

сообщения
объединенного
института
ядерных
исследований
Дубна

P19-91-59

Фомичева В.М.*, Заславский В.А.*, Говорун Р.Д.,
Данилов В.И.

ВЛИЯНИЕ ЭКРАНИРОВАНИЯ ГЕОМАГНИТНОГО ПОЛЯ
НА НЕКОТОРЫЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
ПОКАЗАТЕЛИ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ.

Динамика синтеза РНК и белков
в клетках корневой меристемы гороха,
чечевицы и льна

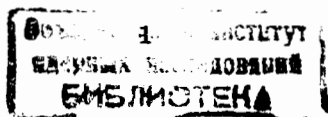
*Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР, Киев

В наших предыдущих исследованиях /1-3/ при феноменологических наблюдениях была показана чувствительность различных видов растений к условиям экранирования геомагнитного поля (ГМП) и установлено, что пролиферативная активность образовательных тканей является одним из сенсорных звеньев, свидетельствующих о его значимости для нормального развития растений. В первую очередь происходило статистически достоверное изменение в продолжительности пресинтетической фазы клеточного цикла, т.е. периода, в течение которого происходит интенсивных синтез РНК и белков. У некоторых видов растений регистрируется увеличение продолжительности и постсинтетического периода, во время которого, как известно, вновь усиливается продукция этих соединений. Поэтому в поисках возможных внутриклеточных ответных реакций логично сосредоточить внимание на процессах, доминирующих именно в этих фазах — синтезе РНК и белков.

Исходя из этого, была поставлена задача изучить динамику содержания суммарного количества РНК и белков в клетках различных зон корня гороха, чечевицы и льна на ранних этапах их онтогенеза (3-72ч.) в условиях естественных флуктуаций ГМП и при его экранировании по постоянной составляющей в 10^5 - 10^6 раз. Важным обстоятельством для проведения такого рода исследований являются также хорошо разработанные количественные цитохимические приемы определения РНК и белков методами микро- и цитофлуориметрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экранирование ГМП осуществлялось с помощью установки "Магнитный экран", подробно описанной ранее /2, 4/. Она обеспечивала снижение ГМП по постоянной составляющей примернов в 10^5 - 10^6 раз. В сравнительном исследовании влияния условий "магнитного вакуума" (МВ) и ГМП использованы семена гороха (сорт Рамонский 77), чечевицы (сорт Днепровская) и льна (сорт Киевский). Семена замачивали в водопроводной воде и сразу же помещали в рабочие камеры установки. Фиксацию проростков по Карнуа в обоих вариантах опыта осуществляли через 3, 6, 9, 12, 18, 24, 30, 48, 60 и 72 часа проращивания. Проводку по серии спиртов и заключение в парафин выполняли по обще-



принятой методике. Исследования проводили на продольных срезах проростков корней в зоне меристемы на разных уровнях от кончика корня, а также в клетках центрального цилиндра и коры.

Для определения содержания РНК препараты окрашивали акридиновым оранжевым (АО) на фосфатно-цитратном буфере в разведении 1:30000 в течение 15 мин., отмывали от остатка красителя в трех сменах этого буфера при pH=4. Выбор такого значения pH и буфера подобного состава позволяет, с одной стороны, обнаружить минимальные количества РНК, а с другой, с помощью лимонной кислоты инактивировать собственные нуклеазы изучаемых клеток. Количественные исследования препаратов осуществляли с помощью микрофлуориметра, снабженного спектрофотометрической приставкой ФМЭЛ-1 с набором селективных интерференционных светофильтров и высокочувствительным регистратором уровней входного сигнала. Для возбуждения люминесцентного комплекса АО-РНК была использована ртутная лампа высокого давления РДШ-250, дающая устойчивый линейный спектр в ультрафиолетовой области. При данных условиях длина волны возбуждения составила 320 нм. Поскольку максимальный выход комплекса АО-РНК лежит в пределах 620-640 нм, то для регистрации был применен каскадный модифицированный фотоумножитель ФЭУ-79х с высокой чувствительностью в данной области спектра. Адекватность определяемого квантового выхода люминесценции комплексу АО-РНК контролировалась процедурами избирательного ферментативного удаления РНК и ДНК из срезов проростков высокоспецифичными нуклеазами.

