P19-2006-71

# Б.В.Флорко, В.Л.Корогодина

# АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ОДНОЙ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЗАДАЧИ

Направлено в журнал «Письма в ЭЧАЯ»

Флорко Б. В., Корогодина В. Л. Анализ структуры распределений на примере одной цитогенетической задачи

В работе представлен анализ структуры экспериментальных распределений семян по числу аберрантных (АК) и пролиферирующих (ПК) клеток в меристемах корешков проростков семян растений. Аппроксимация экспериментальных распределений корешков проростков по числу АК показала, что появление АК может быть описано моделью из двух распределений: пуассоновского и геометрического (P+G). Можно предположить, что геометрическое распределение отражает адаптацию по механизму межклеточных коммуникаций. Аппроксимация экспериментальных распределений корешков проростков по числу ПК показала, что появление ПК может быть описано моделью из трех логнормальных распределений. Можно предположить, что такое комплексное распределение является отражением гетерогенности меристемы.

P19-2006-71

P19-2006-71

Работа выполнена в Лаборатории радиационной биологии ОИЯИ.

Препринт Объединенного института ядерных исследований. Дубна, 2006

Florko B. V., Korogodina V. L. The Analysis of Distributions' Structure on a Sample of One Cytogenetics Task

In the paper the analysis of the structure of experimental distributions of seeds depending on the number of cells with chromosome abnormalities (AC) and proliferated cells (PC) in sprout rootlets of seeds is presented. Approximation of experimental distributions of sprouts' rootlet on the AC number has shown that AC occurrence can be described by a model of two distributions: Poisson and geometrical ones (P+G). It is possible to assume that geometrical distribution reflects an adaptation through intercellular communicative mechanisms. Approximation of experimental distributions on PC has shown that PC occurrence can be described by a model of three lognormal distributions. It is possible to assume that it is a display of rootlets' heterogeneity.

The investigation has been performed at the Laboratory of Radiation Biology, JINR.

Preprint of the Joint Institute for Nuclear Research. Dubna, 2006

#### введение

Одной из проблем современной радиобиологии является оценка последствий малых радиационных воздействий. Усредненные показатели, на которые ориентируются исследователи, не позволяют выявить комплекс механизмов, обеспечивающих реакцию организмов на стресс. Для изучения регуляторных эффектов, вызванных стрессовыми воздействиями, можно использовать анализ структуры экспериментальных распределений, который ранее был развит в экологии [1] и позже был предложен для исследований в цитогенетике [2].



Рис. 1. Зависимость числа пролиферирующих клеток в меристеме корешка проростка от его длины (Корогодина В.Л. и др. 1996)

Для анализа механизмов адаптации был выбран период прорастания семени растения, процесс постепенного вступления в митоз клеток апикальной меристемы корешка проростка. В результате в меристеме постепенно достигается фаза первых митозов (рис. 1) и стационарный уровень пролиферирующих клеток (ПК), среди которых могут появиться мутантные. Количество пролиферирующих и мутантных клеток в меристеме в фазе первых митозов случайно и зависит от экзогенных и эндогенных факторов. Нашей задачей являлось исследование структуры распределений семян по числу мутантных (аберрантных) и пролиферирующих клеток в меристемах корешков проростков в фазе первых митозов, испытывающих малые радиационные воздействия.

## 1. ГИПОТЕЗЫ И МЕТОДЫ

**1.1. Гипотезы появления аберрантных клеток.** Предположим, что число *m* аберрантных клеток (AK) в меристеме растения описывается распределением Пуассона

$$P_m = \frac{\lambda^m}{m!} e^{-\lambda}.$$

Пусть растения в популяции отличаются набором признаков, обозначаемым одной векторной переменной u. Параметры u, индивидуальные для каждого растения, могут изменять параметр  $\lambda$ . Найдем вероятность того, что в популяции семян будут наблюдаться семена с m аберрантными клетками. Пусть доля растений с различными параметрами u и одинаковыми  $\lambda$  равна  $p(\lambda)$ . Вероятность того, что семя принадлежит к части популяции, в которой распределение АК описывается распределением Пуассона с параметром в интервале  $(\lambda, \lambda+d\lambda)$ , равна  $p(\lambda)d\lambda$ . Тогда вероятность наблюдения в этой субпопуляции растений меристемы с числом m АК будет  $dP_m = \frac{\lambda^m}{m!} e^{-\lambda} p(\lambda) d\lambda$ . Вероятность наблюдения во всей популяции растений меристем с числом m АК описывается формулой Манделя

$$P_m = \int_0^\infty dP_m = \int_0^\infty \frac{\lambda^m}{m!} e^{-\lambda} p(\lambda) d\lambda.$$

