

УДК 582.475.4:581.16:575.224.46:581.5:539.1.047

## СОСТОЯНИЕ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ИЗ ПОЛЕССКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО РАДИАЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАПОВЕДНИКА, БЕЛОРУССИЯ

© 2023 г. С. А. Гераськин<sup>1,\*</sup>, Д. В. Васильев<sup>1</sup>, М. А. Лыченкова<sup>1</sup>, М. В. Кудин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии, Обнинск, Россия

<sup>2</sup>Полесский государственный радиационно-экологический заповедник, Хойники, Белоруссия

\*E-mail: stgeraskin@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2023 г.

После доработки 07.04.2023 г.

Принята к публикации 21.06.2023 г.

Исследовали состояние семенного потомства в популяциях сосны обыкновенной из Полесского государственного радиационно-экологического заповедника (ПГРЗ), Белоруссия. Семенное потомство исследованных популяций характеризуется повышенной частотой цитогенетических нарушений и абортивных семян, а также пониженной всхожестью. Вместе с тем семена сосны обыкновенной из популяций, длительное время развивавшихся в условиях хронического облучения, отличаются повышенной устойчивостью к дополнительному  $\gamma$ -облучению. Таким образом, современные уровни радиационного воздействия на территории ПГРЗ способны угнетать репродуктивную способность сосны обыкновенной и служить фактором отбора на повышенную устойчивость к облучению.

**Ключевые слова:** 30-километровая зона ЧАЭС, хроническое облучение, сосна обыкновенная, семенное потомство, цитогенетические нарушения, абортивные семена, всхожесть, радиоадаптация

**DOI:** 10.31857/S0869803123040033, **EDN:** EIAHAL

Анализ последствий Кыштымской и Чернобыльской аварий показал, что хвойные леса наиболее чувствительны к радиационному воздействию [1, 2]. В зависимости от уровня радиационного воздействия в хвойных лесах наблюдается широкий круг радиобиологических эффектов: от разнообразных генетических и эпигенетических эффектов, модификации биохимических параметров, изменений антиоксидантного и фитогормонального статуса [3–5], повышенной частоты морфозов [6], снижения репродуктивной способности [7–9] до замедления роста и развития и даже массовой гибели деревьев [10, 11].

Особенно чувствительны к действию ионизирующих излучений репродуктивные органы сосны, так как они характеризуются сложно организованным и длительным генеративным циклом, что делает процесс размножения уязвимым перед неблагоприятными факторами [10]. В первые годы после аварии у сосен 30-километровой зоны ЧАЭС наблюдали уменьшение веса и числа семян в шишках, увеличение доли невыполненных и абортивных семян [8, 12]. Со временем, в связи с радиоактивным распадом и миграцией радионуклидов в глубокие слои почвы, радиационное воздействие ослабевало, однако и спустя 11 лет после

аварии оказывало заметное влияние на качество семян [8]. Поскольку способность растений к размножению и передаче наследственной информации является наиболее важным свойством для сохранения популяций и целостности биоценозов, исследование репродуктивной способности является важным элементом разработки, обоснования и принятия решений по поддержанию жизнеспособности лесов в загрязненных радионуклидами районах.

Настоящая работа посвящена оценке состояния семенного потомства популяций сосны обыкновенной из Полесского государственного радиационно-экологического заповедника (ПГРЗ), получивших в первый период аварии на ЧАЭС высокие дозы облучения [13].

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

**Объект исследования.** Популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) являются удобным и чувствительным объектом для оценки последствий техногенного воздействия на природные экосистемы. В лесных сообществах сосна является видом-эдификатором, в значительной степени влияющим на структуру и функции экосистемы.

**Таблица 1.** Радиационная обстановка на экспериментальных участках в 2021 г.**Table 1.** Estimated density of radionuclide fallouts at experimental sites for 2021

| Участок | Географические координаты              | Мощность амбиентного эквивалента дозы, мкЗв/ч на высоте 1 м | Плотность загрязнения почвы, кБк/м <sup>2</sup> |                  |                   |                       |                   |
|---------|----------------------------------------|-------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|------------------|-------------------|-----------------------|-------------------|
|         |                                        |                                                             | <sup>137</sup> Cs                               | <sup>90</sup> Sr | <sup>238</sup> Pu | <sup>239+240</sup> Pu | <sup>241</sup> Am |
| Руд1    | 29°89'50.77" в.д.<br>51°97'94.42" с.ш. | 0.097 ± 0.004                                               | 30 ± 5.1                                        | 8 ± 1.8          | 0.4 ± 0.1         | 0.9 ± 0.2             | 2 ± 0.4           |
| Руд 2   | 29°89'64.14" в.д.<br>51°97'82.37" с.ш. | 0.095 ± 0.004                                               | 32 ± 7                                          | 11 ± 3           | 0.3 ± 0.1         | 0.8 ± 0.1             | 3 ± 0.5           |
| Гн      | 29°80'81.68" в.д.<br>51°64'85.05" с.ш. | 0.24 ± 0.002                                                | 241 ± 13.2                                      | 43 ± 5.9         | 1.4 ± 0.4         | 1.3 ± 0.5             | 10 ± 3.5          |
| Мс      | 30°03'03.26" в.д.<br>51°50'76.14" с.ш. | 2.57 ± 0.06                                                 | 2870 ± 63                                       | 1760 ± 70        | 13 ± 2.6          | 33 ± 2.1              | 38 ± 2.4          |
| Кл      | 30°22'63.35" в.д.<br>51°55'47.63" с.ш. | 9.47 ± 0.35                                                 | 8760 ± 228                                      | 241 ± 18         | 3.6 ± 0.9         | 8.7 ± 1.4             | 27 ± 2.2          |

Широкая распространенность и высокая радиочувствительность обусловили выбор сосны в качестве одного из референтных биологических видов, на которых базируется современная концепция радиационной защиты окружающей среды [14]. Долгий период созревания семян (2 года) ведет к аккумуляции в них нарушений с частотой, достаточной для определения эффектов низкодозового радиационного воздействия [10]. Такое сочетание свойств делает сосну уникальным тест-объектом для исследования биологических эффектов низких доз хронического облучения.

**Экспериментальные участки.** Выбранные на территории ПГРЗ в белорусском секторе 30-км зоны ЧАЭС три экспериментальных участка (Гнездинка (Гн), Масаны (Мс) и Кулажин (Кл)) существенно различались составом и уровнем радиоактивного загрязнения (табл. 1). Два контрольных участка Рудинка 1 (Руд1) и Рудинка 2 (Руд 2) находятся в Козелужском лесничестве Хойникского лесхоза за пределами ПГРЗ недалеко от дер. Рудинка (рис. 1). Почва на экспериментальных участках дерново-подзолистая, слабооподзоленная, развивающаяся на рыхлом мелкозернистом песке, подстилаемая рыхлым среднеили мелкозернистым песком. Агрохимическая характеристика почвы экспериментальных участков: рН (4.0–4.7), содержание гумуса менее 2.0% в верхнем почвенном горизонте, подвижных калия и фосфора менее 7 мг/100 г почвы, обменных оснований Са – менее 0.8 и Mg – менее 0.6 (мг/экв)/100.

