наблюдалась при дозах более 200 Гр [4]. Сокращение видовой разнообразия у травянистых растений на второй год после аварии фиксировали начиная с мощности дозы γ -излучения 80 мР/ч, усиление вегетативного размножения и гигантизм растений — при мощностях доз 75–150 мР/ч [5]. Дозы (3–6 Гр)

вызывали множественные деструктивные изменения в кроветворной системе и внутренних органах мышевидных грызунов [66, 67, 69]. Морфологические изменения хвои сосны и подростов лиственных деревьев в 1987 г. наблюдались, начиная с доз 0.1–1.0 Гр [30, 122], лиственных деревьев и кустарников — 20–30 мР/ч (25 Гр/сезон), травянистых растений — 10–150 мР/ч (18–200 Гр/сезон) [4].

Анализ представленной в статье информации свидетельствует о том, что с увеличением мощности дозы в населяющих загрязненные территории биологических сообществах наблюдаются все более тяжелые последствия — от устойчивой фиксации генетических изменений до разрушения экосистем. На рис. 1 диапазоны доз, при которых наблюдались эффекты у растений и животных после чернобыльской аварии, сопоставлены с критическими уровнями радиационного воздействия, предложенными НКДАР (1996), Комиссией по ядерной безопасности Канады [123] и в рамках европейского проекта ERICA [124]. Видно, что при дозах, ниже рекомендованных НКДАР как безопасные для растений (4 Гр/год), в условиях чернобыльской зоны наблюдались морфологические изменения и подавление репродуктивной функции у разных видов. С учетом этого предложенные Комиссией по ядерной безопасности Канады и в рамках европейского проекта ERICA критические уровни радиационного воздействия представляются более обоснованными.

Приведенные в настоящей статье данные содержат значительную долю неопределенности. Причины этого следующие:

1. *Существенная неравномерность радиоактивного загрязнения территории.* Продолжительный период активного выброса радионуклидов и изменчивые метеорологические условия в это время, широкий спектр выпавших радионуклидов обусловили существенную гетерогенность дозовых полей как в пространстве, так и во времени. Так, в 30-километровой зоне, в квадрате 200 × 200 м мощность дозы может изменяться на порядок [125].

2. *Отсутствие адекватной дозиметрической информации.* В первый, наиболее важный и в значительной мере определяющий биологические последствия аварии период, дозиметрические работы были выполнены в недостаточном объеме. В силу этого, а также из-за сложности и быстрого изменения радиационной ситуации в первый период аварии (сочетанное внешнее и внутреннее α -, β -, γ -облучение, наличие “горячих” частиц, существенный вклад в дозу короткоживущих радионуклидов в первый период аварии) оценки поглощенных объектами живой природы доз носили приблизительный характер. Согласно имеющимся оценкам [2], в первый поставарийный

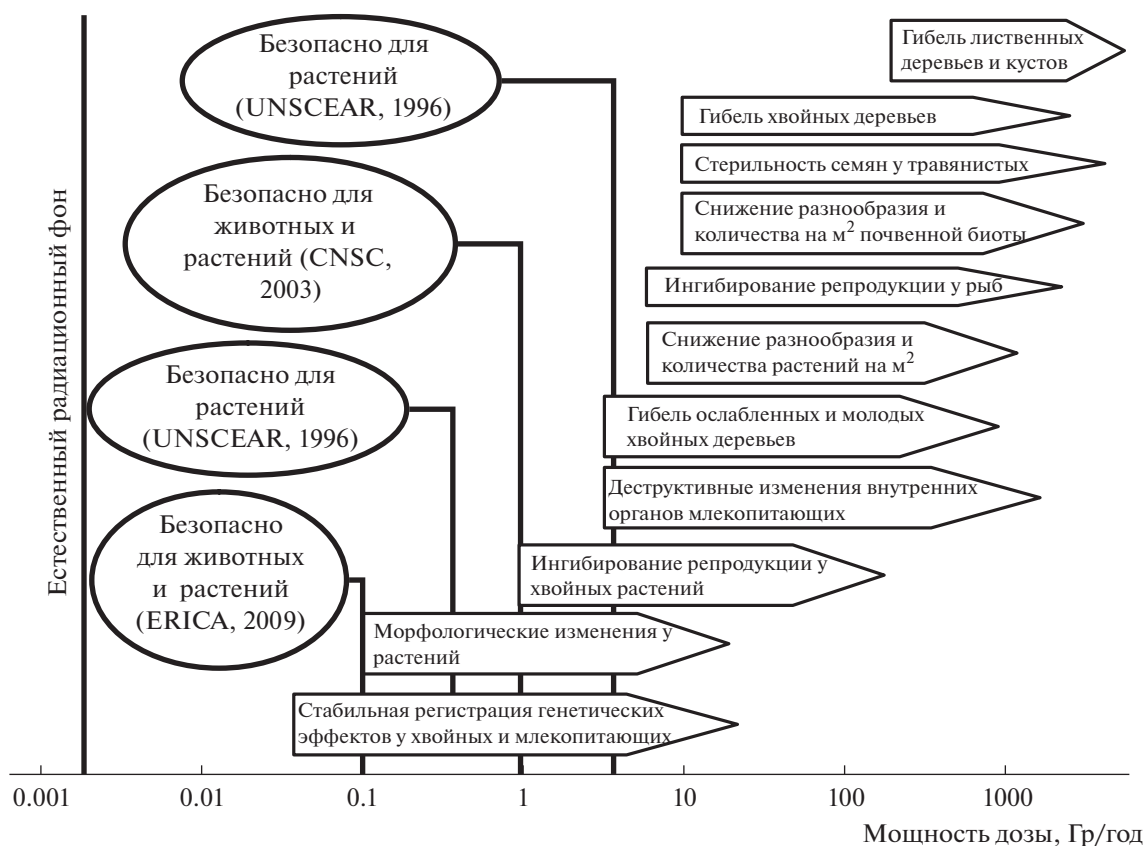


Рис. 1. Диапазоны доз, в которых наблюдались эффекты в популяциях растений и животных в условиях аварии на Чернобыльской АЭС [3].

Fig. 1. Effects observed on non-human species under conditions of the Chernobyl NPP accident [3].

год более 90% поглощенной дозы формировалось за счет внешнего облучения, ведущую роль в котором играло β -излучение, в настоящее время [126] доминирует внутреннее облучение, хотя его вклад сильно зависит от изучаемого вида: от 6% у пчел до 90% у сосны обыкновенной.

3. *Отсутствие надежных методов реконструкции поглощенных природными объектами доз.* Основными причинами этого являются сложность организации и нестационарность развития живых организмов. Биологическим объектам свойственно огромное разнообразие размеров, форм, рационов, поведенческих реакций и занимаемых экологических ниш, что определяет существенное варьирование доз их облучения в одних и тех же радиоэкологических ситуациях [121]. Живые существа в ходе индивидуального развития проходят стадии, радиочувствительность которых может различаться на порядки [34]. В ходе онтогенеза существенно меняются геометрия и условия облучения, что также затрудняет оценку доз и определяет необходимость учета экологических и

физиологических особенностей развития организмов.

4. *Необходимость учета полученных в первый период аварии доз при оценке биологических эффектов в отдаленный период.* В первые дни Чернобыльской аварии растения и животные 30-километровой зоны подверглись острому облучению в дозах, достаточных для индукции серьезных биологических эффектов [2]. Известно, что память об остром радиационном воздействии многие годы спустя может влиять на ответную реакцию облученных организмов [127]. Это одна из причин, почему эффекты хронического радиационного воздействия на биоту в отдаленный период после аварии остаются предметом острых научных дискуссий [128]. Становится все более ясным [45, 75, 129], что наблюдающиеся в зоне Чернобыльской аварии биологические эффекты могут иметь две причины: острое облучение в первый период аварии и многолетнее хроническое облучение. Если острое облучение в первый период ведет к наблюдаемым эффектам спустя 30 лет после аварии, принятые в настоящее время принципы защиты

биоты от действия ионизирующей радиации должны быть пересмотрены таким образом, чтобы дозы, полученные в первые дни аварии, учитывались при оценке риска последующего хронического облучения. Полученные в этом направлении результаты будут важны не только с точки зрения радиоэкологии, но и для нашего понимания фундаментальных экологических процессов.

