

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
РСФСР
ГОРЬКОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. Н.И. ЛОБАЧЕВСКОГО

№5017-886

УДК: 581.1.03

Т.А.Утенкова, Е.М.Волский, В.Г.Сидоркин, С.Д.Кутис,
В.Н.Селянов.

Влияние искусственной атмосферы с инертными газами на
некоторые анатомо - физиологические параметры культивиро-
ванных каллусной ткани табака.

Горький - 1986

Развитие науки и техники ставит перед исследователями комплекс новых и сложных задач, в частности, проблему необходимости длительного пребывания человека в ограниченном пространстве в условиях искусственной газовой атмосферы, например, при освоении континентального шельфа. Это сопряжено с преодолением ряда негативных последствий воздействия на организм ИГС (искусственной газовой смеси), и данная проблема неразрывно связана с изучением патогенных и адаптационных реакций биосистем на эти воздействия, исследованием механизмов их возникновения, способов корректировки и реактивации функций.

Культура тканей привлекает все более широкое внимание исследователей, занимающихся различными теоретическими и практическими вопросами физиологии и биохимии организмов как в условиях нормы, так и при воздействии на них неблагоприятных факторов внешней среды. По мнению специалистов / 1,2,3 / клеточные культуры наиболее чутко реагируют на эти факторы и в силу указанных причин их охотно используют в качестве подходящей модели.

Фактор исключения азота воздуха из среды обитания живых организмов и замена его эквивалентным количеством инертных газов является одной из экстремальных ситуаций, в которую попадает биообъект. Для решения ряда вопросов в аспекте данной проблемы в качестве объекта исследования нами выбрана культура каллусной ткани высших растений. В работе, выполненной ранее на аналогичном объекте, было показано, что при развитии каллусов в безазотной ИГС изменяются некоторые ферменты энергетического метаболизма — суммарные дегидрогеназы и изоцитратдегидрогеназа / 4 /. В настоящей статье приведены сведения об изменении в

С.И.НТИ, 1986 г.

искусственной атмосфере с инертными газами таких интегративных показателей метаболических процессов, как эффективность роста ткани и митотическая активность клеточного пула.

Методика исследования.

Объектом исследования служила культура каллусной ткани табака сорта Самсун. Эксперименты поставлены в зимний период - в январе. Кусочки ткани взвешивали в миниатюрных стерильных чашках Петри и высаживали в широкогорлые пробирки емкостью 100 мл с двумя отростками (входным и выходным), содержащие по 30 мл агаровой питательной среды. В состав среды входили минеральные соли по Мурасиге-Скугу / 20 /, 2,4-дихлорфеноксикусусная кислота (0,2 мг/л), кинетин (0,1 мг/л), гидролизат казеина (0,5 г/л), сахароза (30 г/л), витамины по Уайту /17/. Пробирки герметизировали и через входной отросток и вакуумный шланг каждый из сосудов соединяли с разделителем потоков газов, обеспечивающим одинаковую подачу газа во все пробирки, а через выходной - с барбатером (водным затвором). Между пробиркой и шлангом со стороны каждого отростка помещали угольный фильтр. Все элементы системы стерилизовали, а работу по ее сборке и посеву материала выполняли с соблюдением асептики.

Через сосуды с контрольными каллусами в течение всего периода инкубации материала пропускали воздух, в который добавляли CO_2 в количестве 5 об.%, а через опытные - аргонокислородную смесь (O_2 -19, А-76, CO_2 -5 об.%). Добавление углекислоты к используемым газам обусловлено потребностью гетеротрофной ткани в этом компоненте /5/. Скорость протока воздуха и аргонокислородной смеси составляла 0,3 л/ч. Газы как для опытного канала системы, так и контрольного, готовили в баллонах, а анализ получаемой ИГС проводили на газовом хроматографе "Цвет" -104.