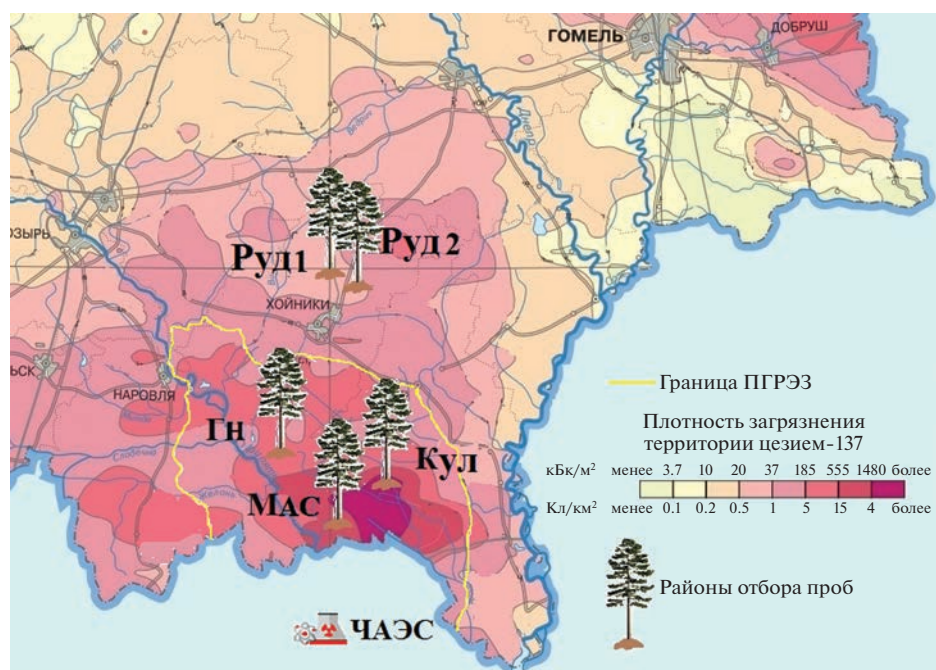
На каждом участке были заложены пробные площади прямоугольной формы (50 × 50 м) с равнинным рельефом, характерным составом древесной растительности и надпочвенного покрова для исследуемого типа леса. На всех экспериментальных участках находятся сосновые на-

саждения искусственного происхождения II класса возраста II бонитета с полнотой 0.7. На момент аварии возраст деревьев был 4 года. Состав насаждений 10С+Б, тип лесорастительных условий – А2, тип леса – сосняк мшистый. Подрост и подлесок отсутствуют, в напочвенном покрове преобладают мхи Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., до 70%) и дикранум (*Dicranum polysetum* Sw., до 25%).

Мощность амбиентного эквивалента дозы внешнего γ-излучения измеряли дозиметром МКС-АТ1117М с блоком детектирования БДКГ-04. Эффективность регистрации квантов составляла от 0.1 до 0.05 отн. ед. в диапазоне энергии γ-излучения 0.05–3 МэВ. Основная относительная погрешность измерения мощности дозы в диапазоне от 0.1 до 10<sup>6</sup> мкЗв/ч не превышала 20%. Каждое измерение мощности дозы осуществляли до достижения статистической погрешности счета менее 5%.

**Отбор проб для исследования.** Для определения плотности загрязнения почвы радионуклидами в июне 2021 г. отбирали пробы почвы с помощью пробоотборника (Ø 40 мм) на глубину до 200 мм в пяти точках, из которых готовили одну смешанную пробу. Для оценки содержания радионуклидов в элементах надземной фитомассы сосны на каждом участке в июне 2021 г. отбирали пробы древесины с 20–25 деревьев с помощью приростного бурава, коры ствола с 5–7 деревьев специальным пробоотборником (Ø40 мм). Отбор проб хвой текущего и прошлого годов формирования, веток и побегов осуществляли не менее чем с 10 деревьев. В декабре 2021 г. с каждой сосны (18–20 деревьев с участка) с помощью секатора собирали по 15–20 шишек.

Для дозревания и стратификации шишки выдерживали вне помещения до конца февраля. За-



**Рис. 1.** Расположение экспериментальных участков. Данные о плотности загрязнения почвы  $^{137}\text{Cs}$  приведены по [15].  
**Fig. 1.** Location of experimental sites. Data on the density of  $^{137}\text{Cs}$  soil contamination are given according to [15].

тем шишки подсушивали при пониженной влажности и комнатной температуре до раскрытия и высыпания семян, которые обескрывали вручную и подсчитывали общее число семян, число нормальных семян и семян, имеющих отклонения (невыполненные, недоразвитые, сухие). Для цитогенетического анализа использовали только свободно выпавшие, хорошо выполненные семена.

*Определение содержания радионуклидов в образцах почвы и биологического материала.* В камеральных условиях образцы почвы и растений высушивали до воздушно-сухого состояния, измельчали на лабораторной мельнице и подвергали радиометрическому анализу. Удельную активность  $^{137}\text{Cs}$  и  $^{241}\text{Am}$  в пробах растений определяли на многоканальном  $\gamma$ -спектрометре “Canberra” (США) с широкополосным германиевым детектором BE 2020. Относительная эффективность регистрации составила 9%, разрешение от 0.35 кэВ (для энергии 5.9 кэВ) до 1.9 кэВ (для энергии 1.33 МэВ), минимально детектируемая активность 0.7 Бк. Пробы растений озоляли. Радиохимическое выделение  $^{90}\text{Sr}$  в пробах проводили по стандартной методике с радиометрическим окончанием на  $\beta$ -спектрометре “Прогресс” (Россия), минимально детектируемая активность 10 Бк.

Удельную активность  $^{238}\text{Pu}$  и  $^{239+240}\text{Pu}$  оценивали методом  $\alpha$ -спектрометрии на полупроводниковом  $\alpha$ -спектрометре “МУЛЬТИРАД-АС” (Россия) с ионно-имплантированным кремниевым детекто-

ром с предварительным радиохимическим выделением. Энергетический диапазон для  $\alpha$ -частиц составлял 0.5–10 МэВ. Время измерений выбирали в зависимости от активности источника и требуемой точности измерений. В среднем на измерение одного образца уходило 16–18 ч. Радиохимическое выделение включало в себя полное разложение проб с получением 7.5 моль/л азотнокислого раствора изотопов плутония, экстракционно-хроматографическое выделение изотопов плутония, элюирование, получение спектрометрического источника плутония путем фильтрования осадка с последующим осаждением с фторидом лантана. Основная относительная погрешность измерений не превышала 20%. Калибровку спектрометров по энергии и эффективности проводили с применением аттестованных калибровочных источников.

