

А.Ф. ПОПОВА, Г.Ф. ИВАНЕНКО

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
E-mail: afpopova@ukr.net

СТРУКТУРНЫЕ И ЦИТОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА *BRASSICA RAPA L.* В УСЛОВИЯХ КЛИНОСТАТИРОВАНИЯ



*Представлены результаты сравнительного анализа дифференциации зародышей и накопления в них запасных питательных веществ у растений *Brassica rapa*, выращенных в условиях медленного горизонтального клиностатирирования и лабораторного контроля. Показано значительное сходство этапов формирования зародышей и характера запасных питательных веществ в обоих вариантах. Выявлены различные случаи нарушений в процессе дифференциации семяночек и зародышей, а также статистически достоверные отличия в количестве накопленных запасных питательных веществ в клетках зародышей в условиях клиностатирирования по сравнению с лабораторным контролем.*

© А.Ф. ПОПОВА, Г.Ф. ИВАНЕНКО, 2010

Введение. Изучение репродуктивного развития растений в условиях микрогравитации* выявило определенные трудности в получении нормально сформированных семян. Хотя на сегодня «космические» семена получены у четырех видов однолетних высших растений (*Arabidopsis*, *Brassica*, *Triticum* и *Pisum*) [1–4], по ряду показателей они отличались от наземного контроля.

Так, количество сформированных в условиях микрогравитации семян, их размер и масса были меньшими, чем в наземном контроле. У пшеницы получено только 38 % от числа зерновок в наземном контроле, причем масса сформировавшихся в условиях микрогравитации семян была меньше контрольных [5, 6]. Общий вес семян *Brassica*, образовавшихся в условиях космического полета, был снижен на 35 % в сравнении с наземным контролем [3]. К сожалению, авторы не смогли проанализировать динамику накопления запасных питательных веществ в семенах ввиду отсутствия темпоральной фиксации растительного материала.

Исследования полного онтогенеза растений и получение полноценных семян в условиях космического полета являются достаточно актуальными с учетом возможностей использования высших растений как основных компонентов контролируемых экологических систем жизнеобеспечения (КЭСЖ) космонавтов (в качестве регенерантов воздуха и ценных витаминных и пищевых добавок). Такие исследования направлены на поиск нарушений, возникающих в процессе дифференцировки зародышей и/или динамики накопления и баланса запасных веществ в «космических» семенах.

Как свидетельствует накопленный опыт проведения экспериментов в условиях космического полета, использование комплекса методов анализа, эквивалентных запланированным исследованиям, в этих условиях существенным образом ограничено. Это касается как проведения темпоральной фиксации растительного материала, длительного его хранения, использования специфических фиксаторов, так и соблюдения температурного режима при спуске и доставке растительного материала в лабораторию. Поэтому для получения зародышей мы ис-

* Термин «микрогравитация» употребляется ввиду отсутствия на борту космических летательных аппаратов полной невесомости из-за работы оборудования.

пользовали модельные эксперименты с применением медленных клиноставов, позволяющих воссоздавать определенные эффекты микрогравитации [7], хотя при этом невозможно избавиться от скалярной составляющей гравитации.

Основной целью наших исследований был анализ последовательных стадий дифференциации зародышей в условиях симулированной микрогравитации с целью выявления этапов в развитии зародышей, наиболее поддающихся воздействию микрогравитации, а также выяснению особенностей аккумуляции запасных питательных веществ в семенах, сформированных в этих условиях.

Материал и методы. В качестве объекта исследования использовали растения *Brassica rapa* L. (форма *Astroplants*), как и в украинско-американском эксперименте (В-стик), что дает возможность проведения сравнительных исследований. Растения выращивали в культиваторах, которые устанавливали на медленные горизонтальные клиноставы. Использовали клиноставы со скоростью вращения 2 об/мин, так как принято считать, что именно при этом режиме вращения растений воссоздаются определенные эффекты микрогравитации. Рост растений в условиях клиноставирования осуществлялся в течение полного онтогенеза, начиная с момента посева семян и вплоть до формирования зрелых семян в стручках (рис. 1, а, б, см. вклейку в конце номера). Искусственное опыление и маркирование цветков для идентификации возраста зародышей, а также их фиксации для светооптических и цитохимических исследований проводили в соответствии с методикой, разработанной нами в совместном украинско-американском космическом эксперименте [8]. Растения выращивали при круглосуточном освещении ($250 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), как и в космическом эксперименте [8].