5014-86

По мере роста и развития каллусов сосуды от системы от соединяли (через 6, 12, 18, 24 суток от начала высева) и материал использовали для анализа. Изучали прирост биомассы ткани за период культивирования, который выражали через ростовой индекс (РИ). РИ определяли как разность между конечной массой каллуса через определенный интервал времени (W_t) и исходной массой того же кусочка перед началом его выращивания (W_0), отнесенную к исходной массе (W_0). При этом такой фактор, как исходная абсолютная масса каллусов перед началом культивирования не оказывала влияния на показатель прироста массы (РИ - относительная величина).

Образцы для подсчета количества клеток в каллусах готовили по методу Брауна /18/, а для ускорения макерации исследуемую ткань с хромовым ангидридом выдерживали при 60°С в течение 20 минут /6/. Клетки подсчитывали в камере Фукса - Розенталя и их число расчитывали на 1 г сырой массы ткани. Сырую массу одной клетки определяли как частное от деления массы кусочка каллуса определенного возраста на количество клеток в этом кусочке. Для определения митотического индекса (число клеток в состоянии митоза на 1000 клеток) готовили давленные препараты ткани и окрашивали ацеторсенином /7/.

Результаты исследований были подвергнуты статистическому анализу с применением t - критерия Стьюдента.

Результаты исследования.

В табл. I содержатся сведения сравнительного плана о приросте биомассы каллусов в контроле и опыте в соответствующие сроки развития культуры, а также дана характеристика этого параметра в динамике роста ткани.

Как видно из таблицы, ростовой индекс в условиях контроля рез-

50/1-86

ко увеличивается в возрасте от 6-ти до 12-ти суток и величина данного показателя 12-суточной культуры отличается от 6-суточной на + 857% ($P_2 < 0,01$). Этот параметр продолжает возрастать к 18-м суткам и достигает 6,3, что соответствует приросту биомассы на 1240 % по отношению к исходной (6-суточной) культуре. ($P_4 < 0,02$). В интервале от 12-ти до 18-ти суток масса каллусов возрастает незначительно и прирост этого показателя достигает лишь +40% ($P_6 < 0,05$).

Темпы роста массы каллусов в опыте отличаются от таковых в контроле. В интервале от 6-ти до 12-ти суток, в отличие от контроля, прирост биомассы отсутствует (РИ для обоих сроков равен 1,0), а в интервале от 12-ти до 18-ти суток - скачок прироста массы более выражен, чем в контроле и составляет +360% ($P_7 < 0,01$).

Сравнительный анализ исследуемого параметра в контроле и опыте в тканях одного и того же возраста показал следующее: в каллусах 6-суточного возраста в условиях опыта выявлена тенденция к увеличению РИ по отношению к контролю и эта разница достигала +112%, однако различие статистически недостоверно ($P_1 > 0,05$). Массы 12-ти суточных каллусов в опыте и контроле также различались, но это различие было инверсным: в условиях опыта было отмечено резкое уменьшение биомассы материала по сравнению с контролем и разница составила -77,8% при высокой степени достоверности ($P_1 < 0,02$). В более поздний период развития (18 суток) РИ в опыте продолжал оставаться ниже контрольного, но разница составляла меньшую величину (-27,0%) и была статистически незначимой ($P_1 > 0,2$).

5/17-86

Таким образом, изучение РИ позволило выявить, что при развитии каллусов табака в воздушной атмосфере происходит постоянный прирост биомассы в течение исследованного интервала времени от 6-ти до 18-ти суток, в то время как в опыте интенсивный скачок роста ткани наблюдался лишь в период с 12-ти до 18-ти суток. Вместе с тем необходимо отметить, что в опыте биомасса культуры ткани в возрасте 6-ти суток была несколько выше, чем в контроле, но прироста РИ в интервале от 6-ти до 12-ти суток в опыте не наблюдалось.

