

●●● ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН ●●● PLANT PHYSIOLOGY ●●●

УДК: 58.02:582.683.2:577.152

**Активність β-глюкозидази в проростках *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh при дії іонізуючого випромінювання**  
С.М.Романчук

Інститут ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України (Київ, Україна)  
Державний науково-дослідний експертно-криміналістичний центр МВС України (Київ, Україна)  
rrsm@ukr.net

Вивчено вплив рентгенівських променів в дозах 0,5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 та 12 Гр на активність β-глюкозидази в проростках *Arabidopsis thaliana*. Проростки були досліджені через дві години (3-добові проростки) та десять діб (13-добові проростки) після опромінення. Для контролю використовували проростки того ж віку, які не були опромінені. Показано, що рентгенівське випромінювання змінює активність β-глюкозидази в проростках *A. thaliana*. Через дві години після рентгенівського опромінення в різних дозах активність β-глюкозидази в 3-добових проростках була вищою від контролю більш ніж в два рази. Найбільш реактивною була доза 8 Гр, ефект від якої зберігався впродовж десяти діб від моменту опромінення. Активність β-глюкозидази в 13-добових проростках за цієї дози була в 1,5 рази більшою від контролю. Припускається, що β-глюкозидаза, як фермент, що належить до класу гідролаз, посилює гідролітичні процеси, які спрямовуються на відновлення клітини після впливу рентгенівських променів. Розглянуто показники активності β-глюкозидази як молекулярний маркер на дію іонізуючої радіації в клітинах проростків *A. thaliana*.

**Ключові слова:** рентгенівське опромінення, *Arabidopsis thaliana*, активність β-глюкозидази.

**The β-glucosidase activity in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh seedlings under exposure to ionizing radiation**  
S.M.Romanchuk

The effect of X-ray radiation in doses of 0.5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 and 12 Gy on the activity of β-glucosidase in *Arabidopsis thaliana* seedlings has been investigated. Treated seedlings were examined two hours (3-day-old seedlings) and ten days (13-day-old seedlings) after the irradiation. Untreated seedlings of the same age were used as control samples. It was shown that X-ray radiation changed the β-glucosidase activity in *A. thaliana* seedlings. At two hours after X-ray radiation of different doses β-glucosidase activity demonstrated more than two-fold increase compared to control in 3-day-old seedlings. The most reactive was the dose of 8 Gy. Its effect lasted for ten days after irradiation. β-glucosidase activity of 13-day-old seedlings irradiated by this dose was 1.5 times higher than that of the control samples. It is assumed that β-glucosidase as hydrolyzing ferment catalyzes hydrolytic processes of cell regeneration after irradiation with X-rays. A role of the of β-glucosidase activity, as a molecular marker of ionizing radiation impact on *A. thaliana* seedlings is considered.

**Key words:** X-ray irradiation, *Arabidopsis thaliana*, β-glucosidase activity.

**Активность β-глюкозидазы в проростках *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh при воздействии ионизирующего излучения**  
С.М.Романчук

Изучено влияние рентгеновских лучей в дозах 0,5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 и 12 Гр на активность β-глюкозидазы в проростках *Arabidopsis thaliana*. Проростки были исследованы через два часа (3-суточные проростки) и десять суток (13-суточные) после облучения. Для контроля использовали проростки того же возраста, которые не были облучены. Показано, что рентгеновское излучение изменяет активность β-глюкозидазы в проростках *A. thaliana*. Через два часа после рентгеновского облучения в различных дозах активность β-глюкозидазы в 3-суточных проростках была выше контроля более чем в два раза. Наиболее реактивной была доза 8 Гр, эффект от которой сохранялся на протяжении десяти суток с момента облучения. Активность β-глюкозидазы в 13-суточных проростках при этой дозе была в 1,5 раза больше контроля. Предполагается, что β-глюкозидаза, как фермент, который относится к классу гидролаз, усиливает гидролитические процессы, которые направляются на восстановление клетки

после воздействия рентгеновских лучей. Рассмотрены показатели активности β-глюкозидазы как молекулярный маркер на действие ионизирующей радиации в клетках проростков *A. thaliana*.