Разработана теория обратного преобразования Манделя, т.е. известно, как по заданному распределению  $P_m$  можно восстановить  $p(\lambda)$  [3]. Для это надо построить функцию

$$Q(x) = \sum_{m=0}^{\infty} (1-x)^m P_m = \int_0^{\infty} e^{-x\lambda} p(\lambda) d\lambda$$

Тогда функция  $R(x) = Q(ix) = \int_{0}^{\infty} e^{-ix\lambda} p(\lambda) d\lambda$  является характеристической функцией распределения  $p(\lambda)$  [4]. Для такой функции выполняется ряд свойств. Для нас важно одно из них :

$$|R(x)| \leqslant R(0). \tag{1}$$

Это свойство позволяет проверить справедливость гипотезы об одинаковости реакций клеток на радиационное воздействие. Зная распределение  $P_m$ растений по числу АК, можно составить функцию R(x) и проверить выполнение неравенства (1). Проверка для полученных нами экспериментальных распределений семян по числу АК (табл. 1, 2) показала, что во всех случаях

	Число	Число	Ч	исл	o p	аст	ен	ий	Í	Оценка модели по			
Популяция	проростков	ана-телофаз		счи	юло	ом	Ał	Κ		критериям $R^2_{adj}$ , AIC, BIC			
			0	1	2	3	4	5	67				
			19	998 1	г.								
П1	97	726	71	19	6	0	0	1		G, G+P			
П2	84	942	72	12	1					P, G			
П4	109	518	92	16	1					P, G			
Π7	97	763	80	15	2	1				P, G			
П8	68	52	14	2	1				P, G				
П9	33	24	8	1					P, G				
П10	77	77 231			3	1				P, G			
П11	47	342	30	13	3	1				P+G,P			
П12	121	1805	98	21	2					P, G			
			19	999 1	Γ.								
П2	125	2228	73	31	15	2	2	2	1	P+G,G			
П3	334	3827	105	110	67	25	21	2	41	P+G,P			
П4	72	1035	21	25	17	5	3	1		P,P+G			
П5	152	2209	60	47	32	8	4	1		P+G,P			
П6	122	2385	46	43	24	7	1	4		P, P+G			
П11	216	2220	110	71	25	9	1			P+G,P			
П12	104	832	64	29	7	2	1	0	1	P,P+G			

Таблица 1. Распределения семян по числу аберрантных клеток в меристеме корешков проростков семян подорожника

Таблица 2. Распределения семян по числу аберрантных клеток в меристеме корешков проростков семян гороха

Мощность	Число	Число			Оценка модели								
дозы,	про-	ана-				по критериям							
сГр/ч	ростков	телофаз	0-2	3–5	6–8	$R^2_{adj}$ , AIC, BIC							
1-я серия													
0	50	2202	16	17	7	5	2	2	0	1	G, G+P		
0,3	50	2294	14	22	7	1	2				G+P, P		
1,2	56	2774	22	14	10	5	1				G, G+P		
19,1	58	2144	20	12	4	0	2	1	1	1	G+P, G		
2-я серия													
0	37	3367	15	9	3	2					G, G+P		
0,3	25	2560	11	16	10	7	2	2			G+P, G		
1,2	14	1235	23	9	8	8	3				G+P, G		
19,1	20	1088	22	7	2						P, G+P		
Примечани	ие. Гисто	граммир	ован	ние 🕽	цанн	ых п	роведе	но по	интери	залам	и равной длины.		
Число инте	ервалов	M = [lo	<b>g</b> <sub>2</sub> ( <i>l</i>	V)] ·	+ 1,	где І	N — к	оличе	ство да	анны	х в выборке.		

