

УДК: 62-182.7.577.34.535-31

Можлива роль надклітинних механізмів у радіоадаптаційних ефектах рослин

О.М.Міхєєв, Л.Г.Овсяннікова, С.О.Євдокимова

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України (Київ, Україна)
mikhalex7@yahoo.com; ev_sa@mail.ru

У роботі здійснено повний алгоритм дослідження радіоадаптивної відповіді, починаючи від отримання дозових залежностей дії гамма- та УФ-С-опромінення на проростки льону-довгунця з метою визначення адаптуючих і тестуючих доз, і завершуючи вивченням власне радіоадаптивної відповіді. На прикладі специфічної і неспецифічної радіоадаптивної відповіді показано її зв'язок з гормезисною дією адаптуючих чинників. Вивчено гістологічні та цитологічні аспекти механізму радіоадаптації. На основі отриманих результатів обґрунтовано гіпотезу щодо надклітинних (зокрема, проліферативних) механізмів радіоадаптації.

Ключові слова: *льон-довгунець* *Linum usitatissimum L., f. elongata*, *УФ-С-опромінення*, *гамма-опромінення*, *радіогормезис*, *радіоадаптація*.

Возможная роль надклеточных механизмов в радиоадаптационных эффектах растений

А.Н.Михеев, Л.Г.Овсянникова, С.А.Евдокимова

В работе осуществлен полный алгоритм исследования радиоадаптивного ответа, начиная от получения дозовых зависимостей действия острого гамма-облучения и УФ-С-облучения на проростки льна-долгунца с целью определения адаптирующих и тестирующих доз, и завершая изучением собственно радиоадаптивного ответа. На примере специфического и неспецифического радиоадаптивного ответа показана его связь с гормезисным действием адаптирующих факторов. Изучены цитологические и гистологические аспекты механизма радиоадаптации. На основе полученных результатов обосновывается гипотеза о возможной роли надклеточных (в частности, пролиферативных) процессов в обеспечении радиоадаптации.

Ключевые слова: *лен-долгунец* *Linum usitatissimum L., f. elongata*, *УФ-С-облучение*, *гамма-облучение*, *радиогормезис*, *радиоадаптация*.

Possible role of supracellular mechanisms in radioadaptation effects of plants

O.M.Mikhyeyev, L.G.Ovsiannikova, S.O.Evdokimova

The complete algorithm of research of radioadaptive answer has been carried out, beginning from the receipt of dose dependences of action of acute gamma-irradiation and UV-C-irradiation on seedlings of long-stalk flax with the purpose of determination of adapting and testing doses, and completing by studying actually radioadaptive answer. By the example of specific and nonspecific radioadaptive answer its connection has been shown with hormetic action of adapting factors and histological aspects of radioadaptation mechanism have been studied. On the basis of obtained results a hypothesis is grounded about the possible role of supracellular (in particular, proliferative) processes in providing of radioadaptation.

Key words: *long-stalk flax* *Linum usitatissimum L., f. elongata*, *UV-C-irradiation*, *gamma-irradiation*, *radiohormeis*, *radioadaptation*.

Вступ

Біологічна адаптація може бути епігенетичною (онтогенетична, фізіологічна, фенотипова), коли пристосування до умов середовища відбувається протягом онтогенезу, або генетичною, тобто спадковою (Костюк, Михеев, 1997). При впливі на організми несприятливих факторів (стресорів) в них виникає стан стресу (напруження) (Сельє, 1972; Веселова и др., 1993). Г.Сельє виділяє три стадії стресу: тривога (резистентність організму на певний час знижується), резистентність (стійкість організму підвищується), виснаження (підсилюються прояви першої стадії). Після впливу невеликих доз стресору організм певний час може перебувати в одному з наступних станів: а) на вихідному рівні

адаптованості, коли зберігається його конститутивний (поточний) рівень пристосованості – ординарна адаптація; б) збільшеної резистентності, коли підвищується вихідна стійкість об'єкту – гіперадаптація (стан еустресу за Г. Сельє); в) зниження резистентності – гіпоадаптація (стан дистресу за Г. Сельє) (Михеев, 2005; Mikheyev et al., 2005). Яким чином може змінитися ступінь пристосованості організму? При вивченні механізму радіоадаптації дослідники переважно приділяли увагу внутрішньоклітинним процесам, а саме стимуляції систем ферментативної репарації, синтезу антиоксидантних ферментів, рівня метилування ДНК тощо (Москалев, Шапошников, 2009; Ikushima et al., 1996; Kovalchuk et al., 2004). При цьому, однак, необхідно враховувати факт структурно-функціональної багаторівневості біологічних систем, з якого випливає припущення щодо існування багаторівневих механізмів радіоадаптації. Інакше кажучи, можуть мати місце надклітинні механізми радіоадаптації. Така думка не нова для радіобіології, зокрема, вважається, що може відбуватися компенсаторна проліферація стійких до дії іонізуючого випромінювання клітин (Котеров, Никольский, 1999; Серебряный, Зоз, 2002). Ми вважаємо, що недостатньо констатувати наявність вказаного типу проліферації, а необхідно виявити ще його тип. З біокібернетичної точки зору, в організмі під впливом стресору відбувається перехідний процес (Савин, 1981), який має характер недовідновленості (гіпокомпенсації) або зверхвідновленості (гіперкомпенсації) структурно-функціональних параметрів, які характеризують життєздатність організму (швидкість росту та розвитку, швидкість клітинного поділу тощо). Якщо розглядати онтогенетичну адаптацію, то адаптуючі фактори, фактично, виявляють потенціал толерантності (адаптивний потенціал) біологічних об'єктів, що може бути досягнуто шляхом застосування іонізуючого (яке розглядається як універсальний стресор, який діє на всі види критичних структур біологічних об'єктів) та УФ-випромінювань. Ми вважаємо, що певні дози стресору здатні перевести біологічний об'єкт в стан гіперкомпенсації (зокрема, клітинної гіперпроліферації), який, з одного боку, є наслідком позитивної стимуляції (гормезису), тобто станом підвищеної життєздатності, а з іншого – станом підвищеної резистентності, тобто гіперадаптованості.

Раніше ми показали прямий зв'язок стану гіперадаптованості рослин до дії іонізуючого випромінювання зі станом радіогормезису («радіостимуляції») за значеннями ростових параметрів, що дало нам підстави досліджувати механізми адаптації шляхом вивчення лише самого гормезису (радіогормезису) (Міхеев та ін., 2007). Одним з можливих механізмів гормезису (а значить, і адаптації) по ростовим показникам є стимуляція (гіперкомпенсації) проліферативної активності меристематичних клітин (див., наприклад, Шестопалова, Баева, 2007). Проте необхідно було б також показати і збільшення загальної кількості меристематичних клітин (як реагуючих елементів), що могло б забезпечити підвищення надійності критичних тканин (Гродзинский, 1983). Останнє можна було встановити, виміривши розміри меристематичних клітин та об'єм меристеми.

Метою нашого дослідження було встановлення зв'язку між вказаними характеристиками, що модифіковані гамма- та УФ-С-опромінюванням, та станом радіоадаптованості, тобто підвищенням радіостійкості.

