

ВЛИЯНИЕ УФ-Б ОБЛУЧЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНУЮ ФУНКЦИЮ РАСТЕНИЙ *HORDEUM VULGARE* L.



Облучение проростков растений ячменя ультрафиолетом-Б влияет на рост и развитие половых элементов колоса: ускоряет дифференциацию спорогенной ткани пыльника и мужского гаметофита, которая сопровождается возрастанием асинхронности микрогаметогенеза, гетерогенности пыльцевых зерен и увеличением стерильности пыльцевых зерен. Высокие дозы ультрафиолета способствуют снижению уровня стерильности пыльцы благодаря интенсификации гаплонтного клеточного отбора. Влияние ультрафиолета на репродуктивную систему растения выражается в генотоксическом (через повреждение ДНК клеток меристемы) и фотоиндуцирующем воздействии (через ускорение зацветания и дифференциации гаметофитов).

© Е.А. КРАВЕЦ, Д.М. ГРОДЗИНСКИЙ, Н.И. ГУЩА, 2008

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2008. № 5

Введение. С возрастанием интенсивности ультрафиолетового излучения и его влияния на процессы, происходящие в биосфере, возникает необходимость оценки цитофизиологических изменений в растениях, которые индуцируются этим фактором. Воздействие ультрафиолетовой радиации на растения в диапазоне 280–320 нм охватывает все уровни биоорганизации [1–4], а также сигнальную, регуляторную и энергетическую функции [5–9]. УФ-Б модифицирует воздействие других экологических факторов, действуя часто аддитивно [10–12]. Чувствительность высших растений к солнечному ультрафиолетовому излучению существенно зависит от гено- и экотипа, этапа онтогенеза. Так, из 300 исследуемых генотипов растений около 66 % оказались чувствительными, 25 % – среднечувствительными и только 9 % – нечувствительными к УФ-Б радиации [1, 13]. Устойчивость к воздействию УФ-Б излучения в засушливых условиях произрастания может подвергаться действию отбора и усиливаться в последующих поколениях растений [14]. У видов, произрастающих в условиях повышенного фона УФ-Б радиации – тропических широтах и альпийском поясе – с возрастанием уровня ультрафиолета возрастает и толерантность к его воздействию [15, 16].

Одно из наиболее весомых последствий повышения уровня УФ-Б облучения – это повреждение репродуктивной функции растений. Генеративные ткани репродуктивных органов – археспориальная и спорогенная ткани пыльников и семяпочек, мужской и женский гаметофит – надежно защищены покровами с УФ-Б-поглощающими свойствами, в частности, околоцветником, тканями пыльника и пестика [17, 18]. По некоторым данным, стенка пыльника поглощает до 98 % ультрафиолетового излучения. Вместе с тем известно, что дополнительное облучение УФ-Б может угнетать рост и развитие растений, оказывать генотоксические эффекты на меристему, влиять на опыление, снижать количество производимой пыльцы и семенную продуктивность растений [12, 19–21].

Основной мишенью воздействия ультрафиолета являются, как известно, пыльцевые зерна ветроопыляемых растений. В ходе приспособительной эволюции аллогамных видов сформировались разнообразные механизмы защиты генома мужского гаметофита покрыто-

семенных от УФ-Б радиации. Среди них особая роль принадлежит спородерме, в особенности ее наружному слою — экзине, основной компонент которой спорополленин поглощает большую часть ультрафиолета. Характер скульптурированности секзины (наружного слоя экзины) и наличие полленкитов, пропитывающих полости между бакуллами, также играют защитную роль, поглощая или экранируя излучение [22, 23]. Однако у чувствительных генотипов растений повышенные дозы ультрафиолета вызывают деформацию пыльцевых зерен, изменения в структуре апертуры и форме бакулл [20]. Критическим этапом опыления считается фаза прорастания пыльцевого зерна, когда генеративная клетка или спермии выходят в пыльцевую трубку и оказываются незащищенными (экзиной и тканями пестика) перед ультрафиолетовым излучением. Это особенно опасно для видов с двухклеточным типом пыльцевого зерна, у которого деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке. У многих видов покрытосеменных дополнительное УФ-Б облучение вызывает редукцию длины пыльцевых трубок, а у чувствительных генотипов даже слабые потоки УФ-Б (50–70 мВт/м²) могут ингибировать прорастание пыльцы [24].