За прошедшие после аварии годы видовой состав фитоценозов зоны отселения существенно изменился, бросовые сельхозугодья находятся в стадии зацелинивания [130]. Однако эти изменения обусловлены главным образом переселением людей из 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС и прекращением там хозяйственной деятельности. Эти же причины привели к значительному росту численности населяющих зону отселения популяций диких животных и птиц [131]. К весне 1988 г. численность кабанов в 30-километровой зоне в 8 раз превысила доаварийный уровень, многократно возросло число лосей, оленей, аистов, волков, лис и мышевидных грызунов [32, 132]. Сходные тенденции характерны и для других видов. В этом смысле самая тяжелая в истории атомной энергетики авария имела позитивные экологические последствия.

С другой стороны, ослабление физиологического состояния и иммунитета у облученных животных и растений активизировало очаги таких инфекционных заболеваний, как туляремия и энцефалит, лесные и фруктовые деревья в 30-километровой зоне сильно поражены вредителями и грибковыми заболеваниями [133]. В результате массовых заболеваний соснового шелкопряда на территории зоны отчуждения погибло 3000 га сосновых насаждений [134]. В очагах развития вредителей складывается пожароопасная ситуация, создающая угрозу переноса радионуклидов и вторичного загрязнения окружающей среды. В плодовых садах листовая поверхность и плоды повреждаются комплексом листогрызущих и плодоповреждающих вредителей в 2 раза интенсивнее, чем за пределами зоны отчуждения [134]. Однако прекращение обработок растений пестицидами создало благоприятные условия для развития полезной энтомофауны, которая препятствует массовому размножению вредителей, т.е. в системе фитофаги—энтомофаги установилось равновесие. В условиях 30-километровой зоны возможно ускоренное возникновение новых форм фитопатогенов, появление рас с повышенной вирулентностью, ускорение горизонтальной переноса генов между разными видами микроорганизмов [7, 135]. Поэтому 30-километровая зона может представлять опасность для окружающих территорий, и происходящие в ней экологические процессы необходимо контролировать.

Гораздо менее очевидны генетические последствия для населяющих участки с высоким уровнем радиоактивного загрязнения видов. Изучение последствий ускорения темпов мутагенеза в природных популяциях непосредственно связано с оценкой адаптивных возможностей живых организмов и сопоставлением этих возможностей с темпами изменения окружающей среды. Опыт экологических исследований свидетельствует об увеличении в условиях техногенного воздействия фенотипической изменчивости природных популяций, генетическая природа которой, как и динамика в ряду поколений, остаются недостаточно изученными. Вплоть до настоящего времени в населяющих загрязненные территории популяциях растений и животных наблюдаются высокие уровни мутагенеза [6, 43–45, 74, 101], морфологических аномалий [38, 136] и флуктуирующей асимметрии [40, 137], что ведет к снижению приспособленности и репродуктивного успеха слагающих популяции организмов. Хотя эти исследования хорошо документированы, роль, которую играют микроэволюционные процессы в ответной реакции природных популяций на низкоуровневое хроническое воздействие, остается не до конца ясной. Это свидетельствует о необходимости продолжения долговременных исследований динамики мутационного груза в природных популяциях, населяющих территории с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения. Нам по-прежнему необходимо еще многое узнать, прежде чем мы сможем объективно и всесторонне оценить последствия аварии на Чернобыльской АЭС для популяций растений и животных.

В целом радиоэкологические исследования в условиях широкомасштабного и крайне неравномерного радиоактивного загрязнения территории, возникшего в результате крупнейшей в истории ядерной энергетики аварии, позволили получить уникальную информацию об ответных реакциях живой природы на разных уровнях биологической организации — от молекулярно-клеточного до экосистемного. На загрязненной радионуклидами территории в отсутствие человека складываются уникальные экосистемы, развивающиеся в условиях хронического радиационного воздействия. Проведенные здесь исследования ставят ряд ключевых вопросов, касающихся долговременных эффектов радиоактивного загрязнения на природные популяции, а их результаты расширяют наше понимание природы адаптационных процессов. 30-километровая зона ЧАЭС стала уникальным полигоном, на территории которого в естественных условиях изучают долговременные экологические и биологические последствия резкого изменения комплекса экологических факторов, направленности и интенсивности отбора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- IAEA, 2006. Environmental Consequences of the Chernobyl Accident and Their Remediation: Twenty Years of Experience. In: Radiological Assessment Reports Series. Report of the Chernobyl Forum Expert Group "Environment". Vienna: IAEA, 2006.
- Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры / Под общ. ред. Л.А. Ильина и В.А. Губанова. М.: ИздАТ, 2001. 752 с. [Kрупnie radiatsionnie avarii: posledstviya i zaschitnie meri / Pod obsch. red. L.A. Ilina i V.A. Gorbunova. M.: Izdat, 2001. 702 p. (in Russian)]
- Geras'kin S.A., Fesenko S.V., Alexakhin R.M.* Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident // Environ. Int. 2008. V. 34. P. 880–897.
- Смирнов Е.Г., Суворова Л.И.* Оценка и прогноз биологического действия радиоактивного загрязнения на растительный покров в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Труды Коми научного центра УрО РАН. № 145. 1996. С. 27–37. [*Smirnov E.G., Suvorova L.I.* Otsenka i prognoz biologicheskogo deistviya radioaktivnogo zagriazneniya na rastitelnii pokrov v zone avarii na Chernobylskoy AES // Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. № 145. 1996. P. 27–37. (In Russian)]
- Суворова Л.И., Спиринов Д.А., Мартушов В.З. и др.* Оценка экологических и биологических последствий радиоактивного загрязнения биосеносов // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Т. 2. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 321–325. [*Suvorova L.I., Spirin D.A., Martushov V.Z. i dr.* Otsenka ekologicheskikh i biologicheskikh posledstviy radioaktivnogo zagriazneniya biotsenozov // Radiatsionnie aspekty Chernobylskoy avarii. V. 2. SPb.: Gidrometeizdat, 1993. P. 321–325. (In Russian)]
- Гродзинский Д.М., Гудков И.Н.* Радиационное поражение растений в зоне влияния аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. С. 189–199. [*Grodzinsky D.M., Gudkov I.N.* Radiatsionnoe porazhenie rastenii v zone vliyaniya avarii na Chernobylskoy AES // Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia. 2006. V. 46. P. 189–199. (In Russian)]
- Дмитриев А.П., Гродзинский Д.М., Гуца Н.И., Крыжановская М.С.* Влияние хронического облучения на устойчивость растений к биотическому стрессу в 30-километровой зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 6. С. 922–929. [*Dmitriyev A.P., Grodzinsky D.M., Guscha N.I., Krizanovskaya M.S.* Vliyanie hronicheskogo oblucheniya na ustoychivost rasteniy k bioticheskomu stressu v 30-kilometrovoy zone otchuzhdeniya Chernobylskoy AES // Fisiologiya rasteniy. 2011. V. 58. № 6. P. 922–929. (In Russian)]
- Горнага Н.Г.* 30-км зона отчуждения Чернобыльской АЭС как источник вредоносных организмов для агропромышленного производства // Вестн. сельхоз. науки. 2001. Т. 4. С. 51–53. [*Gornaga N.G.* 30-km zona otchuzhdeniya Chernobylskoy AES kak istochnik vredonosnih organizmov dlya agropromishlennogo proizvodstva // Vestnik selskohoziaystvennoy nauki. 2001. V. 4. P. 51–53. (In Russian)]
- Зяблицкая Е.Я., Спиринов Е.В., Санжарова Н.И., Алексахин Р.М.* Генетический и биологический эффекты действия хронического облучения посевов озимой ржи радиоактивными выпадениями от аварии // Радиобиология. 1990. Т. 30. № 3. С. 291–295. [*Zyablitskaya E.Ya., Spirin E.V., Sanzarova N.I., Alexakhin R.M.* Geneticheskiy i biologicheskiy efekty deistviya hronicheskogo oblucheniya posevov ozimoy rzi radioaktivnimi vipadeniyami ot avarii // Radiobiologia. 1990. V. 30. № 3. P. 291–295. (In Russian)]
- Geras'kin S.A., Dikarev V.G., Zyablitskaya Ye.Ya. et al.* Genetic consequences of radioactive contamination by the Chernobyl fallout to agricultural crops // J. Environ. Radioact. 2003. V. 66. P. 155–169.
- Игонина Е.В., Федотов И.С., Короткевич А.Ю., Рубанович А.В.* Морфологические аномалии у потомков облученных сосен (*Pinus sylvestris* L.) из чернобыльских популяций // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. Т. 52. № 1. С. 90–102. [*Igonina E.V., Fedotov I.S., Korotkevich A.Yu., Rubanovich A.V.* Morfologicheskiye anomalii u potomkov obluchennih sosen (*Pinus sylvestris* L.) iz chernobylskih populiatsiy // Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia. 2012. V. 52. № 1. P. 90–102. (In Russian)]
- Остапенко Е.К., Виленский Е.Р., Науменко В.Д. и др.* Генетические нарушения в пыльцевых клетках ячменя *waxy* в условиях радиоактивных загрязнений после Чернобыльской аварии // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 5. С. 11–19. [*Ostapenko E.K., Vilenskiy E.R., Naumenko V.D. i dr.* Geneticheskie narusheniya v pil'tsevih kletkah yachmenia *waxy* v usloviyah radioaktivnih zagriazneniy posle Chernobylskoy avarii // Ontogenez. 1993. V. 24. № 5. P. 11–19. (In Russian)]
- Бубряк И., Акимкина Т., Полищук В. и др.* Долгосрочные последствия чернобыльских радионуклидных загрязнений на репарацию ДНК и устойчивость растений к биотическим и абиотическим стрессовым факторам // Цитология и генетика. 2016. Т. 50. № 6. С. 34–59. [*Bubriak I., Akimkina T., Polischuk V. i dr.* Dolgosrochnie posledstvia chernobylskih radionuklidnih zagriazneniy na reparatsiu DNK i ustoychivost rasteniy k bioticheskim i abioticheskim stressovim faktoram // Tsitologiya i genetika. 2016. V. 50. № 6. P. 34–59. (In Russian)]
- Kovalchuk O., Dubrova Y.E., Arkhipov A. et al.* Wheat mutation rate after Chernobyl // Nature. 2000. V. 407. P. 583–584.
- Алексахин Р.М., Сарapultsev И.А., Спиринов Е.В., Удалов Д.Б.* Формирование дозовых нагрузок на сельскохозяйственных животных при аварии на Чернобыльской АЭС и влияние их эвакуации на поглощенные дозы // Докл. РАН. 1992. Т. 323. № 3. С. 576–579. [*Alexakhin R.M., Sarapultsev I.A., Spirin E.V., Udalov D.B.* Formirovaniye dozovih nagruzok na selskohoziaystvennih zivotnih pri avarii na Chernobylskoy AES i vliyanie ih evakuatsii na pogloschenie dozi // Doklady RAN. 1992. V. 323. № 3. P. 576–579. (In Russian)]