*Острое  $\gamma$ -облучение семян.* Часть собранных на экспериментальных участках семян была подвергнута воздействию  $\gamma$ -излучения в дозе 15 Гр при мощности дозы 0.6 Гр/мин на установке “ГУР-120” ( $^{60}\text{Co}$ ) (ВНИИРАЭ, Обнинск) при комнатной температуре. Поглощенную семенами дозу излучения оценивали дозиметром ДКС-101 (Россия). Немедленно после облучения семена проращивали.

*Оценка качества семян.* Для оценки репродуктивного потенциала популяций было оценено количество абортивных семян в шишках. В рамках этого анализа были использованы все доступные

семена (50–200 семян с каждого дерева). Оценивали число нормальных и абортивных (пустых) семян на шишку. Маленькие (не выполненные) семена и семена с морфологическими аномалиями (сморщенные и неправильной формы) оценивали отдельно. Семена проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри при температуре 24°C. На 20-е сутки оценивали процент нормально развившихся проростков. Проростки считали нормальными, если длина их корешка превышала 2 мм. Эксперимент был выполнен в четырех повторностях по 50 семян с каждого участка.

**Цитогенетический анализ.** Полученные семена проращивали в термостате при 24°C в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Для каждого дерева с участка делали четыре повторности по 25 семян на чашку Петри. Если семян на дерево было менее 100, делали четыре повторности по 10 семян на чашку Петри. На 20-е сутки проращивания определяли всхожесть семян. Корешки на стадии первого митоза (длиной 5–10 мм) фиксировали в ацетоалкоголе (3 : 1). Для цитогенетического анализа из зафиксированных корешков готовили временные давленные препараты клеток апикальной меристемы, окрашенные ацетоорсеином. Все препараты кодировали. В каждом препарате анализировали все ана-телофазные клетки и учитывали долю клеток с аномалиями митоза, среди которых выделяли хроматидные (одиночные) и хромосомные (двойные) мосты и фрагменты, мультиполярные митозы, а также отставания хромосом (геномные мутации). Отметим, что анафазным методом в клетках корневой меристемы проростков регистрируют нарушения, возникшие в период от образования гамет до созревания и сбора семян, а хромосомные перестройки, возникшие на вегетативной стадии (до цветения), элиминируются в мейозе за исключением симметричных транслокаций и инверсий, не регистрируемых этим методом. Период времени от образования микро- и мегаспор до созревания семян составляет у сосны 18–20 мес. [10]. Митотический индекс (МИ) оценивали как отношение числа делящихся клеток к общему количеству просмотренных.

**Статистический анализ экспериментальных данных.** Экспериментальные данные анализировали методами вариационной статистики в Microsoft Office Excel 2007. Результаты представлены в виде средних значений со стандартными ошибками. Экспериментальные данные проверяли на выбросы в соответствии с Q-критерием Диксона, а также на нормальное распределение в соответствии с непараметрическим критерием Колмогорова–Смирнова. В случае нормального распределения данных значимость различий между выборками анализировали с использованием критерия Стьюдента. Если распределение отклонялось от нормального, использовали U-критерий Манна–

Уитни. Для определения оптимального размера выборки, необходимой для получения оценок изучаемых параметров с фиксированной относительной погрешностью при заданной доверительной вероятности, использовали методику анализа эмпирических распределений [16].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Радиоактивное загрязнение экспериментальных участков и поглощенные в генеративных органах сосны дозы.* Наибольшая плотность загрязнения почвы  $^{137}\text{Cs}$  и максимальная доза внешнего  $\gamma$ -излучения зафиксированы на экспериментальном участке Кулажин (табл. 1). Участок Масаны характеризуется наибольшими концентрациями  $^{90}\text{Sr}$  и трансурановых элементов. Плотность загрязнения почвы радионуклидами из состава аварийного выброса на контрольных участках Руд1 и Руд2 самая низкая, а мощность дозы внешнего  $\gamma$ -облучения практически не отличается от фоновой.

Методика расчета и оценки поглощенных в генеративных органах сосны доз на наших экспериментальных участках представлены в работе [17]. Наибольшие дозы сформировались на участках Кулажин и Масаны – более 160 мГр/год, а минимальные – на контрольных участках (табл. 2). При этом основной вклад в поглощенную семенами дозу на всех участках дает внутреннее облучение, максимальный вклад которого зафиксирован на участке Масаны. На участке Кулажин существенный вклад в поглощенную дозу вносит внешнее  $\gamma$ -излучение. Поглощенные семенами дозы на участках из ПГРЗ существенно превышают дозы на контрольных участках (Кулажин – в 69 раз, Масаны – в 67 раз, Гнездинка – в 3.25 раза).

*Анализ качества семян.* Современные поглощенные дозы даже на самых загрязненных участках Кулажин и Масаны существенно уступают оцененному в рамках европейских проектов ERICA и PROTECT скрининговому значению мощности дозы для растений 70 мкГр/ч [18]. Но даже при таких уровнях радиационного воздействия доля абортивных семян в популяциях ПГРЗ статистически значимо превышает контрольный уровень (рис. 2). Более того, анализ способности визуально нормальных семян к прорастанию выявил статистически значимое снижение всхожести семян из популяций ПГРЗ (рис. 3). Аналогичные результаты были получены при исследовании качества семенного потомства 10 видов травянистых растений с территории ВУРС через 16 лет после аварии [19].

*Цитогенетические эффекты в корневой меристеме проростков семян сосны обыкновенной.* Цитогенетический анализ выявил статистически значимо большую частоту aberrантных клеток в

**Таблица 2.** Суммарная поглощенная доза в семенах сосны обыкновенной на экспериментальных участках, мГр/год [17]**Table 2.** Total absorbed dose in Scots pine seeds in experimental plots, mGy/year [17]

| Экспериментальные участки | Внешнее облучение |          | Внутреннее облучение<br>(по всем видам излучения) | Суммарная доза |
|---------------------------|-------------------|----------|---------------------------------------------------|----------------|
|                           | $\beta$           | $\gamma$ |                                                   |                |
| Руд-1                     | 0.2               | 0.2      | 1.9                                               | 2.3            |
| Руд-2                     | 0.2               | 0.2      | 2.1                                               | 2.5            |
| Гн                        | 0.8               | 1.1      | 5.9                                               | 7.8            |
| Мс                        | 9                 | 13       | 138                                               | 161            |
| Кл                        | 14                | 48       | 104                                               | 166            |

