

УДК 574.3:577.34:623.772:581.19:581.543

ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕАКЦИЙ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ: ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ АДАПТАЦИИ К АБИОТИЧЕСКОМУ СТРЕССУ

Е. В. Антонова, Н. С. Шималина, В. Н. Позолотина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Проанализированы современные данные об изменяющихся во времени отдаленных последствиях действия ионизирующей радиации у растений. Оценка радиобиологических эффектов основана на анализе данных о мощности поглощенной дозы и концепции референтных видов (Публикация 108 МКРЗ). Выделены основные направления, необходимые для разработки методологии наблюдений за состоянием популяций во времени: 1) оценка трансгенерационных эффектов у растений из зон радиоактивного загрязнения после снятия стресса; 2) изучение многолетней динамики качества семенного потомства для оценки взаимодействия факторов радиационной и нерадиационной природы; 3) сравнение сезонных (внутригодовых) ритмов физиологического и биохимического статуса семенного потомства, сформировавшегося в зоне загрязнения и за ее пределами. Анализ данных позволяет установить некоторые закономерности формирования адаптивных реакций растений во времени при сочетанном воздействии факторов разной природы, что необходимо для усовершенствования принципов экологического нормирования, разрабатываемых в области радиационной безопасности.

Ключевые слова: растения, окислительный стресс, метеоусловия, трансгенерационные эффекты, биохимический статус, многолетние и сезонные ритмы.

1. Введение

Глобальное загрязнение биосферы искусственными радионуклидами произошло в XX в. в результате испытаний ядерного оружия и развития ядерных технологий. Начальные этапы создания предприятий ядерно-топливного цикла и развитие атомной отрасли на территории СССР характеризовались рядом аварий и инцидентов, которые привели к обширному загрязнению долгоживущими радионуклидами природных экосистем [1]. Одной из первых в истории атомной отрасли СССР была авария на ПО «Маяк» в 1957 г., в результате которой сформировался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) [2–4]. Авария на Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) в 1986 г. привела к самому масштабному радиоактивному загрязнению Северного полушария [5–7]. Авария на АЭС Фукусима-1 (ФАЭС) в 2011 г. стала причиной загрязнения, в основном экосистем Японии и акватории Тихого океана [8].

В зонах радиационных аварий и инцидентов популяции растений в течение многих поколений существуют в условиях хронического облучения, поэтому такие территории служат уникальными полигонами для изучения отдаленных биологических эффектов и адаптивных ответов, позволяющих растениям стабильно существовать в условиях загрязнения [5, 9]. Для оценки хронического действия ионизирующего излучения на наземные экосистемы Международная комиссия по радиологической защите определила несколько референтных групп растений. Эталонном древесных растений выбрана сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), а

травянистых видов – дикорастущие злаки, похожие на ячмень (*Hordeum vulgare* L.) [10]. На современном этапе развития радиобиологии очевидно, что для выявления более широкого спектра возможных адаптивных реакций растений на хроническое облучение важно расширить список исследованных видов [4].

В природных популяциях, испытывающих техногенный стресс, комплекс абиотических и биотических факторов может оказывать модифицирующее влияние на проявление биологических эффектов, индуцированных техногенным воздействием [11–13]. К таким модификаторам можно отнести погодные условия, влияние которых особенно актуально оценивать в условиях изменения климата. Кроме того, хроническое воздействие малых доз радиации может вызывать специфические эффекты, которые проявляются не только у облученных организмов, но и их потомков [14–16].

Цель настоящей работы – обобщение литературных данных по многолетним наблюдениям и экспериментальным оценкам отдаленных последствий действия радиации на растения и их сообщества. Анализ состояния природных сообществ в зонах радиоактивного загрязнения позволяет прогнозировать судьбу популяций во времени и пространстве.

2. Материалы и методы

Проведен анализ 130 публикаций, доступных в открытой печати. Статья построена по типу описательного обзора и не содержит элементы мета-анализа.

3. Результаты

На современном этапе развития радиационной биологии особое внимание уделяется изучению влияния малых доз радиации на растения, поскольку в зонах загрязнения спустя десятилетия после аварий дозы формируются в основном за счет радионуклидов с периодом полураспада около 30 лет [12, 17, 18]. В настоящее время проводятся исследования, в которых рассматриваются разные аспекты влияния хронического облучения на растения в зонах радиоактивного загрязнения, сформировавшихся в результате крупнейших аварий на предприятиях атомной промышленности: ЧАЭС [19–23], ФАЭС [24–29], ПО «Маяк». На территории ВУРСа продолжается наиболее длительное изучение биологических эффектов в популяциях растений [4, 11, 30–35].

3.1 Трансгенерационные эффекты

Трансгенерационные эффекты, или ответные реакции, проявляющиеся в ряде поколений у потомков, которые не испытывали стресс, но произошли от родителей после воздействия на них тех или иных абиотических факторов (облучение, тяжелые металлы, наночастицы, осмотический и солевой стресс, недостаточность микроэлементов, низкие или высокие температуры и т. д.), были исследованы у разных групп живых организмов: бактерий [36], растений [16, 37–47], нематод [48, 49], насекомых [50–52], ракообразных [53], рыб [54], млекопитающих [55, 56] и человека [57].

Одной из форм адаптивной трансгенерационной пластичности является материнский эффект. Он возникает, когда фенотип матери или среда, в которой она находится, влияют на фенотип ее потомства сверх прямого влияния передаваемых генов (наследственная компонента) [58, 59]. Формирование этого эффекта в первую очередь связано с тем, что зигота развивается на материнском растении и яйцеклетки уже содержат некоторый запас питательных веществ и специфических метаболитов (активных форм кислорода, играющих сигнальную роль, фитогормонов, микроРНК и

др.), способствующих устойчивости потомства [58]. Другим вариантом трансгенерационных изменений является отпечаток стресса или стрессовый импринтинг (*stress imprint*) [14], описывающий феномен устойчивого изменения метаболизма под воздействием различных факторов, который проявляется у растения в дальнейшем ходе его жизненного цикла, а также у его потомков.

Помимо наследственной компоненты, закрепившейся в популяции вследствие отбора, трансгенерационные эффекты имеют и ненаследственную (эпигенетическую) составляющую [15, 60–62], поскольку выявлена их существенная роль в процессе адаптации организмов к стрессовым воздействиям, в т. ч. к повышенному радиационному фону [63]. К эпигенетическим механизмам трансгенерационных эффектов относится метилирование ДНК, модификации гистонов, РНК-опосредованные модификации (например, некодирующие РНК) и т. д. [64]. Повышение уровня полногеномного метилирования в результате радиационного воздействия (13,23 сЗв/ч) было выявлено у F₇ сои, культивируемой в зоне ЧАЭС [20], а также у произрастающих там же резушки *Arabidopsis thaliana* [65] и сосны *Pinus sylvestris* [66, 67]. В подобных случаях гиперметилирование можно рассматривать как реакцию на стресс и общий защитный механизм растений, который предотвращает геномные перестройки [65].