Количественные определения содержания белка проводили на продольных срезах проростков гороха, чечевицы и льна, окрашенных прочным зеленым при кислых значениях pH. Время окраски и концентрацию красителя подбирали экспериментально с учетом эффективных оптических плотностей. Препараты исследовали на однолучевом спектрофотометре. Рабочая длина волны составила 604 нм. В качестве эталонного контроля использовали модельный комплекс альбумин-прочный зеленый.

В каждой точке корня проводили по 10 измерений, общее количество измерений составило более 14000.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты определения интенсивности синтеза РНК и белка на ранней стадии онтогенеза (от 3 до 72 ч.) у проростков гороха, чечевицы и льна в различных участках корня (в клетках коры, в клетках центрального осевого цилиндра и в клетках эпibleмы) показали, что дина-

мика и белкового и нуклеинового обменов в этот период онтогенеза во всех зонах корней для каждого из исследованных видов растений сопоставима между собой. Поскольку у растений отсутствуют какие-либо специализированные магниточувствительные клетки (по сравнению, например, с гравиточувствительными клетками корня — статолитами), то эти обстоятельства позволяют проанализировать динамику белкового и нуклеинового обменов на примере одного из типов клеток. Далее будут детально рассмотрены результаты исследования интенсивности синтеза РНК и белков в клетках коры у проростков гороха, чечевицы и льна. При этом необходимо отметить, что корневая меристема прорастающих семян представляет собой систему с индуцируемой клеточной пролиферацией, для которой характерен удлинённый первый пререпликативный период. При этом в качестве индуктора выступают естественные условия прорастания семян. Ранее ^{5/} нами было показано, что первые ДНК-синтезирующие клетки в меристемах корешков проростков гороха сорта Рамонский 77 появляются на 20-м часу проращивания семян, и первый пререпликативный период может удлиняться примерно до 26 часов по сравнению с 7-ю часами, которые занимает G₁-фаза в последующих митотических циклах, в то время как S- и G₂-фазы остаются стабильными и ранними 8 и 2-м часам соответственно.

Анализ интенсивности синтеза РНК в меристематических клетках гороха показывает, что в условиях ГМП (рис.1а) в клетках проростков на протяжении первого пререпликативного периода наблюдаются два этапа повышения интенсивности синтеза РНК: первый начинается непосредственно после замачивания семян с максимальным накоплением РНК на 3-9 часов до уровня 300-350 усл.ед; второй пик отмечается в конце пререпликативной фазы с содержанием РНК около 270 усл.ед. (на 24 ч.). В последующем синтез РНК снижается почти в 2 раза и, начиная с 30 ч., содержание РНК поддерживается на уровне примерно 190 усл.ед.

В условиях МВ наблюдается аналогичная динамика синтеза РНК (рис.1а), но эти процессы проходят замедленно. В начальный период содержание РНК также увеличивалось, но менее значительно, до 260-270 усл.ед., и сохранялось на этом уровне в продолжение 18 ч. Второй максимум синтеза РНК отмечен на 6 ч. позже, чем в условиях ГМП, но по уровню содержания РНК они не отличались. Последующий период снижения содержания РНК до аналогичных значений был более продолжительным и медленно спадающим в условиях МВ.

Анализ интенсивности синтеза белка на протяжении того же периода наблюдений (рис.1б) свидетельствует, что в условиях ГМП изменения скорости этого процесса аналогичны динамике синтеза РНК. В периоды максимумов синтеза белка (через 3 и 24 ч) его количество увеличивалось до уровня 70 усл.ед. и незначительно снижалось в промежуточный

