

Б.В. СОРОЧИНСКИЙ

Институт клеточной биологии и генетической
инженерии НАН Украины, Киев
E-mail: bvs@public.icyb.kiev.ua

МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ СРЕДИ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ, ИНДУЦИРОВАННЫХ ХРОНИЧЕСКИМ ОБЛУЧЕНИЕМ В ЗОНЕ ОТЧУЖДЕНИЯ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС: АКЦЕНТ НА ВОЗМОЖНУЮ РОЛЬ ЦИТОСКЕЛЕТА



Описаны результаты исследований морфологических аномалий среди хвойных растений в зоне отчуждения ЧАЭС. Показано, что по таким показателям, как содержание общих и индивидуальных белков, организация генома и особенности его экспрессии, а также по карiotипу морфологически аномальная хвоя отличается от контрольной. Установлено также, что в морфологически аномальной хвое происходит дифференциация генома по отношению к контролю. Обсуждается участие цитоскелета в процессе аномального формообразования у растений.

© Б.В. СОРОЧИНСКИЙ, 2003

ISSN 0564-3783. Цитология и генетика. 2003. № 2

В процессе эволюции живые организмы выработали много путей элиминации повреждений, которые возникают вследствие постоянного взаимодействия биосистем с окружающей средой. К числу таких механизмов на уровне молекулярных и биохимических систем можно отнести способность клетки репарировать повреждения ДНК и мембранных структур, резервирование метаболизма и существование альтернативных путей синтеза многих молекул, компартментализацию метаболических процессов и т.д. [1]. На клеточном уровне процессы восстановления от повреждений реализуются прежде всего благодаря явлению репопуляции клеток [2]. Наличие повреждений в функционировании такой надежной системы поддержания клеточного и тканевого гомеостаза может привести к катастрофическим последствиям для организма. Наиболее яркий пример — пострадиационная гибель клеток, их трансформация, возникновение радиационно-индуцированных химер и аномальный морфогенез.

Именно аномальный морфогенез среди хвойных растений привлек наше внимание при изучении эффектов хронического облучения в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Морфологические аномалии среди хвойных пород растений регистрировали сразу после аварии на ЧАЭС (1986–1987 гг.) в зонах сублетального и среднего поражения, и это явление связывали с острым внешним облучением лесных насаждений [3]. Как отмечают Козубов и Таскаев [3], в районе аварии на ЧАЭС наиболее мощное острое облучение лесных экосистем происходило в период активных ростовых процессов хвойных пород. Основной лесообразующий вид в 30-км зоне ЧАЭС — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), которая занимает около 80 % всех лесных насаждений. Упомянутое растение активно используют для залесения загрязненных территорий, начиная с 1989–1990 гг. Через несколько лет после посадки, примерно в 1993–1994 гг., среди молодых деревьев начали встречаться случаи аномального морфогенеза. Сейчас примеры аномального морфогенеза регистрируются на менее чем у 50–60 % всех деревьев сосны 2–11-летнего возраста, которые растут на сильно загрязненных территориях с мощностью экспозиционной дозы по гамма-излучению более 1–2 мР/ч. Доза внешнего облучения для таких растений на наземную часть может составлять 13–22 Зв/год [4]. Морфологические аномалии среди хвойных растений, растущих в этом регионе, представлены разнообразно.

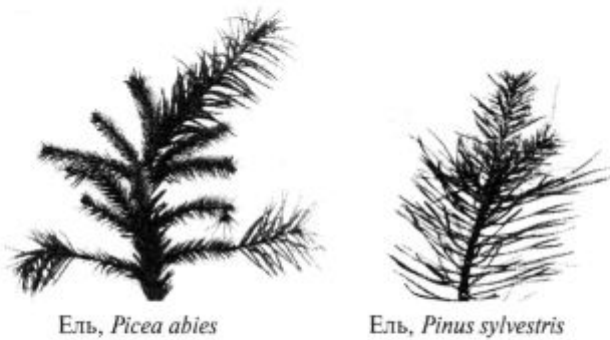


Рис. 1. Примеры морфологических аномалий среди хвойных растений, которые характеризуются изменением размеров хвои

разными типами морфозов, среди которых есть морфозы, обусловленные снятием апикального доминирования, нарушением геотропизма, изменением количества хвоинок в пучке, нарушениями в порядке закладывания и количества ежегодных побегов, бесхлорофильными химерами и т.д.

