

УДК 577.34:633/635

UDC 577.34:633/635

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки, сельскохозяйственные науки)

4.1.2. Plant breeding, seed production and biotechnology (Biological Sciences, Agricultural Sciences)

## РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

## RADIOSENSITIVITY OF PLANTS AND ITS DETERMINING FACTORS

Баюров Леонид Иванович

Bayurov Leonid Ivanovich

к. с.-х. н., доцент

Cand.Agr.Sci., associate Professor

SPIN-код: 3777-5470, AuthorID: 270952

RSCI SPIN-code: 3777-5470, AuthorID: 270952

Тел.: 8(918)413-51-86

Tel.: 8(918)413-51-86

E-mail: leo56@mail.ru

E-mail: leo56@mail.ru

*Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», г. Краснодар, Россия*

*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin", Krasnodar, Russia*

Радиочувствительность — это восприимчивость растений и их отдельных тканей к действию ионизирующих излучений. Исследования радиочувствительности дают понимание механизма действия радиации различные биологические субстраты. Определение радиочувствительности является необходимым условием для дозированного облучения растений с целью получения мутаций. Радиочувствительность можно определить по хромосомным разрывам, соматическим мутациям, замедлению роста или увеличению летальности. Различные биологические, физические и химические факторы могут изменять воздействие радиации на растения. Радиобиологические реакции большого количества видов высших растений были изучены после воздействия острого или хронического облучения, и была тщательно проанализирована роль различных ядерных факторов в определении радиочувствительности. На радиочувствительность ДНК в ядре клетки сильно влияет окружающая среда. Гистоны являются основными радиопротекторами хроматина от образования одноцепочечных или двухцепочечных разрывов, но не от образования ДНК-белковых сшивок – повреждений, которые преимущественно образуются между ДНК, связанной с ядерным матриксом, и белками матрикса, а не гистонами. Поэтому постоянное совершенствование источников излучения с более высокой ионизирующей способностью и последующее управление точным высвобождением энергии ионизации в биохимически активных участках растений, таких как клетки апикальной меристемы ростков зародышевой семян, путем корректировки физических параметров может привести к эффективному воздействию на ДНК на уровне всего генома, увеличив генетическую вариативность. Понимание радиочувствительности растений, которая является важным инструментом в программах селекции сельскохозяйственных культур, требует тщательного изучения факторов, влияющих на это свойство

Radiosensitivity is the susceptibility of plants and their individual tissues to ionizing radiation. Radiosensitivity studies provide insight into the mechanism of radiation action on various biological substrates. Determination of radiosensitivity is a prerequisite for metered-dose irradiation of plants in order to obtain mutations. Radiosensitivity can be determined by chromosomal breaks, somatic mutations, growth retardation, or increased mortality. Various biological, physical, and chemical factors can alter the effects of radiation on plants. The radiobiological reactions of a large number of higher plant species have been studied after exposure to acute or chronic radiation, and the role of various nuclear factors in determining radiosensitivity has been thoroughly analyzed. The radiosensitivity of DNA in the cell nucleus is strongly influenced by the environment. Histones are the main radioprotectors of chromatin from the formation of single-stranded or double-stranded breaks, but not from the formation of DNA-protein crosslinking - damages that are predominantly formed between DNA bound to the nuclear matrix and matrix proteins, rather than histones. Therefore, continuous improvement of radiation sources with a higher ionizing capacity and subsequent control of the precise release of ionization energy in biochemically active plant sites, such as cells of the apical meristem of seed germ sprouts, by adjusting physical parameters can lead to effective effects on DNA at the genome-wide level, increasing genetic variability. Understanding plant radiosensitivity, which is an important tool in crop breeding programs, requires careful study of the factors influencing this property

Ключевые слова: РАСТЕНИЯ, РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ, ИОНИЗИРУЮЩИЕ ИЗЛУЧЕНИЯ, МУТАЦИИ

Keywords: PLANTS, RADIO SENSITIVITY, IONIZING RADIATION, MUTATIONS

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-209-005>

**Введение.** Изучение воздействия ионизирующего излучения на живые организмы всегда было важной составной частью радиобиологии. Поэтому определение уровня радиочувствительности важно учитывать при проведении селекции растений. После открытия мутагенного воздействия радиации основным аспектом исследований стало влияние радиации ядро, хромосомы, ДНК и гены. Исследование радиочувствительности могут помочь понять механизм действия ионизирующего излучения. Такие исследования предоставляют ценную информацию о радиационной защите и лучевой терапии, а также индуцированию генетической изменчивости.

Радиочувствительность была изучена на большом количестве семенных и вегетативно размножаемых культур. Наблюдаемые сортовые различия в радиочувствительности у большинства изученных видов и сортов указывают на то, что в повреждении или восстановлении организма после радиационного воздействия участвует механизм, определяемый генотипом. Давно известно, что мутагенные агенты могут влиять на генетическую изменчивость. Благодаря применению надлежащих методов скрининга стало возможным выделить мутантов из популяций, проявляющих индуцированную изменчивость.

