

РАДИОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ РАСПАДА РАДИОНУКЛИДОВ, ИНКОРПОРИРОВАННЫХ В КЛЕТКАХ РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ

Д. М. Гродзинский, Ю. В. Шилина, О. Д. Коломиец, Н. И. Гуца, А. Н. Михеев, Ю. А. Кутлахмедов, Н. М. Рашидов, Е.А. Кравец, Л. Г. Овсянникова

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Киев

Анализируются радиобиологические эффекты, обусловленные облучением, связанным с инкорпорированием в биологических объектах радионуклидов. Обсуждается проблема оценки относительной биологической эффективности разных видов ионизирующего излучения в связи с гетерогенностью распределения радионуклидов в клетках и тканях организмов.

Одним из результатов глобального техногенного воздействия на биосферу является поступление в нее значительных количеств радионуклидов, резкая интенсификация миграции многих естественных радионуклидов в экосистемах, образование на земной поверхности зон повышенного содержания искусственных и естественных тяжелых радионуклидов [1, 2].

При радиоактивных выпадениях, сопровождающих испытания ядерного оружия и аварии ядерных установок, происходит прежде всего поверхностное загрязнение растительности, которое, кроме внешнего облучения, обуславливает внекорневое поступление радионуклидов в растения. При этом радионуклиды, как и обычные элементы питания, могут поступать внутрь листьев растений путем поглощения и обмена с кутикулой и клеточными стенками. Со временем происходит проникновение радионуклидов в почву, в ее более глубокие слои, и начинает доминировать поступление радионуклидов через корни из загрязненной почвы. Растения, как и микроорганизмы, особенно грибы, обычно характеризуются значительными коэффициентами накопления радионуклидов [3, 4]. В итоге в условиях радионуклидного загрязнения среды обитания биологические объекты подвергаются дополнительно к фоновому внешнему и внутреннему облучению.

В радиобиологической литературе имеется значительный объем данных, свидетельствующих о нетождественности эффектов внешнего и внутреннего облучения различных биологических объектов. Особенности действия внутреннего облучения за счет инкорпорированных радионуклидов определяются гетеротропностью биологических структур в отношении радионуклидов, вследствие чего разные органы, ткани, клетки и субклеточные структуры имеют разные дозовые нагрузки, различаясь свойствами накапливающихся в них радиоактивных изотопов. Особую опасность для организмов представляют радиоизотопы биогенных элементов (^3H , ^{14}C , ^{45}Ca и др.) и радиоизотопы (например, ^{137}Cs и ^{90}Sr), являющиеся аналогами химических элементов, незаменимых в метаболизме организмов (соответственно калий и кальций).

Данный обзор обобщает результаты собственных исследований авторов и литературные данные об эффектах радиоактивного распада инкорпорированных радионуклидов, что необходимо для выработки общей концепции и оценки возможности ее применения для определения радиационных рисков для экосистем.

Радиобиологические характеристики основных дозообразующих радионуклидов

В радиационном поражении растений главную роль играет β -излучение. Показано, что вклад этого излучения в формирование суммарной дозы облучения травянистых растений составляет около 82 - 96 % [5]. Это связано с тем, что растения имеют большую листовую поверхность, и β -частицы, излучаемые локализованными там радионуклидами, способны проникать в ткани растений. Одновременно происходит поступление β -излучателей внутрь органов и клеток растений с формированием источников внутреннего облучения.

Основная часть радионуклидов, находящихся в клетке, представлена β -излучателями (табл. 1). При их радиоактивном распаде ядро излучает β^- или β^+ -частицу, заряд ядра при

Табл. 1

этом соответственно возрастает или уменьшается на 1. При К-распаде ядро «захватывает» электрон с близлежащей электронной оболочки (в основном с К-оболочки). Образовавшееся во внутренней оболочке вакантное место занимает электрон с вышележащих оболочек, что приводит к развитию каскада вакансий (Оже-эффекту). Часто при β -распаде образуется дочернее ядро, находящееся в возбужденном состоянии, и переход его в основное состояние сопровождается излучением γ -кванта без превращения химического элемента.

Радиобиологический эффект, связанный с β -распадом инкорпорированных радионуклидов, обусловлен двумя составляющими – собственно радиационной и трансмутационной [6]. Вклад радиационной составляющей в биологический эффект распада инкорпорированного радионуклида определяется преимущественно взаимодействием излучаемых им β -частиц и квантов тормозного излучения с атомами и молекулами вещества в составе клеток. Трансмутационный компонент определяется спецификой радионуклида. Одним из главных последствий β -распада атома радионуклида является изменение его химической природы. Образующийся при этом дочерний атом является изотопом элемента соседней группы периодической системы. Химические свойства и стабильность молекул, в состав которых входят атомы трансмутирующих радионуклидов, нарушаются, так как трансмутирующие атомы не соответствуют химической структуре молекулы.

Химические изменения при β -распаде могут обуславливаться также энергией ядерной отдачи, происходящей при эмиссии β -частицы и нейтрино. Энергия отдачи передается по связям, соединяющим распадающийся атом с соседними. Если энергия отдачи невелика, то в результате такого перераспределения разрыва химической связи не происходит, молекулярный ион стабилизируется путем нейтрализации его ионами и электронами окружающей среды. Если энергия отдачи велика, то возможен разрыв химической связи. Например, при распаде ^{32}P энергия отдачи, которой обладает дочерний атом ^{35}S , достаточно велика (максимальная 78 и средняя 20 эВ) и последствия β -распада связаны с разрывом химической связи и выходом атома отдачи из молекулы [6].

На энергетическое и зарядовое состояние дочерних атомов и соответственно на их химическую активность могут также оказывать влияние сопутствующие β -распаду возбуждение и ионизация, обусловленные кинетической активацией вследствие ядерной отдачи, непосредственного взаимодействия вылетающей из ядра β -частицы с электронами оболочек и изменением заряда ядра на единицу, что рассматривают в качестве основной причины возбуждения и ионизации.

Согласно имеющимся данным большая часть дочерних ионов с зарядом 1^+ , возникающих при β -распаде, находится в невозбужденном состоянии, примерно 20 % - в возбужденном и 10 % - в состоянии 2^+ и более (заряд 1^+ обусловлен механизмом β -распада) [6]. Энергия электронного возбуждения дочернего атома может передаваться атомам окружающей среды.

