

ЛЕКЦИЯ 12

РАДИОБИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Радиобиологический мониторинг природных популяций растений на территории Республики Беларусь

Морфологические, физиологические и цитогенетические изменения в популяциях лесных фитоценозов

К природным популяциям растений относят естественные лесные и луговые фитоценозы. В Республике Беларусь после катастрофы на Чернобыльской АЭС четвертая часть лесного фонда загрязнена цезием-137 и до 10% территории лесов загрязнено стронцием-90. Леса выполнили функцию естественных фильтров на пути распространения радиоактивного выброса. Радиоактивному загрязнению чернобыльскими выбросами подверглись практически все компоненты лесных фитоценозов (воздух, почва, напочвенный покров, лесная подстилка, подрост, подлесок, зрелые деревья, микрофауна и зоофауна) Гомельской, Могилевской и Брестской областей. В первые недели и месяцы после катастрофы мощное облучение, вызванное «горячими» частицами, осевшими на поверхность растений, привело к нарушению строения хвои, листьев и других частей растений. Уровень радиации в сосновых лесах в момент выброса доходил до 7000 мкР/час, а через полгода снизился в 1,5-2 раза. В лиственных лесах уровень радиации был в 2-2,5 раз ниже, потому что на момент аварии в лиственных лесах листья имели малую листовую поверхность. В последующий период радионуклиды из крон вместе с опадом, а также при смывании осадками и сдувании ветром, попали на лесную подстилку, из которой мигрировали в минеральные слои почвы. Через 20 лет после катастрофы 70-90% радионуклидов было сосредоточено в верхних минеральных слоях почвы, из которых миграция происходит очень медленно. Из почвы радионуклиды поступили в корневые системы растений, из которых неравномерно распределились в наземных органах растений.

В настоящее время основное поражение растений связано с инкорпорированными радионуклидами, которые поступают в растения из почвы и оседают в тканях растений. К основным инкорпорированным радионуклидам в настоящее время относят цезий-137 и стронций-90. При этом накопление стронция-90 в наземных органах в десятки раз меньше, чем цезия-137. За счет инкорпорированного цезия-137 формируются дозы внутреннего облучения растений. Поэтому растения в условиях радиоактивного загрязнения подвергаются постоянному внешнему и внутреннему облучению.

Загрязненный лесной фонд, в зависимости от плотности загрязнения почвы цезием-137, разделен на 4 зоны, хозяйственная деятельность в которых регламентирована в зависимости от плотности загрязнения цезием-137.

Растительные сообщества всех ценозов значительно различаются по радиочувствительности. В лесных фитоценозах наибольшей радиоустойчивостью обладают мохово-лишайниковые сообщества, а наименьшей – хвойные леса. Исследования по изучению влияния

ионизирующей радиации на растительность фитоценозов показали, что наиболее радиочувствительны стадии развития, характеризующиеся высокой митотической активностью клеток и интенсивным ростом. Максимальные выбросы радионуклидов при аварии на Чернобыльской АЭС и, соответственно, острое ионизирующее облучение пришлось на период активных весенних ростовых процессов у большинства растений.

Территория 30-ти километровой зоны относится к Полесской низменности, входящей в Белорусскую провинцию южно-таежной подзоны дерново-подзолистых почв, преобладающими здесь являются надпойменные террасы, моренные водораздельные равнины, широкие речные долины бассейна реки Припять с ее многочисленными притоками. На этой территории преобладающей древесной породой является сосна обыкновенная, образующая, как правило, чистые сосновые леса (около 80% лесопокрытой площади), а также леса с примесью березы, дуба, осины и других лиственных пород. Средний возраст древесных насаждений составляет 30-40 лет.

