

# АДАПТАЦИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ОБЛУЧЕНИЯ В ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ ЗОНЕ: ОТ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ ДО МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ

А.И. ЕМЕЦ<sup>1</sup>, Р.Я. БЛЮМ<sup>2</sup>, Б.В. СОРОЧИНСКИЙ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины, Киев

<sup>2</sup> Институт биологии Киевского национального университета имени Тараса Шевченко  
E-mail: yemets.alla@gmail.com

*Известно, что наиболее подходящими растительными индикаторными объектами для биомониторинга радиационного загрязнения являются хвойные растения, поскольку они обладают высокой радиочувствительностью. В обзоре кратко рассмотрены ранее накопленные сведения о генетической природе морфологических аномалий у голосеменных растений, индуцированных острым и хроническим облучением в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Поскольку в последнее десятилетие появился еще ряд важных работ, посвященных анализу молекулярно-биологических и молекулярно-генетических последствий воздействия хронического облучения на голосеменные растения, произрастающие в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС, все эти результаты также проанализированы в настоящем обзоре.*

**Ключевые слова:** голосеменные, *Pinus sylvestris*, Чернобыльская АЭС, радиационное загрязнение, облучение, мутации, отбор, экспрессия генов, метилирование ДНК, протеомика, стрессовое воздействие.

Как известно, авария на Чернобыльской АЭС не имеет аналогов в мире ни по общей площади радиоактивного загрязнения, ни по уровням доз, поглощенных различными живыми организмами. Общее количество выбросов продуктов ядерного расщепления, не считая инертных радиоактивных газов, официально оценивается равным  $1,85 \cdot 10^{18}$  Бк [1]. Естественно, что следствием такого беспрецедентно крупномасштабного и к тому же неоднородного загрязнения территорий явились множественные ответы разных представителей флоры и фауны на самых разных уровнях их организации, начиная от молекулярно-генетического и заканчивая целостными экосистемами [2–6]. Этими уникальными обстоятельствами и объясняется сохраняющийся интерес к исследованиям биологических и экологических последствий Чернобыльской катастрофы.

Достаточно давно уже известно, что наиболее подходящими индикаторными живыми объектами для биомониторинга радиационного загрязнения являются хвойные растения, ибо для них показана высокая радиочувствительность, подтвержденная еще много десятилетий тому назад в полевых условиях при воздействии источников гамма-облучения [7–10]. Эффекты воздействия ионизирующей радиации на хвойные растения после Чернобыльской аварии очень последовательно обобщены в работах [2, 11]. Аналогичные закономерности воздействия хронического облучения на голосеменные растения продемонстрированы и на примере пихты твердой (*Abies firma*), произрастающей в зоне высокого радиоактивного загрязнения после аварии на АЭС в Фукусиме [12]. Накопившиеся сведения о молекулярно-биологической природе морфологических аномалий у голосеменных растений, индуцированных хроническим облучением в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС, были описаны ранее в нашем обзоре [13]. Тем не менее в последующие годы появился еще ряд достаточно важных и интересных работ, посвященных анализу молекулярно-биологических и молекулярно-генетических последствий воздействия хронического облучения в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС, что и подтолкнуло нас к написанию этого небольшого обзора.

Как уже неоднократно упоминалось, в районе аварии на Чернобыльской АЭС наиболее мощное и интенсивное острое облучение происходило в период активных ростовых процессов у хвойных растений. Этим обстоятельством и объясняется тот факт, что в условиях взаимодействия с кронами деревьев 60–90 % радионуклидов [14] большая их часть накапливалась в апикальных меристемах и хвое,

© А.И. ЕМЕЦ, Р.Я. БЛЮМ, Б.В. СОРОЧИНСКИЙ, 2016

а  $\beta$ -облучение было преобладающим в поглощаемых дозах. Даже спустя три года после самой аварии радиоактивное загрязнение лесов в 10-километровой зоне вокруг Чернобыльской АЭС составляло величину порядка  $1,45 \cdot 10^5$ – $4,1 \cdot 10^5$  кБк/м<sup>2</sup> [15]. С учетом особенностей пострадиационных последствий для хвойных растений в соответствии с уровнями радиационного поражения было выделено четыре зоны лесов [16].

