

УДК 634.8 : 57.085.2

UDC 634.8 : 57.085.2

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-184-197

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-184-197

**ВЛИЯНИЕ ФРУКТОЗЫ
НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ
И ХРАНЕНИЕ ВИНОГРАДА
В КОЛЛЕКЦИИ *IN VITRO***

**THE IMPACT OF FRUCTOSE
THE GROWTH AND STORAGE
OF GRAPEVINE COLLECTION
IN THE *IN VITRO***

Дорошенко Наталья Петровна
д-р с.-х. наук
главный научный сотрудник
лаборатории биотехнологии
e-mail: n.doroschenko2013@yandex.ru

Dorochenko Natalia Petrovna
Dr. Sci. Agr.
Chief Research Associate
of Biotechnology Laboratory
e-mail: n.doroschenko2013@yandex.ru

Пузырнова Валентина Георгиевна
младший научный сотрудник
лаборатории биотехнологии
e-mail: ruswinebooks@yandex.ru

Puzyrnova Valentina Georgievna
Junior Research Associate
of Biotechnology Laboratory
e-mail: ruswinebooks@yandex.ru

Всероссийский научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия имени Я.И. Потепенко – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный Ростовский аграрный научный центр», Новочеркасск, Россия

All-Russian Research Institute named after Ya.I. Potapenko for Viticulture and Winemaking – Branch of Federal State Budget scientific Institution «Federal Rostov Agricultural Research Center», Novocherkassk, Russia

В статье рассматривается вопрос о введении фруктозы в состав питательной среды вместо сахарозы, так как известно положительное влияние этого углевода на клональное микроразмножения растений. Аналогичные данные по культуре винограда отсутствуют. В опыте не наблюдалось гибели растений от инфекции, что объясняется их предварительным оздоровлением при помощи антибиотика Цефотаксим. Максимальная приживаемость микрочеренков отмечена при концентрациях фруктозы 5,0-20,0 г/л. При концентрации 40,0 г/л приживаемость снижается на 23,4 % по сравнению с контролем, резкое ее выявлено при введении в состав питательной среды 60,0 г/л фруктозы. Влияние фруктозы на ризогенез зависит от концентрации и может стимулировать или ингибировать

The article considers the question of fructose supplementation into the nutrient medium instead of sucrose. The positive effect of fructose on clonal micro-propagation of plants is known, but we have not faced any data on grapevine cultivation. During the study there was no death of plants from infection due to preliminary recovery of plants with the help of the antibiotic Cefotaxime. The maximum survival rate of micro-plants was observed at fructose concentrations of 5.0-20.0 g/l. At a concentration of 40.0 g/l, the survival rate decreased to 23.4 % compared to the control. A sharp decrease in rooting was noted when 60.0 g/l of fructose was introduced into the nutrient medium. Effect of fructose on rhizogenesis depends on the concentration and can stimulate or inhibit this process. The length

этот процесс. Меньше, чем в контроле в 0,7-0,8 раза, была длина ризогенной зоны при концентрациях фруктозы 5,0 и 10,0 г/л. Наибольшая ее длина отмечена при концентрации 20,0 г/л. На 210 день культивирования она превышала контрольный вариант в 1,2-1,6 раза. При концентрации 40,0 г/л данный показатель был на уровне контроля и даже несколько превышал его. Резкое ингибирование ризогенеза произошло при введении в питательную среду фруктозы в количестве 60,0 г/л. Наибольшее торможение скорости роста побегов наблюдалось при концентрациях 40,0-60,0 г/л, незначительное снижение побегов отмечалось при концентрациях 5,0-20,0 г/л. Лучшая сохранность растений в течение 7 месяцев культивирования выявлена на среде с сахарозой (контроль) и в варианте минимальной концентрацией фруктозы – 5,0 г/л, 60,0 % сохранилось при концентрациях 10,0 и 20,0 г/л. Резко снизилась сохранность в вариантах с содержанием фруктозы 40 особенно 60,0 г/л, что указывает на токсичность для растений такого количества углевода в питательной среде. Выявлено замедление ростовых процессов которое необходимо для создания коллекции генофонда винограда *in vitro*.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, *IN VITRO*, ФРУКТОЗА, РИЗОГЕНЕЗ, РОСТ ПОБЕГОВ, СОХРАННОСТЬ РАСТЕНИЙ