Для качественной оценки липидов в клетках зародышей использовали специфический фиксатор – смесь фиксатора Левитского и 2,5%-ного водного глютарового альдегида с последующей окраской срезов клеток зародыша нильским голубым. Перед фиксацией завязи и стручки, сформированные в обоих вариантах эксперимента, измеряли и препарировали с

целью изоляции семенных зачатков, зародышей и семян.

Полутонкие срезы семенных зачатков и зародышей, изготовленные с помощью ультрамикротомы МТ-ХЛ («RMR Instruments», США), окрашивали толуидиновым синим, исследовали и фотографировали в микроскопах Stemy-6 и Axioscope («Карл Цейс», Германия). Выявление запасных питательных веществ осуществляли цитохимическими методами: для идентификации полисахаридов использовали реакцию с Шифф-перiodной кислотой, белков – анилиновым черно-синим [8], липидов – суданом черным [9] на отдельных препаратах, а также последовательно на одном и том же препарате [10].

Результаты исследований и их обсуждение. Исследовали зародыши на разных стадиях их развития (глобулярной, сердцевидной, дифференцированного незрелого и зрелого зародышей), сформированные в результате искусственного опыления в условиях клиноставирования и лабораторного контроля. Особое внимание уделялось стадиям развития зародыша, когда начиналась дифференциация протодермы, семядолей и зародышевого корня.

Цитоэмбриологический анализ показал, что в контроле трехсуточные зародыши *B. rapa* состояли из многоклеточного собственно зародыша глобулярной формы и нитевидного однослойного суспензора (рис. 2, а, см. вклейку). На этой стадии в зародышах дифференцировалась протодерма и группа клеток гипофизиса, из которых в будущем развивались зародышевый корень с корневым чехликом. Как правило, отмечали значительное сходство темпов развития зародышей на ранних стадиях в условиях клиноставирования и контрольном варианте (рис. 2, а, в), хотя изредка в условиях клиноставирования на этой стадии наблюдали отдельные случаи изменения контуров оболочек клеток суспензоров, в частности, они приобретали извилистые профили, чего не отмечали в контрольном варианте.

В норме дифференциация, связанная с формированием бугорков будущих семядолей в 5–6-суточных зародышах, продолжалась, что придавало зародышу сердцевидную форму. Суспензор состоял обычно из 6–10 уплощенных клеток, расположенных в один ряд (рис. 2, б и

3, а, см. вклейку). Следует отметить, что крайняя клетка суспензора, примыкающая к микропиле, была значительно удлинена и имела зауженный конец (рис. 2, б). В условиях клиностаტიрования отмечали случаи округления апикальной клетки суспензора, размер которой был увеличен по сравнению с остальными его клетками. Иногда эта клетка делилась в поперечно-скошенном направлении, в результате чего суспензор приобретал булавовидную форму.

Значительное увеличение размеров семядолей как в контроле, так и при клиностаტიровании отмечали на 8–9-е сутки формирования зародышей, причем суспензор еще сохранялся на этой стадии. В дальнейшем у 10–12-суточных зародышей *B. rapa* происходило значительное увеличение семядолей и зародышевого корня, а также начинался их постепенный изгиб. Зародыши 15-суточного возраста имели зародышевый корень, гипокотиль, семядоли и точку роста, которая сформировалась в виде бугорка апикальной меристемы. Как для семядолей, так и для зародышевого корня было характерно наличие хорошо развитых проводящих пучков. В дальнейшем при созревании зародышей происходило увеличение их размера, которое сопровождалось ростом семядолей и зародышевого корня. Постепенно формировался изгиб оснований семядолей и зародышевого корня, вследствие чего зародыши приобретали С-подобную форму.