1. Зона летальных эффектов площадью в 600 га, где поглощенная доза на 1 июня 1986 г. составила 60–100 Гр, соответственно в этой зоне уже вскоре после аварии наблюдалась массовая гибель сосен.

2. Зона сублетальных эффектов площадью в 3800 га, где поглощенная доза составляла 30–40 Гр, что послужило причиной усыхания 40–75 % деревьев. У 90–95 % сосен наблюдался некроз меристем и молодых побегов одновременно с отмиранием верхушек деревьев и подавлением роста.

3. Зона среднего уровня поражения площадью в 11 900 га, где поглощенная доза составляла 5–6 Гр. Для этой зоны характерными признаками являлись подавление роста, частичное опадение хвои на верхушках деревьев и разрушение репродуктивных почек.

4. Зона слабого поражения, покрывающая остальную часть лесов в 30-километровой зоне, где поглощенная доза составляла 0,5–1 Гр. Здесь в некоторых местах проявлялось подавление роста сосен при увеличении количества пустых семян в шишках до 10–12 %.

Детально эффекты острого и хронического облучения на хвойные растения с учетом специфики пострадиационных изменений во всех четырех зонах достаточно детально и последовательно описаны в обзоре [2]. Однако, на наш взгляд, здесь уместно кратко остановиться на основных из них, чтобы была возможность глубже проанализировать природу обнаруженных впоследствии клеточно-биологических, генетических и эпигенетических изменений у изученных голосеменных из зоны Чернобыльской АЭС.

На момент аварии в лесных насаждениях 10-километровой зоны отчуждения доминировала сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) возрастом 30–40 лет [16]. К концу вегетацион-

ного периода 1986 г. у сосен, которые были облучены при абсорбированных дозах 10–60 Гр, все побеги, мужские и женские генеративные органы (стробилы) и большинство покоящихся почек погибли, а в уже сформировавшейся хвое наблюдался частичный некроз [17]. Сосны в зоне сублетальных эффектов не продуцировали семян в течение 5–7 лет [18]. Острое облучение в течение первого года после аварии при поглощенных меристемой деревьев дозах 10–12 Гр и выше приводило к массовой гибели молодых пыльников и шишек, хотя шишки, начало формирования которых приходилось на предыдущий год, развивались до нормального размера при дозах до 25 Гр [19]. Репродуктивный потенциал сосны значительно подавлялся уже при поглощенных дозах 1–5 Гр, что проявлялось в уменьшении количества семян в расчете на шишку и увеличении количества пустых семян [18]. Поскольку шишки сосны развиваются в течение двух лет, а период острого облучения сразу же после аварии пришелся на период микро- и макроспорогенеза, а также гаметогенеза и раннего эмбриогенеза у сосны, нарушения семяпочек наблюдались у двух последовательных поколений. На самом деле обнаруженная при дозах 3,8–5,2 Гр частичная женская стерильность была следствием сниженной выживаемости гаметофита семяпочек, опыленных в 1986 г., и сниженного выживания зародышей семяпочек, опыленных в 1985 г. [20]. При дозах же 7–9 Гр эффекты облучения проявлялись как ингибирование роста ауксибластов и хвои.

Что касается радиочувствительности другого вида хвойных – ели европейской (*Picea abies* L.), то этот показатель был выше, чем у сосны. У деревьев ели в возрасте 25 лет при дозах 8–10 Гр происходила гибель молодых побегов в 1986 г., а у 40-летних деревьев при остром облучении в 1986 г. в дозе 2,5–3 Гр масса побегов уменьшалась на 40 %, а масса 100 иголок – на 50 % [16]. В целом, весной 1987 г. началось восстановление пораженных деревьев как у сосны, так и у пихты, но в течение нескольких лет наблюдалось снижение интенсивности ростовых процессов и развития [2, 16, 21]. Но в целом начало восстановительных процессов сопровождалось массовым появлением выражен-

ных морфологических нарушений: изменении формы и размера иголок, развитием «ведьминых метел», пучков побегов, а также снижением качества семян [13, 16, 17, 19, 22]. Морфологические нарушения были наиболее выражены в апикальной части 10–12-летних сосен (поглощенная доза в этом случае составляла 32–80 Гр хвоей и 8–12 Гр апикальной меристемой). Подобные морфологические нарушения обнаружены и у пихты *A. firma* в зоне высокого радиоактивного загрязнения спустя четыре года после аварии на АЭС в Фукусиме [12].

