

РАДІОБІОЛОГІЯ

УДК 632.118.3

РОЛЬ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ В РАДИОАДАПТАЦИИ ПРОРОСТКОВ *PISUM SATIVUM* L.

**© 2007 г. А. Н. Михеев, Л. Г. Овсянникова,
С. В. Сытник, А. И. Дяченко**

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Получены экспериментальные доказательства того, что у модифицированных с помощью декапитации главного корня проростков гороха на фоне повышения радиоустойчивости (радиоадаптации), фиксируемой по разнообразным параметрам ростовой активности боковых корней, одновременно существенно снижена способность к репарации сублетальных повреждений, выявляемая с помощью метода фракционирования дозы острого гамма-облучения. Сделан вывод о существовании механизма радиоадаптивного эффекта декапитации, в котором определяющую роль играют надклеточные процессы. Дополнительные сравнительные исследования цито- и гистологических параметров апикальных меристем боковых корней контрольных (интактных) и опытных (декапитированных) корней подтвердили этот вывод.

Ключевые слова: *Pisum sativum* L., декапитация, регенерация, радиоадаптация

Реакция биологических объектов на действие ионизирующей радиации является удобной моделью для изучения общих закономерностей перехода их в состояние стресса. Особый теоретический и практический интерес среди таких состояний представляет эустресс [10], проявляющийся в повышении исходного уровня резистентности биологического объекта под влиянием соответствующих доз стрессора. Если в роли стрессора выступает ионизирующая радиация, то появляется возможность строго дозировать действующий фактор и четко учитывать последствия его влияния. Кроме того, радиационный фактор может быть применен и в роли тестирующего фактора.

В наших и ряде других исследований была показана возможная роль нерепарационных механизмов, обеспечивающих радиоадаптив-

ный ответ [7, 11]. Очевидно, что идею существования индуцибельных/стимулированных систем восстановления можно распространить на множество других более высоких уровней структурно-функциональной интеграции биологических объектов. Иначе говоря, логично было предположить, что существуют не только репарационный и клеточно-репопуляционный механизмы радиоадаптивного ответа (РО), но также органный, организменный и другие уровни.

Одним из необходимых условий изучения РО является поиск таких доз радиомодифицирующего воздействия, которые вызывают прохождение исследуемым объектом в постфакторном периоде гиперкомпенсаторной фазы по значениям используемых параметров. По нашим данным, именно дозы, обладающие такой способностью, могут индуцировать РО [8, 9, 15]. Именно гиперкомпенсаторные (фаза позитивного перерегулирования) процессы в биологическом объекте, проявляющиеся в появлении дополнительных элементов систем восста-

Адрес для корреспонденции: Михеев Александр Николаевич, Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, ул. акад. Заболотного, 148, Киев, 01143, Украина;
e-mail: mikhalex7@yahoo.com

новления (молекул ферментов репарации, меристематических клеток и др.), обеспечивают в конечном итоге повышенный уровень его радиоустойчивости и в общем случае повышение исходного уровня надежности [2].

Примером гиперкомпенсаторных процессов на уровне отдельных органов растения может служить явление пробуждения пазушных почек под влиянием декапитации стеблевого апекса или ускоренное образование боковых корней после снятия апикального доминирования апекса главного корня [1, 13]. Очевидно, что любое воздействие на биологический объект, выводящее его из равновесия и индуцирующее/стимулирующее таким образом переходный процесс с фазой гиперкомпенсации, может выступать (при определенной дозе и по определенным показателям) в роли адаптирующего. Если в качестве объекта радиомодифицирующего воздействия избрать главный корень проростков, то, очевидно, что он может испытать на себе влияния разной степени тяжести – от нейтральных и стимулирующих (гормезисных) до ингибирующих и летальных. Очевидно также, что в роли воздействия могут выступать практически любые физические, химические и/или биологические факторы. В связи с этим в качестве меры (дозы) воздействия была выбрана длина отсекаемого участка главного корня проростков. При этом мы предполагали, что определенный дозовый интервал такого воздействия окажет стимулирующее (гиперкомпенсаторное) влияние на образование боковых корешков, когда масса (длина и/или количество) боковых корней будет превосходить аналогичные показатели у контрольных проростков. В последующем предполагалось использовать стимулирующие «дозы» декапитации в качестве радиоадаптирующих.

Таким образом, главной задачей, решаемой с помощью описываемых ниже экспериментов, явилось определение роли регенерационных процессов как одного из возможных механизмов радиоадаптации.

