

На правах рукописи



ПОДЛУЦКИЙ Михаил Сергеевич

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ *ARABIDOPSIS THALIANA* К ХРОНИЧЕСКОМУ РАДИАЦИОННОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ В ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ ЗОНЕ ОТЧУЖДЕНИЯ

Специальность 1.5.1 – Радиобиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Обнинск – 2025

Диссертация выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии Национального исследовательского центра «Курчатовский институт» (НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ), г. Обнинск, Калужская область.

Научный руководитель: **Казакова Елизавета Александровна**, к.б.н., старший научный сотрудник лаборатории № 8 молекулярно-клеточных основ сельскохозяйственной радиобиологии НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ.

Официальные оппоненты: **Киров Илья Владимирович**, д.б.н., заведующий лабораторией маркерной и геномной селекции растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии».

Официальные оппоненты: **Велегжанинов Илья Олегович**, к.б.н., старший научный сотрудник, отдел радиозоологии Института биологии, ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр УрО РАН».

Ведущая организация: ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», г. Нижний Новгород.

Защита диссертации состоится «18» сентября 2025 г. в 10:00 на заседании диссертационного совета 24.1.013.01 при НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ по адресу: 249035 Российская Федерация, Калужская область, г. Обнинск, Киевское шоссе, д. 1, к. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ: <https://ds.riraec.ru/>.

Автореферат разослан _____

И.о. учёного секретаря
диссертационного совета



доктор биологических наук
Переволоцкий А.Н.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Чернобыльская зона отчуждения (ЧЗО), сформировавшаяся в результате аварии на Чернобыльской атомной электростанции, представляет собой уникальную природную территорию, позволяющую исследовать долгосрочного воздействия хронического ионизирующего излучения (ИИ) на травянистые растения.

Известно, что продолжительное воздействие ИИ вызывает прямые повреждения ДНК, а также способствует образованию активных форм кислорода (АФК) через процессы радиолиза воды и посредством изменений редокс-состояния клетки и её компартментов. Это, в свою очередь, приводит к активации сложных защитных реакций, включающих синтез антиоксидантных ферментов, регуляцию редокс-баланса и изменение экспрессии генов, что способствует адаптации к радиационному стрессу.

Изучение механизмов адаптации *Arabidopsis thaliana* к условиям хронического радиационного воздействия не только расширяет фундаментальные представления о возможных путях устойчивости к экстремальным стрессовым факторам, но и позволяет глубже понять эволюционные возможности растений, а полученные данные могут быть использованы для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным условиям среды, включая радиоактивное загрязнение.

Результаты подобных исследований способствуют прогнозированию последствий техногенных катастроф и разработке эффективных мер по их смягчению, а также подчеркивают важность изучения микроэволюционных последствий хронического воздействия ИИ, что сохраняет актуальность в связи с развитием новых ядерных технологий, совершенствованием стратегий ремедиации и активизацией космических исследований.

Степень разработанности темы. Систематическое изучение возможных радиобиологических эффектов от воздействия хронического ИИ началось после аварий на ПО «Маяк» и Чернобыльской АЭС, что позволило наблюдать адаптацию растительных сообществ в условиях длительного радиационного воздействия (Lancíková, Žiarovská, 2020; Geras'kin, 2024).

Воздействие ИИ на растения изучается на разных уровнях организации – от популяционных изменений до молекулярных механизмов устойчивости (Шевченко, Гриних, Абрамов, 1998; Будагов и др., 2005; Лазаревич и др., 2011; Antonova et al., 2015; Berglund et al., 2017; Ganzha et al., 2020; Гераськин и др., 2021; Grinberg et al., 2023; Pirogova et al., 2024; Antonova, Pozolotina, 2024). Особое внимание уделяется повреждениям ДНК,

хромосомным абберациям, мутационной нагрузке, а также функционированию систем репарации ДНК. Развитие технологий высокопроизводительного секвенирования и биоинформатических методов обработки данных привело к применению мультиомиксных подходов в радиобиологических исследованиях (Voronezhskaya et al., 2023).

В последние годы также получили широкое распространение транскриптомные исследования, позволяющие выявлять дифференциально экспрессирующиеся гены (ДЭГ) в ответ на различные стрессовые воздействия, включая ИИ (Javaid et al., 2022; Tenorio Berrío et al., 2024). Вместе с тем, практически не существует работ, в которых генетические последствия хронического облучения растений исследуют с применением технологий полногеномного секвенирования. В литературе освещены подходы, основанные на генетических маркерах (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов, изоферменты, короткие tandemные повторы), которые имеют существенные ограничения и не позволяют получить целостную картину возможных генетических изменений (Rybak et al., 2018; Jopčik, Libantová, Lancíková, 2022; Šatović et al., 2022).

Таким образом, мультиомиксные исследования адаптации растений, произрастающих на радиоактивно загрязнённых территориях единичны, что обуславливает необходимость применения интегративных подходов, связывающих генетические изменения с функциональными последствиями на уровне молекулярного фенотипа. Использование подобных подходов на модельных растениях, произрастающих в течение десятилетий в ЧЗО, требуется для выявления возможных молекулярных механизмов адаптации к длительному низкодозовому радиационному воздействию.

Цель диссертационной работы: выявление микроэволюционных процессов и адаптивных реакций, обеспечивающих устойчивость популяций *Arabidopsis thaliana* к условиям Чернобыльской зоны отчуждения и дополнительному острому гамма-облучению.

Задачи исследования:

1. Проанализировать особенности антропогенного загрязнения почв (физико-химические особенности, содержание тяжёлых металлов, удельная активность радионуклидов, радиологическая оценка территории) экспериментальных участков, расположенных на территории бывших населённых пунктов в ЧЗО.
2. Оценить морфологические и физиологические параметры в проростках G₀, полученных из семян G₀, собранных с растений, произрастающих в ЧЗО.

3. Провести сравнительный транскриптомный анализ растений поколения G0 в ответ на хроническое и дополнительное острое γ -облучение семян.
4. Выполнить структурную и функциональную аннотацию однонуклеотидных полиморфизмов в чистых линиях Чернобыльского экотипа *A. thaliana* для идентификации генетических основ радиационной адаптации.
5. Идентифицировать и охарактеризовать кандидатные гены радиационной устойчивости на основе интегративного анализа геномных и транскриптомных данных.