В зависимости от величины поглощенной дозы и признаков внешнего поражения деревьев в 1986 году было выделено 4 зоны:

1) зона летального поражения (поглощенная доза составляла 80-100Гр, при этом все деревья погибли);

2) зона сублетального поражения (поглощенная доза составляла 8-25 Гр, при этом наблюдалась частичное повреждение деревьев);

3) зона среднего поражения (поглощенная доза составляла 3-3,5 Гр, наблюдалось угнетение роста, снижение прироста древесины, нарушение семенной продуктивности, преждевременный опад хвои и листьев);

4) зона слабого поражения (поглощенная доза составляла 0,5-1 Гр). Эта зона занимает основную часть 30-ти километровой зоны и прилегающие к ней районы. В соматических и половых клетках растений наблюдали различные хромосомные нарушения.

В реакциях лесных экосистем на ионизирующее облучение в районе аварии Чернобыльской АЭС выделили *три основных периода острого хронического облучения растений*:

Первый период – с 26 апреля по 15 мая 1986 года. Острое облучение в результате активного выброса продуктов деления растения получили в первые часы и дни после аварии. В этот период были отмечены наиболее тяжелые радиационные поражения древесных растений, особенно хвойных пород. К концу этого периода распались короткоживущие радионуклиды, поэтому снизилась мощность поглощенной дозы.

Второй период – с середины мая до сентября 1986 года. В этот период мощность поглощенной дозы снизилась в 4-5 раз. Наблюдалось подавление ростовых процессов и появлением радиоморфозов.

Третий период – с апреля 1987 года по апрель 1988 года. Этот период характеризовался быстрым нарастанием восстановительных процессов. Радиационная обстановка к этому периоду начала стабилизироваться и мощность дозы, по сравнению с предыдущим периодом, снизилась в 10 и более раз. В 1988 и 1989 гг. продолжалась активация восстановительных процессов у растений.

В зависимости от величины поглощенной дозы наблюдалось 4 основных эффекта: стимуляция роста, гигантизм, незначительное поражение и гибель растений.

Самый разнообразный спектр аномалий наблюдался в зоне среднего поражения. Радиационное воздействие на хвойные леса изучали известные белорусские ученые Национальной академии наук, при этом значительный вклад внесли ученые Института экспериментальной ботаники В.И. Парфенов, Б.И. Якушев, Б.С. Мартинович, С.А. Дмитриева и др., а также ученые Института леса В.А. Ипатьев, И.М. Булавик, В.Ф. Багинский и др.

Радиобиологические эффекты изучались на зрелых деревьях леса (30-40 лет), на молодых деревьях (7-10 лет) и растениях лесных питомников (1,5-3 года) в 30-ти километровой зоне, начиная с июня 1986 года. Объектами наблюдений были в основном деревья хвойных пород – сосна и ель. Типичными проявлениями действия Чернобыльского облучения являлись изменения морфологии растений. Первичные радиоморфозы возникали из-за нарушения процесса деления клеток под действием внешнего и внутреннего облучения. Через 4-5 месяцев после радиоактивного загрязнения у зрелых деревьях сосны были выявлены морфологические и физиологические нарушения, а также нарушения репродуктивной системы.

Морфологические аномалии наземных органов. Исследование особенностей морфогенеза побегов у сосны обыкновенной в районе аварии на ЧАЭС, проведенные с 1986 по 1989 гг. позволили выявить различные морфозы наземных органов, разнообразие и частота появления которых зависели от суммарной поглощенной дозы. Среди наземных органов хвойных пород более радиостойчивой является хвоя, а более радиочувствительными – почки, побеги и репродуктивные органы. Острое облучение деревьев в первой зоне вызвало полное отмирание наземных органов. Во второй зоне погибло 80-95% молодых побегов. Через год, т.е. в 1987 году, из живых почек развивались мощные побеги со светло-зеленой корой и редко расположенной удлинённой хвоей. На концах побегов часто формировались «короны» из 5-ти 6-ти сросшихся укороченных побегов. В третьей зоне наблюдался самый широкий спектр морфологических нарушений, при этом наиболее часто встречались следующие радиоморфозы:

1) *многопочечность.* На одном побеге часто закладывалось от 15 до 30 почек крупных размеров с яркой темно-вишневой окраской почечных чешуй, при этом почки располагались неравномерно, скученно и беспорядочно. В 1986 году из этих почек развивались побеги с крупной светло-зеленой хвоей и со сросшимися хвоинками. В 1988 году у 80-85% сосен апикальные почки на верхушечных побегах отмирали в середине лета. Это приводило к формированию двух вершин и многовершинности у деревьев. К 1989 году заложение почек на побегах нормализовалось и составляло 6-8 почек.