3.2 Антиоксидантный статус растений

Ионизирующее облучение приводит к усилению образования активных форм кислорода (АФК), что способствует формированию окислительного стресса у живых организмов. Поэтому особую роль в устойчивости растений к радиационному воздействию играет эффективность работы системы антиоксидантной защиты [68–75]. В качестве маркеров окислительного стресса используется содержание реактивных продуктов тиобарбитуровой кислоты, основным из которых является малоновый диальдегид (MDA), образующийся как вторичный продукт перекисного окисления липидов [76]. Повышение содержания MDA в тканях растений было показано в лабораторных экспериментах при хроническом облучении (гамма-облучение в дозе 50 Гр в течение 2–4 недель) пшеницы *Triticum aestivum* L. [77] и после острого облучения семян маша *Vigna mungo* L. в дозе 1200 Гр [78]. Повышение содержания MDA было отмечено в хвое *P. sylvestris* при мощности поглощенной дозы 66,6 мГр/год [74], пастушьей сумки (1,5 мкГр/ч), клевера *Trifolium repens* (5–5,5 мкГр/ч) и одуванчика *Taraxacum officinale* (8 мкГр/ч) [79], длительное время произрастающих в зоне влияния аварии на ЧАЭС. Однако в некоторых исследованиях в условиях хронического облучения не было обнаружено различий между импактными и фоновыми выборками по содержанию MDA, например, у резушки *A. thaliana* в лабораторном эксперименте (81–2336 мкГр/ч) [80], у ольховника *Duschekia fruticosa*, произрастающего на отвалах урановой руды (мощность экспозиционной дозы 150 мкГр/ч) [81] и водосбора *Aquilegia vulgaris* (мощность поглощенной дозы 8–12,5 мкГр/ч) [79]. Эти различия могут быть связаны с активацией системы антиоксидантной защиты (АОС).

Усиление работы АОС в условиях облучения выражается в повышении активности некоторых ферментов, в первую очередь супероксиддисмутазы (SOD), пероксидазы (POD) и каталазы (CAT) [75]. Так, у ковыля *Stipa capillata*, произрастающего на территории Семипалатинского испытательного полигона (СИП), при мощности дозы 5,4–25 мкГр/ч увеличение активности SOD, POD и CAT было ассоциировано с повышением радиорезистентности к острому облучению [69]. У *A. thaliana*, произрастающей в зоне отчуждения ЧАЭС, в побегах увеличивалась активность гваякол-POD; активность CAT и аскорбат-POD значительно снижалась с увеличением мощности дозы от 0,48 до 6,8 мкГр/ч [73]. У следующего поколения, выращенного в лабораторных условиях после снятия окислительного стресса, не

было выявлено различий с контролем по активности антиоксидантных ферментов [82]. У *P. sylvestris* из зоны ЧАЭС и фоновых территорий различия в активности SOD и CAT отсутствовали, в то время как активность POD снижалась с увеличением дозовой нагрузки (33,1–38,6 мГр/год) [74]. В то же время в зоне ВУРСа у подорожника *Plantago major* (19,1–157,1 мГр/ч) наблюдался прооксидантный сдвиг – повышение активности SOD и CAT по сравнению с фоновыми растениями [34]. Было также показано, что в популяциях *P. sylvestris* из зоны ЧАЭС частота мутаций в локусах, кодирующих ферменты антиоксидантной системы, значимо превышает контрольный уровень и возрастает вместе с дозой, поглощенной генеративными органами растений (33,1–38,6 мГр/год) [83]. Однако у *A. thaliana*, облучаемой в лабораторном эксперименте (81–2336 мГр/ч), изменений в активности ферментов АОС не наблюдалось [80].

В поддержании гомеостаза участвуют и другие компоненты АОС, в т. ч. низкомолекулярные антиоксиданты (НМАО) [74, 84]. Так, у дескурайнии *Descurainia sophia* и клоповника *Lepidium apetalum* наблюдалась положительная зависимость между выживаемостью проростков и содержанием НМАО [85], а у костреца *Bromus inermis* – отрицательная [86]. При этом содержание НМАО в проростках *B. inermis* из хронически облучаемых выборок было выше, чем из фоновых [86]. Однако у *P. sylvestris* из зоны ЧАЭС роста концентрации НМАО от увеличения дозы облучения не наблюдалось [74]. Таким образом, интенсивность окислительного стресса и модуляция работы АОС определяется не только интенсивностью радиационной нагрузки, но и особенностями каждого вида.

3.3 Межгодовая изменчивость качества семенного потомства растений

К настоящему времени накоплен колоссальный полевой и экспериментальный материал по оценке действия ионизирующей радиации на биоту [9, 12, 17, 75, 87–89]. Однако, несмотря на это, проблема далека от завершения. Это связано с тем, что в ходе исследований выявляются новые факторы, способные модифицировать радиобиологические эффекты. В природных экосистемах воздействие техногенного загрязнения на популяции растений сопряжено с влиянием всей совокупности биотических и абиотических факторов, при этом могут наблюдаться синергические, антагонистические и аддитивные эффекты [11, 17, 90, 91]. Так, краткосрочные, выполняемые в течение 1–2 лет исследования не могут выявить роль погодных условий при проявлении радиобиологических эффектов. Кроме того, эффекты, которые были выявлены в отдельные годы, требуют подтверждения или опровержения в дальнейших исследованиях.

В зоне влияния ЧАЭС было показано, что организмы в их естественной среде обитания были более чувствительны к радиации, чем в условиях контролируемых экспериментов [92]. Подобные противоречия часто объясняются способностью погодных условий (температура, осадки и их соотношение) оказывать модифицирующее действие на радиобиологические эффекты [11, 12, 31]. При этом фоновые и импактные популяции растений, как было показано на примере пустырника *Leonurus quinquelobatus* из зоны ВУРСа, могут демонстрировать разные физиологические отклики при действии одного и того же климатического фактора [31]. Так, для импактных популяций при дефиците осадков была характерна низкая радиоустойчивость. Эти данные согласуются с исследованиями, проведенными на разных по радиоустойчивости сортах яровой пшеницы: повреждающий эффект радиации усиливался в засушливый период вегетации [93]. Прохладные и избыточно увлажненные условия формирования семян приводили к снижению жизнеспособности семенного потомства пшеницы *T. aestivum*, однако после дополнительного облучения была отмечена стимуляция роста и развития проростков. Кроме того, такие условия индуцировали увеличение доли аномальных проростков

относительно оптимальных погодных условий [94]. Вероятно, в условиях хронического облучения выборки становятся более чувствительными и лабильными к любым изменениям окружающей среды, а в результате взаимодействия техногенного фактора и погодных условий возникают синергические эффекты.