of the rhizogenic zone at fructose concentrations of 5,0 and 10,0 g/l was in 0,7-0,8 times less than in the control. The longest rhizogenic zone was observed at a concentration of 20.0 g/l. On the 210th day of cultivation, it exceeded the control variant by 1.2-1.6 times. At a concentration of 40.0 g /l, the length of the rhizogenic zone was at the control level and even slightly exceeded its parameters. A sharp decrease in rhizogenesis occurred when fructose was introduced into the nutrient medium in the amount of 60.0 g/l. The strongest inhibition of the shoot growth rate was observed at concentrations of 40.0-60.0 g/l. A slight decrease in the growth rate was observed at concentrations of 5.0-20.0 g/l. The best conservation of plants during 7 months of cultivation was revealed in the medium with sucrose (control) and in the variant with a minimum concentration of fructose – 5.0 g/l, 60.0 % of plants were preserved at fructose concentrations of 10.0 and 20.0 g/l. The safety of the variants with a fructose content of 40 %, especially 60.0 g/l, has sharply decreased, which indicates that such a quantity of carbohydrate in the nutrient medium is toxic to plants. A slowdown in growth processes that is necessary to create a collection of the gene pool of grapes *in vitro* was revealed.

Key words: GRAPEVINE, *IN VITRO*, FRUCTOSE, RHIZOGENESIS, SHOOT GROWTH, PLANT'S CONSERVATION

Введение. В настоящее время развивается новая междисциплинарная наука – биотехнология сохранения растений, основной задачей которой является дополнение существующих традиционных методов сохранения биоразнообразия *ex situ* и *in situ* современными биотехнологическими инструментами, обеспечивающими возможность устойчивого управления генетическими ресурсами [1, 2].

Один из методических подходов к депонированию – содержание биологических объектов в условиях замедленного метаболизма. Хранение в условиях замедленного роста позволяет поддерживать биологический материал от нескольких месяцев до 2-3 лет без субкультивирования, в зависимости от используемой технологии и вида растения [3]. Замедление роста обычно достигается за счет модификации сред или условий культивирования. Модификации сред включают разбавление минеральной основы, снижение содержания сахарозы, изменение концентраций или комбинаций регуляторов роста, добавление осмотически активных веществ [4].

Осмотики – вещества, имитирующие для растения недостаток влаги. Действие водного стресса на растение выражается в снижении скорости ростовых процессов, угнетении фотосинтеза и дыхания, снижается ферментная активность, изменяется соотношение минеральных веществ [5]. Углеводы в питательной среде являются источником энергии для культивируемых растений и основным осмотическим агентом.

В качестве осмотика широкое применение находит сахароза. Ее ингибирующее действие основано на изменении осмотического давления жидкости в сторону экзосмоса. В целом исследователи отмечают, что повышенная концентрация сахарозы (4-5%) в питательной среде задерживает рост клеток, не вызывая токсического эффекта, и поэтому может быть использована для поддержания культур в состоянии покоя в течение длительного периода [6]. Однако некоторые исследователи для ряда культур предлагают альтернативные источники углеводного питания в качестве более эффективного заменителя сахарозы [7-11].

Фруктоза или плодовый сахар $C_6H_{12}O_6$ – моносахарид, в качестве моносахаридного звена входит в состав сахарозы. По строению фруктоза представляет собой шестиатомный кетонспирт. Фруктоза – кристаллическое вещество, хорошо растворимое в воде. В отличие от глюкозы она неустой-

чива как в щелочных, так и кислых растворах; разлагается в условиях кислотного гидролиза полисахаридов или гликозидов. При гидрировании фруктозы также получается сорбит.