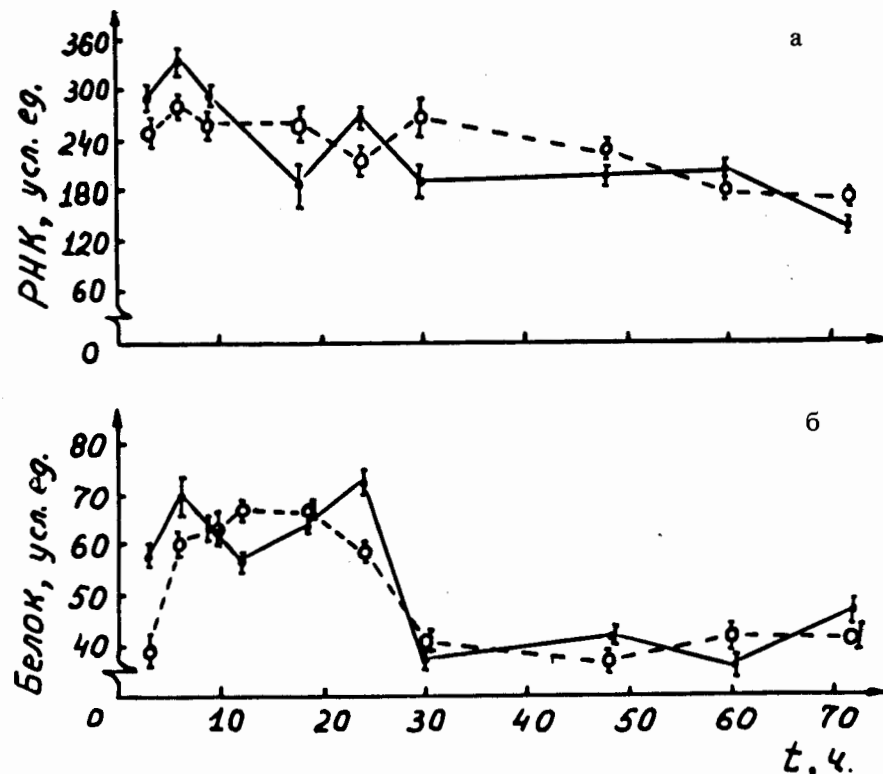


Рис.1. Динамика содержания РНК (а) и белка (б) в меристематических клетках гороха в условиях ГМП (●) и при его экранировании (○).

период (до примерно 60 усл.ед.). К 30-му часу с момента замачивания, в период S-фазы цикла, в клетках регистрируется почти двухкратное уменьшение количества белка, которое в последующем до конца периода наблюдений сохраняется примерно на этом уровне.

В условиях МВ в меристематических клетках проростка гороха регистрируются определенные отклонения в ходе нормального ритма накопления и утилизации белков в клетках (рис.16). В начальный период с момента замачивания семян отмечается задержка белкового синтеза по сравнению с условиями ГМП. Содержание белка сохраняется на исходном уровне, в то время как в условиях ГМП оно увеличивалось к этому времени в 1,5 раза. Отмечено отсутствие пиков накопления белка, так что в течение всего периода интенсивного синтеза белка сохраняется максимальное его количество на уровне 60-67 усл.ед. При этом можно отметить лишь тенденцию к некоторому снижению интен-

