

Лекція 5. Дія випромінювання на рослини

Царство рослин представлено дуже різноманітними життєвими формами широкого кола відмінних щодо філогенезу таксонів.

Синьозелені водорості — прокаріотичні організми, подібні до бактерій. Це дуже давня за походженням група організмів. Деякі із синьозелених водоростей можуть існувати за таких умов, які непридатні для будь-яких інших істот: у гарячих джерелах, за різких коливань температур й т. п. Цим організмам властива й висока радіостійкість (рис. 1). Серед них виявлено види, які не втрачають життєздатності, зазнавши радіаційного впливу в епіцентрі ядерного вибуху. Це *Synechococcus cedoram*, *Phormidium tenueis*, *Microcoleus vaginatus*. Їхня радіостійкість вища, ніж у бактерії *Micrococcus radiodurans*.

Навіть для тих видів синьозелених водоростей, які належать до радіочутливих, LD₉₀ на кілька порядків більша за летальні дози для меристемних клітин вищих рослин.

Для кривих виживаності багатьох видів синьозелених водоростей характерні дуже високі значення екстраполяційних чисел, що свідчить про багатоударність процесу інактивації клітин. Очевидно, це пов'язане з високим ступенем ампліфікації генів, від яких залежні виживаність клітини, а також функціонування систем репарації геному.

Відомі мутантні форми синьозелених водоростей, які відрізняються за радіостійкістю. Як вважають, ці мутанти пов'язані з генами, що причетні до репарації ДНК.

У нитчастих гормононієвих синьозелених водоростей спостерігають аномалії морфогенезу за опромінення в порівняно невисоких дозах.

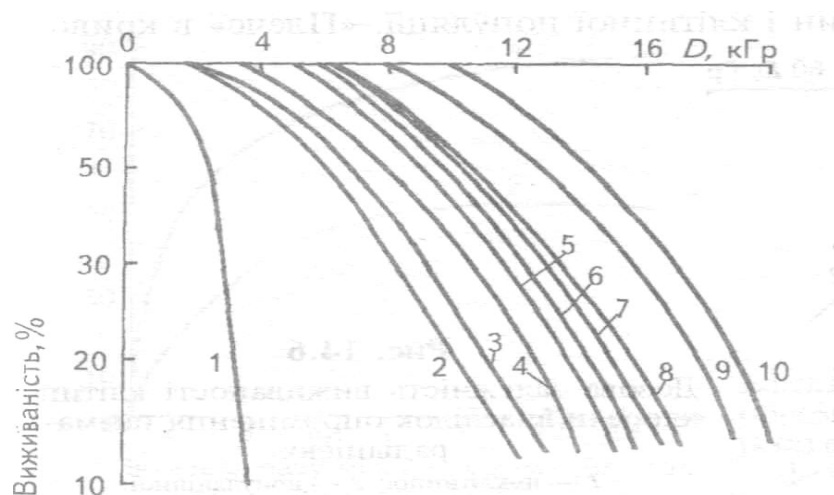


Рис. 1. Дозові залежності виживаності різних видів синьозелених водоростей:

- | | |
|--------------------------------------|--|
| 1 — <i>Micrococcus radiodurans</i> ; | 6 — <i>Nostoc linkia</i> ; |
| 2 — <i>Scytonema hoflhianii</i> ; | 7 — <i>Plectonema calothricoides</i> ; |
| 3 — <i>Oscillatoria brevis</i> ; | 8 — <i>Plectonema boryanum</i> ; |
| 4 — <i>Coccochloris stagnina</i> ; | 9 — <i>Lyngbya estuarii</i> ; |
| 5 — <i>Nostoc rmiscorum</i> ; | 10 — <i>Microcoleus vaginatus</i> |

Зелені водорості. Далеко не всі еукаріотичні одноклітинні водорості здатні утворювати макроколонії з поодиноких клітин, тому здебільшого про радіочутливість цих водоростей судять за ростом клітинної популяції в рідкому середовищі. Нижче наведено значення LD_{90} для деяких видів водоростей (за дії рідко іонізуючого випромінювання):