Изучение различных генетических процессов в растительных популяциях, подвергшихся интенсивному радиоактивному воздействию в зоне отчуждения, началось незамедлительно после Чернобыльской аварии. Можно сказать, что эти работы носили интенсивный характер, и голосеменные были одним из основных объектов таких исследований. К сожалению, они не всегда имели систематический характер и стратегическую цель, что вполне объяснимо с точки зрения физических ограничений и технических сложностей ведения любых работ в 30 км зоне, но в целом главные направления исследований генетических процессов у растений, включая природные популяции хвойных, можно определить как следующие [23]:

- изучение скорости мутационных процессов в растительных популяциях как функция дозовой нагрузки;
- анализ зависимости «доза – эффект» для различных типов генетических нарушений (точечные мутации, митотические и мейотические хромосомные aberrации);
- изучение динамики мутационных процессов в хронически облученных растениях в течение нескольких последовательных поколений;
- анализ микроэволюционных и адаптационных процессов в облученных популяциях растений.

При использовании частоты мутаций ферментных локусов и хромосомных aberrаций проростков и хвои в качестве критерия для оценки генетических эффектов в популяциях сосны в зоне отчуждения установлено, что в 1986 г. для большинства загрязненных участков (при поглощенной дозе внешнего  $\gamma$ -облучения 10–20 Гр) частота мутаций ферментных

локусов была в 4–17 раз, а частота aberrантных клеток в 1,5–7,2 раза выше, чем в контроле [18]. При этом следует отметить, что была обнаружена выраженная экспоненциальная зависимость между уровнями цитогенетических нарушений и частотой мутаций по ферментным локусам, с одной стороны, и уровнями радиационного загрязнения, с другой стороны [18]. Частота мутаций на единицу поглощенной дозы ( $5,3 \cdot 10^{-3}$ ) при низких уровнях загрязнения (185–370 кБк/м<sup>2</sup> для <sup>137</sup>Cs) была в 16 раз выше по сравнению со значением этого же показателя ( $3,2 \cdot 10^{-4}$ ) при высоких уровнях загрязнения (14800–20350 кБк/м<sup>2</sup>). Кроме того, в популяциях сосны, облученных в дозах выше 5 Гр, обнаружена гаметная селекция по некоторым аллелям, что проявлялось в нарушениях гетерозиготных деревьев и изменениях генетической структуры следующих поколений [18]. Геномная нестабильность сосны в условиях хронического облучения в 30-километровой зоне продемонстрирована с помощью полимеразной цепной реакции со случайной амплификацией полиморфной ДНК (RAPD-PCR) [24]. В результате анализа геномной ДНК хвои деревьев, собранной в разных по уровням радиоактивного загрязнения местах, проанализированы генетические дистанции между облученными и контрольными популяциями сосны. Выявлено, что таким образом можно генетически дифференцировать растения в зависимости от их произрастания в местах с разными уровнями хронического облучения.