Результаты подсчета клеток в единице сырой массы ткани каллусов на разных фазах развития в опыте и контроле содежатся в таблице 2. Этот показатель не меняется в различные возрастные периоды ткани как в контроле, так и в опыте. Увеличение числа клеток в контроле в интервале от 12-ти до 24-х суток на +34,6 % было статистически недостоверным ($P_4 < 0,5$). Также несущественным оказалось отмеченное снижение этого показателя в опытной группе объектов в период от 12-ти до 24-х суток (P_3, P_5, P_7). Не обнаружено различие в количестве клеток в опыте по отношению к контролю ни в одном из исследованных возрастных периодов ткани ($P_1 > 0,5$). Уменьшение этого параметра в наиболее поздний возрастной период (24-е сутки) в опыте по отношению к контролю (-41,4%) было недостоверным ($P_1 > 0,2$).

Масса клетки (табл.3) в контроле в интервале от 12-ти до 18-ти суток роста ткани не меняется, в то время как в период от 18-ти до 24-х суток существенно снижается. Это различие составляет - 26,1 и 27,6 % по сравнению с предыдущими возрастами каллусов (12 и 18 суток) при $P_4 < 0,01$ и $P_6 < 0,05$. В опытной группе каллусов отмечена противоположная тенденция

3017.86

к изменению сырой массы клетки по мере старения ткани; статистически недостоверное возрастание этого показателя у 18-ти суточной культуры по сравнению с 12-ти суточной на + 19,5 % ($P_3 > 0,05$), значимое увеличение массы клетки к концу инкубации ткани на 31,5 % ($P_5 < 0,01$). Некоторое возрастание исследуемого параметра в опыте в интервале от 18-ти до 24-х суток (+10,0) было несущественным ($P_7 < 0,2$). Не выявлена разница в массе клетки в опыте по отношению к контролю каллусов 12-ти и 18-ти суточного возраста ($P_1 < 0,5$), в то время как на финальной стадии развития изучаемых объектов отмечено резкое возрастание исследуемого параметра (+70,0 %) с высокой степенью достоверности.

Таким образом, в культивируемых каллусах табака в воздушной атмосфере к концу инкубации масса клеток снижается, в то время как при инкубации их в аргонокислородной среде-возрастает. При этом перепад в показателях усредненной массы клеток в опыте и контроле в возрасте 24-х суток достигает высокого значения ($7,1 \times 10^{-7}$ г в контроле и $12,1 \times 10^{-7}$ г в опыте).

5014-66

Митотическая активность ткани, инкубированной в разных газовых средах, представлена в таблице 4. Как показывают данные, в контроле не наблюдалось статистически достоверных изменений митотической активности в течение пассажа, в то время как в опыте с 12-е по 18-е сутки наблюдалось резкое снижение митотической активности с большой степенью достоверности ($P_3 < 0,001$). На 24-е сутки митотическая активность несколько повысилась по сравнению с 18-ми сутками, оставаясь ниже митотической активности 12-ти суточной культуры. Анализ митотической активности сравниваемых вариантов не обнаружил статистически достоверных различий, хотя по усредненным данным митотическая

активность у 12-ти суточной культуры контрольного варианта выше, чем у опытного (+50 %), а у 18-ти суточной, напротив, значительно ниже контрольного (-82,6 %). Различие между контролем и опытом у 24-суточной культуры составило - 21,4 %.

Таким образом, представленные данные по митотической активности ткани, инкубированной в разных газовых средах, свидетельствуют о влиянии замены азота воздуха аргоном на динамику митотической активности в течение пассажа в опытном варианте эксперимента; в условиях контроля митотическая активность клеток внутри пассажа не менялась.

Обсуждение результатов исследования.

При обсуждении вопросов адаптации и устойчивости организма к неблагоприятным факторам внешней среды большое значение придается анализу ростового процесса как наиболее интегральному показателю. По изменениям ритма роста и развития можно судить о внутренней физиологической перестройке и эффективности приспособления растений к условиям среды./8/.

