

М. В. Кривохижа\*, Н. М. Рашидов

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, Київ, Україна

\*Відповідальний автор: [krivohizha.marina@gmail.com](mailto:krivohizha.marina@gmail.com)ВПЛИВ НИЗЬКИХ ДОЗ РЕНТГЕНІВСЬКОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ  
НА ГЕНИ ФОТОПЕРІОДИЧНОГО МЕХАНІЗМУ РЕГУЛЯЦІЇ ЦВІТІННЯ РОСЛИН

Наведено результати вивчення впливу низьких доз іонізуючого випромінювання на активність генів фотоперіодичного механізму детермінації цвітіння. Опромінення рослин рентгенівськими променями здійснювалося на четвертому тижні вегетації (стадія стрілки 5,0 згідно з класифікацією Boyes, 2001) дозами 3, 6, 9 та 15 Гр з енергією фотона 6 МеВ та потужністю 89 сГр/с. Дослідження було проведено на ключових генах, що регулюють фотоперіодичні механізми рослин *API*, *GI*, *FT*, *CO*. Аналіз експресії генів проводили методом полімеразно-ланцюгової реакції (ПЛР) у реальному часі. Статистичний аналіз результатів кількісної ПЛР проводили за допомогою програми REST 2009. Відносну експресію розраховували шляхом порівняння часу перетину лінії порога кривою флуоресцентного сигналу експериментального та контрольного зразків. Проведені дослідження вказують, що рослини, опромінені рентгенівськими променями в дозі до 15 Гр, вступали у фазу цвітіння раніше порівняно з контрольною групою. Крім того, у дослідних рослинах спостерігалось підвищення експресії ключових генів цвітіння. Виявлено нелінійну залежність зміни експресії генів фотоперіодичного механізму детермінації цвітіння опромінення рослин. Відповідь механізму детермінації цвітіння рослин на низькі дози радіації не є специфічною порівняно з реакцією на інші абіотичні стресові фактори.

*Ключові слова:* цвітіння, низькі дози, рентгенівське випромінювання, фотоперіодичний механізм, експресія генів, полімеразно-ланцюгова реакція, полімеразно-ланцюгова реакція в реальному часі.

## 1. Вступ

Цвітіння є однією зі стадій розвитку рослин, найбільш чутливих до змін стану довкілля. До таких змін відносять коливання температурного режиму, зниження рівня зволоження, кількості нутрієнтів у ґрунті та інсоляцію. Знання про реакцію цвітіння на стрес є важливими для предикції потенційних змін біоценозу та попередження їхніх наслідків.

Іонізуюче випромінювання є сильним стресовим фактором для біоти. Радіобіологічний ефект залежить від характеру випромінювання та дози [1]. Опромінення у високих дозах в короткий проміжок часу зазвичай має ефект мішені і в основному пов'язаний із прямою дією енергії квантів, що безпосередньо спричиняє пошкодження молекул ДНК через поглинання енергії та утворення вільних радикалів [2]. За хронічного випромінювання стохастичні ефекти мають більш високу вірогідність, ніж ефекти "мішені" [3]. Хронічне опромінення дестабілізує геном, активує мобільні генетичні елементи та продукує епігенетичні зміни, які особливо впливають на роботу ключових генів метаболізму клітин [4, 5]. Як наслідок, збільшується негативне генетичне навантаження в популяціях опромінених рослин [6].

Низькі дози радіації зазвичай викликають "немішенні" ефекти, такі як геномна нестабільність,

ефект свідка, апоптозна загибель клітин, втрата здатності клітин сприймати позиційну інформацію та радіоадаптація [2, 7]. Відомо, що однією з найбільш чутливих до стресових факторів стадій розвитку рослин, є цвітіння. Цвітіння рослин сильно залежить від умов довкілля [8]. Цвітіння в оптимальні терміни є ключовим у життєвому циклі рослин. Рослини накопичують необхідну кількість нутрієнтів та енергії під час вегетативної фази для стабільного процесу репродукції [9]. У випадку занадто раннього цвітіння рослини не можуть акумулювати достатньо нутрієнтів, необхідних для повноцінного розвитку та дозрівання насіння.