Таким образом, при β -распаде радионуклидов в клетках биологическое действие является не только непосредственным, но и опосредованным, вызванным образованием в окружающей среде высокоактивных ионов, радикалов, электронов.

В энергетическом отношении β -излучения радионуклидов сильно отличаются, например, максимальная энергия β -частиц, излучаемых ^3H , ^{14}C , ^{35}S , ^{32}P , составляет 18, 156, 167, 1710 кэВ соответственно [6]. Вклад радиационной составляющей в формирование радиобиологической реакции наибольший для ^{32}P и наименьший для ^3H , а трансмутационный эффект при распаде ^{32}P и ^{14}C значительно превышает эффект β -излучения.

Повреждающий эффект ^3H следует рассматривать как результат ионизации, происходящей вдоль пути вылетевшей β -частицы (средняя энергия частиц приблизительно 5.7 кэВ), трансмутации родительского атома водорода в гелий и связанные с этим молекулярные перестройки исходной молекулы, реализации энергии отдачи, которую получает дочерний атом (0 - 3 эВ), и энергией возбуждения (11 эВ) [6]. Тритий обладает низкоэнергетическим β -излучением (см. табл. 1), вследствие чего распад ^3H вызывает локальный эффект, т.е.

последствия этого распада сказываются в основном в непосредственной близости от места распада. Плотность ионизации вдоль пути летящей частицы так велика, что даже внутри объема бактериальной клетки на каждое событие трансмутации происходит множество первичных ионизаций. Попадание трития в организм или клетку в составе тритированной воды приводит к равномерному распределению дозы, создаваемой β -частицами при его распаде, нивелированию локального вклада дозы в микрообъеме, окружающем место распада, и приблизительному соответствию биологических эффектов, создаваемых β -частицами ^3H , и внешним облучением в той же дозе другим видом редкоизионизирующего излучения. Введение ^3H непосредственно в ядро клетки приводит к тому, что помимо эффектов, связанных с трансмутацией, генетический аппарат клетки получает большую дозу, чем другие компоненты клетки. Показано существование прямой связи между интенсивностями инактивации и мутирования клеток и активностью ^3H , содержащимся в ДНК [6]. Распад ^3H , введенного в составе тритированной воды T_2O , увеличивал выход соматического кроссинговера у растений, включение ^3H -тимидина в ДНК сопровождалось повышением частоты выхода абберрантных анафаз и телофаз, при этом разрывы не всегда происходили в меченых районах хромосом, т.е. вызывались β -частицами трития, а не трансмутацией его в гелий [6]. По данным В. В. Шевченко [8], соотношение разных типов хроматидных абберраций, индуцированных ^3H -тимидином у растений *Crepis capillaries*, отличалось от такого соотношения, наблюдаемого после рентгеновского облучения. При этом оно совпадало со значением этой величины, наблюдаемым после обработки проростков ^{90}Sr - ^{90}Y . Таким образом, основной вклад в инактивацию клеток при действии ^3H обусловлен внутренним облучением клеток β -частицами, тогда как трансмутационный компонент осуществляет значительно меньший вклад.

Углерод ^{14}C может включаться в состав различных биомолекул. Результаты экспериментов указывают на меньший, в сравнении с трансмутационным, эффект β -излучения при распаде инкорпорированного ^{14}C в инактивацию бактериальных клеток. Значительный мутагенный эффект β -распада ^{14}C , инкорпорированного в ДНК, может обуславливаться трансмутационной составляющей распада ^{14}C с его превращением в азот. При этом биологическая эффективность β -распада ^{14}C , включенного в структуру ДНК, в ряде опытов примерно в 9 раз превышала эффективность внешнего β -излучения, а генетический эффект трансмутаций, в свою очередь, в 10 раз превосходил эффект β -излучения [6]. Сравнение эффекта распада ^{14}C в клетках хлореллы с действием внешнего рентгеновского облучения показало, что примерно половина суммарного негативного эффекта определяется β -излучением, а половина - трансмутацией, поскольку LD_{50} рентгеновского излучения составила 160 Гр по сравнению с 110 Гр при распаде инкорпорированного ^{14}C [9]. Мутагенный эффект внутреннего облучения при распаде инкорпорированного ^{14}C был в 2 - 3 раза выше хронического внешнего облучения дрозофил γ -радиацией ^{60}Co [10].

При оценке относительной биологической эффективности β -распада было показано, что распад ^3H на порядок эффективнее распада ^{14}C в создании летального эффекта при условии, что тот и другой нуклид находятся в тиминовом основании ДНК [6].

В клетках фосфор входит в состав многих химических соединений: ДНК (2 - 3 % всего фосфора клетки), РНК, фосфолипидов, фосфопротеидов и различных низкомолекулярных соединений. К наиболее значимым негативным биологическим последствиям приводит распад радиоактивного фосфора ^{32}P в составе ДНК. В клетках грибов распад ^{32}P сопровождался значительным мутагенным эффектом [11]. При сравнении данных, полученных в опытах с инкорпорированным ^{32}P и внешним облучением, был сделан вывод, что летальное действие ^{32}P на клетки связано преимущественно с трансмутацией ^{32}P , входящего в молекулы ДНК. Полученные дозовые кривые инактивации позволили заключить, что при одной и той же дозе облучения трансмутация ^{32}P в 5 раз эффективнее сопровождающего распад β -излучения [6]. Сравнение эффективности индукции мутаций инкорпорированным ^{32}P , рентгеновским и β -излучениями позволило заключить, что в эффекте распада инкор-

порированного радионуклида основную роль играет трансмутация ^{32}P , поскольку при одной и той же дозе облучения мутагенный эффект инкорпорированного ^{32}P был значительно выше, чем в случае внешнего облучения [11]. В связи с этим был сделан вывод, что β -облучение, сопровождающее распад радионуклида ^{32}P в составе генетического материала, может оказывать менее существенное влияние, чем трансмутация $^{32}\text{P} \rightarrow ^{32}\text{S}$.