Анализируя данные эксперимента по характеру роста и развития ткани, экспонированной в атмосфере с аргоном и в воздухе, можно наблюдать достаточно четкую ростовую реакцию ткани на введение в газовую смесь аргона. Если в контроле имеет место последовательное увеличение ростового индекса в течение всего периода инкубации ткани, то в опыте после периода относительной стабильности биомассы в период 6-х - 12-х суток развития, этот показатель резко возрастает на 18-е сутки роста. Достоверные различия в накоплении биомассы в опыте по сравнению с контролем отмечено только у 12-ти суточной культуры. Сравнивая данные по приросту биомассы (табл. I) с митотической активностью ткани (табл. 4) можно обнаружить корреляцию между этими по-

5017-86

казателями у ткани, инкубированной в разных газовых средах: в атмосфере с аргоном при стабильной биомассе у 12-ти суточной культуры наблюдается наибольшая митотическая активность ткани. При резком достоверном падении митотической активности у 18-ти суточной культуры наблюдалось скачкообразное увеличение прироста биомассы, что свидетельствует о переходе ткани к растяжению. При экспозиции ткани в воздушной атмосфере аналогичные изменения ни в величине митотической активности, ни в накоплении биомассы не наблюдались. Вышеизложенное подтверждается результатами анализа сырой массы клеток ткани (табл. 3). Из табл. 3 видно, что сырая масса одной клетки 18-ти суточной и 24-х суточной культуры, инкубированной в атмосфера аргона, выше, чем у инкубированной в воздухе. Причем тенденция к увеличению массы клеток растет в течение всего периода инкубации в атмосфере с аргоном с 12-х по 24-е сутки. Выявленное увеличение массы одной клетки в конце пассивного периода в ткани, инкубированной в среде с аргоном, указывает на альтерацию в метаболизме, что может быть результатом изменения проницаемости мембран и водного обмена каллюсов. Таким образом, полученные экспериментальные данные свидетельствуют о наличии ростовой реакции культуры ткани на замену азота воздуха инертными газами и выражается в изменении динамики накопления биомассы и митотической активности ткани.

Сведения о влиянии аргона на растительный организм в специальной литературе практически полностью отсутствует. Имеется лишь замечание Д.Н. Финкельштейна /9/ без ссылки на авторов, о благоприятном действии аргона на рост растений. Что касается влияния замены азота воздуха аргоном на животный организм, то имеющиеся данные весьма противоречивы. В настоящее время теория, способная объяснить на клеточном уровне механизм реакции

5017-86

объекта на воздействие инертного газа, в частности аргона, еще не разработана. Существует гипотеза критического объема /I9/, согласно которой растворение индифферентного газа в гидрофобной области мембран вызывает ее расширение и при достижении критического объема (расширение этой области на 0,5-1 %) развивается клеточный наркоз. Предполагается, что расширение липидной части мембран ведет к нарушению ее связи с белками и к изменению ионной проницаемости, следствием чего может явиться модификация некоторых метаболических процессов. Изменения в липидном компоненте мембран, по-видимому, сопровождаются нарушением компартментации метаболитов и дискоординации метabolизма в целом /II/. Эти первичные изменения в мембранах могут привести к вторичным изменениям — торможению белкового синтеза /II/, увеличению концентрации фитогормонов ингибиторного характера, подавлению деления и растяжению клеток /I2/. Кроме того, имеются данные о возможности включения аргона в метаболизм клетки через образование клатратных соединений /I7/. Суммарным же отражением всех первичных физиологических нарушений и вторичных отклонений являются интегрирующие изменения важной функции растительного организма — прироста общей биомассы.

В литературе имеются данные об окислительно-восстановительной регуляции деления клеток /I3/. Факторы, нарушающие окислительно-восстановительный режим клетки, косвенно влияют на пролиферативную активность ткани. Аргон, растворяясь в липидной части мембран, может оказывать действие на активность встроенных в мембрану ферментов и, таким образом, изменять окислительно-восстановительный режим клетки и далее митотическую активность ткани. О важной роли состояния поверхностной мембраны в регуляции пролиферации клеток хорошо известно /I4/.

5017-87

II

Наблюдаемое резкое падение митотической активности в ткани в динамике ее развития в атмосфере с аргоном, возможно, является следствием изменения окислительного режима в клетке.