У одуванчика *Taraxacum officinale* из зоны ВУРСа за 14 лет наблюдений отмечен эффект гормезиса в год с наиболее благоприятным температурным режимом и экстремальное снижение качества семян в год с низкими температурами и избыточными осадками, при этом в фоновых популяциях показатели не выходили за рамки обычных межгодовых колебаний, то есть были в пределах нормы реакции [11]. Однако у *B. inermis* из зоны ВУРСа не было выявлено значимого влияния исследованных погодных-климатических факторов на качество семенного потомства, поскольку межгодовая изменчивость показателей жизнеспособности в импактных выборках в два-три раза превышала фоновый уровень [86]. Увеличение диапазона изменчивости разных признаков у растений в условиях действия малых доз радиации является одним из проявлений нестабильности генома, способной порождать разнонаправленные эффекты при взаимодействии облучения с другими экологическими факторами [11]. У сосны *P. sylvestris* из зоны ЧАЭС было показано, что семена характеризуются высокой межгодовой изменчивостью жизнеспособности, которая во многом определяется погодными условиями, при этом значительного эффекта взаимодействия между облучением в малых дозах и погодными условиями не было обнаружено [91].

Многолетние исследования *L. quinquelobatus* из зоны ВУРСа [31] показали значимое влияние погодных условий предыдущего вегетативного сезона на качество семян следующего сезона. Аналогичные данные приводятся и для одуванчика из зоны химического загрязнения: была показана отрицательная связь между осадками сентября – октября прошлого года и числом цветоносов в текущем сезоне [95]. Также отмечена отрицательная связь между фитомассой травянистых растений и осенними осадками для фоновых сообществ и положительная связь – для импактных ценозов [96]. В целом высокие температуры и водный стресс в период созревания увеличивали всхожесть семян *A. thaliana* [97].

Исследования отдаленных последствий хронического облучения на растения в зоне ВУРСа [11, 30, 31, 86, 98, 99] и в зоне ЧАЭС [91, 100, 101] свидетельствуют о том, что погодные факторы играют ключевую роль при формировании качества семенного потомства. В работе [91] показано отсутствие корреляции между уровнем радиационной нагрузки и долей abortивных семян, а также всхожестью семян сосны в зоне ЧАЭС. Однако высокая эффективная температура и низкое количество осадков в мае снижали долю abortивных семян у сосны. Высокие эффективные температуры в августе [91] и осадки в мае [100] приводили к снижению всхожести семян сосны. Противоположные зависимости были получены при исследовании некоторых видов травянистых растений ВУРСа: у *T. officinale*, дремы *Silene latifolia* отмечены положительные зависимости между жизнеспособностью семенного потомства и температурой мая, июня, августа [3, 12]. У звездчатки *Stellaria graminea* отмечены негативные зависимости качества семян от температуры в июне [98]. Полученные данные о влиянии погодных условий на межгодовую динамику качества семенного потомства растений, произрастающих в условиях хронического облучения, указывают на специфику видов. Кроме того, необходимо использовать унифицированный комплекс метеорологических параметров при прогнозировании последствий радиоактивного загрязнения.

3.4 Внутригодовая изменчивость качества семенного потомства растений

Все процессы в живых организмах подчиняются разнообразным ритмам, которые обусловлены внешними и внутренними факторами [102]. К внешним

регулирующим биоритмы факторам растений относят уровень освещенности, длину фотопериода, температуру, наличие патогенов, направление вектора гравитации, геомагнитное поле Земли, которые растения воспринимают с помощью пяти фоторецепторов (фитохромы, криптохромы, фототропины, белки семейства ZEITLUPE и рецептор УФ излучения В-диапазона UVR8) [103].

К эндогенным факторам прорастания семян относят: 1) гормональную регуляцию, сформированную в период эмбриогенеза, в виде повышенных концентраций абсцизовой кислоты (АБК); 2) запас мРНК, который ослабляет действие АБК и усиливает влияние гиббереллинов [104]; 3) участие фитохромов в экспрессии генов, обеспечивающих синтез биологически активных форм гиббереллиновой кислоты [105]; 4) экспрессию гена *DOG1*, задерживающего прорастание семян [106]. Имеются данные об изменении количества антиоксидантов при прорастании [107]. Особый интерес представляет взаимодействие фитохромов с жасмонатами, поскольку эти фоторецепторы регулируют остановку роста растений в ответ на стресс-зависимую активацию жасмонатного сигналинга [103]. Все вышеописанные процессы могут быть модифицированы хроническим облучением в малых дозах.

Внутригодовая (сезонная) динамика разных физиологических признаков, характеризующих семенное потомство, также подвержена ритмическим колебаниям. Так, у *B. inermis* в разные месяцы годового эксперимента варьировала не только выживаемость проростков, их реакция на дополнительное облучение, но и частота проявления морфозов [108]. При этом в выборках из зоны ВУРСа размах изменчивости признаков был выше по сравнению с фоновыми популяциями, что может быть связано с радиационно-индуцированной нестабильностью генома, которая возникает в условиях облучения в малых дозах [109]. В качестве необходимых условий возникновения этого эффекта могут выступать первоначальные повреждения молекул ДНК и усиленная продукция АФК [110].

При изучении дремы *S. latifolia* было показано, что минимальные значения жизнеспособности семенного потомства характерны для выборки с наиболее загрязненного участка. Как и в случае с кострецом *B. inermis*, наибольшая чувствительность к облучению и доля проростков с аномалиями в развитии отмечена в физиологически неблагоприятный осенне-зимний период в выборках из зоны ВУРСа [111]. Аналогичные данные были получены в экспериментах с одуванчиком *T. officinale* [112]. В зоне ЧАЭС было обнаружено сильное негативное влияние повышенной радиации на сроки и скорость прорастания семян дикой моркови *Daucus carota*, а также задержка в развитии растений на более поздних стадиях [19]. Следовательно, хроническое облучение вызывает изменение ритмики процессов у растений.

Изменение амплитуды и периода колебаний разных процессов в условиях облучения, возможно, связано с работой фитохромов [113–119] и регулируемым ими окислительно-восстановительным балансом. Эта гипотеза подтверждается, с одной стороны, положительной связью антиоксидантного статуса проростков *B. inermis* с их скоростью роста и развития, а с другой стороны, отрицательной связью с частотой аномалий в развитии проростков [108]. В ряде работ подобные колебания авторы связывают также с изменением свойств цитоплазмы и проницаемости клеточных мембран, в т. ч. за счет перекисного окисления липидов (ПОЛ) [120–122], и экспрессией генов [123, 124]. Возможно, ПОЛ изменяет и ритм прорастания семян, подвергшихся облучению. В течение года разные фазы процесса (максимальное перекисное окисление или высокая активность антиоксидантных систем) могут приводить к подавлению или стимуляции прорастания. Другим возможным механизмом динамики различных процессов у растений во времени может быть изменение экспрессии генов циркадных часов. Например, в работе [125] было показано, что тритиевая вода изменяет ключевые компоненты ритмических процессов

в организме. Это может быть связано с реакцией на H_2O_2 и АФК, которые также описываются как генный регулятор циркадного ритма.