Радиочувствительность проявляется рядом таких факторов, как ингибирование роста (снижение всхожести и высоты растений), уровень летальности, аберрации хромосом, вегетативные аномалии, стерильность пыльцевых зерен и т. д. Было определено, что различные биологические, физические и химические факторы могут изменять воздействие радиации на растения. Умение эффективного комбинирования и использования полученных положительных мутаций у растений — важная задача. Селекции

<http://ej.kubagro.ru/2025/05/pdf/05.pdf>

онеры могут получать улучшенные зародышевые линии с несколькими элитными мутантными участками, рекомбинируя мутантные фрагменты или точечно заменяя мутантные участки с помощью технологий редактирования генома.

Учитывая различия в радиочувствительности у разных видов растений, существует необходимость в проведении экспериментов специально для определения их радиочувствительности.

**Обсуждение.** Количество переменных, связанных с радиочувствительностью, достаточно велико и разнообразно. Прямое или косвенное повреждение ДНК, вызванное ионизирующим излучением, является наиболее важным фактором, влияющим на появление генетических вариаций. Поэтому постоянное совершенствование источников излучения с более высокой ионизирующей способностью и последующее управление точным высвобождением энергии ионизации в биохимически активных участках организмов, таких как клетки апикальной меристемы ростков зародышей семян, путем корректировки физических параметров может привести к высокоплотному повреждению ДНК на уровне всего генома и повысить генетическую вариативность.

Современная технология применения ионизирующего излучения, которая может эффективно вызывать повреждение ДНК, является основой для дальнейшего развития радиационной селекции. Кроме того, одноклеточная лучевая терапия позволяет избежать явления химеризма многоклеточных тканей после облучения, поэтому гаметы (половые клетки) являются потенциальными объектами облучения.

Последующие идентификация и скрининг генетических вариаций, вызванных облучением, играют ключевую роль в осуществлении эффективной селекции. Методы идентификации генетических вариаций включают фенотипическую, цитологическую идентификацию и молекулярную идентификацию.

Разделение радиационного воздействия на острое и хроническое облучение связано с разной интенсивностью поглощения энергии радиации и репарационной способностью к повреждениям различных биологически важных соединений, включая и молекулы ДНК. Острое облучение характеризуется однократным или кратковременным (в течение нескольких минут или часов) воздействием мощной дозы ионизирующего излучения. В таких случаях происходят массивные повреждения клеток тканей органов.

В противоположность острому, хроническое облучение подразумевает длительное воздействие низких доз ионизирующего излучения в течение недель, месяцев или даже лет. Это может быть вызвано, например, нахождением организмов в условиях повышенного радиационного фона, или повышенной естественной радиоактивностью и т. п. В данном случае, несмотря на накопление значительной поглощенной и эквивалентной доз, организм способен частично восстанавливать повреждения ДНК между периодами облучения. Решающую роль при этом играют репаративные механизмы [2].

Разница в реакции организмов на острое и хроническое облучение объясняется несколькими факторами. Во-первых, в случае острого облучения возникает резкое увеличение концентрации свободных радикалов, включая активные формы кислорода (АФК), которые вызывают массовое повреждение клеток и ДНК. При хроническом облучении их концентрация значительно меньше, и организм успевает частично нейтрализовать их воздействие.

Во-вторых, системы репарации ДНК эффективнее работают при хроническом облучении, позволяя клеткам исправлять повреждения. В-третьих, в случае острого облучения происходит быстрая гибель клеток, что ведет к более выраженным симптомам и более высокой летальности. При хроническом облучении гибель клеток происходит постепенно, что

позволяет организму адаптироваться и частично компенсировать нарушенные функции.

У растений, как и у животных, наблюдается значительно большая чувствительность к острому облучению. Сильное угнетение вегетации наблюдается при дозах в десятки раз меньших, чем при хроническом облучении. Это обусловлено более быстрым повреждением меристемы (тканей роста), которые особенно чувствительны к ионизирующей радиации. Результаты экспериментов показывают, что растения по-разному реагируют на острое и хроническое облучение, как по отдельности, так и при сочетании обоих [9].

Как отмечает Л. И. Баюров [1], степень поражения тканей и организма в целом зависит от многих факторов, которые подразделяются на три группы: 1) *генетические*; 2) *физиологические* и 3) *паратипические*. К числу первых относятся видовые и сортовые особенности растений, которые определяются размерами ядер, числом хромосом и количеством ДНК. Наиболее надежным показателем радиочувствительности служит отношение объема ядра в расчете на одну хромосому (объем хромосомы). Чем эта величина больше, тем радиочувствительность меньше.

К физиологическим относятся фазы и стадии роста растений в период облучения, скорость вегетации и уровень метаболизма. При остром облучении зависимость радиочувствительности от скорости митоза, а значит и роста организма, подчиняется действию правила (закона) Бергонье–Трибондо (Bergonié–Tribondeau). Оно заключается в том, что радиочувствительность биологической ткани прямо пропорциональна митотической активности и обратно пропорциональна степени дифференцировки ее клеток.