МЕТОДИКА

Семена гороха сорта Аронис (урожай 2006 г.) замачивали в отстоянной водопроводной воде и проращивали в темноте при температуре 22°C. После 5 сут проращивания проростки были разделены на 7 групп, образовавших 7 вариантов опыта, проростки каждого из которых подвергали механическому удалению корневого апекса соответствующей длины: 1 – 0; 2 – 3-4 мм; 3 – 10 мм; 4 – 20 мм; 5 – 30 мм; 6 – 40

мм; 7 – 50 мм. Удаление апекса главного корня производили лезвием безопасной бритвы, после чего проростки в количестве 30 шт. помещали в 0,5 л сосуды с отстоянной водопроводной водой и ставили их в условия постоянного освещения. Далее с периодичностью в сутки производили замеры соответствующих параметров (количества боковых корешков, их средней длины, суммарной длины боковых корешков, суммарной и средней массы боковых корешков).

Для опытов по исследованию радиоадаптирующего действия декапитации корня 4-х сут проростки были разделены на две группы, у одной из которых был удален апекс главного корня длиной 3-4 мм. Контрольные и опытные проростки (приблизительно по 40 шт. каждого варианта) были размещены на 0,5 л сосудах (по 20 проростков на сосуд), наполненных отстоянной водопроводной водой и помещены в термостат при 22°C с постоянным освещением. Таким образом, были сформированы 4 группы растений для следующих вариантов опытов: 1 – интактные проростки; 2 – декапитованные растения («адаптирующая доза»); 3 – 7 Гр на интактные проростки (тест-доза на недекапитованные проростки); 4 – 7 Гр на декапитованные проростки («адаптирующая доза» + 7 Гр на декапитованные растения). На 4-е сут после декапитации наблюдали стимуляцию ризогенеза по параметрам общего количества боковых корешков (180 % от контроля), средней длины боковых корней (117 % от контроля) и суммарной длины боковых корней (140 % от контроля), соответствующие варианты проростков облучали тест-дозой. Для этого использовали гамма-установку «ИССЛЕДОВАТЕЛЬ» (мощность дозы 3,0 сГр/с).

Для опытов с фракционированием дозы острого гамма-облучения были использованы 3-х сут проростки гороха, из которых были сформированы следующие варианты облучения: интактные корни – 1 – 0 Гр, 2 – 7 Гр, 3 – 3,5 Гр + 2 ч + 3,5 Гр, 4 – 3,5 Гр + 4 ч + 3,5 Гр; декапитированные корни – 1 – 0 Гр, 2 – 7 Гр, 3 – 3,5 Гр + 2 ч + 3,5 Гр, 4 – 3,5 Гр + 4 ч + 3,5 Гр.

Облучение проростков по представленной выше схеме было осуществлено в возрасте 6 сут (3 сут после декапитации). Время между равными фракциями доз составляло 2 и 4 ч, что соответствует характеристическим временам эксцизионной репарации.

Момент облучения был выбран на основании результатов наблюдения за величинами

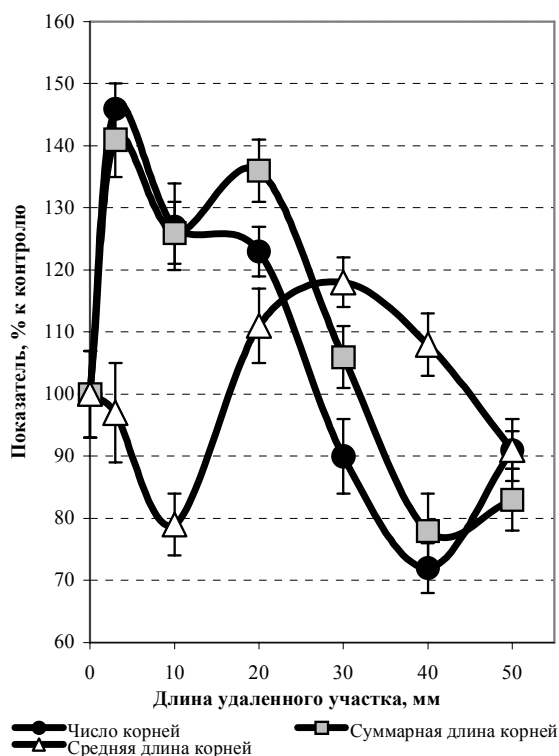


Рис. 1. Влияние длины удаленного отрезка главного корня на ростовые параметры боковых корней проростков гороха сорта Аронис (7-е сут после декапитации).

ростовых параметров. Таким образом, момент облучения приходился на стимуляцию значений таких параметров как суммарная длина боковых корней (157 % от контроля на 3-и сут после декапитации) и масса сухого вещества боковых корней (около 200 % от контроля).

Анализ пролиферативной активности клеток апикальных меристем боковых корней проводили на временных препаратах по общепринятой методике [10]. Объем меристемы оценивали исходя из предположения, что она в некотором приближении представляет собой усеченный конус. Поэтому, с помощью окуляр-микрометра, установленного на бинокулярном микроскопе, определяли длину меристематической зоны корня и ее минимальный и максимальный радиусы. Далее использовали формулу для расчета объема усеченного конуса:

$$V = h \cdot \pi (R^2 + Rr + r^2)/3,$$

где: h – высота конуса, R – большой радиус, r – малый радиус.

