

УДК [577.34.581.631.53](027.34)

Н. Л. Шевцова, А. А. Явнюк, Д. И. Гудков

**ЭФФЕКТ «ПЕРИОДА ПОКОЯ» ПРИ ПРОРАСТАНИИ
СЕМЯН ТРОСТНИКА ОБЫКНОВЕННОГО ИЗ
ВОДОЕМОВ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ ЗОНЫ
ОТЧУЖДЕНИЯ**

Изучено влияние хронического облучения малыми дозами ионизирующего излучения на жизнеспособность семян тростника обыкновенного *Phragmites australis* (Poaceae), произрастающего в водоемах Чернобыльской зоны отчуждения. Проанализированы показатели всхожести, энергии прорастания, жизнеспособности проростков и выживаемости семян в зависимости от дозовой нагрузки на родительское растение. Обнаружен эффект «периода покоя», проявляющийся в увеличении в среднем на 20—25% показателей всхожести и жизнеспособности проростков семян растений, произрастающих в условиях долговременного хронического облучения, при условии 6—7-месячного периода покоя в условиях радиационного благополучия. Установлена достоверная корреляция между физиологическим состоянием семян тростника обыкновенного и мощностью поглощенной дозы на родительское растение.

Ключевые слова: тростник обыкновенный, *Phragmites australis*, водоемы Чернобыльской зоны отчуждения, жизнеспособность семян, хроническое ионизирующее облучение, малые дозы.

Широкое распространение ядерных технологий в энергетике, медицине и вооружении свидетельствует о продолжающемся активном формировании еще одного глобально действующего экологического фактора — антропогенного радионуклидного загрязнения. Крупные радиационные аварии, произошедшие в последние десятилетия на предприятиях атомной энергетики, продемонстрировали реальность широкомасштабного загрязнения искусственными радионуклидами как наземных, так и водных экосистем. В связи с этим, научному сообществу приходится решать многочисленные проблемы, связанные с безопасным существованием человека и биоты в условиях радионуклидного загрязнения окружающей среды и облучения дозами, превышающими естественный радиационный фон.

Биологические эффекты хронического облучения в малых дозах, проявляющиеся в изменении таких важнейших популяционных показателей, как продуктивность, развитие и смертность организмов в природных условиях, особенно в водных экосистемах, изучены недостаточно. Как показали исследования наземных экосистем, длительное действие низкофонового

© Н. Л. Шевцова, А. А. Явнюк, Д. И. Гудков, 2014

ионизирующего излучения может приводить к перестройкам и обеднению биоценоза, к увеличению частоты тератологических изменений в популяциях, элементарных генетических изменений в череде потомств облучаемых организмов и др. [2, 16, 19, 20]. Принимая во внимание лабильность, пластичность, толерантность и генетическую неоднородность популяции, можно предположить, что ее длительное существование в условиях низкофонового радиационного воздействия запускает механизмы отбора, способствующие приспособлению к изменившимся условиям окружающей среды [2, 3, 15, 19].

Проведенные ранее исследования показали, что в градиенте радионуклидного загрязнения водоемов Чернобыльской зоны отчуждения (ЧЗО) в клетках корней вегетирующих растений тростника обыкновенного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud. отмечается увеличение частоты хромосомных аберраций и их множественный характер [24], свидетельствующие о высоком уровне генетической нестабильности. Логично предположить, что это может отразиться и на других важных для популяции показателях, в первую очередь репродуктивных.

Цель настоящей работы — изучить жизнеспособность семян тростника обыкновенного, произрастающего в условиях повышенной радиационной нагрузки.

Материал и методика исследований. Исследования проводили в течение 2009—2012 гг. в водоемах с различным уровнем радионуклидного загрязнения. Семена тростника обыкновенного *Phragmites australis* отбирали в замкнутых и слабопроточных водоемах, являющихся объектами долговременного радиоэкологического мониторинга [5], расположенных на территории левобережной (озера Глубокое и Далекое) и правобережной (оз. Азбучин, Яновский затон и водоем-охладитель ЧАЭС) поймы р. Припяти в ЧЗО (в дальнейшем — водоемы ЧЗО). Полученные результаты сравнивали с соответствующими показателями семян растений из водоемов с фоновым уровнем радионуклидного загрязнения (оз. Вербное (Оболонский район г. Киева) и Киевское водохранилище (с. Лютиж)) (в дальнейшем — фоновые).