Важную роль в прорастании семян играет цикличность периода покоя [126] и генотипическая изменчивость [127–129]. Вариабельность биоритмов отражает включение различных путей поддержания гомеостаза, которые с помощью прямых и обратных связей возвращают измененный облучением метаболизм к норме. Поскольку процессы разворачиваются во времени и обладают инерцией, они могут приводить как к гиперкомпенсации с фиксацией эффектов радиостимуляции, так и к недостаточной компенсации [130]. Затем процессы повторяются вновь с затухающей амплитудой.

4. Заключение

Международным радиобиологическим сообществом рассматриваются разные аспекты влияния хронического облучения на растения в зонах радиоактивного загрязнения, сформировавшихся в результате крупных аварий (Кыштымская, Чернобыльская, Фукусимская) и на различных испытательных полигонах. Исследования, с одной стороны, направлены на мониторинг состояния организмов и их сообществ в условиях хронического облучения и создание научной основы природоохранных мероприятий. С другой стороны, фундаментальная задача таких изысканий связана с раскрытием механизмов, обеспечивающих устойчивое существование живых организмов и их сообществ в условиях изменчивого во времени и пространстве комплекса биотических и абиотических факторов.

Анализ литературы показал, что для оценки адаптивных реакций растений из зон радиоактивного загрязнения возможны несколько перспективных подходов: 1) изучение трансгенерационных эффектов в чреде поколений после снятия техногенного стресса на основании данных по изменчивости показателей жизнеспособности, радиочувствительности, мутабельности, про- и антиоксидантного статуса семенного потомства растений; 2) многолетние мониторинговые исследования изменчивости физиологических параметров у семенного потомства растений с учетом влияния погодных условий; 3) анализ внутригодовых биоритмов качества семян по изменчивости физиологических и биохимических параметров проростков.

Декларированные в данной статье направления получают свое развитие при изучении травянистых видов растений, длительное время произрастающих в зоне ВУРСа и на сопредельных фоновых территориях и обладающих разной радиочувствительностью.

6. Благодарности

Поиск и обновление данных проведено в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, обобщение и интерпретация полученных результатов – при финансовой поддержке гранта РФФИ (№21-74-00038).

7. Список литературы

1. Li C., Alves dos Reis A., Ansari A. et al. Public health response and medical management of internal contamination in past radiological or nuclear incidents: A narrative review // *Environment International*. 2022. V. 163. 107222.
2. Nikipelov B.V., Romanov G.N., Buldakov L.N. et al. About accident on Southern Urals of 29 September 1957 // *Inform. Bull. Interdepartmental. Council for Information and Public Relations in the Atomic Energy*. 1990. P. 39–48 (in Russian).

3. Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P. et al. Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: Estimates based on soil samples collected in the South Urals (1990-1995) // *Sci Tot Environ.* 1997. V. 201, № 2. P. 137–154.
4. Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N. et al. The Current State of Terrestrial Ecosystems at the East Ural Radioactive Trace area: Contamination Levels and Biological Effects Ekaterinburg: Goshchitsky Press, 2008. 204 p. (in Russian).
5. Aleksakhin R.M., Sanzharova N.I., Fesenko S.V. Radioecology and the accident at the Chernobyl nuclear power plant // *Atomic Energy.* 2006. V. 100, № 4. P. 267–276.
6. Kozubov G.M., Taskaev A.I. Radiobiology and radioecology of wood plants. SPb: Nauka, 1994. 256 p. (in Russian).
7. Alexakhin R., Anspaugh L., Balonov M. et al. Environmental consequences of the Chernobyl accident and their remediation: twenty years of experience. Report of the Chernobyl Forum Expert group «Environment»: IAEA, 2006. 166 p.
8. Zheng J., Tagami K., Watanabe Y. et al. Isotopic evidence of plutonium release into the environment from the Fukushima DNPP accident // *Sci Rep.* 2012. V. 2. P. 304.
9. Geras'kin S.A. Ecological effects of exposure to enhanced levels of ionizing radiation // *Journal of Environmental Radioactivity.* 2016. V. 162–163. P. 347–357.
10. Publication 108: Environmental Protection – the Concept and Use of Reference Animals and Plants. ICRP, 2008. 251 p.
11. Pozolotina V.N., Antonova E.V. Temporal variability of the quality of *Taraxacum officinale* seed progeny from the East-Ural Radioactive Trace: is there an interaction between low level radiation and weather conditions? // *International Journal of Radiation Biology.* 2017. V. 93, № 3. P. 330–339.
12. Mousseau T.A., Møller A.P. Plants in the Light of Ionizing Radiation: What Have We Learned From Chernobyl, Fukushima, and Other «Hot» Places? // *Frontiers in Plant Science.* 2020. V. 11, № 552.
13. Bradshaw C. Are There Ecosystem-Relevant Endpoints for Measuring Radiation Impacts? // *Biomarkers of Radiation in the Environment / Eds Wood M.D., Mothersill C.E., Tsakanova G. et al. Dordrecht: Springer, 2022. P. 223–243.*
14. Bruce T.J.A., Matthes M.C., Napier J.A. et al. Stressful «memories» of plants: Evidence and possible mechanisms // *Plant Science.* 2007. V. 173, № 6. P. 603–608.
15. Boyko A., Kovalchuk I. Genome instability and epigenetic modification – heritable responses to environmental stress? // *Current Opinion in Plant Biology.* 2011. V. 14, № 3. P. 260–266.
16. Latzel V., Janeček Š., Doležal J. et al. Adaptive transgenerational plasticity in the perennial *Plantago lanceolata* // *Oikos.* 2014. V. 123, № 1. P. 41–46.
17. Caplin N., Willey N. Ionizing Radiation, Higher Plants, and Radioprotection: From Acute High Doses to Chronic Low Doses // *Frontiers in Plant Science.* 2018. V. 9, № 847.
18. Karimullina E.M., Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N. et al. Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural Radioactive Trace area using the ERICA Tool // *Environ Sci Pollut Res.* 2018. V. 25, № 14. P. 13975–13987.
19. Boratyński Z., Arias J.M., Garcia C. et al. Ionizing radiation from Chernobyl affects development of wild carrot plants // *Scientific Reports.* 2016. V. 6. 39282.
20. Georgieva M., Rasydov N.M., Hajduch M. DNA damage, repair monitoring and epigenetic DNA methylation changes in seedlings of Chernobyl soybeans // *DNA Repair.* 2017. V. 50. P. 14–21.
21. Duarte G.T., Volkova P.Y., Geras'kin S.A. The response profile to chronic radiation exposure based on the transcriptome analysis of Scots pine from Chernobyl affected zone // *Environmental Pollution.* 2019. V. 250. P. 618–626.
22. Geras'kin S., Volkova P., Vasiliyev D. et al. Scots pine as a promising indicator organism for biomonitoring of the polluted environment: A case study on chronically irradiated

