

УДК 574.3:504.054:[621.039.7:628.5]

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ОДУВАНЧИКА В ЗОНАХ ХИМИЧЕСКОГО И РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2009 г. В. Н. Позолотина, Е. В. Антонова, В. С. Безель

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: pozolotina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 2.12.2008 г.

Изучена посемейная изменчивость металло- и радиоустойчивости семенного потомства одуванчика (F_1 -поколение) из ценопопуляций, произраставших в течение нескольких десятилетий в градиенте радиоактивного или химического загрязнения. Показано, что семенное потомство из импактной зоны ВУРСа обладало высокой жизнеспособностью, но имело скрытые повреждения, обусловившие высокую чувствительность к дополнительным техногенным воздействиям. У F_1 -поколения из зоны химического загрязнения высокая жизнеспособность семян сочеталась с повышенной устойчивостью к дополнительному воздействию облучением и тяжелыми металлами. Значимых различий в ответах на “привычный” и “новый” факторы провокационного воздействия в выборках из техногенных зон не обнаружено.

Ключевые слова: тяжелые металлы, радиоактивность, ценопопуляции, одуванчик, последствия для потомства, специфичность адаптации.

Пути адаптации живых организмов к разным типам воздействий разнообразны. В них присутствуют как универсальные, так и специфические компоненты, обусловленные природой действующего фактора. Ранее нами (Позолотина и др., 2006) на примере усредненных выборок семенного потомства одуванчика из ценопопуляций, произраставших в течение нескольких десятилетий в градиенте радиоактивного (Восточно-Уральский радиоактивный след – ВУРС) или химического (зона воздействия Нижнетагильского металлургического комбината – НТМК) загрязнения, было установлено, что жизнеспособность семян в равной мере снижалась при усилении техногенного стресса.

Оценка адаптивных возможностей семенного потомства каждой ценопопуляции с помощью провокационного воздействия показала (Позолотина и др., 2006), что фоновая выборка, сформированная вне зоны какого-либо загрязнения, была довольно устойчива к облучению и очень чувствительна к тяжелым металлам. В ценопопуляциях из зон ВУРСа и НТМК проявился одинаковый ответ как на действие “привычного”, так и “нового” факторов. Одной из причин такого сходства могло быть генетическое родство ценопопуляций и обусловленная им универсальность адаптивных реакций. Однако оценка аллозимной структуры выборок одуванчика, произрастающих в условиях химического или радиационного

стресса, а также на фоновой территории, показала (Антонова, Позолотина, 2007), что все ценопопуляции фенотипически уникальны, генезис каждой из них различался. Вероятно, разным был набор растений-родоначальников, потомки которых генетически изменялись, более или менее успешно осваивая территорию.

Другой причиной сходной толерантности к радиационному или химическому провокационному воздействию выборок одуванчика из зон ВУРСа и НТМК можно считать внутривидовый полиморфизм. Причем в каждой ценопопуляции в процессе адаптации к специфическим условиям, возможно, закреплялись разные группы растений: одни из них были устойчивы к радиации, другие – к тяжелым металлам. В этом случае сходство ценопопуляций, испытывающих длительный радиационный или химический стресс, по устойчивости к факторам разной природы свидетельствует о специфичности механизмов устойчивости. Возможна и другая ситуация – одна и та же группа растений в каждой из ценопопуляций обладает повышенной устойчивостью к разным факторам, следовательно, пути адаптации неспецифичны. Проверке этой гипотезы и посвящено данное исследование.

Кроме того, в работе сравнивались отдаленные последствия хронического влияния химического и радиационного факторов, которые определяют жизнеспособность и устойчивость последующего

