

#### IV. ИЗОЗИМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ

Т.С.Фадеева, Л.А.Лутова, О.Г.Козырева

#### РЕГЕНЕРАЦИЯ КАК МЕТОД АНАЛИЗА ФУНКЦИИ ГЕНА

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Для генетики в настоящее время изучение реализации признака так же необходимо, как и изучение наследования того или иного признака. Генетика развития – онтогенетика – и ставит задачу выявить закономерности реализации генотипа, пути и механизмы осуществления фенотипа. Однако генетика развития высших организмов еще стоит перед необходимостью разработки методов и моделей для изучения этих вопросов. Создаваемые модели должны быть адекватны задаче выявления действия генетических механизмов в индивидуальном развитии.

Экспериментальная ботаника, эмбриология, биология развития и другие области исследований ведут причинный анализ онтогенеза и несомненно обогащают биологию, в том числе и генетику, фактическим материалом и гипотезами. Однако методы этих исследований не всегда раскрывают связь генетического аппарата (гена) и реализующихся свойств и признаков.

Вопросы генетики развития более успешно решаются на микроорганизмах, где методы анализа закономерностей передачи и реализации генотипа близки между собой. Решение задач генетики развития на высших растениях усложняется спецификой их онтогенеза. Многоклеточность, программно-детерминированный морфогенез с последовательным органогенезом, структурная преемственность меристемы в онтогенезе, системная взаимозависимость как функций, так и структур, – все эти особенности создают сложности при разработке генетических моделей онтогенетики высших растений.

В литературе рассматривается вопрос о создании моделей для анализа онтогенеза у растений. Метод культуры растительных тканей обсуждается и используется как путь анализа морфогенеза и компетентности клеток (Бутенко, 1972). Однако сама по себе культура тканей не является моделью генетического анализа онтогенеза, хотя на ее основе могут быть разработаны такие модели. В качестве метода анализа действия гена предложено изучение генетически маркированных реципрокных гибридов (Schwartz, 1965). Для анализа реализации гена используются и специально созданные цитогенетические модели (McClintock, 1952). Важный раздел в онтогенетических

работах составляют цитофизиологические исследования по анализу регуляции генной активности политенных хромосом насекомых (Gall, Callan, 1962; Кикнадзе, 1972). Необходимость и возможность разработки моделей для генетики развития рассмотрены в обзорных статьях, эти проблемы явились предметом обсуждения на симпозиумах (Маркерт, Уршпрунг, 1973; Хвостова, 1972, и др.).

В настоящее время стоит задача разработки метода онтогенетики и создания модели для анализа действия гена в развитии. В качестве метода онтогенетики нами предложен и оценивается анализ реализации признака на провокационном фоне. Как провокационный фон использованы своеобразные условия роста тканей и органов - реализация признака в условиях "регенерации", осуществляемой при асептической культуре изолированных органов. Сравнительный анализ реализации признака (действие гена) у нормально развивающегося растения (контроль) и на провокационном фоне (при регенерации) и предложен нами как путь генетического анализа онтогенеза (Фадеева, Лутова, Агеева, 1973). В проведенном исследовании изучали биохимический признак "изозимный состав пероксидазы", который сравнительно оценивали у интактных проростков редиса и у изолированных семядолей, регенерирующих в условиях асептической культуры. Метод асептических культур изолированных семядолей редиса обеспечивал условия для регенерации и восстановительного морфогенеза и дал возможность анализировать изозимный состав пероксидазы на фоне регенерационных процессов.

Таким образом, в нашей работе сочеталось использование трех методов: физиологического - культура изолированных органов, биохимического - оценка признака изозимный состав пероксидазы и генетического метода, использование которого предшествовало использованию первых двух и было необходимо для создания системно подобранных генотипов - генетически маркированных инбредных линий, сортов и гибридов.

Метод культуры изолированных органов в настоящее время используется и в физиологии, и в генетике растений. Культура тканей редиса осуществлена была с использованием проростков для изучения корне- и каллусообразования (Carlson, 1953). С целью изучения особенностей регенерации как генетического признака нами был разработан прием культивирования изолированных семядолей; по характеру регенерационной способности при этом была показана внутривидовая изменчивость (Фадеева, Лутова, Козырева, 1974; Фадеева, Нарбут, Лутова, 1975).

По вопросу биохимии изоферментного состава пероксидазы были проведены исследования на японском редисе (Shimizu, Morita, 1966; Morita e.a., 1971, и др.), а также на линиях и сортах, используемых в нашей работе (Нарбут и др., 1974; Фадеева, Лутова, Агеева, 1975). Эти исследования обнаружили значительную внутривидовую изменчивость, а также внутривидовый (внутрисортовой) полиморфизм по изозимному составу пероксидазы. Изменение изозимного состава пероксидазы показано также при восстановительном морфогенезе и регенерации семядолей редиса (Фадеева, Лутова, Евстигнеева, 1975). Работы по изучению физиолого-биохимических изменений при регенерации выполнены были и на многих других растениях (Lipetz, 1970). Выяснено, что при ранении и в дальнейшем при регенерации происхо-

дит активация энзимов, связанных с дыханием (пероксидазы, фенолоксидазы, каталазы). При регенерации и восстановительном морфогенезе установлено изменение иммунологических свойств белка (Володарский, 1967), оценено соотношение гистонов и ДНК, ДНК и РНК (Kovacs, 1967; 1971).

