

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, ЛЕСОВОДСТВО, ЛЕСНЫЕ КУЛЬТУРЫ, АГРОЛЕСОМЕЛИОРАЦИЯ, ОЗЕЛЕНЕНИЕ,
ЛЕСНАЯ ПИРОЛОГИЯ И ТАКСАЦИЯ / FORESTRY, FORESTRY, FOREST CROPS, AGROFORESTRY,
LANDSCAPING, FOREST PYROLOGY AND TAXATION

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12>

ВЛИЯНИЕ ОСТРОГО И ХРОНИЧЕСКОГО ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА МУЖСКУЮ
РЕПРОДУКТИВНУЮ СФЕРУ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS L.*)

Научная статья

Сурсо М.В.^{1,*}

¹ ORCID : 0000-0001-7482-9848;

¹ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова, Архангельск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (surso[at]fciarctic.ru)

Аннотация

Зрелая пыльца многих видов растений обладает очень высокой резистентностью к таким дозам острого ионизирующего излучения, при которых большинство биологических видов не способно выжить. Однако мейоциты в активной стадии развития крайне чувствительны к неблагоприятным факторам внешней среды. Даже относительно невысокие уровни ионизирующего излучения в этот период могут негативным образом отразиться на развитии мужского гаметофита. Накопленные повреждения ДНК, в конечном итоге, неизбежно скажутся на способности половых клеток к воспроизводству жизнеспособного потомства. Целью работы являлось изучение острого ионизирующего излучения на жизнеспособность зрелой пыльцы сосны обыкновенной, а также изучение биологических особенностей пыльцы сосны, сформировавшейся в условиях хронического ионизирующего излучения.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, ионизирующее излучение, пыльца.

INFLUENCE OF ACUTE AND CHRONIC IONIZING RADIATION ON THE MALE REPRODUCTIVE SPHERE
OF COMMON PINE (*PINUS SYLVESTRIS L.*)

Research article

Surso B.V.^{1,*}

¹ ORCID : 0000-0001-7482-9848;

¹ Federal Research Center for the Integrated Study of the Arctic named after Academician N.P. Laverov, Arkhangelsk, Russian Federation

* Corresponding author (surso[at]fciarctic.ru)

Abstract

Mature pollen of many plant species has a very high resistance to such doses of acute ionizing radiation, at which most biological species are unable to survive. However, meiocytes in the active stage of development are extremely sensitive to unfavourable environmental factors. Even relatively low levels of ionizing radiation during this period can adversely affect the development of the male gametophyte. Accumulated DNA damage, in the end, will inevitably affect the ability of germ cells to reproduce viable offspring. The aim of the work was to study acute ionizing radiation on the viability of mature pollen of common pine, as well as to study the biological features of pine pollen formed under conditions of chronic ionizing radiation.

Keywords: *Pinus sylvestris*, ionizing radiation, pollen.

Введение

Пыльца растений способна выдерживать значительные дозовые нагрузки при остром гамма облучении [6], [10]. Для различных видов сосны ЛД₅₀ при облучении зрелой пыльцы от кобальтового источника составляет от 1000 до 6000 Гр [13]. При остром облучении пыльцы сосны в пределах 1-50 Гр в ряде случаев наблюдался стимулирующий эффект, проявляющийся, прежде всего, в повышенной энергии роста пыльцевых трубок [15], [16]. Гамма-излучение в дозах 7,5-40 Гр стимулировало прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок у *Pinus kesiya* Royle ex Gord., но дозы облучения в дозах 50-500 Гр были ингибирующими. Более низкие дозы γ -излучения способствовали развитию более длинных пыльцевых трубок, в то время как более высокие дозы приводили к развитию более коротких пыльцевых трубок [5]. Острое облучение пыльцы пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) рентгеновскими лучами усиливало рост пыльцевых трубок. При этом полирибосомы облученной пыльцы пихты были более активны, чем контрольной пыльцы. Однако острое рентгеновское облучение нарушало основной регуляторный механизм роста пыльцевых трубок у пихты, заключающийся в маскировке пресинтезированной мРНК [8], [14].