- populations // Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. 2019. V. 842, P. 3–13.
23. Geras'kin S.A., Fesenko S.V., Volkova P.Y. et al. What Have We Learned about the Biological Effects of Radiation from the 35 Years of Analysis of the Consequences of the Chernobyl NPP Accident? // Biology Bulletin. 2021. V. 48, № 12. P. 2105–2126.
 24. Yoschenko V., Ohkubo T., Kashparov V. Radioactive contaminated forests in Fukushima and Chernobyl // Journal of Forest Research. 2018. V. 23, № 1. P. 3–14.
 25. Horemans N., Nauts R., Vives i Batlle J. et al. Genome-wide DNA methylation changes in two Brassicaceae species sampled alongside a radiation gradient in Chernobyl and Fukushima // J Environ Radioact. 2018. V. 192. P. 405–416.
 26. Rakwal R., Hayashi G., Shibato J. et al. Progress toward rice seed OMICS in low-level gamma radiation environment in Iitate Village, Fukushima // Journal of Heredity. 2018. V. 109, № 2. P. 206–211.
 27. Vasiliev D.V., Geraskin S.A., Yoschenko V.I. et al. Cytogenetic effects in the needles intercalary meristem of Japanese red pine in the remote period after the Fukushima NPP accident // Ecological genetics. 2020. V. 18, № 4. P. 483–492 (in Russian).
 28. Bitarishvili S.V., Geras'kin S.A., Yoschenko V.I. et al. Change in the Phytohormonal Status of Japanese Red Pine after the Fukushima Accident // Rus J Ecol. 2021. V. 52, № 2. P. 109–117.
 29. Geras'kin S., Yoschenko V., Bitarishvili S. et al. Multifaceted effects of chronic radiation exposure in Japanese red pines from Fukushima prefecture // Science of the Total Environment. 2020. P. 142946.
 30. Antonova E.V., Karimullina E.M., Pozolotina V.N. Intraspecific variation in *Melandrium album* along a radioactive contamination gradient at the Eastern Ural radioactive trace // Rus J Ecol. 2013. V. 44, № 1. P. 18–27.
 31. Antonova E.V., Pozolotina V.N. Interannual Quality Variability in Motherwort (*Leonurus quinquelobatus*) Seed Progeny under Chronic Radiation Exposure // Rus J Ecol. 2020. V. 51, № 5. P. 417–429.
 32. Antonova E.V., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Biochemical and genetic polymorphism of *Bromopsis inermis* populations under chronic radiation exposure // Planta. 2019. V. 249, № 6. P. 1977–1985.
 33. Pozolotina V.N., Lebedev V.A., Antonova E.V. et al. Current State of Tree Stands in the East-Ural Radioactive Trace Area Closest to Kyshtym Accident Epicenter // Rus J Ecol. 2021. V. 52, № 6. P. 578–590.
 34. Shimalina N.S., Orekhova N.A., Pozolotina V.N. Features of Prooxidant and Antioxidant Systems of Greater Plantain *Plantago major* Growing for a Long Time under Conditions of Radioactive Contamination // Russian Journal of Ecology. 2018. V. 49, № 5. P. 375–383.
 35. Pozolotina V.N. Remote consequences of radiation effect on the plants. Ekaterinburg: Goshchitsky Press, 2003. 244 p. (in Russian).
 36. Lampe N., Marin P., Coulon M. et al. Reducing the ionizing radiation background does not significantly affect the evolution of *Escherichia coli* populations over 500 generations // Scientific Reports. 2019. V. 9, № 1. P. 14891.
 37. Pozolotina V.N. Remote effect of irradiation on a heterogenesis of apomictic plants // Radiats Biol Radioecol. 2003. V. 43, № 4. P. 462–470. (in Russian).
 38. Byeon B., Bilichak A., Kovalchuk I. Transgenerational Response to Heat Stress in the Form of Differential Expression of Noncoding RNA Fragments in *Brassica rapa* Plants // The Plant Genome. 2018. V. 12, № 1. P. 180022.
 39. Laanen P., Saenen E., Mysara M. et al. Changes in DNA Methylation in *Arabidopsis thaliana* Plants Exposed Over Multiple Generations to Gamma Radiation // Frontiers in Plant Science. 2021. V. 12, № 532. 611783.

40. Makarenko E.S., Oudalova A.A. Assessment of morphometric indices in the second generation of Scots pine trees in the Chernobyl exclusion zone // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017. V. 7, № 2. P. 170–171.
41. Ou X., Zhang Y., Xu C. et al. Transgenerational Inheritance of Modified DNA Methylation Patterns and Enhanced Tolerance Induced by Heavy Metal Stress in Rice (*Oryza sativa* L.) // *PLoS One*. 2012. V. 7, № 9. e41143.
42. Pernis M., Skultety L., Shevchenko V. et al. Soybean recovery from stress imposed by multigenerational growth in contaminated Chernobyl environment // *Journal of Plant Physiology*. 2020. V. 251. P. 153219.
43. Quan J., Münzbergová Z., Latzel V. Time dynamics of stress legacy in clonal transgenerational effects: a case study on *Trifolium repens* // *Authorea Preprints*. 2021.
44. Racette K., Rowland D., Tillman B. et al. Transgenerational stress memory in seed and seedling vigor of peanut (*Arachis hypogaea* L.) varies by genotype // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. V. 162. P. 541–549.
45. Reza Rahavi M., Migicovsky Z., Titov V. et al. Transgenerational Adaptation to Heavy Metal Salts in *Arabidopsis* // *Frontiers in Plant Science*. 2011. V. 2, № 91. P. 1–10.
46. Tabassum T., Farooq M., Ahmad R. et al. Seed priming and transgenerational drought memory improves tolerance against salt stress in bread wheat // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017. V. 118. P. 362–369.
47. Miao S.L., Bazzaz F.A., Primack R.B. Persistence of Maternal Nutrient Effects in *Plantago major* – the 3rd Generation // *Ecology*. 1991. V. 72, № 5. P. 1634–1642.
48. Buisset-Goussen A., Goussen B., Della-Vedova C. et al. Effects of chronic gamma irradiation: a multigenerational study using *Caenorhabditis elegans* // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2014. V. 137. P. 190–197.
49. Wamucho A., Heffley A., Tsyusko O.V. Epigenetic effects induced by silver nanoparticles in *Caenorhabditis elegans* after multigenerational exposure // *Science of the Total Environment*. 2020. V. 725. 138523.
50. Hancock S., Vo N.T.K., Omar-Nazir L. et al. Transgenerational Effects of Historic Radiation Dose in Pale Grass Blue Butterflies Around Fukushima Following the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant Meltdown Accident // *Environmental Research*. 2019. V. 168. P. 230–240.
51. Kobiela M.E., Snell-Rood E.C. Nickel Exposure Has Complex Transgenerational Effects in a Butterfly // *Integrative and Comparative Biology*. 2018. V. 58, № 5. P. 1008–1017.
52. Yushkova E., Bashlykova L. Transgenerational effects in offspring of chronically irradiated populations of *Drosophila melanogaster* after the Chernobyl accident // *Environmental and Molecular Mutagenesis*. 2021. V. 62. P. 39–51.
53. Massarin S., Alonzo F., Garcia-Sanchez L. et al. Effects of chronic uranium exposure on life history and physiology of *Daphnia magna* over three successive generations // *Aquatic Toxicology*. 2010. V. 99, № 3. P. 309–319.
54. Noémie G., Béatrice G., Virginie C. et al. Multigenerational exposure to gamma radiation affects offspring differently over generations in zebrafish // *Aquatic Toxicology*. 2022. V. 244. P. 106101.
55. Ali H.E.A., Barber R.C., Dubrova Y.E. The effects of maternal irradiation during adulthood on mutation induction and transgenerational instability in mice // *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. 2012. V. 732, № 1–2. P. 21–25.
56. Ryabokon N.I., Goncharova R.I. Transgenerational accumulation of radiation damage in small mammals chronically exposed to Chernobyl fallout // *Radiation and Environmental Biophysics*. 2006. V. 45, № 3. P. 167–177.
57. Yeager M., Machiela M.J., Kothiyal P. et al. Lack of transgenerational effects of ionizing radiation exposure from the Chernobyl accident // *Science*. 2021. V. 372, № 6543. P. 725–729.