Поскольку ранение и регенерация сопровождаются постоянно изменением клеточного метаболизма, то, следовательно, при этом происходит увеличение активности генов. Поэтому изучение клеточного метаболизма на фоне регенерационных процессов в сочетании с использованием генетических методов может способствовать получению новых данных о действии генов. С этой целью нами и проводился анализ реализации признака "изозимный состав пероксидазы" в условиях нормального онтогенеза и на провокационном фоне - регенерации и восстановительного морфогенеза на системно подобранных генотипах.

Материал и методы. В качестве исходного материала были взяты два сорта и 10 инбредных линий редиса (*Raphanus sativus* var. *radicola* Pers.). Сорта Вировский белый и Сакса различны по морфобиологическим свойствам; использованные инбредные линии (I<sub>7</sub>-I<sub>11</sub>) Петергофской генетической коллекции редиса (Нарбут, 1966) были выделены из этих сортов: Сакса (ЛС 337/24, ЛС-337/76, ЛС-337/25, ЛС-43/51) и Вировский белый (ЛВ-255, ЛВ-260кр., ЛВ-260б., ЛВ-269, ЛВ-53, ЛВ-265). Эти линии, так же как и сорта, различны по морфобиологии и регенерационной способности.

Опыты проводились по схеме, представленной на рис.1. Семена редиса стерилизовали (а), проращивали в асептических условиях на питательной среде (б) (Фадеева, Лутова, Козырева, 1974). У десятидневных проростков изолировали семядоли (в) и помещали их на питательную среду в чашку Петри (г). В процессе культивирования семядоли и происходящих в ней процессов заживления - "регенерации" (д) проводили биохимический анализ культивируемых семядолей и интактных проростков (е). Определяли один биохимический показатель - изоферментный спектр анионных пероксидаз. Состав пероксидаз в семядолях интактных проростков анализировали на 3, 7, 10, 30-й день после начала прорастания семян (ж). Состав пероксидаз в корнях определяли у 10-дневных проростков. У изолированных и культивируемых семядолей анализы проведены на 13, 17, 20, 25, 30-й день после начала культивирования семядолей. Спектры пероксидазы у каллусов и придаточных корней определяли на 30-й день культивирования.

Разделение изоферментов проводилось с помощью метода дискэлектрофореза в полиакриламидном геле. Использовали щелочную систему среднепористого геля концентрации 7,5%. Растворы готовили по известным в литературе прописям (Маурер, 1971; Сафонов, Сафонов, 1971). Для приготовления экстракта белка брали из 15-25 семядолей, которые центрифугировали 10-15 мин при 4000 *g*. Приготовленный супернатант разводили так, чтобы единица объема всех проб обладала одинаковой активностью пероксидазы. Определение активности вели по методу Фрика и Майерника (Fric, Majernic, 1964) с широкатехином в качестве субстрате. Электрофорез проводили в течение 2 ч при силе тока 2,5 мА на трубку. Для проявления участков геля, содержащих активную пероксидазу, использовали инкубационную среду следующего состава: 10 мл NH<sub>4</sub>Cl насыщенного, 10 мл 5% раствора ЭДТА, 90 мл на-