поколения к провокационным воздействиям. Изучали посемейную изменчивость металло- и радиоустойчивости семенного потомства одуванчика (F_1 -поколение) ценопопуляций из зон ВУРСа и НТМК в сравнении с фоновыми выборками, чтобы выявить особенности формирования потомства в разных по природе техногенных воздействий условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В экспериментах использовали семенное потомство одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) – многолетнего травянистого поликарпика из семейства Asteraceae. Одуванчик – факультативный апомикт, зародыши у него развиваются, как правило, из неоплодотворенных нередуцированных яйцеклеток, без участия отцовских хромосом (Кашин и др., 2005). Следовательно, семена одного растения представляют собой фактически семью или клон. В опытах использовали семенное потомство (F_1 -поколение) 9–10 семей из каждой ценопопуляции (буферная-р и импактная-р из зоны ВУРСа и буферная-м и импактная-м из зоны НТМК), а также 25 семей из фоновой зоны. Семена родительских P -растений, взятых с разных участков, вырастили в полевом опыте на “чистом” выровненном агрофоне до получения следующего урожая. Использование такого метода позволяет получить большое количество генетически однородного материала и максимально сократить вариабельность, связанную с материнским эффектом, т.е. поствоздействием любых токсикантов, которое обычно проявляется в первый год (Maternal Effects ..., 1998).

Подробное описание мест сбора семян P -растений и характеристика загрязнения каждого участка приведены в ранней работе (Позолотина и др., 2006). Здесь лишь отметим, что суммарная токсическая нагрузка превышала фоновый уровень за счет содержания в почвах Pb, Cd, Zn, Cu в буферной зоне НТМК в 8 раз, а в импактной – в 33 раза. В зоне ВУРСа годовые накопленные дозы на плагитропные части растений за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs в буферной зоне составили 28 сГр, а в импактной – 2412 сГр при фоновом уровне 1.4 сГр. Три фоновые ценопопуляции были выбраны в районах, не испытывающих техногенного воздействия.

Эксперимент включал три блока: 1) контроль – семена из разных популяций посемейно выращивали в сосудах, содержащих суспензию “чистой” почвы в дистиллированной воде в пропорциях 1:50; 2) условия аналогичны первому, но семена тех же самых семей перед посевом дополнительно облучали в дозе 250 Гр на γ -установке “Исследователь”; 3) для проращивания по той же схеме использовали почву, в которой содержание Cu, Cd, Pb, Zn в 10 раз превышало контрольный уровень.

Проростки F_1 -поколения культивировали методом рулонной культуры в течение трех недель при постоянной температуре и искусственном освещении, ежедневно рандомизируя и доливая воду в сосуды для восстановления начальных условий разведения. Определяли всхожесть семян, выживаемость проростков, скорость формирования настоящих листьев и длину корней. Сравнивая по ключевым показателям варианты с воздействием тяжелыми металлами (ТМ) или дополнительным облучением (Д) с контролем, определяли металло- и радиоустойчивость каждой семьи во всех исследованных ценопопуляциях. В каждом варианте было по три повторности.

Полученные данные были обработаны статистически с использованием метода R.G. Newcombe (1998) для анализа пропорций и E.B. Wilson (1972) – для независимых выборок. Проверяли следующую нулевую гипотезу $H_0: P_1 - P_2 = 0$, где P_1 и P_2 – сравниваемые пропорции двух выборок. Если нижние и верхние границы 95%-ных доверительных интервалов (CI) для разностей сравниваемых пропорций не охватывали нулевое значение, то различия между выборками считали статистически значимыми (нулевую гипотезу H_0 отвергали на уровне значимости $p = 0.05$). Кроме того, для проверки гипотез использовали одно- и двухфакторный дисперсионный анализ, а также критерий множественных сравнений Шеффе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жизнеспособность семенного потомства. Ранее нами (Позолотина и др., 2006) было установлено, что жизнеспособность семян родительского поколения, сформировавшихся в зонах ВУРСа и НТМК, в градиенте разных типов загрязнения уменьшалась, причем равный эффект поражения был обусловлен увеличением дозы на два порядка величин, а концентрации тяжелых металлов – в пределах одного порядка.