**Таблица 3.** Частота аномалий митоза в популяциях сосны обыкновенной с территории ПГРЗ**Table 3.** Frequency of mitosis anomalies in populations of Scots pine from the territory of the PGRZ

| Участок | ВК    | МИ              | АК, %                                   | Доли аберраций разных видов |                            |                  |
|---------|-------|-----------------|-----------------------------------------|-----------------------------|----------------------------|------------------|
|         |       |                 |                                         | $f' + m'$                   | $f'' + m''$                | $g + mp$         |
| Руд1    | 9723  | $5.44 \pm 0.80$ | $0.98 \pm 0.09$                         | $29.01 \pm 0.05$            | $29.01 \pm 0.05$           | $41.98 \pm 0.05$ |
| Руд2    | 10623 | $5.52 \pm 0.69$ | $0.86 \pm 0.09$                         | $20.91 \pm 0.04$            | $30.00 \pm 0.05$           | $49.09 \pm 0.06$ |
| Гн      | 7163  | $5.04 \pm 0.53$ | $1.39 \pm 0.11^{**\wedge\wedge\wedge}$  | $20.74 \pm 0.04$            | $33.33 \pm 0.06$           | $45.93 \pm 0.06$ |
| Мас     | 7828  | $4.30 \pm 0.61$ | $1.40 \pm 0.11^{**\wedge\wedge\wedge}$  | $24.03 \pm 0.05$            | $33.33 \pm 0.05$           | $42.64 \pm 0.05$ |
| Кул     | 5505  | $4.92 \pm 0.63$ | $1.82 \pm 0.14^{***\wedge\wedge\wedge}$ | $26.06 \pm 0.04$            | $35.92 \pm 0.06^{*\wedge}$ | $38.03 \pm 0.06$ |

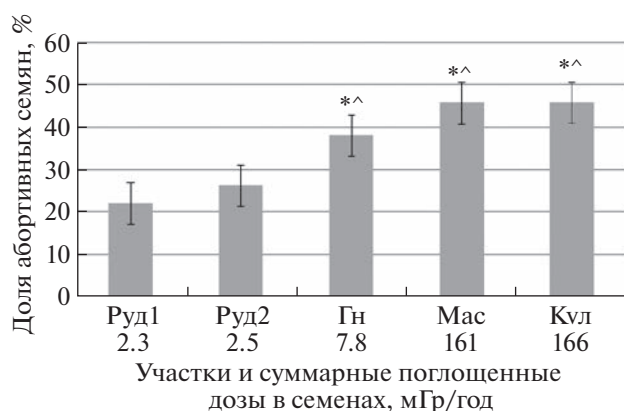
Примечание. ВК — всего просмотрено ана-телофазных клеток; АК — аберрантные клетки; МИ — митотический индекс.

\* Отличие от Руд1 и  $\wedge$  — отличие от Руд2 является статистически значимым при:  $p < 0.05$  (\* и  $\wedge$ ); при  $p < 0.01$  (\*\* и  $\wedge\wedge$ ); при  $p < 0.001$  (\*\*\*) и  $\wedge\wedge\wedge$ .

корневой меристеме проростков семян из популяций ПГРЭЗ по сравнению с контролем (табл. 3). Частота нарушений увеличивалась с ростом поглощенной дозы ( $r = 0.86$ ,  $p < 0.05$ ). Отличий по митотической активности клеток не обнаружено,

но наблюдалась явная тенденция к снижению этого параметра с увеличением поглощенной дозы.

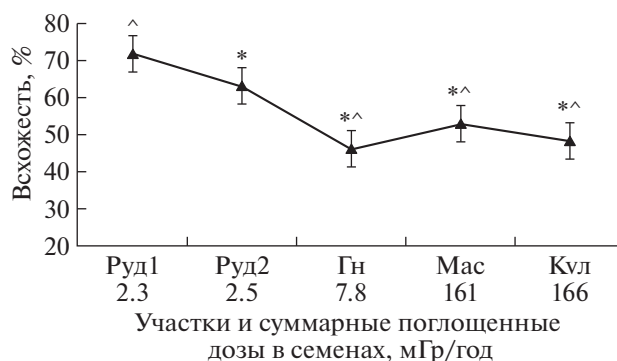
Дополнительную информацию о действующих на популяции факторах можно получить из анализа спектра мутаций. Из представленных в табл. 3 данных следует, что существует тенден-

**Рис. 2.** Доля абортивных семян в популяциях сосны обыкновенной.

\* Отличие от Руд1 и  $\wedge$  — отличие от Руд2 является статистически значимым,  $p < 0.05$ .

**Fig. 2.** Proportion of abortive seeds in Scots pine populations.

\* Difference from Rud1 and  $\wedge$  — difference from Rud2 statistically significant,  $p < 0.05$ .

**Рис. 3.** Всхожесть семян в популяциях сосны обыкновенной.

\* Отличие от Руд1 и  $\wedge$  — отличие от Руд2 является статистически значимым,  $p < 0.05$ .

**Fig. 3.** Germination of seeds from Scots pine populations.

\* Difference from Rud1 and  $\wedge$  — difference from Rud2 statistically significant,  $p < 0.05$ .

**Таблица 4.** Частота аномалий митоза после дополнительного  $\gamma$ -облучения семян экспериментальных популяций  
**Table 4.** The frequency of mitosis anomalies after additional  $\gamma$ -irradiation of seeds from experimental populations

| Участок | ВК   | МИ          | АК, %        | Доли аберраций разных видов |              |              |
|---------|------|-------------|--------------|-----------------------------|--------------|--------------|
|         |      |             |              | f' + m'                     | f'' + m''    | g + mp       |
| Руд1    | 1198 | 3.48 ± 0.60 | 12.27 ± 1.45 | 24.56 ± 0.05                | 47.37 ± 0.05 | 28.07 ± 0.04 |
| Руд2    | 826  | 3.40 ± 0.08 | 10.62 ± 1.05 | 18.90 ± 0.05                | 59.84 ± 0.05 | 21.26 ± 0.04 |
| ГН      | 873  | 2.91 ± 0.58 | 9.91 ± 0.74  | 25.21 ± 0.04                | 47.06 ± 0.06 | 27.73 ± 0.08 |
| Мас     | 984  | 3.00 ± 0.31 | 10.04 ± 0.63 | 18.05 ± 0.05                | 57.89 ± 0.04 | 24.06 ± 0.05 |
| Кул     | 1149 | 2.99 ± 0.86 | 9.05 ± 0.48* | 23.94 ± 0.05                | 50.00 ± 0.04 | 26.06 ± 0.04 |

Примечание. ВК — всего просмотрено ана-телофазных клеток; АК — аберрантные клетки; МИ — митотический индекс.

\* Отличие от Руд1 и ^ — отличие от Руд2 является статистически значимым при:  $p < 0.05$  (\* и ^); при  $p < 0.01$  (\*\* и ^^); при  $p < 0.001$  (\*\*\*) и ^^^).