Представлены результаты опытов по изучению влияния различных источников углеводного питания (сахарозы, глюкозы, мальтозы или фруктозы в концентрации 0,05 и 0,1 моль/л) на ризогенез микрочеренков ягодных культур: малины обыкновенной, жимолости, ежевики [12]. Максимальная частота укоренения получена на средах с сахарозой и мальтозой. Минимальное количество микрочеренков укоренилось на средах с глюкозой (43,9-48,3%). На средах с фруктозой частота укоренения была практически одинаковой при разных концентрациях углевода.

Широкий набор сахаров определенных групп (моносахариды – глюкоза, фруктоза; дисахариды – сахароза, мальтоза, лактоза; трисахарид – рафиноза) может успешно использоваться для роста исследованных штаммов культуры каллусных тканей сахарной свеклы [13]. В результате проведенного исследования выяснилось, что клеточные культуры сахарной свеклы сохраняют определенные черты видоспецифичности основного обмена, что выражается в устойчивости к высоким концентрациям сахарозы, равноценности глюкозы, фруктозы и сахарозы.

Использование в качестве источника углерода в среде для укоренения фруктозы в количестве 10000-20000 мг/л или смеси фруктозы и сахарозы в соотношении 0,5-1:1 уменьшает структурные и количественные изменения хромосом. Число клеток с нормальным кариотипом возрастает. Растения-регенеранты, полученные по предлагаемому способу, в условиях защищенного грунта опережают в своем развитии контрольные растения и характеризуются повышенной продуктивностью [14].

Японские исследователи выявили, что фруктоза, являющаяся продуктом деградации сахарозы, ингибирует пролиферацию растительных клеток в

культуре. Удаление фруктозы из культуральной среды приводило к увеличению биомассы клеток корня моркови в 4 раза, клеток хрена – в 4,5 раза, белладонны – в 5,1 раза [15].

Изучение источников углеводного питания при культивировании *in vitro* различных сельскохозяйственных культур, проведенное ранее, показало неоднозначные результаты: торможение ростовых процессов под действием фруктозы [16-21], так и стимулирование их [22-24]. Результаты исследований противоречивы, и реакция различных растений неодинакова.

Следует отметить, что в известной нам научной литературе не обнаружено изучения фруктозы при культивировании винограда *in vitro*. Цель данного исследования – определить влияние фруктозы в составе питательной среды на ход ростовых процессов, установить возможность ее применения для массового размножения и сохранения винограда в коллекции винограда *in vitro*.

Объекты и методы исследований. Объектом исследования был сорт винограда Фиолетовый ранний. Особенностью опыта явилось то, что донорские растения были предварительно оздоровлены от фитоплазменной инфекции при помощи антибиотика Цефотаксим. В состав твердой питательной среды Мурасиге и Скуга, модифицированной П.Я. Голодригой [25], вводили фруктозу в количестве 5, 10, 20, 40, 60 г/л. Контролем была среда с содержанием сахарозы 20,0 г/л. В каждом варианте опыта было 3 повторности, в повторности 28 растений. При проведении учетов оценивались такие параметры, как гибель растений из-за инфекции и отсутствия развития с последующим некрозом, приживаемость и сохранность растений, число и длина корней, высота, количество листьев, коэффициент полярности.

Обсуждение результатов. В первую очередь следует отметить отсутствие в опыте гибели микрочеренков и растений винограда от инфекции,

что можно объяснить оздоровлением донорских растений при предварительном культивировании их на питательной среде с Цефотаксимом.

Максимальная частота укоренения (приживаемость) отмечена при концентрациях фруктозы 5,0-20,0 г/л (табл. 1). При концентрации 40,0 г/л отмечено снижение приживаемости на 23,4 % по сравнению с контролем. Резкое снижение частоты укоренения микрочеренков произошло при введении в состав питательной среды 60,0 г/л фруктозы.

Таблица 1 – Влияние фруктозы на приживаемость микрочеренков, ризогенез, сохранность и рост микрорастений сорта Фиолетовый ранний, 2019-2020 гг.