Сформированные зародыши *B. rapa* (рис. 4, а, см. вклейку) относятся к хлорофиллоносному типу с довольно высокой фотосинтетической активностью, что свойственно этому роду [11]. В основном выявляется сходство дифференциации зародышей *B. rapa* в условиях клиностаტიрования и лабораторного контроля. Однако отмечались случаи нарушений дифференциации зародышей в условиях клиностаტიрования (5–6%), что проявлялось чаще всего в развитии семядолей неправильной формы, когда последние формировали складки или имели нетипичную топографию (рис. 4, б, в). Иногда семядоли были лишены зеленой окраски вследствие отсутствия хлорофилла (рис. 4, г), что не свойственно контрольным зародышам (рис. 4, а). Кроме того, отмечали случаи отсутствия изгибов семядолей и зародышевого корня (рис. 4, д, е). Последние перфорировали

покровы семени и выходили наружу, тогда как в контроле зародышевый корень в загнутом виде располагался между плотно сложенными загнутыми семядолями зародыша (рис. 4, а).

Кроме того, в условиях клиностаტიрования выявляли нарушения и при развитии завязей, цветков и семяпочек, чаще всего в результате различных изгибов столбика, неравномерного или неполного срастания плодолистиков завязи (рис. 5, б, в, см. вклейку), вследствие чего семяпочки в дальнейшем погибали.

В результате проведенных цитохимических реакций проанализирована динамика аккумуляции запасных питательных веществ в клетках зародышей на разных стадиях их развития в контроле и при клиностаტიровании. Появление включений крахмалов в виде единичных зерен в пластидах и мелких липидных капель в цитоплазме отмечено в клетках гипофизиса и протодермы уже в трехсуточных зародышах обоих вариантов. Меристематические клетки собственно зародыша не содержали включений запасных веществ, что характерно для клеток в процессе их активного размножения. При клиностаტიровании скопления крахмальных зерен в значительных количествах выявлялись в пластидах эндосперма вокруг зародышей на глобулярной стадии (рис. 2, в), а также в клетках интегументов микропиллярной зоны (рис. 2, г). В контроле крахмальные зерна вокруг зародышей на этой стадии развития уже отсутствовали (рис. 2, а). Включения крахмала в клетках нуцеллуса в значительных количествах выявлялись в обоих вариантах.

На сердцевидной стадии развития зародышей в норме количество крахмальных зерен возрастало преимущественно в клетках гипофизиса, в среднем до $4,1 \pm 0,9$ штук на одну клетку. Дальнейший рост и дифференциация зародышей сопровождалась интенсивным накоплением полисахаридов как в клетках семядолей, так и зародышевого корня, достигая максимума в дифференцированных зародышах. Следует отметить также наличие значительного числа включений полисахаридов в клетках нуцеллуса и интегументов. Количество зерен крахмала несколько варьировало в клетках нуцеллуса, как и в клетках внешнего и внутреннего интегументов, в зависимости от стадии развития зародышей.

Выявлены различия по количеству зерен крахмала в клетках интегументов клиностадного и контрольного вариантов. На стадии шаровидных и сердцевидных зародышей наблюдали более высокое содержание зерен крахмала в клетках эпидермы и субэпидермальных слоев внешнего интегумента семяпочек клиностадного варианта ($15,9 \pm 1,3$ и $12,6 \pm 1,4$) по сравнению с лабораторным контролем ($12,1 \pm 1,2$ и $10,9 \pm 1,1$). В клетках внутреннего интегумента такие различия были незначительными (клиностагирование — $5,6 \pm 1,5$, лабораторный контроль — $5,1 \pm 1,3$). В эпидермальных клетках внешнего интегумента обоих вариантов, когда в зародышах уже начинали формироваться семядоли, отмечался еще достаточно высокий уровень аккумуляции крупных крахмальных зерен (контроль — $8,81 \pm 0,9$ и $7,65 \pm 0,6$ %, условия клиностагирования — $8,78 \pm 1,1$ и $7,56 \pm 0,7$ %). В клетках внутреннего интегумента отмечали значительно более мелкие зерна крахмала по сравнению с клетками внешнего интегумента.