ция ( $R^2 = 0.6$ ) к увеличению доли хромосомных аберраций с увеличением поглощенной дозы. Более того, вклад хромосомных нарушений на участке Кулажин, семена сосны с которого получили наибольшую дозу, статистически значимо превышает контрольный уровень.

**Острое  $\gamma$ -облучение семян.** Одним из следствий индуцированных хроническим радиационным воздействием изменений в природных популяциях является обнаруженное в исследованиях на Восточно-Уральском радиоактивном следе [3, 19] и выявляемое при анализе результатов дополнительного  $\gamma$ -облучения семян увеличение средних популяционных значений радиационной устойчивости, получившее название “феномен радиоадаптации”. Часть собранных в 2021 г. на экспериментальных участках семян была подвергнута дополнительному  $\gamma$ -облучению. Цитогенетический анализ выявил тенденцию к снижению частоты аберрантных клеток в меристеме проростков  $\gamma$ -облученных семян растений с загрязненных радионуклидами участков ПГРЗ по сравнению с контролем (табл. 4). Более того, у семенного потомства растений с участка Кул это отличие статистически значимо. Митотическая активность клеток апикальной меристемы корешков проростков семян с загрязненных радионуклидами участков также имеет тенденцию к снижению, что может способствовать более эффективной репарации нарушений. Спектр мутаций в проростках облученных семян находится в согласии с утверждением о том, что повышенная частота хромосомных аберраций является признаком радиационного воздействия [20].

## ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением ранее проведенных исследований [4, 5, 21, 22], в которых показано, что анализ частоты и спектра цитогенетических нарушений в семенном потомстве сосны может быть использован для количественной

оценки экологического состояния хвойных лесов не только в зонах с тяжелым техногенным поражением, но и в древостоях, характеризующихся слабым и визуально не определяемым эффектом.

Чем больше мы узнаем о процессах в природных популяциях, тем более очевидным становится, что техногенное воздействие даже в низких дозах способно влиять на такие важные для существования популяции параметры, как состояние и репродуктивная способность составляющих популяцию организмов [23–25]. При этом до сих пор нет полной ясности в вопросе о том, какое значение для выживания популяции имеют сохраняющиеся в течение многих лет повышенные темпы мутагенеза, выявленные [3, 4, 26, 27] у разных видов, воспроизводящихся на территориях с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения. В связи с этим возникает вопрос: как сказывается фиксируемый на протяжении многих лет повышенный уровень мутационной изменчивости у сосны обыкновенной на качестве ее семенного потомства? Ответить на этот вопрос можно только на основе анализа результатов наблюдений за популяциями растений, населяющих загрязненные радионуклидами территории.

В настоящей работе (табл. 3), как и в наших предыдущих исследованиях на сосне в чернойбыльской зоне [4, 21], частота цитогенетических нарушений превышала контрольный уровень. Частота цитогенетических нарушений часто используется в качестве меры радиационного поражения ввиду корреляции с морфологическими изменениями, генными мутациями и репродуктивным потенциалом [28]. Международная комиссия по радиационной защите рекомендовала цитогенетические тест-системы как показатель радиационного воздействия на биоту [14]. Однако существует очень мало полевых исследований, в которых изучали связь между частотой цитогенетических нарушений и показателями, существенно влияющими на жизнеспособность популяции — смертность и репродуктивный потенциал. В ре-

зультате до настоящего времени отсутствует ясное понимание влияния повышенной частоты генетических и цитогенетических нарушений в соматических и половых клетках на репродуктивную способность и в целом на судьбу популяции.

Качество семян является экологически важным показателем вследствие прямого влияния на будущие поколения. В первый год после Чернобыльской аварии существенное снижение репродуктивного потенциала (уменьшение массы семян и их числа в шишке, увеличение доли абортивных семян) наблюдалось у сосен, получивших дозы более 1 Гр [8, 12]. На Восточно-Уральском радиоактивном следе (ВУРС) также было зафиксировано влияние хронического облучения на репродуктивные показатели сосны [7]. Увеличение доли пустых семян и снижение выживаемости проростков в популяциях сосны на территориях с повышенным уровнем естественной радиоактивности зафиксировано начиная с мощности дозы 11.3 мкГр/ч [9]. Во всех этих случаях снижение репродуктивного потенциала наблюдалось на фоне повышенной частоты цитогенетических нарушений. Основываясь на этих наблюдениях, можно было ожидать, что популяции сосны обыкновенной с загрязненных радионуклидами участков Брянской области, за которыми мы наблюдали 14 лет [4] и которые характеризовались повышенной частотой цитогенетических нарушений в течение всех лет наблюдения, будут также иметь пониженную репродуктивную способность.

Однако анализ десятилетних наблюдений (2007–2016) свидетельствует об отсутствии корреляции между долей абортивных семян и уровнем радиационного воздействия. Доля абортивных семян в облучаемых популяциях в зависимости от года была как выше, так и ниже контрольного уровня [29]. В противоположность цитогенетическим эффектам не было обнаружено существенной разницы в значениях репродуктивных показателей между контрольными и хронически облучаемыми популяциями, а также отсутствие статистически значимого увеличения/уменьшения этого параметра во времени в контрольных и хронически облучаемых популяциях [30]. Таким образом, уровень радиационного воздействия на наших экспериментальных участках в Брянской области оказался недостаточен для формирования устойчивых репродуктивных эффектов.

В противоположность этому, в настоящем исследовании было показано, что современные уровни радиационного воздействия на территории ПГРЗ способны угнетать репродуктивную способность сосны (рис. 2, 3). Причины качественных различий в отношении репродуктивных эффектов между нашими исследованиями в Брянской области и ПГРЗ, по-видимому, связа-

ны с различиями в величине современных поглощенных доз и доз острого облучения в первый период аварии [13], а также в спектре дозообразующих радионуклидов.

Начиная с определенного уровня хроническое радиационное воздействие может включать биологические механизмы, результатом работы которых является направленная на повышение устойчивости к действующему фактору эволюция. Доказательства быстрых эволюционных изменений растений в ответ на изменения окружающей среды широко распространены в литературе. Большинство исследований, в которых была подтверждена реальная эволюция устойчивости к действующим факторам [3, 19, 31, 32], касались растений с относительно коротким жизненным циклом. В сочетании с интенсивным отбором короткий жизненный цикл может обеспечить быстрые генетические изменения в популяции.