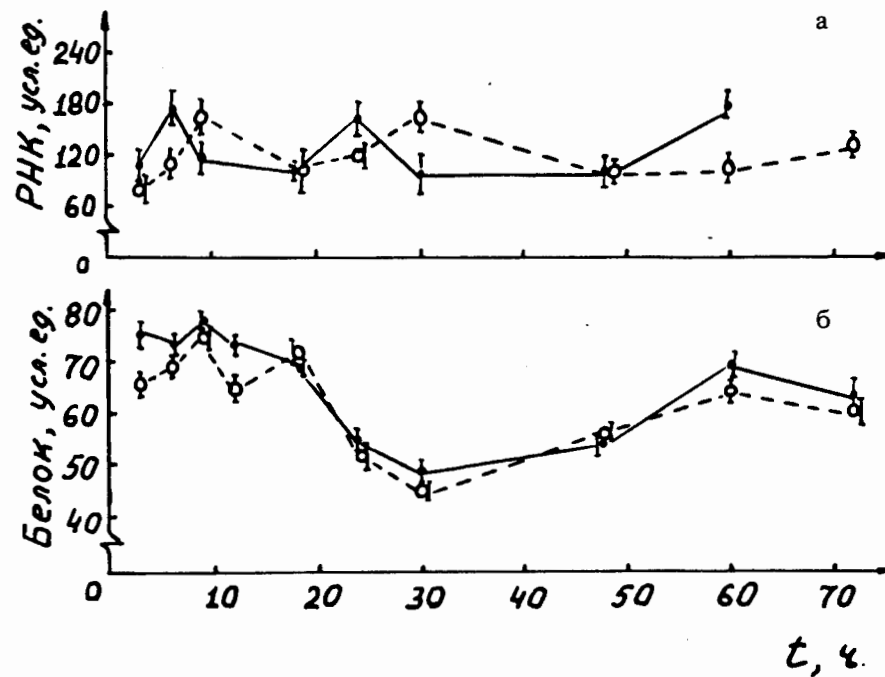


Рис.2. Динамика содержания РНК (а) и белка (б) в меристематических клетках льна в условиях ГМП (●) и при его экранировании (○).

сивности его синтеза по сравнению с условиями ГМП. Кроме того, не обнаружено даже тенденции к повторному увеличению количества белка в этот период клеточного цикла. Во время прохождения S-фазы первого цикла (к 30-му часу) регистрируется снижение содержания белка практически до исходных величин и сохранение его на этом уровне до конца периода наблюдения.

При анализе с этих же позиций данных, полученных на семенах льна, обнаружены фазные изменения количества РНК (рис.2а), аналогичные временной кинетике ее содержания у проростков гороха. Пики повышения количества РНК до 170-180 усл.ед. в условиях ГМП отмечаются также через 3-9 часов и к концу первых суток, после чего кривая "количество РНК — время" образует плато на уровне примерно 100 усл.ед. Но через 60 ч в клетках меристемы льна начинается новый подъем общего количества РНК. Поскольку клеточный цикл у проростков льна менее продолжителен, чем у гороха, то это увеличение количества РНК, очевидно, является отражением начала следующего цикла подготовки

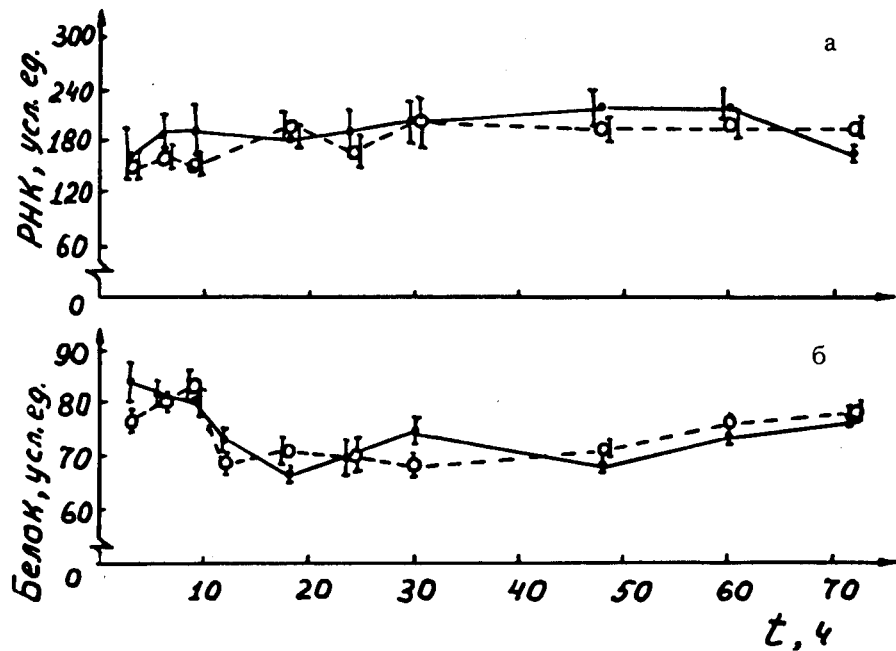


Рис.3. Динамика содержания РНК (а) и белка (б) в меристематических клетках чечевицы в условиях ГМП (●) и при его экранировании (○).