Об'єкти та методи

Визначали дозову залежність дії гострого гамма-опромінювання на ростові параметри, гістологічні і цитологічні (мітотичний індекс, об'єм меристеми, розмір клітин) характеристики проростків льону-довгунця *Linum usitatissimum* L., f. *elongata* сорту Київський.

Насіння опромінювали на кобальтовій гамма-установці «Рокус» у дозах від 1 до 10 Гр при потужності 1,42 сГр/с. Опромінене насіння замочували протягом 6 год. у відстояній воді з водогону в чашках Петрі. Намочене насіння розкладали на скельцях, які були вкриті вологим фільтрувальним папером. Скельця розміщали в вологій камері в термостаті при 22°C. Кожну добу проростки фотографували для подальшої обробки результатів. Вимірювання довжини корінців здійснювали з допомогою комп'ютерної програми tps2. Росту активність проростків визначали за допомогою індексу росту (IP), який розраховували як відношення поточної середньої довжини коренів проростків до їх вихідної середньої довжини. УФ-С-опромінювання проростків здійснювали з допомогою двох ламп типу ОБМ-150м при потужності 0,5–3,4 Вт/м².

Мітотичний індекс (MI) визначали згідно загальноприйнятої методики (Паушева, 1988). Підрахунки проводили 3 рази на різних корінцях. Загальна кількість проглянутих клітин складала 1000 для кожного корінця. Об'єм кореневої меристеми визначали, прийнявши його форму за форму усіченого конусу. З допомогою біокулярного мікроскопу вимірювали великий та малий радіуси

меристеми, яка попередньо була підкрашена метиленовим синім, та використовували відповідну формулу для розрахунку об'єму даного типу геометричної фігури.

Адаптивну відповідь вивчали за загальнозживаною схемою, коли застосуванню тестуючої дози (ТД) передував (за 24 год.) вплив адаптуючої дози (АД). АД та ТД визначали в попередніх дослідах. Стимулюючу ростові показники дозу приймали у якості адаптуючої. В досліді було використано наступні варіанти: 1. За «абсолютний» контроль приймали варіант досліду, на який не здійснювали ніякого експериментального впливу. 2. Варіант, проростки якого піддавали дії лише тестуючої дози (ТД). 3. Варіант, на який діяла лише адаптуюча доза (АД). 4. Варіант, проростки якого було піддано дії спочатку АД, а потім (після 24 год.) ТД (АД+ТД).

Статистична обробка результатів проводилася стандартними методами (Боровиков, 2001), далі обговорюються лише статистично достовірні результати ($p \leq 0,05$).

Результати та обговорення

Говорячи у вступі про адаптаційний потенціал, ми насамперед мали на увазі один з видів біологічного потенціалу, який вказує на можливість (потенціал) здійснити біологічним об'єктом певний об'єм «біологічної роботи» у вигляді забезпечення (підвищення) своєї стійкості до дії стресорів, певні дози яких спроможні реалізувати в повному обсязі чи наблизити до максимуму реалізації вказаний потенціал і, зокрема, радіоадаптаційний (Міхєєв та ін., 2002).

Для дослідження радіоадаптації треба було отримати дозові залежності в інтервалі гормезисних та інгібуючих доз, перевірити тотожність гормезисних та адаптуючих доз та отримати власне адаптуючі (гіперадаптуючі) ефекти. Причому останнє передбачалось зробити двома способами – коли в ролі адаптуючої дози виступала певна доза гамма-опромінення або певна доза УФ-С-опромінення.

На рис. 1 представлено результати вивчення дозової залежності впливу гострого гамма-опромінення насіння льону на довжину коренів 24-годинних проростків. Видно, що всі застосовані дози спричиняли гормезисний ефект. В подальшому дозу гострого опромінення 5 Гр, як таку, що давала найбільший гормезисний (позитивно стимулюючий) ефект, використовували як потенційно адаптуючу дозу (АД).

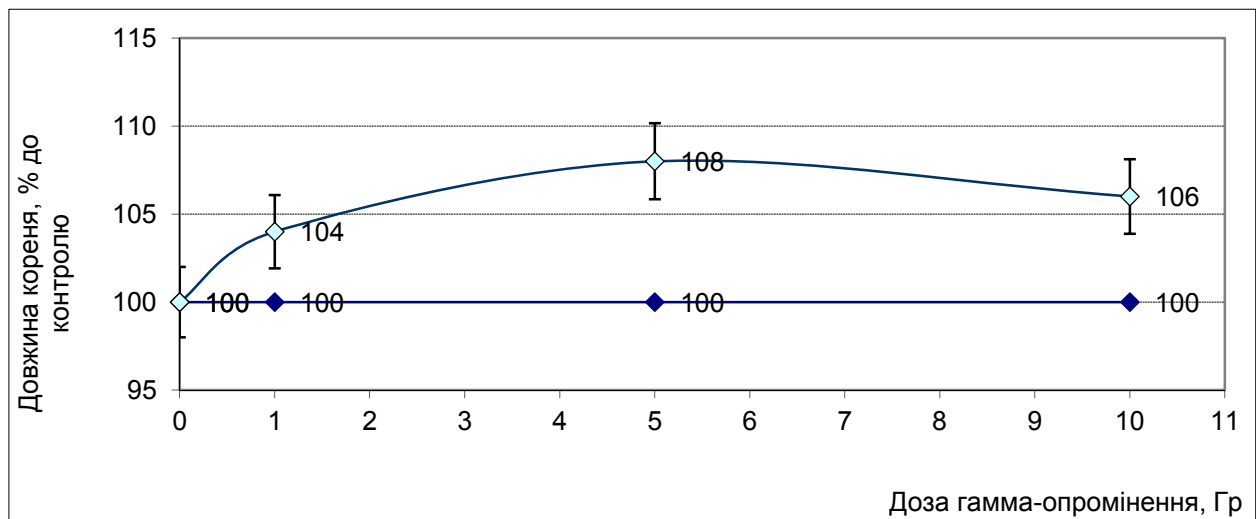


Рис. 1. Дозова залежність впливу гострого гамма-опромінення насіння льону-довгунця на довжину коренів 24-годинних проростків

На рис. 2 представлено динаміку ростової активності коренів проростків, що отримані з гостро гамма-опроміненого насіння. Наближення довжини кореня опромінених проростків до значень контрольного варіанту вказує на тимчасовий (транзитивний) характер гормезисної дії опромінення, тобто спостерігається лише в певному часовому інтервалі. Якщо враховувати той факт, що на первинному (фізико-хімічному) рівні гамма-опромінення діє абсолютно деструктивно, зокрема іонізуючи атоми та молекули, то стимуляцію ростової активності ми повинні розглядати як компенсаторний, а точніше гіперкомпенсаторний процес, який завдяки роботі систем гомеостатичної

регуляції приводить, в кінці кінців, до повернення значень ростових параметрів до відповідних значень контрольних рослин. Саме це є причиною транзитивності гормезисного ефекту. Звісно, його можна спостерігати лише в певному дозовому діапазоні і при певних значеннях потужності модифікуючого впливу (Гераськин, 1995). Ймовірно, при більш ранньому спостереженні за ростовою активністю коренів можна було б спостерігати її інгібування. Саме тому, що основні гормезисні «події» відбуваються за даних умов проведення експериментів протягом 24 год., ми в подальшому при вивченні адаптивних реакцій орієнтувались саме на цей час.