Опыты проводили в 3-кратной повторности, в каждом из вариантов опыта использовали выборки из 30 растений, стандартизированные

перед началом эксперимента по частоте встречаемости корней определенной длины. Данный параметр был распределен нормально.

Статистическая обработка результатов проводилась общепринятыми параметрическими статистическими методами [6] при помощи пакетов прикладных программ «Excel-97» и Statistica. Значимыми считались различия между вариантами при $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Если оценивать дозовые зависимости, сравнивая абсолютные (суммарные, интегративные) показатели, к которым можно отнести общее количество боковых корней у проростка, суммарную длину боковых корней одного проростка, суммарную массу сухого вещества боковых корней проростка, то результаты наблюдений, представленные на рис. 1 и 2, показывают, что наиболее эффективной дозой декапитации с точки зрения стимуляции числа боковых корней, их суммарной длины и суммарной массы сухого вещества (на проросток) является удаление апикальной части корня длиной не более 20 мм. Удаление более протяженных участков ингибирует образование боковых корней по указанным параметрам. Если же оценивать реакцию декапитированных проростков по удельным параметрам образования боковых корней (средняя длина бокового корешка и масса сухого вещества одного бокового корешка), то наблюдается диаметрально противоположная картина (рис. 1 и 3). Стимуляция по удельным параметрам наблюдается при длине удаленного участка в пределах 30 – 40 мм, что можно, очевидно, рассматривать как результат компенсаторных процессов, т.е. нивелирования нехватки элементов увеличением их единичных размеров и массы.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о возможности получения стимуляционных эффектов (и, как мы предполагали, радиоадаптационных) в широком диапазоне уровней (доз) стресс-фактора, в качестве которого использовали механическую декапитацию апекса корня.

Далее предполагалось изучить связь между стадиями восстановительного процесса, фиксируемого по параметрам образования боковых корней, и радиоадаптивным ответом.

Результаты изучения радиоадаптационного эффекта декапитации представлены на рис. 4-6. Видно, что облучение проростков с декапитованными корнями (тест-доза 7 Гр) в

РОЛЬ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ

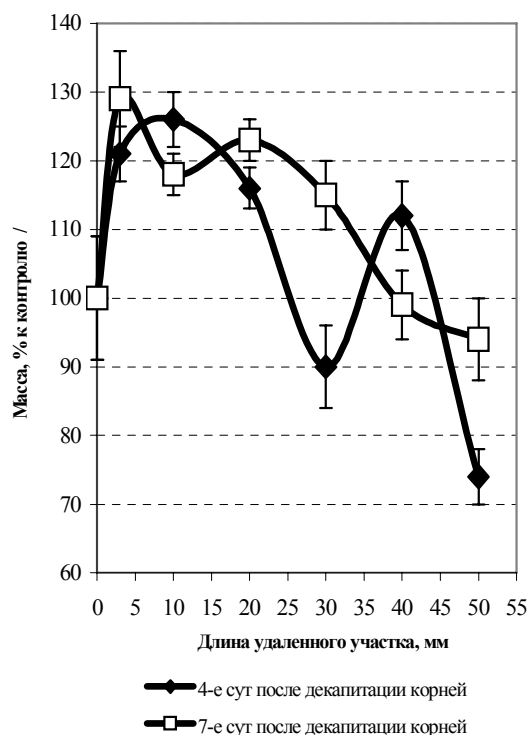


Рис. 2. Влияние длины удаленного корня на массу сухого вещества боковых корней одного проростка гороха (7-е сут после декапитации).

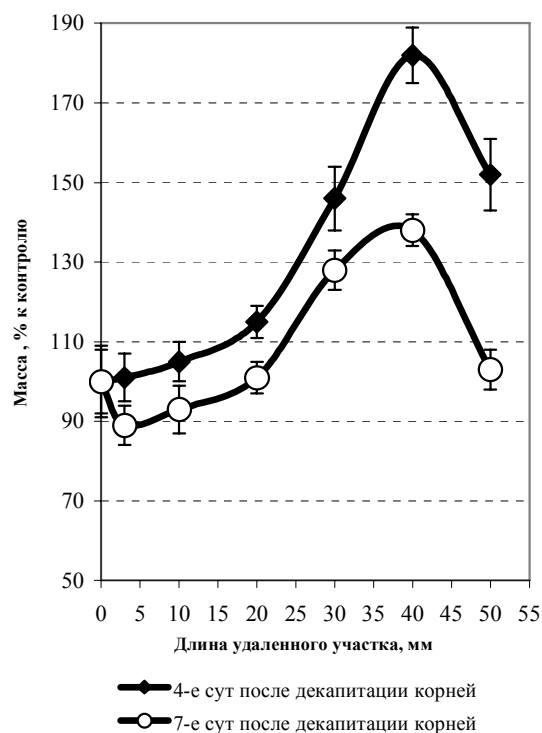


Рис. 3. Влияние длины удаленного корня на массу сухого вещества одного бокового корня проростка гороха (7-е сут после декапитации).