клеток к делению. При прорастании семян льна в условиях МВ отмечена такая же фазность процесса, как и в условиях ГМП, однако, периоды накопления общего количества РНК до такого же уровня запаздывают на 3-6 ч (рис.2а). Таким сдвигом во времени, очевидно, может быть объяснено и отсутствие подъема количества РНК в конце периода исследования.

Что касается процессов синтеза белка в меристематических клетках льна (рис.2б), то в обоих условиях эксперимента на уровне белкового обмена существенных различий не обнаружено. Можно отметить только сниженное количество белка в первый срок исследования в условиях МВ и тенденцию к некоторому снижению интенсивности его синтеза в течение всего первого пререпликативного периода.

Результаты исследования синтеза РНК и белка в клетках проростков чечевицы (рис.3) выявили определенные различия по сравнению с семенами гороха и льна. Прежде всего в обоих условиях опыта отмечен сравнительно узкий диапазон колебаний содержания РНК (150-210 усл.ед.). При естественной магнитной обстановке можно отметить

только небольшой перепад количества РНК в первом пререпликативном периоде — незначительный подъем к 9 ч и столь же небольшой спад к 18 ч с момента замачивания семян. После этого и почти до окончания эксперимента количество РНК постепенно увеличивалось до максимума на уровне 210 усл.ед. При экранировании ГМП можно отметить начальный период минимального содержания РНК в клетках (до 9 ч) и слабо выраженную фазность изменений ее количества в пререпликативном периоде со сдвигом во времени примерно на 6-9 ч. Столь узкий диапазон колебаний максимальных и минимальных значений интенсивности флуоресценции у этого объекта может свидетельствовать, с одной стороны, об отсутствии активных процессов новообразования РНК на протяжении всего периода наблюдений и обеспечения процессов транскрипции и трансляции, в частности, содержащимися в семени РНК, с другой — о возможной адаптации процессов накопления и обмена РНК в меристематических клетках чечевицы в связи с изменением уровня напряженности МП.

Столь же не велики отличия и в содержании белка (рис.3б) в клетках проростков чечевицы в течение периода наблюдения как в условиях ГМП, так и при его экранировании. Выявляются периоды максимального синтеза белка (до уровня 80-85 усл.ед.) и постепенного снижения его интенсивности в последующем. К концу периода исследования содержание белка в клетках постепенно увеличивается до уровня 75-77 усл.ед.

Переходя к обсуждению полученных результатов, необходимо прежде всего отметить, что в литературе не удалось найти каких-либо сведений о взаимосвязи между процессами транскрипции и трансляции и флуктуациями ГМП. В связи с этим представляется целесообразным осветить общие современные представления о синтезе мРНК в период прорастания семян и с учетом этих данных проанализировать собственные результаты.

Как известно, первая стадия прорастания семян начинается с поглощения воды, заканчивается проклевыванием корешка через семенные покровы и представляет собой сложную систему различных процессов^{1/6/}. Метаболические изменения на самых ранних стадиях прорастания семян регулируются механизмами, которые или присутствуют в покоящихся семенах или быстро образуются во время набухания. Имеются многочисленные доказательства, с одной стороны, присутствия в зрелых сухих семенах всех компонентов белоксинтезирующей системы, необходимых для обеспечения трансляции на ранних этапах прорастания, с другой — показано возобновление транскрипции в этот период. Известно, что в сухих семенах присутствуют все компоненты, необходимые для синтеза белка — РНК, рибосомальный аппарат, мРНК, РНК-полимераза I - III, тРНК, в том числе специфичная инициаторная мет-тРНК, ферменты активации аминокислот и аминоксил-тРНК, факторы инициации

и элонгации^{/7-11/}. Существование мРНК в сухих семенах подтверждено многими прямыми и косвенными методами^{/12-23/}. Показано, что мРНК должна быть долгоживущей^{/21-23/}. Предполагают, что долгоживущая форма мРНК активируется и обеспечивает белковый синтез на ранних стадиях прорастания семян^{/24/}. Вместе с тем, до сих пор однозначно не выяснено, что при прорастании семян первично — синтез белка или РНК. Хотя в первых работах было показано, что белковый синтез предшествует синтезу РНК^{/25-28/}, позднее отмечалось, что синтез РНК начинается в первые часы прорастания семян: в зародышах семян пшеницы транскрипция начинается в течение первых 15 мин прорастания^{/28/}, синтез РНК в зародышах прорастающих семян ржи определяется в течение первого часа; в работе^{/10/} показано, что возобновление синтеза белка и РНК в зародыше семени гороха при оптимальной температуре происходило без какой-либо задержки с момента достаточного оводнения клеток, задолго до полного завершения гидратации зародыша. По-видимому, и геном и аппарат трансляции активируются практически одновременно, независимо друг от друга^{/31-33/}.