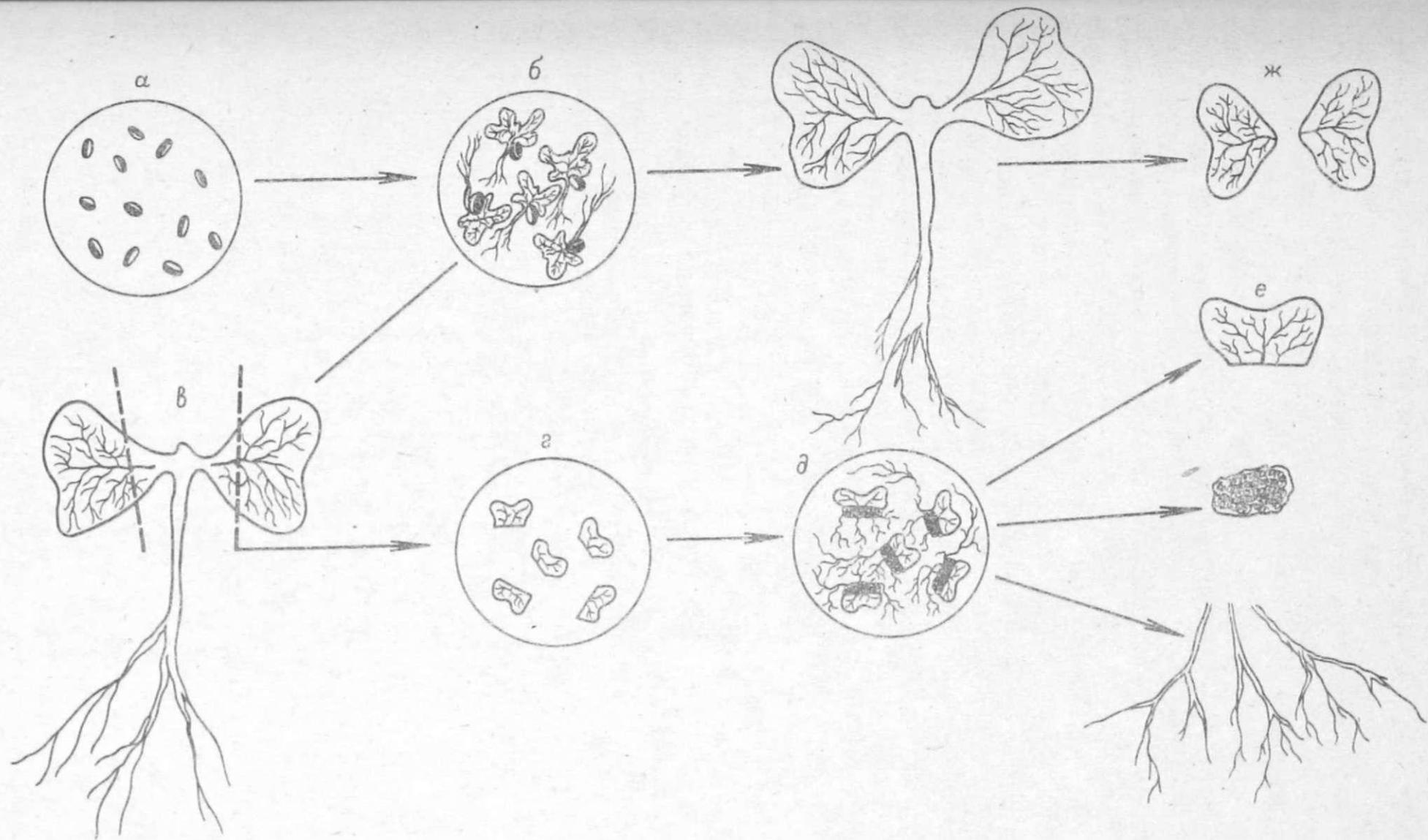


Рис.1. Схема проведения опыта.

**а** - стерилизация семян; **б** - проращивание семян; **в** - изоляция семядолей, **г, д** - культивирование семядолей; **е, ж** - части проростка и регенерата, анализируемые по изозимному спектру.

сыщенного бензидина, 0,5 мл 3% раствора  $H_2O_2$  (Рубин, Будилова, 1970). Данный метод позволяет получить спектр анионных пероксидаз.

**Результаты.** Электрофоретические спектры изозимного состава анионных пероксидаз у семян и изученных сортов и инбредных линий были весьма различными. Изоферментный спектр у изученных форм представлен был тремя фракциями: медленной ( $R_f = 0,07-0,08$ ), средней ( $R_f = 0,17-0,23$ ), быстрой ( $R_f = 0,42-0,45$ ).

Медленная фракция у всех сортов и линий включала 1-2 полосы, число полос этой фракции с возрастом проростка не менялось. Эта фракция в работе не анализировалась. Наибольшее разнообразие отмечено для средней фракции, где присутствовали постоянно 1-2 интенсивно окрашенные полосы. Наибольшее число полос в средней фракции (4) было у линии ЛВ-255, выделенной из сорта Вировский белый, и линии ЛС-337/25, выделенной из сорта Сакса. Наименьшее число полос в этой фракции (2) было у линии ЛВ-265, выделенной из сорта Вировский белый. Быстрые фракции характерны были только для сорта Вировский белый и выделенных из него линий ЛВ-260 кр. и ЛВ-260 (рис.2).

Сопоставление между собой изозимных спектров исходных сортов и выделенных из них линий дает основание заключить, что сорта по числу полос имели более богатый спектр, чем инбредные линии. Спектр сорта, как правило, имел все полосы, встречающиеся в спектре изозимов у выделенных из

Число полос в изозимном спектре пероксидазы редиса

| Форма     | 10-дневные проростки |      |            | 30-й день регенерации |      |   |               |      |           |   |
|-----------|----------------------|------|------------|-----------------------|------|---|---------------|------|-----------|---|
|           | семядоли             |      | корни      | семядоли              |      |   | кallус        |      | корни     |   |
|           | с.ф.                 | б.ф. |            | с.ф.                  | б.ф. | с | с.ф.          | б.ф. |           | с |
| Сакса     | 4                    | -    | 4          | 5                     | 3    | 8 | 5             | 2    | 7         | 4 |
| Вир.бел.  | 3                    | 2    | 3          | 5                     | 3    | 8 | 5             | 2    | 7         | 4 |
| ЛС-337/24 | 4                    | -    | 4          | 3                     | 2    | 5 | 4             | 2    | 6         | 3 |
| ЛС-337/25 | 3                    | -    | 3          | 5                     | 3    | 8 | 3             | 2    | 5         | 3 |
| ЛС-337/76 | 2                    | -    | 3          | 2                     | -    | 2 | 4             | 1    | 5         | 3 |
| ЛС-43/51  | 4                    | -    | 3          | 4                     | 2    | 6 | 4             | -    | 4         | 3 |
| ЛВ-269    | 3                    | -    | 3          | 2                     | 2    | 4 | Не исслед.    |      | Не образ. |   |
| ЛВ-255    | 4                    | -    | 4          | 4                     | 3    | 7 | Не образуются |      | 5         |   |
| ЛВ-260б.  | 3                    | 2    | 3          | 4                     | 3    | 7 | Не образуются |      |           |   |
| ЛВ-260кр. | 2                    | 2    | 3          | 4                     | 3    | 7 | 5             | 2    | 7         | 3 |
| ЛВ-265    | 2                    | -    | Не исслед. | 2                     | 3    | 5 | Не исслед.    |      |           |   |
| ЛВ-53     | 3                    | -    | 3          | 3                     | 3    | 6 | Не исслед.    |      | 3         |   |

