

До 60-річчя від дня народження

РОМАН АНАТОЛІЙОВИЧ ВОЛКОВ — ВИДАТНИЙ УЧЕНИЙ У ГАЛУЗІ ГЕНЕТИКИ ТА МОЛЕКУЛЯРНОЇ БІОЛОГІЇ РОСЛИН

І. І. ПАНЧУК, В. А. КУНАХ



Цього року наукова спільнота відзначає 60 років від дня народження завідувача кафедри молекулярної генетики та біотехнології Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, доктора біологічних наук, професора Романа Анатолійовича Волкова.

Р. А. Волков народився 19 серпня 1961 року у місті Чернівці у родині науковців-філологів. Батько Романа — професор Анатолій Романович Волков, народився 13 квітня 1925 р. у м. Одеса. Більшу частину життя працював у Чернівецькому університеті, де заснував та очолював кафедру теорії та історії світової літератури. У 2015 р. отримав звання почесного професора Чернівецького університету. Мати — доцент Волкова Людмила Петрівна, народилась у 1932 р. на Кубані. Все життя присвятила дослідженню творчості Миколи Гоголя. Назвали Романа на честь діда — професора-літературознавця, фольклориста, першого ректора Одеського інституту народної освіти, уродженця м. Новгород-Сіверський, що на Чернігівщині. Друзі часто питають Романа Анатолійовича — чому він не пішов стопами предків і не став філологом?

Але в дійсності професія біолога стала реалізацією мрій діда — адже той свого часу почав навчатись на медика. Проте після смерті батька з фінансових міркувань був змушений кинути цей факультет і перейти на філфак, оскільки як сирота-син народного вчителя мав право вчитись на цій спеціальності безкоштовно. Цікавився біологією і другий дід — Петро Волков, інженер-залізничник.

У 1978 році Р. А. Волков на відмінно закінчив Чернівецьку середню школу № 3 і поступив на біологічний факультет Чернівецького університету, який закінчив з відзнакою у 1983 році. Під час навчання у старших класах Роман брав участь у олімпіадах з біології та хімії і довго не міг обрати між цими науками. Мабуть тому в університеті його спеціалізацією стала біохімія, а згодом — молекулярна біологія і генетика.

Науковою роботою Р. А. Волков почав займатись ще на другому курсі. Влітку 1980 року він взяв участь в експедиції у гори Киргизії, де зібрав свою першу гербарну колекцію (фото 1). Починаючи з того часу став цікавитись питаннями філогеографії та теорії еволюції. На старших курсах Роман вивчає зміни у наборах ізоферментів оксидоредуктаз у зв'язку з гетерозисом у кукурудзи, цікавиться теоретико-методологічними питаннями біологічної систематики.

Студентом четвертого та п'ятого курсів два роки поспіль займав перші місця на Всеукраїнській та Всесоюзній студентських олімпіадах з біології та одержував дипломи першого ступеня у конкурсах студентських наукових робіт, отримував стипендію імені В. І. Леніна.

Щоб долучити до улюбленої науки якомога більше студентів, Роман організував дискусійний клуб «Геном», в роботі якого брали участь запрошені професори із багатьох університетів та наукових установ країни. Одним з гостей клубу був проф. А. С. Антонов з Московського університету, який був вражений ерудицією та ентузіазмом Романа та запросив його до своєї лабораторії займатись геносистематикою

Р. А. Волков приймає це запрошення і наприкінці 1983 р. їде до Москви, де у відділі еволюційної біохімії проблемної науково-дослідної лабораторії (ПНДЛ) ім. А. Н. Белозерського Мо-

сковського державного університету (нині Інститут фізико-хімічної біології ім. А. Н. Белозерського Московського державного університету) виконує свою дипломну роботу на тему «Организация повторяющихся последовательностей у двух видов семейства Крестоцветных». Робота була присвячена порівняльній характеристиці геномів *Arabidopsis thaliana* та *Brassica campestris* і виконувалась у співпраці із науковцями Інституту клітинної біології та генетичної інженерії (м. Київ). Отримані результати за рекомендацією акад. А. С. Спіріна у 1984 році були оприлюднені в «Докладах АН СССР» (Miroshnichenko, Volkov, 1984), а пізніше — увійшли до публікацій у журналах «Біохімія» та «Arabidopsis Information Service» (Miroshnichenko et al. 1986; Miroshnichenko et al. 1988).