Данные по жизнеспособности семенного потомства F_1 -поколения тех же растений, выращенных на “чистом” агрофоне, приведены в табл. 1. Показатели жизнеспособности трех фоновых ценопопуляций были объединены в единую фоновую выборку, насчитывающую 25 семей. Установлено, что выживаемость и число проростков с настоящими листьями в фоновых выборках значимо отличались от с ценопопуляций из зоны ВУРСа (нижние границы разности пропорций CI варьировали от $-0.1932... -0.1697$ до $0.0052...0.0307$; верхние – от $-0.0988...-0.1360$ до $0.0895...0.1122$) и НТМК (от $-0.2164...-0.1596$ до $-0.1005...-0.1446$). Различия по длине корней между фоновой выборкой и ценопопуляциями из зон радионуклидного и химического загрязнения были незначимы (тест Шеффе, $p = 0.225-0.962$) за исключением буферной ценопопуляции ВУРСа ($p = 0.0019$).

Таблица 1. Оценка жизнеспособности семенного потомства F_1 -поколения из разных ценопопуляций

Показатель	Ценопопуляция				
	Фоновые	ВУРС		НТМК	
		буферная	импактная	буферная	импактная
Выживаемость семенного потомства, %	68.2 (2.0–94.0)	66.4 (47.3–80.7)	84.7 (74.0–90.0)	81.2 (26.3–96.1)	82.5 (57.5–98.0)
Число проростков с листьями, %	38.9 (0–85.7)	33.1 (16.0–45.3)	52.3 (36.0–65.3)	56.3 (15.8–75.0)	57.0 (0–80.0)
Длина корня, мм	19.7	18.0	14.4	19.9	18.8
мода	20	15	10	20	20
медиана	20 (3–120)	18 (3–47)	15 (3–60)	20 (3–48)	20 (3–96)
Объем выборки, шт.	2203	633	1131	1178	1074

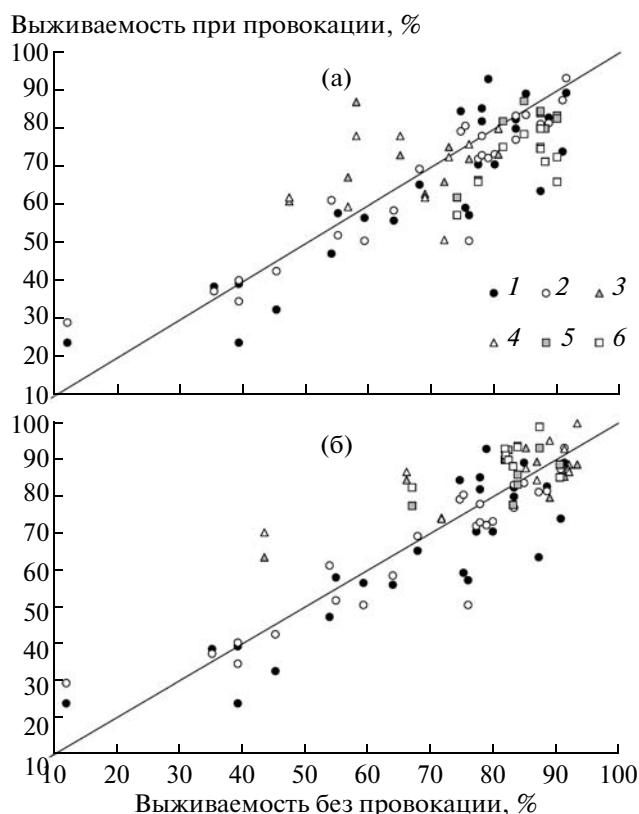
Средние значения не дают полного представления о посемейной изменчивости показателей жизнеспособности в пределах каждой ценопопуляции, поэтому в табл. 1 приведен диапазон их изменчивости. Видно, что в фоновых выборках он значительно шире. В вариантах из зон ВУРСа и НТМК норма реакции вида реализуется в меньшей степени, чем в фоновом. Таким образом, несмотря на то, что P -поколение из зон ВУРСа и НТМК сформировалось в условиях хронического техногенного стресса и было ослабленным (Позолотина и др., 2006), при выращивании на “чистом” агрофоне эти растения дали высококачественное семенное потомство.

Оценка адаптивного потенциала. На следующем этапе выявляли скрытую изменчивость выборок по устойчивости к разным провокационным факторам. Анализируя посемейно разнообразие ответов в каждой ценопопуляции, можно судить о последствиях хронического воздействия, а также о различиях выборок в градиенте загрязнения.