**Ключевые слова:** рентгеновское облучение, *Arabidopsis thaliana*, активность β-глюкозидазы.

### Вступ

В довгострокових космічних польотах рослини виступають головним компонентом автотрофної ланки біорегенеративних систем життєзабезпечення, оскільки вони є джерелом кисню, води та поживних речовин, а також позитивно впливають на психологічний стан екіпажу (Drysdale et al., 2003; Paradiso et al., 2014; Wheeler, 2010). Критерії вибору видів рослин для вирощування в космічних оранжереях включають високі показники фотосинтезу, поживну цінність і співвідношення їстівної маси до сумарної маси рослини, низький рівень відходів, а також короткий вегетаційний період від насіння до насіння та стійкість до патогенів (Salisbury, 1997; Stutte et al., 1999; Tibbitts, Henninger, 1997). Крім того, рослинні культури повинні відповідати певним дієтичним вимогам, таким як вміст білків, жирів, вуглеводів, вітамінів та мінералів (Molders et al., 2012; Stasiak et al., 2012). Ще одним важливим аспектом є радіорезистентність видів, які є менш чутливими до іонізуючого випромінювання в космосі (De Micco et al., 2011; Doucet-Chabeaud et al., 2001). У світлі цих міркувань зрозуміло, що виявлення видів, які мають всі бажані характеристики, є дуже складним.

Види родини Brassicaceae мають стійкість до різноманітних біологічних, хімічних та фізичних стресових впливів, в тому числі до радіаційного опромінення (Kuhlmann, Muller, 2009; Ogasawara et al., 2001; Porova, Gollack, 2007). Серед представників родини Brassicaceae значну харчову цінність мають капуста, редиска, ріпа, гірчиця, ріпак тощо. В лабораторних умовах як модельний об'єкт широко використовують *Arabidopsis thaliana*.

Наявність в клітинах білкових тілець, що є похідними гранулярного ендоплазматичного ретикулуму (ГЕР) і тому отримали назву ЕР-тілець, є характерною рисою видів цієї родини. Вони утворюються як локальні розширення ГЕР, в яких накопичується білок β-глюкозидаза, що є головним компонентом ЕР-тілець (Hayashi et al., 2001; Matsushima et al., 2003). β-глюкозидаза (КФ 3.2.1.21) належить до класу гідролаз та каталізує гідроліз β-глюкозидних зв'язків в аріл- та алкіл-β-D-глюкозидах, глюкотеїнах, глюколіпідах та в β-подібних олігосахаридах (Xu et al., 2004).

Як відомо, в межах кабіни Міжнародної космічної станції дози іонізуючої радіації, які впливають на живі організми, коливаються в діапазоні від 5 до 12 Гр (International space station internal radiation monitoring). Вплив цих доз на рослини достовірно невідомий, тому метою нашої роботи було дослідити вплив рентгенівських променів на ріст проростків *A. thaliana* та активність β-глюкозидази.

### Об'єкти та метод дослідження

Об'єктом дослідження були проростки *A. thaliana* (L.) Heynh екотипу Columbia (Col-0), які вирощували з насіння, що було попередньо стерилізоване «білизною» та 70°-ним спиртом, на агаризованому мінеральному середовищі MS (Murashige, Skoog, 1962) в чашках Петрі діаметром 12 см; в кожній чашці було по 200 проростків. Проростки росли за освітлення 12000 лк (з фотоперіодом 16 годин освітлення та 8 годин темряви) при температурі 23±1°C та відносній вологості повітря 67±1 %.

В досліді 3-добові проростки опромінювали рентгенівськими променями на приладі РУМ-17 (потужність дози 0,43 сГр/сек), в дозах 0,5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 та 12 Гр в окремих чашках Петрі для кожної дози. Опромінені проростки досліджували через 2 години (3-добові проростки) та 10 діб (13-добові проростки) після опромінення. Всього в досліді мали 16 чашок Петрі: 8 – для 3-добових проростків та 8 – для 13-добових проростків.