Фруктоза, г/л	Приживаемость, сохранность, %	Корни			Высота побега, см.	Листья, шт.	Скорость, мм/сутки	Коэффициент полярности
		число, шт.	длина, см	ризогенная зона, см				
60 дней культивирования								
Контроль	96,7	1,9	2,4	4,6	2,7	2,6	0,5	1,8
5	100,0	2,0	1,8	3,6	2,8	3,1	0,5	1,2
10	93,3	1,9	2,3	4,4	2,1	2,1	0,4	2,1
20	100,0	2,2	2,6	5,7	1,4	1,6	0,2	4,5
40	73,3	2,6	1,7	4,4	0,4	0,5	0,1	11,9
60	6,7	1,3	0,8	1,0	0	0	0	0
120 дней культивирования								
Контроль	96,7	2,0	3,4	6,8	7,8	7,4	0,7	0,9
5	100,0	1,9	3,0	5,7	6,9	6,9	0,6	0,8
10	93,3	2,0	3,3	6,6	5,8	6,0	0,5	1,2
20	100,0	2,0	4,4	8,8	4,0	4,0	0,3	2,1
40	73,3	2,3	3,3	7,6	2,0	2,9	0,2	6,3
60	5,3	1,4	0,7	1,0	0	0	0	6,3
180 дней культивирования								
Контроль	86,7	2,0	3,7	7,4	13,8	12,4	0,8	0,6
5	83,3	1,8	3,0	5,4	12,4	13,6	0,7	0,4
10	60,0	2,0	3,1	6,2	14,0	12,6	0,8	0,4
20	60,0	2,1	5,5	11,6	11,9	13,1	0,7	0,9
40	23,3	1,7	2,4	4,1	7,0	7,0	0,4	0,6
60	3,3	1,3	0,4	0,5	0,8	0,9	0,0	0,7
210 дней культивирования								
Контроль	86,7	2,1	3,8	8,0	13,9	12,5	0,7	0,6
5	83,3	2,0	3,0	6,0	14,6	14,6	0,7	0,3
10	60,0	1,9	3,4	6,5	14,6	14,6	0,7	0,4
20	60,0	2,3	5,2	12,0	13,0	14,3	0,6	0,9
40	23,3	1,9	2,9	5,5	7,3	8,0	0,3	0,8
60	3,3	1,3	0,4	0,5	1,0	1,9	0,0	0,6

Окончание таблицы 1

Фруктоза, г/л	Прижива- емость, сохран- ность, %	Корни			Высота побега, см.	Листья, шт.	Ско- рость, мм/сутки	Кoeffи- циент полярно- сти
		число, шт.	длина, см	ризо- генная зона, см				
284 дня культивирования								
Контроль	63,3	–	–	–	14,3	12,2	0,5	0,6
5	63,3	–	–	–	16,1	16,3	0,6	0,3
10	46,7	–	–	–	15,6	16,8	0,6	0,4
20	43,3	–	–	–	12,5	14,5	0,4	0,9
40	23,3	–	–	–	8,3	11,6	0,3	0,7
60	3,3	–	–	–	1,0	2,7	0	0,6

Резкое снижение ризогенеза произошло при введении в питательную среду фруктозы в количестве 60,0 г/л, что указывает на недопустимость такой концентрации при культивировании винограда *in vitro*. Таким образом, введение фруктозы в состав питательной среды оказывает влияние на ризогенез микрочеренков винограда и образовавшихся микрорастений (образование и длина корней, длина ризогенной зоны) зависит от концентрации и может стимулировать или ингибировать этот процесс.

Фруктоза также оказывает влияние на рост и скорость роста побегов. Наибольшее торможение скорости роста наблюдалось при концентрациях 40,0-60,0 г/л; незначительное снижение – при концентрациях 5,0-20,0 г/л. Динамика изменения роста растений под влиянием фруктозы представлена на рисунке 1.

На рисунке 1 четко видно отставание роста растений на протяжении всего периода культивирования при концентрациях фруктозы 20,0; 40,0; 60,0 г/л. Рост растений при содержании фруктозы в составе питательной среды 5,0-10,0 г/л был близок к контрольному варианту. Это подтверждено и фактическим состоянием растений (рис. 2).