Оценка семей всех изученных ценопопуляций показала, что их устойчивость к провокационному воздействию ТМ и Д примерно одинакова, — значения выживаемости при провокациях существенно не отклоняются от биссектрисы (рис. 1). Прослеживается более широкий диапазон исходной выживаемости в фоновой выборке, но нет принципиальной разницы в проявлении металло- и радиоустойчивости в буферных и импактных выборках зон ВУРСа и НТМК и фоновых. Важно отметить, что по критерию выживаемости проростков резистентность к облучению была подобна их устойчивости к ТМ ($R^2 = 0.76$, $p = 0.00001$, $y = 11.47 + 0.85x$).

Иная картина установлена по показателю, имеющему важное прогностическое значение, — листообразованию. В фоновых выборках отмече-

на устойчивость к дополнительному облучению и в то же время существенная чувствительность к ТМ (рис. 2а). Большинство значений, характеризующих устойчивость семей из зоны ВУРСа, расположены ниже биссектрисы, что свидетельству-

**Рис. 1.** Посемейный анализ выживаемости F_1 -поколения зон ВУРСа (а) и НТМК (б) в условиях провокационного воздействия факторами ТМ и Д.

Выборки: 1, 2 — фоновые ТМ и Д; 3, 4 — буферная ТМ и Д; 5, 6 — импактная ТМ и Д.

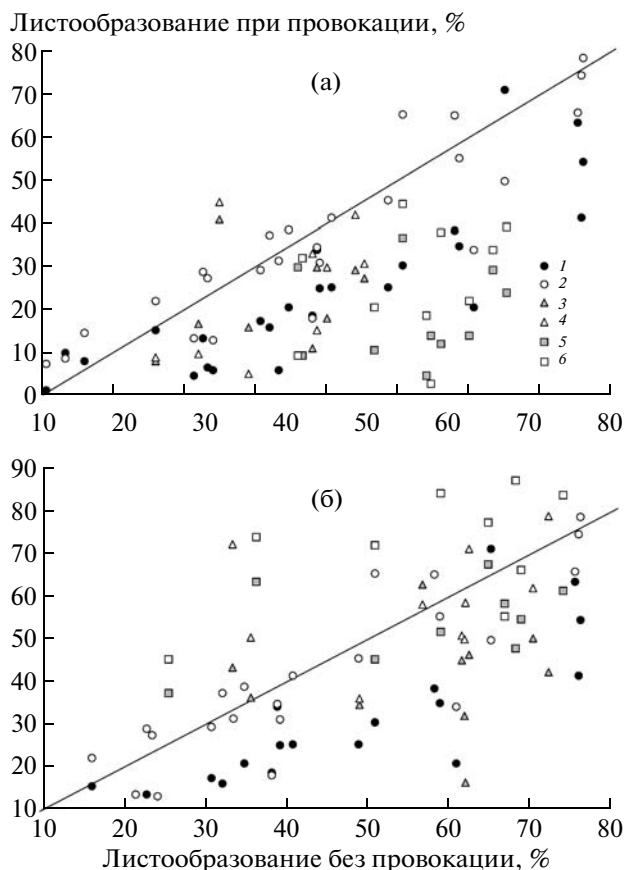


Рис. 2. Посемейный анализ листообразования F_1 -поколения зон ВУРСа (а) и НТМК (б) в условиях провокационного воздействия факторами ТМ и Д (1–6 см. на рис. 1).

ет о существенном подавлении ростовых процессов при провокации обоими факторами. Напомним, что подобная закономерность ранее была установлена для родительского поколения (Позолотина и др., 2006).

В выборках из зоны НТМК по данному критерию наблюдается большое разнообразие ответов на провокационное воздействие: семьи из буферной зоны демонстрируют примерно такую же реакцию, как и фоновые, а большинство семей импактной зоны оказалось весьма устойчиво к дополнительному облучению (см. рис. 2б). Аналогичные выводы можно сделать при анализе показателя “длина корня”, хотя в семьях из импактной зоны НТМК различия с фоновыми выборками выражены слабее.