Наиболее очевидной причиной нынешней «волны» аномального морфогенеза может быть облучение растений за счет инкорпорированных радионуклидов и за счет действия внешнего хронического низкофонового облучения. При этом необходимо принять во внимание, что режим хронического облучения может характеризоваться более высокой биологической эффективностью относительно внешнего острого облучения [5].

При объяснении причин аномального морфогенеза среди хвойных растений в зоне отчуждения ЧАЭС мы исходили прежде всего из предположения об обусловленности этого явления наличием радиационного фактора, хотя известно много примеров, когда аномальный рост растений вызывается паразитами растений, химическими агентами и иными факторами, в частности и действием ионизирующего излучения [6]. Подтверждением радиационно-индуцированной природы морфозов у хвойных растений в зоне отчуждения ЧАЭС может быть тот факт, что случаи аномального морфогенеза встречаются лишь на территориях с высоким уровнем радионуклидного загрязнения, а также то обстоятельство, что концентрации других поллютантов, в частности тяжелых металлов, в почвах зоны отчуждения достаточно небольшие.

В последние годы появились экспериментальные подтверждения предположения о том, что

хроническое облучение может вызывать катастрофическое возрастание уровня мутаций в соматических клетках растений [7]. Наверное, формирование морфологических аномалий у растений зоны отчуждения ЧАЭС следует рассматривать как одно из проявлений возрастающей генетической нестабильности соматических клеток под влиянием облучения в малых дозах.

В настоящей работе приводятся обобщенные результаты собственных исследований молекулярно-биологической природы морфологических аномалий среди хвойных растений. Свое внимание мы акцентировали прежде всего на цитоскелетных структурах, поскольку именно цитоскелет является ключевым элементом в регуляции процессов морфогенеза растений на клеточном и тканевом уровнях [8].

Морфометрические характеристики хвои сосны и ели, использованной для исследований. Нами изучались контрастные по внешним признакам морфозы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и ели (*Picea abies*) с измененным размером хвои [9]. Образцы растений отбирали в 10-км зоне ЧАЭС: образцы сосны — в районе с. Янов среди насаждений в пункте временной локализации и захоронения радиоактивных отходов, образцы ели — в питомнике Ново-Шепеличского лесничества. Внешний вид образцов приведен на рис. 1, а морфометрические характеристики контрольной и морфозной хвои использованных растений описаны в табл. 1. В качестве контроля использовали побеги того же возраста и того же яруса растений, которые не имели явных признаков морфологических отклонений.

Надо заметить, что линейные размеры отдельных хвоинок ели в контроле были в 2–3 раза больше морфозных, средний вес отдельных хвои-

Таблица 1
Морфометрические показатели контрольной и морфозной хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и ели (*Picea abies*) [9], $M \pm m$, $n = 100-150$

Образец	Средняя длина хвои, мм	Средняя масса хвои, мг
Сосна, контроль	60 ± 4	80 ± 3
Сосна, морфоз	19 ± 3	14 ± 2
Ель, контроль	16 ± 2	5 ± 1
Ель, морфоз	40 ± 3	95 ± 5

нок отличался при этом в 18–20 раз. Обратная зависимость морфометрических показателей была отмечена для хвои сосны, для которой наиболее распространенным примером аномального морфогенеза является уменьшение линейных размеров и веса отдельных хвоинок относительно контроля. По морфометрическим показателям (вес, размер) хвоя морфозной сосны больше напоминает контрольную хвою ели, чем контрольную хвою собственного вида. И наоборот, аномальная хвоя ели ближе по морфометрическим показателям к контрольной хвое сосне, чем к контрольной хвое ели.