2) *израстание почечных чешуй.* К осени 1986 года у 10-20% деревьев была выявлена трансформация чешуй в листоподобные ланцетовидные образования длиной 4-5 см. Большинство почек отмерло в 1987 году, а из живых почек вырастали мощные короткие побеги с крупной жесткой хвоей.

3) *вторичные приросты.* Во второй половине лета 1986 года из боковых верхушечных побегов вырастали короткие толстые вторичные побеги.

4) *почки с отмершей апикальной меристемой.* Эти почки наблюдались на главном и боковых побегах, выделялись крупными размерами и имели только кроющие чешуи. Отмирание апикальной меристемы приводило к снятию апикального доминирования.

5) *побеги с укороченным приростом.* В 1986 году значительно снизились приросты верхушечных побегов. Эти побеги имели неправильную и

изогнутую форму. У 30-40% сосен образовывались сросшиеся в кисти (по 5-6 штук) густо охвоенные побеги.

б) побеги с аномальной анатомией и аномальным распределением хвои. На многих деревьях развивались побеги с редко расположенной и изогнутой хвоей («лысые побеги»), выделяющиеся крупными размерами и повышенной жесткостью хвои. На некоторых побегах формировалась нетипичная, т.е. короткая, округлой или цилиндрической формы хвоя, а также хвоя с различными типами срастания хвоинок. Встречалась хвоя со значительным отклонением отношения толщины хвои к ширине.

Ель более радиочувствительна, чем сосна, поэтому у деревьев ели наблюдался более широкий спектр морфологических аномалий.

Кроме радиоморфозов органов у хвойных пород были выявлены также и *физиологические нарушения*.

1) *изменения в проводящей системе*: отмирание клеток в кольцевом слое камбия; увеличение объема эпидермы, гиподермы, воздухоносной и корковой паренхимы и уменьшение объема флоэмы и ксилемы.

2) *временные сдвиги ростовых процессов*. В 1986 году рост деревьев значительно задержался и начался во второй половине вегетационного периода, поэтому вегетационный период увеличился на 15-20 дней.

3) *нарушение пространственной ориентации боковых побегов*. Побеги принимали строго вертикальное направление, а также срастались по типу «ведьминых метел».

4) *снижение прироста древесины по радиусу ствола*. Наблюдалась у ели в год облучения, у сосны – на следующий год, по причине нарушения процессов нарастания годичных колец.

5) *изменение окраски хвои*. В 1986 году на побегах сосны хвоя имела золотисто-желтую и кирпично-бурую окраску, по причине нарушения в клетках синтеза зеленых пигментов.

б) *массовое отмирание хвои*. У части деревьев хвоя опала в 1987 году. На отдельных деревьях отмершая хвоя не опала в течение последующих 4-х лет.

7) *нарушение процесса фотосинтеза*. Радиационное воздействие на фотосинтезирующую способность хвои проявлялось в повышенной вакуолизации цитоплазмы клеток, в приобретении ядрами лопастной формы, в нарушении мембранной системы в пластидах и митохондриях, в снижении насыщенности цитоплазмы митохондриями. В клетках, содержащих большее число хлоропластов, обнаруживались хлоропласты с меньшим количеством в них гранул, и наоборот. При повышенных поглощенных дозах нарушалась пространственная ориентация пластид, хлоропласты приобретали амебовидную, ветвистую и другие аномальные формы. При отмирании части хвои, вызванном воздействием излучений, в оставшейся хвое и во вновь сформированной хвое наблюдалась активация процесса фотосинтеза. Морфологические и физиологические нарушения приведены в приложении А.