Вид	LD_{90} , Гр.
<i>Chlamydomonas reinhardi</i>	83...100
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	230
<i>Chlorella vulgaris</i>	280
<i>Brachiomonas subraarina</i>	66
<i>Dunaliella salina</i>	44
<i>Micrasterias truncata</i>	80
<i>Euglena gracilis</i>	390

Криві лозових залежностей виживаності одноклітинних зелених водоростей часто бувають багатоударними. Це свідчить про множинність генетичних структур, що властиве для багатьох водоростей. Наприклад, і хлорела, і хламідомонада перед поділом зазнають кількох ендомітозів, а тому частина клітин у популяції можуть виявитися багатоядерними.

У хлорели в результаті поділу під впливом іонізуючого випромінювання утворюється менше дочірніх клітин, бо замість восьми ядер у нормі за опромінення часом виникає лише два. Хламідомонада радіочутливіша за хлорелу (рис.2). Слід звернути увагу на різку відмінність стійкості клітин і клітинної популяції. «Плече» в кривій виживаності популяції хлорели свідчить про значний внесок репопуляції у відновлення чисельності клітин у культурі.

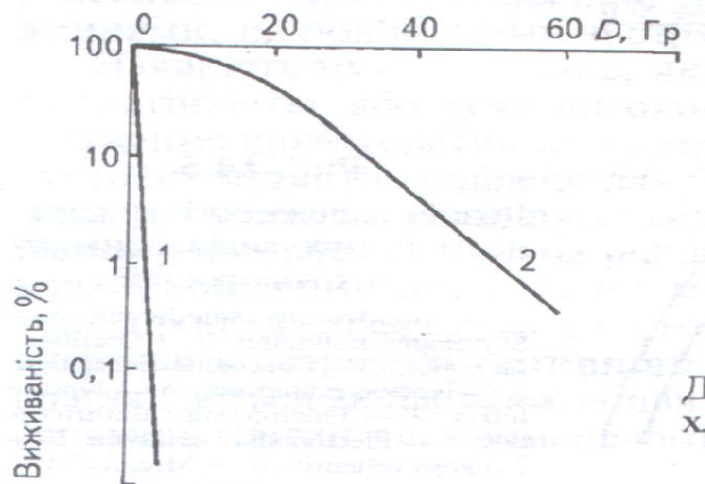


Рис.2. Дозова залежність виживаності клітин хлорели внаслідок опромінення гамма-радіацією:

1 – поклітинної; 2 – популяційної

Нитчасті зелені водорості достатньо радіостійкі. Наприклад, для спірогіри (*Spyrogyra crassa*) летальна доза перевищує 150 Гр. Унаслідок опромінення в дозах

порядку 30 Гр у клітинах цієї водорості хромосоми зазнають фрагментації, але поділ клітин триває, оскільки вздовж хромосом розташовані не одна, а кілька центромер. Тому множинність центромер забезпечує високу ймовірність збереження їх у фрагментах. Можливо, це одна з причин підвищеної радіостійкості спірогіри.

Висока радіостійкість властива видам колоніальних водоростей, що належать до вольвокальних (*Volvocales*).

Для водоростей характерний прояв ефекту фракціонування дози (рис.3) та вплив витримування після опромінення в умовах голодування. Інакше кажучи, водорості здатні ліквідувати й сублетальні, й потенційно летальні ушкодження.

Чутливість клітин водоростей до опромінення підвищують деякі інгібітори, наприклад актиноміцин, хлорамфенікол, акрифлавін.

Радіостійкість клітин водоростей змінюється залежно від фази клітинного циклу. Це було показано в досліджах із синхронізованими культурами хлорели й едогонію (*Oedogonium cardiacum*).

На едогонії — гетероталічній водорості — було показано, що жіночим клітинам притаманна більша радіостійкість, ніж чоловічим. У цієї ж водорості внаслідок опромінення втрачається здатність формувати довгі нитчасті форми.