Особенности кариотипа аномальной хвои сосны из зоны отчуждения ЧАЭС. В результате проведенного сравнительного анализа кариотипа меристематических тканей хвои с измененными линейными размерами и контрольной хвои сосны обыкновенной установлено, что общее количество клеток с хромосомными aberrациями и нарушениями митотического аппарата составило для контрольной хвои 23,1 %, а для морфологически аномальной — 35,9 % [10]. Количество клеток с фрагментами и мостами в аномальной хвое превышало контрольные показатели в 4,4 и 1,9 раза соответственно. Наблюдали также возрастание в 1,3 раза количества К-митозов в меристематической ткани аномальной хвои.

Из литературы известно, что неблагоприятные условия прорастания значительно влияют на процессы развития и роста хвойных растений, в том числе и на генетический аппарат [11]. Установлено, что экстремальные условия изменяют кариотип сосны обыкновенной в сторону увеличения хромосомного набора, способствуют повышению числа и частоты повторных перетяжек, а также изменяют морфометрические характеристики хромосом [12]. При изучении кариотипа сосны кедровой сибирской было высказано предположение, что стрессовые условия могут вызывать появление разнообразных хромосомных аномалий: изменение числа хромосом и хромосомные перестройки разнообразного типа, а также структурные aberrации синхронно с изменением числа хромосом [13]. Необходимо также отметить, что растения сосны обыкновенной, кариологический анализ которых проявил нарушения хромосомного аппарата, имели также характерный измененный фенотип [14].

Анализ дифференциации генома в аномальной хвое сосны. Установленные нарушения организа-

ции хромосом в морфологически аномальной хвое по отношению к контролю свидетельствует о том, что аномальный морфогенез должен сопровождаться определенными изменениями в организации и протекании метаболизма клеток, которые сформировали морфологические аномалии. Поскольку речь идет о достаточно масштабных изменениях, мы попытались количественно с помощью метода полимеразной цепной реакции со случайными праймерами (RAPD-PCR) оценить генетическое расстояние между геномами контрольной и аномальной хвои сосны [15]. Генетическое расстояние является мерой для оценки расхождений в генах (дивергенция геномов) между различными биологическими объектами или же популяциями, эта величина может быть определена количественно. Например, доля нуклеотидных замен на число нуклеотидов или доля замены генов на локус генов является мерой для оценки генетических расстояний.

Техника RAPD-PCR активно используется сейчас в исследованиях по популяционной генетике, систематике и идентификации видов. Этот метод позволяет также установить взаимосвязь между отдельными особями. Преимуществом RAPD техники является то обстоятельство, что предварительно не нужно знать последовательность ДНК в локусе-мишени, и одинаковые праймеры могут быть использованы для анализа большого количества организмов. Более того, этот метод позволяет провести скрининг многих локусов синхронно, поскольку типичным является то, что каждый праймер продуцирует по несколько полосок на геле, т.е. метод RAPD-PCR успешно может быть использован для анализа процессов природного отбора, который вызван действием загрязнений. Мы проанализировали 25 случайных праймеров, среди которых было отобрано 3 олигонуклеотидных праймера, способных продуцировать полиморфные ДНК маркеры с ДНК сосны. Расчеты коэффициентов генетического подобия между различными объектами осуществляют с помощью методик, в основе которых лежит учет общих и отличных полосок на геле после электрофореза проамплифицированной со случайными праймерами ДНК. Мы использовали несколько подходов для расчета генетических расстояний. Расчеты осуществляли с помощью программ, которые есть в свободном доступе в Интернете по адресу: <http://evolution.genetics.washington.edu/phyip.html>

Полученные показатели для генетических расстояний между геномом контрольных тканей и тканей, сформировавших морфозы, достаточно велики (табл. 2) [15] и приводят к мысли о том, что исследованный тип аномального морфогенеза может быть химерообразованием. Таким образом, клетки, которые сформировали аномальные органы, могут происходить от пула меристематических клеток с достаточно сильно измененным по отношению к контролю геномом, что, в свою очередь, должно проявляться и в изменении ряда биохимических и молекулярно-биологических показателей, характеризующих эти ткани.