Для контролю використовували проростки того ж віку, які не були опромінені. Всього в контролі мали 2 чашки Петрі: 1 – для 3-добових проростків та 1 – для 13-добових проростків.

Активність β-глюкозидази визначали за методом Matsuura (Matsuura et al., 1989). 100 мг проростків *A. thaliana* гомогенізували в 1,5 мл 0,05 М фосфатного буферу (рН 7,0) та лишали на одну годину. Потім центрифугували протягом 10 хв при 8000 г. Відбирали по 200 мкл супернатанту, додавали до нього 200 мкл 0,1 М розчину 4-нітрофеніл-β-D-глюкопіранозиду на 0,1 М фосфатному буфері (рН 7,0). Інкубували в термостаті при 37°C протягом 40 хв. Реакцію зупиняли додаванням 0,25 М Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> (рН 9,0). Визначення оптичної густини проводили на спектрофотометрі (СФ2000, Україна) при довжині хвилі 420 нм. Концентрацію білку визначали за

методом Бредфорд (Bradford, 1976). Активність  $\beta$ -глюкозидази визначали за кількістю 4-нітрофенолу, який утворюється під час реакції. Отримані одиниці вимірювання виражали як нМ 4-нітрофенолу/год/мг білку (далі – одиниці активності).

Усі досліди проводили в трьох біологічних та трьох аналітичних повторах. Одержані результати були статистично достовірні при  $p < 0,05$ . Розрахунки та побудови діаграм виконували за допомогою прикладної програми Microsoft Excel 2006.

### Результати

У контролі 3-добові проростки *A. thaliana* мали темно-зелені сім'ядольні листки з цільною листовою пластинкою, овальні за формою. Головний корінь мав зачатки бічних коренів. 13-добові проростки мали розетку правильної форми, тобто чотири листки розетки були більшими за 1 мм (цит. за Козеко, 2015). Овальні за формою, зубчасті по краях листки розетки мали насичений зелений колір. Коренева система складалася із головного кореня та розгалужених бічних коренів. Після опромінення рентгенівськими променями в дозах від 0,5 до 12 Гр морфологія 3- та 13-добових проростків *A. thaliana*, включаючи розмір, колір і тургистентність листків розетки та головного кореня, були подібні до контролю.

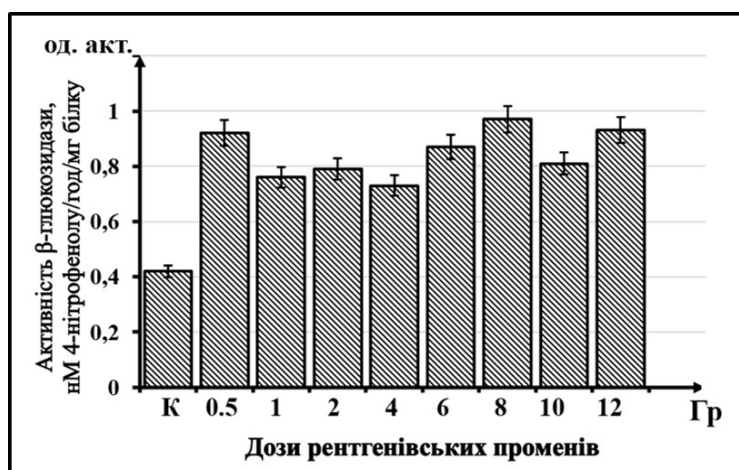


Рис. 1. Активність  $\beta$ -глюкозидази в 3-добових проростках *A. thaliana* в контролі (к) та після опромінення різними дозами рентгенівських променів, де Гр – Грей; од. акт. – одиниці активності