Изучение влияния ионизирующего излучения на *репродуктивную систему* деревьев хвойных пород сводилось:

- *во-первых*, к выявлению характера и частоты повреждения хромосом в процессе мейоза в зависимости от поглощенной дозы;

- во-вторых, к определению зависимости жизнеспособности пыльцы от уровня радиационного поражения и частоты хромосомных aberrаций в микроспорогенезе;

- в-третьих, к определению физиологической активности пыльцы и ее зависимости от частоты хромосомных нарушений в спорогенных клетках;

- в-четвертых, к выявлению нарушений в макроспорогенезе и в гаметогенезе;

- в-пятых, к выявлению нарушений в процессах оплодотворения и эмбриогенеза.

Репродуктивная система ели оказалась более радиочувствительной, чем сосны, поэтому ель не цвела и не плодоносила в 1986-1988 гг. У сосны в зависимости от поглощенной дозы в 1986 году наблюдалась полная гибель мужских и женских побегов, на некоторых деревьях формировались рыхлые и гигантские цветonoсные колоски с аномальными пыльцевыми зернами, имеющих деформированную форму, мелкие размеры, с меньшим содержанием спермиев и крахмала. В приложении Б показаны нарушения репродуктивной системы сосны в зависимости от поглощенной дозы. Часть деревьев не цвела, а у других деревьев цветение началось не одновременно и долго продолжалось. В спороносных клетках были выявлены различные хромосомные aberrации в ана- и телофазе I и II мейоза и в стадии образования тетрад. Процент выхода хромосомных нарушений при облучении в зависимости от поглощенной дозы увеличивался на 5-7% и на 50-75%. Среди хромосомных нарушений преобладали слипание хромосом, преждевременные расхождение хромосом к полюсам, фрагментация хромосом, образование мостов и задержка хромосом в области экватора. В анафазе II было выявлено меньше хромосомных aberrаций, чем в анафазе I. Нарушения в мейозе значительно отразились на качестве пыльцы. Типы и частота хромосомных aberrаций приведены в приложениях В и Г. Развитие спорогенных клеток при повышенных дозах замедлялось, а при пониженных дозах – ускорялось.

Жизнеспособность пыльцы значительно зависела от частоты хромосомных aberrаций в мейозе. При проращивании пыльцы на питательной среде (1% агар-агара + 15% раствора сахарозы) в условиях опыта было выявлено разнообразное ветвление пыльцевых трубок (по типу «оленьих рогов», «елочки» и «прямого угла»), уменьшение или увеличение длины пыльцевых трубок, потеря способности пыльцы к прорастанию и к оплодотворению (приложение Б).

В целом, влияние ионизирующего излучения на мужскую репродуктивную систему сосны обыкновенной отражалась на всех стадиях микроспорогенеза и формировании мужского гаметофита. Оно проявлялось как в определенных изменениях сроков наступления отдельных фаз микроспорогенеза, так и в снижении жизнеспособности и физиологической активности пыльцы.

Репродуктивный цикл у сосны растянут во времени, поэтому от момента заложения примордиев генеративных органов до созревания семян проходит около 28 месяцев. В год цветения закладываются шишки первого года развития и продолжают формироваться шишки второго года развития, в которых происходит заложение археспориальной клетки, последующая трансформация ее в макроспороцит, мейоз, прорастание макроспоры, в результате которого образуется женский гаметофит, находящийся на свободноядерной стадии. На второй год развития женский гаметофит

переходит в клеточную стадию, образуются архегонии, наступает оплодотворение, формируется зародыш и запасаящая ткань – эндосперм, поэтому в норме на одних и тех же деревьях можно наблюдать шишки двух генераций. В связи с этим обычно выделяют первый и второй год развития семяпочек.