Особенности белкового состава аномальной хвои ели и сосны из 10-километровой зоны ЧАЭС. Известно, что процессы морфогенеза у растений модифицируются под влиянием множественных факторов, включая восприятие и трансформацию клетками факторов окружающей среды, транспорт гормонов и перераспределение метаболитов по органам растения и изменение гормонального баланса [16]. При анализе содержания некоторых фитогормонов в морфологически аномальных тканях ели было отмечено снижение содержания ИУК и АБК в исследованных образцах по отношению к контрольным в 1,5–2 раза, количество зеатина оставалась на том же уровне, а отношение ИУК + зеатин/АБК возрастало [17]. Поскольку на клеточном и тканевом уровнях такие изменения баланса фитогормонов могут сказываться на видовом и количественном составе цитоплазматических белков, нами был осуществлен анализ белкового состава в контрольных тканях и в тканях, сформировавших морфозы [9, 18]. Качественные изменения белкового состава были отмечены уже на уровне анализа общего полипептидного состава контрольных и морфозных тканей; при этом наблюдались также и количественные изменения некоторых белковых полос в тканях каждого из видов

растений [18]. Наиболее существенные изменения зарегистрированы для полипептидов с молекулярной массой в 43, 36, 33 и 27 кД. Полученные результаты свидетельствуют об определенных структурно-функциональных модификациях в тканях, сформировавших морфологические аномалии под влиянием облучения. Отметим, что при этом наблюдается также определенное сходство общего белкового состава тканей, относящихся к разным исследуемым видам растений. Мы провели сравнительный анализ количества изоформ белков, которые детектируются моноклональными антителами к основным белкам цитоскелета (альфа- и бета-тубулин, актин), белку теплового шока *hsp70* и фосфотирозину [9]. Такой выбор обусловлен тем обстоятельством, что цитоскелетные белки непосредственно вовлечены в развитие морфогенетических реакций [19], синтез белков теплового шока может быть неспецифическим индикатором стрессового воздействия [20], а реакция фосфорилирования/дефосфорилирования белков по тирозину отражает работу сигнальных каскадов, привлеченных к регуляции клеточных делений [21] в том числе с участием ауксинов [22].

Количество антигенных детерминант к моноклональным антителам, локализация этих детерминант на геле позволяют говорить о значительном перекрестном сходстве между контрольными и морфозными тканями ели и сосны [9], т.е. морфозная хвоя сосны значительно напоминает контрольную хвою иного вида, ели обыкновенной, не только по морфометрическим характеристикам, но и по белковому составу. И наоборот, по этим же показателям морфозная хвоя ели соответствует контрольной хвое сосны.

Нами была проведена оценка относительного количества отдельных цитоскелетных белков в тканях, сформировавших морфозы (табл. 3). Для одного из цитоскелетных белков, а именно для актина, в тканях, характеризующихся увеличенными размерами хвои, удалось зарегистрировать увеличение его относительного количества.

По-видимому, хроническое облучение в малых дозах является наиболее вероятной причиной возросшей индивидуальной изменчивости на уровне отдельных особей хвойных растений в зоне отчуждения ЧАЭС. Наверное, изменение общего белкового спектра в контрольных и морфозных тканях растений, равно как и изменение содержания индивидуальных белков и количества

Таблица 2
Генетические расстояния между контрольной и аномальной хвоей *P. sylvestris*, рассчитанные с помощью разных компьютерных программ [15]

Программа RAPD-PCR	Программа RAPD-distance	
	Коэффициент Nei	Коэффициент Nei-Li Jaccard
	0,214	0,288

их изоформ, может быть обусловлено радиационно-индуцированными перестройками генома в клетках растений и (или) изменением уровня экспрессии отдельных генов.

Сравнительный характер генной экспрессии в нормальной и морфологически аномальной хвое сосны обыкновенной. С целью изучения особенностей экспрессии индивидуальных генов в морфологически аномальной и контрольной хвое нами был осуществлен сравнительный анализ экспрессии генов, ответственных за сохранение и переработку информации, а также за ход различных клеточных процессов [23, 24]. Для этого был использован метод микроматриц ДНК (DNA microarray analysis). В его основу положена способность отдельных транскриптов гибридизоваться с матрицей, которой является молекула ДНК, связанная с носителем, что позволяет анализировать экспрессию десятков тысяч генов одновременно [25]. Методом микроматриц проводили гибридизацию РНК, выделенной из нормальной и морфологически аномальной хвои сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), с 373 нуклеотидными последовательностями, полученными на основе анализа генома ДНК сосны ладанной (*P. taeda*).