Научная новизна заключается в комплексном мультиомиксном анализе адаптации *A. thaliana* к хроническому радиационному воздействию в ЧЗО, впервые сочетающему транскриптомные и геномные данные. Установлено, что ИИ может вызывать в потомстве облучённых травянистых растений устойчивые транскрипционные изменения, связанные с подавлением иммунных и сигнальных путей, активацией энергетического и антиоксидантного метаболизма, а также перестройкой регуляторных сетей. Впервые выявлены уникальные фиксированные однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) в экзонных регионах генов, связанных с клеточным циклом (в частности, с фрагмопластом), репарацией ДНК, митозом, антиоксидантной защитой и фитогормональной регуляцией, при одновременном снижении общего полиморфизма, что может указывать на возможное селективное давление. Установлена связь между специфическими SNPs и экспрессией соответствующих генов, а также вероятная роль кемпферола и пролина в формировании устойчивости к облучению. Показано, что потомки *A. thaliana*, длительно подвергавшихся воздействию ИИ, демонстрируют пониженную чувствительность к дополнительному острому γ -облучению, что отражает возможное закрепление радиоустойчивых признаков на генетическом уровне.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты расширяют фундаментальные представления о специфических транскрипционных и геномных паттернах, возникающих после хронического воздействия ИИ, а также углубляют понимание связи между этими изменениями и адаптивными реакциями травянистых растений на экстремальные абиотические стрессоры. Практическая значимость определяется применимостью разработанных подходов и полученных данных для выявления маркеров радиоустойчивости, что позволяет разрабатывать новые стратегии ремедиации радиоактивно загрязнённых

экосистем. Полученные результаты могут быть использованы в радиобиологии, эволюционной генетике, биотехнологии, а также для оценки последствий радиационного воздействия в сельском хозяйстве, охране окружающей среды и космических исследованиях.

Методология и методы диссертационного исследования. В работе представлен многоуровневый экспериментальный подход к исследованию молекулярно-генетических механизмов адаптации *A. thaliana* к хроническому радиационному воздействию в условиях ЧЗО.

Исследование охватывает весь цикл – от отбора растительного и почвенного материала на экспериментальных участках с различной степенью радиоактивного загрязнения до интегративного анализа транскриптомных и геномных данных. Физико-химические свойства почв определялись по международным стандартам, радиологическая оценка включала измерения мощности дозы, плотности потоков α - и β -частиц, удельной активности ^{137}Cs гамма-спектрометрией и определение содержания ^{90}Sr радиохимическим методом, а анализ содержания тяжёлых металлов проводился эмиссионной спектрометрией с индуктивно связанной плазмой.

Морфофизиологические параметры – скорость и синхронность прорастания, площадь листовых пластинок, фотосинтетическая активность – оценивались с помощью специализированных программных пакетов, а также флуоресцентного анализа. Для статистической обработки данных применялись непараметрические методы, что обеспечивало корректность выводов при сравнении независимых групп и множественных выборок.

Ключевым элементом исследования стал мультиомиксный анализ: секвенирование транскриптома и ресеквенирование генома выполнялись на платформе Illumina NovaSeq 6000, а обработка полученных данных включала контроль качества, триммирование, картирование на референсный геном, сборку транскриптов, квантификацию, идентификацию, фильтрацию и аннотацию вариантов, анализ дифференциальной экспрессии, а также функциональную аннотацию на основе терминов Генной Онтологии.

Достоверность результатов обеспечивается применением стандартизированных методов на всех этапах исследования и строгому контролю условий эксперимента. Стандартизация параметров отбора и выращивания растений, а также применение международных стандартов при анализе физико-химических свойств почв и уровней загрязнения, позволили связать наблюдаемые эффекты с радиационным воздействием. Морфофизиологические параметры анализировались с помощью верифицированных программ и статистических критериев, что обеспечило

корректность сравнения. Секвенирование и обработка полученных данных осуществлялись на современной платформе с многоступенчатой проверкой качества и строгими статистическими методами, что минимизировало вероятность возникновения ошибок. Использование чистых лабораторных линий снизило внутривидовую изменчивость, а открытый доступ к данным гарантируют воспроизводимость и сопоставимость результатов.

Соответствие диссертации паспорту научной специальности.

Полученные результаты соответствуют пункту 5 (Молекулярная радиобиология. Механизмы действия ИИ на ДНК, РНК, белки и клеточные мембраны; молекулярные механизмы репарации лучевых повреждений; механизмы радиационного горемезиса), пункту 8 (Радиационная генетика. Влияние ИИ на геном, механизмы репарации ДНК; отдалённые последствия действия ИИ на геном растений и животных) и пункту 12 (Радиобиология растений. Влияние ИИ на растения. Применение ИИ в селекции растений).

Положения, выносимые на защиту:

1. Установлено, что у потомков *Arabidopsis thaliana*, длительно произраставших в условиях хронического радиационного воздействия на территории Чернобыльской зоны отчуждения, наблюдается направленное накопление уникальных фиксированных однонуклеотидных полиморфизмов в экзонных регионах генов, связанных с контролем клеточного цикла, процессами репарации ДНК, антиоксидантной защитой и фитогормональной регуляцией, что указывает на микроэволюционные процессы в популяциях.
2. Интеграция данных транскриптомного анализа и полногеномного секвенирования позволила впервые выявить гены с двойной сигнатурой адаптации к хроническому радиационному воздействию – одновременным наличием уникальных SNPs в экзонах и изменением уровня экспрессии, среди которых особое значение имеют гены, вовлечённые в антиоксидантную защиту и редокс-метаболизм (глутатионпероксидазы, редуктазы GILT, ферменты метаболизма кемпферола и пролина), репарацию ДНК, эпигенетическую регуляцию (метилтрансферазы, регуляторы циркадных ритмов), регуляцию клеточного цикла и цитокinesis (включая фрагмопласт).
3. Установлено, что у потомков *Arabidopsis thaliana* с радиоактивно загрязнённых участков, произраставших на территории Чернобыльской зоны отчуждения, формируется пониженная

чувствительность к дополнительному острому γ -облучению на морфологическом и транскрипционном уровнях.