Низкие дозы хронического ионизирующего излучения в период мейоза микроспороцитов могут генерировать вредные мутации, что, скорее всего, объясняет общее негативное влияние радиации, как на жизнеспособность пыльцы, так и на скорость роста пыльцевых трубок [3], [4], [11], [12]. Любые физико-химические ген-токсичные агенты, в том числе ионизирующее излучение, прямо или косвенно, повреждают ДНК, ингибируя репликацию ДНК (Kimetal., 2019).

Объекты и методы

Для изучения влияния острого гамма-излучения на жизнеспособность пыльцы свежесобранную пыльцу сосны обыкновенной облучали на гамма-облучательной установке «Исследователь» с источником Cs^{137} и мощностью дозы $520 \text{ Р}\cdot\text{мин}^{-1}$. Минимальная поглощенная доза составила 10 Гр, максимальная – 4000 Гр. Для облучения использовали индивидуальные образцы пыльцы, собранные с 4-х деревьев. Работы по облучению пыльцы и расчеты поглощенной дозы были выполнены А.И. Таскаевым. Показатели жизнеспособности пыльцы определяли путем проращивания ее на 1%-ном агаровом субстрате с концентрацией сахарозы 20%. Жизнеспособность пыльцы отдельного образца в каждом из вариантов опыта определяли в 5 повторностях по 100 пыльцевых зерен в каждой. Длину пыльцевых трубок (по 200 для отдельного образца в каждом из вариантов опыта) измеряли при помощи окуляр-микрометра. Всего было произведено 7200 микроизмерений. В качестве контроля использовали необлученную пыльцу.

Для изучения влияния хронического облучения мужских генеративных органов на жизнеспособность пыльцы сосны обыкновенной образцы пыльцы сосны были собраны в 30-км зоне аварии на ЧАЭС в 1990-1991 гг. с 5-ти опытных участков. Опытные участки были заложены проф. Г.М. Козубовым в 1986-1987 гг., и на них осуществлялся постоянный радиоэкологический мониторинг. Исходная нумерация участков сохранена в настоящей работе.

Участок 2 расположен в районе бывшей дер. Чистоголовка (остаточная МЭД по гамма излучению на высоте 1 м от дневной поверхности в 1990 году составляла $6\text{-}11 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$, в 1991 – $4\text{-}8 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$, суммарная поглощенная доза на 01.05.1990 – 6-8 Гр).

Участок 3 – урочище «Изумрудное» ($0,6\text{-}1,1 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$ и $0,2\text{-}0,8 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$, $1,0\text{-}1,2 \text{ Гр}$, соответственно).

Участок 4 расположен вблизи бывшей усадьбы Новошепеличского лесничества ($1,5\text{-}3,5 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$ и $0,5\text{-}2,5 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$, $2,5\text{-}3,5 \text{ Гр}$).

Участок 10А – расположен около ж/д переезда между заброшенной бетонно-погрузочной площадкой и бывшим пос. Янов ($2,5\text{-}10,0 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$ и $2,0\text{-}8,5 \text{ мР}\cdot\text{ч}^{-1}$, $20\text{-}25 \text{ Гр}$).

Участок 5 (контроль) – район бывшей дер. Стечанка (условно «чистый»).

Все опытные участки, за исключением урочища «Изумрудное», представляли чистые мертво-покровные средневозрастные сосняки на супесчаных почвах.

На каждом участке образцы пыльцы были собраны с 20-25 деревьев. Проращивание пыльцы производили на 1,0%-ном агаре с добавлением 10 и 20%-ной сахарозы. Жизнеспособность пыльцы в каждом образце определялась по 500 пыльцевым зернам. При помощи окуляр-микрометра в каждом образце измерялась длина у 25 случайно взятых пыльцевых трубок. Энергия прорастания пыльцы определялась как произведение ее жизнеспособности на отношение средней длины пыльцевой трубки к ее максимальной длине.