Фото 1. Під час експедиції до Киргизії, 1980. Перший справа — Роман Волков.

Після закінчення університету Р. А. Волков прагне продовжити навчання у аспірантурі. Проте, незважаючи на вагомі досягнення у науці, його непролетарське походження викликає сумніви у парткомі університету. Романа залишають в аспірантурі лише за умови, що після

захисту він поїде на роботу в інший навчальний заклад. З 1984 по 1988 роки Р. А. Волков навчався в аспірантурі при кафедрі біохімії Чернівецького університету (фото 2) та у відділі еволюційної біохімії ПНДЛ ім. А. Н. Белозерського Московського державного університету.



Фото 2. У аспірантській лабораторії Чернівецького університету, 1985.

У 1988 році він успішно захищає кандидатську дисертацію на тему «Организация и физико-химические особенности генома при межвидовой гибридизации растений». Захист роботи планувався у Москві, але треба було кілька місяців чекати у черзі. Тому за пропозицією проф. А. С. Антонова було вирішено звернутись до Інституту біохімії рослин АН ГРСР у м. Тбілісі, де і відбувся захист. Першим опонентом по дисертації став відомий дослідник сателітної ДНК рослин проф. Т. Г. Берідзе.

Після захисту дисертації постає питання подальшого працевлаштування. Мріялось залишитись у науці, продовжувати працювати над своєю улюбленою темою — молекулярні механізми гібридизації та поліплоїдії у рослин. У Чернівецькому університеті були для цього всі умови. І знову у парткомі виникають заперечен-

ня. За порадою колег Р. А. Волков звертається за підтримкою до директора Інституту молекулярної біології і генетики АН УРСР акад. Г. Х. Мацуки, рекомендація якого змусила партком змінити свою думку.

У 1989 році Р.А. Волков очолює проблемну науково-дослідну лабораторію при кафедрі біохімії Чернівецького університету. Він поставив перед собою задачу створити у рідному університеті науковий підрозділ на найвищому науковому рівні. І це йому вдається. В 1991 році Р. А. Волков отримує звання старшого наукового співробітника, а у 1996 році в Інституті молекулярної біології і генетики НАН України захищає докторську дисертацію на тему «Молекулярно-біохімічні процеси і каріотипічна еволюція рослин».

Починаючи з 1993 р. Р. А. Волков неодноразово проходить стажування у провідних наукових установах Німеччини, Австрії та Голландії. З 1996 по 1998 р. як стипендіат фонду Олександра фон Гумбольдта він проводить дослідження на кафедрі загальної генетики в університеті м. Тюбінген (Німеччина), а в 1999–2005 роках працює науковим співробітником та викладачем того ж університету. У 2004 році отримує звання приват-доцента університету м. Тюбінген. У 2005 році Р. А. Волков повернувся до Чернівецького університету, де очолив новостворену ним кафедру молекулярної генетики та біотехнології, а у 2007 році отримав звання професора за спеціальністю «генетика».

Наукові інтереси Р. А. Волкова в першу чергу стосуються таких питань як епігенетика та молекулярні механізми гібридизації та поліплоїдизації у рослин (стабільність геному, структурні перебудови та диференційна експресія рибосомної ДНК, ядерцеве домінування), а також — молекулярні маркери, генетичний поліморфізм у популяціях, видоутворення та молекулярна таксономія у еукаріот. Велику увагу у своїх дослідженнях Р. А. Волков приділив родині Solanaceae.

У серії статей, оприлюднених починаючи з 1989 року було описано організацію та молекулярну еволюцію 35S рДНК у видів роду *Nicotiana*, який є зручним модельним об'єктом для вивчення перебудов геному при міжвидовій гібридизації, поліплоїдії та анеуплоїдії (Borisjuk et al. 1989; Miroshnichenko et al. 1989; Volkov et al. 1991). Зокрема, спільно з М. В. Борисюком та Г. П. Мірошніченко було здійснено рестрикційне картування 35S рДНК добре відомого природного алотетраплоїда *N. tabacum* ($2n = 4x = 48$) та його диплоїдних предкових видів *N. sylvestris* (материнський диплоїд, $2n = 2x = 24$) і *N. tomentosiformis* (батьківський диплоїд, $2n = 2x = 24$). Було встановлено, що повторювані одиниці (повтори) 35S рДНК *N. tabacum* значно відрізняються від повторів обох батьківських видів. Для того, щоб з'ясувати долю батьківських 35S рДНК в геномі *N. tabacum* у 1993 р. під час перебування у лабораторії проф. Д. Швейцера (кафедра цитології та генетики Віденського університету) Р. А. Волков клонував та сиквенував ділянку міжгенного спейсера (МГС) 35S рДНК *N. sylvestris* та *N. tomentosiformis*, тоді як М. В. Борисюк у лабораторії проф. В. Гемлебен (кафедра загальної генетики університету м. Тюбінген) розшифрував МГС *N. tabacum* (Volkov

et al. 1996; Borisjuk et al. 1997; Volkov et al. 1999a).