Таким образом, показано торможение роста побегов при повышенном содержании фруктозы в питательной среде. Следует отметить увеличение

роста побегов на 180-210 дни культивирования при минимальных концентрациях фруктозы, когда рост побегов в других вариантах уже заторможен.

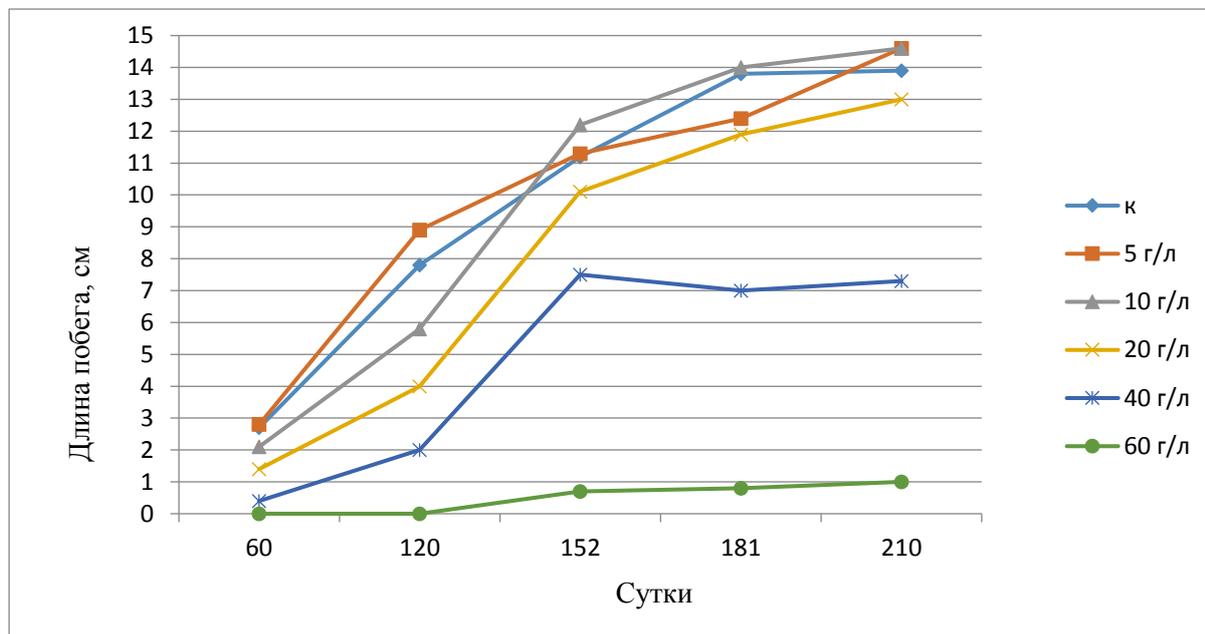


Рис. 1. Динамика роста побегов винограда в зависимости от концентраций фруктозы



Рис. 2. Замедление роста побегов винограда в коллекции *in vitro* при различном содержании фруктозы

В первые 120 дней в результате действия фруктозы наблюдалось снижение облиственности растений. При дальнейшем культивировании облиственность возросла при содержании фруктозы 5,0; 10,0 и 20,0 г/л. Во всех вариантах, за исключением 60,0 г/л, возросло число микрочеренков, приходящихся на 1 см побега, что имеет значение при массовом тиражировании растений.

Под влиянием фруктозы изменилось и отношение корень/ побег (коэффициент полярности) у растений. Более высоким было это отношение на протяжении всего периода культивирования в вариантах 40,0-60,0 г/л, что указывает на преимущественное развитие корневой системы. В вариантах с минимальными концентрациями (5,0-10,0 г/л) оно было ниже, чем в контроле, и характеризовало преимущественное развитие побегов по сравнению с корнями (см. табл. 1). Таким образом, налицо действие фруктозы на ростовые процессы растений винограда при культивировании *in vitro*, эффективность которого зависит от количества фруктозы в питательной среде.