16. *Исамов Н.Н., Бударков В.А., Сургучева Л.М.* Диагностика и специфическая профилактика инфекционных болезней сельскохозяйственных животных на территории, загрязненной радиоактивными веществами // *Вет. патология.* 2002. № 3. С. 134–151. [*Isamov N.N., Budarkov V.A., Surgucheva L.M.* Diagnostika i spetsificheskaya profilaktika infektsionnykh bolezney selskokoziaystvennykh zivotnykh na territorii zagriaznennoy radioaktivnymi veschestvami // *Veterinarnaya patologiya.* 2002. № 3. P. 134–151. (In Russian)]
17. *Асташева Н.П., Лазарев Н.М., Храмова Л.К. и др.* Влияние радиационного воздействия в течение аварии на Чернобыльской АЭС на клинический и физиологический статус сельскохозяйственных животных // *Проблемы сельскохозяйственной радиологии.* Киев: УИАР, 1991. С. 176–180. [*Astasheva N.P., Lazarev N.M., Hramtsova L.K. i dr.* Vliyanie radiatsionnogo vozdeystvia v techenie avarii na Chernobyl'skoy AES na klinicheskiy i fiziologicheskiy status selskokoziaystvennykh zivotnykh // *Problemy selskokoziaystvennoy radiologii.* Kiev: UIAR, 1991. P. 176–180. (In Russian)]
18. *Шевченко А.С., Вакуленко А.Д., Исамов Н.Н.* Увеличение активации простагландином E₁ аденилатциклазы в клетках крови животных, находившихся в регионе воздействия аварии на Чернобыльской АЭС // *Докл. ВАСХНИЛ.* 1990. № 11. С. 55–58. [*Shevchenko A.S., Vakulenko A.D., Isamov N.N.* Uvelichenie aktivatsii prostoglandinom E₁ adenilatchiklazi v kletkah krovi zivotnykh nahodivshhsia v regione vozdeystvia avarii na Chernobyl'skoy AES // *Doklady VASHNIL.* 1990. № 11. P. 55–58. (In Russian)]
19. *Бударков В.А., Зенкин А.С., Архипов Н.П. и др.* Влияние йода-131 на овец в зависимости от содержания стабильного йода в рационе // *Радиобиология.* 1992. Т. 32. № 3. С. 451–458. [*Budarkov V.A., Zenkin A.S. Arhipov N.P. i dr.* Vliyanie ioda-131 na ovets v zavisimosti ot soderzania stabil'nogo ioda v ratsione // *Radiobiologia.* 1992. V. 32. № 3. P. 451–458. (In Russian)]
20. *Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., Усачев В.Л. и др.* Влияние радиоактивного загрязнения среды на фауну почв в районе Чернобыльской АЭС // *Экология.* 1990. № 6. С. 32–42. [*Krivolitskiy D.A., Pokarzewskiy A.D., Usachev V.L. i dr.* Vliyanie radioaktivnogo zagriaznenia sredi na faunu pochv v raione Chernobyl'skoy AES // *Ekologia.* 1990. № 6. P. 32–42. (In Russian)]
21. *Криволицкий Д.А.* Динамика биоразнообразия экосистем в условиях радиоактивного загрязнения // *Докл. Академии Наук.* 1996. Т. 347. № 4. С. 567–569. [*Krivolitskiy D.A.* Dinamika bioraznoobrazia ekosistem v usloviyah radioaktivnogo zagriaznenia // *Doklady Akademii Nauk.* 1996. V. 347. № 4. P. 567–569. (In Russian)]
22. *de Boulois H.D., Joner E.J., Leyval C. et al.* Role and influence of mycorrhizal fungi on radiocesium accumulation by plants // *J. Environ. Radioact.* 2008. V. 99. P. 785–800.
23. *Dubchak S.* Role of mycorrhizal fungi in caesium uptake by plants // *Impact of Cesium on Plants and the Environment* / Eds D. Gupta, C. Walther. Springer, Cham, 2017.
24. *Zhdanova N.N., Zakharchenko V.A., Vember V.V., Nakonechnaya L.T.* Fungi from Chernobyl: mycobiota of the inner regions of the containment structures of the damaged nuclear reactor // *Mycol. Res.* 2000. V. 104. P. 1421–1426.
25. *Zhdanova N.N., Zakharchenko V.A., Haselwandter K.* Radionuclides and fungal communities // *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem* / Eds J. Dighton, J.F. White & P. Oudemans. Baton Rouge: CRC Press, 2005. P. 759–768.
26. *Адамович И.Ю., Самошкин Е.Н.* Микоризы сосны обыкновенной при различных уровнях радиоактивного загрязнения // *Лесной журн.* 2009. № 3. С. 41–47. [*Adamovich I.Yu., Sanoshkin E.N.* Mikorizi sosni obiknovennoy pri razlichnih urovniyah radioaktivnogo zagriaznenia // *Lesnoy zurnal.* 2009. № 3. P. 41–47. (In Russian)]
27. *Самошкин Е.Н., Адамович И.Ю.* Особенности строения и соотношения подтипов микориз *Picea abies* L. в условиях хронического загрязнения радионуклидами в Брянской области // *Лесной журн.* 2011. № 2. С. 81–87. [*Samoshkin E.N., Adamovich I.Yu.* Osobennosti stroenia i sootnoshenia podtipov mikoriz *Picea abies* L. v usloviyah hronicheskogo zagriaznenia radionuklidami v Brianskoj oblasti // *Lesnoy zurnal.* 2011. № 2. P. 81–87. (In Russian)]
28. *Hoyos-Hernandez C., Courbert C., Simonucci C. et al.* Community structure and functional genes in radionuclide contaminated soils in Chernobyl and Fukushima // *FEMS Microbiol. Lett.* 2019. V. 366. fnz180.
29. *Tikhomirov F.A., Shcheglov A.I.* Main investigation results on the forest radioecology in the Kyshtym and Chernobyl accident zones // *Sci. Total Environ.* 1994. V. 157. P. 45–57.
30. *Козубов Г.М., Таскаев А.И.* Радиобиологические и радиэкологические исследования древесных растений. СПб.: Наука, 1994. 256 с. [*Kozubov G.M., Taskaev A.I.* Radiobiologicheskie i radioekologicheskie issledovania drevesnih rasteniy. SPb.: Nauka, 1994. 256 p. (In Russian)]
31. *Федотов И.С., Кальченко В.А., Игонина Е.В., Рубанович А.В.* Радиационно-генетические последствия облучения популяции сосны обыкновенной в зоне аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиэкология.* 2006. Т. 46. № 3. С. 283–288. [*Fedotov I.S., Kalchenko V.A., Igonina E.V., Rubanovich A.V.* Radiatsionno-geneticheskie posledstvia obluchenia populiatsii sosni obiknovennoy v zone avarii na ChAES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia.* 2006. V. 46. № 3. P. 283–288. (In Russian)]
32. *Sokolov V.E., Rjabov I.N., Ryabtsev I.A. et al.* Effect of radioactive contamination on the flora and fauna in the vicinity of Chernobyl' nuclear power plant // *Soviet Scientific Reviews Section F. Physiology General Biology Reviews.* 1994. V. 8. P. 1–124.
33. *Хромова Л.В., Романовский М.Г., Духарев В.А.* Частичная стерильность сосны в 1986 и 1987 г. в зоне Чернобыльской АЭС // *Радиобиология.* 1990. Т. 30. № 4. С. 450–457. [*Hromova L.V., Romanov-*