Практически все исследуемые популяции тростника в водоемах ЧЗО были сформированы до аварии на ЧАЭС, регулярные наблюдения за ними ведутся с 1988 года [4, 12]. Исключение составляют популяции тростника оз. Азбучин и Яновского затона, сформировавшиеся после намыва песка при строительстве правобережной противопаводковой дамбы в 2002—2004 гг. [10].

Метелки тростника собирали в середине — конце октября с трех площадок по 0,5 м² на каждом пункте отбора. В лабораторных условиях зерновки вылущивали из метелок, очищали от чешуек и в бумажных пакетах помещали в прохладное место для хранения. В дальнейшем, в зависимости от цели эксперимента, семена проращивали или оставляли на хранение в прохладном месте.

Для оценки жизнеспособности семян тростника из водоемов ЧЗО было проведено две серии экспериментов. В первой серии использовали семена, прошедшие краткий латентный период и высеванные в течение 20—30 сут после сбора (ЛПк), во второй — прошедшие длительный латентный период, соответствующий периоду зимнего покоя — 6—7 мес (ЛПд). В этом случае семена высевали в апреле — мае, что соответствует началу вегетационного сезона тростника в водоемах Северного Полесья. Семена проращивали в чашках Петри, помещенных на стеллажи с освещением 5—10 клк, при температуре 20—22°C с соблюдением условий рандомизации. Опыты ставили в трехкратной повторности.

Жизнеспособность семян оценивали по показателям всхожести, энергии прорастания, периода прорастания (появления первого и последнего проростков), жизнеспособности проростков и их выживаемости.

Всхожесть является важным показателем семян, который определяет их способность к образованию побегов. Энергия прорастания характеризует одновременность появления проростков и указывает на физиологическую однородность семян. Она выражается в доле семян, проросших на 6-е сутки. Жизнеспособность проростков подсчитывали с учетом взошедших семян на стадии появления первого настоящего листа. Достижение проростком этой стадии морфогенеза свидетельствует о его дальнейшей жизнеспособности и начале функционирования верхушечной и корневой меристем [25]. Под выживаемостью понимали соотношение выживших к концу опыта и поставленных на проращивание семян. Статистические вычисления проводили с помощью стандартных методов вариационной статистики и корреляционного анализа [9, 13], а также программы MS Exel.

Результаты исследований и их обсуждение

Для тростника из водоемов ЧЗО была рассчитана мощность суммарной поглощенной дозы на растение от радионуклидов, находящихся в водной среде, донных отложений, инкорпорированных в тканях растения и от фоновых источников [24]. Согласно проведенным расчетам, наибольшую поглощенную дозу — 5,9—13,6 мкГр/ч получают растения из водоемов левобережной поймы р. Припяти, минимальную 30—300 нГр/ч — из фоновых.

Анализ показателей жизнеспособности семян тростника обыкновенного показал существенные отличия в градиенте повышения мощности поглощенной дозы. Для семян из водоемов ЧЗО, прошедших ЛПк, характерен значительно拉стянутый период прорастания, коррелирующий с дозовой нагрузкой на материнское растение (табл. 1). Последние проростки у семян растений из фоновых водоемов появлялись на 9-е сутки после высева, у семян растений, отобранных на Яновском затоне и ВО ЧАЭС — на 19-е, а на озерах Глубоком, Далеком и Азбучин — на 26-е.

На время появления первых проростков мощность дозы облучения материнского растения не влияла. Однако на вторые сутки опыта количество проросших семян из фоновых водоемов составляло 3—5%, а водоемов ЧЗО — 32—38%. Исключением (8%) был этот показатель у семян из оз. Глубокого,