неравенство (1) не выполняется. Типичный график для R(x) представлен на рис. 2. Из этого следует, что гипотезу о независимой и одинаковой реакции клеток на радиационное воздействие следует отвергнуть.



Рис. 2. Характеристическая функция распределения R(x)

Мы рассмотрели другую гипотезу, согласно которой нет независимости в реакции клеток на облучение (в результате межклеточных коммуникаций). Это разрушает закон Пуассона о появлении АК в меристеме и приводит к другим распределениям. Используя известные биологические понятия, можно сделать следующие предположения.

• Первичные повреждения клеток описываются статистикой Пуассона как статистикой редких и независимых событий

$$P_n = \frac{a^n}{n!}e^{-a},$$

где  $P_n$  — вероятность появления n AK; a — параметр пуассоновского распределения первичных повреждений.

• В некоторой субпопуляции клеток меристемы могут идти межклеточные коммуникативные процессы, ведущие к появлению новых АК. Это обусловливает изменение параметра пуассоновского распределения *a* и ведет к дрейфу, линейно зависящему от времени *t*:

$$P_n(t) = \frac{(\lambda t + a)^n}{n!} e^{-(\lambda t + a)},$$

где  $P_n(t)$  — вероятность появления n АК к моменту времени t,  $\lambda$  — скорость дрейфа,  $a(t) = \lambda t + a$  — параметр пуассоновского распределения в момент времени t.

 Появление новых АК увеличивает материал для естественного отбора.
Отбор можно описать стационарным марковским процессом, происходящим в фазовом пространстве параметров меристемы. Условия внешней среды выделяют в фазовом пространстве область, попадание в которую означает адаптацию меристемы и остановку процессов появления и отбора AK. Из общих теорем о марковских процессах [5] следует, что вероятность адаптации меристемы в момент времени t выражается формулой

$$G(t) = 1 - \sum_{i=1}^{\infty} \alpha_i e^{-\mu_i t},$$

где  $\alpha_I > 0$  и  $\mu_I > 0$  — наборы параметров, зависящие от характеристик процессов появления АК и отбора проростка. С помощью следующих преобразований можно определить вероятность  $Q_n$  наблюдать в адаптированной меристеме n АК. Производящие функции пуассоновского процесса P(t) и вероятностей  $Q_n$  определяются формулами

$$\begin{split} P(t) &= \sum_{i=0}^{\infty} P_i(t) z^i = e^{(\lambda t + a)(z - 1)}, \\ Q &= \sum_{i=0}^{\infty} Q_i z^i = \int_0^{\infty} P(t) dG(t) = \int_0^{\infty} e^{(\lambda t + a)(z - 1)} (\sum_{i=0}^{\infty} \alpha_i \mu_i e^{-\mu_i t} dt) = \\ &= e^{a(z - 1)} \sum_{i=0}^{\infty} \alpha_i \mu_i \int_0^{\infty} e^{(\lambda (z - 1) - \mu_i) t} dt = e^{a(z - 1)} \sum_{i=0}^{\infty} \alpha_i \mu_i \frac{1}{\mu_i - \lambda(z - 1)} = \\ &= e^{a(z - 1)} \sum_{i=0}^{\infty} \alpha_i \mu_i \frac{1}{(\mu_i + \lambda) - \lambda z} = \sum_{i=0}^{\infty} \alpha_i \frac{\mu_i}{\mu_i + \lambda} \frac{e^{a(z - 1)}}{1 - \frac{\lambda}{\mu_i + \lambda} z}. \end{split}$$

Производящая функция Q является суммой произведений производящих функций пуассоновского  $e^{a(z-1)}$  и геометрических распределений  $\frac{\mu_i}{\mu_i + \lambda} \frac{1}{1 - \frac{\lambda}{\mu_i + \lambda} z}$ . Если среднее число первичных клеток с повреждени-

ями субпопуляции мало ( $a \approx 0$ ), то  $e^{a(z-1)} \approx 1$  и  $Q_n$  описывается суммой геометрических распределений. При  $\alpha_k >> \alpha_I$  и  $i \neq k$ ,  $Q_n$  описывается геометрическим распределением. Параметр  $\frac{\lambda}{\lambda + \mu} = \frac{1}{1 + \mu/\lambda}$  геометрического распределения зависит от соотношения скоростей коммуникативных процессов и процесса отбора  $\mu/\lambda$ . Это соотношение можно определить по углу наклона геометрического распределения, построенного в полулогариф-мическом масштабе. Чем больше угол наклона, тем интенсивнее (в сравнении с межклеточными коммуникациями) происходит отбор.