**Примечание.** с.ф. - число полос в средней фракции; б.ф. - число полос в быстрой фракции.

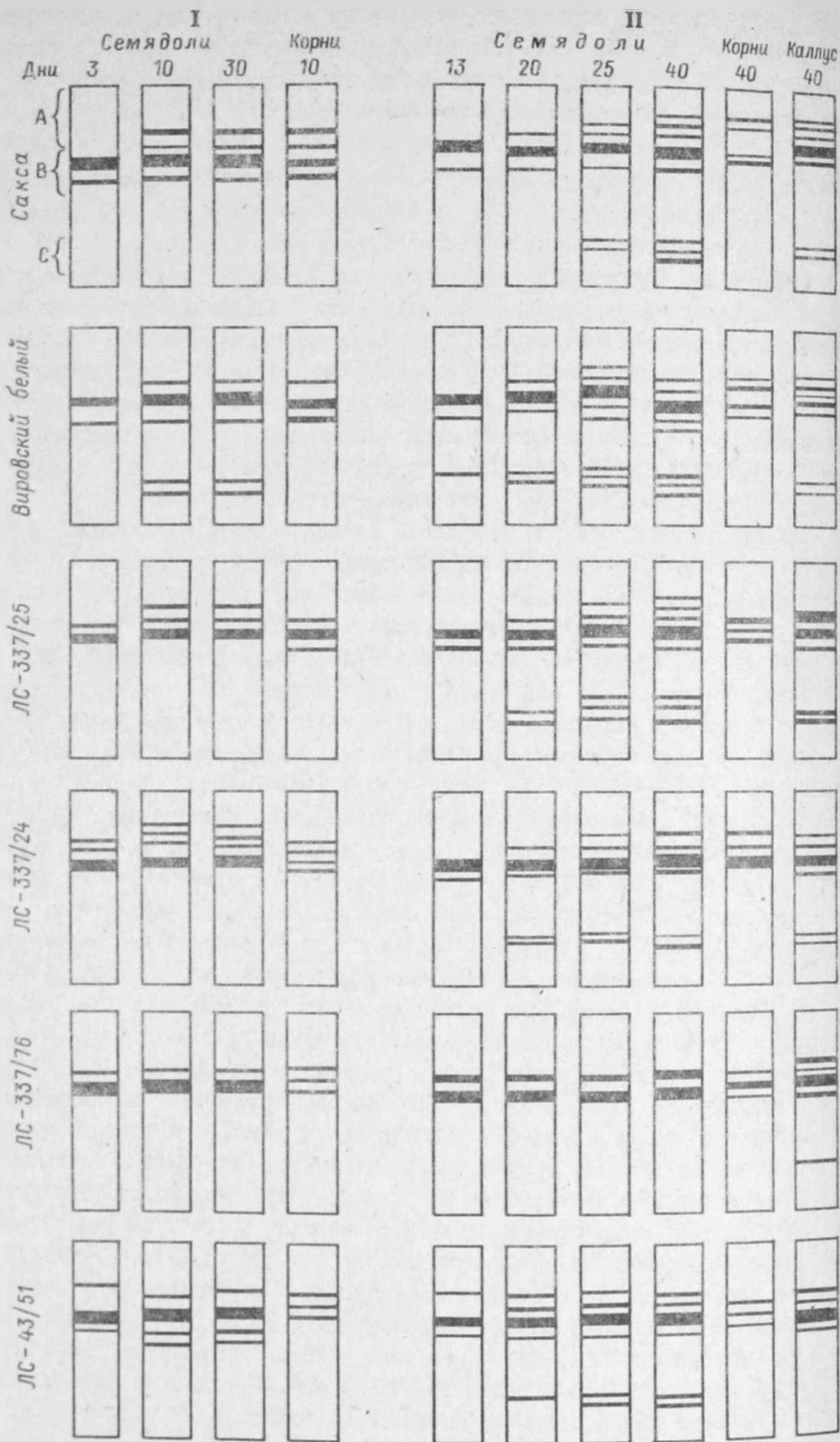
ного инбредных линий (таблица). Сорт Вировский имел спектр, представленный средней и быстрой фракцией. Эти же фракции встречались и в спектре выделенных из сорта линий: у двух линий имелись и быстрая и средняя фракции, четыре линии имели только среднюю фракцию с разным числом полос. У сорта Сакса и у всех выделенных линий в спектре имелись полосы только средней фракции. Изозимные спектры пероксидазы у изученных сортов и линий повторялись во всех проведенных опытах и являлись хорошими генетическими маркерами линий и сортов.