- skiy M.G., Duharev V.A.* Chastichnaya sterilnost sosni v 1986 i 1987 gg. v zone Chernobylskoy AES // Radiobiologia. 1990. V. 30. № 4. P. 450–457. (In Russian)]
34. *Сарапульцев Б.И., Гераськин С.А.* Генетические основы радиорезистентности и эволюция. М.: Энергоатомиздат, 1993. 208 с. [*Sarapultsev B.I., Geraskin S.A.* Geneticheskie osnovi radiorezistentnosti i evolutsia. M.: Energoatomizdat, 1993. 208 p.
 35. *Абатуров Ю.Д., Гольцова Н.И., Ростова Н.С. и др.* Некоторые особенности радиационного поражения сосны в районе аварии на ЧАЭС // Экология. 1991. № 5. С. 28–33. [*Abaturov Yu.D., Goltsova N.I., Rostova N.S. i dr.* Nekotorie osobennosti radiatsionno-go porazhenia sosni v raione avarii na ChAES // Ekologia. 1991. № 5. P. 28–33. (In Russian)]
 36. *Сидоров В.П.* Цитогенетический эффект в клетках хвой сосны обыкновенной при облучении в результате аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 1994. Т. 34. № 6. С. 847–851. [*Sidorov V.P.* Tsitogeneticheskiy effect v kletkakh hvoi sosni obiknovennoy pri obluchenii v resultate avarii na ChAES // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1994. V. 34. № 6. P. 847–851. (In Russian)]
 37. *Козубов Г.М., Таскаев А.И.* Особенности морфогенеза и ростовых процессов у хвойных растений в районе аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2007. Т. 47. № 2. С. 204–223. [*Kozubov G.M., Taskaev A.I.* Osobennosti morfogeneza i rostovih protsessov u hvoinich rasteniy v rayone avarii na ChAES // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 2007. V. 47. № 2. P. 204–223. (In Russian)]
 38. *Сорочинский Б.В.* Молекулярно-биологическая природа морфологических аномалий среди голосеменных растений, индуцированных хроническим облучением в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС: акцент на возможную роль цитоскелета // Цитология и генетика. 2003. Т. 37. № 2. С. 49–55. [*Sorochinskiy B.V.* Molekuliarno-biologicheskaya priroda morfologicheskikh anomalii sredi golosemennich rasteniy industirovannih hronicheskim oblucheniem v zone otchzdenia Chernobylskoy AES: aktsent na vozmozhnyu rol tsitiskeleta // Tsitologia i genetika. 2003. V. 37. № 2. P. 49–55. (In Russian)]
 39. *Møller AP.* Developmental instability of plants and radiation from Chernobyl // Oikos. 1998. V. 81. P. 444–448.
 40. *Makarenko E.S., Oudalova A.A., Geras'kin S.A.* Study of needle morphometric indices in Scots pine in the remote period after the Chernobyl accident // Radioprotection. 2016. V. 51. P. 19–23.
 41. *Kashparova E., Levchuk S., Morozova V., Kashparov V.* A dose rate causes no fluctuating asymmetry indexes changes in silver birch (*Betula pendula* (L.) Roth.) leaves and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles in the Chernobyl Exclusion Zone // J. Environ. Radioact. 2020. V. 211. 105731.
 42. *Кальченко В.А., Шевченко В.А., Рубанович А.В. и др.* Генетический эффект в популяциях *Pinus sylvestris* L. из Восточно-Уральского радиоактивного следа, зоны контроля аварии на Чернобыльской АЭС и в районе испытаний ядерных устройств на Семипа-
латинском полигоне // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35. № 5. С. 702–707. [*Kalchenko V.A., Shevchenko V.A., Rubanovich A.V. i dr.* Geneticheskiy effect v populatsiyah *Pinus sylvestris* L. iz Vostochno-Uralskogo radioaktivnogo sleda, zoni kontrolya avarii na Chernobylskoy AES i v raione ispitaniy yadernih ustroystv ni Semipolatsinskom poligone // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1995. V. 35. № 5. P. 702–707. (In Russian)]
 43. *Кальченко В.А., Федотов И.С.* Генетические эффекты острого и хронического воздействия ионизирующих излучений на *Pinus sylvestris* L., произрастающих в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 437–447. [*Kalchenko V.A., Fedotov I.S.* Geneticheskie effekti ostrogo i hronicheskogo vozdeistvia ioniziruyuschih izlucheniya na *Pinus sylvestris* L., proizrastayuschih v zone otchuzhdenia Chernobylskoy AES // Genetika. 2001. V. 37. № 4. P. 437–447. (In Russian)]
 44. *Шевченко В.А., Абрамов В.И., Кальченко В.А. и др.* Генетические последствия для популяций растений радиоактивного загрязнения окружающей среды в связи с Чернобыльской аварией // Радиационная биология. Радиоэкология. 1996. Т. 36. № 4. С. 531–545. [*Shevchenko V.A., Abramov V.I., Kaltsenko V.A. i dr.* Geneticheskie posledstvia dlia populatsiy rasteniy radioaktivnogo zagriaznenia okruzaushey sredi v svyazi s Chernobylskoy avariey // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1996. V. 36. № 4. P. 531–545. (In Russian)]
 45. *Geras'kin S., Volkova P., Vasiliyev D., Dikareva N. et al.* Scots pine as a promising indicator organism for biomonitoring of the polluted environment: A case study on chronically irradiated populations // Mutat. Res. 2019. V. 842. P. 3–13.
 46. *Geras'kin S.A., Volkova P.Yu.* Genetic diversity in Scots pine populations along a radiation exposure gradient // Sci. Total Environ. 2014. V. 496. P. 317–327.
 47. *Volkova P.Yu., Geras'kin S.A., Kazakova E.A.* Radiation exposure in the remote period after the Chernobyl accident caused oxidative stress and genetic effects in Scots pine populations // Scientific Rep. 2017. V. 7. 43009.
 48. *Geras'kin S., Oudalova A., Kuzmenkov A., Vasiliyev D.* Chronic radiation exposure modifies temporal dynamics of cytogenetic but not reproductive indicators in Scots pine populations // Environ. Pollut. 2018. V. 239. P. 399–407.
 49. *Geras'kin S., Vasiliyev S., Makarenko E. et al.* Influence of long-term chronic exposure and weather conditions on Scots pine populations // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. V. 24. P. 11240–11253.
 50. *Kovalchuk O., Burke P., Arkhipov A. et al.* Genome hypermethylation in *Pinus sylvestris* of Chernobyl – a mechanism for radiation adaptation? // Mutat. Res. 2003. V. 529. P. 13–20.
 51. *Volkova P.Yu., Geras'kin S.A., Horemans N. et al.* Chronic radiation exposure as an ecological factor: hypermethylation and genetic differentiation in irradiated Scots pine populations // Environ. Pollut. 2018. V. 232. P. 105–112.