В субпопуляции клеток меристемы, где не идут коммуникативные процессы, распределение по числу АК является пуассоновским. Таким образом, распределение семян по числу АК в меристеме можно описать суммой геометрического и пуассоновского распределений (G + P). Альтернативными гипотезами являлись однокомпонентные пуассоновское (P) и геометрическое (G) распределения. **1.2.** Гипотезы появления пролиферирующих клеток. Число клеток  $N_k$  в стационарной фазе роста (или в стадии первых митозов) описывается стационарным случайным ветвящимся процессом, где k — номер поколения клеток. В этом случае  $K_k = N_{k+1}/N_k$  — независимые одинаково распределенные случайные величины. Очевидно, что  $N_n = KN_1$ , где  $K = K_1 \times \ldots \times K_n$ . Поэтому lg  $K = \lg K_1 + \ldots + \lg K_n$ . Центральная предельная теорема гласит: «Если  $X_1, \ldots, X_n$  — независимые одинаково распределенные величины, имеющие математическое ожидание и дисперсию, то при  $n \to \infty$  закон распределения суммы  $\sum_i X_i$  неограниченно приближается к нормальному». В нашем случае  $X_i = \lg K_i$ . Поэтому величина lg K будет распределена по нормальному закону, а это означает, что K, а следовательно и  $N_n$ , будут распределены по логнормальному закону [6].

Меристема гетерогенна, и пул пролиферирующих клеток состоит, по крайней мере, из двух субпопуляций. Малые дозы радиации дополнительно стимулируют к пролиферации покоящиеся клетки [7]. Поэтому гипотетическую модель появления ПК можно представить таким образом:

 в стационарной фазе роста корешка распределение проростков семян по числу ПК является логнормальным;

 появление ПК может происходить в трех независимых субпопуляциях: двух, отражающих гетерогенность пролиферативного пула, и третьей, соответствующей стимулированным к пролиферации покоящимся клеткам.

Можно предположить, что в общем случае число ПК в меристеме описывается суммой логнормальных распределений:

$$\Pi \mathbf{K}_n = \sum_{i=1,k} \frac{A_i}{\sqrt{2\pi}w_i x} \mathbf{e}^{-\frac{\left(\ln \frac{x}{a_i}\right)^2}{2w_i^2}},$$

где ПК<sub>n</sub> — число семян с n пролиферирующих клеток в меристеме растения;  $A_i$  — величина *i*-й субпопуляции;  $a_i, w_i$  — параметры логнормального распределения; k = 1, 2, 3. Альтернативными гипотезами являлись однокомпонентное логнормальное распределение (LN) и смесь из двух логнормальных распределений (2LN).

**1.3. Методы.** Для аппроксимации распределений и статистической оценки качества регрессии применяли метод максимального правдоподобия. Для оценки регрессии использовали следующие критерии:

•  $\mathbf{R}^2_{adj}$  — коэффициент детерминации, скорректированный на число степеней свободы [8] (эквивалентный известному в радиобиологии Т-критерию [9]);

• критерий АІС (критерий Акаике) [10];

• критерий BIC (выбор наиболее вероятной из ансамбля моделей при условии априорной равновероятности любой из них) [11].

Предпочтение отдавали гипотезе, лучшей по большинству критериев. При близких значениях критериев выбирали более «простую» гипотезу. Для данного количества экспериментальных точек число параметров модели, как правило, больше по сравнению с оптимальным [12], поэтому была выполнена проверка устойчивости распределений. Проверка заключалась в варьировании длины интервала разбиений при построении гистограмм. За основу была принята длина интервала  $\Delta = \frac{D_{\text{max}} - D_{\text{min}}}{M}$ , где ( $D_{min}$ ,  $D_{max}$ ) — интервал изменения данных,  $M = [\log_2(N)] + 1$  — число интервалов разбиения; N — число данных. Проверка показала устойчивость получаемых распределений.