Порівняльний аналіз отриманих послідовностей МГС показав, що 35S рДНК *N. tabacum* походить від 35S рДНК *N. tomentosiformis*, яка зазнала суттєвих перебудов у МГС в області субповторів вище та нижче сайту ініціації транскрипції (СІТ). В свою чергу послідовності 35S рДНК *N. sylvestris* були повністю еліміновані з геному алоплоїда та заміщені на перебудовані послідовності 35S рДНК *N. tomentosiformis*. Цими дослідженнями, які принесли Р. А. Волкову міжнародне визнання, було вперше відкрито явище структурної реорганізації та міжлокусної конверсії 35S рДНК батьківських видів у геномах алоплоїдів та продемонстровано динамічний характер алоплоїдних геномів взагалі (Volkov et al. 1999b).

Під час роботи в університеті м. Тюбінген у лабораторії проф. В. Гемлебен Р. А. Волков займався еволюцією 5S та 35S рДНК в роді *Solanum* та молекулярними механізмами диференційної експресії та сайленсінгу 35S рДНК у міжвидових гібридів цього роду. Порівняння організації 35S рДНК показало, що *S. lycopersicum* (томат), *S. tuberosum* (картопля) та дикий вид *S. bulbocastanum* мають 35S МГС майже однакової довжини, який, проте, містить різну кількість субповторів вище та нижче СІТ. Відповідно, ці види зручно використовувати для з'ясування ролі спейсерних субповторів у ядерцевому домінуванні. Починаючи з 1998 року разом із своєю аспіранткою Н. Є. Комаровою Р. А. Волков вивчає експресію батьківської 35S рДНК у штучних соматичних алоплоїдах *S. lycopersicum* × *S. tuberosum* і *S. tuberosum* × *S. bulbocastanum*. Виявилось, що існує ієрархія експресії: у листках, коренях та пелюстках відповідних алоплоїдів рДНК *S. lycopersicum* домінує над рДНК *S. tuberosum*, тоді як рДНК *S. tuberosum* домінує над рДНК *S. bulbocastanum*. Ці результати показали, що диференційного сайленсінгу у гібридів зазнають послідовності 35S рДНК того батьківського виду, у якого в МГС наявно менше повторюваних елементів нижче СІТ. Регуляція активності 35S рДНК виявилась пов'язаною із вибіркоким метилуванням залишків цитозину у МГС.

Пізніше Р. А. Волков дослідив хромосомну локалізацію, молекулярну організацію та еволюцію 5S і 35S рДНК у *Atropa belladonna* (Solanaceae), одного з найстаріших відомих алогексаплоїдів квіткових рослин, вік якого ста-

новить 10-15 млн. років. Була виявлена інтенсивна гомогенізація послідовностей між трьома парами локусів 35S рДНК, які успадковані від тетраплоїдного і диплоїдного предків. Лише чотири з шести сайтів 35S рДНК виявилися транскрипційно активними, демонструючи ядерцеве домінування. Для 5S рДНК було виявлено три варіанти повторів різного розміру, причому основний клас представлений повторюваними одиницями, які містять усі структурні елементи, необхідні для транскрипції, тоді як повтори проміжної та короткої довжини мають дефекти як у МГС, так і в кодувальній ділянці. Варіанти 5S рДНК, які не містять структурних дефектів успадковані лише від одного батьківського виду. На загал ці дані демонструють складну еволюційну динаміку локусів рДНК у *Atropa belladonna*. Високий рівень уніфікації послідовностей, виявлений у локусах 5S і 35S рДНК цього стародавнього алогексаплоїдного виду був досягнутий за допомогою різних молекулярних механізмів (Volkov et al. 2017).