В стратегии устойчивости пыльцевого зерна задействованы и универсальные механизмы защиты растительной клетки — синтез УФ-поглощающих пигментов цитоплазмы, в частности флавоноидов, количество которых коррелирует с уровнем естественного ультрафиолета [1, 22, 26, 27], а также система репарации, которая восстанавливает от повреждения ДНК генеративной клетки и спермиев при проникновении радиации внутрь пыльцевого зерна [28–30].

Помимо прямого воздействия на генеративные органы, УФ-Б излучение оказывает и опосредованные эффекты, которые реализуются механизмами, связанными с фоторецепцией, трансдукцией сигнала и гормональной регуляцией. Эффективность воздействия во многом зависит от стадии развития (компетентности) растения. Один из наиболее чувствительных этапов онтогенеза приурочен к переключению программы вегетативного развития на репродуктивный путь, что у большинства видов инициируется определенным фотопериодом и спектральным составом света [31]. Дополни-

тельное УФ-Б облучение модифицирует световой сигнал цветения, влияя на фоторецепторы и гормональный статус растения, а также может повреждать молекулы, переносящие сигнал к стеблевым апексам. Известны факты ускорения или замедления зацветания [19, 20, 27]. Итак, несмотря на относительную защищенность, генеративные органы растений подвержены как прямому воздействию УФ-Б радиации, так и ее непрямым эффектам. Сведения о конкретных механизмах такого влияния отсутствуют. В связи с этим целью настоящей работы было выяснение механизмов воздействия дополнительного УФ-Б облучения на развитие мужского гаметофита и фертильность пыльцы, а также оценка механизмов устойчивости растений к этому участку спектра электромагнитного излучения.

Материал и методы. Объектом исследования был яровой ячмень (*Hordeum vulgare* L., $2n = 14$), чувствительный в отношении УФ-Б излучения вид семейства *Poaceae*. Использовали две схемы опыта. По первой схеме трехсуточные проростки ячменя на влажной фильтровальной бумаге облучали с помощью лампы Philips TL 20 W, используя светофильтр, отсекающий коротковолновую часть спектра ультрафиолета. Дозы облучения составляли 2,6 кДж/м² (опыт 1.1) и 4,5 кДж/м² (опыт 1.2) при интенсивности 3 Вт/м². После облучения проростки высаживали в вегетационные сосуды, а через неделю пересаживали в открытый грунт. Во второй схеме облучению подвергали надземную часть шестисуточных растений в дозах 8,6 кДж/м² (опыт 2.1), 18,6 кДж/м² (опыт 2.2) и 40 кДж/м² (опыт 2.3). Спустя три дня растения пересаживали в открытый грунт.

Для цитологических исследований проводили темпоральную фиксацию колосьев от начала фазы стрелкования (что соответствует стадии дифференциация спорогенной ткани и микроспороцитов) до начала колошения (период клеткообразования в эндосперме). Для фиксации использовали смесь Навашина, для окраски материала — ацетокармин. Из содержимого пыльников изготавливали временные цитологические препараты согласно методике [32]. Параллельно с анализом препаратов осуществляли подсчет нарушений в ходе гаметогенеза. Статистическую обработку данных проводили с

использованием функций программы Microsoft Excel.