В процессе роста проростка в его семядолях, как показали анализы, изоферментный спектр пероксидазы изменялся. С возрастом проростка было отмечено обогащение изозимного состава, т.е. увеличение числа полос в спектре. Максимальное число полос появилось в спектре 10-дневных проростков, далее спектр оставался примерно тем же до 30-дневного возраста проростка (рис.2). Изменение числа полос изозимов в семядолях интактных проростков, происходящее до 10-го дня, согласуется с тем, что к 10-му дню семядоли у редиса достигают максимального размера.

Спектр пероксидазы анализировали одновременно у семядолей и у корней 10-дневного проростка. Сорта и инбредные линии по изозимному спектру пероксидаз корней значительно меньше отличались друг от друга, чем по спектру семядолей. В электрофореграммах корней отмечено только две фракции: медленная и средняя. Отличие между линиями и сортами наблюдали лишь в средней фракции. Сорт Вировский белый и большая часть линий имели в средней фракции 3 полосы. У сорта Сакса и одной инбредной линии ЛВ-255, выделенной из сорта Вировский белый, в этой зоне было четыре полосы (см. таблицу).

Вторым разделом работы было культивирование изолированных семядолей и анализ изозимного состава пероксидазы у эксплантантов на протяжении 30 дней. После изоляции семядолей и помещения их на питательную среду уже на второй день наблюдали изменение изозимного состава пероксидаз у этих семядолей, а именно, уменьшение числа полос. Это изменение изоферментного спектра пероксидаз происходило при ранении и в начале регенерации. Спектр изозимов в первые дни культивирования "обеднялся" и у сортов, и у инбредных линий за счет средней и быстрой фракций.

На 7-10-й день культивирования (возраст семядолей 17-20 дней) на раневой поверхности семядолей были заметны процессы заживления и образования каллуса и корней. Процессы регенерации и восстановительного морфогенеза связаны, очевидно, с активацией клеточного метаболизма в самой семядоле. В нашем опыте это обнаружено было по увеличению изозимного спектра пероксидазы у культивируемых семядолей, начиная с 10-15-го дня эксплантации. По мере увеличения срока культивирования происходило обогащение спектра изозимов за счет полос всех фракций. У сорта Сакса и выделенных инбредных линий появились даже несвойственные им в нормальном онтогенезе быстрые фракции (рис.2). Эта фракция содержала у большинства линий три полосы, а три линии (ЛС-337/24, ЛС-43/51, ЛВ-269) имели по две полосы. В средней фракции число полос увеличивалось. Однако у нескольких линий (ЛС-43/51, ЛВ-255, ЛС-337/25, ЛВ-53) средняя фракция оставалась неизменной.