Проведенные в 1987-1988 гг. исследования показали, что заложение семяпочек, макроспорогенез и гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез у сосны проходили по типичной схеме, хотя и сопровождалось определенными аномалиями и отклонениями от нормы, вызванными воздействием ионизирующей радиации. Дифференциация женского археспория обычно начинается перед выбросом пыльцы с мужских спороносных побегов или совпадает с ним. У сосны археспорий одноклеточный. Археспориальная клетка отличается от клеток нуцеллуса более крупными размерами и плотностью цитоплазмы. Эта клетка непосредственно превращается в материнскую клетку макроспор – макроспороцит. В телофазе I формируется ядерная оболочка и между двумя формирующимися ядрами закладывается клеточная перегородка. Таким путем образуется диада микроспор, в которой халазальная клетка крупнее микропилярной. В результате этого образуется диада микроспор. После образования диады ядра одной или обеих клеток престопают ко второму мейозу. В результате формируется или линейная триада или тетрада микроспор, из которых обычно только халазальная спора дает начало женскому гаметофиту. При поглощенной дозе 0,7-1,1 Гр ранние стадии мейоза проходили без нарушений. Первые отклонения от нормы в мейозе отмечались в метафазе I, среди которых наиболее характерными были отставание хромосом, разброс их по делящимся клеткам. В анафазе I наряду с нормальным расхождением хромосом наблюдались беспорядочное распределение их по клеткам и образование мостов в области экватора. В телофазе I и в диадах аналогичные хромосомные нарушения практически отсутствовали. При втором мейотическом делении такого большого разнообразия хромосомных нарушений уже не отмечались, однако преобладали аномалии в делении верхней клетки диады: неравномерное расхождения хромосом и образование мостов, которые, как правило, на развитии халазальной микроспоры не отражались. Нарушения деления нижних клеток в диадах приводило к задержке формирования женского гаметофита. В отдельных случаях наблюдалось образование нетипичных триад. Халазальная макроспора при этом сохраняла жизнеспособность, и из нее формировался женский гаметофит. Таким образом, нарушение в ходе мейоза в семяпочках сосны не оказывали существенного влияния на дальнейшее развитие женского гаметофита. Только в некоторых случаях аномалии в мета- и анафазе I и II мейоза снижали количество семяпочек с нормально развитым женским гаметофитом.

При поглощенной дозе от 1,7 до 4,7 Гр наблюдались более значительные нарушения на протяжении всего макроспорогенеза. Например, аномалии хромосом в 1987 году составляли 50%, а отмирание семяпочек – 30%. Первые аномалии отмечались на стадии дифференциации женского археспория, при этом ядра археспориальных клеток дегенерировали в результате слипания их хроматина. Прилегающие клетки нуцеллуса также разрушались. При этих дозах в *первом мейозе* кроме аномалий, регистрируемых при дозе 0,7-1,1 Гр, наблюдались аномалии, приводящие к прекращению развития семяпочек. К таким аномалиям относились набухание

бивалентов в метафазе I с последующим слипанием хроматина. Остановка развития макроспороцитов сопровождалась значительным накоплением в цитоплазме клеток крахмальных зерен, возникновение более светлых образований в хромосомах, которые в дальнейшем подвергались распаду. В анафазе I отмечалось образование многочисленных мостов, преждевременное расхождение или отставание хромосом, часть из которых не включалась в дочерние ядра, поэтому формировались многочисленные микроядра. Клеточная перегородка между дочерними ядрами не образовывалась, а ядра в последствии дегенерировали. Поэтому дальнейшее деление клеток прекращалось.

Во втором мейозе выделялись более существенные аномалии, при этом основные типы нарушений были аналогичны нарушениям в первом мейозе. Кроме этого регистрировалась дегенерация метафазной пластинки, распад хроматина на отдельные сгустки различной величины, которые впоследствии также распадались. В анафазе II наблюдалась остановка расхождения хромосом к полюсам и дальнейшая деструкция хроматина. Аномалии в мейозе приводили к массовой дегенерации семязачек на различных этапах макроспорогенеза, поэтому дегенерация семязачек составляла 30-50%.

Таким образом, с повышением поглощенной дозы отдельные нарушения в развитии женского гаметофита приводили к прекращению его формирования на разных этапах развития.