Результаты исследований и их обсуждение. По росту и темпам развития ювенильные растения в опыте и контроле существенно не различались. Разница между ними проявилась в фазе стрелкования и формирования колоса. При этом размеры формирующегося колоса, колосков и остей у облученных растений несколько уступали контрольным, но по степени дифференциации генеративных органов — пыльников и семяпочек — опытные растения опережали контрольные. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у облученных растений проходили на 2 сут раньше, чем в контроле. Так, на 43-и сутки в колосе контрольных растений мейоз еще не начался, а в опытных вариантах уже формировались микроспоры. Через 48–72 ч в пыльниках облученных растений формировалась двух-трехклеточная пыльца, в то время как в контроле все еще продолжалось развитие микроспор.

Влияние ультрафиолета на формирование мужского гаметофита. Развитие пыльцевого зерна (ПЗ) в опытных вариантах в большинстве случаев происходит без патологий, сходно с контролем (рис. 1, а и 3, а). Для ячменя, как и большинства культурных злаков [33, 34], в развитии мужского гаметофита важная роль принадлежит процессам, обеспечивающим поляризацию пыльцевого зерна. Так, поляризация одноядерного пыльцевого зерна определяет асимметричность первого митоза и структурно-функциональное различие вегетативной и генеративной клеток, что необходимо для последующего развития пыльцевого зерна. В норме микрогаметогенез завершается образованием трехклеточного пыльцевого зерна с парой стреловидных спермиев и вегетативной клеткой, заполненной амилопластами (рис. 1, а и 3, а).

Облучение ультрафиолетом приводило к возрастанию частоты отклонений в развитии пыльцевого зерна и повышению стерильности пыльцы. Отклонения обычно связаны с недостаточностью синтеза цитоплазмы в микроспоре и вегетативной клетке, снижением интенсивности роста пыльцевого зерна и нарушением его специфической полярности. Возрастала асинхронность микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна в пределах пыльцевой камеры,

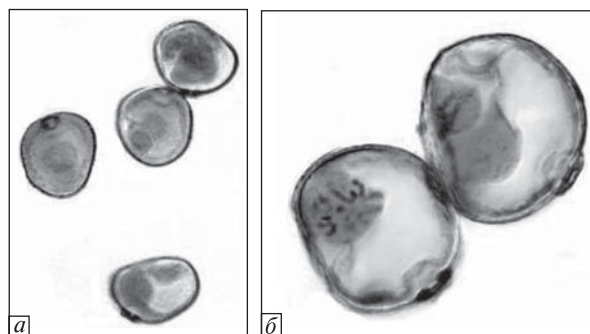


Рис. 1. Двухклеточная стадия пыльцевого зерна: а — контроль; б — опыт, деление генеративной клетки в ПЗ с дефицитом цитоплазмы

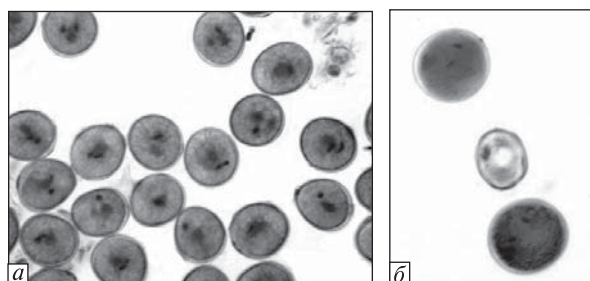


Рис. 2. Трехклеточные пыльцевые зерна: а — дифференциация спермиев, контроль; б — вариабельность зрелой пыльцы в опытном варианте

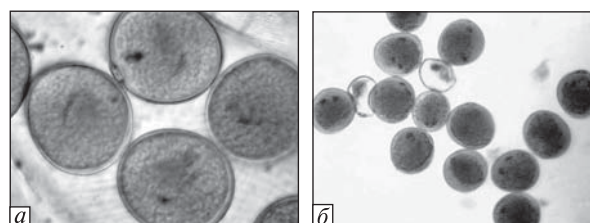


Рис. 3. Зрелая трехклеточная пыльца, в которой накапливается крахмал: а — контроль; б — гетерогенность пыльцы по накоплению крахмала, дегенерация спермиев в ПЗ с дефицитом крахмала (опыт)