52. Duarte G.T., Volkova P.Yu., Geras'kin S.A. The response profile to chronic radiation exposure based on the transcriptome analysis of Scots pine from Chernobyl affected zone // Environ. Pollut. 2019. V. 250. P. 618–626.
53. Шершунова В.И., Зайнуллин В.Г. Мониторинг природных популяций *Dactylis glomerata* L. в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35. № 5. С. 690–695. [Shershunova V.I., Zainullin V.G. Monitoring prirodnih populiatsiy *Dactylis glomerata* L. v zone аварии na ChAES // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1995. V. 35. № 5. P. 690–695. (In Russian)]
54. Шевченко В.А., Кальченко В.А., Абрамов В.И. и др. Генетические эффекты в популяциях растений, произрастающих в зонах Кыштымской и Чернобыльской аварий // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39. № 1. С. 162–176. [Shevchenko V.A., Kalchenko V.A., Abramov V.I. i dr. Geneticheskie effekti v populiatsiyah rasteniy proizrastavshih v zonah Kish-timskoy i Chernobylskoy aviariy // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1999. V. 39. № 1. P. 162–176. (In Russian)]
55. Пристер Б.С. Проблемы сельскохозяйственной радиоэкологии и радиобиологии при загрязнении окружающей среды молодой смесью продуктов ядерного деления. Чернобыль: Институт проблем безопасности АЭС, 2008. 320 с. [Prister B.S. Problemy selskhoziazystvennot radioekologii i radiobiologii pri zagriaznenii okruzaushey sredi molodoy smesiu produktov yadernogo delenia. Chernobyl: Institut problem bezopasnosti AES, 2008. 320 p. (In Russian)]
56. Михеев А.М. Гетерогенность распределения ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr и обусловленные ими дозовые нагрузки на критические ткани главного корня проростков // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39. № 6. С. 663–666. [Miheev A.M. Geterogennot raspredelenia ¹³⁷Cs i ⁹⁰Sr i obuslovlennii imi dozovii nagruzki na kriticheskie tkani glavnogo kornia prorostkov // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1999. V. 39. № 6. P. 663–666. (In Russian)]
57. Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука, 1992. 144 с. [Popova O.N., Taskaev A.I., Frolova N.P. Geneticheskaya stabilnost i izmenchivost semian v populiatsiyah travianistih fitotsenozov v raione аварии na Chernobylskoy AES. SPb.: Nauka, 1992. 144 p. (In Russian)]
58. Morozova V., Kashparova E., Levchuk S. et al. The progeny of Chernobyl *Arabidopsis thaliana* plants does not exhibit changes in morphometric parameters and cellular antioxidant defense system of shoots // J. Environ. Radioact. 2020. V. 211. 106076.
59. Шевченко В.В., Гриних Л.И. Цитогенетические эффекты в популяциях *Crepis tectorum*, произрастающих в Брянской области, наблюдавшиеся на 7-й год после аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35. № 5. С. 720–725. [Shevchenko V.V., Grinich L.I. Tsitogeneticheskie effekti v populiatsiyah *Crepis tectorum*, proizrastavshih v Brianskoj oblasti nabludavshiesia na 7 god posle аварии na Chernobylskoy AES // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1995. V. 35. № 5. P. 720–725. (In Russian)]
60. Шевченко В.В., Гриних Л.И., Абрамов В.И. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum* L., произрастающих в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. 1998. Т. 38. № 3. С. 330–336. [Shevchenko V.V., Grinich L.I., Abramov V.I. Tsitogeneticheskie effekti v prirodnih populiatsiyah *Crepis tectorum*, proizrastavshih v raione Vostochno-Uralskogo radioaktivnogo sleda // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 1998. V. 38. № 3. P. 330–336. (In Russian)]
61. Pernis M., Skultety L., Shevchenko V. et al. Soybean recovery from stress imposed by multigenerational growth in contaminated Chernobyl environment // J. Plant. Physiol. 2020. V. 251. 153219.
62. Volkova P.Yu., Duarte G.T., Kazakova E.A. et al. Radiosensitivity of herbaceous plants to chronic radiation exposure: field study in the Chernobyl exclusion zone // Sci. Total Environ. 2021. V. 777. 146206.
63. Hinton T.G., Alexakhin R., Balonov M. et al. Radiation-induced effects on plants and animals: findings of the United Nations Chernobyl Forum // Health Phys. 2007. V. 93. P. 427–440.
64. Таскаев А.И., Тестов Б.В. Численность и репродукция мышевидных грызунов в зоне Чернобыльской аварии // Биоиндикация радиоактивного загрязнения. М.: Наука, 1999. С. 200–205. [Taskaev A.I., Testov B.V. Chislennost i reproduksia mishevidnih grizunov v zone Chernobylskoy аварии // Bioindikatsia radioaktivnogo zagriaznenia. M.: Nauka, 1999. P. 200–205. (In Russian)]
65. Baker R.J., Hamilton M.J., Bussche R.A. et al. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant // J. Mammal. 1996. V. 77. P. 155–170.
66. Материй Л.Д. Динамика морфологических проявлений процессов поражения и восстановления в кроветворной системе полевков-экономок из 30-километровой зоны аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС: Труды Коми научного центра УрО РАН № 145. Т. 1. Сыктывкар, 1996. С. 12–40. [Materiy L.D. Dinamika morfologicheskikh proyavleniy protsessov porazenia i vosstanovlenia v krovetvornoy sisteme polevok-ekonomok iz 30 kilometrovoy zoni аварии na Chernobylskoy AES // Vozdeystvie radioaktivnogo zagriaznenia na nazemnie ekosistemi v zone аварии na Chernobylskoy AES: Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN № 145. T. 1. Syktivkar, 1996. P. 12–40. (In Russian)]
67. Ермакова О.В. Компенсаторно-восстановительные процессы в органах эндокринной системы полевков в условиях радиоактивного загрязнения среды // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС: Труды Коми научного центра УрО РАН № 145. Т. 1. Сыктывкар, 1996. С. 58–76. [Er-