В работе использовали программу MATRIXER [13]. Поиск оптимальных значений параметров модели проводили в два этапа: сначала методом Монте-Карло (simulated annealing), затем полученные значения параметров уточняли с помощью регулярных процедур — BFGS или Ньютона.

Для построения распределений использованы результаты опытов по исследованию семян природных популяций подорожника *Plantago major*, произрастающих вблизи источников радиации (у Балаковской атомной станции и в г. Дубне, на территории ОИЯИ, 1998–1999 гг.) [14, 15], и чистой линии гороха *Pisum arvense*, полученной во Всероссийском НИИ сельского хозяйства и селекции, Москва [15, 16]. В опытах были определены числа аберрантных (AK) и пролиферирующих клеток (ПК). Вариабельность по числу АК и ПК обусловливает вариабельность числа корешков проросших семян в экспериментальных распределениях.

## 2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

**2.1.** Распределения семян по числу аберрантных клеток. В табл. 1, 2 показаны результаты статистической оценки моделей распределения семян по числу АК в меристеме. Представлен объем выборок: число изученных клеток (ана-телофаз) в стадии первых митозов меристемы и число корешков с такими меристемами. Приведен первичный материал по статистике появления АК: число проростков с числом АК в меристеме. Показана наилучшая модель, оцененная по нескольким критериям (на первом месте стоит наилучшая). В табл. 3, 4 приведены оценка выбранной модели ( $R_{adj}^2$ ) и параметры распределений: выборочные средние значения aP, aG и относительная величина распределений G, P (подорожник, горох); выборочные средние значения a1, a2, a3 и относительная величина распределений LN1, LN2, LN3 (подорожник).

Из табл. 1 следует, что распределения семян подорожника по числу АК следуют моделям «Р» (1998), и «G + Р» (1999). Это может свидетельствовать

о том, механизмы адаптации в эти годы были различными: в 1998 г. изменчивость клеток и растений была обусловлена первичными повреждениями клеток, а в 1999 г. процесс адаптации обеспечивался механизмом межклеточной

Популациа			P+G			LN1+LN2+LN3									
популяция	$R^2_{adj}$	aP	aG	Р	G	$R^2_{adj}$	a1	a2	a3	LN1	LN2	LN3			
					199	8 г.									
П1	99,9		0,55		1	97,3	8,9			1					
П2	100	0,27		1		99,4	5,6			1					
П4	100	0,28		1		98,7	6,1			1					
П7	100	0,36		1		98,2	11,0			1					
П8	100	0,46		1		95,3	7,5			1					
П9	100	0,44		1		96,2	6,7			1					
П10	100	0,51		1		87,2	9,6			1					
П11	99,9	0,77	0,14	0,81	0,19	96,7	8,1			1					
П12	100	0,32		1		84,8	10,0	21,5	11,8	0,2	0,42	0,35			
	1999 г.														
П2	99,5	1,53	0,49	0,48	0,52	97,3	8,1	21,8	8,4	0,26	0,61	0,13			
П3	98,4	1,65	0,54	0,92	0,08	98,4	18,6	31,0	5,9	0,74	0,21	0,05			
П4	98,7	1,45		1		98,7	13	28,7		0,82	0,18				
П5	98,4	1,44	0,54	0,80	0,20	97,8	9,7	19,4	8,8	0,18	0,58	0,24			
П6	98,7	1,26		1		94,9	16,2	19,75		0,83	0,17				
П11	99,9	0,91	1,06	0,80	0,20	99,9	10,0	18,0	11,1	0,26	0,17	0,57			
П12	99,9	0,78		1		98,2	7,8			1					

Таблица 3. Критерий оценки моделирования  $\mathbf{R}^2_{adj}$  и параметры распределений растений подорожника по числу аберрантных и пролиферирующих клеток

Таблица 4. Критерий оценки моделирования  $\mathbf{R}^2_{adj}$  и параметры распределений растений семян по числу аберрантных клеток