Результаты и обсуждение

Результаты экспериментов по гамма-облучению пыльцы сосны показаны на рисунках 1 и 2.

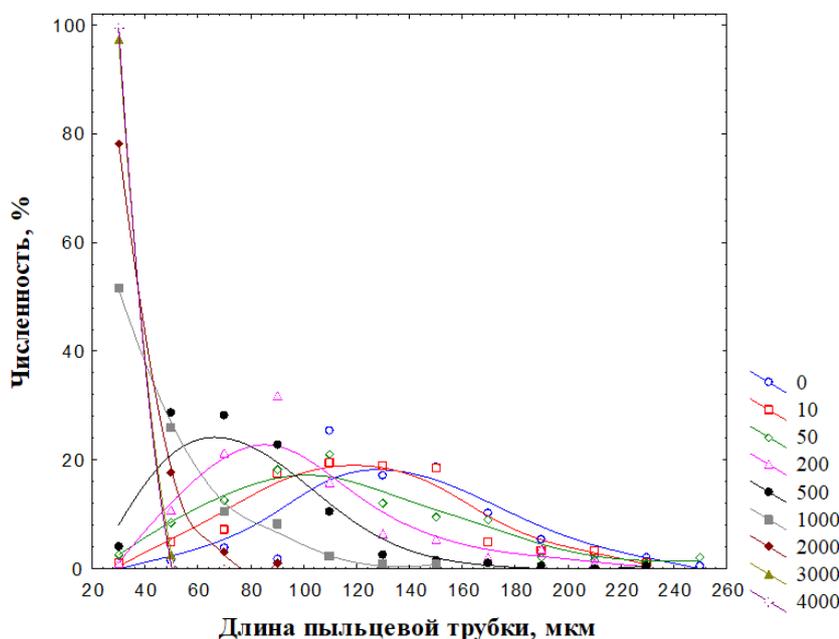


Рисунок 1 - Распределение пыльцевых трубок сосны по длине в зависимости от поглощенной дозы
DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.1>

Примечание: значения поглощенной дозы, Гр показаны в правой части рисунка

При увеличении дозовой нагрузки меняется характер распределения пыльцевых трубок по длине за счет уменьшения числа трубок с высокими значениями длины и увеличения их числа с низкими значениями длины.

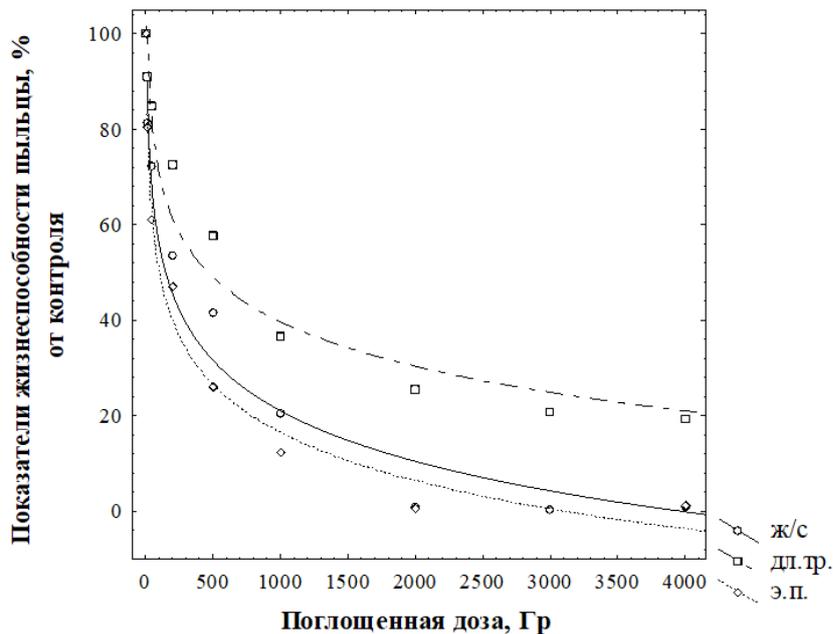


Рисунок 2 - Влияние острого гамма-облучения на показатели жизнеспособности пыльцы сосны обыкновенной
DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.2>