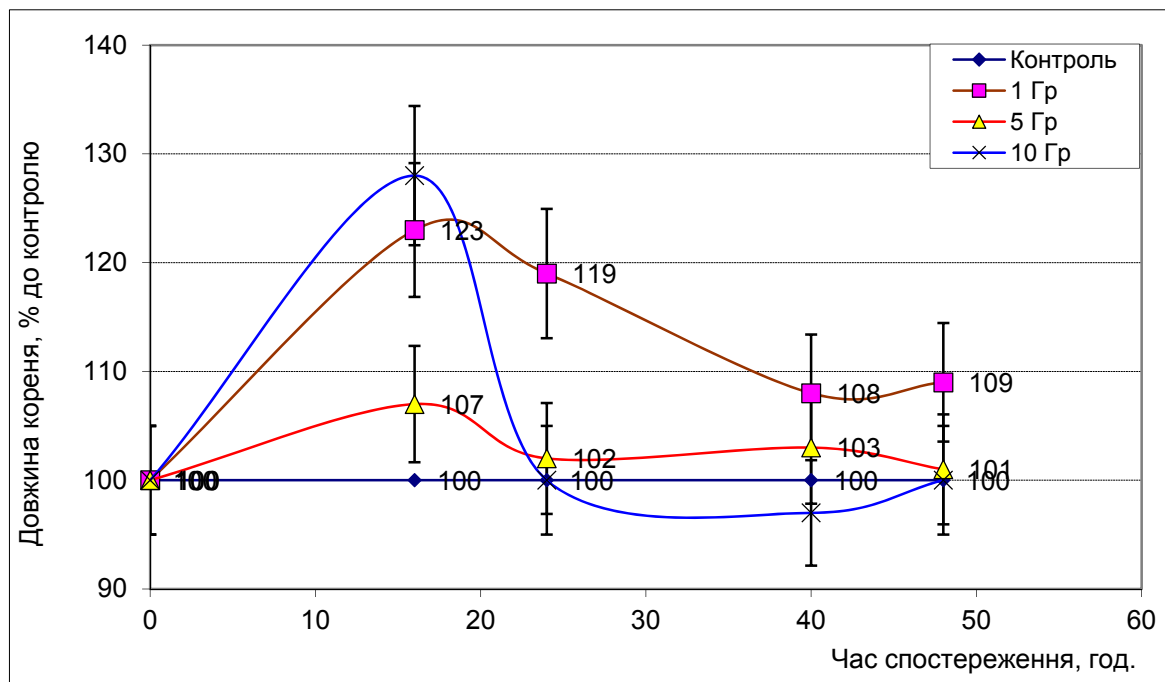


Рис. 2. Динаміка ростової активності коренів проростків льону-довгунця, що отримані з гостро гамма-опроміненого в різних дозах насіння

Подібні дослідження були проведені при УФ-С-опроміненні з тією лише різницею, що опромінювали вже проростки льону, оскільки проникаюча здатність УФ-С-опромінювання недостатня, щоб зародок в сухому насінні зазнав безпосереднього впливу. На рис. 3 видно, що застосований дозовий інтервал дозволив виявити як гормезисні ефекти, так і ефекти пригнічення ростової активності. Стабільно гормезисними виявились дози в інтервалі 100–200 Дж/м². Слід відмітити (див. також рис. 4), що часовий інтервал, в якому спостерігається гормезисний ефект, коротший (менше, ніж 20 год.), ніж при спостереженні гормезисних ефектів у проростків, отриманих з гамма-опроміненого насіння. Можливо на це вплинула різниця в фізіологічному стані рослин на момент опромінення – стан зародку при застосуванні гамма-опромінення і фізіологічно активні проростки при застосуванні УФ-С-опромінення.

На рис. 3 представлена також дозова залежність виживаності апікальної частини зародкових коренів опроміненних проростків, яка визначена по незворотній зупинці росту кореня і побурінню його апікальної частини. Видно, що дози в межах 50–100 Дж/м² є пороговими з точки зору незворотного пошкодження апікальної меристеми. Враховуючи цей факт, в подальшому використовували у якості адаптуючих дози, менші за 100 Дж/м², хоча вони і не були максимально гормезисними відносно ростової активності коренів. Отримані в цих експериментах дані дозволили визначитися також з діапазоном тестуючих доз (ТД) – 500–700 Дж/м².

Динаміка реагування проростків льону на дію УФ-С-опромінення (див. рис. 4) подібна до динаміки реагування на дію гострого гамма-опромінення насіння. Спостерігається поступове повернення ростової активності стимульованих варіантів до рівня контролю. Інгібуючі дози діють або обернено (дози до 500 Дж/м²), коли пригнічена ростова активність з часом відновлюється, або необернено (за час спостереження), коли ступінь пригнічення постійно зростає (доза 700 Дж/м²).

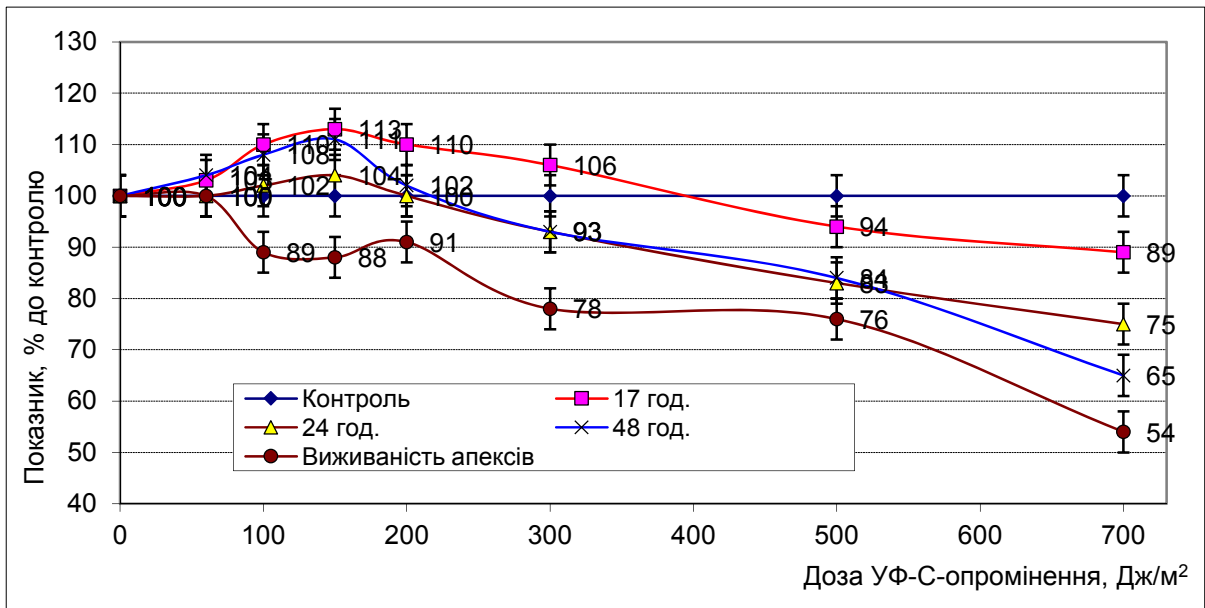


Рис. 3. Індекс росту коренів (на 17–48 год. після опромінення) та виживаність кореневих апексів (на 10 добу після опромінення) проростків льону-довгунця після УФ-С-опромінення