степень гетерогенности (по размерам, характеру вакуолизации цитоплазмы и содержанию крахмала) пыльцы (рис. 1, б и 3, б). Наблюдались случаи преждевременного вступления в митоз генеративной клетки (рис. 1, б). В целом отклонения, наблюдаемые в опытных вариантах, сопряжены с ускорением сроков формирования генеративных органов в сравнении с контролем.

Снижение интенсивности синтеза цитоплазмы в пыльцевом зерне, сопровождающее

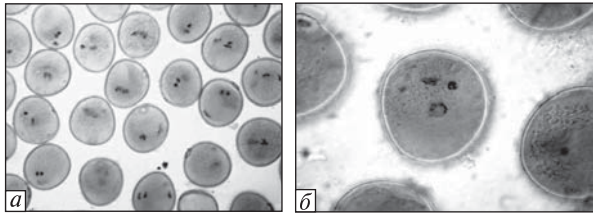


Рис. 4. Дегенерация элементов пыльцевого зерна в процессе утилизации пыльцы в пыльниках после опыления (а) и апоптозная гибель спермиев и ядра вегетативной клетки при дегенерации пыльцевого зерна (б)

развитие пыльцевого зерна в опытном варианте, приводит к возрастанию процента малоплазменных двух- и трехклеточных пыльцевых зерен. В последнем случае спермии хотя и образуются, но не завершают своей дифференциации, сохраняя овальную форму и рыхлый «хроматиновый скелет».

С увеличением дозы ультрафиолета повышалось и число нарушений в развитии мужского гаметофита. Встречались скопления микроспор, остановившихся в своем развитии после освобождения из тетрад. Часть микроспор не приобретала необходимую полярность (возможно, в связи с ускорением развития пыльников) и подвергалась патологическому развитию, в результате которого формировались пыльцевые зерна с равными и симметричными ядрами или клетками. В последнем случае генеративная клетка увеличивалась в размерах и формировала отчетливую оболочку; ее миграция внутрь вегетативной клетки была при этом невозможной.

Возрастание процента цитопатологии в развитии пыльцевого зерна сопровождалось

интенсификацией цитолитических процессов. При созревании пыльцевых зерен процент стерильности также увеличивался, что, возможно, связано с проявлением сублетальных повреждений ДНК в ходе дифференциации спермиев. При максимальной экспозиции ультрафиолетом стерильность зрелой пыльцы снизилась, что свидетельствовало о повышении эффективности гаплонтного отбора. Однако продуктивность пыльцы в пыльниках облученных растений в сравнении с контролем обычно понижена.

Итак, цитопатология пыльцевого зерна при воздействии УФ-Б облучения обусловлена следующими нарушениями в микрогаметогенезе:

- 1) снижение интенсивности синтеза цитоплазмы и роста микроспор;
- 2) изменение полярности микроспор и характера первого (асимметричного) митоза, в результате чего образуются два одинаковых ядра или две симметричные клетки;
- 3) снижение интенсивности синтеза цитоплазмы в вегетативной клетке и изменение полярности двухклеточного пыльцевого зерна;
- 4) увеличение размеров генеративной клетки, разрастание ее оболочки и невозможность ее миграции внутрь вегетативной клетки;
- 5) незавершенность дифференциации спермиев как мужских гамет при дефиците цитоплазмы в вегетативной клетке.