	Распределения											
мощность дозы, стр/ч	$R^2_{adj}$	aP	aG	Р	G							
1-я	группа											
Контроль	98,1		7,9		1							
0,3	96,8	5,0	2,5	0,82	0,18							
1,2	93,5	—	5,3	—	1							
19,1	99,9	3,4	10,3	0,63	0,37							
2-я группа												
Контроль	96,6		4,9		1							
0,3	71,1	4,21	1,96	0,76	0,24							
1,2	97,9	6,3	2,8	0,46	0,54							
19,1	78,7	2,17	—	1	—							

						-		-	-	-	-								
	Оценка модели по $60 < {\rm ~kpurepusm~} {\rm ~kpurepusm~} {\rm ~R}_{adj}^2, {\rm ~AIC}, {\rm ~BIC}$		ΓN	ΓN	ΓN	ΓN	ΓN	ΓN	TN	ΓN	TN+TN+TN		TN+TN+TN	TN+TN+TN	TN+LN	TN+TN+TN	NT+NT	TN+TN+TN	L
													1				1		
	65–6(												7	7			1		
, -	50-65												0	0			0		
•	55-60												0	2			0		
•	50-55												0	0			0		
•	м ПК 45-50	8 r.										Эг.	1	3		2	4		
	число 40-45	9061	2			2					2	1999	2	5	2	1	3	1	
	ений с 35–40		0		2	1	1				2		3	13	1	7	3	1	
	) pacre		1	-	0	3	1		2		9		10	18	4	4	6	3	-1
•	Числ 25–30		3	Ļ	1	4	0	-	1	1	8		6	26	9	8	9	4	0
	20-25		L	1	3	8	2	0	8	3	20		17	22	8	18	20	12	7
	15-20		L	1	6	11	4	2	4	3	19		20	28	12	21	21	32	7
	10–15		19	5	15	12	14	9	17	8	24		21	29	19	32	31	46	19
	5-10		27	18	23	21	18	6	22	10	22		27	17	15	31	21	64	36
	0-5		31	24	56	34	28	16	21	22	18	]	12	8	0	22	12	63	34
	Популяция		Ш1	П2	Π4	Π7	П8	6П	П10	П11	П12		П2	П3	Π4	П5	П6	П11	П12

Таблица 5. Распределения семян по числу пролиферирующих клеток

коммуникации. Статистический анализ распределений семян гороха показывает преимущество моделей «G + P» и «G» при малых радиационных воздействиях (табл. 2). Можно предположить, что в меристемах проростков изученных групп семян имеют место коммуникативные процессы, кроме случая облучения семян при мощности дозы 19,1 сГр/ч (вторая серия опытов), когда адаптация осуществляется в результате первичных повреждений клеток меристемы.

**2.2.** Распределения семян по числу пролиферирующих клеток. Результаты анализа распределений по числу ПК в меристемах корешков проростков семян представлены в табл. 5.

В популяциях 1998 г. преобладает однокомпонентное распределение LN, за исключением популяции П12. В 1999 г. распределения являются двухили трехкомпонентными. Это может свидетельствовать о комплексном механизме появления ПК, гетерогенности меристемы и существенной роли стимуляции пролиферации покоящихся клеток в 1999 г. Можно заметить, что «усложнение» структуры распределений по числу АК и числу ПК происходит одновременно (табл. 1, 5).

Обращает на себя внимание структура распределения по числу ПК в популяции П12 (1998). Она аналогична структуре распределений в популяциях 30-км зоны АЭС П2–П6 (1999) (рис. 3). Популяция П12 произрастает на



Рис. 3. Распределение корешков по числу ПК в популяции П12 (1998 г.)

территории ОИЯИ, в 150 м от Лаборатории ядерных реакций (ЛЯР). Работающие ускорители ЛЯР являются источниками нейтронов. Были сделаны расчеты доз и мощностей доз нейтронного излучения для популяции П12. Расчеты по программе MCNP 4В показали, что за период вегетации семена П12 получили дозу нейтронного излучения 0,4–0,5 мЗв (четырехкратное превышение годового фона). Проявление одних и тех же закономерностей на территории ОИЯИ и в 30-км зоне АЭС позволяет предположить, что в последнем случае также имеет место радиационное воздействие.