Примечание: ж/с – жизнеспособность пыльцы; дл.тр. – средняя длина пыльцевой трубки; э.п. – энергия прорастания

Зависимость всех показателей жизнеспособности пыльцы (процент проросших пыльцевых зерен, средняя длина пыльцевой трубки, энергия прорастания) от поглощенной дозы аппроксимируется уравнением логарифмической функции. При увеличении поглощенной дозы на 350-400 Гр все показатели жизнеспособности пыльцы снижаются примерно в 2 раза. ЛД₉₉ для пыльцы сосны обыкновенной составляет примерно 3500 Гр.

При хроническом облучении микроспороцитов сосны на различных стадиях мейоза суммарными дозами от 1 до 20 Гр возрастала частота хромосомных aberrаций, происходила задержка созревания пыльцы, снижалась ее жизнеспособность, уменьшались размеры микростробилов [2]. Облучение мужских почек сосны в период осеннего покоя при МЭД 5-6 Р/день приводило к задержке начала мейоза микроспороцитов на 1,5-2 недели [9].

Результаты изучения влияния малых доз хронического гамма-облучения мужских генеративных органов на показатели жизнеспособности пыльцы сосны обыкновенной приведены в таблице 1.

Таблица 1 - Показатели жизнеспособности пыльцы сосны обыкновенной, собранной в 30-км зоне аварии на Чернобыльской АЭС в 1990-1991 гг.

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.3>

№ участка	Суммарная поглощенная доза, Гр	Год сбора пыльцы	Жизнеспособность пыльцы, %	Средняя длина пыльцевой трубки, мкм	Максимальная длина пыльцевой трубки, мкм	Энергия прорастания пыльцы, %
2	6-8	1990	75,7 ± 2,3	228,2 ± 3,2	510	45,9
		1991	74,7 ± 3,5	209,5 ± 7,8	440	45,5
3	1-1,2	1990	83,1 ± 3,2	222,4 ± 3,3	450	52,7
		1991	85,0 ± 1,8	223,9 ± 8,1	490	57,3
4	2,5-3,5	1990	84,2 ± 2,5	243,1 ± 3,6	650	52,8
		1991	83,6 ± 3,1	216,2 ± 11,6	530	52,0
10А	20-25	1990	72,9 ± 4,8	224,4 ± 3,2	485	45,4

		1991	77,4 ± 3,9	210,2 ± 6,6	450	44,9
5	Контроль	1990	90,1 ± 2,0	228,0 ± 2,7	470	56,7
		1991	92,2 ± 1,8	256,0 ± 7,7	550	60,2

Разница между средними значениями жизнеспособности пыльцы, собранной в 1990 году, достоверна при 5%-ном уровне значимости ($P_{0,05}$) между контролем и наиболее «грязными» участками №2 и 10А. Разница между средними значениями жизнеспособности пыльцы, собранной в 1991 году, достоверна при 5%-ном уровне значимости между контролем и всеми радиоактивно загрязненными участками.

При этом между показателями жизнеспособности пыльцы (жизнеспособностью и энергией прорастания) и средней мощностью экспозиционной дозы по гамма-излучению установлена очень тесная отрицательная связь, достоверная во всех случаях при высоких уровнях значимости (таблица 2).