- makova O.V.* Kompensatorno-vosstanovitelnie protsessi v organah endokrinnoy sistemi polevok v usloviyah radioaktivnogo zagriazneniya sredi // *Vozdeystvie radioaktivnogo zagriazneniya na nazemnie ekosistemi v zone avarii na Chernobylskoy AES: Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN № 145. V. 1. Syktivkar, 1996. P. 58–76. (In Russian)*
68. *Chesser R.K., Sugg D.W., Lomakin M.D. et al.* Concentrations and dose rate estimates of ^{134,137}Cesium and ⁹⁰Strontium in small mammals at Chernobyl, Ukraine // *Environ. Toxicol. Chem.* 2000. V. 19. P. 305–312.
69. *Материй Л.Д., Гончаров М.И.* Мобилизация компенсаторно-восстановительных процессов в поврежденной печени полевок-экономок из 30-километровой зоны Чернобыльской АЭС // *Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС: Труды Коми научного центра УрО РАН № 145. Т. 1. Сыктывкар, 1996. С. 41–57. [Materiy L.D., Goncharov M.I. Mobilizatsia kompensatorno-vosstanovitel'nykh protsessov v povrezdennoy pecheni polevok-ekonomok iz 30-kilometrovoy zony Chernobylskoy AES // *Vozdeystvie radioaktivnogo zagriazneniya na nazemnie ekosistemi v zone avarii na Chernobylskoy AES: Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN № 145. V. 1. Syktivkar, 1996. P. 41–57. (In Russian)**
70. *Шишкина Л.Н., Материй Л.Д., Кудяшева А.Г. и др.* Структурно-функциональные нарушения в печени диких грызунов из районов аварии на Чернобыльской АЭС // *Радиобиология.* 1992. Т. 32. № 1. С. 19–29. [*Shishkina L.N., Materiy L.D., Kudiasheva A.G. i dr.* Strukturno-funktsionalnie narusheniya v pecheni dikih grizunov iz raionov avarii na Chernobylskoy AES // *Radiobiologia.* 1992. V. 32. № 1. P. 19–29. (In Russian)]
71. *Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г. и др.* Состав фосфолипидов печени полевок-экономок, обитающих в разных радиоэкологических условиях // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2000. Т. 40. № 3. С. 327–333. [*Kudiasheva A.G., Shishkina L.N., Zagorskaya N.G. i dr.* Sostav fosfolipidov pecheni polevok-ekonomok obitayushih v raznykh radioekologicheskikh usloviyakh // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 2000. V. 40. № 3. P. 327–333. (In Russian)]
72. *Золотарева Н.Н., Рябцев И.А.* Изменчивость биохимического статуса популяций рыжих полевок, подвергшихся хроническому действию ионизирующей радиации в зависимости от времени их обитания на территориях, загрязненных радионуклидами // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1997. Т. 37. № 3. С. 438–444. [*Zolotariova N.N., Riabtsev I.A.* Izmenchivost' biohimicheskogo statusa populatsiy rizih polevokpodvergshihsia hronicheskomu deistviyu ioniziruyushey radiatsii v zavisimosti ot vremeni ih obitania na territoriyah zagriaznennykh radionuklidami // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1997. V. 37. № 3. P. 438–444. (In Russian)]
73. *Kivisaari K., Boratynski Z., Lavrinienko A. et al.* The effect of chronic low-dose environmental radiation on organ mass of bank voles in the Chernobyl exclusion zone // *Int. J. Radiat. Biol.* 2020. V. 96. P. 1254–1262.
74. *Гончарова Р.И., Рябоконт Н.И.* Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на радиационно-загрязненных территориях. Динамика частоты аберраций хромосом в ряду поколений европейской рыжей лесной полевки // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1998. Т. 38. № 5. С. 746–753. [*Goncharova R.I., Riabokon N.I.* Biologicheskie effekty v prirodnykh populatsiyah melkih grizunov na radiatsionno-zagriaznennykh territoriyah. Dinamika chastoty aberratsiy khromosom v riadu pokoleniy evropeyskoy rizey polevki // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1998. V. 38. № 5. P. 746–753. (In Russian)]
75. *Hancock S., Vo N.T.K., Goncharova R.I. et al.* One-decade-spanning transgenerational effects of historic radiation dose in wild populations of bank voles exposed to radioactive contamination following the Chernobyl nuclear disaster // *Environ. Res.* 2020. V. 180. 108816.
76. *Рябоконт Н.И.* Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на территориях, загрязненных радионуклидами: Частота полиплоидных клеток костного мозга у рыжей полевки в разные годы после чернобыльской катастрофы // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1999. Т. 39. № 6. С. 613–618. [*Riabokon N.I.* Biologicheskie effekty v prirodnykh populatsiyah melkih grizunov na radiatsionno-zagriaznennykh territoriyah: Chastota poliiploidnykh kletok kostnogo mozga u rizey polevki v raznye godi posle chernobylskoy katastrofi // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1999. V. 39. № 6. P. 613–618. (In Russian)]
77. *Смолич И.И., Рябоконт Н.И.* Частота микроядер в соматических клетках рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) из хронически облучаемых популяций // *Вести НАН Беларуси.* 1997. № 4. С. 43–47. [*Smolich I.I., Riabokon N.I.* Chastota mikroyader v somaticheskikh kletkakh rizih polevok (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) iz hronicheski obluchayemykh populatsiy // *Vesti NAN Belorusi.* 1997. № 4. P. 43–47. (In Russian)]
78. *Rogers B.E., Baker R.J.* Frequencies of micronuclei in bank voles from zones of high radiation at Chernobyl, Ukraine // *Environ. Toxicol. Chem.* 2000. V. 19. P. 1644–1648.
79. *Чехович А.В., Сычева Л.П., Бахитова Л.М., Померанцева М.Д.* Частота микроядер в соматических клетках мышевидных грызунов, пребывавших в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1994. Т. 34. № 6. С. 858–864. [*Chehovich A.V., Sicheva L.P., Bahitova L.M., Pomerantseva M.D.* Chastota mikroyader v somaticheskikh kletkakh mishevidnykh grizunov prbivavshih v 30-kilometrovoy zone Chernobylskoy AES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1994. V. 34. № 6. P. 858–864. (In Russian)]
80. *Померанцева М.Д., Рамая Л.К., Чехович А.В.* Генетические нарушения у домашних мышей после аварии на Чернобыльской АЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1997. Т. 37. № 4. С. 645–648. [*Pomerantseva M.D., Ramaya L.K., Chehovich A.V.* Geneticheskie narusheniya u domovih mishey posle avarii

- na Chernobylskoy AES // Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia. 1997. V. 37. № 4. P. 645–648. (In Russian)]
81. *Зайнуллин В.Г., Ракин А.О., Таскаев А.И.* Динамика частоты цитогенетических нарушений в микропуляциях грызунов обитающих в районе аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 1994. Т. 34. № 6. С. 852–857. [*Zaynullin V.G., Rakin A.O., Taskaev A.I.* Dinamika chastoti tsitogeneticheskikh narusheniy v mikropopuljatsiah grizunov obitavshih v raione avarii na ChAES // Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia. 1994. V. 34. № 6. P. 852–857. (In Russian)]
 82. *Ракин А.О., Башлыкова Л.А.* Результаты цитогенетического мониторинга мышевидных грызунов из района аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС: Труды Коми научного центра УрО РАН № 145. Т. 1. Сыктывкар, 1996. С. 113–122. [*Rakin A.O., Bashlikova L.A.* Rezultati tsitogeneticheskogo monitoringa mishevidnykh grizunov iz raiona avarii na Chernobylskoy AES // Vozdeystvie radioaktivnogo zagriaznenia na nazemnye ekosistemy v zone avarii na Chernobylskoy AES: Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN № 145. V. 1. Syktivkar, 1996. P. 113–122. (In Russian)]
 83. *Костенко С.А., Бунтова Е.Г., Глазко Т.Т.* Видоспецифичная дестабилизация кариотипа в условиях радионуклидного загрязнения (ЧАЭС) у полевков *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus oeconomus* // Цитология и генетика. 2001. Т. 35. С. 11–18. [*Kostenko S.A., Buntova E.G., Glazko T.T.* Vidospetsifichnaya destabilizatsia kariotipa v usloviah radionuklidnogo zagriaznenia (ChAES) u polevok *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus oeconomus* // Tsitologiya i genetika. 2001. V. 35. P. 11–18. (In Russian)]
 84. *Smith J.T.* Is Chernobyl radiation really causing negative individual and population-level effects on barn swallows? // Biol. Lett. 2008. V. 4. P. 63–64.
 85. *Garnier-Laplace J., Geras'kin S., Della-Vedova C. et al.* Are radiosensitivity data derived from natural field conditions consistent with data from controlled exposures? A case study of Chernobyl wildlife chronically exposed to low dose rates // J. Environ. Radioact. 2013. V. 121. P. 12–21.
 86. *Camplani A., Saino N., Moller A.* Carotenoids, sexual signals and immune function in barn swallows from Chernobyl // Proc. R. Soc. Lond. B. 1999. V. 266. P. 1111–1116.
 87. *Møller A.P., Bonisoli-Alquati A., Mousseau T.A.* High frequency of albinism and tumours in free-living birds around Chernobyl // Mutat. Res. 2013. V. 757. P. 52–59.
 88. *Møller A.P., Bonisoli-Alquati A., Mousseau T.A., Rudolf-sen G.* Aspermy, sperm quality and radiation in Chernobyl birds // PLoS One. 2014. V. 9. e100296.
 89. *Bonisoli-Alquati A., Voris A., Mousseau T.A. et al.* DNA damage in barn swallows (*Hirundo rustica*) from the Chernobyl region detected by use of the comet assay // Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol. 2010. V. 151. P. 271–277.
 90. *Bonisoli-Alquati A., Mousseau T.A., Møller A.P. et al.* Increased oxidative stress in barn swallows from the Chernobyl region // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 2010. V. 155. P. 205–210.
 91. *Рябов И.Н.* Оценка воздействия радиоактивного загрязнения на гидробionтов 30-ти км зоны контроля аварии на ЧАЭС // Радиобиология. 1992. Т. 32. № 5. С. 662–667. [*Riabov I.N.* Otsenka vozdeistvia radioaktivnogo zagriaznenia na gidrobiontov 30-km zony kontrolya avarii na ChAES // Radiobiologia. 1992. V. 32. № 5. P. 662–667. (In Russian)]
 92. *Печкуренков В.Л.* Влияние аварии на Чернобыльской АЭС в 1986 г. на популяцию рыб водоема-охладителя // Радиобиология. 1991. Т. 31. № 5. С. 704–708. [*Pechkurenkov V.L.* Vliyanie avarii na Chernobylskoy AES v 1986 g. na populjatsiyu rib vodoema-ohladitelya // Radiobiologia. 1991. V. 31. № 5. P. 704–708. (In Russian)]
 93. *Поликарпов Г.Г., Цицугина В.Г.* Гидробionты в зоне влияния аварии на Кыштыме и в Чернобыле // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35. № 4. С. 549–536. [*Polikarpov G.G., Tsisugina V.G.* Gidrobionty v zone vliyania avarii na Kishtyme i v Chernobyle // Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia. 1995. V. 35. № 4. P. 549–536. (In Russian)]
 94. *Белова Н.В., Веригин Б.В., Емельянов Н.Г. и др.* Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. I. Состояние воспроизводительной системы рыб, перенесших аварию // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 6. С. 814–828. [*Belova N.V., Verigin B.V., Emelianov N.G. i dr.* Radiobiologicheskij analiz belogo tolstolobika *Hypophthalmichthys molitrix* v vodoeme-ohladitile Chernobylskoy AES v posleavariyniy period. I. Sostoyanie vosproizvoditel'noy sistemi rib pereneschih avariyu // Voprosi ihtologii. 1993. V. 33. № 6. P. 814–828. (In Russian)]
 95. *Макеева А.П., Емельянова Н.Г., Белова Н.В., Рябов И.Н.* Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. II. Развитие воспроизводительной системы у потомства первого поколения // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 681–696. [*Makeeva A.P., Emelianova N.G., Belova N.V., Riabov I.N.* Radiobiologicheskij analiz belogo tolstolobika *Hypophthalmichthys molitrix* v vodoeme-ohladitile Chernobylskoy AES v posleavariyniy period. II. Razvitie vosproizvoditel'noy sistemi u potomstva pervogo pokolenia // Voprosi ihtologii. 1994. V. 34. № 5. P. 681–696. (In Russian)]
 96. *Lerebours A., Gudkov D., Nagorskaya L. et al.* Impact of environmental Radiation on the health and reproductive status of fish from Chernobyl // Environ. Sci. & Technol. 2018. V. 52. P. 9442–9450.
 97. *Fetisov A.N., Rubanovich A.V., Slipchenko T.S., Shevchenko V.A.* The structure of *Dreissena polymorpha* populations from basins adjacent to the Chernobyl