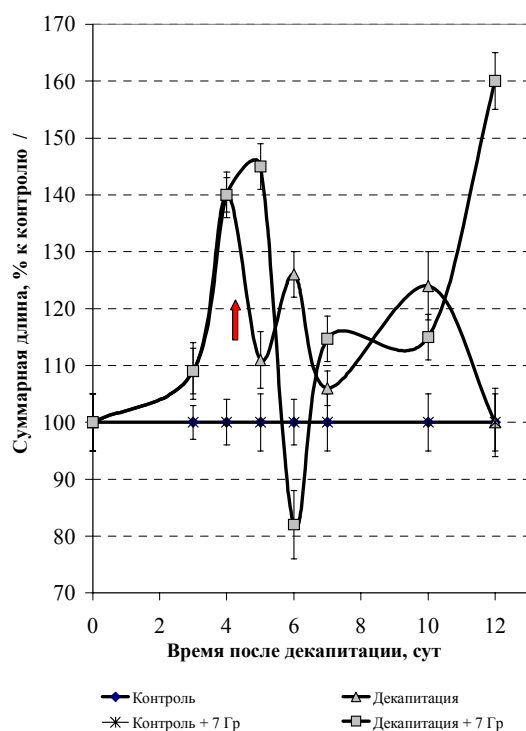


Рис. 4. Динамика суммарной длины боковых корней после разных вариантов обработки проростков гороха. Стрелкой показан момент облучения в дозе 7 Гр.

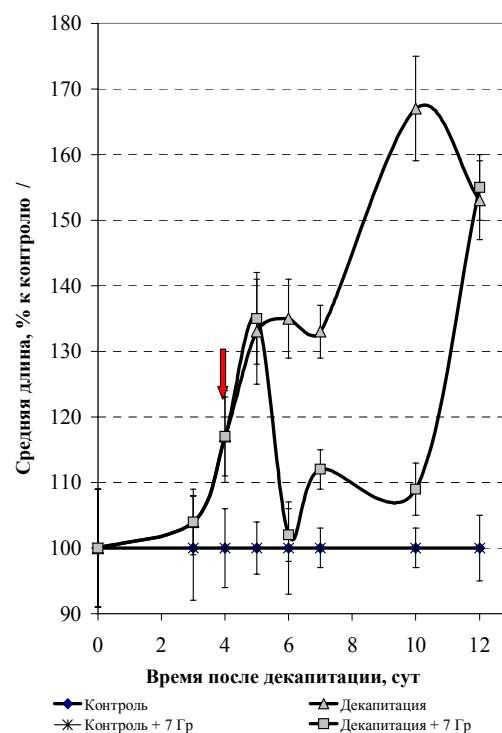


Рис. 5. Динамика средней длины боковых корней после разных вариантов обработки проростков гороха. Стрелкой показан момент облучения в дозе 7 Гр.

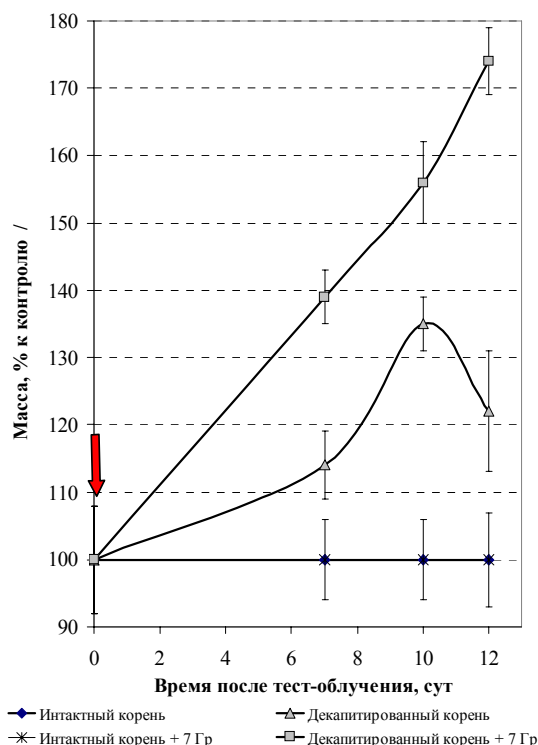


Рис. 6. Динамика массы сухого вещества боковых корней проростков гороха (облучение в возрасте 3-х сут после декапитации). Стрелкой показан момент облучения в дозе 7 Гр.