Проростки из семян *P. sylvestris*, собранных в 1987–1989 гг. в зоне аварии на Чернобыльской АЭС, не проявляли различий по частоте хлорофильных мутаций, хотя некоторые морфологические нарушения были вполне заметны [25]. На протяжении 1987–1990 гг. наблюдалось увеличение количества цитогенетических нарушений в хвое, и этот показатель снижался медленнее, чем уровни загрязнения [26]. В то же время дополнительное  $\gamma$ -облучение семян сосны из контрольных и подвергшихся хроническому облучению популяций приводило к радиоадаптационному эффекту, о чем свидетельствует частота встречаемости aberrантных клеток [18]. Радиоадаптационные эффекты могут быть частично объяснены и результатами

эпигенетических исследований. Так, у деревьев сосны, подвергшихся острому и хроническому облучению, в сравнении с контрольными деревьями были зафиксированы различные образцы метилирования ДНК [27]. Обнаружено, что геномная ДНК у облученных деревьев сосны была существенно гиперметилована. Более того, уровни гиперметилования оказались зависимыми от дозы облучения, поглощенной деревьями. Такое гиперметилование может рассматриваться в качестве защитной стратегии растений, значение которой заключается в предотвращении генетической нестабильности и реорганизации наследственного материала, что позволяет выживать в экстремальных условиях. Обнаруженные закономерности подтверждают незаменимую роль эпигенетических механизмов в формировании ответа растений на радиационное воздействие. Вполне очевидно, что необходимы дальнейшие исследования для того, чтобы проанализировать вовлечение метилирования ДНК, в равной степени как и других эпигенетических механизмов, в сложные процессы радиационного стресса и адаптивных ответов.

Приведенные результаты подтверждают выводы о том, что ионизирующее излучение в Чернобыльской зоне представляет собой сильный мутагенный фактор. Продемонстрирована увеличенная частота мутаций для хвойных, подвергшихся острому или хроническому облучению после аварии. Впоследствии была оценена частота соматических мутаций для сосен (*P. sylvestris* L.), произрастающих на плантациях, которые посажены до и после аварии, по сравнению с контрольными деревьями того же самого происхождения, но произрастающими в местах с природными уровнями радиации [28]. При использовании микросателлитов частота мутаций составила  $2,8 \cdot 10^{-4}$  –  $7,1 \cdot 10^{-4}$  в расчете на локус для популяций деревьев с различными уровнями облучения; в контроле мутации не были обнаружены. В случае же использования метода полиморфизма длины фрагментов амплификации (ПДАФ или AFLP) частота наблюдаемых мутаций составила величины в диапазоне  $3,74 \cdot 10^{-3}$ – $3,99 \cdot 10^{-3}$  и  $1,06 \cdot 10^{-3}$  на локус для деревьев из загрязненных и чистых территорий соответственно. Таким образом, исполь-

зование AFLP-маркеров позволило обнаружить статистически достоверное трехкратное увеличение частоты мутаций. Это подтверждает заключение о том, что радиационное облучение в условиях зоны отчуждения вызывает сильные повреждения геномной ДНК, а AFLP может быть использована как подходящая маркерная система для такого рода анализа. Поэтому метод AFLP был использован этими же авторами для того, чтобы сравнить генетическую вариабельность контрольных деревьев и образцов сосны, подвергшихся облучению высокими дозами в Чернобыльской зоне отчуждения, с выраженными симптомами фенотипического стресса или без них [29]. В качестве кандидатов для селективного ответа идентифицировано 6 % исследованных локусов (15 из 222 локусов). В результате был обнаружен умеренный уровень различий между группами деревьев, демонстрирующих слабый или сильный уровни ответа на высокие уровни облучения.

Вполне закономерно, что растения сосны, проявляющие вследствие острого и хронического облучения морфологические аномалии хвои, нарушения кариотипа и повышенную частоту цитогенетических нарушений [13, 30], должны отличаться от контроля не только особенностями организации генома вследствие проявления генетической нестабильности, но и уровнями экспрессии отдельных генов и синтезируемых белков. Подробности того, как аномальный морфогенез сосны сопровождается значительными метаболическими изменениями в клетках, описаны нами ранее [13]. В продолжение этих исследований были изучены особенности экспрессии генов у карликовой хвои сосны из участков зоны отчуждения, где поглощенная доза составляла 3–5 Гр [31]. При использовании микрочипов, содержащих кДНК 373 генов *P. taeda*, обнаружено 12 генов *P. sylvestris* с пониженными или повышенными уровнями экспрессии. Пять из этих генов, связанные с развитием или ответом на стресс, характеризовались пониженными или повышенными уровнями экспрессии в 1,25–1,7 раза.