Сравнение эффективности действия двух провокационных факторов (ТМ и Д) показало, что дополнительное воздействие ТМ подавляло процессы роста сильнее, чем облучение, как для выборок из зоны ВУРСа, так и для выборок из зоны НТМК (рис. 3).

По доле семей в каждой выборке, устойчивых к “привычному” и “новому” факторам, можно

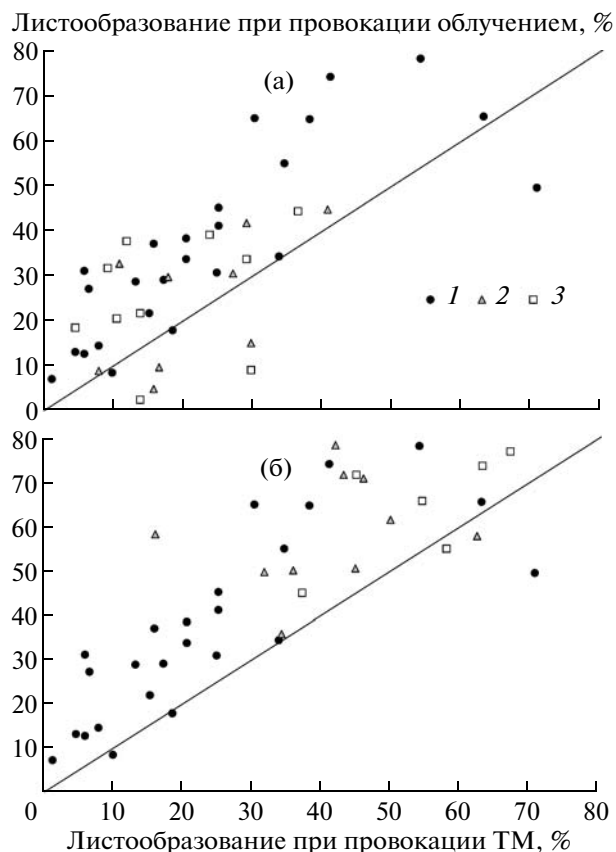


Рис. 3. Сравнительная эффективность воздействия ТМ и облучением выборок из зон ВУРСа (а) и НТМК (б). Выборки: 1 – фоновые, 2 – буферная, 3 – импактная.

оценить специфичность или универсальность механизмов адаптации в популяциях из зон радиоактивного и химического загрязнения. Дополнительное воздействие разными по природе факторами может вызывать следующие типы ответов: 1) потомки отдельной семьи устойчивы и к Д, и к ТМ; 2) потомки чувствительны к действию обоих факторов; 3) потомки чувствительны к Д, но устойчивы к ТМ; 4) потомки чувствительны к ТМ, но устойчивы к Д. Условно семьи разделили именно на такие группы (табл. 2). Эффект угнетения от какого-либо провокационного воздействия считали достоверным при 5%-ном уровне значимости отличий. Семьи, у которых наблюдали отсутствие угнетения или стимуляцию роста, объединяли в другую группу. Ответ оценивали по выживаемости проростков, скорости листообразования и длине корней, пересчитав предварительно абсолютные значения в % к собственному контролю без воздействия.

Данные по выживаемости проростков (см. табл. 2) показывают, что при провокации в фоновых выборках представлены большое разнообразие ответных реакций и отсутствие явного

Таблица 2. Доли семей с разными типами ответа на провокационное воздействие тяжелых металлов (ТМ) и облучения (Д) у одуванчика из разных ценопопуляций

Ценопопуляция	Тип ответа на провокационное воздействие*			
	ТМ “–” Д “–”	ТМ “+” Д “–”	ТМ “+” Д “+”	ТМ “–” Д “+”
Выживаемость проростков				
Фоновые	0.32	0.20	0.36	0.12
Буферная-р	0.22	–	0.56	0.22
Импактная-р	0.60	0.40	–	–
Буферная-м	–	0.10	0.70	0.20
Импактная-м	–	0.11	0.78	0.11
Число проростков с настоящим листом				
Фоновые	0.40	0.04	0.16	0.40
Буферная-р	0.78	–	0.11	0.11
Импактная-р	1.00	–	–	–
Буферная-м	0.50	–	0.30	0.20
Импактная-м	0.11	–	0.33	0.56
Длина корней				
Фоновые	0.36	0.32	0.20	0.12
Буферная-р	0.33	0.56	–	0.11
Импактная-р	0.80	–	0.10	0.10
Буферная-м	0.20	0.10	0.60	0.10
Импактная-м	0.11	0.22	0.56	0.11

* Если от провокационного воздействия эффект угнетения более чем 5%, то тип ответа “–”, если угнетения нет или есть стимуляция, то ответ “+”.