Сера в клетке входит преимущественно в состав аминокислот и соответственно белков. Мутагенный эффект распада ^{35}S менее выражен в клетках бактерий и очень высок в эукариотических клетках (грибы, растения) [6]. В индукции генетических эффектов (различные типы мутаций, рекомбинации) проявляется трансмутационная составляющая распада ^{35}S . Показано, что при одной и той же дозе β -излучения на ядро гаплоидных клеток дрожжей мутагенный эффект распада инкорпорированной ^{35}S в 15 раз превышал эффект внешнего облучения β -частицами и приблизительно совпадал с эффектом инкорпорированного ^{32}P [6].

Стронций ^{90}Sr и его дочерний продукт ^{90}Y являются одними из самых опасных радиоактивных продуктов, загрязняющих биосферу. ^{90}Sr , являясь химическим аналогом биогенного ^{40}Ca , может образовывать комплексные соединения с рядом метаболитов и включаться в различные структуры клетки, локализуясь преимущественно в ядре и митохондриях. Установлено, что ^{90}Sr связывается с хроматином – как с ДНК, так и ядерными белками [12]. Кроме того, ^{90}Sr включается в состав мембран, – в результате влияния его распада изменяется проницаемость мембран и нарушается компартментализация клетки.

Летальный и мутагенный эффект ^{90}Sr - ^{90}Y на клетки хлореллы за счет высоких коэффициентов накопления стронция, формирования специфического микродозного поля и вклада трансмутации был выражен в несколько раз сильнее по сравнению с эффектами внешнего рентгеновского облучения в той же дозе [13]. Сравнение цитогенетических эффектов внешнего облучения и облучения от инкорпорированного ^{90}Sr в опытах с растениями креписа, ячменя и гороха показало, что действие β -излучения в расчете на единицу дозы по эффективности приблизительно в 20 раз превышает эффект внешнего облучения от того же радионуклида [2, 3]. При замачивании семян в растворах ^{90}Sr (когда внешнее облучение сочетается с внутренним облучением) цитогенетический эффект проявлялся при таких дозах, которые в условиях внешнего облучения существенно не увеличивали частоту выхода хромосомных aberrаций по сравнению с контролем. Высокая эффективность инкорпорированного ^{90}Sr обусловлена, по-видимому, проявлением трансмутационного эффекта этого радионуклида, включающегося в состав хромосом [14]. Трансмутационный эффект ^{90}Sr и ^{137}Cs обнаружен также у растений *Arabidopsis thaliana* [15].

При поступлении ^{90}Sr и других радионуклидов из почвы в растения ячменя в пыльце существенно возросла частота реверсий мутаций типа *waxy* (табл. 2). Сравнение показателей мутагенной эффективности хронического γ -облучения от внешнего источника и облучения, обусловленного радионуклидным загрязнением, свидетельствует, что частота реверсий локуса *waxy* на 1 сГр излучения значительно выше при радионуклидном воздействии [2].

При выращивании в 30-километровой зоне ЧАЭС отмечали увеличение частоты хлорофильных мутаций у растений ржи и ячменя (табл. 3) и широкий спектр цитогенетических аномалий при развитии репродуктивной системы у пшеницы и ржи [16, 17]. У нескольких сортов озимой пшеницы, культивируемой в условиях радионуклидного загрязнения, наблюдалось стойкое проявление морфологических аномалий, которое сохранялось на протяжении многих поколений [2, 16].

В долговременной перспективе главным дозообразующим радионуклидом на подавляющей части загрязненного в результате аварии на ЧАЭС региона является ^{137}Cs (около 70 % коллективной эквивалентной дозы, рассчитанной для населения земного шара как следствие аварии на ЧАЭС) [18]. Цезий не входит в число физиологически важных элементов растений, но, являясь аналогом калия, поступает из почвы в растения, как и другие минеральные элементы в ионной форме, накапливаясь, в основном, в корнях [19]. По аналогии с калием концентрация ^{137}Cs внутри клетки в примерно в 40 раз больше, чем во внеклеточной

Таблица 2. Частота возникновения *waхu*-реверсий в пыльце ячменя при 55-дневной экспозиции растений на радиоактивной почве или внешнем γ -поле

Условия облучения	Мощность дозы, мА/кг · 10 ⁸	Общая доза, мЗв	Общее количество ревертантов на 10 ⁶ пыльцевых зерен	Количество индуцированных облучением ревертантов на 10 ⁶ пыльцевых зерен
Радионуклидное загрязнение	Контроль (0.96)	1,3 ± 0,1	174	0
	59	78 ± 50	226	52
	320	422 ± 41	837	663
	400	528 ± 47	1235	1061
	515	680 ± 47	1705	1531
Хроническое внешнее γ -облучение	Природный фон (0.11)	0,1	82	0
	5	3,0	145	63
	50	29.6	150	68
	500	296	198	116
	5000	1960	192	110
	50000	29600	292	210

Таблица 3. Количество хлорофильных мутаций типа "альбина" у ржи *Secale cereale* и ячменя *Hordeum vulgare*, %

Культура	Контроль	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1989 г.
Рожь, сорт Киевская	0,01	0,14	0,40	0,91	0,71
Рожь, сорт Харьковская 03	0,02	0,80	0,99	1,20	1,14
Ячмень	0,40	0,90	0,74	0,80	0,91

среде [3]. ¹³⁷Cs поступает в растительную клетку посредством участия калиевых каналов, которые приблизительно в 50 раз дискриминируют ионы Cs⁺ по отношению к K⁺, и K⁺-переносчиков с менее выраженной дискриминацией Cs⁺, а также неселективного пути (ионная утечка мембраны) [19, 20].

Различия в биологической эффективности инкорпорированного и внешнего по отношению к клеткам ¹³⁷Cs выявляли, оценивая состояние их генетического аппарата, которое тестировали по уровню комплексообразования меченого тритием актиномицина Д (³НАМД) с хроматином, что характеризует величину объема транскрибируемой части генома [3].

При изучении изменений в биосинтезе белков в клетках корневых меристем при действии внешнего острого и хронического, а также хронического сочетанного внешнего и внутреннего облучения от ¹³⁷Cs при одних и тех же дозах в последнем случае наблюдали уменьшение скорости накопления растворимых и структурных белков, увеличение скорости биосинтеза белков, сопровождаемое усилением дегградации белков, что связано с увеличением количества белковых молекул с ошибочными аминокислотными заменами, частичной денатурацией и другими повреждениями, повышением содержания неканонических белков [3]. После внешнего хронического и острого облучения и хронического сочетанного внешнего и внутреннего облучения в дозе 5 Гр в корневых меристемах наибольший эффект по выходу хромосомных aberrаций и снижению митотической активности наблюдали при сочетанном внешнем и внутреннем облучении ¹³⁷Cs (табл. 4).