Нами впервые с использованием судана черного выявлено наличие липидов в клетках нефиксированных зародышей на очень ранних стадиях их развития, начиная с трехсуточного возраста, в контрольном и клиностадном вариантах, причем липиды в виде очень мелких ка-

пель обнаруживали в клетках зародышей на глобулярной и сердцевидной стадиях формирования зародышей (рис. 3, а).

Содержание липидов в клетках молодых, недифференцированных зародышей контрольного и клиностадного вариантов было в основном подобным, и различия в количестве липидных капель на одну клетку были статистически недостоверными. По мере дифференцировки зародышей количество и размер липидных капель значительно увеличивались в обоих вариантах, что затрудняло их количественный учет и проведение сравнительных исследований, поэтому количественный анализ осуществляли с использованием полутонких срезов, обработанных осмием (рис. 3, б). Установлено, что статистически достоверные различия по количеству капель липидов выявляются между контрольным и клиностадным вариантами в клетках зародышей, начиная с 8–12-суточного возраста, причем их количество было более низким, особенно в центральной части семядолей зародышей, сформированных в условиях клиностагирования (таблица), тогда как в клетках эпидермального и субэпидермального слоев верхнего фронтального участка семядолей их содержание было сходным с контролем.

Качественная оценка липидов, проведенная с использованием специфического краси-

Количество капель липидов в клетках 12-суточных зародышей *B. rapa*

Участок семядоли	Горизонтальный клиностаг	Контроль	P	T
	$M \pm m$			
Фронтальный, верх				
эпидерма	$9,0 \pm 0,9$	$8,3 \pm 1,1$	0,63	0,63
субэпидерма	$6,85 \pm 0,9$	$6,3 \pm 1,3$	0,73	0,35
Фронтальный, низ				
эпидерма	$9,55 \pm 1,1$	$9,8 \pm 1,1$	0,87	0,16
субэпидерма	$7,75 \pm 0,8$	$10,85 \pm 1,6$	0,09	1,73
Центральный, верх				
эпидерма	$9,55 \pm 1,14$ *	$12,85 \pm 1,94$	0,15	1,46
субэпидерма	$8,60 \pm 0,81$ *	$14,0 \pm 2,26$	0,03 *	2,25
Центральный, низ				
эпидерма	$6,55 \pm 0,9$ *	$14,25 \pm 1,73$	0,0003 *	3,95
субэпидерма	$9,70 \pm 0,9$	$11,7 \pm 1,66$	0,29	1,06

* Разница достоверна при $P < 0,05$.

теля нильского голубого, подтвердила принадлежность липидов в клетках зародышей *B. rapa* к группе нейтральных липидов.

Почти параллельно с накоплением липидов и полисахаридов в клетках зародышей *B. rapa* синтезировались белковые включения в виде разного размера телец с глобоидами. Количество белковых телец увеличивалось по мере развития зародышей. Хотя локализация белковых телец в клетках дифференцированных зародышей клиностадного и контрольного вариантов была сходной, однако отмечалось уменьшение количества и размера белковых телец в клетках клиностазируемых зародышей по сравнению с контрольными.

Сравнительный электрофоретический анализ состава белков в зародышах *B. rapa* показал существование различий между исследуемыми вариантами, а именно появление новых белков 20 и 43 кД в клиностадном варианте, тогда как такие белки отсутствовали в лабораторном контроле [12]. Подтверждением нарушений белкового синтеза в условиях клиностагирования является также уменьшение уровня экспрессии $\delta 1$ -циклина в зародышах на ранних стадиях их формирования [13], что, вероятно, связано с угнетением транскрипционной активности генов и последующим блокированием синтеза некоторых белков клеточного цикла.

Таким образом, дифференциация зародышей *B. rapa* в условиях клиностагирования и лабораторного контроля осуществлялась в основном подобным образом. В то же время были выявлены определенные нарушения в процессе дифференциации зародышей, проявляющиеся в формировании атипичных семядолей и изменении топографии зародышевых корней и семядолей, что приводило к различиям в их размере. Изменения морфологии семядолей и их размера, возможно, может быть результатом нарушений пролиферации клеток. Как показано рядом авторов [14], одной из причин уменьшения общего веса семян, сформированных во время длительного эксперимента на станции «Мир», является уменьшение количества клеток в семядолях «космических» семян на 20 % по сравнению с наземным контролем.