В 1988 году количество нарушений в мейозе также зависело от величины поглощенной дозы. При этом многие аномалии не приводили к гибели семязачек, поэтому процент погибших семязачек уменьшился от 5-70% до 13-18%. Отмечались временные сдвиги в развитии женского гаметофита на стадии свободных ядер и зрелого архегония (доза 0,7-1,1 Гр). Примерно у 50% семязачек задерживалась закладка клеточных стенок, особенно в центральной части гаметофита, а в то же время у некоторых деревьев развитие женского гаметофита ускорялось. Вторым выявленным нарушением являлся ранний некроз гаметофита на свободной ядерной стадии, который также вызывал гибель семязачек. При поглощенных дозах 1,7-2,3 Гр замедлялось на 8-10 дней формирование клеточных стенок и архегониев. Задержка развития сопровождалась гипертрофированным ростом клеток, что приводило к формированию крупных клеток неправильной формы с беспорядочным заложением клеточных стенок. В этих клетках цитоплазма и ядра разрушались. Сдвиги в развитии женского гаметофита и в сроках оплодотворения практически не отразились на времени морфологического созревания зародышей, которое наступило одновременно в контроле и при облучении. При этом в семязачках, у которых развитие архегония подавлялось в большей степени, оплодотворение не наступало и развитие зародыша не происходило.

К 1992 году процессы формирования генеративных органов у большинства деревьев сосны в основном стабилизировались. Это связано, во-первых, со значительным снижением радиационного фона по причине распада большей части короткоживущих радионуклидов и, во-вторых, с быстрым усилением репарационных процессов у сосны, сопровождающихся интенсивным ростом наземных органов.

Конечным результатом всех эмбриологических процессов у растений является формирование семян, биологические свойства которых отражают нормальное прохождение всего генеративного цикла. Радиочувствительность

семян разных пород древесных растений неодинакова: у хвойных пород радиочувствительность в 5-10 раз выше, чем у лиственных. Разная радиочувствительность связана с внутриклеточными цитологическими различиями семян, обусловленными количеством и размерами хромосом. У семян лиственных пород размеры хромосом в среднем в 10 раз меньше, чем у хвойных пород. Морфологическая зрелость семян сосны соответствует наличию в семени нормально-развитого зародыша. Физиологическая зрелость семени проявляется в способности семян к прорастанию, в энергии прорастания, в сохранении высокой всхожести в течение нескольких лет и в выживании сеянцев в первые годы жизни.

Поглощенные дозы в 1986 году составляющие 8-10 Гр, внешне не сказались на морфологическом строении шишек второго года. Однако, биологические свойства семян и их количественные показатели значительно зависели от уровня радиационного воздействия. Характеристика зрелых семян сосны обыкновенной в зависимости от величины поглощенных доз приведена в таблице 6.

При облучении в дозе 8-10 Гр всхожесть семян значительно снижалась и составляла только 3 %. Причиной снижения всхожести явилось увеличение количества пустых семян, которое составляло 85,2%. Причиной формирования пустых семян явилась полная гибель женского гаметофита на стадии свободных ядер.

Прослеживалась закономерная обратная связь массы шишек, количества семян в 1 шишке, массы 1000 семян и всхожести с мощностью поглощенной дозы. На второй и третий год после острого облучения однозначные выводы о связи биологических свойств семян с уровнем радиационного поражения деревьев не подтвердились, потому что на морфологические процессы вегетативной и репродуктивной системы сосны значительное влияние оказала, прежде всего, «ударная» доза острого облучения весной 1986 года. К 1989-1992 гг. жизнеспособность семян, энергия прорастания и лабораторная всхожесть значительно улучшились.

При пересеве облученных семян сосны, собранных в 1986 году, с целью выявления аномальных сеянцев анализировалось 3,5 тыс. сеянцев, из которых было выделено только 5 аномальных сеянцев, которые в последствии погибли. Гамма-облучение семян в дозах от 0,5 до 4 Гр приводило к снижению всхожести семян на 7-62 % и снижению высоты однолетних сеянцев на 15-37% по сравнению с контролем. Выживаемость сеянцев к концу первого периода вегетации практически не различалась от мощности поглощенной дозы и была достаточно высокой.