Таблица 2 - Коэффициенты корреляции между средней мощностью экспозиционной дозы и показателями жизнеспособности пыльцы в зоне антропогенной радионуклидной аномалии

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.4>

Год сбора пыльцы	Концентрация сахарозы, %	Коэффициенты корреляции между жизнеспособностью пыльцы и МЭД		Коэффициенты корреляции между энергией прорастания пыльцы и МЭД	
		$r \pm m_r$	$F_{\text{факт.}}$	$r \pm m_r$	$F_{\text{факт.}}$
1990	10	-0,916 ± 0,072	12,7	-0,960 ± 0,035	20,1
	20	-0,812 ± 0,152	5,3	-0,806 ± 0,157	5,1
1991	10	-0,935 ± 0,056	16,6	-0,963 ± 0,032	30,0
	20	-0,965 ± 0,030	31,7	-0,964 ± 0,032	30,3

Средняя длина пыльцевых трубок и их распределение по длине, близкое к нормальному, не коррелируют с МЭД. Это объясняется физиологией роста пыльцевых трубок у сосны: достигнув определенной длины, они переходят в состояние покоя. Выход пыльцы из одного микростробила у сосны варьировал от 1,275 до 1,598 мг, при этом различия между участками по данному показателю не превышали основной ошибки среднего значения и находились в пределах точности опыта.

Частота хромосомных aberrаций на загрязненных участках во всех случаях была выше, чем на контроле. Количество нарушений достигало наибольших значений в АI (отставание хромосом и их фрагментация, простые и сложные мосты, агглютинация) и в АII (в основном, агглютинация хромосом). С увеличением дозовой нагрузки изменялся и сам характер прорастания пыльцы *in vitro*: возрастало количество ветвящихся пыльцевых трубок и появлялись трубки со сложным ветвлением (рис. 3).

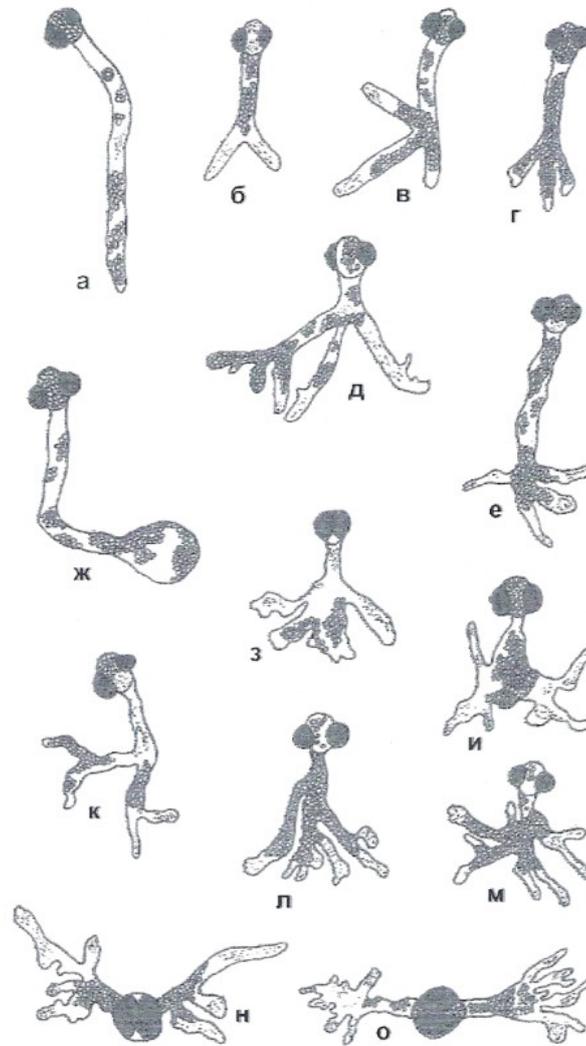


Рисунок 3 - При проращивании пыльцы сосны обыкновенной, сформированной в условиях хронического ионизирующего излучения, наблюдались частые случаи сложного ветвления пыльцевых трубок
DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.5>

Процент ветвящихся и сложно ветвящихся пыльцевых трубок сосны, имевших 4 и более отростка, в 1990 году составил по участкам, соответственно: участок 5 (контроль) – 28,8 и 0,1%, участок 2 – 38,8 и 1,6%, участок 3 – 55,5 и 2,0%, участок 4 – 52,9 и 2,1%, участок 10А – 41,5 и 8,0%. В 1991 году общее количество ветвящихся пыльцевых трубок составило: на участке 5 – 16,5%, 2 – 31,1%, 3 – 22,3%, 4 – 15,5%, 10А – 23,8%. По мнению В.А. Артемова [1], ветвление пыльцевых трубок у сосны обыкновенной по типу «ёлочек» и «оленьих рогов» является реакцией на радиационное воздействие. В «чистых» условиях для видов рода *Pinus* характерно лишь простое дихотомическое ветвление пыльцевых трубок, а описанные сложные типы ветвления встречаются крайне редко.