Адаптацию деревьев к загрязнению гораздо сложнее исследовать из-за длительного репродуктивного цикла. Однако в большинстве природных экосистем доминируют деревья и другие многолетники. Длительный репродуктивный цикл ограничивает скорость, с которой популяции деревьев могут стать устойчивыми к загрязнителям при низком давлении отбора. Кроме того, популяционные модели предсказывают [33], что при слишком быстром изменении условий окружающей среды, как в случае серьезной радиационной аварии, более вероятно вымирание популяции, а не увеличение ее устойчивости к действующему фактору. В связи с этим возникает вопрос: способны ли долгоживущие организмы эволюционировать в ответ на быстрые изменения окружающей среды? И если не способны, то почему они до сих пор не вымерли? В настоящей работе показано (табл. 4), что семена сосны обыкновенной из популяций ПГРЗ имеют более высокую устойчивость к дополнительному  $\gamma$ -облучению, чем семена из контрольных популяций, хотя в отсутствие дополнительного облучения импактные популяции характеризуются повышенной частотой цитогенетических нарушений и аномальных семян, а также пониженной всхожестью (рис. 2, 3). Аналогичные результаты были получены [8] при анализе устойчивости к дополнительному  $\gamma$ -облучению собранных в 1997 г. в 30-км зоне Чернобыльской АЭС семян сосны обыкновенной. Быстрое увеличение устойчивости к тяжелым металлам горной березы (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* (Orlova) Hamet-Ahti) наблюдали в районе двух субарктических медно-никелевых плавильных заводов [34]. Таким образом, эволюция устойчивости к загрязнителям может быть чрезвычайно быстрой и в случае долгоживущих деревьев, что позволяет по-новому взглянуть на причины изменений в их популяциях.



Одно из возможных объяснений выявленного феномена связано с отбором на клеточную радиоустойчивость, т.е. избирательную элиминацию чувствительных к облучению клеток и замену их радиорезистентными [3]. Альтернативное объяснение связано с наследуемыми эпигенетическими изменениями активности генов. Действительно, в параллельном исследовании на тех же популяциях сосны было показано [35], что геном хронически облучаемых сосен из ПГРЗ гиперметилирован. Существуют и другие исследования, подтверждающие повышенный уровень метилирования в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной [36, 37].

Проведенные на почвенной водоросли *Chlorella vulgaris* эксперименты показали [3], что в условиях повышенных уровней радиоактивного загрязнения ВУРС обитают популяции хлореллы в 1.5–2.0 раза более радиоустойчивые, чем контрольные. Применение ингибиторов репарации, анализ кривых доза–эффект при действии редко- и плотноионизирующего излучения, а также прямое определение активности репарационных процессов позволили заключить, что дивергенция популяций по устойчивости к высоким дозам хронического облучения связана с отбором на эффективность систем репарации [3]. Другое исследование возможных механизмов адаптации к радиоактивному загрязнению [38] показало чрезвычайно низкий (более чем в 10 раз) уровень рекомбинации и более высокий уровень глобального метилирования генома у хронически облученных растений, что могло предотвратить масштабные перестройки генома. При анализе транскриптома двух контрастных по радиоустойчивости видов из хронически облучаемых популяций чернобыльской зоны – пастушьей сумки и сосны обыкновенной – установлено, что хроническое облучение с низкой мощностью ведет к активации антиоксидантной системы и поддержанию оксидативного баланса, экспрессии шаперонов и контролю транспозиции мобильных генетических элементов (МГЭ) при практически неизменной по сравнению с контролем активности генов репарации [39, 40].

В параллельном исследовании было показано [41], что растения *Arabidopsis* из ПГРЗ характеризовались меньшей всхожестью, угнетением роста, снижением флуоресценции хлорофилла, сдвигом фитогормонального баланса, подавлением активности МГЭ и изменением регуляции генов, связанных с устойчивостью к абиотическим стрессам. Семена из хронически облучаемых популяций *Arabidopsis* были устойчивы к дополнительному  $\gamma$ -облучению. Как и в случае семян сосны из настоящего исследования (рис. 2, 3), повышенная устойчивость к дополнительному облучению достигалась на фоне пониженной жизнеспособности в нормальных условиях. В отличие от установ-

ленного в популяциях сосны из ПГРЗ радиоадаптивного ответа, в популяциях сосны из Брянской области радиоадаптации не наблюдалось [42]. Это связано с тем, что, по данным [3], радиоадаптивный ответ проявляется, начиная с определенного уровня радиоактивного загрязнения, который зависит, в том числе, от исходной радиочувствительности вида. Действительно, на территории ВУРС чувствительные виды растений увеличили свою устойчивость к облучению в 3–4 раза, а у радиоустойчивых видов этот параметр практически не изменился [19].

Полученные в настоящем исследовании данные свидетельствуют о том, что в популяциях растений, населяющих сильно загрязненные территории, цитогенетические повреждения сопровождаются снижением репродуктивной способности. Однако на менее загрязненных участках взаимосвязь между цитогенетическими эффектами и репродуктивной способностью отсутствует [42]. Значительные различия в механизмах действия разных видов ионизирующих излучений позволяют предположить, что нельзя недооценивать влияние различий в спектре дозообразующих радионуклидов на наблюдаемый биологический эффект. Поэтому в разных радиоэкологических ситуациях, а также у видов, занимающих разные экологические ниши, могут наблюдаться совершенно разные реакции при одинаковых уровнях радиоактивного загрязнения.

Из представленных в настоящей работе результатов следует, что современные уровни радиоактивного загрязнения на участках ПГРЗ являются действенным фактором селекции на радиоустойчивость. Поскольку радиоадаптация играет важную роль в реакции популяций на радиационное воздействие, этот феномен необходимо учитывать при прогнозировании отдаленных последствий хронического облучения, оценке экологического риска и разработке программ, направленных на сохранение биоразнообразия в условиях хронического воздействия радионуклидов. Однако, за немногими исключениями, важность эволюционных изменений на популяционном уровне, как правило, игнорируется как при обсуждении критериев радиационной защиты окружающей среды, так и при разработке новых подходов к оценке экологических рисков.

В настоящее время большинство объектов атомной энергетики строится в развивающихся странах, что увеличивает риск новых радиационных инцидентов [43]. Любой выброс радионуклидов или радиационная авария, как на АЭС Фукусима, происходят в то время, когда многие природные популяции уже находятся под давлением разрушенной человеком среды обитания, химического загрязнения и изменений климата. Недавно было показано, что увеличение количества