Для создания коллекции генофонда винограда *in vitro* необходимо замедлить ростовые процессы, чтобы обеспечить длительное беспересадочное хранение растений в «зеленой, растущей» коллекции. На приведенном рисунке 3 показана сохранность растений на 210 сутки культивирования. На рисунке четко видно, что лучшая сохранность растений в течение 7-ми месяцев культивирования выявлена на среде с сахарозой (контроль) и в варианте минимальной концентрацией фруктозы – 5,0 г/л.

Больше половины растений (60,0 %) сохранилось при концентрациях фруктозы 10,0 и 20,0 г/л. Резко снизилась сохранность в вариантах с ее содержанием 40,0 и особенно 60,0 г/л, что указывает на токсичность для растений такого количества углевода в питательной среде. В течение первых 4-х месяцев культивирования приживаемость микрочеренков и сохранность микро-растений винограда была выше в вариантах с фруктозой в количестве 5,0;

10,0; 20,0 г/л. Резкое снижение приживаемости произошло при концентрации 60,0 г/л. При сравнении сахарозы (контроль 20,0 г/л) и фруктозы (20,0 г/л) видно, что сахароза больше способствовала сохранности растений (86,7 %), чем фруктоза (60,0 %).



Рис. 3. Сохранность растений сорта Фиолетовый ранний после 210 суток культивирования на питательной среде с различным содержанием фруктозы

Помимо сохранности растений большее значение имеет их жизнеспособность. Проведенное наблюдение за состоянием растений на 284 день культивирования показало достаточно высокую жизнеспособность растений, особенно при минимальных концентрациях фруктозы – 5,0 и 10,0 г/л (табл. 2). Жизнеспособность растений при концентрации 20,0 г/л составила, как и в контроле, 2,6 балла, резко снизилась она при 40,0 и 60,0 г/л.

Таблица 2 – Жизнеспособность растений винограда сорта Фиолетовый ранний на 284 день культивирования, 2019–2020 гг.

Показатель	Концентрация фруктозы, г/л					
	контроль	5,0	10,0	20,0	40,0	60,0
Число сохранившихся растений, %	60,0	63,3	46,7	43,3	23,3	3,3
Высота растений, см	14,3	16,1	15,6	12,5	8,3	1,0
Коэффициент жизнеспособности	2,6	2,9	2,8	2,6	1,8	1,0

Следует отметить, что растения из вариантов с содержанием фруктозы 5,0 и 10,0 г/л достигли своего предела по высоте пробирки и не имеют потенциала для дальнейшего роста, в то время как при концентрации 20,0 г/л рост растений заторможен и возможно их дальнейшее беспересадочное хранение.

Заключение. Максимальная частота укоренения (приживаемость) виноградных растений отмечена при концентрациях фруктозы 5,0-20,0 г/л. При концентрации 40,0 г/л наблюдается снижение приживаемости на 23,4 % по сравнению с контролем. Резкое снижение активности укоренения микрочеренков произошло при введении в состав питательной среды 60,0 г/л фруктозы. Ее введение оказывает влияние на ризогенез и может стимулировать или ингибировать этот процесс. Наибольшая длина ризогенной зоны отмечена при концентрации 20,0 г/л. Резкое снижение ризогенеза произошло при введении в питательную среду фруктозы в количестве 60,0 г/л, что указывает на недопустимость такой концентрации при культивировании винограда *in vitro*.

Фруктоза оказывает влияние на рост и скорость роста побегов. Торможение роста побегов было отмечено уже через 3 месяца культивирования. Наиболее явным оно было при концентрациях фруктозы 20,0; 40,0 и 60,0 г/л.

При концентрациях 5,0 и 10,0 г/л рост побегов приближался к контрольному. В варианте с концентрацией фруктозы 20,0 г/л выявлена самая развитая в опыте ризогенная зона, рост растений заторможен и возможно дальнейшее беспересадочное хранение растений в растущей коллекции *in vitro*.