Источником поступления радионуклидов в пыльцу служат как воздух, так и почва. Для определения вклада каждого из источников изучалось содержание Cs^{137} в пыльце и мужских стробилах, очищенных от покровных чешуй, а также в самих покровных чешуях микростробилов (табл. 3).

Таблица 3 - Активность Cs^{137} в мужских генеративных органах и пыльце сосны обыкновенной

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.46.12.6>

№ участка	Активность Cs^{137} , Бк/г ⁻¹			
	пыльца (1990 г.)	пыльца (1991 г.)	очищенные микростробилы (1991 г.)	покровные чешуи мужских почек (1991 г.)
2	22,0	70,0	50,0	4,0
3	2,9	5,0	5,0	0,9

4	47,0	110,0	150,0	3,3
10А	10,0	45,0	50,0	4,6
5	1,0	1,3	0,0 *	0,6

Примечание: * активность по Cs^{137} не выявлена

Наиболее высокие значения содержания Cs^{137} наблюдалось в пыльце и очищенных микростробилах. Значительно меньше Cs^{137} было в покровных чешуях микростробилов. Этот факт может говорить лишь о том, что в условиях радиоактивного загрязнения территории наиболее значительное количество радионуклидов поступает в генеративные органы сосны в растворенном виде с восходящим током воды из почвы. На контрольном участке содержание Cs^{137} в пыльце, микростробилах и покровных чешуях мужских почек у сосны было примерно одинаковым. Т.е. в относительно «чистых» условиях поступление радионуклидов в генеративные органы происходит преимущественно за счет трансграничных переносов воздушных масс.