Молекулярно-генетичні механізми індукції переходу рослин від вегетативного росту до генеративної фази найбільш широко вивчені на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana* [10]. Фотоперіодизм є головним індуктором переходу до генеративного розвитку, що впливає на циркадні ритми більшості рослин. Вирізняють рослини короткого та рослини довгого світлового дня. *A. thaliana* відносять до другої групи, тому що його цвітіння асоційоване зі збільшенням тривалості світлового дня [9]. Попередньо було встановлено, що радіаційне та ультрафіолетове випромінювання викликає у рослинах зміни часу цвітіння та порушення розвитку органів квітки [11]. Проте механізми відповіді генеративної системи рослин на радіацію до кінця не встановлені. У нашій роботі для вивчення

впливу іонізуючої радіації на цвітіння досліджували гени циркадного годинника *CONSTANS* (*CO*) та *GIGANTIA* (*GI*) [3, 12], ген флорального фактора *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), що залучений у каскадну реакцію передачі сигналу, та ген

детермінації апікальної меристеми по генеративному типу *APETALA 1* (*AP1*). Розроблену авторами схему взаємодії досліджуваних генів у каскадній реакції детермінації цвітіння наведено на рис. 1.

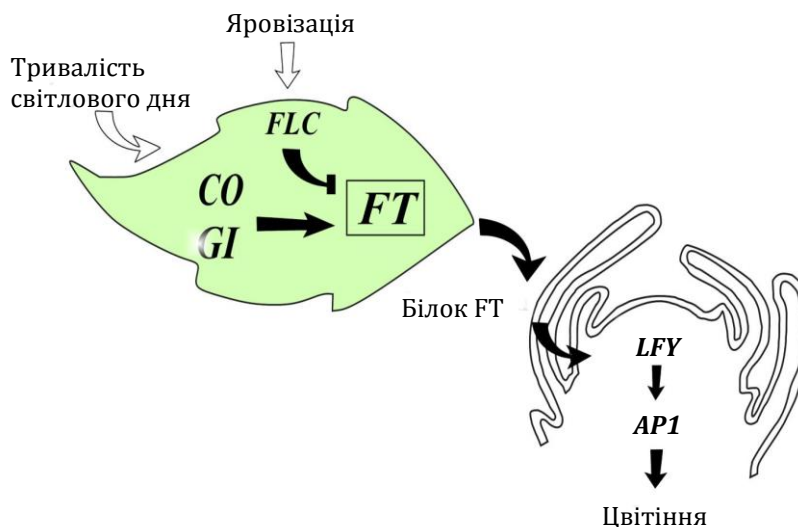


Рис. 1. Схема взаємодії досліджуваних генів цвітіння *A. thaliana*.

Гени *CO*, *GI* та *FT* активуються в судинній тканині листка. Білок *FT* активує гени комплексу *MADS-box* транскрипційних факторів, що є важливими регуляторами розвитку квітки. Ген *AP1* стимулює диференціацію флоральної меристеми [9].

Метою даного дослідження було визначити вплив низьких доз рентгенівського опромінення на експресію генів, пов'язаних з фотоперіодичним механізмом регуляції цвітіння.

## 2. Матеріали та методи

Проростки рослин *A. thaliana* (*Brassicaceae*) Columbia ecotype культивували в універсальній ґрунтосуміші за режиму освітлення довгого дня (18 год світла та 6 год темряви) за кімнатної температури [8]. Ґрунт дезінфікували 3 % розчином перманганату натрію впродовж 24 год. Для досліді було взято 25 рослин, таку ж саму кількість було включено до контрольної групи. Насіння поспідовно дезінфікували 1,25 % розчином гіпохлориду натрію та 70 % етанолом.

Одноразове опромінення експериментальних рослин проводили на 21 добу вегетації, що відповідає стадії стрілки 5,0 за класифікацією Boyes (2001) [13]. Саме на стадії стрілкування відбувається перехід від вегетативного розвитку до генеративного, тому в цей час активно експресуються гени цвітіння [12].

Для вивчення впливу радіації на активність ключових генів цвітіння ми обрали низькі дози рентгенівського опромінення, які не будуть приводити до тотального порушення систем життєді-

яльності рослини. У виборі дози опромінення виходили з попередніх даних наших досліджень, в яких було встановлено, що опромінення в дозі 15 Гр приводило до пригнічення експресії генів цвітіння [14]. Тому ми вирішили дослідити вплив менших доз на активність досліджуваних генів. Для цього було використано дози 3, 6, 9 та 15 Гр. Опромінення рентгенівськими променями здійснювали за допомогою лінійного прискорювача з енергією фотона 6 МеВ та потужністю дози 89 сГр/с. Напівлетальна доза ( $LD_{50}$ ) для проростків *A. thaliana* становить 150 Гр.