В процессе роста радиочувствительность растений меняется. Считается, что к наиболее чувствительным периодам относятся прорастание семян и переход растения от вегетативного состояния к генеративному, ко-

гда закладываются органы плодоношения. Сравнимая повреждающее действие нейтронного, рентгеновского и гамма-излучения, следует отметить, что они отличаются в нескольких отношениях.

Так, сухие покоящиеся семена в 20–30 раз более чувствительны к нейтронам, чем к рентгеновским и гамма-лучам, а прорастающие семена в 2–3 раза более чувствительны к нейтронам, чем спящие семена. Нейтроны примерно в 10 раз эффективнее, чем рентгеновские лучи. Рентгеновские и гамма-лучи примерно в 50–100 раз более эффективны в увеличении частоты мутаций во втором поколении. Нейтроны вызывают относительно больше мутации хлорофилла, чем гамма- и рентгеновские лучи.

Под действием мощного облучения растения демонстрируют повышенную радиочувствительность в фазах активного роста, а в условиях хронического наблюдается обратная корреляция: чем интенсивнее рост, тем слабее проявления лучевого поражения. Это объясняется тем, что быстро делящиеся клетки поглощают за один цикл деления меньшую дозу радиации, что минимизирует повреждения.

Любые факторы, замедляющие митоз или мейоз, усиливают негативное воздействие радиации, приводя к росту частоты хромосомных aberrаций и сильнее подавляя рост и развитие растений. К факторам внешней среды относятся погодно-климатические условия в период облучения, минеральный состав и плодородие различных видов почв, и ряд других. К общим критериям радиочувствительности растений относятся: 1) степень подавления митоза (мейоза); 2) процент поврежденных клеток при первом делении; 3) число хромосомных перестроек на одну клетку; 4) процент всхожести семян; 5) депрессии роста и развития; 6) радиоморфозы; 7) процент хлорофильных мутаций; 8) выживаемость; 9) уровень урожайности.

Радиочувствительность растений количественно оценивается с помощью показателей летальной дозы ( $LD_{50/30}$ ,  $LD_{75/30}$  и  $LD_{100/30}$ ), представ-

ляющих собой величины облучения, приводящие в течение месяца после облучения к гибели соответственно 50, 75 и всех 100 % облученных организмов [1]. Исследованиями установлено, что уровень радиочувствительности растений коррелирует с количеством и размерами хромосом, степенью полиплоидии, генотипом, объемом ядра и содержанием в нем ДНК. Так доказано, что между *объемом ядра клетки* и радиочувствительностью наблюдается положительная корреляция. Виды растений с большими размерами ядер клеток, как правило, очень чувствительны, а виды с очень маленькими ядрами обладают высокой устойчивостью.

Радиобиологические исследования проводились на большом количестве высших растений после воздействие острого или хронического облучения. Поскольку считается, что ядро клетки является основным местом повреждения при радиационном воздействии, логично предположить, что факторы, влияющие на различия радиочувствительности, относятся к морфологическим особенностям у разных видов. Так, известный канадский радиобиолог Арнольд Спэрроу вместе с коллегами установил высокую степень корреляции между объемом ядра вида и его радиочувствительностью у 16 видов растений с широким диапазоном объемов ядер. Они пришли к выводу, что радиочувствительность растения можно предсказать с достаточной степенью точности, используя данные об объеме ядра.

Показано, что по мере увеличения объема ядра радиочувствительность увеличивается почти прямопропорционально, что можно использовать с достаточной степенью точности, используя данные об объеме ядра. Поскольку различия в объеме ядра между видами коррелируют с частотой хромосомного дефицита или разрыва хромосом, вызванного действием радиации, можно ожидать, что на чувствительность клеток также влияют изменения объема ядра на разных стадиях клеточного деления, вегетации или в разных тканях растения [7]. Радиочувствительность значительно различается у разных типов клеток. Это имеет решающее значение как для

понимания биологических реакций на радиацию, так и для разработки эффективных методов защиты. Оценка радиочувствительности, включающая воздействие гамма-излучения, является основным методом определения оптимальных доз для индуцирования мутаций. Это основано на физиологической реакции растений на радиацию, включая определение *полулетальной дозы* ( $LD_{50}$ ), вызывающей 50%-ную гибель. Помимо этого, радиочувствительность также может проявляться в виде торможения роста, соматических мутаций, дефрагментации и аберрации хромосом и изменений в их количестве и размере.