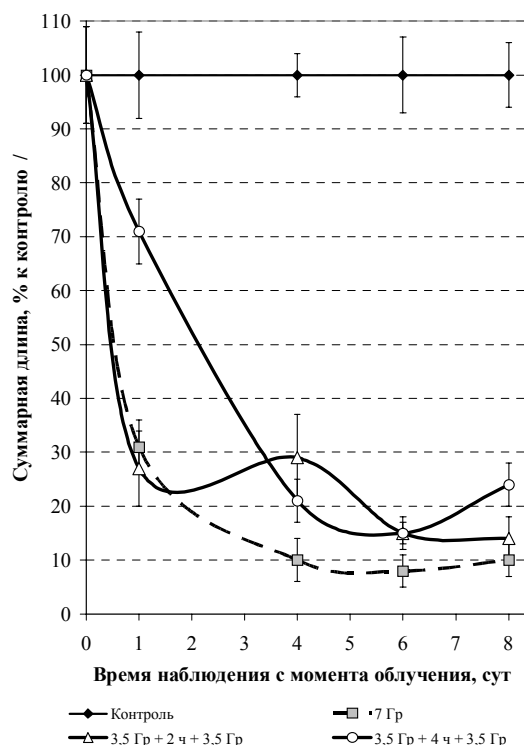


Рис. 7. Влияние острого и фракционированного гамма-облучения на суммарную длину боковых корней интактных проростков гороха.

момент стимуляции (4 сут после декапитации корневого апекса) образования боковых корней (по суммарной, средней длине, массе сухого вещества) выявило их более высокий уровень радиоустойчивости по сравнению с недекапитированными корнями, которые были облучены в такой же дозе. Иначе говоря, декапитация корня у 4-сут проростков проявила свое радиозащитное действие, которое мы трактуем как радиоадаптацию.

Следует особо отметить, что тест-влияние осуществляется в момент, когда корневая система опытного («адаптированного») варианта имеет большее количество реагирующих элементов и их большие количественные параметры. Таким образом, мы еще раз имели возможность убедиться в том, что одним из условий перехода системы в состояние повышенной (по сравнению с исходной) устойчивостью может быть приобретение ею дополнительных «реагирующих» элементов.

Достаточно большая тест-доза, примененная в данном опыте, позволила изучить степень модифицированности радиочувствительности еще по одному параметру - по выживае-

мости боковых корней после облучения. Боковые корни, у которых было отмечено необратимое ингибирование ростовой активности, имели побуревшие апексы, что свидетельствовало о гибели апикальной меристемы. Подсчет доли (процента) боковых корешков с погибшими меристемами в интактном и декапитированном облученных вариантах позволил сравнить их радиоустойчивость. Оказалось, что на момент завершения наблюдений уровень выживаемости боковых корешков интактного варианта составлял 45 %, а декапитированного – 62 %, что также однозначно свидетельствует о большей радиоустойчивости опытного (декапитированного) варианта.

Была также изучена пролиферативная активность клеток апикальных меристем боковых корней в момент применения тест-облучения и установлено, что митотический индекс (МИ) меристемы боковых корней контрольного варианта составлял 1,5%, а декапитированного – 3,4%, т. е. почти в 2,3 раза превышал контрольное значение. Из полученных данных следует, что в модифицированных с помощью декапитации корнях на определенном этапе появляются cito- и гистологические характеристики,

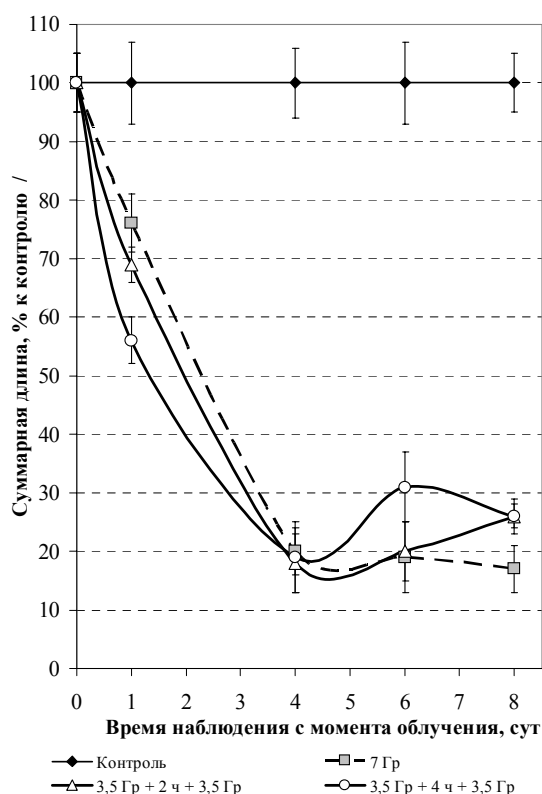


Рис. 8. Влияние острого и фракционированного гамма-облучения на суммарную длину боковых корней декапитированных проростков гороха.

