

А. А. Мурадян

О ВЛИЯНИИ КОФЕИНА НА ВЫХОД ПЕРЕСТРОЕК ХРОМОСОМ У ПШЕНИЦ РАЗНОЙ ПЛОИДНОСТИ, ИНДУЦИРОВАННЫХ РЕНТГЕНОБЛУЧЕНИЕМ

Вопросам радиочувствительности растений разной пloidности посвящено много цитогенетических исследований [1-3], однако некоторые стороны этой проблемы окончательно не выяснены. В частности, это касается восстановительных процессов цитогенетических повреждений растений разной пloidности.

Кроме того, в приведенных работах по изучению радиочувствительности данные цитологического анализа, за небольшим исключением, были получены при однократной фиксации корешков. Это затрудняет точную оценку относительной чувствительности хромосом изученных форм растений. Для полного сравнительного изучения пострадиационного митотического цикла необходим детальный анализ динамики перестроек хромосом.

В последние годы в радиогенетических исследованиях в качестве ингибитора систем репарации используется кофеин, который, как показано на высших растениях, при гамма- и рентгеноблучении значительно увеличивает число клеток с абберациями [3,9-12].

Настоящее исследование является продолжением предыдущих работ [13-15]. Оно посвящено изучению динамики изменений частоты перестроек хромосом в течение первого митотического цикла у пшениц разной пloidности при ингибировании кофеином.

В эксперименте использовались воздушно-сухие семена трех видов пшеницы естественного полипloidного ряда: (*T. monococcum* L., $2n=14$, var. *vulgare*), твердая пшеница (*T. durum* Desf. $2n=28$, var. *hordeiforme* Host) и мягкая пшеница (*T. aestivum*, $2n=42$, var. *de fi Korn*). Облучение производилось рентгеновским аппаратом РУМ-11 с напряжением тока на трубке 185 кВ, силой тока 15 мА. Мощность дозы равнялась 400 рент./мин. Доза облучения 7 кр. Часть семян после облучения помещалась в 0,2% раствор кофеина и через 18 час. отмывалась. Другая часть семян, а также контрольные после облучения смачивались проточной водой. Семена проращивались в чашках Петри при температуре 24-25°C. При достижении длины 5-7 мм корешки фиксировались смесью Батталья каждые четыре часа, 4 раза.

Цитологические исследования проводились на давленных препаратах первичных корешков, окрашенных по Фельгену.

Критерием радиочувствительности служили структурные изменения хромосом, констатированные в поздней анафазе и ранней телофазе. В среднем подсчитывалось 50 анафаз в каждом препарате. Всего в варианте было 10-15 препаратов.

Общее число просмотренных анафаз, а также изменения частоты клеток с перестройками хромосом по срокам фиксации представлены в табл. 1. Частота клеток с перестройками хромосом нарастает в первые сроки фиксации, а затем снижается, за исключением варианта с обработкой кофеином. Поэтому мы приводим средние данные по срокам фиксации.

Процент клеток, несущих хромосомные перестройки, в контрольном варианте довольно высок: у гексаплоидной пшеницы составляет $6,9 \pm 1,1$, а у диплоидной и тетраплоидной форм — $2,5 \pm 0,6$ и $3,1 \pm 0,5$ соответственно.

У тетра- и гексаплоидной пшеницы количество хромосомных перестроек значительно больше, чем у диплоидной. Рентгенооблучение вызывает у диплоидной пшеницы $13,8 \pm 1,5\%$, а у тетра- и гексаплоидной пшеницы — $32,9 \pm 2,2$ и $41,3 \pm 1,4\%$ хромосомных перестроек.

Пострадиационная обработка кофеином увеличивает выход хромосомных перестроек у всех видов пшеницы. У диплоидной пшеницы частота перестроек хромосом увеличивается меньше, чем у тетра- и гексаплоидной: количество хромосомных перестроек составляет $50,5 \pm 3,2$, $86,0 \pm 1,7$ и $94,1 \pm 1,2\%$ с увеличением пloidности.

Процент клеток с перестройками хромосом при обработке 0,2 % раствором кофеина не так велик: $1,8 \pm 0,6$ и $15,5 \pm 1,6\%$. В целом за изученный период соотношение процентов поврежденных клеток у 2п, 4п и 6п пшениц при рентгенооблучении составляет 1:2:3=1, 0:2:4:3,0, а при совместном воздействии рентгенооблучением и кофеином — 1:2:3=1,0, 1,7:1,8.