В подальшому у лабораторії Р. А. Волкова в співпраці з німецькими, польськими та чеськими колегами було досліджено 5S та 35-45S рДНК інших представників Solanaceae, Rosaceae, Poaceae та деяких інших родин покритонасінних (Volkov et al. 2004; Grimm et al. 2005; Komarova et al. 2008; Ishchenko et al. 2021; Vozárová et al. 2021), а також вперше у світі розпочато вивчення молекулярної організації 5S рДНК комах (Cherevatov, Volkov 2010; Cherevatov, Volkov 2011a; Cherevatov, Volkov 2011b; Cherevatov et al. 2012; Roshka et al. 2021).

На загал дослідження рДНК показали, що повтори 35S рДНК еволюціонують узгоджено (концертно), що підвищує їх геномну гомогенність, тоді як повтори 5S рДНК не зазнають гомогенізації, є більш мінливими і можуть застосовуватись як зручний інструмент для генотипування близькоспоріднених форм рослин і тварин. Зокрема, ця ділянка геному може бути використана як чутливий маркер для з'ясування філогенії таксонів низького рангу (триба-рід-вид) та відтворення шляхів міграції рослин (Volkov et al., 2001; Volkov et al., 2003; Volkov et al., 2007; Tynkevich, Volkov 2014a; Tynkevich, Volkov; 2014b; Tynkevich et al. 2015; Rusak et al. 2016; Shelyfist et al. 2018; Tynkevich, Volkov 2019; Tynkevich et al. 2020; Ishchenko et al. 2020).

За останні роки із використанням різних типів молекулярних маркерів співробітниками

Р. А. Волкова ведуться дослідження біорізноманіття рослин і тварин. Зокрема, здійснюється баркодинг та моніторинг актуального стану розповсюдження підвидів / порід медоносної бджоли та інших комах на території України. Шляхом анкетування бджолярів та лабораторного експерименту ідентифіковано чинники, які негативно впливають на життєдіяльність та біорізноманіття комах-запилювачів у природніх умовах та розроблено методи корекції цих впливів.

Спільно з відділом генетики клітинних популяцій члена-кореспондента НАН України проф. В. А. Кунаха (Інститут молекулярної біології і генетики НАН України) проводяться дослідження організації рДНК, генетичної мінливості та механізмів стійкості до екстремальних умов існування антарктичного злаку *Deschampsia antarctica* та високогірних видів роду *Gentiana* (Volkov et al. 2010; Ishchenko et al. 2018; Mel'nyk et al. 2020).

Другим напрямком наукової діяльності Р. А. Волкова, починаючи з 1990 року, є молекулярна фізіологія та біохімія абіотичного стресу та еволюція стресових генів. Найбільш відомими стали його дослідження стосовно регуляції відповіді рослинної клітини на тепловий стрес, які були виконані спільно з I. I. Панчук у кооперації із німецькими колегами. Було доведено, що протягом ранньої фази відповіді на тепловий стрес у клітині зростає рівень пероксиду водню, який є вторинним месенджером, необхідним для ефективної індукції транскрипції стресових генів. У свою чергу рівень пероксиду водню контролюється активністю каталаз та пероксидаз. Зокрема, вперше в світі було доведено, що ген аскорбат пероксидази 2 (*Arx2*) *Arabidopsis thaliana* є типовим геном теплового шоку, транскрипція якого практично відсутня за оптимальних умов культивування, але стрімко зростає за дії підвищених температур (Panchuk et al. 2002; Volkov et al. 2006). Ці роботи під керівництвом проф. I. I. Панчук і далі продовжуються на кафедрі молекулярної генетики та біотехнології Чернівецького університету.

Творчий доробок проф. Р. А. Волкова охоплює також нормативні лекційні курси «Молекулярна біологія», «Генетика», «Теорія еволюції», спецкурси «Молекулярна генетика та клітинна біологія», «Цитогенетичні основи видоутворення у рослин», «Генетика культурних рослин», «Молекулярна геноміка та регуляція експресії» та цикли лабораторних робіт, які він розробив під час роботи в університетах Чернівців та

Р. А. Волков (до 60-річчя від дня народження)

Тюбінгена. За роки своєї науково-педагогічної діяльності в Україні та Німеччині Р. А. Волков підготував 7 кандидатів наук та 2 докторів філософії за спеціальностями «Біохімія» та «Генетика», його вихованці успішно працюють у наукових установах України та Західної Європи.