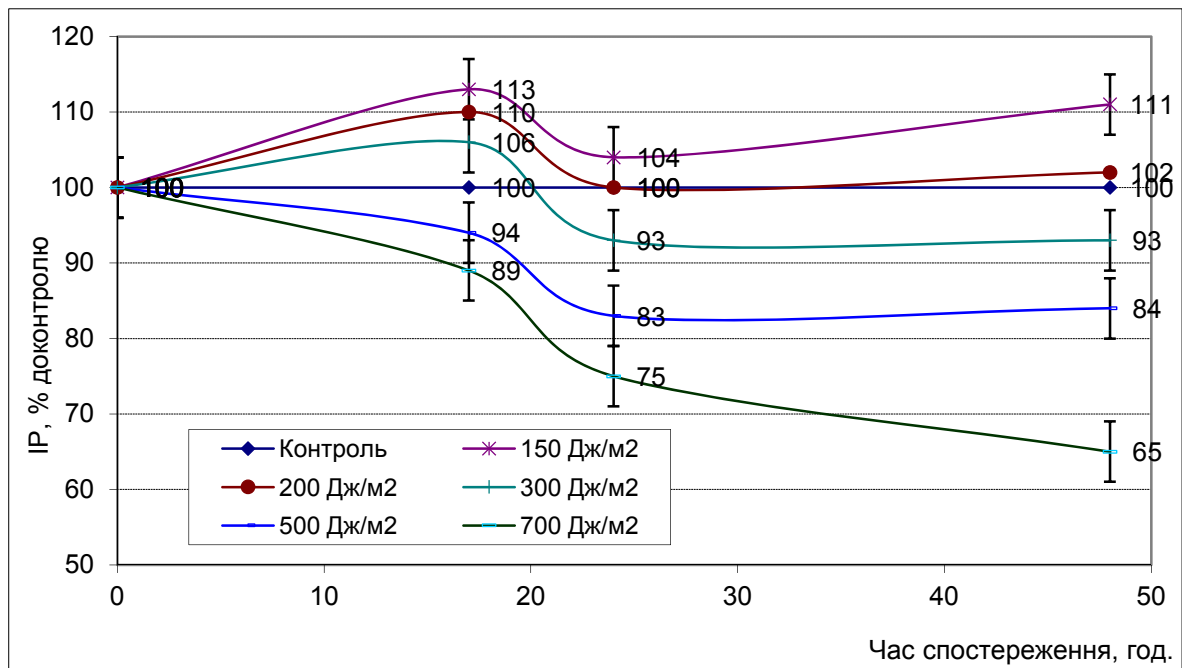


Рис. 4. Динаміка впливу УФ-С-опромінення на індекс росту (IP) коренів проростків льону-довгунця

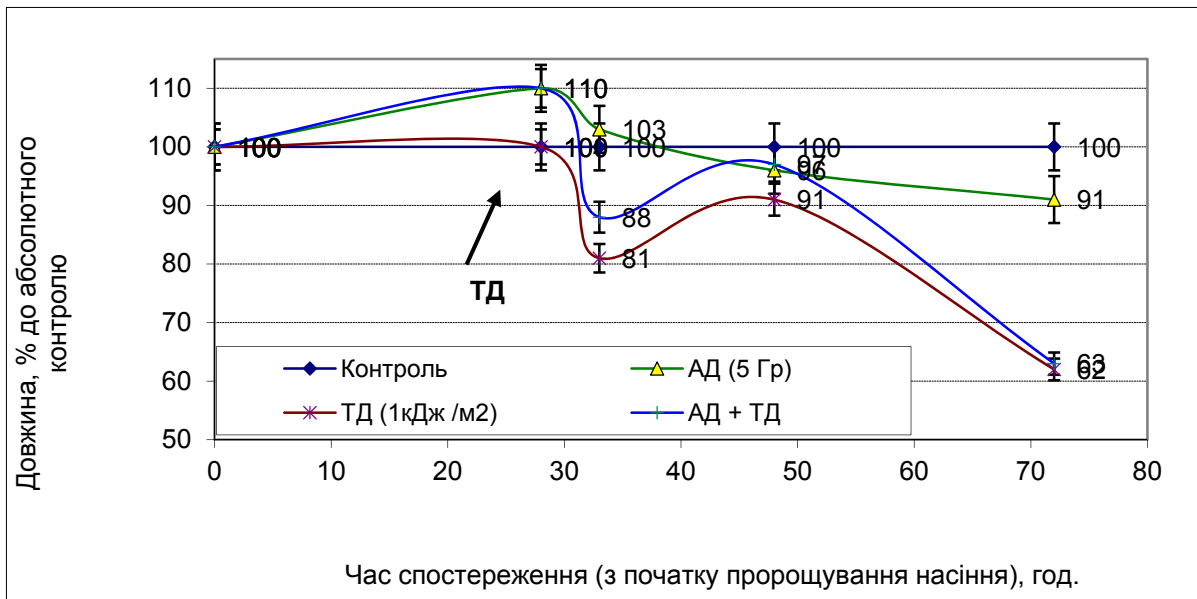


Рис. 5. Динаміка ростової активності опроміненних в різних режимах проростків льону-довгунця (1-й спосіб розрахунку – всі варіанти у відсотках до абсолютного контролю)