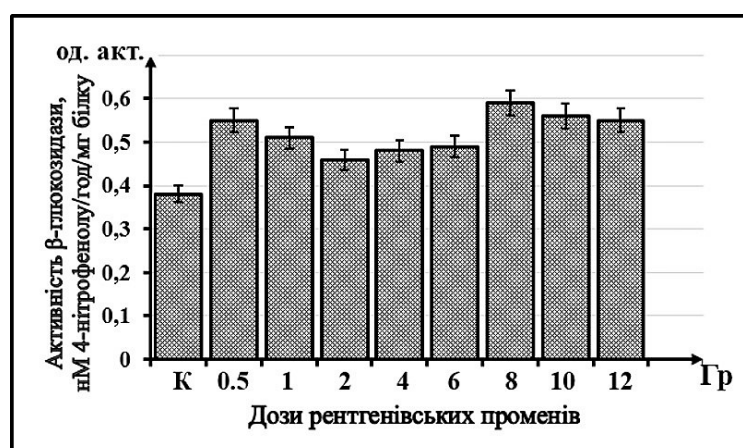


Рис. 2. Активність  $\beta$ -глюкозидази в 13-добових проростках *A. thaliana* в контролі (к) та після опромінення різними дозами рентгенівських променів, де Гр – Грей; од. акт. – одиниці активності

Активність  $\beta$ -глюкозидази в 3-добових проростках в контролі становила 0,42 од. акт.  $\beta$ -глюкозидазна активність через 2 години після опромінення рентгенівськими променями в дозах від 0,5 до 12 Гр змінювалась та була вищою від контролю більш ніж у два рази. Ці зміни показані на рис. 1. Збільшення дози опромінення сприяло нелінійному підвищенню активності ферменту.

У контрольних 13-добових проростків  $\beta$ -глюкозидазна активність становила 0,38 од. акт. Результати дослідження показали, що на 10-ту добу після опромінення рентгенівськими променями в дозах від 0,5 до 12 Гр зміна активності  $\beta$ -глюкозидази в проростках по відношенню до контролю мала неоднаковий характер (рис. 2).

### Обговорення

Клітини рослин активно реагують на вплив іонізуючої радіації. Однією з таких реакцій є зміна активності ферментів, зокрема гідролітичних. Було встановлено залежність підвищення рибонуклеазної активності від доз іонізуючої радіації в онтогенезі *Linum usitatissimum*. 15-добові рослини *L. usitatissimum* піддавали дії різних доз гострого рентгенівського опромінення (1, 3, 5 та 15 Гр). Показано, що із поступовим підвищенням дози опромінення на різних стадіях онтогенезу та в процесі старіння відбувалося підвищення активності рибонуклеази в листках *L. usitatissimum*, як відповідь на дію рентгенівського опромінення (Берестяна, Гродзинський, 2014). Також було вивчено динаміку  $\alpha$ -амілазної активності в коренях рослин *Pisum sativum* при дії гамма-променів. Насіння *P. sativum* опромінювали гамма-променями в дозах 2, 5, 10, 50 Гр. Через 12 та 18 годин, від початку пророщування насіння, визначали активність  $\alpha$ -амілази в головних коренях цитохімічним методом. Із збільшенням дози опромінення активність  $\alpha$ -амілази зменшувалась по відношенню до контролю. При цьому зменшення активності даного ферменту на 18-ту годину від початку замочування насіння було помітнішим, ніж на 12-ту годину. Показано, що функціонування  $\alpha$ -амілази входить до комплексу механізмів, які беруть участь у протидії на вплив іонізуючої радіації (Міхєєв та ін., 2016). У наших дослідженнях збільшення активності  $\beta$ -глюкозидази через 2 години після опромінення рентгенівськими променями в дозах від 0,5 до 12 Гр порівняно з контролем може свідчити про участь цього ферменту в реакціях клітин на дію іонізуючої радіації, як і на інші стреси. Так, збільшення кількості ЕР-тілець, головним компонентом яких є  $\beta$ -глюкозидаза, порівняно з контролем, спостерігалось при механічному пошкодженні рослин, поїданні травоядними комахами, дії патогенів, обробці хімічними речовинами та за умов кліностатування (Matsushima et al., 2002; Nagano et al., 2008; Ogasawara et al., 2009; Romanchuk, 2013).