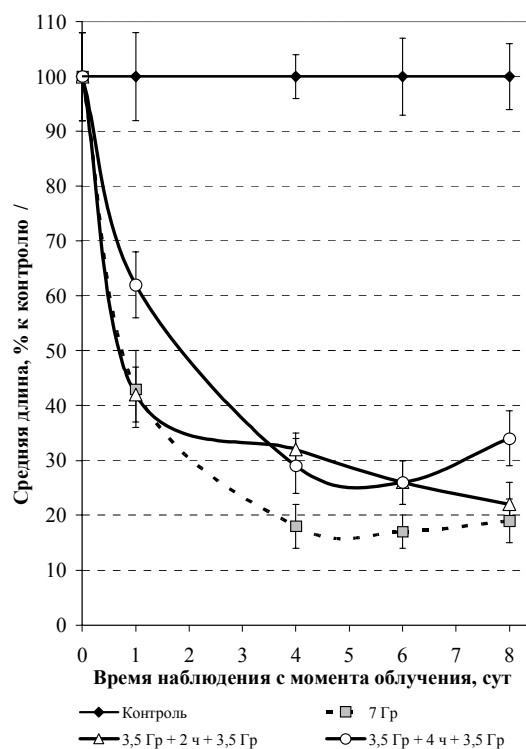


Рис. 9. Влияние острого и фракционированного гамма-облучения на среднюю длину боковых корней интактных проростков гороха.

повышающие значения ростовых параметров. В конечном счете, на момент применения тест-дозы, модифицированные варианты могут иметь существенно больше реагирующих элементов (клеток и самих органов в виде дополнительных боковых корней), обеспечивающих им повышенную радиустойчивость.

Сравнение эффективности фракционирования дозы острого гамма-облучения боковых интактных и декапитированных зародышевых корней проростков гороха было использовано для изучения эффективности работы системы репарации в клетках апикальных меристем боковых корней указанных вариантов. Предполагалось, что эффективность репарационного восстановления не будет существенно повышена у декапитированных вариантов, а может быть даже, наоборот, снижена вследствие возрастания пролиферативной активности, как мы показали выше. Последнее утверждение имеет под собой то основание, что более активно делящиеся клетки, т.е. клетки, ускоренно прохо-

дящие клеточный цикл, имеют меньше времени на осуществление эксцизионной репарации [4].

На рис. 7-10 представлены результаты изучения эффектов фракционирования дозы острого гамма-облучения. Видно, что эффект фракционирования дозы острого гамма-облучения по изменению параметра «суммарная длина боковых корней» (рис. 9 и 10) имеет положительный знак только у интактных проростков, т.е. фракционирование дозы способствовало меньшей степени ингибирования, чем острое облучение. У декапитированных вариантов эффект фракционирования по этому параметру не выявлен. Последнее обстоятельство можно объяснить ускорением клеточных делений, минимизирующим возможный вклад модифицированной (стимулированной) ферментативной репарации в обеспечении положительного радиоадаптирующего эффекта декапитации.

Напомним, что эффект фракционирования дозы острого гамма-облучения проверялся в момент стимуляции ростовых параметров бо-

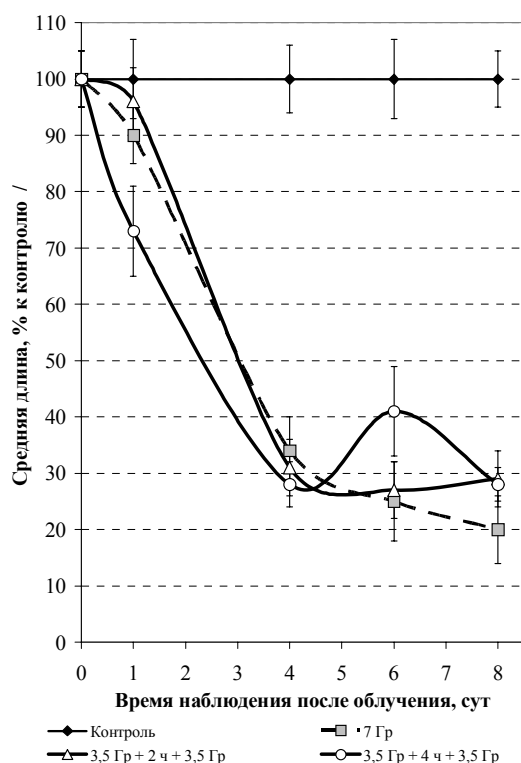


Рис. 10. Влияние острого и фракционированного гамма-облучения на среднюю длину боковых корней декапитированных проростков гороха.