Волков Роман Анатолійович — відомий в Україні та світі фахівець у галузі молекулярної біології та генетики. Він є членом Наукового комітету Національної ради України з питань розвитку науки та технологій (з 2019 р.), членом (2015–2019 рр.) та головою (з 2019 р.) секції «Біологія, біотехнологія та актуальні проблеми медичних наук» Наукової ради МОНУ, заступником голови експертної групи МОНУ з Державної атестації ЗВО в частині провадження ними наукової (науково-технічної) діяльності (з 2020 р.), міжнародним експертом Румунської Агенції із забезпечення якості вищої освіти (з 2021 р.), головою Чернівецького обласного відділення та членом президії Українського товариства генетиків та селекціонерів ім. М. І. Вавилова, членом редколегії кількох міжнародних та українських наукових журналів та двох спеціалізованих учених рад із захисту докторських та кандидатських дисертацій.

Р. А. Волков — автор близько 300 наукових праць, у тому числі — двох монографій та чисельних статей у високоцитованих міжнародних фахових виданнях, таких як «Plant Physiology», «Molecular Biology and Evolution», «Genetics», «Plant Molecular Biology», «Systematics and Biodiversity» та багатьох інших. У 2020 р. проф. Р. А. Волков був запрошений редактором тематичного випуску (колективної монографії) «Molecular Organization, Evolution, and Function of Ribosomal DNA», яка зараз формується на платформі міжнародного журналу *Frontiers in Plant Science* (<https://www.frontiersin.org/research-topics/14373/molecular-organization-evolution-and-function-of-ribosomal-dna>).

Зробити українську науку конкурентоспроможною на світовому рівні — цю мету Р. А. Волков завжди вважав своїм першим пріоритетом. На сьогодні створена та очолювана ним кафедра молекулярної генетики та біотехнології Чернівецького національного університету стала визнаним науковим центром, роботи якого добре відомі в Україні та за її межами (фото 3).



Фото 3. Кафедра молекулярної генетики та біотехнології Чернівецького національного університету, 2018 р.

На базі кафедри у 2015 р. відбулась X Міжнародна наукова конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів», а у 2019 році — Міжнародна науково-практична конференція

«Стале бджільництво в Україні», у роботі якої взяли участь науковців 8 країн світу (Yazlovytska et al. 2019).

Р. А. Волков приділяє значну увагу роботі з обдарованою студентською та учнівською молоддю. Він неодноразово був головою та членом журі обласних та Всеукраїнських етапів студентських та учнівських олімпіад та турнірів з біології. Під керівництвом Р. А. Волкова підготовлено три роботи, які зайняли 1–2 місця на Всеукраїнському конкурсі студентських наукових проектів.

За багаторічну плідну працю та вагомі досягнення Р. А. Волков неодноразово був відзначений подяками та грамотами Міністерства освіти і науки України, Чернівецької облдержадміністрації та Чернівецького міського голови. У 2020 році проф. Роману Волкову було присвоєно почесне звання «Заслужений діяч науки і техніки України». Нагороду власноруч вручав Президент України Володимир Зеленський у Мрамуровій залі Чернівецького національного університету.

Професор Р. А. Волков — принциповий викладач, енергійний та відповідальний співробітник, відкрита та доброзичлива людина, яка користується повагою колег та студентів.

Генетики, біотехнологи та молекулярні біологи України, колеги і друзі щиро вітають ювіляра і бажають йому довгих років життя, міцного здоров'я, щасливого творчого довголіття, подальших наукових звершень та наснаги, успіхів в усіх починаннях.

Хай здійсняться усі Ваші бажання та задуми, шановний Романе Анатолійовичу! Нехай і надалі Ваш шлях буде щедрим на ідеї, багатим на звершення нових задумів, благополучним прихильністю небес! З роси і води — на многії творчі і щедрі літа!