- atomic power station // *Sci. Total Environ.* 1992. V. 112. P. 115–124.
98. Fuller N., Smith J.T., Nagorskaya L.L. et al. Does Chernobyl-derived radiation impact the developmental stability of *Asellus aquaticus* 30 years on? // *Sci. Total Environ.* 2017. V. 576. P. 242–250.
 99. Fuller N., Ford A.T., Nagorskaya L.L. et al. Reproduction in the freshwater crustacean *Asellus aquaticus* along a gradient of radionuclide contamination at Chernobyl // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 628–629. P. 11–17.
 100. Елисеева К.Г., Войтович А.М., Плоская М.В., Смаль С.Е. Генетический мониторинг популяций бурых лягушек, обитающих в загрязненных радионуклидами районах республики Беларусь // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1994. Т. 34. № 6. С. 838–846. [Eliseeva K.G., Voitovich A.M., Ploskaya M.V., Smal S.E. Geneticheskiy monitoring populiatsiy burih liagushek, obitayuschih v zagriaznennih radionuklidami raionah rearpubliki Belarus // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1994. V. 34. № 6. P. 838–846. (In Russian)]
 101. Елисеева К.Г., Картель Н.А., Войтович А.М. Хромосомные aberrации в различных тканях мышевидных грызунов и амфибий из загрязненных радионуклидами районов Беларуси // *Цитология и генетика.* 1996. Т. 30. № 4. С. 20–25. [Eliseeva K.G., Kartel N.A., Voitovich A.M. Hromosomnie aberratsii v razlichnih tkaniakh myshevidnykh gryzunov i amfibiyy iz zagriaznennih radionuklidami raionov Belarusi // *Tsitologia i genetika.* 1996. V. 30. № 4. P. 20–25. (In Russian)]
 102. Войтович А.М., Афонин В.Ю. Мелкие позвоночные животные природных популяций в системе эколого-генетического мониторинга // *Экология и рациональное землепользование на рубеже столетий.* Т. 2. Томск, 2000. С. 35–36. [Voitovich A.M., Afonin V.Yu. Melkie pozvonochnie zivotnie prirodniy populiatsiy v sisteme ekologo-geneticheskogo monitoring // *Ekologia i ratsionalnoe zemlepolzovanie na rubeze stoletiy.* V. 2. Tomsk, 2000. P. 35–36. (In Russian)]
 103. Войтович А.М. Сравнительные дозовые нагрузки у амфибий на загрязненных радионуклидами территориях и в условиях острого облучения // *Материалы Международной конференции, посвященной 100-летней годовщине со дня рождения Н.В. Тимофеева-Ресовского.* Минск, 2000. С. 130–132. [Voitovich A.M. Sravnitelnie dozovie nagruzki u amfibiyy na zagriaznennih radionuklidami territoriah i v usloviyah ostrogo obluchenia // *Materiali mezdunarodnoy konferentsii posviaschennoy 100-letney godovchine so dnia rozdenia N.V. Timofeeva-Resovskogo.* Minsk, 2000. P. 130–132. (In Russian)]
 104. Афонин В.Ю. Сравнительный анализ апоптоза и цитогенетических повреждений в гетерогенных клеточных популяциях кроветворной ткани животных из экологически различных районов Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2002. 22 с. [Afonin V.Yu. Sravnitelniy analiz apoptoza i tsitogeneticheskikh povrezhdeniy v geterogennih kletochnih populiatsiah krovetvornoy tkany zivotnih iz ekologicheskoy razlichnih raionov Belarusi: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Minsk, 2002. 22 p. (In Russian)]
 105. Войтович А.М. Опухоли кости травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) при загрязнении окружающей среды радионуклидами // *Докл. НАН Беларуси.* 2001. Т. 45. № 1. С. 91–94. [Voitovich A.M. Opuholi kosti travianoy liaguszki (*Rana temporaria* L.) pri zagriaznenii okruzaushey sredi radionuklidami // *Dokladi NAN Belarusi.* 2001. V. 45. № 1. P. 91–94. (In Russian)]
 106. Абрамов В.И., Динева С.Б., Рубанович А.В., Шевченко В.А. Генетические последствия радиоактивного загрязнения популяций *Arabidopsis thaliana*, произрастающих в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1995. Т. 35. № 5. С. 676–689. [Abramov V.I., Dineva S.B., Rubanovich A.V., Shevchenko V.A. Geneticheskie posledstvia radioaktivnogo zagriaznenia populiatsiy *Arabidopsis thaliana*, proizrastayuschih v 30-kilometrovoy zone avarii na ChAES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologia.* 1995. T. 1995. V. 35. № 5. P. 676–689. (In Russian)]
 107. Abramov V.I., Fedorenko O.M., Shevchenko V.A. Genetic consequences of radioactive contamination for populations of *Arabidopsis* // *Sci. Total Environ.* 1992. V. 112. P. 19–28.
 108. Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I., Kovalchuk O. Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 357–363.
 109. Klubikova K., Danchenko M., Skultety L. et al. Soybeans grown in the Chernobyl area produce fertile seeds that have increased heavy metal resistance and modified carbon metabolism // *PLOS One.* 2012. V. 7. E48169.
 110. Boubriak I.I., Grodzinsky D.M., Polischuk V.P. et al. Adaptation and impairment of DNA repair function in pollen of *Betula verrucosa* and seeds of *Oenothera biennis* from differently radionuclide-contaminated sites of Chernobyl // *Annals Botany.* 2008. V. 101. P. 267–276.
 111. Syomov A.B., Ptitsyna S.N., Sergeeva S.A. Analysis of DNA strand break induction and repair in plants from the vicinity of Chernobyl // *Sci. Total Environ.* 1992. V. 112. P. 1–8.
 112. Golubev A., Afonin V., Maksimova S., Androsova V. The current state of pond snail *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) populations from water reservoirs of the Chernobyl nuclear accident zone // *Radioprot.* 2005. V. 40. P. S511–S517.
 113. Bonisoli-Aquati A., Ostermiller S., Beasley De A.E. et al. Faster development covaries with higher DNA damage in grasshoppers (*Chorthippus albomarginatus*) from Chernobyl // *Physiol. Biochem. Zoology.* 2018. V. 91. P. 776–787.
 114. Цыцугина В.Г., Поликарпов Г.Г. Цитогенетические и популяционные эффекты у олигохет из Чернобыльской зоны // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2000. Т. 40. № 2. С. 226–230. [Tsitsugina V.G., Polikarpov G.G. Tsitogeneticheskie i populiatsionnie effekti u oligohet iz Chernobylskoy zony // *Radiatsion-*