ковых корней и именно тест-облучение в этот момент дает стойкий и воспроизводимый эффект радиоадаптации.

Эффект фракционирования дозы острого гамма-облучения по изменению параметра «средняя длина боковых корней» имеет положительный знак опять же только у интактных проростков. У декапитированных вариантов эффект фракционирования по этому параметру даже имеет некоторую тенденцию к отрицательным значениям в начальный период наблюдения.

Таким образом, мы получили экспериментальное подтверждение тому, что у модифицированных с помощью декапитации главного корня проростков на фоне повышения радиоустойчивости (гиперрадиоадаптации), фиксируемой по разнообразным параметрам ростовой активности боковых корней, существенно снижена способность к репарации сублетальных повреждений, выявляемая с помощью метода фракционирования дозы острого гамма-облучения. Полученные факты позволяют сделать вывод о таком механизме радиоадаптивного эффекта декапитации, в котором определяющую роль играют надклеточные механиз-

мы. Дополнительные сравнительные исследования цито- и гистологических параметров клеток апикальных меристем боковых корней контрольных (интактных) и опытных (декапитированных) корней еще раз подтвердили этот вывод.

Как было установлено ранее, в модифицированных с помощью декапитации корнях создаются на определенном этапе цитологические и, скорее всего, гистологические условия для повышения уровня значений ростовых параметров. Это позволило предположить, что, в конечном счете, на момент применения тест-дозы модифицированные варианты могли иметь существенно больше реагирующих элементов (клеток и самих органов в виде дополнительных боковых корней), обеспечивающих им повышенную радиоустойчивость. Что касается самих боковых корней, то, как мы указывали ранее, их количество у декапитированных вариантов существенно возрастает по сравнению с недекапитированным контролем.

Относительно увеличения общего количества клеток в апикальных меристемах боковых корней у модифицированных вариантов мы могли говорить только предположительно. Чтобы в этом убедиться, был проведен эксперимент, в котором оценивали гистологические показатели в апикальных меристемах боковых корней декапитированных и интактных вариантов.

В эксперименте использовали два варианта – интактные проростки и проростки гороха с декапитированными главными корешками. Методика проращивания семян, выращивания проростков и декапитации описана выше. Изучали гистологические характеристики апикальных меристем боковых корней на 3-й и 4-е сут после декапитации.

Определяли МИ клеток в апикальных меристемах боковых корней (АМБК) опытных и контрольных проростков. На 4-е сут после декапитации МИ декапитированного варианта составлял 125 % от контрольного, что, в общем, соответствовало ранее полученным и описанным выше результатам. Все это давало нам основание рассчитывать на то, что и общее количество клеток АМБК опытного варианта будет превосходить аналогичный показатель контрольного варианта. В связи с этим определяли размеры клеток АМБК и их объем. Сопоставление этих двух показателей, с нашей точки зрения, помогло бы определить, какое количество клеток АМБК было в проростках контроль-

ного и опытного (декапитированного) вариантов в момент применения тест-облучения. Сравнение объемов АМБК опытного и контрольного вариантов, показало, что на 4-е сут после декапитации первый составлял 114 % от контрольного, что, в совокупности с фактом равенства размеров клеток указанных вариантов, означает и соответственно большее количество клеток в АМБК декапитированного варианта.

В соответствии с общей теорией систем (ОТС) Ю.А. Урманцева [14] возможно несколько способов трансформации элементов системы, следствием которой может быть изменение ее устойчивости: изменение исходного количества элементов, изменение их качества и изменение отношений между ними. Очевидно, возможны и разные комбинации этих трех фундаментальных способов. Что касается качества элементов (в данном случае клеток), то результаты опытов по изучению эффектов фракционирования доз острого гамма-облучения указывают на принципиальную неизменность основного изучаемого качества радиоустойчивости. Несомненным является изменение количества элементов-клеток, которое, очевидно, может сопровождаться изменением межклеточных взаимодействий. Остается невыясненным вопрос, за счет чего при большем количестве клеток обеспечивается большая радиоустойчивость. С одной стороны, она может быть обусловлена большей вероятностью сохранения минимально необходимого количества клеток для восстановления функций меристемы [3, 5], а, с другой стороны, большее количество клеток может обеспечить более интенсивные межклеточные взаимодействия на пострadiационном этапе восстановления.