Зрелая пыльца ячменя быстро теряет жизнеспособность (рис. 4, а). Дегенерация спермиев и ядра вегетативной клетки происходит по типу апоптоза (рис. 4, б). Индуцируемые

Влияние УФ-В облучения на развитие репродуктивных органов

Доза УФ-В, кДж/м ² (варианты опыта)	Длина ювенильного колоса, см	Кк	Длина зрелого колоса, см	Кк 1	Стерильность двухклеточной пыльцы, %	Кк 2	Стерильность зрелой пыльцы, %	Кк 3	Вес 100 зерновок, г	Кк 4
Контроль	5,2	-0,91	5,6	-0,28	0,9	0,61	2,8	-0,17	3,67	0,67
2,6 (1.1)	5,1		5,8		3,2		5,9		3,78	
4,5 (1.2)	5,2		6,4		2,9		6,5		4,05	
8,6 (2.1)	4,6		5,3		4,4		6,9		4,08	
18,6 (2.2)	4,9		5,9		3,4		6,5		4,12	
40 (2.3)	4,0		5,5		4,3		3,9		4,12	

Примечание. Кк, Кк 1, Кк 2, Кк 3, Кк 4 – коэффициенты корреляции между дозой облучения и длиной незрелого колоса (Кк), дозой и длиной зрелого колоса (Кк 1), дозой и стерильностью двухклеточной пыльцы (Кк 2), дозой и стерильностью трехклеточной пыльцы (Кк 3), дозой и весом зерновок (Кк 4).

ультрафиолетом морфологические проявления стерильности пыльцы не являются специфическими, поскольку свойственны и другим видам злаков, к примеру, разным генотипам ржи, подвергавшимся воздействию гамма-радиации. Следовательно, возрастание стерильности пыльцы можно рассматривать в качестве неспецифической реакции со стороны мужского гаметофита в ответ на повышение уровня радиации, в частности его генотоксического воздействия.

Стерильность незрелой (двухклеточной) пыльцы положительно коррелировала с дозой (коэффициент корреляции составлял 0,61), в то время как стерильность зрелой пыльцы обнаруживала обратную зависимость (таблица и рис. 5). Высокие дозы ультрафиолета способствовали снижению стерильности зрелой пыльцы, по-видимому, за счет интенсификации процессов клеточной селекции на предшествующих стадиях развития. Итак, при воздействии ультрафиолета, помимо сигнальной и регуляторной функций, проявляется и генотоксичный эффект — через прямое и/или косвенное повреждение ДНК клеток стеблевого апекса. Последнее может быть связано с развитием окислительного стресса.

У облученных растений согласованность в развитии мужского и женского гаметофитов не нарушалась. Следовательно, ускорение дифференциации охватывало не только мужскую, но и женскую репродуктивную сферу. Опыление происходит клейстогамно в плотно закрытом, благодаря двум цветочным чешуям, «цветке». Пыльца высыпается на разветвления рыльца пестика и прорастает на их поверхности, образуя длинные трубки. Клейстогамия способствует созданию влажной камеры, в которой неиспользованная пыльца и пыльцевые трубки быстро утилизируются тканями завязи на развитие зерновки. На 4–5-е сутки после опыления, при выходе из трубки, в колосе облученных растений обнаруживались наполненные зерновки с клеточным эндоспермом и дифференцированными зародышами.

Влияние на продуктивность растений. Ультрафиолетовое облучение проростков, как упоминалось, влияет на развитие колоса, одновременно задерживая его рост и стимулируя дифференциацию половых органов. Длина

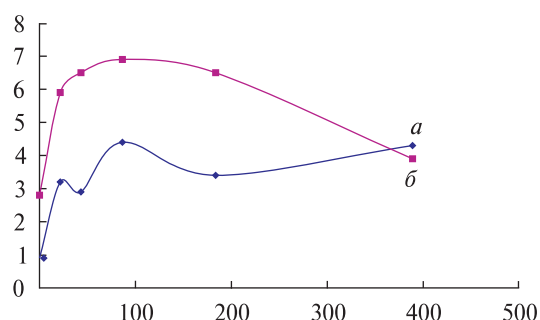


Рис. 5. Зависимость стерильности пыльцы (по вертикали, %) от дозы УФ-Б облучения: а — двухклеточная пыльца; б — трехклеточная пыльца; по горизонтали — доза, кДж/м²