доминирования какого-либо эффекта. Подобное заключение можно сделать и по ростовым показателям – скорости формирования листьев и длине корней.

Для буферных выборок из зон ВУРСа и НТМК невозможно сделать однозначного вывода. Судя по выживаемости проростков, в группе была велика доля семей, где ни один из провокационных факторов не вызвал эффекта подавления, однако оба фактора задержали процесс формирования листьев в большей части семей. По критерию длины корней в буферной выборке НТМК угнетение отсутствовало при действии обоих провокационных факторов в 60% семей, а в буферной выборке ВУРСа более половины семей были угнетены в ответ на “привычный” фактор (облучение) и не реагировали на действие ТМ.

В импактной ценопопуляции из зоны ВУРСа по всем трем критериям преобладала доля семей с эффектом подавления на оба типа воздействий, кроме того, оставшиеся семьи не проявили устойчивости к “привычному” фактору (см. табл. 2). Эти данные свидетельствуют о том, что адаптивный потенциал у F_1 -поколения из импактной зо-

ны ВУРСа значительно ниже, чем у потомства других ценопопуляций. Обращает на себя внимание явное несоответствие высокой жизнеспособности семенного потомства (см. табл. 1) и его устойчивости к неблагоприятным факторам (см. табл. 2). Вероятно, длительное произрастание в зоне радиоактивного загрязнения индуцирует у растений скрытые повреждения, которые передаются потомкам и проявляются в условиях дополнительного стресса.

Иная картина обнаружена в импактной выборке НТМК (см. табл. 2): в большей доле семей выживаемость проростков и скорость роста корней не снизились как при действии ТМ, так и облучения. По критерию листообразования в этой выборке устойчивость к привычному фактору обнаружена только у 33% семей. В целом можно заключить, что выращивание на “чистом” агрофоне сняло отрицательные последствия химического стресса, отмеченные ранее по низкой жизнеспособности P -растений зоны НТМК. Высокие показатели выживаемости проростков F_1 -поколения сочетаются с устойчивостью к провокационным воздействиям разных факторов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании представленных выше данных можно судить о степени специфичности путей адаптации ценопопуляций к факторам разной природы. В импактной ценопопуляции одуванчика из зоны ВУРСа адаптивный потенциал F_1 -поколения настолько низок, что практически все семьи демонстрируют повышенную чувствительность как к облучению, так и к ТМ. В импактной ценопопуляции НТМК большинство семей оказалось устойчивым к обоим провокационным факторам. Доля семей, у которых проявилась устойчивость только к “привычному” фактору, во всех ценопопуляциях из техногенных зон была очень мала. Таким образом, у потомков одуванчика из зон ВУРСа и НТМК устойчивость к одному техногенному фактору коррелирует с устойчивостью к другому.

Тем не менее специфика отдаленных последствий от действия факторов разной физической природы выявляется очень отчетливо. Семьи одуванчика, родительское поколение которых испытывало длительный радиационный стресс (импактная популяция ВУРСа), продуцируют потомство, несущее скрытые нарушения. Так, доля семей, у которых в результате дополнительного воздействия как ТМ, так и облучения отмечено угнетение роста проростков, достигает 0.8–1. Эти нарушения, по-видимому, генетически обусловлены, поскольку предварительное выращивание растений на “чистом” агрофоне не смогло их нивелировать.