Таким образом, полученные результаты показывают, что у модифицированных с помощью декапитации главного корня проростков гороха на фоне повышения радиоустойчивости (радиоадаптации), фиксируемой по разнообразным параметрам ростовой активности боковых корней, одновременно существенно снижена способность к репарации сублетальных повреждений, выявляемая с помощью метода фракционирования дозы острого гамма-облучения. Очевидно, что в механизме радиоадаптивного эффекта декапитации определяющую роль играют надклеточные процессы. Дополнительные сравнительные исследования цито- и гистологических параметров клеток апикальных меристем боковых корней интактных

и декапитированных корней подтвердили этот вывод.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгин Н.Ф. Системы надежности в онтогенезе высших растений. // Системы надежности клетки. Киев: Наук. думка, 1977. - С. 136 - 144.
2. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. - Киев: Наук. думка, 1983. - 368 с.
3. Гудков И.Н. Клеточные механизмы пострadiационного восстановления растений. - Киев: Наук. думка, 1985. - 224 с.
4. Гудков И.Н. Сокращение продолжительности клеточного цикла растений при радиационном гормезисе // Физиология и биохимия культ. растений. - 1993. - Т. 25, № 3. - С. 267- 273.
5. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. - М.: Наука, 1974. - 222 с.
6. Лакин Г. Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1990. - 352 с.
7. Михеев А.Н., Гуца Н.И., Малиновский Ю.Ю., Гродзинский Д.М. Роль пролиферативной активности в обеспечении радиоадаптивного ответа растений // Доп. НАН України. - 1998. - № 10. - С. 177 - 174.
8. Михеев А.Н., Гуца Н.И., Шилина Ю.В. Состояние радиоадаптированности на разных стадиях индуцированного острым γ -облучением переходного процесса у бактерий *Escherichia coli* JM 101 // Радиационная биология. Радиоэкология. - 2004. - Т. 44, № 3. - С. 324 - 327.
9. Михеев О.М., Гуца М.І., Шиліна Ю.В. Клітинні механізми радіозахисної дії іонів кадмію на проростки гороху // Цитология и генетика. - 2002. - Т. 37, № 4. - С. 26- 32.
10. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений - М.: Агропромиздат, 1988. - 271 с.
11. Селье Г. Стресс без дистресса. - М.: Прогресс, 1982. - 128 с.
12. Серебряный А.М., Зоз Н.Н. Стимулированная репопуляция как основа феноменов антимуtagenеза и адаптивного ответа у растений // Генетика. - 2002. - Т. 38, № 3. - С. 340-346.
13. Уоринг Ф., Филипс И. Рост растений и дифференцировка. - М.: Мир, 1984. - 512 с.
14. Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы // Система. Симметрия. Гармония. - М.: Мысль, 1988. - С. 38 - 130.

15. Ikushima T., Aritomi H., Morista J. Radioadaptive response: Efficient repair of radiation induced DNA damage in adapted cells // Mut. Res. – 1996. – V. 358. – P. 193 - 198.

Поступила в редакцію
31.10.2006 з.

ROLE OF REGENERATION MECHANISM IN RADIOADAPTATION OF SIDLINGS OF *PISUM SATIVUM* L.

A. N. Mikheev, L. G. Ovsyannikova, S. V. Sytnik, A. I. Dyachenko

*Institute of Cellular Biology and Genetic Engineering
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kiev, Ukraine)*

Experimental proofs are obtained that at modified by decapitation of seedlings main root on the base of the increase of radioresistence (radioadaptation), fixed on the various parameters of growth activity of lateral roots, simultaneously a capacity is substantially reduced for repair of sublethal damages, exposed by the method of dose fractionating of sharp gamma-irradiation. The obtained facts allow to draw conclusion about radioadaptive effect mechanism of decapitation, in which determining part is acted by ephy cell mechanisms. Additional comparative researches of cyto- and histological parameters of apex meristem cells of lateral roots of controls (intact) and experimental (decapitation) roots confirmed this conclusion.

Key words: *Pisum sativum* L., decapitation, regeneration, adaptation

РОЛЬ РЕГЕНЕРАЦІЙНИХ МЕХАНІЗМІВ В РАДІОАДАПТАЦІЇ ПРОРОСТКІВ *PISUM SATIVUM* L.

О. М. Міхєєв, Л. Г. Овсянникова, С. В. Ситник, А. І. Дяченко

*Інститут клітинної біології та генетичної інженерії
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Отримані експериментальні докази того, що у модифікованих за допомогою декапітації головного кореня проростків гороху на фоні підвищення радіостійкості (радіоадаптації), що фіксується за різноманітними параметрами ростової активності бічних коренів, одночасно істотно знижена здатність до репарації сублетальних пошкоджень, що виявляється за допомогою методу фракціонування дози гострого гамма-опромінення. Зроблено висновок про існування механізму радіоадаптивного ефекту декапітації, в якому визначальну роль відіграють надклітинні механізми. Додаткові порівняльні дослідження цито- і гістологічних параметрів апікальних меристем бічних коренів контрольного (інтактних) і дослідного (декапітованого) варіантів підтвердили цей висновок.

Ключові слова: *Pisum sativum* L., декапітація, регенерація, радіоадаптація