Апробация работы. Полученные результаты исследований были представлены на: IV Международной (XVI Региональной) и VII Международной (XX Региональной) научных конференциях «Техногенные системы и экологический риск» (Обнинск, 2021, 2024); Международной научно-практической конференции «Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и агроэкологии» (Обнинск, 2021); 75-ой, 76-ой и 78-ой Всероссийской с международным участием школах-конференциях молодых ученых «Биосистемы: организация, поведение, управление» (Нижний Новгород, 2022, 2023, 2025); молодежной конференции в рамках всероссийской школы «XXXII Зимняя молодежная школа ПИЯФ по биофизике и молекулярной биологии» (Санкт-Петербург, 2023); II Международной молодежной конференции «Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве» (Обнинск, 2023); VII Международной научной конференции «Генетика, геномика, биоинформатика и биотехнологии растений – PlantGen 2023» (Казань, 2023).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ) № 20-74-10004 «Адаптивные реакции травянистых растений на ионизирующее излучение: в поиске кандидатных молекул устойчивости к абиотическим стрессорам».

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в постановке цели и задач, анализе литературных данных, научной экспедиции и отборе проб, планировании и проведении экспериментов, биоинформатической и статистической обработке данных, интерпретации полученных результатов, а также подготовке докладов на научных конференциях и публикаций в рецензируемых научных журналах.

Публикации. Полнота изложения материалов подтверждается публикацией 18 научных трудов, среди которых 3 статьи опубликованы в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК и/или индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science.

Структура и объем диссертационной работы. Диссертация состоит из введения, трёх основных глав (литературный обзор, материалы и методы, результаты и их обсуждение), заключения, выводов, списка сокращений и условных обозначений, а также списка используемых источников, насчитывающий 300 наименований, а также 3 приложения (Приложение А, Приложение Б и Приложение В). Работа изложена на 165 страницах, содержит 13 таблиц и 17 иллюстраций.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** обоснована актуальность темы диссертационной работы, сформулированы цель и задачи, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, а также отражены степень разработанности проблемы, положения, выносимые на защиту, методология и методы исследования, степень достоверности полученных результатов, соответствие работы паспорту научной специальности, личный вклад автора, апробация результатов, сведения о публикациях, структуре и объёме диссертации, а также выражены благодарности научному руководителю и коллегам.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Первый раздел посвящён описанию морфологических, физиологических, молекулярно-генетических и эпигенетических изменений у травянистых растений после хронического воздействия ИИ: нарушения роста, перестройка антиоксидантных систем, накопление мутаций, эпигенетические модификации и формирование адаптаций.

Второй раздел рассматривает основные транскриптомные реакции травянистых растений на различные абиотические стрессы; выделены общие и специфические механизмы адаптации, подчёркнута роль транскриптомного анализа в поиске маркеров устойчивости.

Третий раздел обобщает современные геномные методы изучения устойчивости травянистых растений; приведены примеры ключевых генов и маркеров, отмечена значимость интеграции геномных и транскриптомных данных для понимания процессов адаптации.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования выбрано модельное растение *Arabidopsis thaliana* L. с полностью секвенированным геномом (119 мегабаз) и высокой радиорезистентностью ($LD_{50} = 641$ Гр). Семена G0 и образцы почвы отбирались с экспериментальных участков (2019, 2021 гг.), расположенных на территории Полесского государственного радиационно-экологического заповедника (ПГРЗ, Гомельская область, Республика Беларусь): Бабчин (контрольный участок), Выгребная Слобода и Масаны.

Основные физико-химические параметры почвы – гидролитическая кислотность, сумма обменных оснований, содержание гумуса и доступные формы фосфора, калия, кальция, магния и натрия – измеряли по протоколам

ISO/TC 190 «Качество почв». Радиологическую характеристику участков оценивали дозиметром-радиометром, регистрируя плотность потоков α - и β -частиц на высоте 0,2 см и мощность эквивалентной амбиентной дозы на высоте 1 м от поверхности с относительной погрешностью $\leq 15\%$. Удельную активность ^{137}Cs определяли методом гамма-спектрометрии с германиевым детектором в геометрии 4л на комплексе Canberra, при погрешности 5-10 %, а ^{90}Sr – радиохимическим методом с осаждением стронция в виде оксалата и измерением α - β -радиометром UMPh-2000. Валовое содержание тяжёлых металлов анализировали после кислотного разложения смеси методом эмиссионной спектрометрии с индуктивно связанной плазмой в соответствии со стандартом ISO 11047:1998.

Для транскриптомного анализа растения выращивали из семян G0 в контролируемых условиях (температура – +21 °С, относительная влажность – 55 %, плотность фотонного потока – 80 мкмоль \times с⁻¹ \times м⁻²), чтобы минимизировать возможное влияние внешних факторов среды.

Для полногеномного ресеквенирования была создана коллекция чистых линий *A. thaliana*, где каждая линия происходила от единичного растения, отобранного в ЧЗО. Исследовали 6 линий поколения G1 из контрольного участка Бабчин (*Bab*) и 6 – из радиоактивно загрязнённого участка Масаны (*Masa*). Растения выращивали в тех же условиях, что и растения для транскриптомного анализа.

Морфологические параметры проростков оценивали по 20 семенам. Для анализа прорастания рассчитывали 38 показателей, характеризующих скорость, энергию и синхронность прорастания, с использованием пакета Germinationmetrics в RStudio Server. Площадь листовых пластинок на 11-й день определяли методом цифровой обработки изображений (EasyLeafArea) для растений, выращенных в условиях хронического и острого воздействия (3 повторности \times 3 чашки Петри на каждое условие).

Фотосинтетическая активность измерялась на 17-й день для 54 образцов (хроническое и острое воздействие \times 3 повторности \times 3 чашки Петри на условие \times 3 растения на чашку Петри) после темновой адаптации с использованием импульсного флуориметра JUNIOR-PAM. Обработка полученных данных проводилась с применением непараметрических статистических критериев – Манна-Уитни для двух независимых выборок и Красскела-Уоллиса для множественных сравнений.

Дополнительное острое γ -облучение семян дозой 150 Гр проводилось на уникальной научно-исследовательской установке ГУР-120 с источником

^{60}Co (мощность – 460 Гр/ч) для сравнения возможных эффектов острого и хронического радиационного воздействия.