Литература

1. Benson E.E. Plant conservation biotechnology // Taylor and Francis. 2002. 309 p.
2. Новикова Т.И. Использование биотехнологических подходов для сохранения биоразнообразия растений // Растительный мир азиатской России. 2013. № 2(12). С. 119-128.
3. Cruz-Cruz C.A., González-Arno M.T., Engelmann F. Biotechnology and Conservation of Plant Biodiversity // Resources. 2013. V. 2. P. 73–95.
4. Engelmann F. Use of biotechnologies for the conservation of plant biodiversity // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2011.V. 47. P. 5–16.
5. Гаевский Н.А., Голованова Т.И., Гольд В.М. Избранные главы экологической физиологии растений. Красноярск, 2012. 91 с.
6. Reed B.M., Chang Y. Medium-and Long- term Storage of In Vitro Cultures of Temperate Fruit and Nut Crops // Conservation of Plant Genetic Resources In Vitro. Vol. 1: General Aspects. 1997. P. 67–105.
7. Эрст А.А., Вечернина Н.А. Размножение смородины золотистой *in vitro* // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2008. № 4. С. 1014.
8. Кутас Е.Н., Веевник А.А., Титок В.В. Регенерация интродуцированных сортов *Vaccinium corymbosum* L. на различных модификациях питательных сред // Опыт и перспективы возделывания голубики на территории Беларуси и сопредельных стран: Материалы Международной научно-практической конференции. Минск, 2014. С. 57-61.
9. Егорова Н.А., Ставцева И.В. Микроразмножение сортов эфиромасличной розы в культуре *in vitro* // Вестник удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2016. № 26 (2). С. 45-52.
10. Mehwish Yaseen, Touqeer Ahmad, Gaurav Sablok, Alvaro Standardi, Ishfaq Ahmad Hafiz. Review: role of carbon sources for in vitro plant growth and development // Molecular Biology Reports. 2013. P. 2837-2849.
11. Tokhtar V.K., Doang Zh., Tokhtar L.A., Safronova G.I. Momordica cochinchinensis (Lour.) Spreng. (Cucurbitaceae) in culture in vitro // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2016. № 7 (6) P. 32-43.
12. Ларская И.А., Трофимова О.И., Горшкова Т.А. Ризогенез в культуре *in vitro* и влияние на этот процесс регуляторов углеводной природы // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира. Материалы VII Международной научно-практической конференции. Ялта, 2016. С. 276-277.
13. Урманцева В.В. Некоторые особенности углеводного обмена в культуре дедифференцированных тканей сахарной свеклы // Физиология растений. 1976. Т. 23. Вып.6. С. 119-127.

14. Муратова С.А., Папихин Р.В., Янковская М.Б. Влияние различных углеводов на регенерацию, размножение и рост растений *in vitro* // Плодоводство и ягодоводство России. 2012. Т. XXXI. Вып. 2. С. 86-94.
15. Japanese researchers identify cell culture inhibitor // *Bioprocess. Technol.* 1989. № 11. P.6.
16. Effects of Various Carbon Sources and Their Combinations on *in vitro* Growth and Photosynthesis of Banana Plantlets /John Nelson Buah, Yoshino bu Kawamitsu, Shigeyasu Y onemori, Mitsuru Hayashi and Seiichi Murayama // *Plant Prod. Sci.* 2000. 3 (4). P. 392–397.
17. Henderson J.M.H. The changing nutritional pattern from normal to habituated sunflower tissue *in vitro* // *Annee Biol.* 1954. 31: P. 329–348.
18. Buffard-Morel J. Recherches sur la culture *in vitro* des embryons de palmier a huile (*Elaeis guineensis* Jacq. Var. Dura). V. Effects du glucose, du levulose, du maltose ET du saccharose. *Oleagineux.* 1968. 23: P.701–711.
19. Glasziou K.T., Waldron J.C. and Most B.H. Glucose regulation of enzyme synthesis in sugarcane stem tissue. *Phytochemistry.* 1967. № 6. P. 769–775.
20. Street H.E. and Lowe J.S. The carbohydrate nutrition of tomato roots: The mechanism of sucrose absorption by excised roots // *Physiol. Plant.* 1950. № 4. P.592–616.
21. Mauney J.R. The culture *in vitro* of immature cotton embryos // *Bot. Gaz.* 1961. № 122. P. 205–209.
22. Kaufman P.B., Katz J.M. and Yoder M.E. Growth responses of *Avena* stem segments to various sugars // *Nature.* 1962. № 196. P. 1332–1333.
23. Dickinson D.B. Relation between external sugars and respiration of germinating lilly pollen // *Proc. Am. Soc. Hort.* 1966. № 88. P. 651–656.
24. Hilderbrandt A.C., Riker A.J. Influence of concentration of sugar and polysaccharides on callus tissue growth *in vitro* // *J. Int. Biomedical Inf.* 1953. № 40. P. 66–76.
25. Методические рекомендации по клональному микроразмножению винограда / П.Я. Голодрига [и др.]; ВНИИВиПП «Магарач». Ялта, 1986. 56 с.