Цитохимическими методами также зарегистрированы отличия в темпах аккумуляции

и утилизации запасных питательных веществ в процессе формирования семян *B. rapa* при клиностагировании. Так, выявлено наличие зерен крахмала в клетках эндосперма, окружающих трехсуточные зародыши, в отличие от контрольного варианта, а также значительные скопления их в клетках интегументов микропилярной зоны (на уровне зародыша) [15, 16]. Наличие крахмала в указанных клетках может быть результатом снижения трофики зародышей на ранних стадиях их развития в условиях клиностагирования по сравнению с контролем. В отдельных зародышах *B. rapa*, сформированных как при клиностагировании, так и в условиях космического полета [17], отмечали формирование извилистых контуров клеток суспензоров, возникающих, вероятно, в ответ на снижение трофики зародышей. Благодаря извилистым контурам клеток суспензоров, локализованных в зоне микропиле, увеличивалась поверхность контакта клеток зародыша с окружающей его питательной тканью — клетками эндосперма и интегументов, что, вероятно, способствовало усилению трофики зародышей.

Выявленное уменьшение белковых телец с более мелкими глобоидами в клетках семядолей клиностадного варианта, а также количества липидов, начиная с 9–12-суточного возраста зародышей, несомненно свидетельствует о влиянии условий клиностагирования, прежде всего, на белковый синтез. Подтверждением такого предположения, вероятно, могут служить данные об изменении белкового спектра опытных зародышей *B. rapa* [12] и экспрессии белков клеточного цикла [13], а также зарегистрированное уменьшение белка в «космических» семенах на 44 % по сравнению с наземным контролем [14].

Таким образом, сравнивая особенности развития и накопления запасных питательных веществ в клетках зародышей, полученных в условиях клиностагирования и микрогравитации, следует отметить наличие общих закономерностей. Так, сформированные в условиях клиностагирования зародыши несколько варьировали по размеру, но морфологически по степени дифференциации были в основном сходны с контрольными. Отсутствие значительных отклонений в дифференциации свойственно и «космическим» зародышам *B. rapa* [8],

хотя в них отмечали отклонения прежде всего в аккумуляции запасных веществ [18–20]. Так, клетки семядолей зародышей *B. rapa*, сформированных в космическом полете, содержали белковые тельца и липидные капли в меньшем количестве, причем последние имели более мелкие размеры по сравнению с клетками зародышей наземного контроля [19].

В клетках «космических» зародышей выявлялись еще зерна крахмала, тогда как в наземном контроле на этой стадии преобладали преимущественно белковые и липидные включения как основные запасные вещества семян масличных культур [17, 18]. По мнению авторов, сформированные в условиях космического полета зародыши *B. rapa* по степени и особенностям накопления в их клетках запасных питательных веществ являлись более молодыми по сравнению с наземным контролем [17, 19]. Количество липидов в них также было меньшим, в то время как зерна крахмала еще не полностью поддавались гидролизу.

Снижение синтеза белка в «космических» зародышах может быть результатом дефицита энергии, освобождающейся при деградации крахмальных зерен [21]. Одной из причин снижения накопления белка, как считают некоторые авторы [22, 23], могут быть также изменения газообмена в замкнутом объеме стручков в условиях микрогравитации, а именно недостаточное снабжение кислородом развивающихся зародышей внутри стручков и нарушения газовой конвекции [24]. Хотя нельзя исключать и изменения в условиях микрогравитации концентрации фитогормонов, влияющих, как известно [25], и на синтез липидов. В частности, авторы показали, что экзогенная обработка зародышей *B. napus* и *Linum usitatissimum* даже микромолярными концентрациями жасмоновой и абсцизовой кислот приводила к усилению синтеза и аккумуляции в клетках зародышей липидных капель, ассоциированных с белковыми тельцами [25].

Таким образом, результаты сравнительного анализа эмбриогенеза и процесса аккумуляции питательных веществ в зародышах и покровках семян *B. rapa* как в условиях клиностатирования, так и микрогравитации свидетельствуют о том, что именно отклонения в синтезе и накоплении питательных веществ могут быть

одной из основных причин формирования семян в условиях микрогравитации, которые по биометрическим характеристикам отличаются от семян наземного контроля.