Результаты проведенной гибридизации показали, что уровень экспрессии анализируемых нуклеотидных последовательностей отличается в тканях нормальной и морфологически аномальной хвои. Были отобраны гены, изменение уровня экспрессии для которых оказалось статистически достоверным ($p < 0,01$). Общее количество таких генов варьировало от 32 до 64. Этот факт может свидетельствовать о том, что процесс аномального морфогенеза затрагивает гены, продукты которых принимают участие во многих клеточных процессах. Поскольку нас прежде всего интересовали процессы, касающиеся цитоскелета, то в табл. 4 приведена информация относительно уровня экспрессии именно генов цитоскелетных белков. Показано, что изменение уровня экспрессии генов тубулина в морфологически аномальной хвое сосны по отношению к контролю изменяется не очень существенно. Вместе с тем уровень экспрессии генов актина изменяется в морфологически аномальной хвое в 1,5 раза по отношению к контролю.

Состояние генома в контрольных и морфологически аномальных тканях хвойных растений. Изменения общего белкового спектра в кон-

рольных и морфозных тканях, количества отдельных индивидуальных белков и их изоформ, а также уровня экспрессии генов, которое кодируют отдельные белки, могут быть отражением возросшей нестабильности генома облученных соматических клеток растений. Проблема нестабильности генома в связи с действием малых доз ионизирующего излучения является относительно новой для радиобиологии, поскольку «классическая» радиобиология начиналась с области больших доз, где регистрируются значительные уровни повреждения молекул ДНК в виде одиночных и двойных разрывов молекулы. В то же время явление нестабильности генома уже достаточно известно и достаточно изучено по отношению к действию многих иных внешних факторов. Наличие изменений в генетическом материале образцов хвойных растений мы детектировали с помощью метода RFLP (полиморфизм длины рестрикционных фрагментов). С целью изучения возможных перестроек генома в локусах, кодирующих цитоскелетные белки, была осуществлена Саузерн-гибридизация разделенных рестриков ДНК с меченым геном бета-тубулина сои [18].

ДНК была обработана рестриктазами HaeIII, BamI, EcoI и PstI, после чего разделена методом электрофореза в 1%-ном агарозном геле и исследована на полиморфизм длин рестрикционных

Таблица 3
Относительное количество цитоскелетных белков в контрольных и морфозных тканях ели (за единицу принято количество белка в контрольной ткани) [9]

Цитоскелетный белок	Контроль	Морфоз
Бета-тубулин	1	1
Альфа-тубулин	1	1
Актин	1	1,5

Таблица 4
Уровень экспрессии генов цитоскелета в морфологически аномальной (М) хвое сосны по отношению к контролю (К) [23, 24]

ID клон	Ген	Соотношение М/К
74	Alpha-2-tubulin — <i>Giardia int.</i>	1,23
312	Actin 3 — <i>Anemia phyllitidis</i>	1,58



Рис. 2. Блот-гибридизация ДНК ели европейской, обработанной рестриктазой *Bam*HI, с геном бета-тубулина [18]: 1–3 — ДНК из контрольной хвои, 4–6 — ДНК из морфозной хвои

фрагментов. Даже такой не очень чувствительный метод, как RFLP, позволил выявить некоторые отличия между ДНК из нормальной и морфозной хвои. Эти отличия проявляются в изменении интенсивности некоторых полос на электрофореграммах, исчезновении одних и появлении других рестрикционных фрагментов. На электрофореграммах рестриктыв ДНК/*Bam*I и ДНК/*Eco*I привлекает внимание тот факт, что на треках ДНК из морфозных тканей полностью отсутствуют или имеют намного меньшую интенсивность по сравнению с контрольными образцами рестрикционные фрагменты в области от 1,8 до 2,9 т.п.н. для *Bam*I и в области 2,1–3,5 т.п.н. для *Eco*I. Таким образом, анализ ДНК морфозной хвои с помощью метода RFLP свидетельствует о наличии изменений в геноме такой хвои в сравнении с контролем. Увеличение интенсивности полос рестрикционных фрагментов в морфозных образцах может свидетельствовать или об амплификации некоторых участков генома, или об исчезновении сайтов рестрикции для фермента. Исчезновение полос может свидетельствовать также и о большей доступности генома для данного фермента, т.е. об увеличении количества сайтов узнавания для него. Такое уменьшение или увеличение количества сайтов для фермента может быть обратимым — в случае модификации генома за счет регуляторных систем клетки, например, метилирования некоторых участков генома метилазами.