Совместный анализ распределений корешков проростков подорожника по числу АК и ПК показывает их корреляционную связь. Прослеживается корреляция между параметрами распределений моделей появления ПК (LN1, LN2, LN3) и АК (P, G). Показана достоверная корреляция между величинами субпопуляций Р и LN1 (r = 0.83, p < 0.002, df = 6); G и LN2 (r = 0.94, p < 0.001, df = 7).

#### выводы

Анализ экспериментальных распределений корешков проростков по числу АК показал, что в результате малых воздействий радиации могут возникать распределения G, G+P (горох, подорожник). Можно предположить, что они отражают процесс адаптации растений, включающий механизмы коммуникативного появления АК и естественного отбора клеток и проростков.

Анализ экспериментальных распределений корешков проростков по числу ПК показал, что в 1998 г. появление ПК описывается однокомпонентной моделью LN, а в 1999 г. суммой трех логнормальных распределений. Можно предположить, что усложнение распределения происходит в результате гетерогенности меристемы и стимуляции пролиферации покоящихся клеток.

Прослеживается корреляция между параметрами распределений моделей появления АК (G, P) и ПК (LN1, LN2, LN3).

Таким образом, анализ структуры распределений семян по АК и ПК может служить индикатором воздействия факторов среды. Предложена интерпретация наблюдаемых закономерностей.

Авторы благодарят Г. А. Ососкова и В. Б. Приезжева за плодотворные обсуждения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1. Preston F. W. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity // Ecology. 1962. Pt 1. V. 43, No. 2. P. 185-215.
- 2. Бочков Н. П. и др. Распределение поврежденных хромосом по клеткам при действии химических мутагенов in vitro и in vivo у человека // Генетика. 1972. Т. 8. № 12. С. 160–167.
- 3. Клаудер Дж., Сударшан Э. Основы квантовой оптики. М: Мир, 1970. С. 428.
- 4. Гнеденко Б. В. Курс теории вероятностей. М: Наука, 1965.

- 5. Ван Кампен Н.Г. Стохастические процессы в физике и химии М.: Высшая школа, 1990.
- 6. Приезжев В.Б. Частное сообщение.
- 7. Лучник Н.В. Влияние слабых доз излучателей на митоз у гороха // Бюлл. Уральского отделения МОИП. 1958. № 1. С. 37–50.
- 8. Пытьев Ю.П., Шишмарев И.А.. Курс теории вероятностей и математической статистики для физиков. М.: МГУ, 1983. С. 215.
- Гераськин С. А., Сарапульцев Б.И. Автоматическая классификация биологических объектов по уровню радиационной устойчивости // Автоматика и телемеханика. 1993. Т. 2. С. 183–189.
- 10. Akaike H. A New Look at the Statistical Model Identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. V. AC-19. P. 716–723.
- 11. Schwarz G. Estimating the dimension of a model // The Annals of Statistics. 1978. V.6. P. 461–464.
- 12. Rakhlin A., Panchenko D., Mukherjee S. Risk bounds for mixture density estimation. ESAIM. 2005. V. 9. P. 220–229.
- 13. http://www.nsu.ru/ef/tsy/, tsy@land4.nsu.ru
- 14. Корогодина В. Л. и др. Оценка последствий влияния стрессовых факторов на семена растений, произрастающих в 30-километровой зоне Балаковской АЭС // Радиац. биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 1. С. 83–90.
- Korogodina V. L. et al. Variability and Viability of Seed Plant Populations Around the Nuclear Power Plant // Impact of Radiation Risk Estimates in Normal and Emergency Situations. Proc. of a NATO ARW, Yerevan, Armenia, Sept. 8–11 2005. Springer, P. 271–282.
- Korogodina V. L., Florko B. V., Korogodin V. I. Variability of Seed Plant Populations Under Oxidizing Radiation and Heat Stresses in Laboratory Experiments // IEEE Trans. Nucl. Sci. 2005. V. 52, No. 4. P. 1076–1083.

Получено 3 июля 2006 г.

Редактор М. И. Зарубина

Подписано в печать 04.09.2006. Формат 60 × 90/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 0,75. Уч.-изд. л. 0,91. Тираж 220 экз. Заказ № 55452.

Издательский отдел Объединенного института ядерных исследований 141980, г. Дубна, Московская обл., ул. Жолио-Кюри, 6. E-mail: publish@jinr.ru www.jinr.ru/publish/