58. Mousseau T.A., Fox C.W. *Maternal Effects As Adaptations*. Oxford: Oxford University Press, 1998. 400 p.
59. Galloway L.F. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions // *New Phytologist*. 2005. V. 166, № 1. P. 93–99.
60. Bilichak A., Kovalchuk I. Transgenerational response to stress in plants and its application for breeding // *J Exp Bot*. 2016. V. 67, № 7. P. 2081–2092.
61. Herman J., Sultan S. *Adaptive Transgenerational Plasticity in Plants: Case Studies, Mechanisms, and Implications for Natural Populations* // *Frontiers in Plant Science*. 2011. V. 2. P. 102.
62. Vanyushin B.F., Ashapkin V.V. DNA methylation in higher plants: past, present and future // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*. 2011. V. 1809, № 8. P. 360–368.
63. Horemans N., Spurgeon D.J., Lecomte-Pradines C. et al. Current evidence for a role of epigenetic mechanisms in response to ionizing radiation in an ecotoxicological context // *Environmental Pollution*. 2019. V. 251. P. 469–483.
64. Ho D.H., Burggren W.W. Epigenetics and transgenerational transfer: a physiological perspective // *The Journal of experimental biology*. 2010. V. 213, № 1. P. 3–16.
65. Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I. et al. Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone // *Plant Physiology*. 2004. V. 135, № 1. P. 357–363.
66. Kovalchuk O., Burke P., Arkhipov A. et al. Genome hypermethylation in *Pinus silvestris* of Chernobyl – a mechanism for radiation adaptation? // *Mutation Research-Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. 2003. V. 529, № 1–2. P. 13–20.
67. Volkova P.Y., Geras'kin S.A., Horemans N. et al. Chronic radiation exposure as an ecological factor: Hypermethylation and genetic differentiation in irradiated Scots pine populations // *Environmental Pollution*. 2018. V. 232, № Supplement C. P. 105–112.
68. Pastori G.M., Foyer C.H. Common Components, Networks, and Pathways of Cross-Tolerance to Stress. The Central Role of “Redox” and Abscisic Acid-Mediated Controls // *Plant Physiology*. 2002. V. 129, № 2. P. 460–468.
69. Zaka R., Vandecasteele C.M., Misset M.T. Effects of low chronic doses of ionizing radiation on antioxidant enzymes and G(6)PDH activities in *Stipa capillata* (Poaceae) // *Journal of Experimental Botany*. 2002. V. 53, № 376. P. 1979–1987.
70. Kim J.-H., Baek M.-H., Chung B.Y. et al. Alterations in the photosynthetic pigments and antioxidant machineries of red pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings from gamma-irradiated seeds // *Journal of Plant Biology*. 2004. V. 47, № 4. P. 314–321.
71. Abramov V.I., Stepanova A.A., Famelis S.A. Some radiobiological effects in higher plants growing at the territory of the East Ural radioactive trace // *Radiats Biol Radioecol*. 2010. V. 50, № 3. P. 345–351 (in Russian).
72. van de Walle J., Horemans N., Saenen E. et al. Arabidopsis plants exposed to gamma radiation in two successive generations show a different oxidative stress response // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2016. V. 165. P. 270–279.
73. Morozova V., Kashparov V., Levchuk S.Y. et al. The functional state of cellular antioxidant defence system of shoots of *Arabidopsis thaliana* exposed to the chronic ionizing radiation in the Chernobyl exclusion zone // *Yaderna Fyizika Ta Energetika*. 2016. V. 17, № 3. P. 302–307.
74. Volkova P.Y., Geras'kin S.A., Kazakova E.A. Radiation exposure in the remote period after the Chernobyl accident caused oxidative stress and genetic effects in Scots pine populations // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. P. 43009.
75. Gudkov S.V., Grinberg M.A., Sukhov V. et al. Effect of ionizing radiation on physiological and molecular processes in plants // *Journal of Environ Radioact*. 2019. V. 202. P. 8–24.
76. Baraboy V.A., Orel V.E., Karnaukh I.M. *Peroxidation and radiation*. Kyiv: Nauk. Dumka, 1991. 256 p. (in Russian).