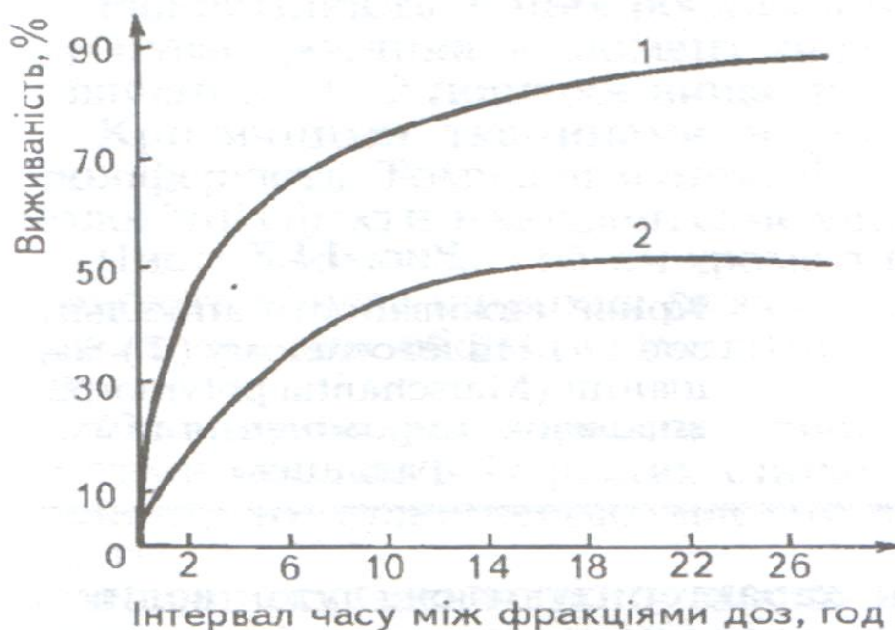


Рис. 3. Ефект фракціонування дози при опроміненні клітин зеленої водорості осциляторії в лаг-фазі (1) і у фазі стаціонарного росту (2).

Мохоподібні й папороті. В радіобіологічних дослідженнях використовують як спори мохів, спостерігаючи над утворенням із них протонеми, так і фрагменти гаметофіта, котрі культивують *in vitro*. Мохи виявляють доволі високу радіостійкість. Наприклад, за гострого опромінення фрагментів гаметофіта *Drepanocladus aduncus* у дозі 40... 175 Гр спостерігали сильну стимуляцію росту гаметофіта. Повне інгібування росту мало місце лише за доз 250... 800 Гр. Проте навіть у цьому разі інактивація верхіткових клітин спонукала утворення додаткових бічних розгалужень.

У мохоподібних, безперечно, високоефективною є система ре-популяційного відновлення, й у цьому полягає основна причина істотної різниці між виживаністю меристемних клітин і талому в цілому. Показовими щодо цього є дані, добути для маршанції (рис.4).

Подібні реакції спостерігали також на протонемі папоротей, у яких формування нитчастої структури пов'язане з поділом верхівкової клітини, а перехід до диференціації полягає в утворенні пластинчастої структури. Протонема папоротей є доволі радіостійкою системою.

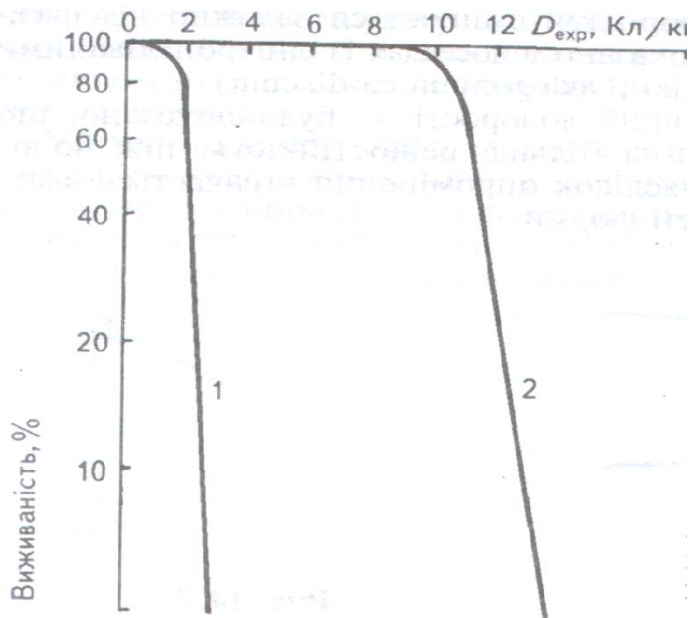


Рис. 4. Криві виживаності апікальних зон (1) і цілого талому (2) маршанції (*Marschandia polymorpha*) внаслідок опромінення гамма-радіацією.