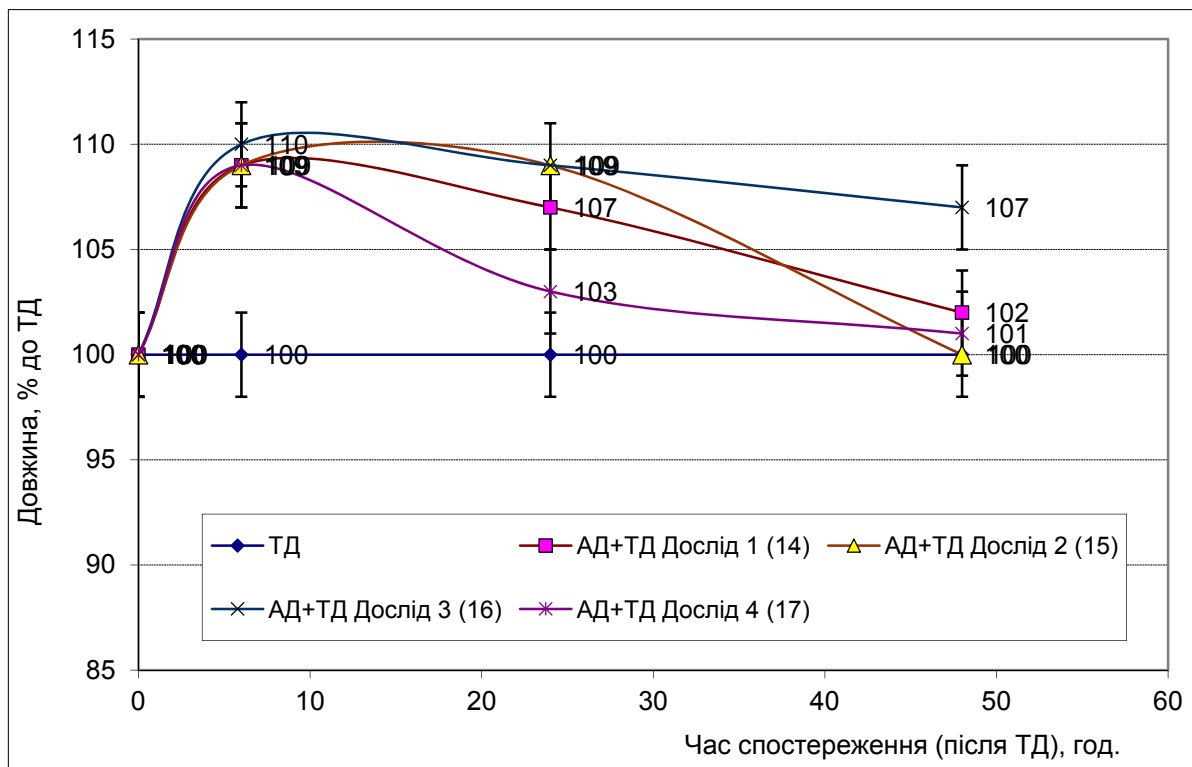


Рис. 6. Динаміка ростової активності опроміненних в різних режимах проростків льону (2-й спосіб розрахунку – відсоток до варіанту ТД – 1000 Дж/м²), які отримані з попередньо опроміненого в дозі 5 Гр насіння льону-довгунця

Після визначення адаптуючих (фактично, потенційно адаптуючих) доз гострого гамма-опромінення, УФ-С-опромінення та тестуючих доз УФ-С-опромінення була поставлена серія дослідів з

метою вивчення власне радіоадаптації (гіперрадіоадаптації) проростків льону при дії УФ-С-опромінення. На рис. 5 представлено результати одного з типових за схемою проведення та отриманими даними дослідів по вивченню неспецифічної (перехресної) радіоадаптації, тобто такої, коли адаптуючий та тестуючий фактор мають різну природу (в нашому випадку – гамма-випромінювання та УФ-С-випромінювання відповідно). Як видно, тест-опромінення застосували в той момент, коли гормезисний ефект по ростовому параметру досягав максимального значення. Факт розташування кривої, що описує динаміку реагування проростків на вплив АД+ТД, вище кривої, що описує динаміку реагування тільки на ТД, вказує на наявність радіоадаптуєчого ефекту. Слід також відмітити транзитивний ефект самої адаптивної відповіді. Про це свідчить факт сходження кривих, що описують динаміку реагування на ТД і на ТД, якій передувала АД.

На рис. 6 представлено результати чотирьох незалежних дослідів по вивченню неспецифічної (перехресної) радіоадаптації. Якщо співставити динаміку кривих ТД та АД+ТД, то можна констатувати, що резистентність коренів проростків льону, отриманих з попередньо опроміненого насіння, зростає на 10%. Динаміка адаптивної відповіді нагадує динаміку гормезисної дії опромінення – ростові параметри адаптованих варіантів поступово зближуються з відповідними параметрами неадаптованих, тобто знов ж таки спостерігається транзитивність адаптивної відповіді.

Результати вивчення специфічної адаптивної відповіді, тобто такої, коли певний фактор (в нашому випадку УФ-С-опромінення) викликає підвищення рівня резистентності до дії того ж самого за своєю природою фактору (в нашому випадку знов ж таки УФ-С-опромінення), представлені на рис. 7. Можна констатувати якісну подібність цих даних тим, що отримані при вивченні неспецифічної адаптації. Зокрема, спостерігається та ж сама транзитивність гормезисної дії опромінення і відносно невелика модифікуюча (в бік підвищення резистентності) дія попереднього опромінення.

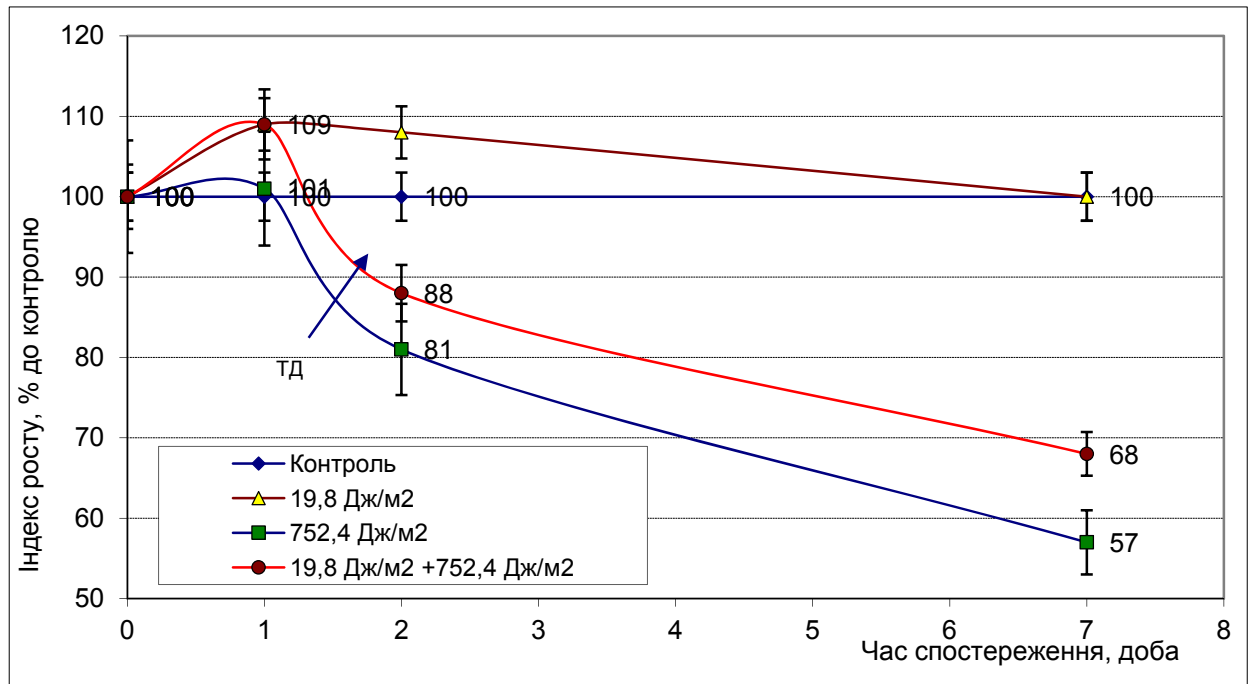


Рис. 7. Динаміка ростової активності коренів проростків льону після застосування різних схем УФ-С-опромінення