Подобные геномные исследования проведены на растениях риса, произрастающих в 2012 г. на высокозагрязненных территориях

вокруг Фукусимы [32]. Несмотря на то, что очень сложно сравнивать такие филогенетически отдаленные объекты, можно все-таки сделать общее заключение, что основными генами, регуляция которых подвержена действию облучения, были гены, вовлеченные в активацию защитных и стрессовых ответов (синтез фенилпропаноидов и клеточная гибель). Показательными также являются результаты по исследованию влияния облучения в зоне Чернобыльской АЭС на уровни экспрессии генов каталазы и глутатионпероксидазы у сосны, поскольку ферменты, кодируемые этими генами, вовлечены в метаболизм антиоксидантов, обеспечивая таким образом защиту растения от оксидативного стресса [33]. Результаты анализа образцов экспрессии генов каталазы у деревьев, получивших высокие дозы облучения, свидетельствуют об увеличении их активности, в то время как для экспрессии генов глутатионпероксидазы отмечена противоположная тенденция.

Несколько ранее продемонстрировано, что клетки карликовой хвои из облученных деревьев характеризуются повышенным уровнем экспрессии генов актина и  $\alpha$ -тубулина [13, 34]. В продолжение работ, выполненных после аварии на АЭС в Фукусиме, у растений риса, подвергшихся интенсивному облучению, в результате протеомного анализа обнаружено 59 белков с повышенным или пониженным содержанием в его клетках [35]. Среди белков с повышенными уровнями синтеза, кроме белков, вовлеченных в стрессовый ответ на воздействие облучения, снова-таки повышенным содержанием характеризовались такие белки цитоскелета, как тубулин. Вполне ожидаемо, что продолжение работ, посвященных протеомному ответу растений на воздействие хронического облучения в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС [35], могло бы позволить получить ряд новых ответов о путях реализации адаптивных механизмов на радиационное облучение и о механизмах регуляции роста и развития хвойных в этих условиях.

Таким образом, результаты работ, выполненных в различное время после Чернобыльской аварии, позволяют все-таки сделать определенные заключения о молекулярно-генетических и клеточных эффектах воздействия острого и хронического облучения на голосо-

менные растения — от увеличенной скорости мутагенеза до тонких механизмов адаптации клеток и растительного организма в целом к такому типу стрессовых воздействий. Конечно же большинство радиационных эффектов, наблюдаемых на хвойных, было явно зависимо от дозы облучения, полученной в первый период после аварии на Чернобыльской АЭС. В первые годы после Чернобыльской катастрофы наблюдалось наиболее выраженное увеличение уровней мутагенеза в популяциях сосны в зоне отчуждения. Более того, в большинстве случаев такая зависимость конечных генетических эффектов носила экспоненциальный характер, а выход мутаций на единицу облучения был выше при низких уровнях облучения и дозовых нагрузках. В последующие годы уменьшение уровней мутаций происходило медленнее, чем снижение уровней облучения. Одновременно происходила адаптация голосеменных к хроническому радиоактивному загрязнению. Следовательно, хроническое радиоактивное облучение может рассматриваться как стрессовый фактор окружающей среды, способный инициировать механизмы природной селекции посредством элиминации радиочувствительных генотипов растений. Среди наиболее значительных механизмов адаптации хвойных к действию повышенных уровней облучения важная роль может принадлежать как эпигенетическим механизмам регуляции экспрессии генов, так и классическим механизмам регуляции генов, которые отвечают за синтез белков, вовлеченных в ответ на стрессовые воздействия и отвечающих за рост и развитие в условиях действия радиационного облучения.