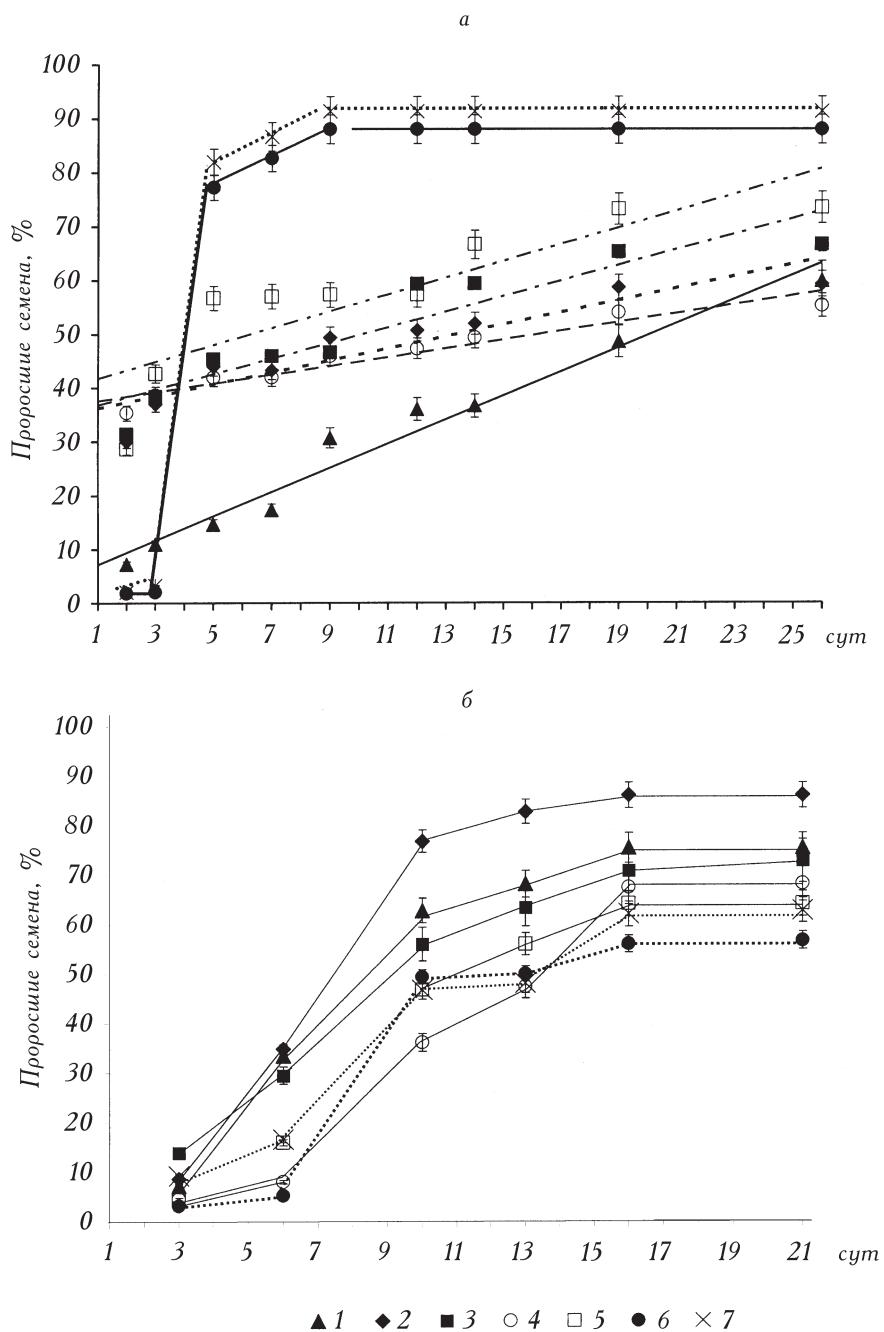
1. Показатели жизнеспособности семян и проростков тростника обыкновенного после прохождения краткого латентного периода ($M \pm m$)

Водоемы	Средняя мощность поглощенной дозы, мкГр/ч	Время появления проростков, сутки		Всхожесть, %	Энергия прорастания (5-е сутки), %	Жизнеспособность проростков, %
		первые	последние			
ЧЗО						
Оз. Глубокое	13,64 ± 0,61	2	26	60,00 ± 1,41	14,57 ± 2,12	63,33 ± 1,14
Оз. Далекое	5,99 ± 0,45	2	26	59,33 ± 0,62	44,00 ± 0,92	59,55 ± 0,68
Оз. Азбучин	5,02 ± 0,24	2	26	66,67 ± 1,84	45,33 ± 0,96	63,00 ± 1,18
Яновский затон	4,17 ± 0,28	2	19	55,33 ± 0,93	42,00 ± 1,01	66,27 ± 1,21
ВО ЧАЭС	2,53 ± 0,11	2	19	72,67 ± 1,15	56,67 ± 0,78	76,15 ± 1,31
Фоновые						
Киевское вдхр.	0,30 ± 0,01	2	9	83,33 ± 7,31	77,33 ± 0,57	92,00 ± 4,37
Оз. Вербное	0,03 ± 0,05	2	9	92,67 ± 1,63	82,00 ± 0,34	95,68 ± 1,82

где родительские растения получают наибольшую дозовую нагрузку среди всех рассматриваемых водоемов.