Отримані результати по вивченню радіоадаптації потребують відповіді як мінімум на три запитання. По-перше, яка причина (механізм) неспецифічної дії певних факторів, які підвищують резистентність до факторів іншої природи? Пояснити це можна тим, що гамма- та УФ-С-випромінювання, незважаючи на суттєву різницю в енергії їх квантів, яка робить перші (гамма-кванти) здатними іонізувати атоми та/або молекули опромінюваного об'єкту, а другі (кванти УФ-випромінювання) лише збуджувати атоми, тим не менше мають у якості основної мішені своєї дії молекули ДНК (Конев, Волотовский, 1979). Крім того, має місце схожість механізмів репарації

пошкоджені ДНК (Гродзинський, 2000). Все це, ймовірно, зумовлює подібність механізмів реагування на гормезисні дози кожного чинника, наслідком чого є перехід в стан підвищеної резистентності.

По-друге, чи можна продовжити період стану підвищеної резистентності або, що те ж саме, гормезисний стан? В наших дослідях рослини, що зазнали радіомодифікуючого впливу і були піддані «випробуванню» тест-дозами, фактично, в постфакторному періоді знаходились в однакових умовах і, що головне, ці умови не були селективними. Ймовірно, якщо б тест-дози були близьким до необерненого інгібування, то навіть невелика різниця в радіорезистентності, що була набута завдяки гормезисному впливу попереднього (перед тест-впливом) опромінення, могла б сприяти більшій виживаності модифікованих рослин, тобто радіоадаптаційний ефект міг спостерігатися практично протягом всього онтогенезу. В іншому випадку зафіксувати стан підвищеної радіорезистентності можна було б, створивши такі умови в пострадіаційному періоді (після адаптуючого впливу), коли адаптовані рослини змогли б вижити лише за стимуляції ростової активності. Наприклад, це б могло здійснитися тоді, коли в реальних умовах відкритого ґрунту корені стимульованих якимсь чином росли і змогли досягти водоносного горизонту, а не стимульовані – ні.

По-третє, чому спостерігається транзитивність радіоадаптивного (і, фактично, гормезисного) ефекту? Це питання пов'язане з попереднім. Дійсно, застосування сублетальних тестуючих доз дозволяє як модифікованим, так і немодифікованим рослинам рано чи пізно відновити свої фізіологічні параметри до однакового рівня, що і є, фактично, проявом транзитивності.

Та обставина, що ми зафіксували гормезисний ефект по ростовим параметрам кореневої системи, вимусила нас зробити припущення щодо однієї з проміжних ланок між опроміненням та кінцевим гормезисним ефектом. Такою ланкою могла бути стимуляція поділу клітин апікальної меристеми кореня та/або стимуляція (прискорення) подовження клітин зони розтягання кореня. Таким чином, важливо було з'ясувати, яка саме була гістологічна передумова стимуляції ростової активності кореневої системи. Передбачалось, що у випадку радіогормезисного ефекту по ростовим параметрам буде спостерігатися стимуляція мітотичної активності клітин кореневої меристеми. При цьому вона повинна була передувати підвищенню відповідного параметру контрольного варіанту.

Дослідження з використанням гістологічних та цитологічних показників підтвердили наше припущення. Зокрема, встановлено підвищення мітотичної активності клітин апікальної меристеми первинних корінців 24-годинних проростків льону-довгунця, які отримані з гостро опроміненого насіння (див. табл. 1). Це супроводжувалось також збільшенням об'єму апікальної меристеми.

Таблиця 1.

Гістологічні параметри клітин апікальної меристеми первинних корінців 24-годинних проростків льону-довгунця, які отримані з гостро опроміненого насіння

Варіант досліджу	IP коренів, % до контролю, 24 год. після опромінення	Мітотичний індекс, % ($\bar{x} \pm m_x$)	Об'єм апікальної меристеми, ум. од.
Контроль	100	1,7 ± 0,5	1064 ± 490
1 Гр	119	1,4 ± 0,7	988 ± 269
5 Гр	102	2,1 ± 0,9	1132 ± 276
10 Гр	100	1,2 ± 0,5	1046 ± 301

Подібні дані були отримані при дії гормезисних доз УФ-С-опромінення. Слід звернути увагу на те, що збільшення мітотичного індексу та об'єму меристеми (див. рис. 8 та 9) відбувалось на фоні практично незмінного розміру меристематичних клітин (рис. 10), що вказує на реальне збільшення чисельності клітин в меристемі, що, в свою чергу, могло зробити меристему (як критичну структуру) більш резистентною (надійною) до дії стресорів різноманітної природи (Гродзинський, 1983). Інакше кажучи, при цьому за рахунок збільшення чисельності клітин (елементів критичної системи) буде задіяним надклітинний (клітинно-проліферативний) механізм радіоадаптації. Звісно, такі міркування мають сенс лише з урахуванням того, що часовий інтервал між адаптуючим та тестуючим впливом був досить великим (24 год.), щоб індукувати саме вказаний механізм. При інтервалах у декілька годин між АД та ТД, скоріш всього, будуть працювати модифіковані репараційні механізми, яким, в основному, приділяли увагу при вивченні радіоадаптивної відповіді (Ikushima et al., 1996).

Дані, представлені на рис. 8, вказують також на важливість вибору моменту застосування тестуючого впливу (ТД). Як видно, на другу добу спостереження стимуляції проліферативної активності не спостерігається і важко було б сподіватися на отримання радіогормезисного ефекту.

На другу добу спостереження об'єм апікальної меристеми кореня при застосованих дозах УФ-С-опромінення відновлюється до контрольного рівня (рис. 9), що також підтверджує транзитивність радіоадаптуючої дії застосованого фактору та, отже, існування досить обмеженого часового інтервалу, в якому спостерігається підвищена резистентність, що виявляється при застосуванні тестуючих впливів.