Для аналізу відмінностей в експресії генів через тиждень після опромінення екстрагували рибонуклеїнову кислоту (РНК) з листя рослин контрольних та експериментальних груп. Екстракцію РНК проводили за допомогою набору QIAGEN Rneasy Plant mini kit (Німеччина). Наступним кроком ми синтезували комплементарну ДНК (кДНК) за допомогою ThermoFisher Scientific Maxima First Strand cDNA Synthesis Kit (США). Реакцію зворотної транскрипції проводили згідно з протоколом виробника, для проведення реакції було використано 1 мкг РНК.

У даному експерименті ми визначили відносну експресію генів *AP1*, *GI*, *FT*, *CO*. Як референсний ген використовували ген актину *ACT2* [9]. Для ПЛР-аналізу використовували раймери з літературних джерел та самостійно розроблені за допомогою онлайн-ресурсу NCBI Primer BLAST, інформацію наведено у нашій попередній публікації [14]. Для ПЛР використовували кДНК в розве-

денні 1:10, праймери в розведенні 1:100, флуорофори SYBR Green (Thermo Scientific Maxima SYBR Green qPCR Master Mix). Для ампліфікації застосовували тріступеневу програму ампліфікації з температурою відпалу 55 °С, детекцію проводили по каналу детектування флуоресцентного сигналу Green. Для кожного з праймерів була побудована стандартна крива для визначення коефіцієнта ефективності роботи праймера.

Аналіз даних кількісної ПЛР проводили за допомогою програмного забезпечення REST 2009 (QIAGEN, Німеччина) [15]. Алгоритм REST 2009 розраховує відносну експресію шляхом порівняння часу перетину кривої зростання флуоресцентного сигналу експериментального та контрольованого зразків лінії порогового значення. Ефективність праймерів визначали за допомогою побудови стандартної кривої. Отримані дані нормалізували за значенням референсного гена *ACT2* = 1. Р(Н), критерій відповідності гіпотези, використовували для аналізу достовірності різниці між дослідними та контрольними зразками. Критерій Р(Н) визначає перевірку гіпотези та ймовірність, що вибірки відрізняються випадково при  $p = 0,05$ . Збільшення критерію Р(Н) говорить про ймовірність недостовірної різниці між зразками контрольної та дослідної груп [16].

Експеримент проводився в триразовій повторності, зразки були усереднені за допомогою створення пулів.

#### Зміна експресії генів цвітіння під дією низьких доз гострого опромінення (референсний ген *ACT2* = 1)

Ген	3 Гр		6 Гр		9 Гр		15 Гр	
	Експресія P<0,05	95 % С.І.	Експресія P<0,05	95 % С.І.	Експресія P<0,05	95 % С.І.	Експресія P<0,05	95 % С.І.
<i>CO</i>	1,62	1,28 – 2,00	15,51	11,49 – 21,42	7,41	5,79 – 8,78	0,99	0,88 – 1,10
<i>GI</i>	1,74	1,56 – 1,98	9,85	7,078 – 14,52	4,40	3,74 – 5,64	1,00	0,85 – 1,15
<i>API</i>	2,15	1,66 – 2,74	63,92	49,22 – 76,96	14,21	10,67 – 17,49	0,10	0,09 – 0,13
<i>FT</i>	2,66	2,51 – 2,81	5,13	3,67 – 7,39	4,85	4,04 – 5,50	2,91	0,99 – 15,84
<i>ACT2</i>	1		1		1		1	

При опроміненні рослин в дозі 3 Гр експресія генів циркадного ритму *CO* та *GI* достовірно збільшується. За дози 6 Гр у дослідних рослинах спостерігали істотне підвищення експресії гена *CO*. За збільшення доз опромінення до 9 та 15 Гр спостерігали зниження відносної активності генів циркадного годинника. Спостерігали незначну активацію гена флорального фактора *FT* за дози 3 Гр. Виявлено різке підвищення експресії гена *API* за дози 6 Гр, але за збільшення дози до 15 Гр спостерігали падіння активності.

При опроміненні рослин у дозах з 3 до 15 Гр ми не спостерігали статистично значущих відмінностей у ростових показниках відносно контрольних груп.