Таблица 4. Влияние различных видов облучений на выход хромосомных aberrаций в клетках корневых меристем гороха

Вариант	Митотическая активность, %	Количество клеток с хромосомными aberrациями
Контроль без облучения	$5,4 \pm 1,9$	$2,02 \pm 0,03$
Контроль $^{133}\text{Cs}_{\text{стабильный}}$	$4,58 \pm 1,9$	$2,43 \pm 0,02$
Внешнее острое облучение, 5 Гр	$3,83 \pm 1,3$	$3,58 \pm 0,02$
Внешнее хроническое облучение, 5 Гр	$4,1 \pm 1,3$	$2,98 \pm 0,02$
Хроническое, сочетание внешнего и внутреннего облучения, 5 Гр	$2,2 \pm 0,9$	$7,04 \pm 0,04$

Изучение действия радионуклидов на ростовые процессы гороха в водной культуре показало, что при сочетании внешнего и внутреннего облучения ^{137}Cs наблюдается длительное ингибирование ростовой реакции корня, тогда как при воздействии адекватных доз острого и хронического внешнего облучения, наблюдаемое на одной из стадий незначительное угнетение роста сменялось последующим восстановлением [3]. Аналогичные радиобиологические эффекты выявлены при выращивании проростков гороха в водной культуре, когда питательный раствор содержал ^{90}Sr .

В биологических последствиях радиационных аварий важную роль играют радиоактивные выпадения трансурановых элементов. До 48 % реакторного плутония в радиоактивном загрязнении территорий, обусловленном аварией на ЧАЭС, приходится на долю ^{241}Pu , β -распад которого сопровождается образованием более радиотоксичного α -излучателя ^{241}Am , содержание которого в окружающей среде со временем возрастает. При радиоактивном распаде ^{241}Am генерируется α -, γ -, рентгеновское и β -излучение. Поэтому вследствие инкорпорации этого радионуклида имеет место совместное влияние данных видов радиации. Исследование генотоксического действия ^{241}Am на растения *Tradescantia clone 02*, показало, что с повышением содержания ^{241}Am в почве (с. Копачи, загрязнение по ^{241}Am составляло 87 ± 7 кБк/м²) наблюдается увеличение частоты появления мутаций в тычинковых нитях, а также морфозов цветков. Степень загрязнения почвы ^{241}Am коррелирует с увеличением частоты митотического кроссинговера у традесканции, представляющей собой стерильный клон (02), дигетерозиготный по доминантному голубому (*blue*) и рецессивному розовому (*pink*) аллелям, что приводит к соматическому расщеплению на фертильные родительские линии *Tradescantia occidentalis Britton ex Rydb.* и *Tradescantia ohioensis Raf.* [21]. Таким образом, загрязнение почвы радионуклидом ^{241}Am может вызывать дополнительный рекомбинационный обмен между сестринскими хроматидами, что вносит свой вклад в нестабильность генома. Кроме того, тяжелые радионуклиды являются представителями токсичных металлов и их ДНК-тропное действие обусловлено не только радиационным, но и химическим воздействием.

Радиационно-биологические характеристики действия инкорпорированных источников излучения

При изучении эффектов внутреннего облучения биологических объектов в реальных условиях правомерным является использование понятия инкорпорированного источника облучения. Во многих случаях биологические эффекты обусловлены не отдельными радионуклидами, а их совокупностью, смесями разных радионуклидов и "горячими" частицами. При характеристике инкорпорированных источников облучения учитывается физико-химическая форма радионуклидов, в которой они поступают в организм. В частности, это важно при оценке биологической эффективности "горячих" частиц, поскольку известно, что их канцерогенная эффективность в определенных пределах концентраций может быть меньше, чем при равномерном распределении радионуклидов, обеспечивающих накопление такой же дозы [22].

Известно, что величина и форма "горячих" частиц сильно варьирует (от нескольких микронов до десятых микрона в диаметре), а радиоактивность может быть весьма высокой (более 0,37 Бк/част.) [22 - 24]. В формировании дозы облучения от реальной топливной "горячей" частицы участвуют короткопробежные α -частицы и более длиннопробежные β -частицы и γ -кванты. При длительной задержке в тканях вокруг этих частиц в пределах десятков микронов создается дозное поле с мощностью дозы, достигающей нескольких десятков грэй в сутки. При такой высокой дозовой нагрузке погибают сотни окружающих "горячую" частицу клеток и демонстрируют те или иные изменения тысячи клеток. При попадании на растения "горячая" частица, закрепляется на липкой или опушенной поверхности листьев и стеблей; подчас "горячая" частица может буквально "выжигать" целые группы клеток, вызывая различные генетические изменения в органах и нарушения морфогенеза даже при незначительных общих количествах инкорпорированных радионуклидов [25].

Микроорганизмы, участвуя в круговороте практически всех химических элементов, включая их радиоактивные изотопы, и способствуя как их концентрированию (сорбции), так и рассеиванию (эмиссии) в среде, играют важную роль в динамике формирования источников излучения и их инкорпорации организмами. Показана способность некоторых почвенных микромицетов разрушать "горячие" частицы, переводя входящие в их состав радиоактивные изотопы в формы, доступные для поглощения корнями высших растений [26]. Силикатные бактерии влияют на биологическую доступность радиоизотопа ^{137}Cs (предположительно за счет выщелачивания из частиц почвы) и увеличивают K_n у растений от 1,66 до 2,9 единиц (приблизительно в 1,7 раза) [27].

Поглощение микроорганизмами радиоактивных изотопов разных химических элементов определяются химическими свойствами элементов и видовыми особенностями микроорганизмов. По степени увеличения K_n радионуклидов микроорганизмами элементы располагаются в следующем порядке: уран < радий < β -радиоактивные продукты их распада [28]. Содержание урана и продуктов его распада увеличивается с возрастом микробной культуры. Например, дрожжи *Zygomycetes tetrasporus* 20-суточного возраста содержали в 6 раз больше урана и в 2 раза больше β -излучающих продуктов его распада, чем 5-суточные культуры [28]. При этом треки α -частиц были обнаружены как в конидиях грибов, так и в их гифах.