Транскриптомный анализ проводился для 12 образцов с двумя биологическими повторностями для 13-дневных потомков растений с трёх экспериментальных участков в контролируемых условиях прорастания, с дополнительным γ -облучением в дозе 150 Гр и без него. Тотальная РНК выделялась из 13-дневных проростков (100 мг), а секвенирование кДНК проводилось на платформе Illumina NovaSeq 6000 в режиме парных прочтений (1 090 535 508 исходных чтений). Биоинформатическая обработка данных включала контроль качества с помощью FastQC и MultiQC, триммирование данных программой Trimmomatic, выравнивание на референсный геном TAIR10 алгоритмом HISAT2, сборку транскриптов с использованием StringTie и анализ ДЭГ пакетом edgeR с критериями $\log_2\text{FC} \geq |2|$ и $p\text{-value} < 0,05$ с поправкой Бенджамини-Хохберга. Функциональная аннотация результатов проводилась с помощью веб-инструмента agriGO.

Геномная ДНК для анализа SNPs выделялась из 100 мг замороженной ткани 13-дневных проростков с использованием набора СОРБ-ГМО-Б. Подготовка библиотек проводилась по технологии случайного фрагментирования, а полногеномное ресеквенирование выполнялось на платформе Illumina NovaSeq 6000 в режиме парных прочтений (3 714 666 806 исходных чтений). Биоинформатическая обработка включала контроль качества программами FastQC и ngsReports, фильтрацию алгоритмом Fastp и дополнительную очистку с помощью Trimmomatic, выравнивание на референсный геном TAIR10 с использованием bwa-mem, идентификацию дубликатов прочтений инструментом MarkDuplicates из пакета GATK4 и выявление SNPs с применением адаптированного пайплайна GATK4 с многоуровневой фильтрацией по критериям $\text{QD} < 2.0$, $\text{FS} > 60.0$, $\text{SOR} > 4.0$, $\text{MQ} < 40.0$, $\text{MQRankSum} < -8.0$ и $\text{ReadPosRankSum} < -8.0$. Аннотирование вариантов осуществлялось алгоритмом SnpEff с использованием каталога «1001 Genomes» для отделения известных SNPs от потенциальных новых мутаций, а функциональный анализ обогащения – с помощью ShinyGO.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Физико-химические характеристики и уровни радиоактивного загрязнения почв

Проведённый анализ для экспериментальных участков – Бабчин, Выгребная Слобода, Масаны (Рисунок 1), расположенных на территории

ПГРЗ, позволил выявить некоторые различия в физико-химических свойствах и разницу в уровнях радиоактивного загрязнения почв.



Рисунок 1 – Карта расположения экспериментальных участков (Бабчин, Выгребная Слобода, Масаны) на территории ПГРЗ (Республика Беларусь)

Почвы всех исследованных участков были бедными. На участке Бабчин (контрольный участок) почвы характеризовались слабокислой реакцией ($6,61 \pm 0,02$), высоким содержанием обменных оснований ($6,1 \pm 0,7$ мг-экв/100 г), а также значительным уровнем доступных форм калия ($91,0 \pm 1,0$ мг/кг) и фосфора ($210,7 \pm 5,2$ мг/кг), что могло обеспечивать условия для закрепления радионуклидов в почвенном поглощающем комплексе и способствовать снижению их биодоступности.

В то же время участок Масаны отличался повышенной кислотностью ($5,50 \pm 0,01$), низким содержанием обменных оснований ($1,0 \pm 0,4$ мг-экв/100 г) и дефицитом калия ($16,9 \pm 0,2$ мг/кг), что в сочетании с максимальными уровнями радиоактивного загрязнения ($^{137}\text{Cs} - 11510 \pm 294$ Бк/кг, $^{90}\text{Sr} - 233,8 \pm 35,4$ Бк/кг) могло приводить к увеличению мобильности радионуклидов, формированию органоминеральных комплексов с высокой подвижностью и, как следствие, увеличивает их поступление в травянистую растительность.

Почвы участка Выгребная Слобода занимали промежуточное положение по большинству исследованных параметров, демонстрируя умеренные значения кислотности ($6,30 \pm 0,01$) и радиоактивного загрязнения ($^{137}\text{Cs} - 1074 \pm 31$ Бк/кг, $^{90}\text{Sr} - 16,3 \pm 2,7$ Бк/кг), а также недостаток основных элементов питания ($1,1 \pm 0,1$ мг-экв/100 г), что также могло способствовать миграции радионуклидов. При этом содержание тяжёлых металлов (Cd, Cu,

Co, Ni, Cr, Mn, Pb, Zn) во всех почвах не превышало нормативных значений, а их вклад в общее антропогенное воздействие на почвенно-растительную систему оставался незначительным.

Таким образом, исследованные участки ЧЗО существенно различались по уровню радиоактивного загрязнения, при этом уровни тяжёлых металлов не превышали нормативных значений, что позволяет утверждать, что их вклад в общее антропогенное воздействие на почвенно-растительную систему является незначительным, а наблюдаемые эффекты на обусловлены преимущественно радиоактивным загрязнением.

Морфологические и физиологические характеристики проростков G0

Комплексный анализ динамики прорастания семян *A. thaliana* (G0), собранных на экспериментальных участках в ЧЗО, характеризующихся различным уровнем радиоактивного загрязнения, позволил выявить выраженное снижение жизнеспособности семенного потомства растений, длительно подвергавшихся хроническому радиационному воздействию.

В частности, у семян с участков Масаны и Выгребная Слобода среднесуточное количество проросших семян было снижено на 66 % и 68 % соответственно, взвешенный процент прорастания – на 50 % и 54 %, индекс скорости прорастания – на 64 % и 68 %, скорость прорастания по Джорджу – на 62 % и 64 %, энергия прорастания – на 51 % и 61 %, степень всхожести – на 64 % и 65 % по сравнению с участком Бабчин.

Морфологический анализ также показал достоверное уменьшение площади листовых пластинок у проростков с радиоактивно загрязнённых участков: на 39 % (Масаны) и 55 % (Выгребная Слобода).

Физиологические исследования позволили выявить снижение максимальной квантовой эффективности фотосистемы II на 2,9 % (Масаны) и 2,7 % (Выгребная Слобода), а также снижение максимального уровня флуоресценции хлорофилла в светоадаптированном состоянии на 20,8 % и повышение коэффициента фотохимического тушения на 37,5 % у растений, выращенных из семян, отобранных с участка Выгребная Слобода

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о возможной морфологической редукции, нарушениях фотосинтетического аппарата и формировании адаптивных механизмов радиорезистентности у потомков растений, длительно произраставших в условиях хронического радиационного стресса, что проявляется в снижении жизнеспособности и специфических изменениях на ранних этапах онтогенеза.