Важно отметить, что уровни радиочувствительности варьируются в зависимости от вида и разновидности растения, физиологического состояния и других факторов. Оценка уровня летальности, клеточных повреждений, частоты митотических и мейотических аберраций, представляющих ключевые моменты для определения чувствительности вида, является необходимым условием для определения величины сублетальных доз и мониторинга успешных экспериментов по выведению мутаций. Последовательность этапов в экспериментах для определения радиочувствительности растительных организмов уже очень точно установлена. Сеянцы подвергаются воздействию различных доз облучения и затем регистрируют различные изменения. Для каждого параметра существует определенная схема реакции на облучение и конкретные подходы к управлению им. Параметрами могут быть прорастание (время начала и процент всхожести); количество и размеры корневых отростков; морфологические аномалии (вегетативных частей и цветков); цитологические (митоз и мейоз) и биохимические изменения; цветение; выживание и т. д.

Все эти данные могут быть собраны по временной шкале для оценки. Прорастание общего количества семени после воздействия различными дозами излучения (например, 5, 10, 20, 30, 40, 50 крэд) в контрольных и обработанных популяциях, подсчитывается и процент всхожести по сравнению

с контролем. Обычно с увеличением доз гамма-излучения происходит снижение всхожести.

Так, например, для определения радиочувствительности и биологических эффектов семена трех сортов кофе *Coffea arabica* (Kent, Mundo Novo и Geisha) были подвергнуты воздействию 50, 100, 150, 200 и 400 Гр гамма- и рентгеновского излучения от источника кобальт-60 ( $^{60}\text{Co}$ ). Облученные семена предварительно проращивали в чашках Петри, а некоторые из них высевали в теплице для изучения проращивания. Были собраны данные о дате и скорости прорастания, длине корня и гипокотыля, чтобы определить относительную биологическую эффективность обработок и оптимальную дозу. Полученные экспериментальные данные показывают, что увеличение дозы рентгеновского облучения приводит к замедлению прорастания семян. Это обусловлено повреждением ДНК, клеточных мембран и других важных внутриклеточных структур. Нарушение нормального функционирования клеток препятствует активации процессов, необходимых для прорастания – набухания, образования корней и появления всходов.

Обработка кофейных семян-зерен рентгеновским излучением привела к снижению показателей всхожести и жизнеспособности проростков по сравнению с семенами, подвергнутыми воздействию гамма-излучения. Данный эффект был зафиксирован через 28 дней после обработки. Влияние облучения на прорастание семян показывает, что более низкие дозы рентгеновского излучения дают такой же относительный биологический эффект, как и более высокие дозы гамма-излучения, как в камере для выращивания, так и в теплице при прорастании семян сорта Гейша при ЛД<sub>50</sub>, где эффекты от двух видов облучения были схожими.

В то время как дозы в 50–100 Гр стимулировали прорастание и жизнеспособность всходов, доза 150 Гр отрицательно повлияла на прорастание, а при 200–400 Гр – прорастание вообще не происходило. Исследова-

ние показало, что при дозах облучения 50–100 Гр все изученные сорта кофе с точки зрения прорастания, жизнеспособности всходов и биологических эффектов проявили улучшенные показатели, что позволяет применить их в будущих программах селекции [3].

Исследование, проведенное в Малайзийском институте ядерных технологий для определения влияния величины ЛД<sub>50</sub> гамма-излучения на всхожесть, высоту растений, процент выживаемости проростков, полученных из облученных семян томата (*Lycopersicon esculentum*). Семена томата были подвергнуты гамма-облучению с формированием поглощенных доз в 300, 400, 500, 600 и 800 Гр (греев). Затем обработанные и контрольные семена, были посеяны. Дальнейшие наблюдения показали, что процент всхожести, высота растений, процент выживаемости и масса побегов томатов снижались с увеличением дозы гамма-облучения. В целом, более высокие дозы гамма-излучения, особенно 600 и 800 Гр, отрицательно влияли на морфологические характеристики рассады томатов, выращенной из облученных семян [6].

Пшеница, как одна из важнейших зерновых культур мира, занимает особое место в исследованиях радиационного воздействия на растения. Ее семена демонстрируют повышенную устойчивость к ионизирующему излучению, в частности, гамма-излучению ( $\gamma$ -излучение), по сравнению с семенами многих других сельскохозяйственных культур. Это объясняется сложным комплексом факторов, включая особенности структуры ДНК пшеницы, наличие эффективных механизмов репарации ДНК (восстановления поврежденной генетической информации) и высокую активность антиоксидантных систем, нейтрализующих свободные радикалы, образующиеся под действием облучения.

При воздействии низких доз облучения наблюдалась временная задержка митоза, что приводило к хромосомным aberrациям и мутациям. Эти изменения в генетическом аппарате клетки могут передаваться и по-

следующим поколениям клеток, вызывая цитогенетический эффект. Дальнейшие исследования покажут, как отражается влияние облучения на биохимические параметры ядра проростков облученных зерен, на их морфологические параметры, содержание нуклеиновых кислот и клейковины.