стрессоров, одновременно действующих на растения, резко снижает рост и выживаемость растений, даже если уровень каждого из стрессоров недостаточен для индукции существенного эффекта [44]. В такой ситуации экологические последствия радиационных инцидентов могут быть тяжелыми даже при низких уровнях радиационного воздействия. Когда совокупное влияние повреждающих факторов незначительно, природные популяции могут выжить за счет фенотипической пластичности, эпигенетических или генетических изменений. По мере усиления антропогенных воздействий фенотипической пластичности и генетической адаптации может оказаться недостаточно для выживания популяции. Генетические тест-системы являются одним из лучших инструментов для оценки того, когда популяции, подвергающиеся хроническому воздействию, могут достичь критических пороговых значений, требующих управленческих действий [45]. Выявление этих пределов должно стать одним из важных исследовательских приоритетов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Статья подготовлена при поддержке гранта РНФ № 21-16-00004.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Fesenko S. Review of radiation effects in non-human species in areas affected by the Kyshtym accident // *J. Radiol. Prot.* 2019. V. 39. P. R1–R17.
3. Шевченко В.А., Печкуренок В.Л., Абрамов В.И. Радиационная генетика природных популяций. Генетические последствия Кыштымской аварии. М.: Наука, 1992. 221 с. [Shevchenko V.A., Pechkurenkov V.L., Abramov V.I. Radiation genetics of natural populations. Genetic consequences of the Kyshtym accident. M.: Nauka, 1992. 221 p. (In Russ.)]
4. Geras'kin S., Volkova P., Vasiliyev D. 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.
5. Geras'kin S., Yoschenko V., Bitarishvili S. et al. Multifaceted effects of chronic radiation exposure in Japanese red pines from Fukushima prefecture // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 763. 142946.
6. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Особенности морфогенеза и ростовых процессов у хвойных растений в районе аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2006. Т. 46. № 3. С. 268–278. [Kozubov G.M., Taskaev A.I. Osobennosti morfogeneza i rostovih protsessov u hvoynih rasteniy v raione avarii na ChAES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia.* 2006. V. 46. № 3. P. 268–278. (In Russ.)]
7. Кальченко В.А., Спиринов Д.А. Генетические эффекты в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в условиях хронического облучения малыми дозами // *Генетика.* 1989. Т. 25. № 6. С. 1059–1064. [Kalchenko V.A., Spirin D.A. Geneticheskie effecti v populatsiyah sosni obiknovennoy, proizrastayuschih v usloviyah hronicheskogo oblucheniya malimi dozami // *Genetika.* 1989. V. 25. № 6. P. 1059–1064. (In Russ.)]
8. Федотов И.С., Кальченко В.А., Игонина Е.В., Рубанович А.В. Радиационно-генетические последствия облучения популяций сосны обыкновенной в зоне аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2006. Т. 46. № 3. С. 268–278. [Fedotov I.S., Kalchenko V.A., Igonina E.V., Rubanovich A.V. Radiatsionno-geneticheskie posledstvia oblucheniya populatsiy sosny obiknovennoy v zone avarii na ChAES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia.* 2006. V. 46. № 3. P. 268–278. (In Russ.)]
9. Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Белых Е.С. и др. Оценка репродуктивной способности *Pinus sylvestris*, произрастающей в условиях хронического воздействия радионуклидов уранового и ториевого рядов // *Экология.* 2011. № 5. С. 355–360. [Evseeva T.I., Geras'kin S.A., Belih E.S. et al. Otsenka reproduktivnoy sposobnosti *Pinus sylvestris*, proizrostauchey v usloviyah hronicheskogo vozdeystvia radionuklidov uranovogo i torievogo riadov // *Ekologia.* 2011. № 5. P. 355–360. (In Russ.)]
10. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы (1986–2001 гг.). М.: ИЦП “Дизайн. Информация. Картография”, 2002. 272 с. [Kozubov G.M., Taskaev A.I. Radiobiologicheskie issledovaniya hvoynih v raione Chernobylskoy katastrofi (1986–2001). M.: ITSEP “Dizain. Informatia. Kartografi”, 2002. 272 pp. (In Russ.)]
11. Fesenko S., Spiridonov S., Geras'kin S. Radiation effects in the forest ecosystems: Acute irradiation // *J. Environ. Radioact.* 2022. V. 250. 106908.
12. Ipatyev V., Bulavik I., Braginsky V. et al. Forest and Chernobyl: forest ecosystems after the Chernobyl nuclear power plant accident: 1986–1994 // *J. Environ. Radioact.* 1999. V. 42. P. 9–38.
13. Переволоцкая Т.В., Переволоцкий А.Н., Гераськин С.А. Ретроспективная оценка формирования радиационной обстановки в сосновых насаждениях в первый год после аварийных выпадений ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2022. Т. 62. № 3. С. 295–307. [Perevolotskaya T.V., Perevolotskii A.N., Geras'kin S.A. Retrospektivnaya otsenka formirovaniya radiatsionnoy obstanovki v sosnovih nasazdeniyah v perviy god posle avariinnykh vipadeniy ChAES // *Radiatsionnaya biologiya. Radioecologia.* 2022. V. 62. № 3. P. 295–307. (In Russ.)]
14. ICRP Publication 108. Environmental protection: the concept and use of reference animals and plants // *Annals ICRP.* 2009. V. 38 P. 1–242.
15. Атлас современных и прогнозных аспектов последствий аварии на Чернобыльской АЭС на пострадавших территориях России и Беларуси (АСПА Россия-Беларусь) / Под ред. Ю.А. Израэля, И.М. Богдевича. М.: Фонд “Инфосфера” НИИ Природа; Минск: Белкартография, 2009. 140 с. [At-