В то же время семьи, родоначальники которых сформировались в условиях химического загрязнения (импактная зона НТМК), после выращивания на “чистом” агрофоне дали семенное потомство не только с высокой жизнеспособностью, но устойчивое к дополнительным нагрузкам разных техногенных факторов. Следовательно, у F_1 поколения из зон радиоактивного и химического загрязнения выявлены противоположные ответы на провокационное воздействие ТМ и Д. При этом необходимо отметить, что как в выборках ВУРСа, так и в выборках НТМК нарушен гомеостаз растений, металло- и радиоустойчивость потомства из этих зон отличаются от фоновой.

По-видимому, причины различий толерантности потомства из разных зон кроются в механизмах действия тяжелых металлов и радиации. Мутагенное действие ионизирующих излучений установлено давно. Доказано (Гродзинский, 1989; Дубинин, 2000), что при облучении в клеточных ядрах возрастает частота мутаций, хромосомных aberrаций, изменений в экспрессии генов. Кроме того, установлен эффект радиационно-индуцированной геномной нестабильности в клетках, которая передается их дальним потомкам, приводя к повышению частоты мутаций и хромосом-

ных aberrаций на протяжении 30–100 поколений (Дубинин, 2000; Мазурик, Михайлов, 2001; Литгл, 2007). По молекулярным механизмам ДНК-немишенные эффекты отличаются от процессов, проходящих в облученном ядре. Эти эффекты, по-видимому, связаны с изменениями в генной экспрессии, в частности опосредуются регуляторным влиянием на окислительный метаболизм (Спитковский, 1992; Little, 1998; Mothersill, Seymour, 1998; Morgan, 2003; Shao et al., 2004).

Токсическое действие ТМ на клетки обусловлено их способностью связывать белки, аминокислоты, замещать близкие по физико-химическим свойствам ионы металлов в ферментах (Евсеева и др., 2005; Geras'kin et al., 2005). Помимо токсического эффекта, при низких концентрациях выявляется мутагенное действие ТМ, которое является косвенным, поскольку ТМ снижают эффективность систем репарации повреждений ДНК (Li, Rossman, 1989; Steinkellner et al., 1998; Rogstad et al., 2003). Особо следует отметить способность ТМ генерировать активные формы кислорода в клетках, что также может увеличивать генетический груз (Murnane, 1995; Waisberg et al., 2003).

Эффекты, установленные на клеточном уровне, невозможно просто аппроксимировать на организмы и популяции. Каждый уровень обладает множественными барьерами, на которых происходит отбор неполноценных клеток или организмов: то, что на одном уровне организации представляется потерей надежности, на более высоком уровне является необходимым условием для сохранения и передачи потомству полноценной генетической информации. Однако данные (Дубинин, 2000) свидетельствуют о том, что все существующие барьеры не гарантируют полной ликвидации изменений, индуцированных техногенными факторами. Так, нами (Позолотина, 2003) было показано, что последствия однократного облучения семян одуванчика проявляются в череде пяти поколений, изменяя жизнеспособность, мутабельность и радиоустойчивость потомков.

Представленные в данной работе результаты свидетельствуют о том, что генетические повреждения, индуцированные у родителей хроническим облучением ценопопуляций, по-разному проявляются у потомков. При уровне загрязнения на два порядка величин выше естественного радиационного фона растения производят потомство с высокими выживаемостью и скоростью роста, но несущее скрытые повреждения, которые проявляются в сниженной устойчивости к дополнительным техногенным факторам.

В зоне химического загрязнения влияние на растения определяется в основном токсическим действием ТМ, так как эта составляющая нивелируется после выращивания растений на “чистом”