Показано, що при обробці кінетином та епібрасинопідом за умов короткострокового (до однієї доби) дефіциту кисню активність  $\beta$ -глюкозидази в листках проростків *P. sativum* зростала в 1,5–3 рази від 5- до 10-добового віку, а потім різко знижувалась (Еремина, 2007). Як нами досліджено, через 2 години після опромінення рентгенівськими променями в дозах від 0,5 до 12 Гр активність  $\beta$ -глюкозидази в 3-добових проростках *A. thaliana* піднімалась більш ніж в 2 рази порівняно з контролем, а на 10-ту добу після опромінення падала. Це може свідчити про те, що за такий період захисні реакції рослинних клітин *A. thaliana* на дію іонізуючої радіації набувають адаптивного характеру, ключову роль в яких виконує  $\beta$ -глюкозидаза. За даними літератури при дозі 0,5 Гр кількість пошкоджень ДНК у тридобових проростках *A. thaliana* досягала певного порогового значення, яке клітини сприймали як сигнал до індукції та реалізації адаптивних реакцій, в тому числі до активації репаративних систем (Данильченко, 2005). Оскільки в наших дослідженнях активність  $\beta$ -глюкозидази в 3-добових проростках *A. thaliana* через 2 години після опромінення при дозі 0,5 Гр була вищою від контролю в 2,5 рази, а при інших дозах (від 1 Гр до 12 Гр) виходила на плато, ми можемо припустити, що така доза є сигнальною для активації підвищення активності  $\beta$ -глюкозидази. Найбільш реактивною була доза 8 Гр, ефект від якої зберігався впродовж 10 діб від моменту опромінення. Активність  $\beta$ -глюкозидази в 13-добових проростках за цієї дози була в 1,5 рази більшою від контролю. Ми можемо припустити, що  $\beta$ -глюкозидаза, як фермент, що належить до класу гідролаз, посилює гідролітичні процеси, які спрямовуються на відновлення клітини після впливу рентгенівськими променями.

Раніше було показано, що при опроміненні проростків *A. thaliana* дозами від 0,1 Гр до 10 Гр видимих змін у морфології та темпах росту цих рослин не спостерігалось (Kovalchuk et al., 2000; Kurimoto et al., 2010). Тоді як при дозах 50 гр, 150 Гр та 300 Гр значно гальмувався ріст рослин (Tsyusko et al., 2006; Wi et al., 2007). У наших дослідженнях ми обрали діапазон доз рентгенівських

променів від 0,5 до 12 Гр, оскільки в межах кабіни космічного корабля дози, які впливають на живі організми, коливаються в межах від 5 Гр до 12 Гр. Незважаючи на те, що за зовнішнім виглядом опромінені проростки не відрізнялись від контролю, на молекулярному рівні зміни відбувались, які проявились в зміні активності  $\beta$ -глюкозидази, що може бути молекулярним маркером на дію іонізуючої радіації. Як нами показано, вплив рентгенівських променів призводить до збільшення активності  $\beta$ -глюкозидази. Тому ми можемо вважати, що цей фермент, як головний компонент ER-тілець, виконує захисну функцію в клітинах *A. thaliana*, який належить до родини Brassicaceae.

Залежність активності  $\beta$ -глюкозидази від дози опромінення є нерівнозначною, тому питання про відповідь рослин *A. thaliana* на дозу рентгенівських променів залишається відкритим.