Анализ дифференциальной экспрессии генов в проростках G0

Анализ ДЭГ в проростках *A. thaliana* поколения G0, происходящих с радиоактивно загрязнённых участков, выявил существенные различия в транскриптомных профилях по сравнению с контрольным участком.

У растений, собранных с экспериментального участка Выгребная Слобода, были идентифицированы 452 ДЭГ, из которых экспрессия 186 генов была повышена, а 266 генов – понижена; при этом отмечено преимущественное ингибирование функций, связанных с активностью серин/треонин-протеинкиназы, кальций-зависимыми процессами, энергетическим обменом и иммунными реакциями.

В то же время у проростков, происходящих с участка Масаны, характеризующегося более высоким уровнем радиоактивного загрязнения, было выявлено 222 ДЭГ, из которых 156 демонстрировали повышенную экспрессию, а 66 – пониженную; для данной группы было характерно усиление экспрессии генов, связанных с АДФ-связывающими функциями и энергетическим метаболизмом, что может свидетельствовать о возможной адаптации к условиям хронического радиационного стресса, а также о необходимости поддержания процессов репарации ДНК и устранения последствий окислительного стресса.

Сравнительный анализ выявил 120 общих ДЭГ между двумя группами, из которых 88 генов имели повышенную экспрессию, а 32 генов – пониженную, что указывает на наличие как общих, так и специфических транскрипционных ответов на ИИ, вероятно обусловленных различиями в локальных условиях, длительности и интенсивности воздействия, а также эпигенетической регуляцией.

Таким образом, полученные результаты анализа транскриптомов проростков поколения G0, полученных из семян растений, подвергавшихся хроническому воздействию ИИ, свидетельствуют о том, что даже у растений, выращенных в стандартизированных условиях, сохраняются специфические молекулярные признаки, указывающие на возможную наследуемую адаптацию к стрессовым условиям обитания родительских организмов.

Анализ ДЭГ после дополнительного γ -облучения

В ходе сравнительного анализа транскриптомных профилей проростков, подвергнутых дополнительному острому γ -облучению в дозе 150 Гр, было выявлено, что растения, происходящие с участка Масаны, характеризующегося высоким уровнем радиоактивного загрязнения,

демонстрировали существенно менее выраженный транскрипционный ответ: число ДЭГ составило лишь 46, из которых 33 гена имели повышенную экспрессию и 13 – пониженную, тогда как у проростков с Бабчин и Выгребная Слобода было выявлено 478 и 671 ДЭГ соответственно (Рисунок 2).

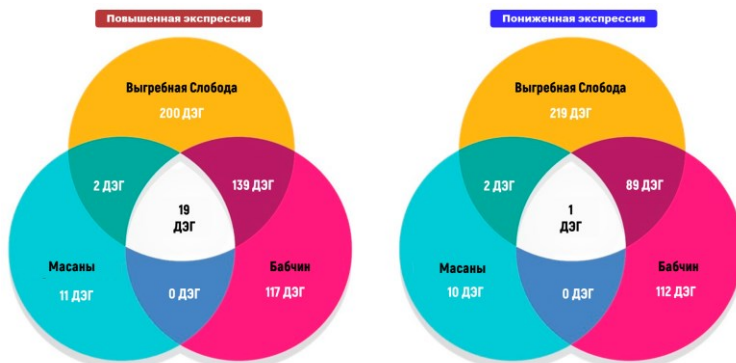


Рисунок 2 – Количество уникальных и общих ДЭГ у проростков *A. thaliana*, происходящих с трёх участков с различным уровнем радиоактивного загрязнения (Бабчин, Выгребная Слобода и Масаны), после дополнительного острого γ -облучения (150 Гр), по сравнению с необлучёнными контрольными образцами

Обогащённые термины Генной Онтологии у растений с участка Масаны преимущественно ассоциировались с биологическими процессами, связанными с врождённым иммунным ответом, регуляцией роста, гормонально-опосредованными сигнальными путями и модификацией клеточной стенки, что, наряду с относительно небольшим числом ДЭГ, может свидетельствовать о сформировавшейся толерантности данной популяции к хроническому радиационному воздействию.

В противоположность этому, проростки, происходящие с участка с низким уровнем загрязнения и контрольного участка, демонстрировали более выраженные и сходные транскрипционные ответы, включающие 248 общих ДЭГ, обогащённых по терминам, связанным с реакцией на АФК, фитогормоны (салициловую, жасмоновую и абсцизовую кислоты), активностью пероксидаз и перестройкой метаболизма клеточной стенки.

Анализ общих для всех трёх участков ДЭГ выявил 20 генов, связанных с антиоксидантной защитой, окислительно-восстановительными процессами и стрессовым ответом, что указывает на универсальность данных механизмов в восстановлении после острого γ -облучения.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что адаптация к хроническому радиационному воздействию сопровождается снижением чувствительности к острому γ -облучению и формированием специфических транскриптомных паттернов, что имеет фундаментальное значение для понимания молекулярных механизмов радиостойчивости.

SNPs в геномах растений Чернобыльского экотипа

Полногеномное ресеквенирование чистых линий растений *A. thaliana*, происходящих с участка Бабчин (*Bab*) и загрязнённого участка Масаны (*Masa*), выявило существенные различия в структуре генетического полиморфизма. В контрольной группе *Bab* было обнаружено 1 792 676 SNPs, из которых 343 146 являлись фиксированными, а в группе *Masa* – 1 277 256 SNPs и 487 675 фиксированных вариантов соответственно (Рисунок 3). Несмотря на более высокую общую вариабельность у растений *Bab*, доля фиксированных SNPs в *Masa* достигала 38,2 %, что почти вдвое превышает аналогичный показатель в *Bab* (19,1 %), и может указывать на выраженное селективное давление в условиях хронического радиационного воздействия.

Анализ SNPs, локализованных в экзонах, показал сходную долю фиксированных вариантов в обеих группах (*Bab* – 27,5 %, *Masa* – 28,5 %), однако абсолютное число таких SNPs было выше у растений *Masa* (133 997 SNPs против 97 918 SNPs; Рисунок 3).