Результаты изучения динамики изменений числа перестроек хромосом на поврежденную клетку и хромосому (в меристеме первичных корешков пшеницы разной пloidности) даны в табл. 2. По срокам фиксации частота перестроек хромосом (к этому расчету) изменяется подобно тому, что имело место при изучении частоты хромосомных перестроек в общем, т. е. число перестроек хромосом на клетку и на хромосому уменьшается по мере увеличения времени после облучения.

При рентгенооблучении число перестроек хромосом в пересчете на хромосому у пшениц разной пloidности почти составляет 0,115, 0,059 и 0,056. С увеличением пloidности увеличивается число перестроек на клетку: у диплоидной пшеницы оно составляет 0,59, а тетра- и гексаплоидной — 1,64 и 2,34.

При действии кофеина у тетраплоидной и гексаплоидной пшениц по сравнению с диплоидной повышается число перестроек хромосом в пересчете на клетку, а на хромосому уменьшается.

Число перестроек хромосом в пересчете на клетку и на хромосому достигало у 2 п пшеницы 1,81 и 0,131, а у 4п и 6п пшеницы 4,07; 0,142 и 6,64; 0,158 соответственно.

Таблица 1

Динамика перестроек хромосом в меристеме первичных корешков пшеницы разной
плоидности при воздействии рентгеноблучением и кофеином

Вариант	Сроки фиксации	Контроль			Облучение			Кофеин			Облучение + кофеин		
		Просмотрено	% анафаз	% перестройки	Просмотрено	% анафаз	% перестройки	Просмотрено	% анафаз	% перестройки	Просмотрено	% анафаз	% перестройки
		всего	анафаз с перестройками	хром.	анафаз с перестройками	хром.	хром.	анафаз с перестройками	хром.	хром.	анафаз с перестройками	хром.	хром.
Диплоидная пшеница	I	249	29	5,3±0,9	501	87	17,4±1,7	493	11	2,2±0,7	396	176	44,4±2,5
	II	439	14	3,2±0,8	500	82	16,4±1,6	497	8	1,6±0,6	352	228	64,8±3,6
	III	490	9	1,8±0,2	425	65	15,3±1,7	552	11	2,0±0,6	275	130	47,6±3,4
	IV	415	2	0,4±0,3	500	33	6,2±1,0	500	7	1,4±0,5	200	90	45,0±3,5
	Среднее	473		2,5±0,6	481		13,8±1,5	510		1,8±0,6	306		50,5±3,2
Тетраплоидная пшеница	I	494	14	2,8±0,6	398	171	43,0±2,5	441	32	7,3±1,2	243	240	98,8±0,7
	II	504	19	3,8±0,3	542	209	37,9±2,1	349	27	7,7±1,4	306	248	81,0±2,2
	III	507	16	3,2±0,8	337	93	27,6±2,4	500	41	8,2±1,2	290	240	82,8±2,3
	IV	504	14	2,8±0,2	538	124	23,0±1,8	439	43	9,9±1,4	496	405	81,6±1,7
	Среднее	502		3,1±0,5	454		32,9±2,2	432		8,3±1,3	344		86,0±1,7
Гексаплоидная пшеница	I	444	55	12,4±1,6	492	299	60,8±2,2	500	67	13,4±1,5	460	439	93,3±1,2
	II	436	20	4,6±1,0	450	85	18,9±0,6	503	74	14,7±1,6	364	358	93,3±0,9
	III	501	28	5,6±1,0	471	222	47,1±2,3	421	70	16,6±1,8	400	377	94,2±1,2
	IV	501	26	5,2±1,0	498	192	38,5±2,2	474	83	17,5±1,7	368	334	90,8±1,5
	Среднее	475		6,9±1,1	478		41,3±1,3	477		15,5±1,6	398		94,1±1,1

Таблица 2

Динамика перестроек хромосом на поврежденную клетку и хромосому в меристеме первичных корешков пшеницы разной пloidности при воздействии рентгенооблучением и кофеином