- naaya biologia. Radioekologia. 2000. V. 40. № 2. P. 226–230. (In Russian)]
115. *Гродзинский Д.М.* Адаптивная стратегия физиологических процессов растений. Киев: Наук. думка, 2013. 302 с. [*Grodzinskiy D.M.* Adaptivnaya strategiya fiziologicheskikh protsessov rasteniy. Kiev: Naukova dumka, 2013. 302 p. (In Russian)]
 116. *Глазко Т.Т., Гродзинский Д.М., Глазко В.И.* Хроническое низкодозовое облучение и полифакторность адаптации // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. № 4. С. 488–493. [*Glazko T.T., Grodzinskiy D.M., Glazko V.I.* Hronicheskoe nizkodozovoe obluchenie i polifaktornost adaptatsii // Radiatsionnaya biologia. Radioekologia. 2006. V. 46. № 4. P. 488–493. (In Russian)]
 117. *Mustonen V., Kesaniemi J., Lavrinenko A. et al.* Fibroblasts from bank voles inhabiting Chernobyl have increased resistance against oxidative and DNA stresses // BMC Cell Biol. 2018. V. 19. 17.
 118. *Gálvan I., Bonisoli-Alquati A., Jenkinson S. et al.* Chronic exposure to low-dose radiation at Chernobyl favours adaptation to oxidative stress in birds // Funct. Ecol. 2014. V. 28. P. 1387–1403.
 119. *Ильенко А.И., Кривиков Т.П.* Результаты радиоэкологического мониторинга популяции рыжей полевки после Чернобыльской аварии // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 108–116. [*Ilienko A.I., Krapivko T.P.* Rezultati radioekologicheskogo monitoring populiatsii rizey polevki posle Chernobylskoy avarii // Zoologicheskij zurnal. 1998. V. 77. № 1. P. 108–116. (In Russian)]
 120. *Глазко В.И., Глазко Т.Т.* Популяционно-генетические последствия Чернобыля. Новый фактор эволюции // Сельскохоз. биология. 2006. № 4. С. 20–32. [*Glazko V.I., Glazko T.T.* Populatsionno-geneticheskie posledstvia Chernobyla. Noviy faktor evolutsii // Selskohoziaystvennaya biologia. 2006. № 4. P. 20–32. (In Russian)]
 121. *Fesenko S.V., Alexakhin R.M., Geras'kin S.A. et al.* Comparative radiation impact on biota and man in the area affected by the accident at the Chernobyl nuclear power plant // J. Environ. Radioact. 2005. V. 80. P. 1–25.
 122. *Arkhipov N.P., Kuchma N.D., Askbrant S. et al.* Acute and long-term effects of irradiation on pine (*Pinus sylvestris*) stands post-Chernobyl // Sci. Total Environ. 1994. V. 157. P. 383–386.
 123. *Bird G.A., Thompson P.A., MacDonald D.R., Shepard S.C.* Ecological risk assessment approach for the regulatory assessment of the effects of radionuclides released from nuclear facilities // Protection of the environment from ionizing radiation. Report CSP-17. Vienna: IAEA, 2003. P. 241–247.
 124. *Andersson P., Garnier-Laplace J., Beresford N.A. et al.* Protection of the environment from ionizing radiation in a regulatory context (protect): proposed numerical values // J. Environ. Radioact. 2009. V. 100. P. 1100–1108.
 125. *Beresford N.A., Scott E.M., Copplestone D.* Field effects studies in the Chernobyl Exclusion Zone: Lessons to be learnt // J. Environ. Radioact. 2020. V. 211. 105893.
 126. *Beresford N.A., Barnett C.L., Gashchak S. et al.* Radionuclide transfer to wildlife at a “Reference site” in the Chernobyl Exclusion Zone and resultant radiation exposures // J. Environ. Radioact. 2020. V. 211. 105661.
 127. *Crisp P.A., Ganguly D., Elchten S.R. et al.* Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, end epigenetics. // Sci. Advances. 2016. V. 2. e1501340.
 128. *Lecomte-Pradines C., Adam-Guillermin C., Gashchak S. et al.* More than thirty years after the Chernobyl accident: What do we know about the effects of radiation on the environment? // J. Environ. Radioact. 2020. V. 211. 106108.
 129. *Omar-Nazir L., Shi X., Moller A. et al.* Long-term effects of ionizing radiation after the Chernobyl accident: possible contribution of historic dose // Environ. Res. 2018. V. 165. P. 55–62.
 130. *Сапегин Л.М., Дайнеко Н.М., Тимофеев С.Ф.* Состояние растительности агроэкосистем в зоне отчуждения 20 лет спустя после аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48. № 1. С. 67–75. [*Sapegin L.M., Dayneko N.M., Timofeev S.F.* Sostoyanie agroekosistem v zone otchuzhdenia 20 let spustia posle avarii na ChAES // Radiatsionnaya biologia. Radioecologia. 2008. V. 48. № 1. P. 67–75. (In Russian)]
 131. *Deryabina T.G., Kuchmel S.V., Nagorskaya L.L. et al.* Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl // Curr. Biol. 2015. V. 25. P. R824–R826.
 132. *Baker R.J., Chesser R.K.* The Chernobyl nuclear disaster and subsequent creation of a wildlife preserve // Environ. Toxicol. Chem. 2000. V. 19. P. 1231–1232.
 133. *Криволицкий Д.А.* Проблемы устойчивого развития и экологическая индикация земель радиоактивного загрязнения // Экология. 2000. № 4. С. 257–262. [*Krivolitskiy D.A.* Problemi ustoychivogo razvitiya i ekologicheskaya indikatsia zemel radioaktivnogo zagriaznenia // Ekologia. 2000. № 4. P. 257–262. (In Russian)]
 134. *Бунтова Е.Г., Руденская Г.А.* Экологическое состояние биотозон зоны отчуждения ЧАЭС через 20 лет после аварии // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т. 49. № 2. С. 228–233. [*Buntova E.G., Rudenskaya G.A.* Ekologicheskoye sostoyanie biotsenozov zoni otchuzhdeniya ChAES cherez 20 let posle avarii // Radiatsionnaya biologia. Radioekologia. 2009. V. 49. № 2. P. 228–233. (In Russian)]
 135. *Бойко А.Л.* Влияние факторов внешней среды на вирусы, инфицирующие растения // Сельскохоз. биология. 1989. № 5. С. 120–125. [*Boiko A.L.* Vliyanie faktorov vneshney sredy na virusy, infitsiruyushchie rastenia // Selskohoziaystvennaya biologia. 1989. № 5. P. 120–125. (In Russian)]
 136. *Йощенко В.И., Каушаров В.А., Левчук С.Е. и др.* Эффекты хронического облучения сосны обыкновенной

венной (*Pinus sylvestris* L.) в Чернобыльской зоне отчуждения // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50. № 6. С. 632–641. [Yoschenko V.I., Kashparov V.A., Levchuk S.E. i dr. Effekti hronicheskogo oblucheniya sosni obiknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) v Chernobylskoy zone otchuzhdeniya // Radiatsionnaya

biologia. Radioekologia. 2010. V. 50. № 6. P. 632–641. (In Russian)]

137. Oleksyk T.K., Novak J.M., Purdue J.R. et al. High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chernobyl // J. Environ. Radioact. 2004. V. 73. P. 1–20.

What Have we Learned about the Biological Effects of Radiation During the 35-Year Analysis of the Consequences of the Chernobyl NPP Accident?

S. A. Geras'kin^{a,#}, S. V. Fesenko^a, P. Yu. Volkova^a, and N. N. Isamov^a

^a Russian Institute of Radiology and Agroecology, Obninsk, Russia

[#]E-mail: stgeraskin@gmail.com

The results of long-term studies of radiobiological effects in plants and animals inhabiting territories contaminated as a result of the Chernobyl accident are summarized.

Keywords: Chernobyl NPP, radioactive contamination, doses, biological effects