Энергия прорастания зерновок тростника из водоемов ЧЗО была в 1,5—2,0 раза, а всхожесть и жизнеспособность проростков — на 20—25% ниже, чем у семян растений из фоновых (см. табл. 1). Также существенно различалась динамика всхожести семян (рис. 1, а).

С 3-х по 5-е сутки после высеява максимальное количество семян — в среднем около 80% проросло у растений из фоновых водоемов. Кривая всхожести имела традиционную *s*-образную форму, характерную для культурных и дикорастущих злаков [1, 11]. Совершенно иная картина отмечена у растений из водоемов с повышенным радиационным фоном — кривые динамики всхожести описывались линейной функцией и представляли собой прямые с тангенсом угла наклона к оси абсцисс в диапазоне 0,8—2,2. Это свидетельствует о растянутости процесса прорастания во времени и, соответственно, о неоднородности физиологического состояния семян. Тангенс угла наклона прямых коррелирует с мощностью дозы облучения ($r = 0,89$), что указывает на дозовую зависимость физиологического состояния зерновок тростника, прошедших короткий период покоя.



1. Динамика всхожести семян тростника обыкновенного, отобранных в водоемах с разным уровнем дозовой нагрузки на родительское растение: *а* — короткий латентный период; *б* — длительный латентный период; 1 — оз. Глубокое; 2 — оз. Далекое; 3 — оз. Азбучин; 4 — Яновский затон; 5 — ВО ЧАЭС; 6 — Киевское вдхр.; 7 — оз. Вербное.

Согласно литературным данным, свежесобранные семена культурных злаковых в основном не способны прорастать сразу после уборки [8, 11, 17]. Послеуборочное дозревание — биохимический процесс, приводящий к физиологической зрелости семян, то есть, способности давать нормальные всходы. Его длительность зависит от видовой принадлежности растения и климатических условий произрастания [1, 11]. До окончания дозревания семена имеют пониженную всхожесть или не прорастают совсем. Минимальный период покоя, достаточный для формирования физиологической зрелости зерновок дикорастущих злаковых, составляет 3—14-х суток [1, 11, 14]. По данным некоторых исследователей [6, 23], семена тростника вообще не нуждаются в дозревании, а основным фактором, лимитирующим осенне прорастание, является неблагоприятная температура почвы [11]. Наши результаты (см. табл. 1) позволяют предположить, что месячный период покоя является достаточным для достижения зерновками тростника физиологической зрелости.

В зоне средних широт диссеминация тростника начинается в сентябре [14]. Семена разносятся ветром и попадают на промерзшую землю, сплавины, воду и др. Их прорастание начинается весной при температуре почвы 16—18°C [6]. Вегетационный сезон для тростника в средней климатической зоне наступает не раньше конца апреля [14]. Таким образом, вынужденный зимний период покоя в зоне Полесья для его семян составляет 6—7 месяцев. Их весенняя всхожесть очень низкая — 35—55% [6, 23]. В большинстве случаев как в природе, так и в искусственных условиях тростник размножается вегетативным путем с помощью корневища [7, 8, 14].

С учетом вышеперечисленного, была проведена серия экспериментов, в которой семена тростника высевали после 6—7-месячного латентного периода (ЛПд), сопоставимого с естественным зимним периодом покоя. После прохождения длительного латентного периода различия в показателях жизнеспособности семян тростника из водоемов ЧЗО и фоновых уменьшились (табл. 2). Всхожесть семян из водоемов ЧЗО увеличилась на 10% и в среднем составила 73%, жизнеспособность проростков увеличилась на 20% — в среднем до 87%, а энергия прорастания уменьшилась на 16%.

Иная картина наблюдалась у семян тростника из фоновых водоемов — после прохождения зимнего периода покоя их всхожесть снизилась на 28%, а энергия прорастания уменьшилась почти в семь раз и составила в среднем 11%. Однако жизнеспособность взошедших проростков практически не изменилась — в среднем 91% по сравнению с 94% в случае ЛПк.