Вариант	Сроки фиксации, часы	2 п		4 п		6 п	
		Число перестроек					
		на клет-ку	на хро-мосому	на клет-ку	на хро-мосому	на клет-ку	на хро-мосому
Контроль	I	1,52	0,081	1,14	0,041	1,51	0,036
	II	1,22	0,087	1,36	0,048	1,45	0,034
	III	1,55	0,111	1,42	0,051	1,43	0,044
	IV	1,0	0,064	1,25	0,045	1,11	0,026
Среднее		1,32	0,086	1,29	0,046	1,37	0,035
	I	1,71	0,121	1,96	0,070	3,32	0,079
	II	1,60	0,123	1,60	0,057	1,86	0,044
	III	1,60	0,114	1,52	0,058	2,37	0,056
Облучение	IV	1,45	0,104	1,48	0,053	1,86	0,044
		1,59	0,115	1,64	0,059	2,34	0,056
	I	1,36	0,097	1,31	0,047	1,70	0,040
	II	1,25	0,089	1,63	0,058	1,85	0,045
Кофеин	III	1,18	0,071	1,61	0,050	1,55	0,031
	IV	1,43	0,041	1,42	0,051	1,70	0,032
		1,30	0,074	0,051	1,70	1,70	0,037
	I	1,76	0,125	5,22	0,136	8,19	0,195
Облучение	II	2,20	0,163	3,28	0,101	6,76	0,161
	III	1,75	0,124	4,71	0,168	6,09	0,145
	IV	1,55	0,111	3,06	0,113	5,53	0,132
		1,81	0,131	4,07	0,142	6,64	0,158

Анализ типов перестроек хромосом по срокам фиксации у пшеницы разной ploидности /табл. 3 - 5/ показывает, что у всех видов пшеницы и во всех вариантах основной тип нарушений - это фрагменты (нами не дифференцировались парные и одиночные фрагменты), затем идут хромосомные и хроматидные мосты. Количество фрагментов снижается по мере увеличения времени после облучения. Хроматидные мосты, которые являются результатом повреждения хромосом в S и G_2 имеют наибольшую частоту в первых сроках фиксации, но встречаются и в последующие сроки, кроме 2 п варианта, обработанного кофеином. Динамика хромосомных мостов, которые являются результатом повреждения хромосом в фазе G_1 повышается в последующие сроки фиксации.

Рассмотрение сроков фиксации (часы) опытных вариантов, вызвало необходимость изучения действия кофеина на время после облуче-

Таблица 3

Спектр перестроек хромосом в меристеме первичных корешков 2п пшеницы
при воздействии рентгенооблучением и кофеином

Вариант	Сроки фиксации, часы	Всего перестроек хромосом	Фрагменты / парные и одиночные/		Мосты			
			число	процент	хроматидные		хромосомные	
					число	процент	число	процент
Контроль	39	17	8	$47,1 \pm 2,1$	2	$11,8 \pm 1,4$	7	$41,1 \pm 2,1$
	43	10	6	$60,0 \pm 2,3$	1	$10,0 \pm 1,4$	3	$30,0 \pm 2,2$
	47	5	3	$60,0 \pm 2,2$	-	-	2	$40,0 \pm 2,2$
	51	2	2	$100 \pm 0,5$	-	-	-	-
Облучение	39	83	47	$56,6 \pm 2,2$	12	$14,5 \pm 1,6$	24	$28,9 \pm 2,0$
	43	75	39	$52,0 \pm 2,2$	10	$13,3 \pm 1,5$	26	$34,7 \pm 2,1$
	47	53	22	$41,5 \pm 2,4$	4	$7,7 \pm 1,3$	27	$50,8 \pm 2,4$
	51	26	10	$38,5 \pm 0,2$	2	$7,7 \pm 2,2$	14	$53,8 \pm 2,2$
Кофеин	52	8	4	$50,0 \pm 2,3$	2	$25,0 \pm 1,9$	2	$25,0 \pm 1,9$
	56	6	3	$50,0 \pm 2,3$	2	$33,3 \pm 2,1$	1	$16,7 \pm 1,6$
	60	7	3	$42,8 \pm 2,1$	3	$42,8 \pm 2,1$	1	$14,4 \pm 1,5$
	64	4	2	$20,0 \pm 1,8$	1	$25,0 \pm 1,9$	1	$25,0 \pm 1,9$
Облучение + кофеин	68	310	137	$44,2 \pm 2,5$	56	$18,1 \pm 1,9$	117	$37,7 \pm 2,4$
	72	501	267	$53,3 \pm 2,7$	54	$10,8 \pm 1,6$	170	$35,6 \pm 2,5$
	76	227	108	$43,2 \pm 3,0$	16	$7,0 \pm 1,5$	103	$49,8 \pm 3,0$
	80	139	55	$39,5 \pm 3,4$	11	$7,9 \pm 1,9$	73	$52,6 \pm 3,5$