Итак, при анализе динамики синтеза РНК и белков в меристематических клетках проростков гороха, чечевицы и льна выявлено влияние экранирования ГМП на ход процессов транскрипции и трансляции генетического кода растений. Очевидно, что ГМП играет важную роль в нормальном функционировании клеток растений. Учитывая, что использование акридинового оранжевого дает возможность определить степень функциональной активности генома, отдельные этапы повышения которой четко приурочены к временным параметрам клеточного цикла, мы полагаем, что в условиях экранирования ГМП она снижена в ранний пререпликативный или трансформационный период. Вместе с тем видно, что в клетках зародышевых корешков в условиях МВ на уровне процессов транскрипции и трансляции происходят определенные адаптационные перестройки, которые уже с первого клеточного цикла переводят клетки в новый режим функционирования. Сопоставляя полученные данные с феноменологическими наблюдениями^{/2/}, можно предполагать, что торможение прорастания семян гороха, чечевицы и льна и роста их проростков в условиях МВ и, в частности, различие в их индивидуальной чувствительности к МВ могут отражать лабильность внутриклеточной регуляции у исследуемых объектов в ответ на изменение магнитной обстановки и способность компенсировать нарушение процессов, обуславливающих в том числе нормальное развитие растений. Вероятно, отсутствие или недостаточность определенных компенсаторных клеточных реакций и приводят к выраженному ингибированию скорости прорастания семян и роста проростков в таких экстремальных условиях.

В литературе отсутствуют сведения о роли цитоплазматических белков в реакции растительных клеток на флуктуации ГМП и его экра-

нирование. Об этом, в какой-то степени, позволяют судить имеющиеся в литературе данные о возможности влияния МП на структуру белков и их функциональное состояние. В числе первичных клеточных реакций на действие МП отмечено^{/34/} изменение белково-водного комплекса цитоплазмы, что выражалось в изменении скорости циклоза, вязкостных свойств цитоплазмы, величины цитоплазматических гранул, водоудерживающей способности клетки. Исходя из этого, предполагают^{/34, 35/}, что при изменении гидратации белковых макромолекул следует ожидать изменения изоэлектрической точки (ИЭТ) цитоплазматических белков, которая, наряду со значениями их рН, является объективным показателем устойчивости и адаптационной подвижности клеточных структур, а также интенсивности обменных процессов. При воздействии определенных МП, например, с частотой 6 Гц, напряженностью 40 мТ и временем экспозиции 5 с на корни проростков риса и ячменя в^{/35/} наблюдали смещение ИЭТ в кислую сторону, что означает увеличение положительно заряженных групп белков и расценивается как показатель интенсификации клеточного метаболизма. Такой же результат получен и при действии низкочастотного МП на корневые волоски *Trianea bogotensis*^{/35/}. Во всех случаях смещение ИЭТ происходит на самых ранних стадиях реакции клетки на воздействие и может служить диагностическим признаком происходящих в ней изменений. Эти данные свидетельствуют о том, что макромолекулы белков клеточного цитозоля изменяют свое функциональное состояние под действием МП.

По мнению В.А.Александрова^{/37/}, существует глубокая общность в ответной реакции организма на внешние воздействия. В ее основе лежат конформационные обратимые перестройки специфических и неспецифических белков. Начальной стадией восприятия действия любого физико-химического фактора является изменение пространственной укладки макромолекул. При этом энергия внешнего воздействия может быть малой, а реакция организма вполне ощутимой как результат системы усиления, в основе которой лежит фундаментальное свойство живой материи — свойство кооперативности. В исследовании^{/36/} впервые было однозначно доказано влияние МП на кинетику химических реакций, происходящих с участием биологических макромолекул (фермента глутаматдегидрогеназы). Возможно, что различные компоненты белковой молекулы под действием МП могут изменить свое положение, что приводит к экранированию или освобождению определенных групп фермента и изменению его каталитической активности.