Перелік літератури

1. Borisjuk N. V., Davidjuk Y. M., Kostishin S. S., Miroshnichenko G. P. et al. Structural analysis of rDNA in the genus *Nicotiana*. *Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 35. P. 655–660. doi.org/10.1023/A:1005856618898
2. Borisjuk N. V., Kostyshin S. S., Volkov R. A., Miroshnichenko G. P. Ribosomal RNA gene organization in higher plants from *Nicotiana* genus. *Mol. Biol. (Moscow)*. 1989. Vol. 23 (4). P. 1067–1074.
3. Cherevatov O. V., Statna A. P., Volkov R. A. Novel structural subclass of *Lycaena tityrus* 5S ribosomal DNA. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukr.* 2012. Vol. 10(2). P. 202–207. [in Ukrainian] / Череватов О. В., Станна А. П., Волков Р. А. Новий структурний підклас 5S рибосомної ДНК *Lycaena tityrus*. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. 2012. Т. 10(2). С. 202–207.
4. Cherevatov O. V., Volkov R. A. Molecular organization of 5S rDNA of *Satyrus drias* (Lepidoptera). *Rep. Natl. Acad. Sci. Ukr.* 2011a. Vol. 1. P. 140–145 [in Ukrainian] / Череватов О. В., Волков Р. А. Молекулярна організація 5S рДНК *Satyrus drias* (Lepidoptera). *Доповіді Національної академії наук України*. 2011a. №1. С. 140–145.
5. Cherevatov O. V., Volkov R. A. Molecular organization of 5S ribosomal DNA of *Polyommatus icarus*. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukr.* 2010. Vol. 8(2). P. 271–278 [in Ukrainian] / Череватов О. В., Волков Р. А. Молекулярна організація 5S рибосомної ДНК *Polyommatus icarus*. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. 2010. Т. 8(2). С. 271–278.
6. Cherevatov O. V., Volkov R. A. Organization of 5S ribosomal DNA of *Melitaea trivia*. *Cytol. Genet.* 2011b. Vol. 45(2). P. 115–120. doi:10.3103/S0095452711020034
7. Grimm G. W., Schlee M., Komarova N. Y., Volkov R. A., Hemleben V. Low-level taxonomy and intrageneric evolutionary trends in higher plants. In: Endress PK, Lüttge U, Parthier B (eds) *From plant taxonomy to evolutionary biology. Nova Acta Leopoldina NF*. 2005. Vol. 92(342). Wissenschaftl. Verlagsges. mbH. Stuttgart. P. 129–145.
8. Ishchenko O. O., Bednarska O. I., Panchuk I. I. Application of 5S ribosomal DNA for molecular taxonomy of subtribe Loliinae (Poaceae). *Cytol. Genet.* 2021. Vol. 55(1). P. 10–18. doi:10.3103/S0095452721010096
9. Ishchenko O. O., Mel'nyk V. M., Parnikoza I. Y., Budzhak V. V. et al. Molecular organization of 5S ribosomal DNA and taxonomic status of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer (Poaceae). *Cytol. Genet.* 2020. Vol. 54(6). P. 505–513. doi: 10.3103/S0095452720060055
10. Ishchenko O. O., Panchuk I. I., Andreev I. O., Kunakh V. A. et al. Molecular organization of 5S ribosomal DNA of *Deschampsia antarctica*. *Cytol. Genet.* 2018. Vol. 52(6). P. 416–421. doi: 10.3103/S0095452718060105.
11. Komarova N. Y., Grabe T., Huigen D. J., Hemleben V. et al. Organization, differential expression and methylation of rDNA in artificial *Solanum* allopolyploids. *Plant Mol. Biol.* 2004. Vol. 56(3). P. 439–463. doi: 10.1007/s11103-004-4678-x.
12. Komarova N. Y., Grimm G. W., Hemleben V., Volkov R. A. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota*. *Plant Syst. Evol.* 2008. Vol. 276(1–2). P. 59–71. doi: 10.1007/s00606-008-0091-2.
13. Mel'nyk V. M., Andreev I. O., Myryuta G. Y., Shelyfist A. Y. et al. Молекулярна організація міжгенного спейсера 5S рДНК *Gentiana pneumonanthe* L. і *G. punctata* L. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine*. 2020. Vol. 18(1–2). P. 9–15. [in Ukrainian] / Мельник В. М., Андреев І. О., Мирюта Г. Ю., Шелифіст А. Є. та ін. Молекулярна