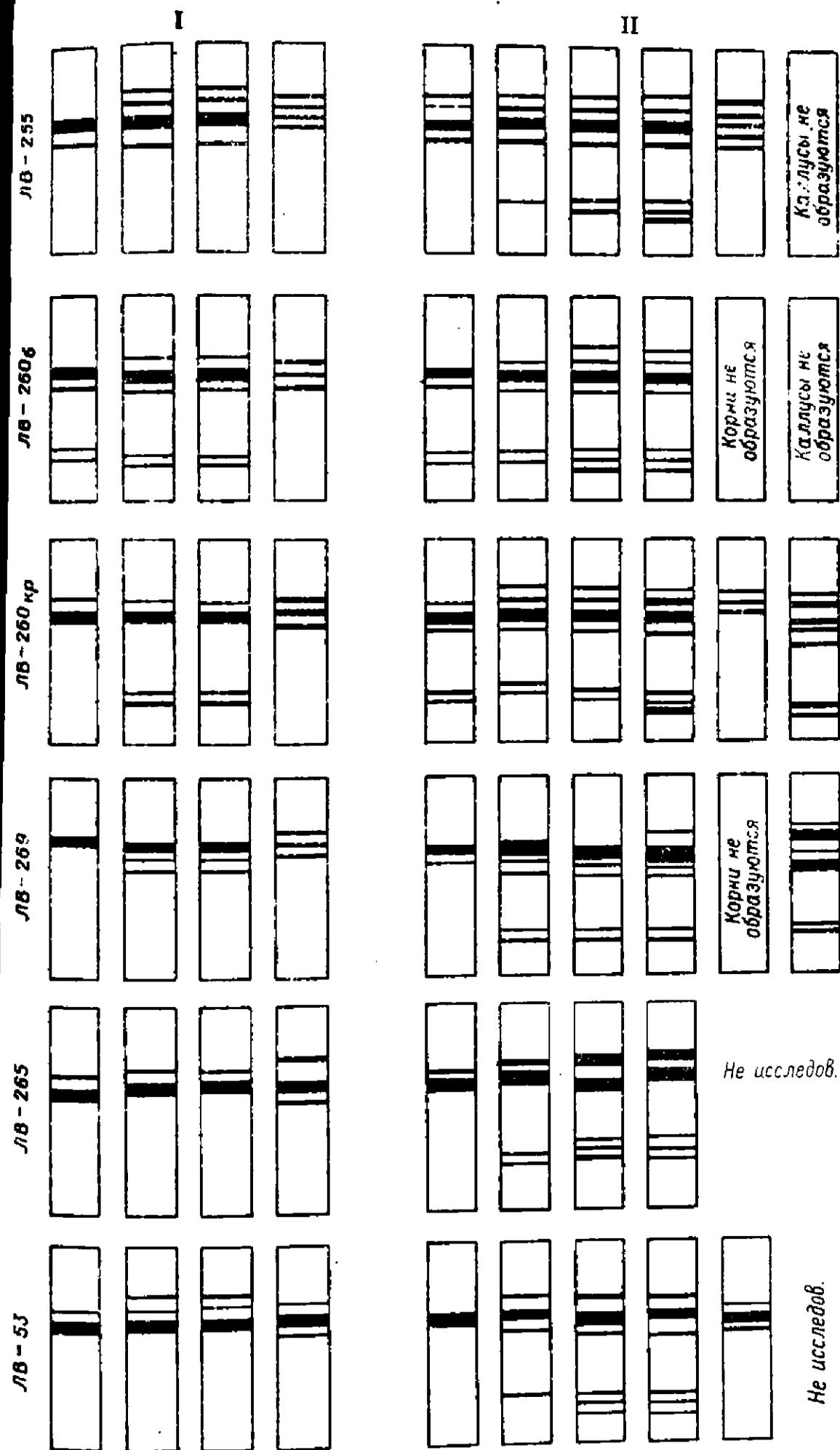


Рис. 2. Изменение изоферментного спектра анионных пероксидаз в проростках (I) и в эксплантированных семядолях (II) сортов и инбредных линий редиса.

A - медленная фракция; B - средняя фракция; C - быстрая фракция.

На 30-й день культивирования у семядолей всех сортов и почти всех линий зимограммы имели наиболее богатый, что важно подчеркнуть, сходный спектр пероксидаз. Исключение составляла линия ЛС-337/76, выделенная из сорта Сакса. Изозимный спектр анионных пероксидаз у этой линии не изменялся в процессе культивирования. Здесь отсутствовала и быстрая фракция, которая появлялась у всех изучаемых форм при эксплантации. У этой линии при эксплантации наблюдали лишь увеличение активности и интенсивности полос в средней зоне (2 полосы).

На 30-й день культивирования анализировали, кроме семядолей, образующиеся на семядоле каллус и корни. Изоферментные спектры этих органов отличались по числу и по интенсивности окраски полос. Наиболее богатый спектр имели культивируемые семядоли, близки к ним зимограммы каллусов. Зимограммы пероксидазы каллусов состояли из трех фракций. Быстрая фракция включала 1-2 полосы; эта фракция отсутствовала только у линии ЛС-43/51. Средняя фракция, так же как у эксплантированных семядолей, представлена была 4-5 полосами. Наиболее бедный спектр изозимов был у корней. Это соответствует и органоспецифичности интактного проростка, у которого изозимный спектр заметно беднее, чем у семядолей. В зимограмме корней присутствовали только медленная и средняя фракции, это соответствует спектру корней интактного проростка. Таким образом, на 30-й день культивирования выявлена органоспецифичность по изозимному спектру пероксидаз: семядоли и каллусы имели более богатые спектры, состоящие из трех фракций; в зимограмме корней отсутствовали быстрые фракции.

Итак, проведенными анализами установлено, что изоферментный спектр пероксидазы у эксплантированных семядолей при культивировании их на питательной агаризованной среде претерпевает закономерные изменения, проходящие при восстановительном морфогенезе.

Обсуждение. Изменение изозимного спектра анионных пероксидаз в процессе роста проростков редиса выразилось в увеличении числа изозимов вплоть до 10-го дня, т.е. того момента, когда семядоли достигали максимального размера и функционировали как фотосинтезирующий орган до появления настоящих листьев. Можно предположить, что онтогенетические изменения в составе изозимов отражают процесс активации генов, контролирующих синтез пероксидаз.

Предполагается, что в процессе развития организма в клетках его реализуется лишь незначительная часть генетических потенций, которыми обладает клетка. Свойства любой клетки многоклеточного организма отражают функционирование ее генов, а процесс дифференциации в генетическом плане осуществляется в результате последовательной активации только части генов.

Реализация признака "изозимный спектр пероксидазы" на каждом этапе формирования растения, в том числе и проростка, также является результатом определенного уровня активации части генов генотипа. После изоляции семядоли и переноса ее на питательную среду на 2-й день происходило изменение спектра, а именно - уменьшение числа полос изозимов. Возможно, что ранение и вслед за ним протекающие в семядолях процессы связаны с репрес-

сией генов, в том числе и тех, которые определяют синтез и активность пероксидаз.

На 7-10-й день после эксплантации и культивирования на питательной среде семядоли на ее раневой поверхности начинаются процессы заживления. После начала регенерации и восстановительного морфогенеза - возникновения каллуса и корней - в эксплантированных семядолях идет активация генов и соответственно клеточного метаболизма. В нашем опыте это было обнаружено по расширению изоферментного спектра пероксидаз. Возможно, это связано с происходящими в культивируемых органах вначале ингибированием генов, а затем и их активацией, что сопровождается отмеченным визуальным органогенезом - образованием корней, почек и каллусообразованием. Обогащение изозимного спектра эксплантанта при его культивировании, возможно, является результатом дерепрессии генов, которые при нормальном онтогенезе проростка в семядолях неактивны.