- las sovremennyh i prognoznyh aspektov posledstviy avarii na Chernobyl'skoy AJeS na postradavshih territorijah Rossii i Belarusi (ASPA Rossija-Belarus') / Pod red. Ju.A. Izrajelja, I.M. Bogdevicha. Moskva: Fond "Infosfera" NIA-Priroda; Minsk: Belkarografija; 2009. 140 p. (In Russ.)]
16. Гераськин С.А., Фесенко С.В., Черняева Л.Г., Санжарова Н.И. Статистические методы анализа эмпирических распределений коэффициентов накопления радионуклидов растениями // Сельскохозяйств. биология. 1994. № 1. С. 13–37. [Geras'kin S.A., Fesenko S.V., Chernyaeva L.G., Sanzharova N.I. Statistical methods of analysis of empirical distributions of radionuclide accumulation coefficients by plants // Agricultural Biol. 1994. № 1. P. 13–37. (In Russ.)]
  17. Переволоцкая Т.В., Переволоцкий А.Н., Гераськин С.А. Дозы облучения сосновых насаждений в белорусском секторе 30-километровой зоны вокруг Чернобыльской АЭС на современном этапе // Радиационная биология. Радиоэкология. 2023. Т. 63. № 3. С. 300–310. [Perevolotskaya T.V., Perevolotskii A.N., Geras'kin S.A. Dozy oblucheniya sosnovih nasazdeniy v belorusskom sektore 30-km zony vokrug Chernobyl'skoy AES na sovremennom etape // Radiac. biologiya. Radioekologiya. 2023. V. 63. № 3. P. 300–310. (In Russ.)]
  18. Andersson P., Garnier-Laplace J. et al. Protection of the environment from ionizing radiation in a regulatory context (protect): proposed numerical benchmark values // J. Environ. Radioact. 2009. V. 100. P. 1100–1108.
  19. Черезжанова Л.В., Алексахин Р.М., О биологическом действии повышенного фона ионизирующих излучений и процессах радиоадаптации в популяциях травянистых растений // Журн. общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 303–311. [Cherezhanova L.V., Alexakhin R.M. On the biological effect of the increased background of ionizing radiation and radioadaptation processes in populations of herbaceous plants // J. Gen. Biol. 1975. V. 36. № 2. P. 303–311. (In Russ.)]
  20. Streffer C., Bolt H., Follesdal D. et al. Low dose exposures in the environment. Dose-effect relations and risk evaluation. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 2004. 471 p.
  21. Geras'kin S.A., Zimina L.M., Dikarev V.G. et al. Bioindication of the anthropogenic effects on micropopulations of *Pinus sylvestris* L. in the vicinity of a plant for the storage and processing of radioactive waste and in the Chernobyl NPP zone // J. Environ. Radioact. 2003. V. 66. P. 171–180.
  22. Geras'kin S.A., Kim J.K., Oudalova A.A. et al. Bio-monitoring the genotoxicity of populations of Scots pine in the vicinity of a radioactive waste storage facility // Mutat. Res. 2005. V. 583. P. 55–66.
  23. Дмитриев А.П., Гродзинский Д.М., Гуца И.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. [Dmitriev A.P., Grodzinskii D.M., Gushcha N.I., Kryzhanovskaya M.S. Effect of chronic irradiation on plant resistance to biotic stress in 30-km Chernobyl nuclear power plant exclusion zone // Rus. J. of Plant Physiology. 2011. V. 58. № 6. P. 1062–1068. (In Russ.)]
  24. Peterson C.H., Rice S.D., Short J.W. et al. Long-term ecosystem response to the Exxon Valdez oil spill // Science. 2003. V. 302. P. 2082–2086.
  25. Theodorakis C.W. Integration of genotoxic and population genetic endpoints in biomonitoring and risk assessment // Ecotoxicology. 2001. V. 10. P. 245–256.
  26. Глазко Т.Т., Архипов Н.П., Глазко В.И. Популяционно-генетические последствия экологических катастроф на примере Чернобыльской аварии. М.: МСХА им. К.А. Тимирязева, 2008. 556 с. [Glazko T.T., Arhipov N.P., Glazko V.I. Populatsionno-geneticheskie posledstviya ekologicheskikh katastrof na primere Chernobyl'skoy avarii. M.: MSHA im. Timiriazeva, 2008. 556 p. (In Russ.)]
  27. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: Уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: "Гощицкий", 2008. 204 с.
  28. Geras'kin S.A., Evseeva T.I., Oudalova A.A. Plants as a tool for the environmental health assessment // Encyclopedia of Environmental Health. Burlington: Elsevier, 2019. V. 5. P. 239–248.
  29. Geras'kin S., Vasiliyev D., Makarenko E., Volkova P., Kuzmenkov A. Influence of long-term chronic exposure and weather conditions on Scots pine populations // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. V. 24. P. 11240–11253.
  30. 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.
  31. Macnair M.R. The genetics of metal tolerance in vascular plants // New Phytologist. 1993. V. 124. P. 541–559.
  32. Pitelka L.F. Evolutionary responses of plants to anthropogenic pollutants // Trends Ecology Evolution. 1988. 3, 233–236.
  33. Hoffman A.A., Sgro C.M. Climate change and evolutionary adaptation // Nature. 2011. V. 470. P. 479–485.
  34. Eranen J.K. Rapid evolution towards heavy metal resistance by mountain birch around two subarctic copper-nickel smelters // J. Evol. Biology. 2008. V. 21. P. 492–501.
  35. Bondarenko V., Geras'kin S., Bondarenko E. et al. Comparative analysis of epigenetic changes in two pine species exposed to chronic radiation in the Chernobyl and Fukushima affected zones // Environmental Pollution, 2023. V. 330. 121790.
  36. 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.
  37. Volkova P.Y., 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.
  38. Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I., Kovalchuk O. Molecular aspects of plant adaptation to life in the

- Chernobyl zone // *Plant Physiology*. 2004. 135. P. 357–363.
39. Duarte G., Volkova P., Geras'kin S. The response profile to chronic radiation exposure based on the transcriptome analysis of Scots pine from the Chernobyl affected zone // *Environ. Pollut.* 2019. V. 250. P. 618–626.
40. Volkova P., Duarte G., Kazakova E. et al. Radiosensitivity of herbaceous plants to chronic radiation exposure: Field study in the Chernobyl exclusion zone // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 777. 146206.
41. Podluskii M., Babina D., Podobed M. et al. Arabidopsis thaliana accessions from the Chernobyl exclusion zone show decreased sensitivity to additional acute irradiation // *Plants*. 2022. V. 11. 3142.
42. Geras'kin S.A., Oudalova A.A., Dikareva N.S. et al. Effects of radioactive contamination on Scots pines in the remote period after the Chernobyl accident // *Ecotoxicology*. 2011. V. 20. P. 1195–1208.
43. Wu Y., Chen Z., Wang Z. et al. Nuclear safety in the unexpected second nuclear era // *PNAS*. 2019. V. 116. P. 17673–17682.
44. Zandalinas S.I., Mittler R. Plant responses to multifactorial stress combination // *New Phytologist*. 2022. V. 234. P. 1161–1167.
45. Scheffer M., Bascompte J., Brock W.A. et al. Early-warning signals for critical transitions // *Nature*. 2009. V. 461. P. 53–59.

### State of the Scots Pine Seed Progeny from the Polesky State Radiation-Ecological Reserve, Belarus

S. A. Geras'kin<sup>a, #</sup>, D. V. Vasiliev<sup>a</sup>, M. A. Lichenkova<sup>a</sup>, and M. V. Kudin<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Russian Institute of Radiology and Agroecology, Obninsk, Russia*

<sup>b</sup>*Polesye State Radiation-Ecological Reserve, Khoyniki, Belarus*

<sup>#</sup>*E-mail: stgeraskin@gmail.com*

We studied the state of seed progeny in Scots pine populations from the Polesky State Radiation-Ecological Reserve (PGRZ), Belarus. The seed progeny of the studied populations is characterized by an increased frequency of cytogenetic disorders and abortive seeds, as well as reduced germination. At the same time, Scots pine seeds from populations that have developed for a long time under chronic irradiation are characterized by increased resistance to additional  $\gamma$ -irradiation. Thus, the current levels of radiation exposure at the territory of the PGRZ can inhibit the reproductive capacity of Scots pine and serve as a selection factor for increased resistance to radiation.

**Keywords:** 30-kilometer zone of the Chernobyl nuclear power plant, chronic irradiation, scots pine, seed progeny, cytogenetic disorders, abortive seeds, germination, radioadaptation