Спектр перестроек хромосом в меристеме первичных корешков 4 п пшеницы
при воздействии рентгеноблучением и кофеином

Вариант	Сроки фиксации, часы	Всего перестроек хромосом	Фрагменты / парные и одиночные/		Мосты			
					хроматидные		хромосомные	
			число	процент	число	процент	число	процент
Контроль	39	16	14	87,5 $\pm$ 2,0	1	6,2 $\pm$ 1,1	1	6,2 $\pm$ 1,1
	43	26	22	84,6 $\pm$ 1,6	3	11,5 $\pm$ 1,4	1	3,9 $\pm$ 0,9
	47	23	20	86,0 $\pm$ 1,5	2	8,6 $\pm$ 1,2	1	5,4 $\pm$ 1,0
	51	17	15	88,2 $\pm$ 1,5	1	5,9 $\pm$ 1,0	1	5,9 $\pm$ 1,0
Облучение	39	335	203	60,6 $\pm$ 2,4	35	10,4 $\pm$ 1,5	97	28,9 $\pm$ 1,9
	43	334	209	62,6 $\pm$ 2,1	45	13,5 $\pm$ 1,5	80	24,0 $\pm$ 1,8
	47	141	75	53,2 $\pm$ 3,2	26	18,4 $\pm$ 2,1	40	28,4 $\pm$ 2,4
	51	183	96	52,5 $\pm$ 2,1	29	15,9 $\pm$ 1,6	58	31,8 $\pm$ 2,0
Кофеин	51	42	31	73,8 $\pm$ 2,1	8	19,0 $\pm$ 1,9	3	7,2 $\pm$ 1,2
	55	44	38	86,4 $\pm$ 1,8	6	13,6 $\pm$ 1,8	-	-
	59	58	47	80,7 $\pm$ 1,8	7	12,1 $\pm$ 1,4	4	7,2 $\pm$ 1,1
	63	66	50	75,7 $\pm$ 2,1	4	6,1 $\pm$ 1,1	12	18,2 $\pm$ 1,8
Облучение + кофеин	65	1252	932	74,4 $\pm$ 2,8	75	6,0 $\pm$ 1,5	245	19,6 $\pm$ 2,3
	69	813	540	66,4 $\pm$ 2,7	81	10,0 $\pm$ 1,7	192	23,6 $\pm$ 2,4
	73	1130	768	68,0 $\pm$ 2,7	110	9,7 $\pm$ 0,9	252	22,3 $\pm$ 2,4
	77	1239	836	67,5 $\pm$ 2,1	77	6,2 $\pm$ 1,8	326	26,3 $\pm$ 2,2

Таблица 5

Спектр перестроек хромосом в меристеме первичных корешков 6 пшеницы при воздействии рентгеноблучением и кофеином

Вариант	Сроки фиксации, часы	Всего перестроек хромосом	Фрагменты /парные и одиночные/		Мосты			
					хроматидные		хромосомные	
			число	процент	число	процент	число	процент
Контроль	35	83	77	$92,8 \pm 1,1$	6	$7,2 \pm 1,2$	-	-
	39	29	28	$96,5 \pm 0,9$	-	-	1	$3,5 \pm 0,9$
	43	40	37	$92,5 \pm 1,2$	3	$7,5 \pm 1,2$	-	-
	47	29	16	$55,2 \pm 2,2$	6	$20,7 \pm 1,8$	7	$24,1 \pm 1,9$
Облучение	35	994	845	$85,0 \pm 1,6$	63	$6,3 \pm 1,1$	86	$8,6 \pm 1,3$
	39	156	96	$61,5 \pm 1,6$	15	$9,0 \pm 1,3$	45	$29,4 \pm 2,2$
	43	526	336	$63,9 \pm 1,7$	72	$13,7 \pm 1,6$	118	$22,4 \pm 1,9$
	47	357	201	$56,3 \pm 2,2$	35	$9,8 \pm 1,3$	121	$33,9 \pm 2,1$
Кофеин	57	114	109	$95,6 \pm 0,9$	4	$3,5 \pm 0,3$	1	$0,9 \pm 0,4$
	61	137	130	$94,9 \pm 1,0$	7	$5,1 \pm 1,0$	-	-
	65	109	91	$83,5 \pm 1,8$	15	$13,8 \pm 1,7$	3	$2,7 \pm 0,9$
	69	141	98	$69,5 \pm 2,1$	19	$13,5 \pm 1,5$	24	$17,0 \pm 1,7$
Облучение + кофеин	57	3595	3105	$86,4 \pm 1,8$	231	$6,4 \pm 1,1$	259	$7,2 \pm 1,2$
	61	2410	1839	$76,3 \pm 1,8$	125	$5,2 \pm 1,2$	446	$18,5 \pm 2,0$
	65	2296	1048	$65,1 \pm 2,0$	168	$7,3 \pm 1,3$	634	$27,6 \pm 2,0$
	69	1850	988	$54,5 \pm 2,6$	200	$10,8 \pm 1,6$	642	$34,7 \pm 2,5$

ния до сроков фиксации, т. е. на продолжительность митотического цикла /табл. 6/.