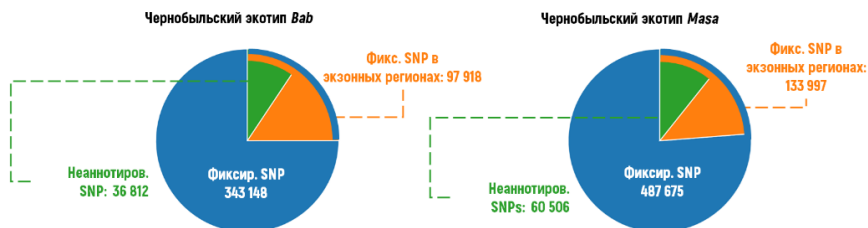


Рисунок 3 – Общее количество фиксированных однонуклеотидных полиморфизмов, а также локализованных в экзонных регионах и неаннотированных в базе данных «1001 Genomes», у растений *A. thaliana* Чернобыльских экотипов *Bab* и *Masa*

Примечательно, что среди фиксированных экзонных SNPs у *Masa* доля ранее неаннотированных вариантов, отсутствующих в базе данных «1001 Genomes», составила 45,2 %, что существенно выше, чем у *Bab*

(37,6 %), и может свидетельствовать о микроэволюционных изменениях в ответ на радиационный стресс.

Функциональный анализ выявил направленное накопление мутаций в генах, связанных с рибонуклеазной активностью и репарацией ДНК, а также значительное увеличение числа уникальных SNPs в генах, регулирующих клеточный цикл, митоз и фрагмопласт: у растений *Masa* число уникальных экзонных SNPs в этих генах превышало аналогичный показатель в *Bab* в 5,9 раз, а количество затронутых генов – в 3,6 раза.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что хроническое радиационное воздействие может приводить к специфическому накоплению фиксированных мутаций, преимущественно в генах, связанных с клеточным циклом и стресс-ответом, что может обеспечивать селективное преимущество и способствовать адаптации популяций *A. thaliana* к экстремальным условиям окружающей среды, а также подчёркивает важность дальнейших исследований механизмов направленного накопления мутаций и их функциональных последствий.

Взаимосвязь SNPs и дифференциальной экспрессии генов

Мультимиксный анализ, объединяющий данные геномного и транскриптомного уровней, позволил выявить 65 ДЭГ с повышенной и 30 ДЭГ с пониженной экспрессией, содержащих уникальные SNPs в экзонах, что составляет 42% от общего числа ДЭГ у потомков *A. thaliana* из хронически облучаемой популяции.

Проведённое сопоставление результатов ресеквенирования и транскриптомного анализа показало, что значительная часть генов, вовлечённых в антиоксидантную защиту и регуляцию стрессовых ответов, характеризуется как наличием SNPs, так и изменением уровня экспрессии, включая гены, кодирующие редокс-активные белки, такие как глутатионпероксидаза 7 и редуктаза *GILT*, а также метилтрансфераза *MET4*, участвующая в поддержании метилирования ДНК.

После дополнительного острого γ -облучения у *A. thaliana*, происходящих с участка Масаны, было выявлено 7 ДЭГ с повышенной и 4 ДЭГ с пониженной экспрессией, содержащих SNPs, что может отражать формирование устойчивых транскрипционных профилей и возможный радиационно-индуцированный адаптивный ответ.

Выявлена потенциальная роль кемпферола в формировании радиостойчивости: выявленное снижение экспрессии гена цитозольной

сульфотрансферазы 5 может приводить к увеличению доли активного кемпферола, обладающего выраженными антиоксидантными и ДНК-протекторными свойствами. Кроме того, снижение экспрессии пролиноксидазы после дополнительного γ -облучения может способствовать поддержанию повышенного уровня свободного пролина, выполняющего функции осмопротектора и радиопротектора, что также отражает метаболическую адаптацию к радиационному стрессу.

Таким образом, совокупность полученных данных указывает на наличие специфических молекулярных изменений в геномах и транскриптомах потомков растений, подвергшихся хроническому облучению в ЧЗО. Необходимо отметить наличие накопления уникальных SNPs в регионах генома, ответственных за альтернативное негомологичное соединение концов, а также участвующих в регуляции экспрессии генов, вовлечённых в клеточную передачу сигналов и стрессовые ответы. Кемпферол и свободный пролин могут выступать в качестве ключевых радиопротекторных метаболитов, обеспечивая эффективную нейтрализацию АФК и предотвращая окислительное повреждение клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведённого исследования, посвящённого анализу стратегий адаптации *A. thaliana* к хроническому радиационному воздействию в условиях ЧЗО, были получены данные, свидетельствующие о наличии как универсальных, так и уникальных механизмов устойчивости, формирующихся под действием длительного радиационного стресса, что подтверждается проведённым комплексным анализом.

Установлено, что различия в физико-химических параметрах почв и уровнях радиоактивного загрязнения определяют интенсивность миграции радионуклидов в растительные ткани и специфику адаптационных реакций популяций, причём наиболее выраженные проявления хронического радиационного стресса наблюдаются на участках с высокой кислотностью, низкой насыщенностью основаниями и дефицитом макроэлементов, что сопровождается снижением ключевых физиологических показателей, таких как скорость прорастания и площадь листовых пластинок.

Фотосинтетическая активность растений с загрязнённых территорий характеризуется снижением эффективности работы фотосистемы II, однако эти популяции демонстрируют устойчивость к дополнительному острому γ -облучению, что указывает на формирование радиорезистентности, опосредованной как генетическими, так и эпигенетическими механизмами.

Транскриптомный анализ выявил значительные различия в экспрессии генов между популяциями, причём у растений с наиболее загрязнённых участков наблюдается активация генов энергетического метаболизма и антиоксидантной защиты, а также существенное сокращение числа дифференциально экспрессируемых генов после дополнительного острого облучения, что свидетельствует о формировании устойчивых транскрипционных программ.

Полногеномное ресеквенирование показало значительное снижение генетического полиморфизма и накопление уникальных экзонных мутаций в генах, связанных с регуляцией клеточного цикла и антиоксидантной защитой у популяций, подвергавшихся длительному радиационному воздействию, что указывает на действие сильного селективного давления и микроэволюционные процессы в условиях хронического загрязнения.

Сопоставление транскриптомных и геномных данных позволило идентифицировать ДЭГ, также характеризующиеся уникальными точечными мутациями. Среди них выявлены гены, вовлечённые в антиоксидантную защиту и регуляцию клеточного деления, что подтверждает гипотезу о формировании адаптивных защитных механизмов на молекулярном уровне.

Полученные результаты существенно расширяют представления о микроэволюционных процессах и механизмах адаптации растений к хроническому радиационному стрессу, формируя научную основу для дальнейших исследований молекулярных и эпигенетических аспектов устойчивости, а также для разработки селекционных и биотехнологических подходов, направленных на восстановление нарушенных экосистем и обеспечение радиационной безопасности окружающей среды.