77. Hong M.J., Kim J.-B., Yoon Y.H. et al. The effects of chronic gamma irradiation on oxidative stress response and the expression of anthocyanin biosynthesis-related genes in wheat (*Triticum aestivum*) // *International Journal of Radiation Biology*. 2014. V. 90, № 12. P. 1218–1228.
78. Yasmin K., Arulbalachandran D., Soundarya V. et al. Effects of gamma radiation (γ) on biochemical and antioxidant properties in black gram (*Vigna mungo* L. Hepper) // *International Journal of Radiation Biology*. 2019. V. 95, № 8. P. 1135–1143.
79. Volkova P.Y., Duarte G.T., Kazakova E.A. et al. Radiosensitivity of herbaceous plants to chronic radiation exposure: Field study in the Chernobyl exclusion zone // *Sci Tot Envir*. 2021.10.1016/j.scitotenv.2021.146206. P. 146206.
80. Vandenhove H., Vanhoudt N., Cuypers A. et al. Life-cycle chronic gamma exposure of *Arabidopsis thaliana* induces growth effects but no discernable effects on oxidative stress pathways // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. V. 48, № 9. P. 778–786.
81. Filippov E.V., Zhuravskaya A.N., Prokopiev I.A. et al. Effect of Uranium and Thorium Radionuclides on Biochemical Characteristics of *Duschekia fruticosa* in «Soil–Plant» System // *Radiats Biol Radioecol*. 2016. V. 56, № 5. P. 535–541 (in Russian).
82. Morozova V., Kashparova E., Levchuk S. et al. The progeny of Chernobyl *Arabidopsis thaliana* plants does not exhibit changes in morphometric parameters and cellular antioxidant defence system of shoots // *Journal of Environ Radioactivity*. 2020. V. 211. P. 106076.
83. Volkova P.Yu., Geraskin S.A. Polymorphism of antioxidant enzymes in chronically irradiated Scots pine populations // *Ecological genetics*. 2013. V. 11, № 3. P. 48–62 (in Russian).
84. Khramova E.P., Tarasov O.V., Krylova E.I. et al. Features of the accumulation of flavonoids in plants under conditions of radioactive contamination // *Issues of radiation safety*. 2006. № 4. P. 13–21 (in Russian).
85. Prokop'ev I.A., Zhuravskaya A.N., Filippova G.V. Variability of biochemical parameters and radiation resistance of the seed progeny of *Descurainia sophia* and *Lepidium apetalum* under exposure to various factors // *Rus J of Ecol*. 2011. V. 42, № 4. P. 277–282.
86. Antonova E.V., Pozolotina V.N., Karimullina E.M. Variation in the seed progeny of smooth brome grass, *Bromus inermis* Leyss., under conditions of chronic irradiation in the zone of the Eastern Ural Radioactive Trace // *Rus J Ecol*. 2014. V. 45, № 6. P. 508–516.
87. Grodzinsky D.M. *Plant radiobiology*. Kyiv: Nauk. dumka, 1989. 384 p. (in Russian).
88. Esnault M.A., Legue F., Chenal C. Ionizing radiation: Advances in plant response // *Environmental and Experimental Botany*. 2010. V. 68, № 3. P. 231–237.
89. Volkova P.Y., Duarte G.T., Soubigou-Taconnat L. et al. Early response of barley embryos to low- and high-dose gamma irradiation of seeds triggers changes in the transcriptional profile and an increase in hydrogen peroxide content in seedlings // *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2020. V. 206, № 2. P. 277–295.
90. Petin V.G., Zhurakovskaya G.P., Komarova L.N. Radiobiological basis is synergetic relations in biosphere. Moscow: Geos, 2012. 219 c. (in Russian).
91. Geras'kin S., Vasiliyev D., Makarenko E. et al. Influence of long-term chronic exposure and weather conditions on Scots pine populations // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. V. 24, № 12. P. 11240–11253.
92. Garnier-Laplace J., Geras'kin S., Della-Vedova C. et al. Are radiosensitivity data derived from natural field conditions consistent with data from controlled exposures? A case study of Chernobyl wildlife chronically exposed to low dose rates // *J Environ Radioact*. 2013. V. 121, № Special Issue. P. 12–21.
93. Ul'yanenko L.N., Kruglov S.V., Filipas A.S. et al. Effect of ionizing radiation and climatic factors on wheat productivity // *Agricultural biology*. 2001. № 5. P. 69–74 (in Russian).

94. Antonova E.V., Khlestkina E.K. Radiosensitivity and mutability of wheat seed progeny cultivated under adverse environments // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019. V. 137. P. 162–168.
95. Zhuikova T.V. Response of populations and herbaceous plant communities to chemical polluted area: Ekaterinburg, 2009. 40 p. (in Russian).
96. Zhuikova T.V., Bezel V.S., Bergman I. et al. Dependence of phytomass of herbaceous cenoses on weather factors in anthropogenically impacted areas // *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. V. 11, № 4. P. 428–437.
97. Abo Gamar M.I., Qaderi M.M. Interactive effects of temperature, carbon dioxide and watering regime on seed germinability of two genotypes of *Arabidopsis thaliana* // *Seed Science Research*. 2019. V. 29, № 1. P. 12–20.
98. Pozolotina V.N., Antonova E.V., Karimullina E.M. Assessment of radiation impact on *Stellaria graminea* cenopopulations in the zone of the Eastern Ural Radioactive Trace // *Rus J Ecol*. 2010. V. 41, № 6. P. 459–468.
99. Antonova E.V., Pozolotina V.N., Karimullina E.M. Viability of plant seed progeny from the East-Ural Radioactive Trace: radiation and weather condition // *Genetics, Evolution and Radiation: Crossing Borders, The Interdisciplinary Legacy of Nikolay W. Timofeeff-Ressovsky* / Eds Korogodina V.L., Mothersill C., Inge-Vechtomov S.G. et al. Springer, 2016. P. 267–276.
100. Geras'kin S.A., Vasiliev D.V., Kuzmenkov A.G. Specific Features of Scots Pine Seeds Formation in the Remote Period after the Chernobyl NPP Accident // *Radiats Biol Radioecol*. 2015. V. 55, № 5. P. 539–547 (in Russian).
101. Geras'kin S.A., Kuzmenkov A.G., Vasiliyev D.V. Time dynamics of cytogenetic effects in chronically exposed Scots Pine populations // *Radiats Biol Radioecol*. 2018. V. 58, № 1. P. 74–84 (in Russian).
102. Schibler U. The daily rhythms of genes, cells and organs. Biological clocks and circadian timing in cells // *EMBO Rep*. 2005. V. 6, Spec N. P. S9–13.
103. Voitsekhovskaja O.V. Phytochromes and Other (Photo)Receptors of Information in Plants // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019. V. 66, № 3. P. 351–364.
104. Obroucheva N.V. Transition from hormonal to nonhormonal regulation as exemplified by seed dormancy release and germination triggering // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2012. V. 59, № 4. P. 546–555.
105. Yamaguchi S., Kamiya Y., Sun T.-P. Distinct cell-specific expression patterns of early and late gibberellin biosynthetic genes during *Arabidopsis* seed germination // *The Plant Journal*. 2001. V. 28, № 4. P. 443–453.
106. Footitt S., Clay H.A., Dent K. et al. Environment sensing in spring-dispersed seeds of a winter annual *Arabidopsis* influences the regulation of dormancy to align germination potential with seasonal changes // *New Phytologist*. 2014. V. 202, № 3. P. 929–939.
107. Fedorova A.I. The function of antioxidants and DNA repair system in cell responses of plants under stress: Yakutsk, 2004. 18 p. (in Russian).
108. Antonova E.V., Pozolotina V.N., Karimullina E.M. Time-dependent changes of the physiological status of *Bromus inermis* Leyss. seeds from chronic low level radiation exposure areas // *Biol Rhythm Res*. 2015. V. 46, № 4. P. 587–600.
109. Mazurik V.K., Mikhajlov V.F. Radiation-induced genome instability: the phenomenon, molecular mechanisms, pathogenetical significance // *Radiats Biol Radioecol*. 2001. V. 41, № 3. P. 272–289 (in Russian).
110. Mothersill C. Expression of delayed toxicity and lethal mutations in the progeny of human cells surviving exposure to radiation and other environmental mutagens // *International Journal of Radiation Biology*. 1998. V. 74, № 6. P. 673–680.
111. Antonova E.V., Karimullina E.M., Pozolotina V.N. Chronogenic variability of the physiological status of the seed progeny of white campion from the East Ural radioactive trace area // V International Conference «Radioactivity and radioactive elements in the