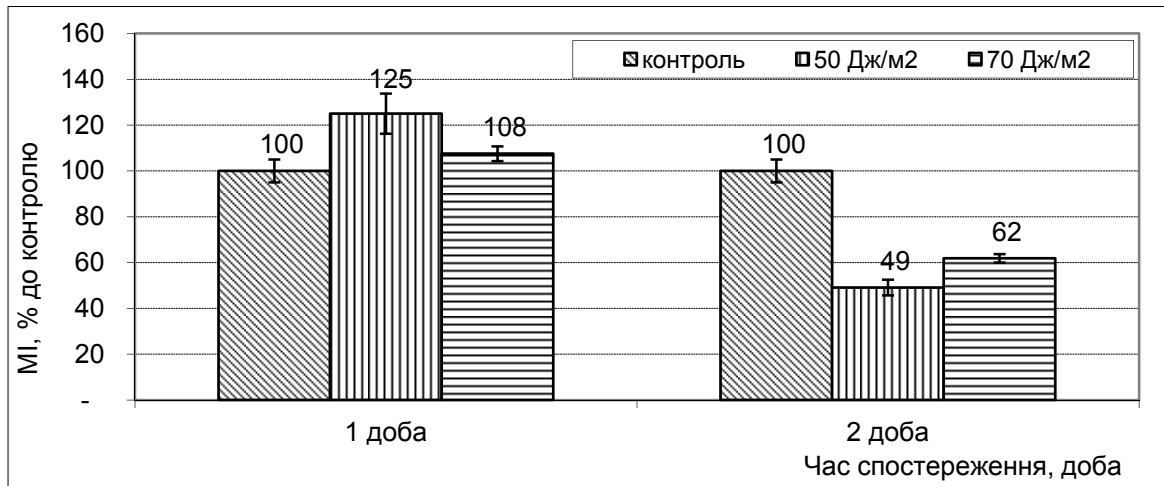


Рис. 8. Зміна мітотичного індексу меристеми кореня проростків льону-довгунця у різний час після УФ-С-опромінення в гормезисних дозах

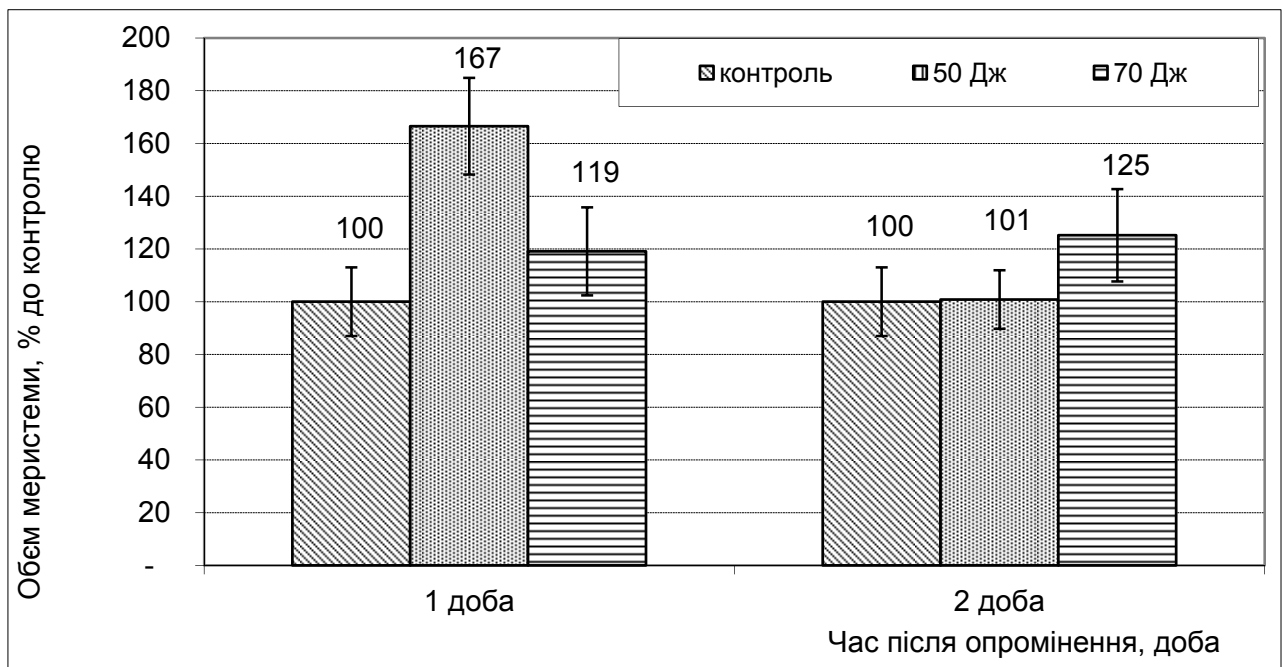


Рис. 9. Зміна об'єму апікальної меристеми кореня проростків льону-довгунця у різний час після УФ-С-опромінення гормезисними дозами

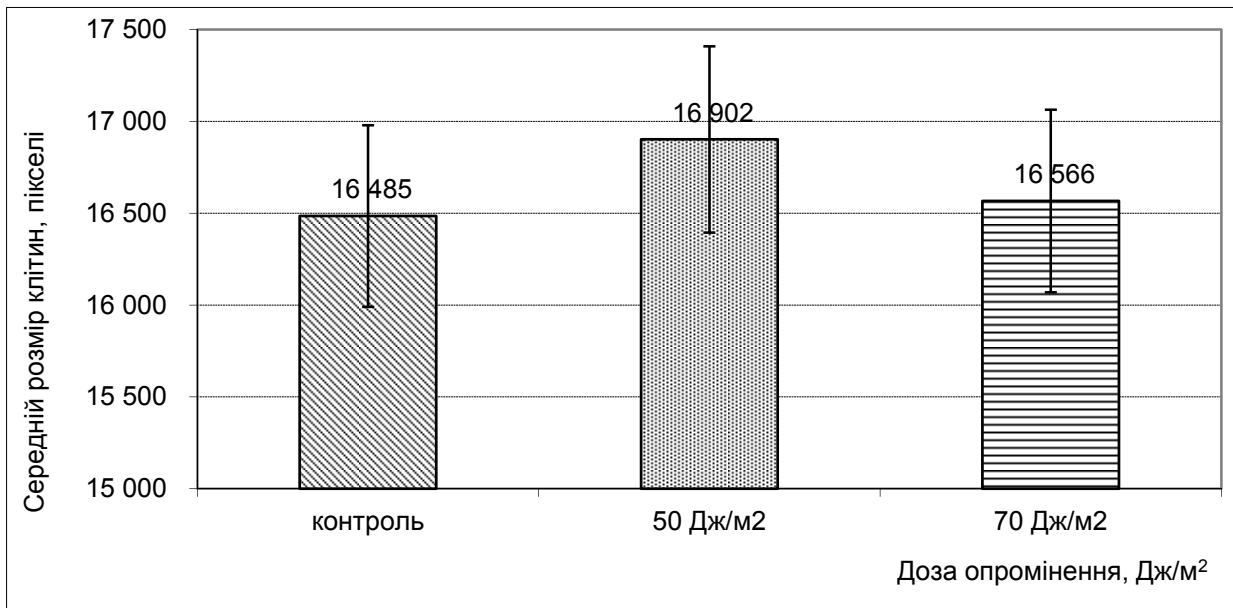


Рис. 10. Зміна розміру клітин меристеми кореня льону-довгунця на 1 добу після опромінення АД

Таким чином, отримані результати дозволяють обґрунтувати гіпотезу (Михеев и др., 1998) про існування надклітинних механізмів радіоадаптації, в основі яких лежить стимуляція проліферативної активності клітин критичних тканин рослини.