Различные химические элементы, включая и их радиоизотопы, могут концентрироваться на клеточных стенках и мембранах микроорганизмов. Описано также внутриклеточное накопление бактериями *Pseudomonas* ионов уранила с образованием нерастворимых соединений урана [29]. Данные, полученные с применением микроавтографики, свидетельствуют о том, что продукты жизнедеятельности или автолиза клеток бактерий (азотобактера) способствуют образованию микроколлоидов радия [28]. Установлено, что в качестве этиологического агента рака легких у шахтеров урановых рудников на шахтах с плохим проветриванием могут выступать споры грибов, сорбирующие соединения урана [29]. Сорбцию токсических микроэлементов (радионуклидов, тяжелых металлов), характеризующихся канцерогенной и мутагенной активностью, рассматривают также в качестве дополнительного фактора вирулентности микроорганизмов [29].

Сравнение скоростей роста корней и стеблей проростков, растущих на растворах радионуклидов (^{137}Cs , ^{90}Sr) и на смывах почв из 10-километровой зоны отчуждения ЧАЭС с такой же удельной активностью, показало, что смывы обладают значительно большей биологической эффективностью, чем растворы отдельных радионуклидов [3]. Эффект, проявляющийся угнетением роста корня под действием смывов, отмечался в случае суммарной β -активности около 0,185 кБк/л, тогда как аналогичный эффект для ^{137}Cs наблюдался при удельной активности 185 кБк/л. При этом коэффициент накопления K_n β -излучающих радионуклидов у проростков, выращиваемых на смывах, составил 140, что в 5 раз ниже, чем для ^{137}Cs . Это указывает на то, что биологическая эффективность смывов примерно в 100 раз больше, чем раствора ^{137}Cs . Повреждающий эффект смывов с суммарной β -активностью 1,11 кБк/л сопоставим с острым облучением проростков кукурузы ^{60}Co в дозе

9 Гр и проростков гороха в дозе 4 Гр. Проведенные расчеты, учитывающие внешнее хроническое облучение от раствора и за счет инкорпорированных проростками нуклидов, показали, что доза, воздействующая в таких условиях на корневую систему кукурузы, составила приблизительно 0,5 - 1 Гр, для гороха – 0,1 - 0,3 Гр, т.е. биологическая эффективность смывов почв, загрязненных радионуклидами, была примерно в 10 раз выше эффективности внешнего острого облучения.

Таким образом, показано, что источники облучения, сосредотачивающиеся в зоне техногенной радионуклидной аномалии и представленные смесями различных радионуклидов, характеризуются очень высокой биологической эффективностью по сравнению с действием отдельных радионуклидов и острого облучения.

Роль гетерогенности распределения радиоизотопов в формировании дозовых нагрузок и проявлении радиационных эффектов

Радиационные нагрузки на растительные системы наиболее полно можно оценить с учетом тропности структур, которая не всегда совпадает с их критичностью. При изучении биологических эффектов радионуклидов основное внимание должно уделяться их распределению в различных частях организма и компонентах клетки, а также механизмам первичного воздействия продуктов распада радиоактивных элементов, инкорпорированных в биомолекулы.

Показано, что накопление растениями различных радионуклидов характеризуется видо-и органоспецифичными особенностями [30, 31]. Гетерогенность дозных полей при радиоактивном загрязнении обусловлена неравномерным распределением отдельных радионуклидов в органах и структурах клеток. В опытах по выращиванию проростков гороха и кукурузы на водных растворах хлористого ^{137}Cs и азотнокислого ^{90}Sr показано, что корни растений концентрируют эти радионуклиды в разных зонах: ^{137}Cs – преимущественно в меристематической зоне, ^{90}Sr – в зоне растяжения [32]. Было также установлено, что наличие ^{90}Sr сказывалось на ростовых реакциях корней при значительно более высоких удельных активностях питательного раствора, чем в случае ^{137}Cs , что частично объясняется различием коэффициентов накопления K_n этих радионуклидов (K_n для ^{137}Cs имел значения порядка 410 - 833, а для ^{90}Sr - примерно 4,7 - 6) [3]. С другой стороны, кроме различий величин K_n , существенный вклад в характер проявления радиобиологических эффектов принадлежит гетерогенности распределения этих радионуклидов по отношению к критическим зонам корня. Сходный характер распределения радионуклидов был установлен в условиях почвенной культуры. Реальные дозовые нагрузки на критические ткани главного корня оказались существенно выше, чем те, которые рассчитывали, исходя из предположения о равномерном распределении радионуклидов по тканям.

Исследование тканевой и внутриклеточной локализации радионуклидов представляет значительный интерес, поскольку оно необходимо для оценки и прогноза значимости эффектов воздействия отдельных радионуклидов при оценке генетических последствий пролонгированного облучения от инкорпорированных источников. Изучение локальных радиационных нагрузок на ядро клетки также привлекало внимание исследователей в связи с выявленным высоким уровнем мутагенных эффектов инкорпорированных радионуклидов у растений. При исследовании растений люпина, выросших в условиях загрязнения почвы смесью радионуклидов, образовавшейся в результате аварии на ЧАЭС, было установлено, что K_n общей β -активности оказались наиболее высокими для клеточных стенок, проводящей системы и ядерной фракции [33]. Уровень радиоактивности ядерной фракции превышал таковую в остальной клеточной массе (цитоплазма, хлоропласты, митохондрии) примерно в 20 - 100 раз. В результате определения радионуклидного состава субклеточных структур было показано, что изотоп ^{144}Ce локализуется главным образом в проводящей системе листьев и клеточных стенках, а ^{137}Cs и ^{106}Ru сосредоточены преимущественно в клеточных стенках и ядерной фракции, в меньших количествах – в хлоропластах и более равномерно – в

остальной клеточной массе. Аналогичные данные были получены при выращивании растений гороха на этой же почве в условиях закрытого грунта [3]. В наших исследованиях с выращиванием растений гороха в водной культуре на питательных средах Хогленда - Арнона с внесением хлорида ^{137}Cs и нитрата ^{90}Sr было установлено, что большая часть ^{90}Sr локализована в хроматине, ядрах и клеточных стенках, тогда как ^{137}Cs распределялся в компартментах клетки более равномерно.