Основываясь лишь на результатах RFLP невозможно отдать предпочтение тому или иному

механизму и выяснить причины явления аномального морфогенеза у хвойных растений. Поэтому в дальнейших исследованиях образцы ДНК контрольной и морфозной хвои были перенесены на нитроцеллюлозный фильтр и гибридизовались с меченым зондом — геном бета-тубулина сои. Как было описано выше, в морфозных тканях содержание цитоскелетных белков отличается по отношению к контролю, что может быть обусловлено определенными изменениями в структуре генома в целом или же изменением уровня экспрессии генов цитоскелетных белков. На автордиограмме мембраны с ДНК ели, которая была обработана рестриктазой *Bam*I (рис. 2) и затем гибридизовалась с геном бета-тубулина, проявились четко выраженные полосы размером примерно 5,2 и 4,6 т.п.н. Оказалось, что на некоторых дорожках с ДНК морфозных тканей полосы гена бета-тубулина имеют меньшую интенсивность по сравнению с образцами ДНК из нормальной хвои. В то же время концентрация ДНК на этих дорожках была выше по отношению к контрольным образцам. Поэтому полученные результаты могут свидетельствовать и об изменении количества копий гена бета-тубулина на геном, и (или) об увеличении количества сайтов рестрикции для рестриктазы *Bam*I. Использованный метод не показал каких-либо серьезных отличий между характером гибридизации зонда с ДНК контрольных и морфозных тканей. Эти результаты целиком согласуются с результатами иммунохимического детектирования тубулина [9].

Наверное, аномальный морфогенез, который характеризуется изменением линейных размеров хвои, происходит без модификации функций тубулиновых молекул, основного белка микротрубочек и не затрагивает локусы генома, соответствующие генам тубулина. Такое явление может быть обусловлено модификацией генов актина или же изменением уровня их экспрессии и нарушениями в процессе синтеза и деградации этого белка, являющегося основным структурным компонентом системы клеточных микрофиламентов.

SUMMARY. Results of the analysis of morphological abnormalities in coniferous plants from the Chernobyl exclusion zone are described. It is shown that such features as total and individual protein content, genome organization and peculiarities of its expression, and karyotype are different for

the control and morphologically abnormal needles. A possible role of the cytoskeleton structures in the abnormal morphogenesis in plants is discussed.