- організація міжгенного спейсера 5S рДНК *Gentiana pneumonanthe* L. і *G. punctata* L. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів*. 2020. Т. 18(1–2). С. 9–15. doi:10.7124/visnyk.utgis.18.1-2.1349.
14. Miroshnichenko G. P., Borissjuk N. V., Volkov R. A., Gleba Ju. Ju. Les sequences repetitives des ADN chez *Arabidopsis thaliana*, *Brassica campestris* et leur hybride somatique, *Arabidobrassica*. *Arabidopsis Information Service*. 1988. No 26. P. 15–28.
 15. Miroshnichenko G. P., Borisjuk N. V., Volkov R. A. Organization of rDNA repeat units in the Solanaceae sexual and parasexual hybrids. *Biochemistry (Moscow)*. 1989. Vol. 54. P. 669–675.
 16. Miroshnichenko G. P., Volkov R. A. Formation of parasexual hybrids between *Arabidopsis thaliana* and *Brassica campestris* can be conditioned by similarity of their DNA. *Doklady Akademii Nauk SSSR*. 1984. Vol. 276 (2). P. 489–493 [In Russian] / Мирошніченко Г. П., Волков Р. А. Образование парасексуальных гибридов между *Arabidopsis thaliana* и *Brassica campestris* может быть обусловлено сходством их ДНК. *Докл. АН СССР*. 1984. Т. 276, № 2. С. 489–493.
 17. Miroshnichenko G. P., Volkov R. A., Borisyuk N. V. Structure of the genomes of turnip (*Brassica campestris*), *Arabidopsis thaliana*, and their somatic hybrid. *Biochemistry (Moscow)*. 1986. Vol. 51 (1). P. 84–94.
 18. Panchuk I. I., Volkov R. A., Schöffl F. Heat Stress- and HSF-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2002. Vol. 129. P. 838–853. doi:10.1104/pp.001362.
 19. Roshka N. M., Cherevatov O. V., Volkov R. A. Molecular organization and polymorphism of 5S rDNA in Carpathian bees. *Cytol. Genet.* 2021. Vol. 55 (5). P. 405–413. doi: 10.3103/S0095452721050108.
 20. Rusak O. O., Petrashchuk V. I., Panchuk I. I., Volkov R. A. Molecular organization of 5S rDNA in two Ukrainian populations of sycamore (*Acer pseudoplatanus*). *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine*. 2016. Vol. 14(2). P. 216–220. [In Ukrainian] / Русак О. О., Петрашчук В. І., Панчук І. І., Волков Р. А. Молекулярна організація 5S рДНК двох українських популяцій явора (*Acer pseudoplatanus*). *Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів*. 2016. Т. 14 (2). С. 216–220. doi:10.7124/visnyk.utgis.14.2.691.
 21. Shelyfist A. Y., Tynkevich Y. O., Volkov R. A. Molecular organization of 5S rDNA of *Brunfelsia uniflora* (Pohl.) D. Don). *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine*. 2018. Vol. 16(1). P. 61–68. [In Ukrainian] / Шелифіст А. Є., Тинкевич Ю. О., Волков Р. А. Організація 5S рДНК *Brunfelsia uniflora*. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів*. 2018. Т. 16 (1). С. 61–68. doi:10.7124/visnyk.utgis.16.1.903.
 22. Tynkevich Y. O., Bushyla K. D., Volkov R. A. Organization of the 5S rDNA intergenic spacer of *Quercus rubra* L. and its relationship to the Ukrainian *Quercus* species. *Factors of experimental evolution of organisms*. 2020. Vol. 26. P. 125–131 [in Ukrainian] / Тинкевич Ю. О., Бушила К. Д., Волков Р. А. Організація міжгенного спейсера 5S рДНК *Quercus rubra* L. та його спорідненість з українськими видами роду *Quercus*. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2020. Т. 26. С. 125–131.
 23. Tynkevich Y. O., Nevelska A. O., Chorney I. I., Volkov R. A. Organization and variability of the 5S rDNA intergenic spacer of *Lathyrus venetus*. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine*. 2015. Vol. 13(1). P. 81–87. [in Ukrainian] / Тинкевич Ю. О., Невельська А. О., Чорней І. І., Волков Р. А. Організація та мінливість міжгенного спейсера 5S рДНК *Lathyrus venetus*. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів*. 2015. Т. 13(1). С. 81–87.
 24. Tynkevich Y. O., Volkov R. A. 5S ribosomal DNA of distantly related *Quercus* species: Molecular organization and taxonomic application. *Cytol. Genet.* 2019. Vol. 53(6). P. 459–466. doi: 10.3103/S0095452719060100
 25. Tynkevich Y. O., Volkov R. A. Novel structural class of 5S rDNA of *Rosa wichurana* Crep. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 2014. No 5. P. 143–148 [In Ukrainian] / Тинкевич Ю. О., Волков Р. А. Новий структурний клас 5S рДНК *Rosa wichurana* Среп. *Доповіді Національної академії наук України*. 2014b. № 5. С. 143–148. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/87715>
 26. Tynkevich Y. O., Volkov R. A. Structural organization of 5S ribosomal DNA in *Rosa rugosa*. *Cytol. Genet.* 2014a. Vol. 48(1). P. 1–6. doi: 10.3103/S0095452714010095.
 27. Volkov R., Kostishin S., Ehrendorfer E., Schweizer D. Molecular organization and evolution of the external transcribed rDNA spacer region in two diploid relatives of *Nicotiana tabacum* (Solanaceae). *Plant Syst. Evol.* 1996. Vol. 201(1–4). P. 117–129. doi: 10.1007/Bf00989055.
 28. Volkov R. A., Bachmair A., Panchuk I. I., Kostyshyn S. S. et al. 25S-18S rDNA intergenic spacer of *Nicotiana sylvestris* (Solanaceae): primary and secondary structure analysis. *Plant Syst. Evol.* 1999a. Vol. 218(1–2). P. 89–97. doi: 10.1007/bf01087037
 29. Volkov R. A., Borisjuk N. V., Kostishin S. S., Panchuk I. I. Variability of rRNA genes in *Nicotiana* correlates with the chromosome reconstruction. *Mol. Biol. (Moscow)*. 1991. Vol. 25. P. 442–450.
 30. Volkov R. A., Borisjuk N. V., Panchuk I. I., Schweizer D., Hemleben V. Elimination and rearrangement of parental rDNA in the allotetraploid *Nicotiana tabacum*. *Mol. Biol. Evol.* 1999b. Vol. 16(3). P. 311–320. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026112.