Таблица 6

Сроки фиксации корешков у разных форм пшеницы

Сравниваемые варианты	Часы первой фиксации		
	2 п	4 п	6 п
Облучение	39	39	35
Облучение + кофеин	68	65	57

Обработка семян кофеином задерживает вступление клеток в митоз у пшениц разной ploидности почти одинаково – на 12–13 час.

Пострадиационная обработка кофеином влияет на вступление клеток в митоз в зависимости от ploидности: с увеличением ее митоз задерживается на 29, 26 и 12 час. соответственно.

Анализируя данные сравнительной радиочувствительности пшениц разной ploидности, приходим к заключению, что процент поврежденных анафаз зависит от числа хромосом в клетках, т. е. от степени ploидности. С увеличением ploидности количество поврежденных клеток увеличивается. Таким образом, если критерием радиочувствительности считать частоту поврежденных клеток, приходится признать, что большая чувствительность связана с полиploидией. Этого и следовало ожидать, если принять, что первичные повреждения суть результат прямого действия лучей на хромосомы, а с повышением ploидности увеличивается число мишеней. Кроме того, эти заключения вполне совпадают с данными, имеющимися в литературе / 1, 2, 6/.

Количество перестроек хромосом в пересчете на хромосому находится в обратной зависимости: с увеличением ploидности уменьшается число перестроек.

Пострадиационная обработка кофеином пшениц разной ploидности увеличивала процент хромосомных повреждений (в меристемных клетках первичных корешков) у всех видов пшеницы. Как на клеточном, так и на хромосомном уровне это происходило в большей степени в клетках гексаploидной пшеницы, в меньшей – в клетках диплоидной и тетраploидной пшениц. Это говорит о том, что пострадиационные репарационные процессы, происходящие в клетках, более интенсивны у радиоустойчивых форм пшеницы (гексаploидные и тетраploидные), чем у радиочувствительных (диплоидные).

О скорости восстановительных процессов в клетках пшениц разной ploидности более четко говорят данные о различии частоты перестроек хромосом между опытными вариантами (табл. 7).

Из этих данных видно, что наибольшая разница между сравниваемыми вариантами ("облучение" и "облучение + кофеин") по учету частоты перестроек хромосом на поврежденную клетку и хромосому у гексаploидной пшеницы больше, чем у диплоидной и тетраploидной; с увеличением ploидности разница между вариантами в числе хромосомных перестроек на клетку составляет 0,95; 2,43 и 4,30, а на хромосому – 0,069; 0,033 и 0,102.

Таким образом, тетра- и гексаploидные пшеницы обладают более

Таблица 7

Различия частоты перестроек хромосом между вариантами
"облучение" и "облучение + кофеин"

высоким уровнем восстановительных процессов по сравнению с диплоидной пшеницей.

В работе Ганасси и др. /10/ изучены причины различной радиочувствительности индивидуальных растений *Vicia faba*. Показано, что усиление поражения кофеином возрастает с увеличением радиорезистентности растений. Аналогичные данные получены Аптикаевой /16/, Крупновой и Сейтхожаевым /3/.

В работах Изможерова /1, 2/ процент хромосомных перестроек у растений разной пloidности сравнивался по кривым время - эффект на протяжении первого пострадиационного митотического цикла. Эти результаты показывают, что с повышением пloidности процесс восстановления увеличивается.

В работе Крупновой и Сейтхожаева методом радиоавтографии определялись параметры митотического цикла при ингибировании кофеином у гречихи разной пloidности. Обработка кофеином проростков гречихи увеличивала продолжительность митотического периода у обеих форм гречихи примерно в одинаковых пределах, длительность стадии G_1 оставалась без изменения. Облучение с последующей обработкой кофеином проростков гречихи вызывало увеличение продолжительности периодов S и G_2 у обеих форм гречихи. Авторы предположили, что при формировании хромосомных перестроек, индуцируемых рентгеновскими лучами, кофеин может оказывать влияние на процесс пострепликативной репарации и непосредственно действовать на воссоединение одиночных разрывов ДНК отдельно или одновременно.