ВЫВОДЫ

1. Почвы исследованных участков характеризуются существенной разницей в уровнях радиоактивного загрязнения. Содержание тяжёлых металлов в почвах не превышает предельно допустимые уровни. При этом повышенная кислотность и дефицит калия на наиболее загрязнённом участке Масаны по сравнению с контрольным участком Бабчин может способствовать повышению мобильности и аккумуляции радионуклидов в тканях растений.
2. Потомки растений, произраставших на радиоактивно загрязнённых участках, демонстрируют снижение параметров прорастания и некоторых морфофизиологических показателей, а также пониженную квантовую эффективность фотосистемы II и изменённые параметры

фотохимического тушения, что указывает на перестройку фотосинтетического аппарата в условиях хронического радиационного воздействия. При этом устойчивость фотосинтетической системы и морфофизиологических показателей к дополнительному острому облучению у потомков хронически облучённых растений была выше, чем у контрольных популяций.

3. Хроническое воздействие ИИ приводит к формированию специфических транскрипционных профилей: у потомков растений с менее загрязнённых участков наблюдается подавление энергетического обмена, кальциевой сигнализации и ряда иммунных реакций, тогда как у растений с участков с высоким уровнем радиоактивного загрязнения активируются пути пластического и энергетического обмена и антиоксидантной защиты. Выявлены как общие, так и специфические ДЭГ, связанные с фитогормональными ответами, регуляцией клеточной гибели и развитием растений.
4. Полногеномное ресеквенирование показало, что у растений с радиоактивно загрязнённого участка Масаны наблюдается более высокий уровень фиксации однонуклеотидных полиморфизмов в экзонных регионах, включая значительное количество ранее неаннотированных вариантов, что свидетельствует о возможном существовании селективного давления и микроэволюционных сдвигов в условиях хронического радиационного воздействия. Накопление однонуклеотидных полиморфизмов было особенно выражено в генах, связанных с рибонуклеазной активностью и репарацией ДНК, регуляцией и прогрессией клеточного цикла, сборкой и функционированием фрагмопласта и ответами на стресс.
5. Мультиомиксный анализ показал, что значительная часть генов хронически облучённых растений, демонстрирующих дифференциальную экспрессию в условиях радиационного стресса, одновременно содержит уникальные SNPs в экзонных областях, что указывает на вероятную комплексную адаптацию, включающую как изменения в структуре генов, так и в их регуляции. Среди таких генов выделяются компоненты антиоксидантной системы, регуляторы метилирования ДНК, фитогормональные и сигнальные белки.
6. Полученные данные указывают на особую роль кемпферола и пролина как потенциальных радиопротекторных метаболитов: кемпферол, обладающий антиоксидантными и ДНК-протекторными свойствами, предположительно, участвует в долговременной

адаптации к хроническому облучению, а свободный пролин выполняет функции осмопротектора и антиоксиданта, способствуя поддержанию клеточного гомеостаза в условиях радиационного стресса.

7. Растения, длительно произрастающие в условиях хронического радиационного воздействия, демонстрируют пониженную чувствительность к дополнительному острому γ -облучению и формируют устойчивые транскрипционные и физиологические профили, что свидетельствует о развитии радиорезистентности на популяционном уровне.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Список работ в рецензируемых научных изданиях:

1. **Podlutskii M.**, Babina D., Podobed M., Bondarenko E., Bitarishvili S., Blinova Y., Shesterikova E., Prazyan A., Turchin L., Garbaruk D., Kudin M., Duarte G., Volkova P. *Arabidopsis thaliana* Accessions from the Chernobyl Exclusion Zone Show Decreased Sensitivity to Additional Acute Irradiation // *Plants*, 2022. – Vol. 11. – № 22. – P. 3142 (*K1, BC1, WoS, Scopus, Q1*).
2. Babina D., Podobed M., Bondarenko E., Kazakova E., Bitarishvili S., **Podlutskii M.**, Mitsenyk A., Prazyan A., Gorbatova I., Shesterikova E., Volkova P. Seed Gamma Irradiation of *Arabidopsis thaliana* ABA-Mutant Lines Alters Germination and Does Not Inhibit the Photosynthetic Efficiency of Juvenile Plants // *Dose Response*, 2020. – Vol. 18. – № 4. – P. 1-13 (*K1, BC2, WoS, Scopus, Q2*).
3. Voronezhskaya V., Volkova P., Bitarishvili S., Shesterikova E., **Podlutskii M.**, Clement G., Meyer C., Duarte G., Kudin M., Garbaruk D., Turchin L., Kazakova E. Multi-Omics Analysis of *Vicia cracca* Responses to Chronic Radiation Exposure in the Chernobyl Exclusion Zone // *Plants*, 2023. – Vol. 12. – № 12. – P. 2318 (*K1, BC1, WoS, Scopus, Q1*).

Список основных работ в сборниках статей и материалах конференций:

4. **Подлуцкий М.С.**, Казакова Е.А., Подобед М.Ю., Бабина Д.Д., Волкова П.Ю. Сравнительный анализ транскриптомов проростков *Arabidopsis thaliana* линии Col-8 и экотипа, отобранного на территории, загрязненной в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Радиозэкологические последствия радиационных аварий – к 35-ой годовщине аварии на ЧАЭС: Сборник

докладов международной научно-практической конференции. – Обнинск: ФГБНУ ВНИИРАЭ, 2021. – С. 115-117.

5. Volkova P.Yu., Duarte G.T., **Podlutskii M.S.** Transcriptomics of plants in the Chernobyl exclusion zone: a step closer to understand the adaptation to chronic radiation exposure // Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology. The 6th International Scientific Conference. Abstracts. Editors: Alexey V. Kochetov, Elena A. Salina. — Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2021. – С. 232.

6. **Подлуцкий М.С.**, Бабина Д.Д., Подобед М.Ю., Волкова П.Ю. Изучение особенностей транскриптома модельных растений *Arabidopsis thaliana*, произрастающих в условиях хронического облучения на территории чернобыльской зоны отчуждения // Современные проблемы радиобиологии, радиэкологии и агроэкологии: сборник докладов IV международной молодежной конференции, Обнинск, 22-24 сентября 2021. – Обнинск: ФГБНУ ВНИИРАЭ, 2021. – С. 76-79.