### 3. Результати

Спостереження за фенологією *A. thaliana* показали, що після одноразового опромінення в дозах 6 та 9 Гр на фазі стрілки рослини здійснили перехід до генеративного типу розвитку раніше, ніж у контрольній групі. Через 10 діб після експерименту 21,9 % рослин, опромінених у дозі 3 Гр, вступали до фази бутонізації. При опроміненні рослин в дозі 6 Гр спостерігали цвітіння у 74,4 % рослин та у 37,2 % – початок формування стручків. У 57,6 % рослин після опромінення в дозі 9 Гр спостерігали цвітіння та 24,2 % рослин на стадії формування стручків. У контрольній групі спостерігали цвітіння в 42,9 % рослин та початок формування стручків у 14 % рослин.

Фенологічні дані, отримані в ході дослідження, узгоджуються з даними експресії генів цвітіння. Дані попередніх експериментів показали, що опромінення рослин у дозах значно менше, ніж  $LD_{50}$ , стимулює експресію генів [17]. Опромінення в дозі 3 Гр також активує гени цвітіння, проте не в значній мірі. Доза 6 Гр викликає різке підвищення рівня експресії всіх досліджуваних генів. За подальшого підвищення доз до 9 та 15 Гр загальний профіль експресії зменшується, як наведено в таблиці.

### 4. Обговорення

У попередніх дослідженнях автори демонструють, що високі дози гострого опромінення (100 Гр та вище) викликають затримку у цвітінні рослин та пригнічують експресію ключових генів фотоперіодичного механізму [12]. Було показано, що активність генів, асоційованих з фотосистемою I, фотосистемою II, каскадами передачі сигналів та транскрипційними факторами, чутлива до гострого опромінення під час репродуктивної фази розвитку рослин [14].

Отримані нами результати демонструють, що низькі дози опромінення викликають раннє цвітіння, порівняно з контрольними групами, та

активують експресію генів цвітіння. Показано, що окремі гени більш чутливі до дії радіації, ніж інші. Таким чином, було показано різке підвищення активності гена *API* за рентгенівського опромінення. *API* регулює диференціацію клітин фло-

ральної меристеми. Дане явище можна пояснити тим, що клітини меристеми, в яких проходять активні процеси поділу та росту, є найбільш чутливими до дії радіації (рис. 2).

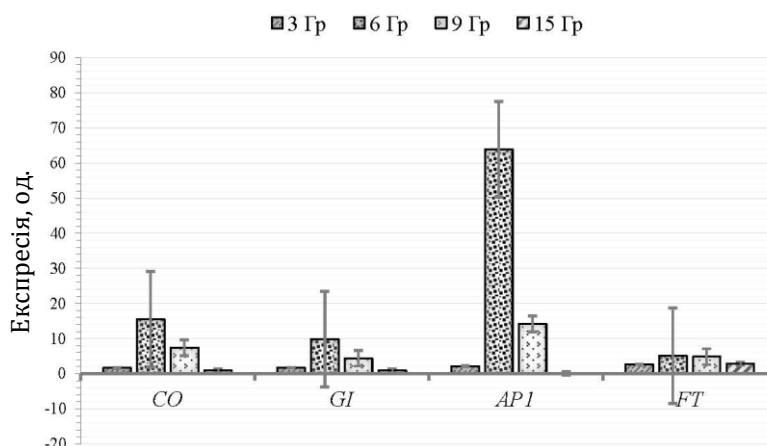


Рис. 2. Експресія генів *CO*, *GI*, *API* та *FT* у *A. thaliana* під дією рентгенівського опромінення в дозах 3, 6, 9 та 15 Гр по відношенню до значення референсного гена *ACT2* = 1.

Гени циркадного годинника також чутливі до радіації. За нашим припущенням, така чутливість пов'язана з тим, що гени *CO* та *GI* першими активуються під дією зовнішніх факторів та запускають каскадну реакцію передачі флорального сигналу (продемонстровано на розробленій нами схемі (див. рис. 1)). Активація фітохромів під дією рентгенівського випромінювання, вірогідно, підвищує активність генів циркадного годинника. З рис. 2 зрозуміло, що експресія гена *FT* стимулюється за всіх доз тією чи іншою мірою.