Или другой пример. Семена померанца или горького апельсина (*Citrus aurantium*) и макрофиллы (*C. macrophylla*) и узловыe сегменты, на которых полностью удалялись почки, из эксплантатов, полученных методом микроклонального размножения, использовались для определения их радиочувствительности к гамма-излучению. Источник  $\gamma$ -излучения –  $^{137}\text{Cs}$  – использовался для создания поглощенных доз в 10, 20, 30, 40 и 50 Гр для узловых сегментов или от 0 до 250 Гр – для семян. После облучения в течение двух последовательных периодов культивирования измерялись снижение процента прорастания или эффективности органогенеза, и доза, приводящая к 50%-ной потере прорастания или частоты регенерации, которая соответствовала значению ЛД<sub>50</sub>. Для узловых сегментов макрофиллы она составила около 29 Гр, а для семян – 129 Гр. В свою очередь семена горького апельсина были менее чувствительными к действию радиации: их ЛД<sub>50</sub> составила примерно 156 Гр [10].

Еще один важный параметр, определяющий уровень радиочувствительности, – хромосомные aberrации после облучения. У всех высших растений они являются одними из наиболее легко наблюдаемых и точно поддающихся оценке ядерных метаморфоз, индуцированных радиацией. Поэтому им уделяется особое внимание, поскольку степень хромосомного повреждения коррелирует с общим влиянием на рост, развитие или выживаемость организмов. Ингибирование роста определяется по различными показателям. К ним относятся снижение прорастания, всхожести, уменьшение высоты проростков, морфологические аномалии, хромосомные aberrации, бесплодие растений в F<sub>1</sub> и частота индуцированных мутаций.

***Число, размер и объем хромосом.*** Роль числа хромосом в определении радиочувствительности рассматривалась многими исследователями. Было установлено, что если более высокое число хромосом является результатом анеуплоидии или полиплоидии, то можно обоснованно предположить повышенную радиорезистентность благодаря дублированию всего генома или его части. При этом не только число хромосом, но и тип их организации, количество и расположение центромер в хромосомах являются важными факторами, влияющими на радиочувствительность.

При действии одной и той же дозы облучения полиплоидные организмы менее радиочувствительны, чем диплоидные. Чувствительность полиплоидных культур по отношению к рентгеновскому облучению была тщательно изучена на ряде зерновых, особенно пшенице, овсе, кукурузе, ржи и ячмене, в которых встречаются диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные виды, то есть редупликация генов делает полиплоид более толерантным к облучению. Другими словами, чем выше плоидность у организма (то есть количество гомологичных копий каждой хромосомы), тем выше его способность восстанавливать повреждения ДНК, включающие многочисленные двухцепочечные разрывы, вызванные ионизирующим излучением; например, диплоидный организм был бы менее способен восстановить работоспособный геном. для восстановления поврежденной радиацией ДНК, чем тетраплоидный организм, который сам по себе был бы более уязвим к повреждениям, вызванным действием радиации [8].

Радиочувствительность клеток обратно пропорциональна объему хромосом у большой группы организмов, от простейших до самых сложных форм. Однако величина поглощения энергии увеличивается от группы к группе по мере увеличения объема хромосом в каждой группе. Разновидности с большими по размерам хромосомами, как правило, очень радиочувствительны и наоборот. Клеточная радиочувствительность связана

обратной связью с объемом хромосомы в диапазоне от простейших до сложных форм.

Исследования, проведенные на ряде видов высших растений, показали, что существует положительная корреляция между радиочувствительностью и объемом хромосомы. Поскольку была обнаружена высокая корреляция между величиной поглощенной энергии и объемом хромосом у видов в пределах каждого таксона, логично предположить, что некоторые другие хромосомные характеристики также могут учитывать различия молекулярной массы, одно- или двухцепочечность нуклеиновых кислот и состав азотистых оснований. Однако изучение роли базовых величин в определении радиочувствительности различных организмов показало, что они являются второстепенными факторами. Кроме того, было обнаружено, что у высших растений существует обратная зависимость между радиочувствительностью и средним объемом интерфазных хромосом, а также содержанием ДНК в расчете на одну хромосому. Следовательно, существует прямая зависимость между содержанием ДНК и объемом хромосом.

Хотя установлено, что содержание ДНК прямо пропорционально объему как ядра, так и хромосом, содержание ДНК в клетке слабо, а иногда и вовсе не коррелирует с радиочувствительностью растений. У высших растений объем хромосом или содержание ДНК в каждой хромосоме, а не объем ядра или содержание ДНК в ядре, лучше коррелирует с радиочувствительностью. Наблюдаемые сортовые различия в радиочувствительности у большинства изученных видов указывают на то, что в повреждении или репарации радиационно-индуцированных повреждений в организме задействован и сам генотип [4].

Разновидности с большими по размерам хромосомами, как правило, очень чувствительны и наоборот. Кроме того, значительное влияние на частоту хромосомных поломок влияет количество хромосом и распределение

в них гетерохроматина. Некоторые исследования были проведены для изучения цитоплазматического влияния по радиочувствительности.