Выводы. Установлено, что дифференциация зародышей *B. rapa* в условиях клиностатирования и лабораторного контроля проходит в основном сходным образом. Отмечены случаи нарушений процесса дифференциации как семядолей, так и зародышевых корней в зародышах *B. rapa* в условиях клиностатирования. Выявлены отклонения в аккумуляции и динамике запасных питательных веществ в клетках семядолей зародышей *B. rapa*, сформированных в условиях клиностатирования, что свидетельствует о гравизависимости некоторых синтетических процессов. Нарушения в синтезе и накоплении запасных питательных веществ в клетках зародышей могут быть одной из основных причин формирования семян в условиях микрогравитации, отличающихся по ряду характеристик от семян контрольного варианта.

A. Popova, G. Ivanenko

STRUCTURAL AND CYTOCHEMICAL ASPECTS OF *BRASSICA RAPA* EMBRYOGENESIS UNDER CLINOROTATION

The results of study of embryo development in *B. rapa* plants, as well as the rate and the character of nutrient substances accumulation in their cells under slow horizontal clinorotation and laboratory control are presented. Significant similarity of the peculiarities of embryo differentiation and character of nutrient substance accumulation in both variants was shown. The cases of different deviations during embryo differentiation, and rate and quantity of reserve nutrient substances in their cells are revealed under clinorotation compared to the laboratory control.

A.Ф. Попова, Г.Ф. Иваненко

СТРУКТУРНІ ТА ЦИТОХІМІЧНІ АСПЕКТИ ЕМБРІОГЕНЕЗУ *BRASSICA RAPA* L. В УМОВАХ КЛІНОСТАТУВАННЯ

Наведено результати порівняльного аналізу диференціації зародків та нагромадження в них запасних поживних речовин у рослин *Brassica rapa*, що вирощені в умовах повільного горизонтального клінонотування та лабораторного контролю. Показана значна подібність етапів формування зародків та характеру запасних поживних речовин в обох варіантах. Виявлено різні випадки порушень в процесі диференціації насінневих зачатків та зародків, а також статистично до-