Подводя итог вышесказанному, можно констатировать, что замена азота воздуха инертными газами, в частности, аргоном, оказывает влияние на метаболизм растительной клетки *in vitro*. Вместе с тем, необходимо отметить, что обнаруженные изменения изученных параметров (митотическая активность, биомасса каллусов, масса клетки) нуждаются в дальнейшем углубленном исследовании. Особого интереса в этом плане заслуживает определение минимальной концентрации молекулярного азота в составе ИГС с инертными газами, при которой те или иные выявленные отклонения в изучаемой биосистеме нивелируются.

50017-88

Таблица I.

Прирост сырой массы каллусов (ростовой индекс) за период инкубации в воздухе + CO_2 (контроль) и аргонокислородной смеси + CO_2 (опыт).

| №/п | Возраст ткани после пересадки (сутки) | Ростовой индекс (РИ) $\left(\frac{W_1 - W_0}{W_0} \right)$ | | Отклонение иссле- дуемого параметра в опыте по отно- шению к контро- лю (%) | Достоверность различия иссле- дуемого парамет- ра (P_I) | | |
|-----|---|--|---|---|--|--|--|
| | | | | | | | |
| | | Контроль $M+m$ | Опыт $M+m$ | | | | |
| I. | 6 | 0,47±0,21 (4) | 1,00±0,14 (4) | + 112 | > 0,05 | | |
| 2. | 12 | 4,50±0,90 (3) | 1,00±0,17 (3) | - 77,8 | < 0,02 | | |
| 3. | 18 | 6,30±1,50 (3) | 4,60±0,70 (3) | - 27,0 | > 0,2 | | |
| | | $\pm 857\%^{xx}$ $P_2 < 0,01$ + 1240 % $P_4 < 0,02$ $P_6 < 0,05$ | 0 % $P_3 = 0$ + 360 % $P_5 < 0,01$ $P_7 < 0,01$ | | | | |

Примечание: x - число исследованных объектов; xx - отклонение исследуемого параметра в ткани различного возраста внутри контроля (P_2, P_4, P_6) и опыта (P_3, P_5, P_7) (%).

P_2, P_3 - достоверность различия исследуемого параметра в 12-суточной культуре по сравнению с 6-суточной (поз. 2 и 3) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_4, P_5 - достоверность различия исследуемого параметра в 18-суточной культуре по сравнению с 6-суточной (3 и 1) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_6, P_7 - достоверность различия исследуемого параметра в 18-суточной культуре по сравнению с 12-суточной (поз. 3 и 1) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

22.1.1980

Таблица 2.

Содержание клеток в ткани каллусов, инкубированных в воздухе + CO_2 (контроль) и аргонокислородной смеси + CO_2 (опыт).

| №/п | Возраст ткани после пересадки (сутки) | Количество клеток /г сырой массы ткани ($\times 10^5$) | | Отклонение иссле- дуемого параметра в опыте по отно- шению к контро- лю (%). | Достоверность различия иссле- дуемого парамет- ра (P_I). | | |
|-----|---|--|-----------------------|--|---|--|--|
| | | | | | | | |
| | | M+m | M+m | | | | |
| 1. | 12 | 10,4 \pm 3,3 (3) ^X | 10,0 \pm 2,6 (3) | - 3,9 | > 0,5 | | |
| 2. | 18 | 10,2 \pm 1,1 (3) | 9,1 \pm 1,6 (3) | - 10,8 | > 0,5 | | |
| 3. | 24 | 10,2 \pm 4,4 (3) | 8,2 \pm 2,5 (3) | - 41,4 | > 0,2 | | |
| | | -22 ^{XX} | - 9,0 % | | | | |
| | | $P_2 > 0,5$ | $P_3 > 0,5$ | | | | |
| | | +34,6 % | -18,0 % | | | | |
| | | $P_4 > 0,5$ | $P_5 > 0,5$ | | | | |
| | | +37,2 % | - 9,9 % | | | | |
| | | $P_6 < 0,5$ | $P_7 > 0,5$ | | | | |

Примечание: x - число исследованных объектов. xx - отклонение и исследуемого параметра в ткани различного возраста внутри контроля (P_2, P_4, P_6) и опыта (P_3, P_5, P_6) (%).