### Список літератури

- Берестяна А.М., Гродзинський Д.М. Зміни рибонуклеазної активності опромінених УФ-В та рентгенівською радіацією сім'ядольних листків *Linum usitatissimum* у процесі старіння // Доп. НАН України. – 2014. – №12. – С. 142–151. /Berestyana A.M., Grodzyns'kyi D.M. Zminy rybonukleaznoi aktyvnosti oprominenykh UF-V ta rentgeniv's'koyu radiatsiyeyu sim'yadol'nykh lystkiv *Linum usitatissimum* u protsesi starinnya // Dop. NAN Ukrainy. – 2014. – No. 12. – S. 142–151./
- Данильченко О.О. Радіоадаптивна відповідь, індукована ультрафіолетовим випроміненням, у рослин. Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.01 – радіобіологія. – К., 2005. – 24с. /Danil'chenko O.O. Radioadaptivna vidpovid', indukovana ul'trafiol'etovym vyprominennyam, u rosllyn. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.01 – radiobiologiya. – K., 2005. – 24s./
- Еремина Н.А. Влияние гипоксии и повышенных концентраций диоксида углерода на внутриклеточную компартментацию свободных аминокислот и активность  $\beta$ -глюкозидазы растений. Дис. ... канд. биол. наук / 03.00.12. – Воронеж, 2007. – 281с. /Yeremina N.A. Vliyanie gipoksii i povyshennykh kontsentratsiy dioksida ugleroda na vnutrikletochnuyu kompartmentatsiyu svobodnykh aminokislot i aktivnost'  $\beta$ -glyukozidazy rasteniy. Dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.12. – Voronezh, 2007. – 281s./
- Козеко Л.Є. Вплив радіціколу, інгібітору шаперонів HS90, на ріст проростків *Arabidopsis thaliana* після гамма-опромінення // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2015. – №1 (34). – С. 14–21. /Kozeko L.Ye. Vplyv raditsikolu, ingibitoru shaperoniv HS90, na rist prorostkiv *Arabidopsis thaliana* pislya gamma-oprominennya // Visnyk Kharkiv's'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya biologiya. – 2015. – No.1 (34). – S. 14–21./
- Міхєєв О.М., Овсяннікова Л.Г., Войтенко Л.В. та ін. Системність механізмів радіогермесисних ефектів у рослин // Доп. НАН України. – 2016. – №4. – С. 106–110. /Mikheev O.M., Ovsyannikova L.G., Voytenko L.V. ta in. Systemnist' mekhanizmv radiogermezysnykh efektiv u rosllyn // Dop. NAN Ukrainy. – 2016. – No. 4. – S. 106–110./
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol.72. – P. 248–254.
- De Micco V., Arena C., Pignalosa D., Durante M. Effects of sparsely and densely ionizing radiation on plants // Radiation and Environmental Biophysics. – 2011. – Vol.50 (1). – С. 1–19.
- Hayashi Y., Yamada K., Shimada T. et al. A proteinase-storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis* // Plant Cell Physiol. – 2001. – Vol.42. – P. 894–899.
- Doucet-Chabeaud G., Godon C., Brutesco C. et al. Ionising radiation induces the expression of PARP-1 and PARP-2 genes in *Arabidopsis* // Molecular Genetics and Genomics. – 2001. – Vol.265 (6). – P. 954–963.
- Drysdale A. E., Ewert M.K., Hanford A.J. Life support approaches for Mars missions // Advances in Space Research. – 2003. – Vol.31 (1). – P. 51–61.
- International space station internal radiation monitoring (<http://www.nasa.gov/missionpages/station/research/experiments/1043.htm>)
- Kovalchuk O., Arkhipov A., Barylyak I. et al. Plants experiencing chronic internal exposure to ionizing radiation exhibit higher frequency of homologous recombination than acutely irradiated plants // Mutation Res. – 2000. – Vol.449. – P. 47–56.
- Kuhlmann-F., Muller C. Independent responses to ultraviolet radiation and herbivore attack in broccoli // J. Exp. Bot. – 2009. – Vol.60. – P. 3467–3475.
- Kurimoto T. J., Constable V. H., Huda A. Effects of ionizing radiation exposure on *Arabidopsis thaliana* // Health Phys. – 2010. – Vol.99 (1). – P. 49–57.
- Matsushima R., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. A novel ER-derived compartment, the ER body, selectively accumulates a  $\beta$ -glucosidase with an ER retention signal in *Arabidopsis* // Plant. J. – 2003. – Vol.33. – P. 493–502.