Возможность изменения структуры белков как первичного механизма действия МП рассматривалась многими авторами^{/38-41/}, причем полученные результаты были противоречивыми, а выводы неоднозначными. Так и в работе^{/38/} при биохимических анализах содержания

нуклеопротеидного фосфора и белкового азота в стеблях и корнях проростков кукурузы показано увеличение в 1,5-2 раза скорости синтеза белков и нуклеиновых кислот в первые двое суток действия МП с напряженностью 2800 э. При этом их интенсивный синтез сопровождался усилением использования запасных веществ эндосперма. А после трехсуточного действия МП скорость синтетических процессов, особенно синтеза белка, резко затормаживалась. По нашим ранним данным^{1/}, при автордиографическом исследовании динамики обмена белка в клетках зоны растяжения проростков гороха в течение первых суток в условиях экранирования ГМП (в 10² раз) были обнаружены определенные изменения в скорости синтеза и распада меченых белков. Показано также, что в клетках проростков гороха период полураспада белка регистрируется через 48 ч, а в условиях ГМП 50%-ное уменьшение его количества отмечалось более, чем на сутки позже.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что магнитное поле Земли является биологически значимым фактором, оказывающим определенное влияние на процессы транскрипции и трансляции в растительной клетке. Причем как при исследованиях динамики роста проростков^{2/} и кинетики клеточной репродукции^{3/}, так и нуклеинового и белкового обменов выявляется индивидуальная чувствительность разных видов растений к снижению напряженности ГМП. По-видимому, магниточувствительность является универсальным свойством растений. Причем, в первую очередь, клетка, ее структурный и функциональный статус являются определяющими в реакции организма на изменение ГМП. А ответная реакция целостного организма — это способность данного индивидуума в рамках собственного гомеостаза регулировать скорость и интенсивность внутриклеточных метаболических процессов в ответ на воздействие. Как полагают в^{45/}, такими процессами являются, в первую очередь, ферментные реакции, динамика синтеза и транспорта регуляторов роста, а также изменение ориентации внутриклеточных компонентов (белков, ионов металлов, органелл и др.). Исходя из изложенного, полагаем, что высшие растения, обладающие на клеточном уровне недостаточными адаптационными возможностями к изменениям ГМП во времени, являются высокочувствительными к этим изменениям на уровне целостного организма, чем определяется различие их индивидуальной магниточувствительности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сытник К.М. и др. — Растительная клетка при изменении геофизических факторов. Киев: Наукова Думка, 1984, с.39.