Кроме хвойных пород изменения наблюдались и у *деревьев лиственных пород*. Например, у дуба увеличение массы и гигантизм листьев, нарушение конфигурации листьев до овальной формы, изменение окраски листьев до малиновой. У каштана – уменьшение длины побегов и листовых пластинок и светло-желтая окраска листьев. У клена – уменьшение длины побегов и отмирание листьев.

Молодые посадки деревьев сосны и ели, а также их саженцы более радиочувствительны, чем зрелые деревья, поэтому в 1986 году степень проявления их поражения, в зависимости от дозы, разделялась на 3 группы:

1) слабое проявление радиационного поражения (поглощенная доза – 0,7-1 Гр): уменьшение массы стеблей в 2-4 раза, снижение прироста верхушечных

и боковых побегов на 12,5 и 40% соответственно, уменьшение массы и длины хвои на 50%;

2) среднее проявление радиационного поражения (поглощенная доза – 1,5-2 Гр): поражение молодых побегов и формирование большого числа верхушечных почек, уменьшение массы и длины хвои в 2 раза;

3) сильное поражение (поглощенная доза – 3-4 Гр): сильное повреждение побегов, хвои, израстание почечных чешуй, полное отмирание отдельных растений.

При культивировании саженцев сосны на почве с высокой плотностью загрязнения радионуклидами (300-500 Ки/км² или 11100-18500 кБк/м²) у саженцев выявлялись разнообразные физиологические и морфологические изменения. У саженцев на 1-1,5 часа раньше начинался и заканчивался процесс фотосинтеза. При плотности загрязнения почвы 100-220 Ки/км² (или 3700-8140 кБк/м²) стимулировались процессы образования хлорофилла в хвое саженцев и увеличивалось общее содержание зеленых пигментов на 10-20% по сравнению с контролем (в качестве контроля использовались саженцы, которые культивировались при плотности загрязнения почвы менее 1 Ки/км² или 37 кБк/м²). При плотности загрязнения почвы более 500 Ки/км² (18500 кБк/м²) интенсивность фотосинтеза снижалась на 10-15%. При этом хлорофилл *a* оказался более радиочувствительным, чем хлорофилл *b*. С увеличением плотности загрязнения почвы в хвое увеличивалась концентрация каротиноидов, поэтому окраска хвои, особенно на концах, изменялась до буроватых и золотисто-желтых тонов, что связано с нарушениями хлорофилл-липидного комплекса. С увеличением плотности загрязнения почвы наблюдалось снижение транспирационной активности хвои на 18-30%.

В 1987 году была зарегистрирована *первая волна радиостимуляции*, которая проявлялась в виде стимуляции роста или гигантизма у молодых деревьев питомников во всех группах. При этом наиболее значительная радиостимуляция отмечалась в третьей группе, что проявлялось в увеличении длины, количества и массы побегов, а также массы хвои в 2-3 раза. Эффект радиостимуляции наблюдался и в 1988 году, а к 1989 году стимуляционный эффект снизился на 28%. Причиной первой волны радиостимуляции было внешнее облучение растений. В 1991-1992 годах наблюдалась *вторая волна радиостимуляции*, обусловленная накоплением радионуклидов в тканях органов растений и внутренним облучением растений.

Таким образом, наибольшей радиочувствительностью к ионизирующему излучению у сосны обыкновенной выделялась репродуктивная сфера, где в большей степени поражались спорогенные клетки и семяпочки. Наибольшую радиоустойчивость из наземных структур сосны проявляли хвоя и шишки второго года, которые продолжали свое развитие даже после острого облучения высокими дозами. Среди субклеточных цитоплазмических органелл наиболее радиочувствительны хлоропласты и митохондрии. Острое и хроническое облучение деревьев привело к различным нарушениям микроспорогенеза, отклонением в развитии и формировании женского гаметофита на разных этапах его развития, что сказалось на завязываемости семян и их морфологических и физиологических характеристиках.