Исследования по действию X-облучения проводились на линиях эпилобия, содержащих идентичные геномы в различных гибридах томатов и кукурузы, показали различные реакции на излучение. В дальнейшем было установлено, что существует прямая связь между содержанием ДНК и объемом хромосомы. У высших растений хромосомный объем (то есть соотношение содержания ДНК в хромосоме, а не объем ядра или содержание ДНК на ядро) более тесно коррелирует с радиочувствительностью. Определение радиочувствительности в растениях важно в радиобиологических исследованиях и в селекции растений радиацией. Различные биологические, физические и химические факторы могут изменять воздействие радиации на растения, как указано выше. Это наиболее легко наблюдаемые и точно оцениваемые ядерные эффекты в высших растениях.

Ожидается, что ингибирование роста и летальный эффект оба являются результатом какой-либо формы ядерного или цитогенетического повреждения. Понимание радиочувствительности растений, которая является важным фактором в программах селекции сельскохозяйственных культур, требует тщательного изучения факторов, влияющих на эту особенность.

*Содержание влаги* – вероятно, один из наиболее важных факторов, которые влияют на эффекты облучения. Семена с низким содержанием воды — менее чувствительны, чем те, у кого высокий процент воды. Прямая связь между концентрацией влаги и радиационной чувствительностью семян определяется тем, что излучение может иметь как косвенный эффект, так и прямое действие на чувствительные участки клеток. Было замечено, что митоз инициируется, когда семена обрабатываются водой, что делает хромосома более чувствительна, чем, когда они находятся в стадии покоя. Радиация разрушение воды с образованием водорода и кислорода, и неко-

того количества перекиси водорода. Образование перекиси водорода в облученной воде требует наличия растворенного кислорода.

**Возраст ткани.** Молодые и свежие семена сравнительно менее чувствительны, чем выдержанные семена к действию радиации. Результаты эксперимента подтвердили увеличение хромосомной аберрации и мутации в выдержанных семенах ячменя, лука, тетраплоидной пшеницы и т.д.

**Генотип.** Реакция на радиацию различается у разных видов, разновидностей и даже генетических штаммов внутри сорта. Близкородственные виды, имеющие одинаковое количество хромосом, обладают почти одинаковой степенью радиочувствительности. Растения с большими хромосомами обладают более высокой чувствительностью по сравнению с растениями, имеющими мелкие хромосомы. При одинаковой дозе облучения полиплоидные организмы более резистентны к лучевому воздействию, чем диплоидные формы. Повышенная ploидность приводит к увеличению количества генных локусов в гетерозиготном состоянии. Это, в свою очередь, способствует расширению спектра потенциально возможных мутаций. Увеличенная чувствительность к радиации может быть связана с наличием специфических биохимических факторов, таких как высокое содержание липидов, аскорбиновой кислоты и других подобных соединений, обладающих радиопротекторными свойствами.

**Фаза клеточного деления** также играет важную роль в результатах радиационного облучения. Установлено, что в стадии профазы мейоза радиочувствительность клеток традесканции (*Tradescantia*) в 10 раз, а при той же фазе митоза в 12 раз выше, чем стадии покоя (интерфазы).

**Концентрация кислорода.** При воздействии радиации растения могут инициировать путь передачи сигнала через выработку АФК, таких как  $O^{\cdot}$ ,  $H_2O_2$ ,  $OH^{\cdot}$ ,  $O_3$  и синглетный кислород, то есть возбужденное состояние обычного молекулярного кислорода, имеющего неспаренный валентный электрон, что делает его более реакционноспособным. Поэтому растение

активирует свою антиоксидантную систему, чтобы противодействовать действию АФК и поддержать свой собственный уровень АФК в равновесии.

Исследование воздействия радиации на растения показывает, что при неизменных условиях облучения могут наблюдаться как негативные последствия в виде повреждений, так и положительные эффекты, способствующие более активному росту. В связи с этим, для различных сортов растений необходимы специализированные исследования условий радиационного воздействия. Важно проанализировать взаимосвязь индуцированных радиацией сигнальных путей на молекулярном уровне АФК и использовать полученные знания для оптимизации агротехнических приемов и улучшения сельскохозяйственных культур. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что увеличение концентрации кислорода от полностью бескислородного до уровня, характерного для нормального атмосферного воздуха, приводит к резкому (примерно в 3 раза) повышению радиочувствительности различных биосубстратов. При дальнейшем повышении концентрации кислорода радиочувствительность практически не меняется.

В живых клетках возникают АФК как в условиях стресса, так и без него. В первом случае содержание АФК у растений многократно возрастает. Ввиду этого возникают различные физиологические нарушения, в том числе повреждение белков и ДНК. Растения выработали сложный механизм антиоксидантной защиты, включающий как антиоксидантные ферменты (аскорбатпероксидазу – фермент, восстанавливающий  $H_2O_2$ , используя электроны витамина С; каталазу, супероксиддисмутазу и глутатионредуктазу), так и из метаболитов (сульфгидрильная группа глутатиона, аскорбиновая кислота, каротиноиды, витамин Е и др.) [11].