В течение онтогенеза в те или иные периоды активна лишь часть генов, а значительная часть зарепрессирована. При регенерации происходит их дерепрессия, сопровождающаяся увеличением их активности и изменением метаболизма. Как мы видели, при регенерации электрофореграммы пероксидазы сходны у сортов и инбредных линий. На 30-й день культивирования семядолей быстрая фракция зимограмм включала дополнительные полосы и состояла из 2-3 полос, в средней фракции также происходили изменения: увеличивалась интенсивность полос, у некоторых линий и сортов происходило обогащение спектра, и число полос в средней фракции достигало 5. Можно предполагать, что на фоне регенерации и восстановительного морфогенеза более полно раскрылись потенции генотипа и изучаемый признак реализовался с максимальной возможностью.

Таким образом, по реализации признака на провокационном фоне - фоне регенерации - можно оценить потенции генотипа, в данном случае запрограммированную в генотипе норму реакции по изозимному составу пероксидаз.

Сходство различных линий и сортов по изозимному составу пероксидаз на фоне регенерации свидетельствует о сходстве их по потенциям генотипа. Однако различия между ними по тому же признаку при нормальном онтогенезе говорят о разной "программе активности" у разных форм в течение онтогенеза. Отсюда вытекает предположение о том, что различия между некоторыми сортами и линиями по изучаемому признаку связаны не со структурными генами, а с "программой активности" генов, т.е. с регуляторными механизмами.

Следует обратить внимание на то, что среди исследованных имелись линии, отличающиеся от остальных и на фоне регенерации. Возможно, эти линии отличаются от других линий и сортов по структурным генам.

Итак, подводя итог обсуждения полученных данных, отметим следующее.

Во-первых, можно считать, что различия по изозимному составу между линиями и сортами являются генотипическими (мутационными) различиями (Фадеева, Нарбут, Лутова, 1975). Во-вторых, изменение изозимного состава пероксидаз в течение роста проростка можно рассматривать как запрограммированную в генотипе последовательность дерепрессии генов. В-третьих, обогащение спектра изозимов на фоне регенерации и приближение спектра

изозимов линий к спектру, характерному для исходного сорта, дает основание утверждать, что различие между линиями связано с мутациями не по структурным генам, а есть результат изменения регуляторных механизмов. Можно предполагать, что таким регуляторным механизмом у перекрестноопыляемого растения (редис) может быть сама по себе гомозиготность или гетерозиготность генотипа. В этом случае гомаллелизм инбредных линий ограничивает активность синтеза (генетический репрессор), тогда как гетероаллелизм по многим генам, присущий сортам-популяциям, обеспечивает оптимальный уровень синтеза с богатым изозимным составом фермента, т.е. обеспечивает наиболее полную реализацию потенций генотипа.

Регенерационные процессы (провокационный фон) индуцируют и гомозиготные генотипы, зарепрессированные гомозиготным состоянием, не свойственным перекрестноопыляющимся растениям, к более полной реализации потенций. Возможно, у редиса, как перекрестноопыляющегося растения, реализация генотипа идет успешнее при эволюционно сложившейся системе - при его гетерозиготности. У растений с этим типом опшления онтогенетический гомеостаз связан именно с гетерозиготностью генотипа.

Итак, изучение инбредных линий (мутантов) и сортов, различающихся по биохимическому признаку, на фоне регенерации дает возможность вести анализ механизмов реализации генотипа.

## В ы в о д ы

1. В качестве метода онтогенетики (изучения действия гена) предложен и оценен метод сравнительного анализа реализации признака у специально подобранных генотипов в условиях нормального онтогенеза и на провокационном фоне - фоне регенерации и восстановительного морфогенеза. Проведен анализ биохимического признака - изозимного состава пероксидазы у проростков редиса.

2. По изозимному составу анионных пероксидаз в семядолях интактных проростков редиса обнаружены различия между инбредными линиями и сортами. Показано, что линии имеют более бедный спектр изозимов, чем сорта в течение роста проростков до 10-го дня. Изменение спектра пероксидаз в онтогенезе выразилось в обогащении спектра.

3. Установлено изменение изозимного спектра анионных пероксидаз у изолированных семядолей в процессе их регенерации и восстановительного морфогенеза: в 30-дневном возрасте эксплантанты имели максимальное число полос в спектре изозимов и мало различались между собой.

4. Сходство между изученными формами на фоне регенерации и различия между ними при нормальном онтогенезе говорят о том, что регенерация способствует дерепрессии генов, а изученные по признаку изоферментный состав пероксидазы линии и сорта редиса различаются по регуляторным механизмам.

## S u m m a r y

The method of analysis of the pattern of peroxydase isozymes on the provocative phone (regenerative process) has been developed for the study of genetics of plant development. The work was carried out with the inbred lines of the genetic collections of radish. The intraspecific variability on the characteristic of "regenerative ability" has been demonstrated and spontaneous mutants are found which have different patterns of callus and root formation. The parallel analysis of peroxydase isozymes in radish has revealed the differences between the varieties and the inbred lines at different stages of dedifferentiation and restoring morphogenesis. The results are discussed in connection with the problem of gene action in development.