31. Volkov R. A., Komarova N. Y., Hemleben V. Ribosomal DNA in plant hybrids: inheritance, rearrangement, expression. *System. Biodivers.* 2007. Vol. 5(3). P. 261–276. doi: 10.1017/S1477200007002447
32. Volkov R. A., Komarova N. Y., Panchuk I. I., Hemleben V. Molecular evolution of rDNA external transcribed spacer and phylogeny of sect. *Petota* (genus *Solanum*). *Mol. Phylogenetics Evol.* 2003. Vol. 29(2). P. 187–202. doi: 10.1016/s1055-7903(03)00092-7.
33. Volkov R. A., Kozeretska I. A., Kyryachenko S. S., Andreev I. O. et al. Molecular evolution and variability of ITS1–ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. *Polar Sci.* 2010. Vol. 4(3). P. 469–478. doi: 10.1016/j.polar.2010.04.011
34. Volkov R. A., Medina F.J., Zentgraf U., Hemleben V. “Molecular cell biology: Organization and molecular evolution of rDNA, nucleolar dominance and nucleolus structure” in *Progress in Botany*, 2004. Vol. 65, eds. Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W., Murata, J. (Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag). P. 106–146.
35. Volkov R. A., Panchuk I. I., Borisjuk N. V., Maluszynska J. et al. Evolutional dynamics of 45S and 5S ribosomal DNA in ancient allohexaploid *Atropa belladonna*. *BMC Plant Biol.* 2017. Vol. 17(21). P. 1–24. doi: 10.1186/s12870-017-0978-6
36. Volkov R. A., Panchuk I. I., Mullineaux P. M., Schöffl F. Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 2006. Vol. 61. P. 733–746. doi:10.1007/s11103-006-0045-4
37. Volkov R. A., Zanke C., Panchuk I. I., Hemleben V. Molecular evolution of 5S rDNA of *Solanum* species (sect. *Petota*): application for molecular phylogeny and breeding. *Theor. Appl. Genet.* 2001. Vol. 103. P. 1273–1282. doi: 10.1007/s001220100670.
38. Vozárová R., Herklotz V., Kovarik A., Tynkevich Y. O. et al. Ancient origin of two 5S rDNA families dominating in the genus *Rosa* and their behavior in the canina-type meiosis. *Frontiers Plant Sci.* 2021. 12. P. 343. doi:10.3389/fpls.2021.643548
39. Yazlovytska L. S., Tymochko L. I., Fedoryak M. M., Volkov R. A. I International Conference on Sustainable Beekeeping in Ukraine. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine.* 2019. Vol. 17(2). P. 227–231. [in Ukrainian] / Язловицька Л. С., Тимочко Л. І., Федоряк М. М., Волков Р. А. I Міжнародна науково-практична конференція «Стале бджільництво в Україні». *Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів.* 2019. Т. 17(2). С. 227–231. <http://utgis.org.ua/journals/index.php/VisnykUTGiS/article/view/1228>