Характер депонирования радионуклидов в клетке определяет специфичность формирования радиобиологических эффектов. Вероятно, при этом особое значение имеет связь радионуклидов с уникальными биомолекулами и органеллами клетки, в частности с хроматином. Преимущественное депонирование β -излучателей в ядерной фракции обуславливает наличие генетических и эпигенетических эффектов, имеющих важное значение в формировании отдаленных последствий облучения.

Стимуляционные эффекты при инкорпорации радионуклидов

Характерной особенностью кривых, отражающих динамику ростовой активности проростков растений при выращивании их на смесях почв из 10-километровой зоны отчуждения АЭС, а также на водных растворах солей ^{137}Cs и ^{90}Sr и при хроническом внешнем облучении растений, является их многофазный характер и наличие стимуляционного (горемезисного) пика в первые дни после помещения проростков гороха на эти растворы [3]. Стимулирующий эффект, который наблюдался даже при высоких удельных активностях по ^{137}Cs порядка $1,48 \cdot 10^6$ и $2,22 \cdot 10^6$ Бк/л, сменялся резким ингибированием ростовой активности и последующим летальным эффектом на 8 - 11-е сутки после помещения проростков на растворы радионуклидов. Аналогичные эффекты наблюдались также в случае острого γ -облучения в дозе 3 - 4 Гр.

При анализе внепланового синтеза ДНК у проростков *Vicia cracca L.*, полученных из семян, собранных на участках с повышенным содержанием в почве α -излучающих радионуклидов (^{238}U , ^{226}Ra , ^{210}Po), было показано, что растения с загрязненных участков характеризуются меньшей эффективностью внепланового синтеза ДНК при больших дозах провокационного облучения. Обнаруженное снижение индуцированного острым γ -облучением внепланового синтеза ДНК связывают с накоплением рецессивных повреждений в генах, ответственных за репарацию ДНК [34].

Нашими исследованиями было показано, что фазам стимуляции роста корней соответствует повышение радиоустойчивости растений, которое можно считать проявлением их радиоадаптации [35]. Радиоадаптация выражается увеличением радиоустойчивости, что проявляется повышением выживаемости, снижением интенсивности мутационных процессов и образованием хромосомных aberrаций. Эффект радиационной стимуляции ростовой активности, как и радиоадаптации, имел временный характер и сменялся их стойким ингибированием. Транзитивность радиоадаптирующего эффекта указывает на возможный фенотипический характер адаптации.

В опытах с острым облучением семян растений энотеры *Oenothera biennis*, сформированных в условиях хронического облучения в зоне отчуждения ЧАЭС, не было обнаружено достоверного повышения их радиоустойчивости [36]. При изучении адаптации у 11 представителей природной флоры к хроническому облучению по тесту образования хромосомных aberrаций в корневой меристеме проростков, у большинства растений радиоадаптация не наблюдалась [37]. Предполагается, что инкорпорированные радионуклиды могут повреждать защитные системы, обеспечивающие адаптацию к генотоксическим воздействиям [38]. Можно предположить, что фенотипические механизмы адаптации являются недостаточными для повышения приспособленности растений в условиях значительных уровней радионуклидного загрязнения.

Известно, что при достаточно продолжительном воздействии излучений в популяциях различных организмов наблюдается повышение их радиорезистентности [39]. Такому

повышению радиорезистентности предшествует увеличение геномной нестабильности в популяциях (возрастание частоты мутирования, рекомбинационных процессов и др.), интенсифицируются процессы отбора. Таким образом, в условиях радионуклидного загрязнения осуществляется генетическая адаптация организмов.

Выводы

Показано, что источники облучения, сосредотачивающиеся в зонах техногенных радионуклидных аномалий и представленные смесями различных радионуклидов, характеризуются более высокой относительной биологической эффективностью по сравнению с действием отдельных радионуклидов и внешнего острого облучения.

Сочетанное действие внешнего и внутреннего облучения, обусловленное поглощением растениями радионуклидов при их выращивании на загрязненной почве, по своей эффективности значительно отличается от внешнего облучения на γ -поле. Генетические эффекты в условиях радиоактивного загрязнения на порядок превышали эффект, индуцированный внешним облучением γ -радиацией.

Радиобиологические эффекты инкорпорированных радионуклидов обуславливаются радиационным и трансмутационным компонентами. Существуют эффекты инкорпорированных радионуклидов, которые в силу низкой энергии излучения, обусловлены преимущественно трансмутационным компонентом.

Относительная биологическая эффективность излучения от инкорпорированных источников излучения (радионуклидов) может равняться, превышать или быть меньше 1. Отклонения от 1 могут обуславливаться недоучетом гетерогенности распределения радионуклидов и/или низкой проникающей способностью данного вида излучения, т.е. недоучетом микродозиметрических параметров.

Для оценки доз от инкорпорированных источников, полученных критическими структурами, необходимо учитывать гетерогенность их распределения в биологических объектах. В условиях значительной гетерогенности и высокой концентрирующей способности биологических объектов в этих условиях могут локально формироваться значительные дозы, сопоставимые по эффектам с эффектами острого облучения.

Полученные результаты следует учитывать при сопоставлении дозовых зависимостей, полученных при разных условиях облучения и оценке радиационных рисков для человека и биоты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексахин Р.М., Тихомиров Ф.А.* Радиозкология: достижения, задачи и горизонты // Радиобиология. – 1985. – Т. 25, № 3. – С. 291 - 299.
2. *Гродзінський Д.М.* Радіобіологічні ефекти у рослин на забрудненій радіонуклідами території // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. - Т. 2. - К., 2001. - С. 5 - 22.
3. *Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д., Кутлахмедов Ю.А. и др.* Антропогенная радионуклидная аномалия и растения. – К.: Либідь, 1991. – 160 с.
4. *Жданова Н.Н., Василевская А.И., Гаврилюк В.И., Шолох Е.Л.* Меланинсодержащие микромицеты загрязненных радионуклидами почв // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Ч. II. Экологические и радиобиологические проблемы. – К., 1989. – С. 82 – 92.
5. *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. Радиозкология. – 1999. – Т.39, № 1. – С. 162 - 176.
6. *Грачева Л.М., Королев В.Г.* Генетические эффекты распада радионуклидов в клетках. – М.: Атомиздат, 1977. – 144 с.
7. *Козлов В.Ф.* Справочник по радиационной безопасности. – М.: Энергоатомиздат, 1991. – 352 с.
8. *Шевченко В.В.* О перестройках хромосом, индуцированных ^3H -тимидином у *Crepis capillaris* // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 5. – С. 15 - 22.