## У к а з а т е л ь л и т е р а т у р ы

- Б у т е н к о Р.Г. Культура тканей и клеток и биология развития растений. - В кн.: Проблемы генетики развития. М., 1972, с.272.
- В о л о д а р с к и й А.Д. Изучение специфики белкового обмена в процессе цитодифференцировок в культуре тканей растений. - В кн.: Рост и клеточная дифференцировка растений. М., 1967, с.169-177.
- В о й л о к о в А.В., Н а р б у т С.И. О разнообразии спектров анионных пероксидаз у межлинейных гибридов редиса. Краткое сообщение. - "Генетика", т.Х, № 5, 1974, с.160-162.
- М а р к е р т К., У р ш п р у н г Г. Генетика развития. М., 1973. 270с.
- К и к н а д з е И.И. Функциональная организация хромосом. Л., 1972. 315с.
- М а у р е р Г.Р. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М., 1971, 100с.
- Н а р б у т С.И. Генетическая коллекция инбредных линий редиса. - "Генетика", 1966, № 5, с.86-100.
- Н а р б у т С.И., В о й л о к о в А.В., М а х л и н а А.М. Изоферментные спектры пероксидазы у сортов и инбредных линий редиса. - "Вестн.Ленингр.ун-та. Сер. Генетика", 1974, № 15, с.125-130.
- Р у б и н Б.А., Б у д и л о в а В.Е. Об изоферментах пероксидазы в клубне картофеля. - "Докл.АН СССР", 1970, т.190, № 3, с.722-724.
- С а ф о н о в В.И., С а ф о н о в а М.П. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле. - В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971, с.113.
- Ф а д е е в а Т.С., Л у т о в а Л.А., А г е е в а Л.А. Изучение изоимного спектра пероксидазы при культивировании изолированных семядолей редиса. - II Всесоюз. симпозиум "Молекулярные механизмы генетических процессов: мутагенез и репарация. Тезисы докл.". М., 1973, с.22-23.

- Фадеева Т.С., Лутова Л.А., Агеева Л.А. Внутрипопуляционная изменчивость по признаку изоферментный состав пероксидазы у сортов и линий редиса. - "Генетика", 1975, № 11, с.15-21.
- Фадеева Т.С., Лутова Л.А., Евстигнеева Т.А. Регенерация и каллусообразование у растений как генетический признак. II. Эксплантация семядоли редиса и изменение в этом процессе изозимного спектра пероксидаз. - В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975, с. 58.
- Фадеева Т.С., Лутова Л.А., Козырева О.Г. Изучение процесса регенерации как генетического признака с использованием метода культуры изолированных органов.-В кн.: Исследования по генетике. Вып.5. Л., 1974, с.63-71.
- Фадеева Т.С., Нарбут С.И., Лутова Л.А. Регенерация и каллусообразование у растений как генетический признак. III. Изменчивость по признаку корне- и каллусообразования у изолированных семядолей редиса и морфобиологические особенности растения. - В кн.: Исследования по генетике. Вып.6. Л., 1975, с.
- Хвостова В.В. Мутации и ростовые вещества растений. - В кн.: Проблемы генетики развития. М., 1972, с.221-230.
- Carlson M.C. Root formation in isolated cotyledons of *Brassica napus* and *Raphanus sativus*. - "Amer. J. Bot.", Baltimore, 1953, vol.40, N 4, p.233-238.
- Fric F., Majernic O. A study of terminal Oxidases in Barley leaves infected with the obligate parasite *Erysiphe graminis* f. sp. *bordei* Marchal. - "Phytopatol. z.", 1964, vol.50, p.17.
- Gall J.C., Callan H.G.  $H^3$  - uridine incorporation in lampbrush chromosomes. - "Proc. Nat. Acad. Sci. USA", 1962, vol.48, N 4, p.562-570.
- Kovacs E.L. Genetic studies of organogenesis in tissue cultures of tumor forming interspecific hybrids of *Nicotiana*. - "Bot. Kozlem.", 1967, vol.54, N 4, p.237-246.
- Kovacs E.L. II. De novo NA and protein synthesis and the regulation problems on tumor forming Tobacco hybrids. - "Bot. Kozlem.", 1971, vol.58, N 4, p.187-195.
- Lipets I. Wound healing in higher plants. - "Int. Rev. Cytol.", 1970, vol.27, p.1-28.
- McClintock B. Chromosome organization and genic expression.- "Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.", 1952, vol.16, p.13-47.
- Morita J., Joshida C., Maeda J. Properties structures of peroxidase isoenzymes of Japanese radish. - "Agric. Biol. Chem.", 1971, vol.35, N 7, p.1074-1083.
- Schwartz D. Regulation of gene action in maize. - "Genetics today", 1965, 2, p.131-135.
- Shimizu K., Morita J. Studies on phytoperoxidase. Part 18. Composition of Japanese radish peroxidase. - "Adv. Biol. Chem.", 1966, vol.30, N 2, p.149-154.