РЕЗЮМЕ. Описано результати досліджень морфологічних аномалій серед хвойних рослин, що зустрічаються в зоні відчуження ЧАЕС. Показано, що за такими характеристиками, як вміст загальних та індивідуальних білків, організація геному та особливості його експресії, а також за кариотипом морфологічно аномальна хвоя відрізняється від контрольної. Встановлено також, що в аномальній хвої відбувається диференціація геному по відношенню до контролю. Обговорюється участь цитоскелету в процесах аномального формоутворення у рослин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. — Киев : Наук. думка, 1983. — 367 с.
2. Гудков И.Н. Клеточные механизмы пострadiационного восстановления растений. — Киев : Наук. думка, 1983. — 223 с.
3. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиоэкологические исследования древесных растений. — СПб : Наука, 1994. — 248 с.
4. Кучма М.Д., Четвертия С.О., Москаленко В.А. та ін. Сучасний стан опромінення хвойних насаджень в зоні відчуження // Наука. Чернобыль-96 : 36. доп. наук.-практ. конф. (Київ, 11–12 лют. 1997 р.). — Київ, 1997. — С. 128–132.
5. Бурлакова Е.Б. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. — 1999. — 39, вып. 1. — С. 26–34.
6. Синнот Э. Морфогенез растений. — М.: Изд. иностр. лит-ры, 1963. — 603 с.
7. Kovalchuk O., Dubrova Yu., Arkhipov A. et al. Wheat mutation rate after Chernobyl // Nature. — 2000. — 407. — P. 583–584.
8. Baskin T.B. The Cytoskeleton // Biochemistry and Molecular Biology of Plants / Eds B.Buchanan, W.Gruissem, R.Jones. — Amer. Soc. Plant Physiol. — 2000. — P. 202–258.
9. Сорочинский Б.В. Особенности белкового состава аномальной хвои ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus sylvestris*) из 10-километровой зоны Чернобыльской АЭС // Цитология и генетика. — 1998. — 32, № 5. — С. 35–40.
10. Зеленая Л.Б., Сорочинский Б.В., Гродзинский Д.М. Цитогенетические исследования морфологических аномалий сосны из Чернобыльской зоны отчуждения // Доп. НАН України. — 2002. — № 1. — С. 172–175.
11. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Динамика радиационного поражения и восстановительных процессов в хвойных насаждениях в 10-км зоне контроля аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. — 1995. — 35, вып. 6. — С. 836–844.
12. Калашник Н.А., Преснухина Л.П. Популяционная изменчивость кариотипа сосны обыкновенной в Башкирии // Цитология и генетика. — 1991. — 25, № 3. — С. 12–18.
13. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Бартнищкая Н.Ф. Хромосомные перестройки у кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в экстремальных условиях произрастания // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 1. — С. 10–14.
14. Исаков Ю.Н., Буторина А.К., Мурая Л.С. Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в лесной генетике и селекции // Генетика. — 1981. — 17, № 4. — С. 701–707.
15. Sorochinsky B., Zelena L. Is the cytoskeleton involved in the irradiation-induced abnormal morphogenesis of coniferous plants? // The plant cytoskeleton: functional diversity and biotechnological implications: Abstr. Int. Symp. and NATO Adv. research workshop (23–27 Sept. 2002). — Kyiv, 2002. — P. 78–81.
16. Tran Thanh Van K., Gendy C. A. Regulation between some cytological, biochemical, molecular markers and plant morphogenesis // Morphogenesis in Plants : Molecular Approaches / (K.I. Roubelakis-Angelakis, Tran Thanh Van K.). IV. Series: NATO ASI series. Series A, Life Sciences, Plenum. — 1993. — V. 253, Press: N.Y. P. 39–54.
17. Науменко В.Д. Содержание некоторых фитогормонов в морфологически аномальных органах липы и ели, произрастающих в условиях хронического облучения // I Всесоюз. радиобиол. съезд (Москва, 1989): Тез. докл. — Пушкино, 1989. — С. 1154–1155.
18. Сорочинский Б.В., Прохневский А.И., Ручко М.В. Деякі молекулярні механізми соматичних ефектів опромінення, що відмічені у рослин з 10-кілометрової зони Чернобыльської АЕС // Цитология и генетика. — 1996. — 30, № 4. — С. 15–19.
19. Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. — М.: Изд-во МГУ, 1987. — 239 с.
20. Албертс А., Брей Д., Льюис Дж. и др. Молекулярная биология клетки. В 3-х т. — М.: Мир, 1994.
21. Luan S. Protein phosphatases and signaling cascades in higher plants // Trends Plant Sci. — 1998. — 3. — P. 271–275.
22. Filipini F., Rossi O., Marin O. et al. A plant oncogene as a phosphatase // Nature. — 1996. — 379. — P. 499–500.
23. Зеленая Л.Б., Сорочинский Б.В. Сравнительный анализ генной экспрессии в нормальной и морфологически аномальной хвое сосны обыкновенной, произрастающей в зоне отчуждения ЧАЭС // 36. наук. пр. Ін-ту ядер. досліджень. — Київ, 2002. — № 2(8). — С. 120–122.
24. Zelena L., Sorochinsky B., Clapham D. et al. Analysis of proteins expression at *Pinus sylvestris* plant samples from the Chernobyl region // Phys. Plant., 2003 (submitted).
25. Schena M., Shalon D., Davis R., Brown P. Quantitative monitoring of gene expression patterns with a complementary DNA microarray // Science. — 1995. — 270. — P. 467–470.

Поступила 04.01.03