2. Говорун Р.Д. и др. — ОИЯИ, Р19-90-333, Дубна, 1990.
3. Фомичева В.М. и др. — ОИЯИ, Р19-91-40, Дубна, 1991.
4. Давидков Д.С. и др. — ОИЯИ, Р13-81-586, Дубна, 1981.
5. Фомичева В.М., Богатина Н.И., Веркин Б.И. — В кн.: Роль организмов в круговороте веществ в замкнутых экологических системах. Киев: Наукова думка, 1979, с.321.
6. Bewley J.D., Black M. — In: Development, germination and growth. Berlin: Springer, 1978, v.1, p.306.
7. Хавкин Э.Е. — В кн.: Физиология семян. М.: Наука, 1982, с.275.
8. Grnelczac Z.F., Sattalo M.H., Hanley-Bowdoin L.K. — Canad.J.Biochem., 1982, v.60, p.389.
9. Mayer A.M., Poljakoff-Mayber A. — The Germination of Seeds. Oxford, New York, Toronto, Sydney: Pergamon Press, 1982.
10. Гумилевская Н.Л. и др. — Биохимия, 1987, т.52, вып.6, с.1020.
11. Каримов Х.Х., Донцова С.В. — Докл.АН ТаджССР, 1988, т.31, № 10, с.685.
12. Loening U.E. — In: Plant Cell Organelles. London, New York: Academic Press, 1968, p.216.
13. Каримов Х.Х., Донцова С.В. — Докл.АН ТаджССР, 1981, т.24, № 1, с.58.
14. Айтхожин М.А., Исаков Б.К. — Информосомы растений. Алма-Ата: Наука, 1982.
15. Boulter D. — Ann.Rev.Pl.Physiol., 1970, v.21, p.91.
16. Caers L.I., Peumans W.J., Carlier A.R. — Planta, 1979, v.144, p.491.
17. Cuming A.C., Lane B.C. — Eur.J.Biochem., 1979, v.99, p.217.
18. Suzuki J., Minamikawa J. — Planta and Cell Physiol., 1983, v.24, No.8, p.1371.
19. Marcus A., Feely J. — J.Biol.Chem., 1965, v.240, p.1675.
20. Sasaki S., Brown G.H. — Plant Physiol., 1970, Suppl. XYII, p.45.
21. Ihle J.H., Dure L. — Biochem. Biophys. Res.Commun., 1969, v.38, p.706.
22. Ihle J.H., Dure L. — Biochem. Biophys. Res.Commun., 1970, v.38, p.995.
23. Ihle J., Dure L. — J.Biol.Chem., 1972, v.247, p.5034.
24. Spiegel S., Marcus A. — Nature, 1975, v.256, p.228.
25. Каримов Х.Х., Донцова С.В. — Изв. АН ТаджССР, 1970, т.39, № 2, с.24.
26. Chen D., Osborne D. — Nature, 1970, v.226, p.1157.
27. Chen D., Schultz G.A., Katchalski E. — Nature New Biol., 1971, v.231, p.69.
28. Bhat S.P., Padayatty J.D. — Int.J.Biochem.Biophys., 1974, v.11, p.47.
29. Spiegel S., Oberdorf R.L., Marcus A. — Plant Physiol., 1975, v.56, p.502.
30. Payne P.J. — Phytochemistry, 1977, v.16, p.431.
31. Ахматова А.Т. — Синтез РНК в семядолях гороха на ранних стадиях прорастания. Автореф. канд.дисс. М.: 1984.
32. Гумилевская Н.А. — В кн.: V Всесоюз.биохим.съезд. Киев, 1985. Тез.докл.симп. М.: Наука, 1985, т.1, с.104.
33. Каримов Х.Х., Донцова С.В. — Физиол.раст., 1989, т.36, вып.2, с.332.
34. Бондаренко Н.Ф. и др. — Докл.ВАСХНИЛ, 1986, № 1, с.8.

35. Мисюк Л.А., Гусакова Л.П. — В кн.: Применение электромагнитных полей в сельскохозяйственных исследованиях и производстве. Л.: АФИ ВАСХНИЛ, 1988, с.89.
36. Haberditzè W. — Nature, 1967, v.213, No.5071, p.72.
37. Александров В.Я. — Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985.
38. Дульбинская Д.А. — Физиол.раст., 1973, т.20, № 1, с.183.
39. Аристархов В.М., Пирузян Л.А., Цыбышев В.Н. — В кн.: Реакция биологических систем на магнитное поле. М.: Наука, 1978, с.6.
40. Павлова Р.Н., Музалевская Н.И., Соколовский В.В. — В кн.: Реакция биологических систем на магнитное поле. М.: Наука, 1978, с.49.
41. Виленчик М.М. — Магнитная восприимчивость родопсина. Биофизика, 1982, т.27, вып.1, с.31.
42. Cook E.S., Smith M.J. — Biological Effects of Magnetic Fields. New York: Plenum Press, 1964.
43. Ринатти П.О., Нефедова З.А. — В кн.: Матер. II Всесоюзн. совещ. по изучению влияния магнитных полей на биол.объекты. М.: Наука, 1969, с.192.
44. Аристархов В.М., Пирузян Л.А., Цыбышев В.И. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1977, № 1, с.44.
45. Гемишев Ц.М., Цолова К.М. — Физиол.раст., 1986, т.12, № 2, с.63.

Рукопись поступила в издательский отдел
29 января 1991 года.