Тренд «доза - ефект» має нелінійний характер, що пояснюється стохастичним ефектом низьких доз радіації. Подібну нелінійність кривої «доза - ефект» також було показано для генів репарації в попередніх роботах [17]. Крім того, порівняння з попередніми результатами наших досліджень показало, що гостре рентгенівське опромінення в низьких дозах має ефект, відмінний від низьких доз хронічного опромінення [18]. Детальніше про порівняння дії хронічного та гострого опромінення наведено в наших попередніх роботах [14, 18].

За нашим припущенням, така реакція фотоперіодичного механізму активації цвітіння на опромінення не є специфічною. Подібну відповідь у рослинах також викликають інші абіотичні фактори, такі як низькі температури, нітратний стрес, зневоднення чи недостатність нутрієнтів [9]. Тому використання радіації як стресового фак-

тора є ефективним підходом моделювання відповіді рослин на стреси в лабораторних умовах.

## 5. Висновки

Отримані дані вказують на нелінійну залежність активності генів цвітіння *A. thaliana* від низьких доз рентгенівського опромінення. У ході експерименту спостерігали статистично значуще підвищення експресії генів фотоперіодичного механізму порівняно з контрольними групами. Окрім того, експресія гена детермінації флоральної меристеми *API* різко підвищилася за дози 6 Гр, що, вірогідно, пов'язано з чутливістю клітин апікальної меристеми під час поділу та диференціації. Однак відповідь механізму детермінації цвітіння рослин на низькі дози радіації не є специфічною. Отже, рентгенівське випромінювання є ефективним засобом моделювання дії абіотичних факторів у дослідженнях реакції рослин на стреси.

Робота виконана на базі відділу лісової генетики Університету Георга-Августа (Німеччина) в рамках проекту ID: 612587 «Plant DNA tolerance» програми міжнародних обмінів Марії Кюрі (FP7-PEOPLE-2013-IRSES). Автори висловлюють щиру подяку за сприяння та допомогу у виконанні роботи професору Костянтину Валерійовичу Крутовському.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. O. Kravets et al. Dynamics of the yield of cytogenetic anomalies in the meristem of sprouts in chronic seed irradiation. *Radiation Biology. Radioecology* 3 (2008) 208.
2. Д.М. Гродзинський та ін. Індуковані гострим та хронічним гамма-опроміненням пошкодження



- генеративної системи у *Arabidopsis thaliana* (р. Columbia). В кн.: III з'їзд з радіаційних досліджень (радіобіологія і радіоекологія) Київ, 21 - 25 травня, 2003 (К., 2003) с. 180.
3. I. Kovalchuk et al. Transcriptome analysis reveals fundamental differences in plant response to acute and chronic exposure to ionizing radiation. *Mutation Research* 624(1) (2007) 101.
  4. О.П. Дмитрієв та ін. *Епігенетичні фактори адаптації рослин* (К.: Паливода А. В., 2018) 284 с.
  5. N. Rashydov et al. Radiobiological Characterization Environment Around Object "Shelter". In: *Nuclear Power Plant*. Ed. by Soon Heung Chang. (Croatia, Rijeka, 2012) p. 231.
  6. Д.М. Гродзинський та ін. *Радіобіологічні ефекти хронічного опромінення у зоні впливу Чорнобильської катастрофи* (К.: Наук. думка, 2008) с. 373.
  7. И.Н. Гудков, Д.М. Гродзинский. Радиобиологические эффекты у растений в зоне радиационного влияния аварии на Чернобыльской АЭС сегодня. В кн.: Матеріали міжнар. конф. «Радіобіологічні ефекти: ризики, мінімізація, прогноз», Київ, 22 - 24 березня, 2005 (К.: Вид-во НЦРМ АМН України, 2005) с. 122.
  8. М.В. Кривохижа, Н.М. Рашидов. Зміна експресії генів цвітіння у відповідь на УФ-С опромінення рослин *Arabidopsis thaliana* вирощених за різних умов освітленості та температурного режиму. *Biological systems* 10(1) (2018) 8.
  9. L. Parenikova. Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in Arabidopsis: New openings to the MADS world. *The Plant Cell Online* 15(7) (2003) 1538.
  10. The Arabidopsis genome initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana. *Nature* 408(6814) (2000) 796.
  11. N.S. Mattson, J.E. Erwin. The impact of photoperiod and irradiance on flowering of several herbaceous ornamentals. *Scientia Horticulturae* 104(3) (2005) p. 275.
  12. S.G. Hwang et al. Transcriptome analysis of reproductive-stage Arabidopsis plants exposed gamma-ray irradiation at various doses. *Int. J. Radiat. Biol.* 92(8) (2016) 451.
  13. D.C. Boyes. Growth Stage-Based Phenotypic Analysis of Arabidopsis: A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants. *The Plant Cell Online* 13(7) (2001) 1499.
  14. M.V. Kryvokhyzha, K.V. Krutovsky, N.M. Rashydov. Differential expression of flowering genes in *Arabidopsis thaliana* under chronic and acute ionizing radiation. *Int. J. Radiat. Biol.* 95(5) (2019) 626.
  15. M.W. Pfaffl, G.W. Horgan, L. Dempfle. Relative Expression Software Tool (REST) for Group-Wise Comparison and Statistical Analysis of Relative Expression Results in Real-Time PCR. *Nucleic Acids Research* 30(9) (2002) e36.
  16. REST 2009 Software User Guide, QIAGEN GmbH (2009) 28 p.
  17. С.В. Літвінов, Н.М. Рашидов. Відносна радіочутливість мутанта *Arabidopsis thaliana Atmsh2* SALK\_002708 у діапазоні сублетальних доз опромінення радіацією. *Ядерна фізика та енергетика* 19(2) (2018) 145.
  18. N.M. Rashydov, O.G. Nesterenko. The problems sustainable remediation of the Chernobyl alienation areas. *Journal of Radiation Researches* 5(2) (2018) 13.