При этом в растительной клетке антиоксидантный фермент супероксиддисмутаза участвует в начальный период защиты от АФК, образуя пе-

рекись водорода. Она, в свою очередь, распадается до молекулы воды и атома кислорода под действием другого антиоксидантного фермента – пероксидазы. Было установлено, все излучения могут способствовать прорастанию семян, в то же время ультрафиолет может влиять на фотосинтез растений, индуцируя АФК. Кроме того, они могут быть связаны с факторами устойчивости растений к стрессу. Более того, было обнаружено, что АФК оказывают различное регулирующее воздействие на другие аспекты метаболизма у растений.

**Химические вещества.** Радиационный ущерб увеличивается, если материалы предварительно обрабатываются такими химическими веществами, как цианид калия, этилметансульфонат, перекись водорода и др. Экологический условия, которые изменяют физиологическое состояние тканей, могут впоследствии повлиять на результат действия радиации. Эксперимент показал, что хромосомы растений, выращенных в условиях дефицита кальция и магния, более чувствительны к действию радиации [5].

Посадка ранее не подвергавшихся воздействию радиации популяций растений в загрязненную почву в Чернобыле показала повышенную частоту мутаций при дозах облучения около 100 мкЗв/ч, а иногда и ниже. В целом, исследования мутагенеза напоминают о том, насколько мощными должны быть дозы облучения, чтобы вызвать у растений мутации, полезные для производства, а также о том, что частота мутаций, зафиксированная при остром облучении, не имеет особого смысла поскольку повреждение и восстановление не происходят одновременно.

**Температура** оказывает значительное влияние на общее генетическое повреждение, вызванное рентгеновским и гамма-излучением в растительных клетках во время и после облучения. Это касается процессов аберрации и регенерации хромосом при восстановлении. Низкие температуры в период облучения приводит к увеличению аберрации, а высокие,

хотя и снижают частоту аберрации, могут увеличить частоту возникновения мутаций.

Концепция гиперчувствительности к низким дозам радиации хорошо изучена на примере систем млекопитающих, где клетки проявляют устойчивость к высоким разовым дозам радиации, но чувствительны к небольшим разовым дозам. Это характерно для ограниченного числа воздействий, таких как высокоэнергетическое и низкоэнергетическое рентгеновское излучение. Однако эксперименты по изучению гиперчувствительности к низким дозам радиации на растительных моделях не были должным образом изучены. Считается, что различия в реакции на облучение при низких и высоких дозах радиации обусловлены разной чувствительностью фаз клеточного цикла. Для полного понимания механизмов, лежащих в основе гиперчувствительности к низким дозам облучения у растений, необходимы дальнейшие исследования, а также изучение последствий этого явления для селекции растений.

**Выводы.** Ионизирующие излучения можно рассматривать как движение различных видов энергии в пространстве в корпускулярной или электромагнитной форме. Корпускулярные излучения состоят из потоков атомных или субатомных частиц, которые могут передавать свою кинетическую энергию электронам атомов любых веществ, с которыми они сталкиваются. Они могут быть заряжены отрицательно, как электроны в  $\beta$ -лучах, положительно, как ядра гелия в  $\alpha$ -лучах, или быть электрически нейтральными, как нейтроны. Энергия частицы в значительной степени определяется ее скоростью. С другой стороны, электромагнитные или волновые излучения, можно рассматривать как само распространяющийся поток квантов, называемых фотонами, которые не обладают массой покоя и зарядом.

Радиочувствительность растений определяется той дозой, которая вызывает гибель растений (летальная доза) или существенное подавление

роста 50 % облученной популяции ( $LD_{50}$ ). Усилия по улучшению сортов для получения высоких урожаев и адаптивных сортов могут осуществляться в рамках программ селекции растений. Успех облучения в увеличении разнообразия популяции определяется радиочувствительностью растений.

Эффективные дозы облучения обычно около  $LD_{50}$  позволяет растительным тканям восстанавливаться, несмотря на отсутствие частоты мутации. Широкое разнообразие стрессовых факторов, воздействующих на растения, приводит к ряду биологических эффектов. В идеале эти факторы воздействуют только на определенные «мишени», такие как, например, молекулы ДНК или митохондрии, что приводит к целенаправленным эффектам, которые можно наблюдать в течение одного–двух поколений. Однако в действительности реакция организма более сложна, и наблюдаемые побочные эффекты еще до конца не изучены. Несмотря на ограниченное количество исследований в этой области, радиационное облучение часто приводит к таким эффектам в модельных системах на животных, которые наблюдаются у растений. Известные побочные эффекты радиационного облучения, такие как опосредованные сигналами эффекты, вызванная стрессом нестабильность генома, трансгенерационные эффекты, чувствительность к низким дозам, двухфазная реакция или гормезис и другие, также возникают в геноме растений при воздействии стрессовых факторов окружающей среды. Поэтому для полного понимания масштабов и механизмов этих побочных эффектов у растений необходимы дополнительные исследования.