P_2, P_3 - достоверность различия исследуемого параметра в 18-суточной культуре по сравнению с 12 - суточной (поз.2 и I) в контролльном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_4, P_5 - достоверность различия исследуемого параметра в 24 - суточной культуре по сравнению с 12- суточной (поз.3 и I) в контролльном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_6, P_7 - достоверность различия исследуемого параметра в 24 - суточной культуре по сравнению с 18 - суточной (поз.3 и 2) в контролльном и опытном варианте эксперимента соответственно.

28/4/2005

5017-88

Таблица 3*

Сырая масса клетки ткани каллусов, инкубированных в воздухе + CO_2 (контроль) и аргонокислородной смеси + CO_2 (опыт).

| №/п | Возраст ткани после пересадки (сутки) | Масса клетки ($\times 10^{-7}$ г) | | Отклонение иссле- дуемого параметра в опыте по отно- шению к контро- лу (%) | Достоверность раз- личия исследу- емого параметра (P_I) | | |
|-----|---|---|--|---|--|--|--|
| | | Контроль | | | | | |
| | | М±m | М±m | | | | |
| 1. | 12 | 9,6±0,3 (3) ^x | 9,2±0,3 (3) | -4,2 | > 0,5 | | |
| 2. | 18 | 9,8±0,9 (3) | 11,0±0,6 (3) | +12,2 | > 0,5 | | |
| 3. | 24 | 7,1±0,2 (3) | 12,1±0,4 (3) | +70,0 | < 0,001 | | |
| | | +2,0 % ^{xx} $P_2 > 0,5$ -26,1 % $P_4 < 0,01$ -27,6 % $P_6 < 0,05$ | +19,5 % $P_3 > 0,05$ +31,5 % $P_5 < 0,01$ +10,1 % $P_7 < 0,2$ | | | | |

Примечание : x - число исследованных объектов. xx - отклонение исследуемого параметра в ткани

различного возраста внутри контроля (P_2, P_4, P_6) и опыта (P_3, P_5, P_7) (%).

P_2, P_3 - достоверность различия исследуемого параметра в 18-суточной культуре по сравнению с 1 - суточной (поз. I и 2) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_4, P_5 - достоверность различия исследуемого параметра в 24-суточной культуре по сравнению с 12-суточной (поз. 3 и 1) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_6, P_7 - достоверность различия исследуемого параметра в 24-суточной культуре по сравнению с 12-суточной (поз. 3 и 2) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

50/17-86

9817-86

Таблица 4.

Митотическая активность (количество митозов на 1000 клеток) культуры ткани табака, инкубированной в воздухе + CO_2 (контроль) и аргонокислородной смеси + CO_2 (опыт).

| № п/п | Возраст ткани после пересадки (сутки) | Митотический индекс | | Отклонение исследуемого параметра в опыте по отношению к контролю (%) | Достоверность различия исследуемого параметра (P_i) | | |
|----------|--|--|---|---|---|--|--|
| | | Контроль | | | | | |
| | | $M \pm m$ | $M \pm m$ | | | | |
| 1. | 12 | 1,8±0,8 (7) ^x | 2,7±0,2 (4) | + 50 | >0,5 | | |
| 2. | 18 | 2,3±1,1 (5) | 0,5±0,1 (3) | - 82,6 | >0,1 | | |
| 3. | 24 | 1,4±0,3 (8) | 1,1±0,2 (7) | - 21,4 | >0,5 | | |
| | | +27,7 ^{XX} $P_2 > 0,5$ -22,2 $P_4 < 0,5$ -39,1 $P_6 < 0,5$ | -85,1 $P_3 < 0,001$ -59,2 $P_5 < 0,01$ +175,0 $P_7 < 0,02$ | | | | |