**М. В. Кривохижа\*, Н. М. Рашидов**

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Киев, Украина*

\*Ответственный автор: krivohizha.marina@gmail.com

## **ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ДОЗ РЕНТГЕНОВСКОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА ГЕНЫ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО МЕХАНИЗМА РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ**

Описаны результаты исследования влияния малых доз радиации на активность генов фотопериодического пути детерминации цветения. Облучение растений проводили на 4-й неделе вегетации рентгеновскими лучами в дозе 3, 6, 9 и 15 Гр с энергией фотона 6 МэВ при мощности 89 сГр/с. Для исследования были выбраны ключевые гены фотопериодического механизма *API*, *GI*, *FT*, *CO*. Анализ экспрессии генов проводили методом полимеразно-цепной реакции (ПЦР) в реальном времени. Статистический анализ результатов количественной ПЦР проводили с помощью программы REST 2009. Относительную экспрессию рассчитывали путем сравнения времени пересечения линии порога кривой флуоресцентного сигнала экспериментального и контрольного образцов. Проведенные исследования указывают, что растения, облученные рентгеновскими лучами в дозе до 15 Гр, раньше вступали в фазу цветения по сравнению с контрольной группой. Кроме того, в растениях экспериментальной группы наблюдали повышение экспрессии ключевых генов цветения. В ходе экспериментов обнаружена нелинейная зависимость изменения экспрессии генов фотопериодического механизма в облученных низкими дозами рентгеновского облучения растениях. Реакция со стороны механизма детерминации цветения на низкие дозы радиации не является специфической по сравнению с ответом на другие абиотические стрессовые факторы.

*Ключевые слова:* цветение, малые дозы, рентгеновское излучение, фотопериодический механизм, экспрессия, полимеразно-цепная реакция, полимеразно-цепная реакция в реальном времени.

**M. V. Kryvokhyzha\*, N. M. Rashydov**

*Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine*

\*Corresponding author: krivohizha.marina@gmail.com

**THE LOW DOSES OF X-RAYS RADIATION IMPACT  
ON THE PHOTOPERIODIC PATHWAY GENES IN PLANTS**

The effects of small doses of irradiation on the activity of genes of the photoperiodic pathway were studied. The irradiation of 4 week old plants by X-ray radiation at doses of 3, 6, 9 and 15 Gy with a dose rate of 89 cGy/s and photon energy 6 MeV was carried out. The key genes of the photoperiodic path *AP1*, *GI*, *FT*, *CO* were selected for the study. The gene expression analysis in real time polymerase chain reaction (PCR) was performed. The statistical analysis of the quantitative PCR results was performed using the REST 2009 software. The relative expression was calculated by comparing the time when the experimental and control samples fluorescence curves cross the threshold. The studies indicated that plants irradiated with X-rays in a dose up to 15 Gy started the flowering phase earlier than the control group. In addition, the expression of the key flowering genes increased in experimental plants. During the experiments, a nonlinear dependence of the change in the genes expression of the photoperiodic path in plants irradiated with low doses of radiation was found. The reaction from the mechanism of the flowering determination to low doses of radiation is not specific compared with the response to other abiotic stress factors.