Таким образом, впервые был зарегистрирован эффект повышения всхожести семян и выживаемости их проростков растения семейства злаков, произрастающего в условиях долговременного хронического облучения, при прохождении семенами длительного состояния покоя в условиях радиационного благополучия.

Необходимо отметить, что данные о способности семян тростника сохранять всхожесть с течением времени довольно противоречивы. Некоторые исследователи указывают, что они сохраняют всхожесть в течение четырех

2. Показатели жизнеспособности семян и проростков тростника обыкновенного после длительного периода покоя ($M \pm m$)

Водоемы	Средняя мощность поглощенной дозы, мкГр/ч	Время появления проростков, сутки		Всхожесть, %	Энергия прорастания, % (6-е сутки)	Жизнеспособность проростков, %
		первый	последний			
ЧЗО						
Оз. Глубокое	13,64 ± 0,61	3	21	75,33 ± 2,35	33,33 ± 1,66	89,38 ± 3,38
Оз. Далекое	5,99 ± 0,45	3	21	86,00 ± 3,27	34,67 ± 1,89	87,59 ± 3,22
Оз. Азбучин	5,02 ± 0,24	3	21	72,67 ± 2,28	29,33 ± 1,18	83,96 ± 3,30
Яновский затон	4,17 ± 0,28	3	21	68,00 ± 1,15	8,00 ± 1,02	92,16 ± 3,95
ВО ЧАЭС	2,53 ± 0,11	3	16	64,00 ± 1,43	16,00 ± 1,66	80,21 ± 2,94
Фоновые						
Киевское вдхр.	0,30 ± 0,01	3	21	56,67 ± 1,07	5,33 ± 1,16	89,41 ± 2,15
Оз. Вербное	0,03 ± 0,005	3	21	62,67 ± 1,93	16,67 ± 1,33	92,55 ± 3,12

лет и более [6], другие — что теряют способность к прорастанию уже по истечении года [8, 23]. Однако известно [6, 7, 8, 14], что в природе тростник размножается преимущественно вегетативным путем, а размножение семенами требует совпадения многих благоприятных факторов и наблюдается реже [8, 14, 23]. Можно предположить, что значительное снижение показателей жизнеспособности и, что особенно показательно, энергии прорастания семян тростника из фоновых водоемов после прохождения вынужденного зимнего покоя, скорее всего свидетельствует о естественном старении семян [11, 22].

При ЛПд динамика всхожести семян во всех вариантах подчинялась линейно-квадратичной функции и описывалась *s*-образной кривой независимо от дозовой нагрузки на родительское растение (см. рис. 1, б). Первые проростки появлялись на третьи сутки, а период всхожести длился 21 сут (за исключением семян растений ВО ЧАЭС) и не зависел от места произрастания материнского растения. Таким образом, длительное пребывание в состоянии покоя при отсутствии хронического облучения привело к выравниванию физиологического состояния семян тростника из водоемов с различным уровнем радионуклидного загрязнения. Возможность влияния периода покоя на физиологическое состояние семян подтверждается и литературными данными [1, 17, 18, 22]. При этом выживаемость семян тростника из фоновых водоемов снизилась в среднем на 25%, а у семян растений из водоемов ЧЗО повысилась на 20% (табл. 3).

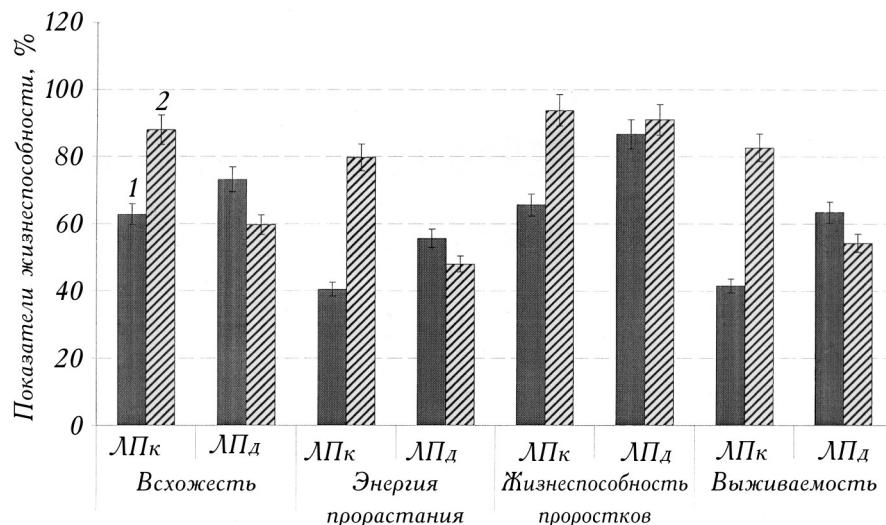
3. Выживаемость семян тростника обыкновенного в зависимости от длительности латентного периода