Закключение

Зрелая пыльца сосны обладает высокой резистентностью к ионизирующему излучению. При остром гамма-облучении ЛД₉₉ для пыльцы сосны обыкновенной составляет примерно 3500 Гр. С увеличением поглощенной дозы на 350-400 Гр все показатели жизнеспособности пыльцы снижаются примерно в 2 раза. При хроническом облучении микроспороцитов сосны частота хромосомных аберраций возрастала с увеличением мощности экспозиционной дозы. Количество нарушений достигало наибольших значений в активных фазах мейоза: в AI (отставание хромосом и их фрагментация, простые и сложные мосты, агглютинация) и в AII (в основном, агглютинация хромосом). С увеличением дозовой нагрузки изменялся и сам характер прорастания пыльцы *in vitro*: возрастало количество ветвящихся пыльцевых трубок и появлялись трубки со сложным ветвлением. Жизнеспособность пыльцы сосны, сформировавшейся в условиях радиоактивного загрязнения, отрицательно коррелирует со средней мощностью экспозиционной дозы по гамма-излучению. При этом длина пыльцевых трубок у сосны при хроническом гамма-облучении микроспороцитов не зависит от мощности экспозиционной дозы. В условиях радиоактивного загрязнения территории основное количество радионуклидов поступает в генеративные органы сосны в растворенном виде с восходящим током воды из почвы.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. — Сыктывкар, 1990. — 136 с.
2. Федотов И. С. Действие гамма-излучения на вегетативные и репродуктивные органы сосны *Pinus silvestris* / И. С. Федотов, Ф. А. Тихомиров, Р. Т. Карабань [и др.] // Тр. Ин-та прикладной геофизики. — М.: Гидрометиздат, 1979. — Вып. 38. — С. 53–67.
3. Boubriak I. I. Adaptation and impairment of DNA repair function in pollen of *Betula verrucosa* and seeds of *Oenothera biennis* from differently radionuclide-contaminated sites of Chernobyl / I. I. Boubriak, D. M. Grodzinsky, V. P. Polischuk [et al.] // *Annals of Botany*. — 2008. — Vol. 101. — P. 267–276.
4. Caplin N. Ionizing radiation, higher plants, and radioprotection: From acute high doses to chronic low doses / N. Caplin, N. Willey // *Frontiers in Plant Science*. — 2018. — Vol. 9. — P. 847.
5. Chauhan Y. S. Effects of radiation and growth hormones on pollen germination, pollen tube growth and modulation of radiation responses of *Pinus kesiya* Royle ex Gord / Y. S. Chauhan, S. R. Katiyar // *Cytologia*. — 1998. — Vol. 63. — P. 341–348.
6. El-Lakany M. H. Effects of gamma-irradiation on some Western conifers / M. H. El-Lakany, O. Sziklai // *Radiation Botany*. — 1970. — Vol. 10. — P. 411–420.
7. Kim J. H. Ionizing radiation manifesting DNA damage response in plants: An overview of DNA damage signaling and repair mechanisms in plants / J. H. Kim, T. H. Ryu, S. S. Lee [et al.] // *Plant Science*. — 2019. — Vol. 278. — P. 44–53.
8. Livingston G. K. Radiation-induced stimulation of pollen-tube elongation in Douglas-fir / G. K. Livingston, R. F. Stettler // *Radiation Botany*. — 1973. — Vol. 13. — P. 65–72.
9. Mergen F. Effect of ionizing radiation on microsporogenesis in *Pinus rigida* Mill / F. Mergen, T. S. Johansen // *Radiat. Bot.* — 1963. — Vol. 3-4. — P. 321–331.
10. Octavian O. H. Stephan. Implications of ionizing radiation on pollen performance in comparison with diverse models of polar cell growth / O. H. Stephan Octavian // *Plant Cell Environ.* — 2021. — Vol. 44. — № 3 — P. 665–691. — DOI: 10.1111/pce.13929