9. *Плущенник Г.* Мутационный процесс у хлореллы при ассимиляции радиоактивной углекислоты // Генетика. – 1965. – Т. 1, № 5. – С. 19 - 25.
10. *Кузин А.М., Глембоцкий Я.Л., Лапкин Ю.А. и др.* О мутагенной активности инкорпорированного углерода-14 // Радиобиология. – 1964. – Т. 4, № 6. – С. 804 - 809.
11. *Захаров И.А., Ковальцова С.В., Кожина Т.Н. и др.* Мутационный процесс у грибов. – Л.: Наука, 1980. – 287 с.
12. *Steffensen D.M., La Chance L.E.* Radioisotopes and the genetic mechanism: cytology and genetics of divalent metals in nucleic and chromosomes // Simposia on radioisotopes in biosphere. – Minneapolis, Internat. Atomic Energy Agency, 1960. – P. 132 – 145.
13. *Шевченко В.А.* Радиационная генетика одноклеточных водорослей (исследования на хлорелле). – М.: Наука, 1979. – 256 с.
14. *Каплан И.С.* Действие на растения инкорпорированного стронция-90 и излучений с разной ЛПЭ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.01 / МГУ. – М., 1973. – 26 с.
15. *Karma O.P.* Somatic effects of incorporated strontium-90 and cesium-137 on *Arabidopsis thaliana* // Cand. J. Botany. – 1974. – Vol. 52, No. 1. – P. 27 – 34.
16. *Рабочие материалы* Международной конференции "Десятилетие после Чернобыля: воздействие на окружающую среду и дальнейшие перспективы". – Вена, МАГАТЭ, 1996. – № IAEA/J1-CN-63. – С. III - 10.
17. *Кравец Е.А., Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д.* Цитоэмбриологические аспекты отдаленных последствий хронического облучения у ржи // Факториї експериментальної еволюції організмів. – К.: Аграрна наука, 2004. – С. 132 – 136.
18. *Алексахин Р.М.* Радиоэкологические уроки Чернобыля // Радиобиология. – 1993. – Т. 33, № 1. – С. 3 - 14.
19. *Соколик А.И., Демко Г.Г., Горобченко Н.Е., Юрин В.М.* Основные механизмы поступления ¹³⁷Cs в корневую систему растений // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1997. – Т. 37, № 5. – С. 787 - 795.
20. *Zhu Y.-G., Smolders E.* Plant uptake of radiocaesium: a review of mechanisms, regulation and application // J. Exp. Bot. - 2000. - Vol. 51, No. 351. - P. 1635 - 1645.
21. *Shields W.M.* Philopatry, in breeding, and the evolution of sex. - N.Y. Albany: State Univ. Press, 1982. - 245 p.
22. *Меленевский А.Э.* "Горячие" частицы - продукты аварии на Чернобыльской АЭС и их онкогенная опасность // Докл. АН Украины. - 1992. - № 1. - С. 138 - 143.
23. *Бударков В.А., Киришин В.А., Антоненко А.Е.* Радиобиологический справочник. – Мн.: Ураджай, 1992. – 336 с.
24. *Гудков І.М., Віннічук М.М.* Сільськогосподарська радіобіологія. - Житомир: ДАУ, 2003. - 472 с.
25. *Викторова Н.В., Гродзинский Д.М.* Физико-химическое состояние топливных частиц и поступление радионуклидов в растения // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Ч. II. Экологические и радиобиологические проблемы. – К., 1989. – С. 54 - 59.
26. *Щербаченко О.М.* Особливості розповсюдження радіонуклідів чорнобильського походження та їх взаємодій з ґрунтовою мікробіотою: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.01 / Ін-т експериментальної патології, онкології і радіобіології ім. Р. Є. Кавецького НАН України. – К., 1994. – 26 с.
27. *Кутлахмедов Ю.А., Поликарпов Г.Г., Зотов В.П. и др.* Медико-биологические последствия Чернобыльской катастрофы: Отдаленные радиоэкологические и радиобиологические проблемы и анализ эффективности контрмер по защите био- и экосистем от последствий Чернобыльской катастрофы: В 2 ч.- К.: МЕДЭКОЛ, 2000. – 293 с.
28. *Харатьян И.Г.* Исследование поглощения некоторых естественных радиоактивных элементов разными микроорганизмами и лишайниками Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 096 / Ин-т микробиологии АН СССР. – М., 1970. – 25 с.
29. *Чубуков В.Ф., Литвин В.Ю.* Круговорот химических элементов в природе и его взаимосвязь с экологией и жизнедеятельностью микроорганизмов // Успехи современ. биологии. - 1989. - Т. 108, вып. 2 (5). - С. 261 - 278.
30. *Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д.* Уровни радиоактивного загрязнения растений и изыскание способов их снижения // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Ч. II. Экологические и радиобиологические проблемы. – К., 1989. – С. 49 - 54.