Водоемы	Средняя мощность поглощенной дозы, мкГр/час	Выживаемость, %	
		ЛПк	ЛПд
ЧЗО			
Оз. Глубокое	13,64 ± 0,61	38,00 ± 1,14	67,33 ± 0,95
Оз. Далекое	5,99 ± 0,45	35,33 ± 0,68	75,33 ± 0,66
Оз. Азбучин	5,02 ± 0,24	42,00 ± 1,18	61,01 ± 1,34
Яновский затон	4,17 ± 0,28	36,67 ± 1,21	62,67 ± 0,98
ВО ЧАЭС	2,53 ± 0,11	55,33 ± 1,31	51,33 ± 1,01
Фоновые			
Киевское вдхр.	0,30 ± 0,061	76,67 ± 1,42	50,66 ± 1,12
Оз. Вербное	0,03 ± 0,005	88, 67 ± 2,37	58,98 ± 0,93

Необходимо отметить, что показатели выживаемости семян растений из водоемов ЧЗО, прошедших длительный латентный период, и из фоновых водоемов, прошедших короткий латентный период, достаточно близки (см. табл. 3). Следовательно, значение 60—80% можно считать условной нормой для этих водоемов.

Снижение выживаемости семян тростника из фоновых водоемов после прохождения ЛПд в среднем на 25%, скорее всего, связано с потерей частью из них способности к прорастанию вследствие элементарных процессов старения [1, 17, 23]. В пользу этого предположения свидетельствует неизменно высокий показатель жизнеспособности проростков — в среднем 90% по сравнению с 94% при ЛПк (рис. 2). В тоже время, повышение выживаемости семян растений из водоемов ЧЗО после прохождения ЛПд происходит на фоне возрастания всех показателей жизнеспособности (см. рис. 2), что может свидетельствовать о работе механизмов стресс-защиты и репарационных систем [3, 17, 22].

В этом случае можно предположить, что большая часть биохимических, генетических и физиологических нарушений, отвечающих за жизнеспособность семян тростника из водоемов ЧЗО, вызвана кумулятивными дозами хронического радиационного воздействия. За короткий латентный период после снижения дозовой нагрузки регуляторные системы зародыша не успевают компенсировать все накопленные нарушения. Это реализуется в значительно пониженных показателях жизнеспособности семян растений из водоемов ЧЗО по сравнению с семенами растений из фоновых водоемов. В период вынужденного покоя геном меристемных клеток зародыша находится в частично репрессированном состоянии, контролируемом, в частности, и стресс-белками [22]. Длительный период вынужденного покоя, характеризующийся замедленными, но не остановленными метаболическими процессами [1, 22, 25], в радиационно-благополучных условиях создает



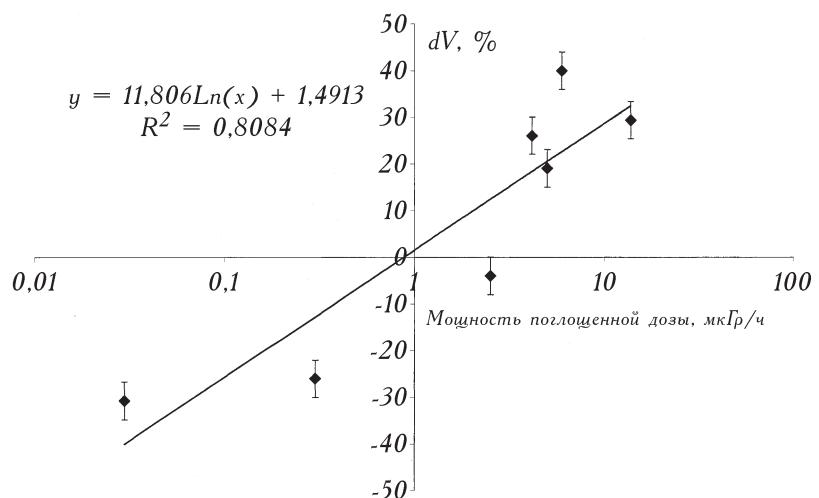
2. Показатели жизнеспособности семян тростника обыкновенного из водоемов ЧЗО (1) и фоновых водоемов (2): ЛП_к — короткий латентный период; ЛП_д — длительный латентный период.