7. Волкова П.Ю., Дуарте Г.Т., **Подлуцкий М.С.**, Шестерикова Е.М., Подобед М.Ю., Бабина Д.Д. Исследования дикорастущих растений на радиоактивно загрязнённых территориях для идентификации генов устойчивости к хроническому облучению и климатическим факторам // Материалы II Международной научно-практической конференции «Геномика и современные биотехнологии в размножении, селекции и сохранении растений» (GenBio 2021). – Симферополь: Общество с ограниченной ответственностью «Издательство Типография «Ариал», 2021. – С. 85-86.

8. Волкова П.Ю., Дуарте Г.Т., **Подлуцкий М.С.** Сходство транскриптомного ответа растений на хроническое низкодозовое облучение в Чернобыльской зоне отчуждения // VIII Съезд по радиационным исследованиям, Москва, 12-15 окт. 2021 г.: Тез. докл. – Дубна: ОИЯИ, 2021. – С. 90.

9. Подобед М.Ю., Бабина Д.Д., Бондаренко Е.В., **Подлуцкий М.С.**, Миценых А.С., Волкова П.Ю. Анализ влияния гамма-облучения семян *Arabidopsis thaliana* на динамику прорастания и морфологические показатели проростков // VIII Съезд по радиационным исследованиям, Москва, 12-15 окт. 2021 г.: Тез. докл. – Дубна: ОИЯИ, 2021. – С. 348.

10. **Подлуцкий М.С.**, Бабина Д.Д., Подобед М.Ю., Волкова П.Ю. Транскриптомный ответ модельных растений *Arabidopsis thaliana*, произрастающих в условиях хронического облучения, на дополнительное острое воздействие гамма-излучения // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 75-й Всероссийской с международным

участием школы конференции молодых ученых. – Нижний Новгород: ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2022. – С. 172.

11. **Подлуцкий М.С.**, Подобед М.Ю., Бабина Д.Д., Блинова Я.А., Волкова П.Ю. Особенности экспрессии генов проростков *Arabidopsis thaliana*, произрастающих в условиях хронического низкодозового облучения // Сборник тезисов 25-ой Пушкинской школы-конференции молодых ученых с международным участием «БИОЛОГИЯ – НАУКА XXI ВЕКА». – Пушкино: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований РАН», 2022. – С. 85.

12. **Подлуцкий М.С.**, Воронежская В.С., Блинова Я.А., Бабина Д.Д., Шестерикова Е.М., Казакова Е.А. Идентификация однонуклеотидных полиморфизмов в геномах растений *Arabidopsis thaliana*, произраставших на территории зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // XXII Зимняя молодежная школа по биофизике и молекулярной биологии: тезисы докладов Молодежной конференции. – Гатчина: НИЦ «Курчатовский Институт» – ПИЯФ, 2023. – С. 165.

13. **Подлуцкий М.С.**, Воронежская В.С., Подобед М.Ю., Бабина Д.Д., Шестерикова Е.М., Казакова Е.А., Волкова П.Ю. Убиквитинлигаза *AT1G15640* как кандидатный ген устойчивости *Arabidopsis thaliana* к хроническому радиационному воздействию // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 76-й Всероссийской школы-конференции молодых ученых. – Нижний Новгород: ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2023. – С. 255.

14. **Podlutski M.S.**, Voronezhskaya V.S., Shesterikova E.M., Babina D.D., Korol M.Yu., Kazakova E.A., Volkova P.Yu. Identification of Single Nucleotide Polymorphisms in the genomes of *A. thaliana* from the area contaminated due to the accident at the Chernobyl Nuclear Power Plant // Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology (PlantGen2023): abstracts / Eds. A.A. Kalachev., T.A. Gorkhova, M.L. Ponomareva; FIC KazSC RAS // The 7th International Scientific Conference (Jule 10-15, 2023, Kazan, Russia). Kazan: FEN, 2023. – P. 311.

15. **Подлуцкий М.С.**, Воронежская В.С., Волкова П.Ю., Шестерикова Е.М., Король М.Ю., Бабина Д.Д., Блинова Я.А., Подлуцкая А.В., Казакова Е.А. Поиск и аннотация возможных вариантов однонуклеотидных полиморфизмов у растений *Arabidopsis thaliana*, произраставших на территории Чернобыльской зоны отчуждения // Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве: сборник докладов II

международной молодежной конференции, Обнинск, 19-20 октября 2023. – Обнинск: НИЦ «Курчатовский институт» – ВНИИРАЭ, 2023. – С. 123-126.

16. **Подлуцкий М.С.**, Воронежская В.С., Казакова Е.А., Блинова Я.А., Шестерикова Е.М., Подлуцкая А.В., Волкова П.Ю. Полногеномный анализ однонуклеотидных полиморфизмов в растениях *Arabidopsis thaliana*, произраставших в условиях хронического радиоактивного загрязнения на территории Чернобыльской зоны отчуждения // **БИОЛОГИЯ – НАУКА XXI ВЕКА**. Сборник тезисов 27-й Пущинской школы-конференции молодых ученых с международным участием. – Пущино: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Пущинский научный центр биологических исследований РАН», 2024. – С. 70-71.

17. **Подлуцкий М.С.**, Воронежская В.С., Шестерикова Е.М., Блинова Я.А., Подлуцкая А.В., Казакова Е.А. Идентификация радиационно-индуцированных однонуклеотидных полиморфизмов в геномах растений *Arabidopsis thaliana*, произраставших на территориях, загрязненных в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Тезисы докладов VII Международной (XX Региональной) научной конференции. Под общей редакцией А.А. Удаловой. Обнинск, 2024. – Обнинск: ИАТЭ НИЯУ МИФИ, 2024. – С. 300-302.

18. **Подлуцкий М.С.**, Блинова Я.А., Воронежская В.С., Шестерикова Е.М., Казакова Е.А. Толерантность к стрессу и SNP-ассоциированная адаптация растений *Arabidopsis thaliana*, произраставших в Чернобыльской зоне отчуждения // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 78-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых (Н. Новгород, 14-18 апреля 2025 г.). – Н. Новгород, Университет Лобачевского, 2025. – С. 256.

Подлуцкий Михаил Сергеевич
Молекулярные аспекты адаптации *Arabidopsis thaliana* к хроническому
радиационному воздействию в Чернобыльской зоне отчуждения

Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук.

Специальность 1.5.1. «Радиобиология»

Типография «_____»