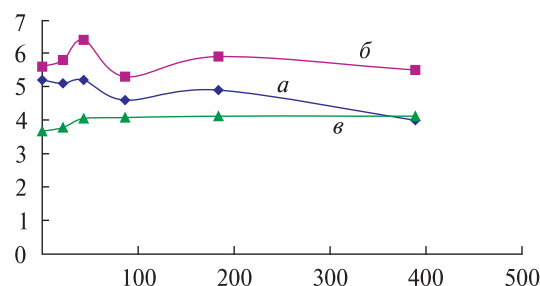


Рис. 6. Зависимость продуктивности растений от дозы УФ-Б облучения: а — ювенильный колос; б — зрелый колос; в — масса зерновки; по вертикали — длина колоса, см, и масса, г; по горизонтали — доза, кДж/м²

ювенильного колоса отрицательно коррелировала с дозой облучения (таблица и рис. 5). Конечная длина колоса варьировала без существенных корреляций с дозой (рис. 6). С ростом дозы облучения вес зерновок увеличивался. Визуальных изменений в окраске колосковых и цветковых чешуй, покровах зерновок и эндосперме не обнаружено. Таким образом, однократное облучение проростков ячменя влияет на последующее развитие растений — ускоряет переход к репродуктивному развитию, но задерживает рост ювенильного колоса. Размеры и фертильность сформированного колоса с повышением дозы УФ-Б облучения существенно не изменялись. В воздействии ультрафиолета проявлялись сигнальная и регуляторная функции, запускающие каскад реакций, которые ускоряют дифференциацию половых органов.

Выводы. Однократное облучение проростков ячменя ультрафиолетом-Б индуцировало в онтогенезе ускорение дифференциации эле-

ментов колоса, спорогенеза и развития мужского и, соответственно, женского гаметофитов. При этом рост формирующегося колоса и его элементов несколько тормозился. Реакция на облучение со стороны мужского гаметофита проявлялась в увеличении гетерогенности развития, спектра и числа цитопатологии пыльцевых зерен.

По своему спектру цитологические нарушения, индуцируемые ультрафиолетом, являются неспецифическими. Стерильность незрелой (двухклеточной) пыльцы положительно коррелировала с дозой, в то время как стерильность зрелой пыльцы обнаруживала слабую отрицательную связь с дозой. Высокие дозы ультрафиолета способствовали повышению фертильности зрелой пыльцы, что сопряжено с интенсификацией гаплонтного отбора. Вес зерновок положительно коррелировал с дозой. Итак, воздействие ультрафиолета на репродуктивную систему растения носит генотоксическое, сигнальное и регуляторное воздействие. В первом случае в результате прямого или опосредованного эффектов (например, через окислительный стресс) повреждается ДНК клеток меристемы. Потомки этих клеток, несущие нерепарируемые повреждения в рецессивных аллелях, в последующем микроспорогенезе и гаметогенезе элиминируются через гаплонтный клеточный отбор. Во втором случае воздействие ультрафиолета осуществляется через фоторецепцию и гормональную регуляцию, результатом чего является ускорение цветения и формирования генеративных органов.

E.A. Kravets, D.M. Grodzinsky, N.I. Gushcha

THE INFLUENCE OF UV-B RADIATION ON REPRODUCTIVE FUNCTION OF *HORDEUM VULGARE* L. PLANTS

It has been shown that ultraviolet-B radiation induced acceleration of flowering and differentiation of sexual spike elements in barley. Increasing of pollen asynchronous development and variability of pollen grains with growing of pollen grain sterility were observed as well. The productivity of plants irradiated with UV-B radiation did not change. Considerable doses of irradiation resulted in decreasing of pollen sterility by intensification of haplontic cell selection. The influence of UV-B radiation on the plants can be considered as a genotoxic effects via formation of initial cell DNA damages and photoinduction.