стовірні відмінності у кількості нагромаджених запасних поживних речовин у клітинах зародків в умовах кліностагування у порівнянні з лабораторним контролем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Меркис А.И., Лауринавичюс Р.С. Полный цикл индивидуального развития растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Неунн. на борту орбитальной станции Салют-7 // Докл. АН СССР. — 1983. — **271**. — С. 509–512.
2. Левинских М.А., Сычев В., Дерендяева Т.А. и др. Анализ влияния факторов космического полета на рост и развитие суперкарликовой пшеницы при выращивании в оранжерее «Свет» // Авиакосм. и экол. медицина. — 1999. — **33**, № 2. — С. 37–41.
3. Musgrave M.E., Kuang A., Xiao Yi., Levinskikh M.A. Gravity-independence of seed-to-seed cycling // *Planta*. — 2000. — **210**, № 3. — P. 400–406.
4. Sychev V.N., Levinskikh M.A., Gostimsky S.A., Bingham G.E., Podolsky I.G. Spaceflight effects on consecutive generations of peas grown onboard the Russian segment of the International Space Station // *Acta Astronautica*. — 2007. — **60**. — P. 426–432.
5. Bingham G.E., Sychev V.N., Levinskikh M.A., Podolsky I.G. Final plant experiments on Mir provide second generation wheat and seeds // *Gravitat. and Space Biol. Bull.* — 1999. — **13**, № 1. — P. 48.
6. Левинских М.А., Сычев В.Н., Дерендяева Т.А. и др. Рост и развитие растений в ряду поколений в условиях космического полета в эксперименте «ОРАНЖЕРЕЯ-5» // Авиакосм. и экол. медицина. — 2001. — **35**, № 4. — С. 45–50.
7. Brown A.H., Chapman D.K., Heathcote D.G., Johnson A. Clinorotation is not always equivalent to weightlessness // *ASGSB Bull.* — 1993. — **7**, № 1. — P. 37.
8. Kuang A., Popova A., Xiao Y., Musgrave M.E. Pollination and embryo development in *Brassica rapa* L. in microgravity // *Intern. J. Plant. Sci.* — 2000. — **161**. — P. 203–211.
9. Пирс Э. Гистохимия. — М., 1976. — 725 с.
10. Bronner R. Simultaneous demonstration of lipids and starch in plant tissues // *Stain Technol.* — 1975. — **50**. — P. 1–4.
11. Eastmond P., Kolacna L., Rawsthorne S. Photosynthesis by developing embryos of oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *J. Exp. Bot.* — 1996. — **47**. — P. 1763–1769.
12. Sozinov I., Kozub N., Popova A. Protein patterns of the *Brassica rapa* ovules and seeds under altered gravity // *J. Gravit. Physiol.* — 2004. — **11**, № 2. — P. 217–218.
13. Артеменко О.А., Попова А.Ф. Экспрессия δ-циклинов на ранних стадиях развития зародышей *Brassica rapa* L. в условиях клиностагирования // Космична наука і технологія. — 2004. — **10**, № 5/6. — С. 211–214.
14. Kuang A., Xiao Y., McClure G., Musgrave M.E. Influence of microgravity on ultrastructure and storage reserves in seeds of *Brassica rapa* L. // *Ann. Bot.* — 2000. — **85**, № 6. — P. 851–859.
15. Popova A., Kononko A. The nutrient substance accumulation in *Brassica* ovules on early stage embryo development under altered gravity // *J. Gravit. Physiol.* — 2003. — **10**, № 1. — P. 33–34.
16. Popova A., Kononko A., Ivanenko G. Peculiarities of lipid accumulation in *Brassica rapa* L. embryos on different stages development under altered gravity // *J. Gravit. Physiol.* — 2004. — **11**, № 2. — P. 219–220.
17. Попова А., Масгрейв М., Куанг А. Развитие зародышей растений *Brassica rapa* L. в условиях микрогравитации // Цитология и генетика. — 2009. — **43**, № 3. — С. 21–26.
18. Popova A., Kuang A., Musgrave M.E. Histochemical research of the *Brassica rapa* L. seeds generated in microgravity condition // *Proc. Eur. Microscopy Congr.* — Pulla, 2003. — P. 145–146.
19. Kuang A., Popova A., McClure G., Musgrave M.E. Dynamics of storage reserve deposition during *Brassica rapa* L. pollen and seed development in microgravity // *Int. J. Plant Sci.* — 2004. — **166**, № 1. — P. 85–96.
20. Popova A., Musgrave M., Kuang A., Xiao J. Reserve nutrient substance accumulation in *Brassica rapa* L. seeds in microgravity conditions (STS-87) // *J. Gravitat. Physiol.* — 2002. — **9**, № 1. — P. 237–238.
21. Herman E.M., Larkins B.A. Protein storage bodies and vacuoles // *Plant Cell*. — 1999. — **11**. — P. 601–614.
22. Porterfield D.M., Kuang A., Smith P.J.S., Crispi M.L., Musgrave M.E. Oxygen-depleted zone inside reproductive structure of *Brassicaceae* implication for oxygen control of seed development // *Canad. J. Bot.* — 1999. — **77**, № 10. — P. 1439–1446.
23. Kuang A., Blasiak J., Chen S., Bingham G., Musgrave M.E. Modification of reserve deposition in wheat and *Brassica* seeds by syntetic atmospheres and microgravity // *Gravit. and Space Biol. Bull.* — 2006. — **19**(2). — P. 161–162.
24. Porterfield D.M., Musgrave M.E. Biological transport in microgravity and associated effects on plant metabolism // *Proc. 29th Ann. Inter. Gravit. Physiol. Meet.* — 2009. — P. 74.
25. Wilen R.W., Gijs J.H., Pearce D.W., Pharis R.P., Holbrook L.A., Moloney M.M. Effects of jasmonic acid on embryo-specific processes in *Brassica* and *Linum* oilseeds // *Plant Physiol.* — 1991. — **95**, № 2. — P. 399–405.

Поступила 10.03.09