#### Список литературы:

1. Баюров Л.И. Курс лекций по сельскохозяйственной радиологии : учеб. пособие / Л. И. Баюров. – Краснодар : КубГАУ, 2009. – 112 с.
2. Зеленская Л. А. Радиобиология : учеб. пособие / Л. А. Зеленская, Л. И. Баюров. – 2-е изд., испр. и доп. – Краснодар : КубГАУ, 2020. – 97 с.

3. Dada K.E., Animasaun D., Mustapha O.T. and Bado S. Radiosensitivity and Biological Effects of Gamma and X-Rays on Germination and Seedling Vigour of Three *Coffea arabica* Published: 31 March 2022 Volume 42, pages 1582–1591, (2023) DOI:10.1007/s00344-022-10643-z.
4. Gill SS, Anjum NA, Gill R et al. DNA damage and repair in plants under ultraviolet and ionizing radiations. *Scientific World Journal* 2015:250158. <https://doi.org/10.1155/2015/250158>.
5. Naito K, Zhang F, Tsukiyama T et al (2009) Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression. *Nature* 461(7267):1130.
6. Norfadzrin F., et al. A Preliminary Study on Gamma Radiosensitivity of Tomato (*Lycopersicon esculentum*) and Okra (*Abelmoschus esculentus*) *International Journal of Agricultural Research* Year: 2007; Volume 2; Issue 7; P. 620-625.
7. Sparrow AH, Miksche JP (1960) The relationship between chromosomal, nuclear or cellular size and the radiosensitivity of different plant taxa. *Radiat Res* 12:474
8. Sudhakaran IV (1972) Influence of gamma-rays on cell division in the seed roots of irradiated seeds of *Vicia rosea*. *Cytologia* 37:445–456.
9. Taheri S, Abdullah TL, Ahmad Z et al (2014) Effect of acute gamma irradiation on *Curcuma alismatifolia* varieties and detection of DAN poly-morphism through SSR marker. *Biomed Res Int* 2(2):55–59
10. Tallón CI., Córdoba F., Porras I., Pérez-Tornero O. Radiosensitivity of seeds and nodal segments of citrus rootstocks irradiated in vitro with  $\gamma$ -rays from <sup>137</sup>Cs (2015). *Acta Hort.* 1065, 549-555.
11. Won EJ, Lee JS. Gamma radiation induces growth retardation, impaired egg production, and oxidative stress in the marine copepod *Paracyclops nana* March 2014 *Aquatic Toxicology* 150:17-26. DOI:10.1016/j.aquatox.2014.02.010.

### References

1. Bayurov L.I. Kurs lekcij po sel'skohozyajstvennoj radiologii : ucheb. posobie / L. I. Bayurov. – Krasnodar : KubGAU, 2009. – 112 s.
2. Zelenskaya L. A. Radiobiologiya : ucheb. posobie / L. A. Zelenskaya, L. I. Bayurov. – 2-e izd., ispr. i dop. – Krasnodar : KubGAU, 2020. – 97 s.
3. Dada K.E., Animasaun D., Mustapha O.T. and Bado S. Radiosensitivity and Biological Effects of Gamma and X-Rays on Germination and Seedling Vigour of Three *Coffea arabica* Published: 31 March 2022 Volume 42, pages 1582–1591, (2023) DOI:10.1007/s00344-022-10643-z.
4. Gill SS, Anjum NA, Gill R et al (2015) DNA damage and repair in plants under ultraviolet and ionizing radiations. *Scientific World Journal* 2015:250158. <https://doi.org/10.1155/2015/250158>.
5. Naito K, Zhang F, Tsukiyama T et al. (2009) Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression. *Nature* 461(7267):1130.
6. Norfadzrin F., et al. A Preliminary Study on Gamma Radiosensitivity of Tomato (*Lycopersicon esculentum*) and Okra (*Abelmoschus esculentus*) *International Journal of Agricultural Research* Year: 2007; Volume 2; Issue 7; P.: 620-625.
7. Sparrow A., Schairer L.A., Sparrow R.C., Sudhakaran S. IV (1972) Influence of gamma-rays on cell division in the seed roots of irradiated seeds of *Vicia rosea*. *Cytologia* 37:445–456.
9. Taheri S, Abdullah TL, Ahmad Z et al (2014) Effect of acute gamma irradiation on *Curcuma alismatifolia* varieties and detection of DAN poly-morphism through SSR marker. *Biomed Res Int* 2(2):55-59.

10. Tallón CI., Córdoba F., Porras I., Pérez-Tornero O. Radiosensitivity of seeds and nodal segments of citrus rootstocks irradiated in vitro with  $\gamma$ -rays from  $^{137}\text{Cs}$  (2015). *Acta Hortic.* 1065, 549-555.

11. Won EJ, Lee JS. Gamma radiation induces growth retardation, impaired egg production, and oxidative stress in the marine copepod *Paracyclops nana* March 2014 *Aquatic Toxicology* 150:17-26. DOI:10.1016/j.aquatox.2014.02.010.