предпосылки для элиминации части нарушений, накопленных за вегетативный период жизни родительского растения в условиях повышенных дозовых нагрузок. Увеличение (в среднем на 20%) всхожести семян, прошедших ЛП_д, позволяет предположить, что основная роль в этом процессе отводится репарации генов, контролирующих синтез фитогормонов, ответственных за процесс прорастания семян. Также можно предположить, что интенсификация процессов репарации нарушений генома в клетках зародышей семян растений из водоемов ЧЗО приводит к элиминации повреждений, отвечающих за старение. Кроме того, увеличение в среднем на 25% жизнеспособности проростков может быть связано с нормализацией репарации таких тяжелых повреждений ДНК, как двунитевые разрывы. Следовательно, наблюдаемый эффект «периода покоя» выражается в увеличении выживаемости семян растений из водоемов ЧЗО за счет сложных неспецифических механизмов фило-онтогенетической адаптации к длительному стресс-воздействию радиационного фактора.

Несмотря на то, что прямой корреляции между выживаемостью семян тростника и полученной родительским растением поглощенной дозой облучения не наблюдалось, была обнаружена косвенная дозовая зависимость. Отмечена высокая степень корреляции между дозовой нагрузкой на родительское растение и разницей выживаемости семян после прохождения короткого и длительного латентного периодов (коэффициент корреляции $r = 0,81$) (рис. 3).

Заключение

Результаты исследования показали различия в жизнеспособности семян тростника обыкновенного, произрастающего в водоемах Чернобыльской зоны отчуждения с разным уровнем радионуклидного загрязнения.



3. Дозовая зависимость эффекта «периода покоя» семян тростника обыкновенного: dV — разница выживаемости зерновок после длительного и краткого латентного периодов.

Установлено, что месячный период после отбора семенного материала в октябре является достаточным условием для физиологического созревания семян тростника обыкновенного.

Всхожесть физиологически зрелых семян тростника из фоновых водоемов в среднем оставляет 80%, а жизнеспособность проросших семян — 90—95%. Длительный период вынужденного покоя отрицательно сказывается на всхожести этих семян, приводя к ее снижению с 83—93 до 57—63%, однако жизнеспособность проростков практически не меняется. Отмечено значительное снижение выживаемости семян (с 75—90 до 50—60%) после прохождения периода покоя длительностью 6—7 мес в условиях радиационного благополучия.

У семян тростника из водоемов Чернобыльской зоны отчуждения с повышенными дозовыми нагрузками на родительские растения отмечены низкие показатели жизнеспособности. Всхожесть семян колеблется в диапазоне 55—73%, а жизнеспособность проростков — 60—76%. Выживаемость физиологически зрелых семян составляет 35—55%.

Впервые зарегистрирован эффект «периода покоя», проявляющийся в увеличении в среднем на 20—25%, всхожести семян и жизнеспособности их проростков у растения семейства злаков, произрастающего в условиях долговременного хронического облучения, при прохождении семенами 6—7-месячного периода покоя в условиях радиационного благополучия. Отмечено, что численное выражение всхожести и жизнеспособности проростков семян растений из водоемов Чернобыльской зоны отчуждения после прохождения длительного латентного периода близко к таковому растений из водоемов с фоновым радионуклидным загрязнением после короткого латентного периода.

Обнаружена достоверная корреляция между физиологическим состоянием семян тростника обыкновенного и мощностью поглощенной дозы на родительское растение.

**

Встановлено зниження живіттєздатності насіннєвого потомства очерету звичайного у водоймах з підвищеним радіаційним фоном. У рослин з водоїм Чорнобильської зони відчування виявлено ефект «періоду спокою», що полягає у підвищенні середньому на 20—25% схожості та живіттєздатності паростків після проходження насінням 6—7-місячного періоду спокою. Виявлено кореляцію між фізіологічним станом насіннєвого потомства очерету звичайного та поглиненою дозою йонізувального опромінення на батьківську рослину.