**Keywords:** flowering, small doses, X-ray radiation, photoperiodic path, gene expression, polymerase chain reaction, real-time polymerase chain reaction.

REFERENCES

1. O. Kravets et al. Dynamics of the yield of cytogenetic anomalies in the meristem of sprouts in chronic seed irradiation. *Radiation Biology. Radioecology* 3 (2008) 208.
2. D.M. Grodzinski et al. Induced by acute and chronic gamma irradiation damages to the generative system in *Arabidopsis thaliana* (p. Columbia). In: III Congress of Radiation Research (Radiobiology and Radiocology) Kyiv, May 21 - 25, 2003 (Kyiv, 2003) p. 180. (Ukr)
3. I. Kovalchuk et al. Transcriptome analysis reveals fundamental differences in plant response to acute and chronic exposure to ionizing radiation. *Mutation Research* 624(1) (2007) 101.
4. O.P. Dmitriev et al. *Epigenetic Factors of Plant Adaptation* (Kyiv: Palyvoda A.V., 2018) 284 p. (Ukr)
5. N. Rashydov et al. Radiobiological Characterization of Environment around Object "Shelter". In: *Nuclear Power Plant*. Ed. by Soon Heung Chang. (Croatia, Rijeka, 2012) p. 231.
6. D.M. Grodzinski et al. *Radiobiological Effects of Chronic Irradiation in the Area of Chernobyl Accident* (Kyiv: Naukova Dumka, 2008) p. 373. (Ukr)
7. I.N. Gudkov, D.M. Grodzinski. Radiobiological effects of plants in the area of influence of the accident at the Chernobyl Nuclear Power Plant today. In: *Materials Intern. Conf. "Radiobiological Effects: Risks, Minimization, Forecast"*, Kyiv, March 22 - 24, 2005 (Kyiv: National Scientific Center of Radiation Medicine of the National Medical Academy of Ukraine, 2005) p. 122. (Rus)
8. M.V. Kryvokhyzha, N.M. Rashydov. Alteration of flowering gene expression in response to UV-C irradiation of *Arabidopsis thaliana* plants grown under different light and temperature conditions. *Biological systems* 10(1) (2018) 8. (Ukr)
9. L. Parenikova. Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in *Arabidopsis*: New openings to the MADS world. *The Plant Cell Online* 15(7) (2003) 1538.
10. The *Arabidopsis* genome initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408(6814) (2000) 796.
11. N.S. Mattson, J.E. Erwin. The impact of photoperiod and irradiance on flowering of several herbaceous ornamentals. *Scientia Horticulturae* 104(3) (2005) p. 275.
12. S.G. Hwang et al. Transcriptome analysis of reproductive-stage *Arabidopsis* plants exposed gamma-ray irradiation at various doses. *Int. J. Radiat. Biol.* 92(8) (2016) 451.
13. D.C. Boyes. Growth Stage-Based Phenotypic Analysis of *Arabidopsis*: A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants. *The Plant Cell Online* 13(7) (2001) 1499.
14. M.V. Kryvokhyzha, K.V. Krutovsky, N.M. Rashydov. Differential expression of flowering genes in *Arabidopsis thaliana* under chronic and acute ionizing radiation. *Int. J. Radiat. Biol.* 95(5) (2019) 626.
15. M.W. Pfaffl, G.W. Horgan, L. Dempfle. Relative Expression Software Tool (REST) for Group-Wise Comparison and Statistical Analysis of Relative Expression Results in Real-Time PCR. *Nucleic Acids Research* 30(9) (2002) e36.
16. *REST 2009 Software User Guide*, QIAGEN GmbH (2009) 28 p.
17. S.V. Litvinov, N.M. Rashydov. Relative radio-sensitivity of *Arabidopsis thaliana* *ATMSH2* SALK\_002708 mutant in the sublethal dose range of radiation. *Yaderna Fizyka ta Energetyka (Nucl. Phys. At. Energy)* 19(2) (2018) 145. (Ukr)
18. N.M. Rashydov, O.G. Nesterenko. The problems sustainable remediation of the Chernobyl alienation areas. *Journal of Radiation Researches* 5(2) (2018) 13.

Надійшла 02.04.2019

Received 02.04.2019