ADAPTATION OF THE GYMNOSPERMS TO THE CONDITIONS OF IRRADIATION IN CHORNOBYL ZONE: FROM MORPHOLOGICAL ANOMALIES TO THE MOLECULAR GENETIC CONSEQUENCES

*A.I. Yemets, R.Ya. Blume, B.V. Sorochinsky*

Institute of Food Biotechnology and Genomics of NAS of Ukraine, Kyiv

Institute of Biology, Kyiv National Taras Shevchenko University

E-mail: yemets.alla@gmail.com

It is known that the most suitable plant indicator targets for radiation pollution biomonitoring are conifers, becau-

se they have high radiosensitivity. In this review are briefly considered previously accumulated information about the genetic nature of morphological abnormalities in gymnosperms, induced by acute and chronic irradiation in the exclusion zone of the Chornobyl nuclear power plant. Since in the last decade appeared additional number of important research results, dedicated to the analysis of molecular biological and molecular genetic effects of chronic irradiation on the coniferous plants growing in the exclusion zone of the Chornobyl disaster, all these results are also analyzed in current review.

АДАПТАЦІЯ ГОЛОНАСІННИХ РОСЛИН  
ДО УМОВ ОПРОМІНЕННЯ  
У ЧЕРНОБИЛЬСЬКІЙ ЗОНІ:  
ВІД МОРФОЛОГІЧНИХ АНОМАЛІЙ  
ДО МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНИХ НАСЛІДКІВ

А.І. Ємець, Р.Я. Блум, Б.В. Сорочинський

Відомо, що найбільш придатними рослинними індикаторними об'єктами для біомоніторингу радіаційного забруднення є хвойні рослини, оскільки їм притаманна висока радіочутливість. В огляді коротко розглянуті раніше накопичені відомості про генетичну природу морфологічних аномалій у голонасінних рослин, індукованих гострим та хронічним опроміненням у зоні відчуження Чернобыльської АЕС. Оскільки за останнє десятиріччя з'явився ще ряд важливих робіт, присвячених аналізу молекулярно-біологічних і молекулярно-генетичних наслідків впливу хронічного опромінення на голонасінні рослини, що ростуть у зоні відчуження Чернобыльської АЕС, всі ці результати також проаналізовані в цьому огляді.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Environmental consequences of the Chernobyl accident and their remediation: twenty years of experience*. Report of the UN Chernobyl Forum Expert Group «Environment» (EGE). Vienna: IAEA; 2006, 166 p.
2. Geras'kin, S.A., Fesenko, S.V., and Alexakhin, R.M., Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident, *Environm. Int.*, 2008, vol. 34, no. 6, pp. 880–897.
3. Kovalchuk, I., Abramov, V., Pogribny, I., and Kovalchuk, O., Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone, *Plant Physiol.*, 2004, vol. 135, no. 1, pp. 357–363.
4. Moller, A.P., and Mousseau, T.A., Biological consequences of Chernobyl: 20 years on, *Trends Ecol. Evol.*, 2006, vol. 21, no. 4, pp. 200–207.
5. Mousseau, T.A., and Møller, A.P., Genetic and ecological studies of animals in Chernobyl and Fukushima, *J. Hered.*, 2014, vol. 105, no. 5, pp. 704–709.