- Matsushima R., Hayashi Y., Kondo M. et al. An endoplasmic reticulum derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2002. – Vol.130. – P. 1807–1814.
- Matsuura M., Obata A., Fukushima D. Objectionable flavor of soymilk developed during the soaking of soybeans and its control // *Journal Food Science, Chicago.* – 1989. – Vol.54 (3). – P. 602–605.
- Molders K., Quinet M., Decat J. et al. Selection and hydroponic growth of potato cultivars for bioregenerative life support systems // *Adv. Space Res.* – 2012. – Vol.50. – P. 156–165.
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* – 1962. – Vol.15 (13). – P. 473–497.
- Nagano A.J., Fukao Y., Fujiwara M. et al. Antagonistic jacalin-related lectins regulate the size of ER body-type β-glucosidase complexes in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* – 2008. – Vol.49. – P. 969–980.
- Ogasawara K., Yamada K., Christeller J.T. et al. A proteinase-storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* – 2001. – Vol.42. – P. 894–899.
- Ogasawara K., Yamada K., Christeller J.T. et al. Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis thaliana* accumulate distinct β-glucosidases // *Plant Cell Physiol.* – 2009. – Vol.50 (3). – P. 480–488.
- Popova O.V., Golladack D.J. In the halotolerant *Lobularia maritima* (Brassicaceae) salt adaptation correlates with activation of the vacuolar H(+)-ATPase and the vacuolar Na+/H+ antiporter // *J. Plant Physiol.* – 2007. – Vol.164 (10). – P. 1278–1288.
- Paradiso R., De Micco V., Buonomo R. et al. Soilless cultivation of soybean for Bioregenerative Life-Support Systems: a literature review and the experience of the MELiSSA project – Food characterisation Phase I // *Plant Biol.* – 2014. – Vol.16. – P. 69–78.
- Romanchuk S. ER bodies in *Arabidopsis thaliana* root apices under clinorotation and after X-ray irradiation // 9<sup>th</sup> International Conference "Plant Functioning Under Environmental Stress". – Institute of Plant Physiology, PAS, Cracow, Poland, 2013. – P. 185–192.
- Salisbury F.B. Growing Super-Dwarf wheat in space station MIR // *Life Support and Biosphere Science.* – 1997. – Vol.4 (3–4). – P. 155–166.
- Stasiak M., Gidzinski D., Jordan M., Dixon M. Crop selection for advanced life support systems in the ESA MELiSSA program: Durum wheat (*triticum turgidum* var durum) // *Adv. Space Res.* – 2012. – Vol.49. – P. 1684–1690.
- Stutte G.W., Mackowiak C.L., Yorio N.C., Wheeler R.M. Theoretical and practical considerations of staggered crop production in a BLSS // *Life Support and Biosphere Science.* – 1999. – Vol.6 (4). – P. 287–291.
- Tibbitts T.W., Henninger D.L. Food production in space: Challenges and perspectives / In: E.Goto et al. (eds.) *Plant production in closed systems.* – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1997. – P. 189–203.
- Tsyusko O.V., Smith M.H., Oleksyk T.K. et al. Genetics of cattails in radioactively contaminated areas around Chernobyl // *Molecular Ecol.* – 2006. – Vol.15. – P. 2611–2625.
- Wheeler R.M. Plants for human life support in space: From Myers to Mars // *Gravitational and Space Biology.* – 2010. – Vol.23. – P. 25–35.
- Wi S.G., Chung B.Y., Kim J.S. et al. Effects of gamma irradiation on morphological changes and biological responses in plants // *Micron.* – 2007. – Vol.38. – P. 553–564.
- Xu Z., Escamilla-Trevino L., Zeng L. et al. Functional genomic analysis of *Arabidopsis thaliana* glycoside hydrolase family 1 // *Plant Mol. Biol.* – 2004. – Vol.55. – P. 343–367.

Представлено: А.А.Дуніч / Presented by: A.A.Dunich

Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko

Подано до редакції / Received: 18.09.2017