Голонасінні й покритонасінні характеризуються дуже великою варіабельністю радіостійкостей: у межах класу, родини, а іноді навіть роду існують види, які відрізняються за радіостійкістю. Кількісну оцінку радіостійкості вищих рослин не можна здійснити на підставі аналізу лозових залежностей виживаності окремих клітин, оскільки загибель багатоклітинного організму є складним інтегративним явищем, і тому немає прямого кореляційного зв'язку між радіостійкостями клітин і багатоклітинної системи.

Як основний критерій радіостійкості використовують виживаність рослин наприкінці вегетації. Проте цей показник чітко не визначено. Крім того, добре відомі так звані гамма-паростки, в яких унаслідок опромінення у високих дозах інактивуються всі меристемні клітини, й тому вони не проявляють ні ростових процесів, ні органогенезу, але протягом тривалого часу зберігають здатність здійснювати дихальні процеси, біосинтез білків та інші метаболічні функції. Тому використовують також інші критерії, зокрема гальмування росту паростків і дорослих рослин, пригнічення мітотичної активності в меристемах, вихід хромосомних аберацій тощо. Але очевидно, що й ці критерії характеризуються невизначеністю, бо в меристемах опромінених рослин унаслідок диплонтного клітинного добору з часом

число аберантних клітин повертається до норми, загибель апікальних меристем індукує регенераційні процеси, які можуть привести до повного відновлення рослини.

Доведено, що немає зв'язку між виходом аберацій хромосом у першому після опромінення мітозі й мутагенним ефектом опромінення. Здебільшого пригнічення лінійного росту паростків після опромінення замінюється різким прискоренням росту й морфогенезу, внаслідок чого опромінені й на початку сильно пригнічені рослини з часом за своїм розвитком наздоганяють контрольних, неопромінених рослин. Інакше кажучи, ураження може маскуватися відновлювальними процесами.

Радіостійкість вищих рослин істотно залежить від стану, в якому перебуває рослина в момент опромінення: радіостійкість насіння зазвичай на 1...2 порядки вища, ніж рослини, що вегетує.

Критичними тканинами в рослин є меристеми, що активно проліферують. Тому в разі опромінення рослин, що вегетують, радіобіологічні ефекти зумовлені саме ушкодженням апікальних меристем.

Число хромосом і об'єм хроматину в клітинах різних видів рослин варіюють у дуже широких межах, і в цілому простежується зворотна залежність між об'ємом хроматину й радіостійкістю рослинних клітин.

Спостерігається прямий корелятивний зв'язок між радіостійкостями рослин в їх різних станах: якщо високою є радіостійкість насіння, то підвищеною має бути й радіостійкість рослини, що вегетує.

Наявність зазначеного зв'язку дає підстави для порівняльного аналізу радіостійкостей різних видів вищих рослин за радіостійкістю їхнього насіння.

Зіставлення рівнів радіостійкості видів вищих рослин з їх філогенетичним положенням свідчить про те, що підвищена або, навпаки, знижена радіостійкість характерна для таксонів порядку родин. Наприклад, найвищу радіостійкість мають рослини родини хрестоцвітих, найнижчу — родини бобових.

Проте навіть у межах роду виявляються види, які істотно різняться за радіостійкістю. Так само й окремі раси одного виду можуть мати різні радіостійкості.

У рівні радіостійкості рослин відображуються різні властивості організму: структурна організація геному, здатність до репарації ДНК і репопуляції, наявність клітин поза клітинним циклом, нагромадження речовин, які запобігають розвитку молекулярних ушкоджень, тощо.