6. Yablokov, A.V., Nesterenko, V.B., and Nesterenko, A.V., *Chernobyl: consequences of the catastrophe for people and the environment*, Boston, 2010, 327 p.
7. Sparrow, A.H., and Woodwell, G.M., Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation, *Radiat. Bot.*, 1962, vol. 2, no. 1, pp. 9–26.
8. Sparrow, A.H., Schairer, L.A., and Woodwell, G.M., Tolerance of *Pinus rigida* trees to a ten-year exposure to chronic gamma irradiation from cobalt-60, *Radiat. Bot.*, 1965, vol. 5, no. 1, pp. 7–22.
9. Ohba, K., Studies on radiosensitivity and induction of somatic mutations in forest trees, *Gamma Field Symp. (Japan)*, 1964, vol. 3, pp. 111–141.
10. Ohba, K., Studies on the radiation breeding of forest trees, *Acta Radiobot. Genet.*, 1971, no. 2, pp. 1–98.
11. Kozubov, G.M., and Taskaev, A.I., The features of morphogenesis and growth processes of conifers in the Chernobyl nuclear accident zone, *Radiat. Biol. Radioecol.*, 2007, vol. 47, pp. 204–223 (in Russian).
12. Watanabe, Y., Ichikawa, K., Kubota, M., Hoshino, J., Kubota, Y., Maruyama, K., Fuma, S., Kawaguchi, I., Yoschenko, V.I., and Yoshida, S., Morphological defects in native Japanese fir trees around the Fukushima Daiichi nuclear power plant, *Sci. Rep.*, 2015, vol. 5, no. art. 13232. doi: 10.1038/srep13232.
13. Sorochinsky, B.V., Molecular-biological nature of morphological abnormalities induced by chronic irradiation in coniferous plants from the Chernobyl exclusion zone: emphasis on a possible role of the cytoskeleton, *Cytol. Genet.*, 2003, vol. 37, no. 2, pp. 49–55.
14. Tichomirov, F.A., and Shcheglov, A.I., Main investigation results on the forest radioecology in the Kyshtym and Chernobyl accident zones, *Sci. Total Environ.*, 1994, vol. 157, no. 1–3, pp. 45–57.
15. Tikhomirov, F.A., Shcheglov, A.I., and Sidorov, V.P., Forests and forestry: radiation protection measures with special reference to the Chernobyl accident zone, *Sci. Total Environ.*, 1993, vol. 137, pp. 289–305.
16. Kozubov, G.M., and Taskaev, A.I., Radiobiology investigations of conifers in region of the Chernobyl disaster (1986–2001). Moscow: PPC, 2002, «Design. Information. Cartography» (in Russian).
17. Arkhipov, N.P., Kuchma, N.D., Askbrant, S., Pasternak, P.S., and Musica, V.V., Acute and long-term effects of irradiation on pine (*Pinus sylvestris*) stands post-Chernobyl, *Sci. Total Environ.*, 1994, vol. 157, no. 1–3, pp. 383–386.
18. Fedotov, I.S., Kal'chenko, V.A., Igonina, E.V., and Rubanovich, A.V., Radiation and genetic consequences of ionizing irradiation on populations of *Pinus sylvestris* L. within the zone of the Chernobyl NPP, *Radiat. Biol. Radioecol.*, 2006, vol. 46, pp. 283–288 (in Russian).
19. Sokolov, V.E., Ryabov, I.N., Ryabtsev, I.A., Kuli-