О.А. Кравець, Д.М. Гродзинский, Н.И. Гуца

ВПЛИВ УФ-Б ОПРОМІНЕННЯ НА РЕПРОДУКТИВНУ ФУНКЦІЮ РОСЛИН *HORDEUM VULGARE* L.

Опромінення проростків рослин ячменю ультрафіолетом-Б впливає на ріст і розвиток статевих елементів колоса: прискорює диференціацію спорогенної тканини пиляка та чоловічого гаметофіту, яка супроводжується зростанням асинхронності мікрогаметогенезу, гетерогенності пилькових зерен і збільшенням стерильності пилькових зерен. Високі дози ультрафіолету сприяють зниженню рівня стерильності пилюк завдяки інтенсифікації гаплонтного клітинного відбору. Вплив ультрафіолету на репродуктивну систему рослини виражається в генотоксичній (через пошкодження ДНК клітин меристеми) та фотоіндукуючій дії (через прискорення зацвітання та диференціації гаметофітів).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Jordan B.R. The effect of ultraviolet-B radiation on plants: a molecular perspective // Adv. Bot. Res. – 1996. – 122. – P. 97–162.
2. Caldwell M.M., Bjorn L.O., Bornman J.F., Flint S.D., Kulandaivelu G., Teramura A.H., Tevini M. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems // J. Photochem. and Photobiol. – 2003. – 46. – P. 40–52.
3. Самойлова К.А. Клеточные и молекулярные механизмы биологических эффектов УФ-излучения. – Киев: Наук. думка, 1982. – 246 с.
4. Стржижовский А.Д. Влияние ультрафиолетовой радиации повышенной интенсивности на растения: вероятные последствия разрушения стратосферного озона // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1999. – 6, № 39. – С. 683–692.
5. Brandle J.R., Campbell W.F., Sisson W.B., Caldwell M.M. Net photosynthesis, electron transport capacity, and ultrastructure of *pisum sativum* l. exposed to Ultraviolet-B Radiation // Plant Physiol. – 1977. – 60, № 1. – P. 165–169.
6. Ziska L.H., Teramura A.H., Sullivan J.H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation // Amer. J. Bot. – 1992. – 79. – P. 863–871.
7. Ziska L.H., Teramura A.H. CO₂ enhancement of growth and photosynthesis in rice (*Oryza sativa*): Modification by increased ultraviolet-B radiation // Plant Physiol. – 1992. – 99, № 2. – P. 473–481.
8. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
9. Гродзинский Д.М., Дмитрієв О.П., Гуца М.І., Коломієць О.Д., Кравець О.А., Рашидов Н.М. УФ-В радіація і рослини: механізми ушкодження та захисту. – Київ, 2007. – 149 с.
10. Caldwell M.M., Ballare C.L., Bornman J.F., Flint S.D.,