Ранее нами проводилось исследование /13/ по изучению модифицирующего влияния кофеина на радиочувствительность пшениц разной пloidности (показателями радиочувствительности служили всхожесть

семян, угнетение роста проростков, длина главного и всех корней, количество корней). Полученные данные показали, что при ингибировании кофеином пострадиационного повреждения было на значительно более высоком уровне у диплоидной пшеницы. Различия в радиочувствительности могут быть обусловлены различиями в степени первичного поражения и пострадиационного восстановления этих поражений. Предполагается, что вариабильность радиочувствительности пшениц разной пloidности связана с различиями в первичной поражаемости генетического аппарата при облучении (больше у диплоидных) и в интенсивности пострадиационных восстановительных процессов этих повреждений.

A. H. Muradian

THE EFFECT OF CAFFEINE ON THE NUMBER OF CHROMOSOME RECOMBINATIONS IN WHEAT WITH DIFFERENT PLOIDITY INDUCED BY X-RAY IRRADIATION

S u m m a r y

After irradiation the treatment with 0.2% caffeine solution depresses the reestablishment processes in the cells, as a result of which the number of chromosome recombinations is increased.

It was discovered that tetra- and hexaploid wheats differ from diploid wheats by their lower initial damage degree of the genetic apparatus during irradiation, and by the intensity of the reestablishment processes in the cells.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Изможеров Н. А. Влияние полиплоидии на радиационные поражения клеток пшениц. Тр. МОИП, 7, "Первичные механизмы биологического действия ионизирующих излучений", 1963.
2. Изможеров Н. А., Изможерова Е. Л. Влияние полиплоидии на некоторые цитологические эффекты действия гамма-лучей у растений. В сб.: Полиплоидия и селекция, М.-Л., 1965.
3. Крупнова Г. Ф. и Сейтхожаев А. И. Механизм действия ингибиторов пострадиационного восстановления клеток. III. Увеличение частоты хромосомных повреждений при пострадиационной обработке кофеином гречихи. Цитология, т. XVI, № 8, 1974.
4. Bhaskaran S., Swaminathan M.S. Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley, *Genetica*, 31, 1960.
5. Bhaskaran S., Swaminathan M.S. Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley. J. Cytological and cytochemical studies, Part II, *Genetica*, 32, N I-2, 1961.
6. Frojer K., Gustafsson A., Tedin O. The relation of mitotic disturbances to x-ray dosage and Polyploidy. *Hereditas*, 28, 1942.
7. Natarajan A.T., Sikka S.M., Swaminathan M.S. Polyploidy, radiosensitivity and mutation frequency in wheat. "Iso-

- tops in Agriculture", Geneva, 1958.
8. Swaminathan M.S., Natarajan A.T. Polyploidy and radiosensitivity, *Nature*, 179, N 4557, 1957.
 9. Батикян Г. Г., Погосян В. С., Агаджанян Э. А. Действие кофеина на меристематические клетки лука. *Биол. журнал Армении*, т. XXVI, № 11, 1973.
 10. Ганасси Е. Э., Заичкина С. И. и Аптикаева Г. Ф. Изучение причин различной радиочувствительности растений. *Радиобиология*, т. XII, вып. 4, 1972.
 11. Елисеев Н. Н. Модификация кофеином радиационного поражения хромосом в корешках *C. capillaris*. *Радиобиология*, т. X, вып. 4, 1970.
 12. Yamamoto K., Yamaguchi H. Inhibition by caffeine of the repair of X-ray-induced chromosome breaks in barley. *Mut. res.*, 8, 1969.
 13. Авакян В. А., Мурадян А. А. Модификация лучевого поражения полиплоидного ряда пшеницы кофеином. *ДАН Арм. ССР*, № 4, 1974.
 14. Мурадян А. А. Действие рентгеновских лучей на полиплоидный ряд пшеницы. В сб.: *Мутагенез растений*, вып. 2, 1974.
 15. Мурадян А. А., Авакян В. А. Сравнительное изучение радиочувствительности полиплоидного ряда пшеницы. *Биол. журнал Армении*, т. XXVI, № 4, 1973.
 16. Аптикаева Г. Ф. Изучение причин и способов variability радиационного поражения хромосом растительных клеток. Автореф. канд. дисс., Пушино, 1971.