- kov, A.O., Tikhomirov, F.A., Shcheglov, A.I. et al., Effect of radioactive contamination on the flora and fauna in the vicinity of Chernobyl nuclear power plant, *Sov. Sci. Rev. F Physiol. Gen. Biol.*, 1994, vol. 8, pp. 1–124.
20. Khromova, L.V., Romanovsky, M.G., and Dukharev, V.A., Partial pine sterility in 1986 and 1987 within the zone of Chernobyl accident, *Radiobiology*, 1990, vol. 30, pp. 450–457 (in Russian).
21. Grodzinsky, D.M., and Gudkov, I.N., Radiation injury of the plant in the zone of influence of the accident on Chernobyl Nuclear Power, *Plant. Radiat. Biol. Radioecol.*, 2006, vol. 46, pp. 189–199 (in Russian).
22. Abaturon, Yu.D., Goltsova, N.I., Rostova, N.S., Girbasova, A.V., Abaturon, A.V., and Melankholin, P.N., Some peculiar features of pine radiation damage in the Chernobyl affected region, *Russ. J. Ecol.*, 1991, vol. 22, no. 5, pp. 28–33.
23. Sokolov, V.E., Ryabov, I.N., Ryabtsev, I.A., Tikhomirov, F.A., Shevchenko, V.A., and Taskaev, A.I., Ecological and genetic consequences of the Chernobyl atomic power plant accident, *Vegetatio*, 1993, vol. 109, no. 1, pp. 91–99.
24. Zelena, L., and Sorochinsky, B., Influence of a contaminated environment on the stability of plant genomes, *Genomics for Biosafety in Plant Biotechnology*, IOS Press, 2004, pp. 132–136.
25. Shevchenko, V.A., Abramov, V.I., Kalchenko, V.A., Fedotov, I.S., and Rubanovich, A.V., Genetic consequences of radioactive contamination of the environment caused by the Chernobyl accident for plant populations, *Radiat. Biol. Radioecol.*, 1996, vol. 36, pp. 531–545 (in Russian).
26. Sidorov, V.P., Cytogenetic effect in *Pinus sylvestris* needle cells as a result of the Chernobyl accident, *Radiat. Biol. Radioecol.*, 1994, vol. 34, pp. 847–851 (in Russian).
27. Kovalchuk, O., Burke, P., Arkhipov, A., Kuchma, N., James, S.J., Kovalchuk, I., and Pogribny, I., Genome hypermethylation in *Pinus sylvestris* of Chernobyl – a mechanism for radiation adaption? *Mutat. Res.*, 2003, vol. 529, no. 1–2, pp. 13–20.
28. Kuchma, O., Vornam, B., and Finkeldey, R., Mutation rates in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the Chernobyl exclusion zone evaluated with AFLP and microsatellite markers, *Mutat. Res.*, 2011, vol. 725, no. 1–2, pp. 29–35.
29. Kuchma, O., and Finkeldey, R., Evidence for selection in response to radiation exposure: *Pinus sylvestris* in the Chernobyl exclusion zone, *Environ. Pollut.*, 2011, vol. 159, no. 6, pp. 1606–1612.
30. Zelena, L.B., Sorochinsky, B.V., and Grodzinsky, D.M., Characteristics of the karyotype of tissue of pine (*Pinus sylvestris*) formed morphological abnormalities under conditions of the Chernobyl NPP exclusion zone, *Dop. NAN Ukrainy*, 2002, no. 1, pp. 172–175.
31. Zelena, L., Sorochinsky, B., von Arnold, S., van Zyl, L., and Clapham, D.H., Indications of limited altered gene expression in *Pinus sylvestris* trees from the Chernobyl region, *J. Environ. Radioact.*, 2005, vol. 84, no. 3, pp. 363–373.
32. Hayashi, G., Shibato, J., Imanaka, T., Cho, K., Kubo, A., Kikuchi, S., Satoh, K., Kimura, S., Ozawa, S., Fukutani, S., Endo, S., Ichikawa, K., Agrawal, G.K., Shioda, S., Fukumoto, M., and Rakwal, R., Unraveling low-level gamma radiation-responsive changes in expression of early and late genes in leaves of rice seedlings at litate village, Fukushima, *J. Hered.*, 2014, vol. 105, no. 5, pp. 723–738.
33. Vornam, B., Arkhipov, A., and Finkeldey, R., Nucleotide diversity and gene expression of catalase and glutathione peroxidase in irradiated Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the Chernobyl exclusion zone, *J. Environ. Radioact.*, 2012, vol. 106, pp. 20–26.
34. Sorochinsky, B., and Zelena, L., Is the cytoskeleton involved in the irradiation-induced abnormal morphogenesis of coniferous plants? *Cell Biol. Int.*, 2003, vol. 27, no. 3, pp. 275–277.
35. Hayashi, G., Moro, C.F., Rohila, J.S., Shibato, J., Kubo, A., Imanaka, T., Kimura, S., Ozawa, S., Fukutani, S., Endo, S., Ichikawa, K., Agrawal, G.K., Shioda, S., Hori, M., Fukumoto, M., and Rakwal, R., 2D-DIGE-based proteome expression changes in leaves of rice seedlings exposed to low-level gamma radiation at litate village, Fukushima, *Plant Signal. Behav.*, 2015, vol. 10, no. 12, e1103406.
36. Danchenko, M.M., Klubicova, K., Krivohizha, M.V., Berezhna, V.V., Sakada, V.I., Hajduch, M., and Rashydov, N.M., Systems biology is an efficient tool for investigation of low-dose chronic irradiation influence on plants in the Chernobyl zone, *Cytol. Genet.*, 2016, vol. 50, no. 6, pp. 60–79.

Поступила 08.08.16