- Bjorn L.O., Teramura A.H., Kulandaivelu G., Tevini M. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors // Photochem. Photobiol. Sci. – 2003. – 2, № 1. – P. 29–38.
11. Sullivan J.H., Teramura A.H. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean // Plant Physiol. – 1990. – 92, № 1. – P. 141–146.
 12. Koti S., Reddy K.R., Reddy V.R., Kakani V.G., Zhao D. Interactive effects of carbon dioxide, temperature, and ultraviolet-B radiation on soybean (*Glycine max*) flower and pollen morphology, production, germination and tube lengths // J. Exp. Bot. – 2004. – 56, № 412. – P. 725–736.
 13. Канаи Е.В. Влияние УФ-Б радиации на агроэкосистемы // Докл. РАСХН. – 2002. – 3. – С. 17–20.
 14. Musil C.F. Accumulated effect of elevated ultraviolet-B radiation over multiple generations of the arid-environment annual *Dimorphotheca sinuata* DC. (Asteraceae) // Plant, Cell Environment. – 1996. – 19. – P. 1017–1027.
 15. Акназаров О. Действие ультрафиолетовой радиации на рост, морфогенез и уровень гормонов высокогорных растений : Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. – Душанбе, 1991. – 47 с.
 16. Caldwell M.M. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants // Ecol. Monographs. – 1968. – 38. – P. 243–268.
 17. Flint S.D., Caldwell M.M. Influence of floral optical properties on the ultraviolet radiation environment of pollen // Amer. J. Bot. – 1983. – 70. – P. 1416–1419.
 18. Barnes P.W., Jordan P.W., Gold W.G., Flint S.D., Caldwell M.M. Competition, morphology and canopy structure in wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) exposed to enhanced ultraviolet-B radiation // Funct. Ecol. – 1988. – 2. – P. 319–330.
 19. Conner J.K., Neumeier R. The effects of ultraviolet-B radiation and intraspecific competition on growth, pollination success, and lifetime female fitness in *Phacelia campanularia* and *P. purshii* (Hydrophyllaceae) // Amer. J. Bot. – 2002. – 89. – P. 103–110.
 20. Koti S., Reddy K.R., Kakani V.G., Zhao D., Reddy V.R. Soybean (*Glycine max*) pollen germination characteristics, flower and pollen morphology in response to enhanced ultraviolet-B radiation // Ann. Bot. – 2004. – 94, № 6. – P. 855–864.
 21. Flint S.D., Caldwell M.M. Partial inhibition of in vitro pollen germination by simulated solar ultraviolet-B radiation // Ecology. – 1984. – 65. – P. 792–795.
 22. Rozema J., Broekman R.A., Blokker P., Meijkamp B.B., de Bakker N., van de Staaij J., van Beem A., Ariese F., Kars S.M. UV-B absorbance and UV-B absorbing compounds (para-coumaric acid) in pollen and sporopollenin: the perspective to track historic UV-B levels // Photochem. Photobiol. – 2001. – 62. – P. 108–117.
 23. Bohne G., Richter E., Woehlecke H., Ehwald R. Diffusion barriers of tripartite sporopollenin microcapsules prepared from pine pollen // Ann. Bot. – 2003. – 92. – P. 289–297.
 24. Torabinejad J., Caldwell M.M., Flint S.D., Durham S. Susceptibility of pollen to UV-B radiation: an assay of 34 taxa // Amer. J. Bot. – 1998. – 85, № 360. – P. 855–868.
 25. Tevini M., Iwanzik W., Thoma U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants // Planta. – 1981. – 153. – P. 388–394.
 26. Klaper R., Frankel S., Berenbaum M.R. Anthocyanin content and UV-B sensitivity in *Brassica rapa* // Photochem. Photobiol. – 1996. – 63. – P. 811–813.
 27. Santos A., Almeida J.M., Santos I., Salema R. Biochemical and ultrastructural changes in pollen of *zea mays* L. grown under enhanced uv-b radiation // Ann. Bot. – 1998. – 2. – P. 641–645.
 28. Jackson J.F., Linskens H.F. Evidence for DNA repair after ultraviolet irradiation of *Petunia hybrida* pollen // Mol. Gen. Genet. – 1978. – 161, № 2. – P. 117–120.
 29. Бубряк И.И., Гродзинский Д.М. Функционирование системы репарации ДНК в пыльце растений из разных экологических условий произрастания // Физиология и биохимия культур. растений. – 1985. – 17, № 4. – С. 335–343.
 30. Гродзинский Д.М. Радиобиология. – Київ : Либідь, 2000. – 448 с.
 31. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: ЛГУ, 1991. – 238 с.
 32. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1974. – 234 с.
 33. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. – М.: Наука, 1976. – 496 с.
 34. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. – Л.: Колос, 1974. – 206 с.

Поступила 23.05.07