**

Reduction of viability of seed progeny of common reed in water-bodies with high radiation was revealed. The effect of «rest period» in plants of the Chernobyl exclusion zone was found, that is increase on the average by 20—25% indexes of seed germination and viability of sprout after the 6—7 month' period of rest. The correlation between the physiological state of the seed progeny of common reed and the absorbed dose on the parental plant is calculated.

**

1. Верхотуров В.В. Физиолого-биохимические процессы в зерновках ячменя и пшеницы при их хранении, прорастании и переработке: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2008. — 38 с.
2. Гродзинський Д.М., Гуща М.І., Дмитрієв О.П. та ін. Радіобіологічні ефекти хронічного опромінення рослин у зоні впливу Чорнобильської катастрофи. — К.: Наук. думка, 2008. — 373 с.
3. Гродзинский Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений. — Киев: Наук. думка, 2013. — 301 с.
4. Гудков Д.И., Деревец В.В., Кузьменко М.И., Назаров А.Б. Гидробионты в радиоэкологическом мониторинге водоемов зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // Гигиена населенных мест. — 2000. — Вып. 36, ч. 1. — С. 404—414.
5. Гудков Д.И., Зуб Л.Н., Савицкий А.А. и др. Макрофиты зоны отчуждения Чернобыльской АЭС: формирование растительных сообществ и особенности радионуклидного загрязнения в условиях левобережной поймы р. Припять // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 6. — С. 64—80.
6. Демидовская Л.Ф., Кириченко Р.А. Морфологические особенности тростника // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. — 1964. — Вып. 19. — С. 109—135.
7. Дьяченко Т.Н. Биологические и экологические особенности тростника южного (*Phragmites australis*) в аспекте оптимального использования его ресурсов // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 4. — С. 23—34.
8. Жизнь растений. Т. 6 Цветковые растения. — М.: Просвещение, 1982. — 355 с.
9. Закс Л. Статистическое оценивание. — М.: Статистика, 1976. — 530 с.

10. Киреев С.І., Обрізан С.М., Халява В.Г. До питання оцінки впливу правобережної намивної дамби на окремі елементи гідрогеологічного режиму та радіаційного стану заплави р. Прип'ять // Бюл. екол. стану зони відчуження та зони безумовного (обов'язкового) відселення. — 2006. — № 2 (28). — С. 52—59.
11. Крокер В. Рост растений. — М.: Изд-во Иностр. лит., 1950. — 359 с.
12. Кузьменко М.І., Романенко В.Д., Деревець В.В. та ін. Радіонукліди у водних екосистемах України. — К.: Чорнобильінтерінформ, 2001. — 318 с.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Висш. шк., 1990. — 352 с.
14. Макрофиты — индикаторы изменений природной среды / Под ред. С. Гейны, К. М. Сытника. — Киев: Наук. думка, 1993. — 432 с.
15. Одум Ю. Экология.— М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.
16. Позолотина В.Н., Молchanova И.В., Караваева Е.Н. и гр. Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. — Екатеринбург: Годинский, 2008. — 204 с.
17. Рогожин В.В. Физиолого-биохимические механизмы формирования гибобиотических состояний высших растений // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Якутск, 2000. — 42 с.
18. Сарапульцев Б.И., Герасъкин С.А., Иванова А.П. Видовая радиорезистентность растений в фазах вегетации и покоящихся семян // Радиобиология. — 1989. — Т. 29, № 4. — С. 506—510.
19. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков О.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 408 с.
20. Удалова А.А. Биологический контроль радиационно-химического воздействия на окружающую среду и экологическое нормирование ионизирующих излучений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Обнинск, 2011. — 44 с.
21. Удалова А.А., Ульяненко Л.Н., Алексахин Р.М. и гр. Методология оценки допустимого воздействия ионизирующих излучений на агроценозы // Радиац. биология, радиоэкология. — 2010. — Т. 50, № 5. — С. 572—581.
22. Физиология растений / Под ред. И.П. Ермакова. — М.: Академия. — 2005. — 690 с.
23. Шафранов П.А. Некоторые биоморфологические особенности тростника, определяющие возникновение зарослей // Тр. Астрахан. заповедника. — 1958. — Вып. IV. — С. 111—118.
24. Шевцова Н.Л., Гудков Д.И. Цитогенетические нарушения у тростника обыкновенного *Phragmites australis* в водоемах зоны отчуждения ЧАЭС // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 6. — С. 107—121.
25. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. — Вологда: Полиграфист. — 2004. — 249 с.