31. *Дмитриев А.П., Гуца М.И., Гродзинский Д.М.* Накопление и распределение радионуклидов в различных органах и тканях картофеля, некоторых овощей и древесине тополя // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Ч. II. Экологические и радиобиологические проблемы. – К., 1989. – С. 60 - 71.
32. *Михеев А.Н.* Гетерогенность распределения ^{137}Cs и ^{90}Sr и обусловленные ими дозовые нагрузки на критические ткани главного корня проростков // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1999. – Т. 39, № 6. – С. 663 - 666.
33. Коломиец К.Д., Гродзинский Д.М., Фалинская Т.П., Василенко Л.М. Внутриклеточная локализация инкорпорированных радионуклидов в листьях бобовых растений // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Ч. II. Экологические и радиобиологические проблемы. – К., 1989. – С. 77 - 82.
34. *Семов А.Б., Сергеева С.А., Шевченко В.А.* Внеплановый синтез ДНК у растений, произрастающих в условиях хронического облучения // Радиобиология. - 1987. - Т. XXVII, вып. 4. - С. 535 - 538.
35. *Михеев О. М., Гуца М. І., Шиліна Ю. В.* Зв'язок гіпо- і гіперкомпенсаторних фаз відповіді рослин на дію гамма-випромінювання зі станом радіоадаптованості // Фізіологія та біохімія культур рослин. - 2002.- Т. 34, № 2 (196).- С.127 - 131.
36. *Михеев О.М., Гуца М.І., Шиліна Ю.В.* Дослідження структури гіпо- і гіперкомпенсаторних фаз відповіді рослинних об'єктів на дію гамма-випромінювання з метою виявлення їх зв'язку зі станом радіоадаптованості // Вісн. Київ. ун-ту. Біологія. - 2000. - Вип. 32. - С. 47 - 11.
37. *Дмитриева С.А., Давидчик Т.О.* Цитогенетический аспект радиоадаптации растений // III съезд по радиац. исслед. (Москва, 14 - 17 окт. 1997 г.). - Т. 1. - Пушино, 1997. - С.149 - 150.
38. *Котеров А.Н., Никольский А.В.* Адаптация к облучению in vivo Радиационная биология. Радиоэкология. – 1999. – Т. 39, № 6. – С. 648 - 662.
39. *Шевченко В.А., Померанцева М.Д.* Генетические последствия действия ионизирующих излучений.- М.: Наука, 1985. - 279 с.

Поступила в редакцию 25.07.05,
после доработки - 05.08.05.

РАДІОБІОЛОГІЧНІ ЕФЕКТИ РОЗПАДУ РАДІОНУКЛІДІВ, ІНКОРПОРОВАНИХ У КЛІТИНАХ РОСЛИН І МІКРООРГАНІЗМІВ

**Д. М. Гродзинський, Ю. В. Шиліна, О. Д. Коломиєць, М. І. Гуща, О. М. Міхєєв,
Ю. О. Кутлахмедов, Н. М. Рашидов, О. А. Кравець, Л. Г. Овсяннікова**

Аналізуються радіобіологічні ефекти, обумовлені опроміненням, пов'язаним з інкорпоруванням у біологічних об'єктах радіонуклідів. Обговорюється проблема оцінки відносної біологічної ефективності різних видів іонізуючого випромінювання у зв'язку з гетерогенністю розподілу радіонуклідів у клітинах і тканинах організмів.

RADIOBIOLOGICAL EFFECTS OF RADIONUCLIDES, INCORPORATED IN PLANT AND MICROORGANISM CELLS

**D. M. Grodzinsky, Y. V. Shilina, O. D. Kolomiets, M. I. Guscha, O. N. Mikhyeyev,
Y. A. Kutlahmedov, N. M. Rashidov, O. A. Kravets, L. G. Ovsannikova**

The radiobiological effects caused by an irradiation, connected with radionuclide incorporation in biological objects are analyzed. The problem of relative biological efficiency estimation of different kinds of ionizing radiation is discussed in connection with heterogeneity of radionuclide distribution in cells and tissues of organisms.

<p>Гродзинський Дмитро Михайлович академік НАН України, зав. відділом</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-61-67</p>
<p>Шиліна Юлія Володирівна к.б.н., н.с.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44 e-mail: icbge_shilina@yahoo.com</p>
<p>Коломиєць Оксана Дмитрівна к.б.н., пр.н.с.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Міхєєв Олександр Миколайович к.б.н., с.н.с.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Гуца Микола Іванович к.б.н., с.н.с.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Кутлахмедов Юрій Олексійович д.б.н., зав. лаб.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Рашидов Намік Мамедович д.б.н., зав. лаб.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Кравець Олена Адольфівна к.б.н., с.н.с.</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>
<p>Овсяннікова Людмила Георгіївна провідний інженер</p>	<p>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 03143, м. Київ, вул. Заболотного, 148, відділ біофізики та радіобіології, т. 257-82-44</p>

Таблица 1. Характеристики распада некоторых радионуклидов [6, 7, 23]

Нуклид	T _{1/2}	Тип распада	Дочерний атом	Характеристическое, γ- и аннигиляционное излучение, МэВ/Бк·с	Энергия β-частиц, конверсионного электронов и электронов Оже, МэВ		Пробег в ткани, мкм*	
					средняя	максимальная	средний	максимальный
³ H ₁	12,26 года	β ⁻	³ He ₂ стаб.	-	0,0057	0,0181	0,47	5,50
¹⁴ C ₆	5568 лет	β ⁻	¹⁴ N ₇ стаб.	-	0,045	0,156	33	280
³² P ₁₅	14,5 дня	β ⁻	³² S ₁₆	-	0,700	1,710	2500	7900
³⁵ S ₁₆	87,1 дня	β ⁻	³⁵ Cl ₁₇	-	0,0492	0,167	38	320
⁹⁰ Sr ₃₈	28,4 года	β ⁻	⁹⁰ Y ₃₉	-	0,200	0,546 2,228	448	2010
⁹⁰ Y ₃₉	2,68 дня	β ⁻	⁹⁰ Zr стаб.	1,69 · 10 ⁻⁶	0,935	2,18	4110	10900
¹³⁷ Cs	30,17 лет	β ⁻	^{137m} Ba, ¹³⁷ Ba стаб.	-	- 0,195	0,514 1,167	- 425	2010 7660
¹⁴⁴ Ce	284,3 дня	β ⁻	^{144m} Pr рад. ¹⁴⁴ Pr рад.	2,07 · 10 ⁻²	0,091 0,081	0,320 0,320	119 97	950 950
²⁴¹ Pu	14,4 года	β ⁻ ; α	²⁴¹ Am рад., ²³⁷ U рад.	2,54 · 10 ⁻⁶	0,00524 4,896	0,021 -	0,5 22	8,4 -
²⁴¹ Am	432,2 года	β ⁻ ; α	²³⁷ Np рад.	3,24 · 10 ⁻²	0,0519 5,45	0,248 -	45 26	630 -

* Для сравнительной оценки размеры бактериальной клетки: диаметр шаровидных клеток 0,2 - 2,5 мкм; палочковидные клетки - толщина 0,5 - 1 мкм, длина от 1 - 2 мкм до 10 мкм. Размеры эукариотических клеток дрожжей - ширина 1,5 - 10 мкм, дна 20 мкм и более; клетки меристем растений - диаметр 10 - 20 мкм.