агрофоне. При этом у потомков большинства семей проявляется повышенная устойчивость к провоцирующим факторам разной природы, что свидетельствует о нарушении гомеостаза растений и может быть результатом отбора резистентных особей.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 07-04-96098 и № 07-05-00070.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова Е.В., Позолотина В.Н.* Особенности аллозимной структуры ценопопуляций одуванчика в условиях радионуклидного и химического загрязнения // *Экология*. 2007. № 5. С. 355–361.
- Гродзинский Д.М.* Радиобиология растений. Киев: Наук. думка, 1989. 384 с.
- Дубинин Н.П.* Радиационный и химический мутагенез. М.: Наука, 2000. 465 с.
- Евсеева Т.И., Белых Е.С., Майстренко Т.А.* Закономерности индукции цитогенетических эффектов у растений при действии тяжелых металлов // *Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2005. № 1. С. 2–11.
- Кашин А.С., Анфалов В.Э., Демочки Ю.А.* Исследование аллозимной изменчивости в половых и апомиктичных популяциях *Taraxacum* и *Pilosella* (Asteraceae) // *Генетика*. 2005. Т. 41. № 2. С. 203–215.
- Литтл Д.Б.* Немишенные эффекты ионизирующих излучений: выводы применительно к низкодозовым воздействиям // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2007. Т. 47. № 3. С. 262–272.
- Мазурик В.К., Михайлов В.Ф.* Радиационно-индуцируемая нестабильность генома: феномен, молекулярные механизмы, патогенетическое значение // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2001. Т. 41. Вып. 3. С. 272–289.
- Позолотина В.Н.* Отдаленные последствия действия радиации в чередующихся поколениях у растений-апомиктов // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2003. Т. 43. № 4. С. 462–470.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С.* и др. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному радиационному и химическому воздействию // *Экология*. 2006. № 6. С. 440–445.
- Спитковский Д.М.* Концепция действия малых доз ионизирующих излучений на клетки и ее возможные приложения к трактовке медико-биологических последствий // *Радиобиология*. 1992. Т. 32. Вып. 3. С. 382–400.
- Geras'kin S.A., Kim J., Dikarev V.G.* et al. Cytogenetic effects of combined radioactive (^{137}Cs) and chemical (Cd, Pb, and 2,4-D herbicide) contamination on spring barley intercalary meristem cells // *Mutation Research*. 2005. V. 586. 147–159.
- Li J. H., Rossman T.G.* Inhibition of DNA ligase activity by arsenite: a possibility mechanism of its comutagenesis // *Mol. Toxicol.* 1989. V. 2. P. 1–9.
- Little J.B.* Radiation-induced genomic instability // *Int. J. Radiat. Biol.* 1998. V. 74. № 6. P. 663–671.
- Maternal Effects as Adaptations.* Eds. T.A. Mousseau, C.W. Fox. New York – Oxford: Oxford University Press, 1998. 375 p.
- Morgan W. F.* Non-targeted and delayed effects of exposure to ionizing radiation: I. Radiation-induced genomic instability and bystander effects in vitro // *Radiation Res.* 2003. V. 159. P. 567–580.
- Mothersill C., Seymour C.B.* Mechanisms and implications of genomic instability and other delayed effects of ionizing radiation exposure // *Mutagenesis*. 1998. V. 13. № 5. P. 421–426.
- Murnane J.P.* Role of induced genetic instability in the mutagenic effects of chemicals and radiation // *Cell*. 1995. V. 81. № 1. P. 139–148.
- Newcombe R.G.* Interval estimation for the difference between independent proportions: comparison of eleven methods // *Statistics in Medicine*. 1998. V. 17. P. 873–890.
- Rogstad S.H., Keane B., Collier M.H.* Minisatellite DNA mutation rate in dandelions increases with leaf-tissue concentrations of Cr, Fe, Mn and Ni // *Environ. Toxicol. Chem.* 2003. V. 22. № 9. P. 2093–2099.
- Shao C., Folkard M., Michael B.D., Prise K.M.* Targeted cytoplasmic irradiation induces bystander responses // *Proc. Natl. Acad. USA*. 2004. V. 101. № 37. P. 13495–13500.
- Steinkellner H., Mun-Sik K., Helma C.* et al. Genotoxic effects of heavy metals: comparative investigation with plant bioassays // *Environ. Mol. Mutagenesis*. 1998. V. 31. P. 183–191.
- Waisberg M., Joseph J., Hale D.* et al. Molecular and cellular mechanisms of cadmium carcinogenesis // *Toxicol.* 2003. V. 192. № 2–3. P. 95–117.
- Wilson E.B.* Probable inference, the law of succession and statistical inference // *J. Am. Stat. Assoc.* 1972. V. 22. P. 209–212.