Список літератури

- Боровиков В.П. Программа STATISTICA для студентов и инженеров. 2-е изд. – М.: Компьютер Пресс, 2001. – 301с. /Borovikov V.P. Programma STATISTICA dlya studentov i inzhenerov. 2-e izd. – M.: Komp'yuter Press, 2001. – 301s./
- Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс у растений (биофизический подход). – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. – 144с. /Veselova T.V., Veselovskiy V.A., Chernavskiy D.S. Stress u rasteniy (biofizicheskiy podkhod). – M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1993. – 144s./
- Гераськин С.А. Концепция биологического действия малых доз ионизирующей радиации // Радиационная биология. Радиозкология. – 1995. – Т.35, №5. – С. 571–580. /Geras'kin S.A. Kontseptsiya biologicheskogo deystviya malyx doz ioniziruyushchey radiatsii // Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya. – 1995. – Т.35, №5. – С. 571–580./
- Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. – К.: Nauk. dumka, 1983. – 386с. /Grodzinskiy D.M. Nadezhnost' rastitel'nykh sistem. – K.: Nauk. dumka, 1983. – 386s./
- Гродзинський Д.М. Радіобіологія. – Київ: Либідь, 2000. – 448с. /Grodzins'kyy D.M. Radiobiologiya. – Kyiv: Lybid', 2000. – 448s./
- Конев С.В., Волотовский И.Д. Фотобиология. – Минск: Изд-во БГУ имени В.И.Ленина, 1979. – 383с. /Konev S.V., Volotovskiy I.D. Fotobiologiya. – Minsk: Izd-vo BGU imeni V.I.Lenina, 1979. – 383s./
- Костюк А.Н., Михеев А.Н. Проблема фенотипического стресса и адаптации у растений // Физиология и биохимия культурных растений. – 1997. – №2. – С. 81–92. /Kostyuk A.N., Mikheyev A.N. Problema fenotipicheskogo stressa i adaptatsii u rasteniy // Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy. – 1997. – №2. – С. 81–92./
- Котеров А.Н., Никольский А.В. Адаптация к облучению in vivo // Радиационная биология. Радиозкология. – 1999. – Т.39, №6. – С. 648–662. /Kotero A.N., Nikol'skiy A.V. Adaptatsiya k oblucheniyu in vivo // Radiats. biologiya. Radioekologiya. – 1999. – Т.39, №6. – С. 648–662./
- Михеев А.Н. Классификация радиобиологических адаптаций // Научно-технический сборник «Проблемы безопасности атомных электростанций и Чернобыля». – 2005. – Вып.3. – С. 36–41. /Mikheyev A.N. Klassifikatsiya radiobiologicheskikh adaptatsiy // Nauchno-tehnichnyy zbirnyk "Problemy bezpeki atomnykh elektrostantsiy i Chornobylya. – 2005. – Вып.3. – С. 36–41./
- Михеев А.Н., Гуца Н.И., Малиновский Ю.Ю., Гродзинский Д.М. Роль пролиферативной активности меристематических клеток в обеспечении радиоадаптивного ответа растений // Доповіді НАНУ. –

1998. – №10. – С. 174–177. /Mikheyev A.N., Guscha N.I., Malinovskiy Yu.Yu., Grodzinskiy D.M. Rol' proliferativnoy aktivnosti meristematicheskikh kletok v obespechenii radioadaptivnogo otveta rasteniy // Dopovidi NANU. – 1998. – №10. – S. 174–177./
- Міхєєв О.Н., Гуща М.І., Шиліна Ю.В. Ендогенні та екзогенні фактори реалізації фенотипічного адаптаційного потенціалу рослин (теоретичні та експериментальні аспекти) // В сб. «Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть». Т.2. – Київ, 2002. – С. 82–87. /Mikheyev O.N., Guscha M.I., Shilina Yu.V. Endogenni ta ekzogenni faktory realizatsii fenotypichnogo adaptatsiynogo potentsialu roslin (teoretychni ta eksperymental'ni aspekty) // V sb. "Fiziologiya roslin v Ukraini na mezhi tysyacholit". T.2. – Kyiv, 2002. – S. 82–87./
- Міхєєв О.М., Овсяннікова Л.Г., Ситник С.В., Дяченко А.І. Роль регенераційних механізмів в радіоадаптації проростків *Pisum sativum* L. // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2007. – Вип.1 (10). – С. 76–84. /Mikheyev O.M., Ovsyannikova L.G., Sytnyk S.V., Dyachenko A.I. Rol' regeneratsiynikh mekhanizmv v radioadaptatsii prorstkiv Pisum sativum L. // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu. Seriya Biologiya. – 2007. – Vyp.1 (10). – S. 76–84./
- Москалев А.А., Шапошников М.В. Генетические механизмы воздействия ионизирующих излучений в малых дозах. – С-Пб. Наука, 2009. – 137с. /Moskalev A.A., Shaposhnikov M.V. Geneticheskiye mekhanizmy vozdeystviya ioniziruyushchikh izlucheniya v malykh dozakh. – S-Pb. Nauka, 2009. – 137s./
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271с. /Pausheva Z.P. Praktikum po tsitologii rasteniy. – M.: Agropromizdat, 1988. – 271s./
- Савин В.Н. Действие ионизирующего излучения на целостный растительный организм. – М.: Энергоатомиздат, 1981. – 120с. /Savin V.N. Deystviye ioniziruyushchego izlucheniya na tselostnyy rastitel'nyy organizm. – M.: Energoatomizdat, 1981. – 120s./
- Селье Г. На уровне целого организма. – М.: Наука, 1972. – 123с. /Sel'ye G. Na urovne tselogo organizma. – M.: Nauka, 1972. – 123s./
- Серебряный А.М., Зоз Н.Н. Стимулированная репопуляция как основа феноменов антимуtagenеза и адаптивного ответа у растений // Генетика. – 2002. – Т.38, №3. – С. 340–346. /Serebryanyy A.M., Zoz N.N. Stimulirovannaya repopulyatsiya kak osnova fenomenov antimutagenеза i adaptivnogo otveta u rasteniy // Genetika. – 2002. – T.38, №3. – S. 340–346./
- Шестопалова Н.Г., Баева Е.Ю. Радиоадаптивный ответ клеток листовой меристемы инбредных и гетерозисных растений *Helianthus annuus* L. в онтогенезе // Цитология и генетика. – 2007. – Т.41, № 6. – С. 44–49. /Shestopalova N.G., Baeva Ye.Yu. Radioadaptivnyy otvet kletok listovoy meristemy inbrednykh i geterozisnykh rasteniy Helianthus annuus L. v ontogeneze // Tsitologiya i genetika. – 2007. – T.41, № 6. – S. 44–49./
- Ikushima T., Aritomi H., Morista J. Radioadaptive response: Efficient repair of radiation induced DNA damage in adapted cells // Mut. Res. – 1996. – Vol.358. – P. 193–198.
- Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I. et al. Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone // Plant Physiol. – 2004. – Vol.135, №1. – P. 357–363.
- Mikheyev A.N., Guscha M.I., Shilina Y.V. The endogenic and exogenic factors of the realization phenotypic adaptation // In: Equidosimetry – Ecological Standardization and Equidosimetry for Radioecology and Environmental Ecology, ed. By F.Brechignac and G.Desmet. – Springer, 2005. – P. 409–417.

Представлено: О.О.Стасик / Presented by: O.O.Stasyk

Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko

Подано до редакції / Received: 10.01.12