Примечание: x - число исследованных объектов. xx - отклонение исследуемого параметра в ткани различного возраста внутри контроля (P_2, P_4, P_6) и опыта (P_3, P_5, P_7) (%)

P_2, P_3 - достоверность различия исследуемого параметра в 18-суточной культуре по сравнению с 12-суточной (поз. 2 и I) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_4, P_5 - достоверность различия исследуемого параметра у 24-суточной культуре по сравнению с 12-суточной (поз. 3 и I) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

P_6, P_7 - достоверность различия исследуемого параметра в 24-суточной культуре по сравнению с 18-суточной (поз. 3 и 2) в контрольном и опытном варианте эксперимента соответственно.

2017. 86

Литература.

1. Бутенко Р.Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре ткани растений. М., Наука, 1975, с. 51.
2. Калинин Ф.Л. Регуляция метаболизма растительной клетки. Киев, Наукова Думка, 1973, с. 224.
3. Сидоренко П.Г. Некоторые аспекты цитологических исследований культур тканей и клеток растений. В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. М., Наука, 1970, с. 169.
4. Утенкова Т.А., Волский Е.М., Сидоркин В.Г., Кутис С.Д., Иванова Н.В. Влияние искусственной атмосферы с инертными газами на активность дегидрогеназ культуры каллусной ткани кукурузы. (ВИНИТИ, № 2132, 1984-Деп.).
5. Липский А.Х., Черняк Н.Д. О необходимости CO_2 при глубинном культивировании клеток *Dioscorea deltoidea*. Физиология растений, 1983, т. 30, в. 4, с. 761.
6. Калинин Ф.Л., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев, Наукова Думка, 1980, -485с.
7. Паушева В.Г. Практикум по цитологии растений. М., Колос, 1970, -255с.
8. Брянцева З.Н. Азотный и фосфорный обмен кукурузы в связи с изменением интенсивности роста. В кн.: Физиологические механизмы адаптации растений. Новосибирск, Наука, 1973, ч. 2, с. 67.
9. Финкельштейн Д.Н. Инертные газы. М., Наука, -200с.
10. Зальцман Г.А., Кучук Г.А., Гургенидзе А.Г., Основы гипербарической физиологии. -Л., Медицина, 1979, -320с.
- II. Удовенко Г.В. Солнестойчивость культурных растений. М., 1977,

6014-86

1977, -216с.

12. Гайдамакина Л.Ф. Скорость деления и растяжения клеток корешков проростков в условиях засоления. Физиология растений, 1968, т.16, в.5, с.338-340.
13. Корзинников Ю.С. О месте окислительно-восстановительных процессов в регуляции митотического цикла. Усп.совр.биологии, 1974, т.78, в.5, с.201.
14. Белая М.Л. Модель регуляции клеточного деления. В кн.: Межсистемные взаимодействия при радиационном поражении. Пущино, 1978, с.49.
15. Эйдус Л.Х. Неспецифическая реакция клеток и радиочувствительность. М. 1977, -152с.
16. Murashige T., Scoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. - Physiol. plant., 1962, 15, N13, p.473 - 497.
17. White ph.R. Handbook of plant tissue culture. - Jagies Cambridge press, 1943, 4, p. 791-794.
18. Brown R., Risckless P.A. A new method for the study of cell division and cell extension with preliminary effect of temperature and nutrients. - Proc. Roy. Soc., 1949, 136, p.110 - 125.
19. Rinfret A.P., Doeble G.F. Physiological and biochemical effects and applications. - Helium and Rases Gases. 1961.

2017.86

ИМЕНІ ІМПЕРІАЛІСТИЧНОСТІ

- 22 -

Печатается в соответствии с решением Редакционно-издательского Совета Горьковского государственного университета от 3 июня 1986г.

В печать от 24.6.86

Тир. 1

Цена 2-20

Зак. 32792

Производственно-издательский комбинат ВНИТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403

2017-66