- human environment» / Ed. Rikhvanov L.P. Tomsk: Tomsk Polytechnic University, 2016. P. 438–441.
112. Pozolotina V.N., Antonova E.V. Biorhythms as a measure of assessing the impact of chronic exposure on the quality of plant seed progeny // X All-Russian Population Seminar «The Current State and Ways of Development of Population Biology». Izhevsk: KnigoGrad, 2008. P. 297–299.
113. Bartley M.R., Frankland B. Effects on Phytochrome Controlled Germination Produced by Far-Red Irradiation of Seeds before and during Rehydration // Journal of Experimental Botany. 1985. V. 36, № 162. P. 149–158.
114. Thompson K. A Comparative-Study of Germination Responses to High Irradiance Light // Annals of Botany. 1989. V. 63, № 1. P. 159–162.
115. Ballare C.L., Casal J.J. Light signals perceived by crop and weed plants // Field Crops Research. 2000. V. 67, № 2. P. 149–160.
116. Bocalandro H.E., Mazza C.A., Mazzella M.A. et al. Ultraviolet B radiation enhances a phytochrome-B-mediated photomorphogenic response in Arabidopsis // Plant Physiology. 2001. V. 126, № 2. P. 780–788.
117. Biswas K.K., Neumann R., Haga K. et al. Photomorphogenesis of rice seedlings: a mutant impaired in phytochrome-mediated inhibition of coleoptile growth // Plant and Cell Physiology. 2003. V. 44, № 3. P. 242–254.
118. Heschel M.S., Selby J., Butler C. et al. A new role for phytochromes in temperature-dependent germination // New Phytologist. 2007. V. 174, № 4. P. 735–741.
119. Franklin K.A. Light and temperature signal crosstalk in plant development // Current Opinion in Plant Biology. 2009. V. 12, № 1. P. 63–68.
120. Hallett B.P., Bewley J.D. Membranes and seed dormancy: beyond the anaesthetic hypothesis // Seed Science Research. 2002. V. 12, № 02. P. 69–82.
121. Kuzin A.M. Structural and metabolic theory in radiobiology. Moscow: Nauka, 1986. 284 p. (in Russian).
122. Vladimirov Y.A., Archakov A.I. Lipid peroxidation in biological membranes / Ed. Frank G.M. Moscow: Nauka, 1972. 252 p.
123. Footitt S., Douterelo-Soler I., Clay H. et al. Dormancy cycling in Arabidopsis seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways // Proc Natl Acad Sci U S A. 2011. V. 108, № 50. P. 20236–20241.
124. Molinier J., Oakeley E.J., Niederhauser O. et al. Dynamic response of plant genome to ultraviolet radiation and other genotoxic stresses // Mutation Research-Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis. 2005. V. 571, № 1–2. P. 235–247.
125. Arcanjo C., Armant O., Floriani M. et al. Tritiated water exposure disrupts myofibril structure and induces mis-regulation of eye opacity and DNA repair genes in zebrafish early life stages // Aquatic Toxicology. 2018. V. 200. P. 114–126.
126. Jayasuriya K.M., Baskin J.M., Baskin C.C. Cycling of sensitivity to physical dormancy-break in seeds of Ipomoea lacunosa (Convolvulaceae) and ecological significance // Ann Bot. 2008. V. 101, № 3. P. 341–352.
127. Meyer S.E., Allen P.S. Ecological genetics of seed germination regulation in Bromus tectorum L. II. Reaction norms in response to water stress gradient imposed during seed maturation // Oecologia. 1999. V. 120, № 1. P. 35–43.
128. Meyer S.E., Allen P.S. Ecological genetics of seed germination regulation in Bromus tectorum L. I. Phenotypic variance among and within populations // Oecologia. 1999. V. 120, № 1. P. 27–34.
129. Peters N.C.B., Atkins H.A., Brain P. Evidence of differences in seed dormancy among populations of Bromus sterilis // Weed Research. 2000. V. 40, № 5. P. 467–478.
130. Kolomiitseva I.K. Non-monotonous dose-response relationship in the region of low doses of ionizing radiation // Radiats Biol Radioecol. 2003. V. 43, № 2. P. 179–181 (in Russian).

Сведения об авторах:

Антонова Елена Валерьевна, Институт экологии растений и животных УрО РАН, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной радиобиологии, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, selena@ipae.uran.ru (ответственный за переписку с редакцией)

Шималина Надежда Сергеевна, Институт экологии растений и животных УрО РАН, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории популяционной радиобиологии, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, nadia_malina@mail.ru

Позолотина Вера Николаевна, Институт экологии растений и животных УрО РАН, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией популяционной радиобиологии, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, pozolotina@ipae.uran.ru

TIME VARIABILITY OF PLANT RESPONSE UNDER CHRONIC EXPOSURE: POSSIBLE APPROACHES TO ASSESSING ADAPTATION TO ABIOTIC STRESS

E. V. Antonova, N. S. Shimalina, V. N. Pozolotina

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Modern data on the time-varying long-term consequences of the action of ionizing radiation in plants are analyzed. The assessment of radiobiological effects is based on an analysis of absorbed dose rate data and the ICRP reference species concept (Publication 108). The main directions necessary for the development of a methodology for monitoring the state of populations over time have been identified: 1) assessment of transgenerational effects in plants from radioactive contamination areas after stress removal; 2) study of the long-term dynamics of the quality of seed progeny to assess the interaction of radiation and non-radiation factors; 3) comparison of seasonal (intra-annual) rhythms of the physiological and biochemical status of seed progeny matured in the contaminated areas and beyond. Data analysis allows us to establish some regularities in the formation of adaptive responses of plants over time under the combined influence of different factors, which is necessary to improve the principles of environmental regulation developed in the field of radiation safety.

Key words: plants, oxidative stress, weather conditions, transgenerational effects, biochemical status, perennial and seasonal rhythms.