11. Moller A. P. Ionizing radiation from Chernobyl and the fraction of viable pollen / A. P. Moller, J. C. Shyu, T. A. Mousseau // *International Journal of Plant Sciences*. — 2016. — Vol. 177. — P. 727–735.
12. Moller A. P. Radiation levels affect pollen viability and germination among sites and species at Chernobyl / A. P. Moller, T. A. Mousseau // *International Journal of Plant Sciences*. — 2017. — Vol. 178. — P. 537–545.
13. Stairs G. R. Male bud and pollen radiosensitivity in selected conifer species / G. R. Stairs, V. Troendle // *Silv. Genet*. — 1969. — Vol. 18. — № 3. — P. 61–64.
14. Van der Donk J. A. The regulation of pollen tube growth in Douglas-fir following high doses of ionizing radiation / J. A. van der Donk, G. K. Livingston, H. F. Linskens [et al.] // *Planta*. — 1978. — Vol. 140. — P. 283–288.
15. Zelles L. Effect of dose rate and exposure time on the stimulation effect of tube growth of *Pinus silvestris* pollen / L. Zelles, I. Fendrik // *Radiation and Environmental Biophysics*. — 1976. — Vol. 12. — P. 81–84.
16. Zelles L. Radiation-induced pollen tube growth stimulation of *Pinus sylvestris*. Effect of the quantum energy and dose rate / L. Zelles, H. W. Seibold // *Environmental and Experimental Botany*. — 1976. — Vol. 16. — P. 15–22.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Radiacionnoe vozdejstvie na hvoynye lesa v rajone avarii na Chernobyl'skoj AES [Radiation effects on coniferous forests in the area of the Chernobyl accident] / Ed. by G. M. Kozubov, A. I. Taskaev. — Syktyvkar, 1990. — 136 p. [in Russian]
2. Fedotov I. S. Dejstvie gamma-izlucheniya na vegetativnye i reproduktivnye organy sosny *Pinus silvestris* [The effect of gamma radiation on the vegetative and reproductive organs of pine *Pinus sylvestris*] / I. S. Fedotov, F. A. Tihomirov, R. T. Karaban et al. // *Tr. In-ta prikladnoj geofiziki* [Proceedings of the Institute of Applied Geophysics]. — M. : Gidrometizdat. — 1979. — Iss. 38. — P. 53–67. [in Russian]
3. Boubriak I. I. Adaptation and impairment of DNA repair function in pollen of *Betula verrucosa* and seeds of *Oenothera biennis* from differently radionuclide-contaminated sites of Chernobyl / I. I. Boubriak, D. M. Grodzinsky, V. P. Polischuk [et al.] // *Annals of Botany*. — 2008. — Vol. 101. — P. 267–276.
4. Caplin N. Ionizing radiation, higher plants, and radioprotection: From acute high doses to chronic low doses / N. Caplin, N. Willey // *Frontiers in Plant Science*. — 2018. — Vol. 9. — P. 847.
5. Chauhan Y. S. Effects of radiation and growth hormones on pollen germination, pollen tube growth and modulation of radiation responses of *Pinus kesiya* Royle ex Gord / Y. S. Chauhan, S. R. Katiyar // *Cytologia*. — 1998. — Vol. 63. — P. 341–348.
6. El-Lakany M. H. Effects of gamma-irradiation on some Western conifers / M. H. El-Lakany, O. Sziklai // *Radiation Botany*. — 1970. — Vol. 10. — P. 411–420.
7. Kim J. H. Ionizing radiation manifesting DNA damage response in plants: An overview of DNA damage signaling and repair mechanisms in plants / J. H. Kim, T. H. Ryu, S. S. Lee [et al.] // *Plant Science*. — 2019. — Vol. 278. — P. 44–53.
8. Livingston G. K. Radiation-induced stimulation of pollen-tube elongation in Douglas-fir / G. K. Livingston, R. F. Stettler // *Radiation Botany*. — 1973. — Vol. 13. — P. 65–72.
9. Mergen F. Effect of ionizing radiation on microsporogenesis in *Pinus rigida* Mill / F. Mergen, T. S. Johansen // *Radiat. Bot.* — 1963. — Vol. 3-4. — P. 321–331.
10. Octavian O. H. Stephan. Implications of ionizing radiation on pollen performance in comparison with diverse models of polar cell growth / O. H. Stephan Octavian // *Plant Cell Environ.* — 2021. — Vol. 44. — № 3 — P. 665–691. — DOI: 10.1111/pce.13929
11. Moller A. P. Ionizing radiation from Chernobyl and the fraction of viable pollen / A. P. Moller, J. C. Shyu, T. A. Mousseau // *International Journal of Plant Sciences*. — 2016. — Vol. 177. — P. 727–735.
12. Moller A. P. Radiation levels affect pollen viability and germination among sites and species at Chernobyl / A. P. Moller, T. A. Mousseau // *International Journal of Plant Sciences*. — 2017. — Vol. 178. — P. 537–545.
13. Stairs G. R. Male bud and pollen radiosensitivity in selected conifer species / G. R. Stairs, V. Troendle // *Silv. Genet*. — 1969. — Vol. 18. — № 3. — P. 61–64.
14. Van der Donk J. A. The regulation of pollen tube growth in Douglas-fir following high doses of ionizing radiation / J. A. van der Donk, G. K. Livingston, H. F. Linskens [et al.] // *Planta*. — 1978. — Vol. 140. — P. 283–288.
15. Zelles L. Effect of dose rate and exposure time on the stimulation effect of tube growth of *Pinus silvestris* pollen / L. Zelles, I. Fendrik // *Radiation and Environmental Biophysics*. — 1976. — Vol. 12. — P. 81–84.
16. Zelles L. Radiation-induced pollen tube growth stimulation of *Pinus sylvestris*. Effect of the quantum energy and dose rate / L. Zelles, H. W. Seibold // *Environmental and Experimental Botany*. — 1976. — Vol. 16. — P. 15–22.