References

1. Benson E.E. *Plant conservation biotechnology* // Taylor and Francis. 2002. 309 p.
2. Novikova T.I. Ispol'zovanie biotekhnologicheskikh podhodov dlya sohraneniya bioraznootvornosti rastenij // *Rastitel'nyj mir aziatskoj Rossii.* 2013. № 2(12). S. 119-128.
3. Cruz-Cruz C.A., González-Arno M.T., Engelmann F. *Biotechnology and Conservation of Plant Biodiversity* // *Resources.* 2013. V. 2. P. 73–95.
4. Engelmann F. Use of biotechnologies for the conservation of plant biodiversity // *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant.* 2011.V. 47. P. 5–16.
5. Gaevskij N.A., Golovanova T.I., Gol'd V.M. *Izbrannye glavny ekologicheskoy fiziologii rastenij.* Krasnoyarsk, 2012. 91 s.
6. Reed B.M., Chang Y. *Medium-and Long- term Storage of In Vitro Cultures of Temperate Fruit and Nut Crops* // *Conservation of Plant Genetic Resources In Vitro.* Vol. 1: General Aspects. 1997. P. 67–105.
7. Erst A.A., Vechernina N.A. Razmnozhenie smorodiny zolotistoj *in vitro* // *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta.* 2008. № 4. S. 1014.
8. Kutas E.N., Veevnik A.A., Titok V.V. Regeneraciya introducirovannyh sortov *Vaccinium corymbosum* L. na razlichnyh modifikacijah pitatel'nyh sred // *Opyt i perspektivy*

vozdelyvaniya golubiki na territorii Belarusi i sopredel'nyh stran: Materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii. Minsk, 2014. S. 57-61.

9. Egorova N.A., Stavceva I.V. Mikrorazmnozhenie sortov efi-romaslichnoj rozy v kul'ture in vitro // Vestnik udmurtskogo universi-teta. Biologiya. Nauki o zemle. 2016. № 26 (2). S. 45-52.

10. Mehwish Yaseen, Touqeer Ahmad, Gaurav Sablok, Alvaro Stand-ardi, Ishfaq Ahmad Hafiz. Review: role of carbon sources for in vitro plant growth and development // Molecular Biology Reports. 2013. R. 2837-2849.

11. Tokhtar V.K., Doang Zh., Tokhtar L.A., Safronova G.I. Momordi-ca sochinchinensis (Lour.) Spreng. (Cucurbitaceae) in culture in vitro // Re-search Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2016. № 7 (6) R. 32-43.

12. Larskaya I.A., Trofimova O.I., Gorshkova T.A. Rizogenez v kul'ture in vitro i vliyanie na etot process regulatorov uglevodnoj prirody // Biotekhnologiya kak instrument sohraneniya bioraznoobraziya rastitel'nogo mira. Materialy VII Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii. YAlta, 2016. S. 276-277.

13. Urmanceva V.V. Nekotorye osobennosti uglevodnogo obmena v kul'ture dedifferecirovannyh tkanej saharnoj svekly // Fiziologiya rastenij. 1976. T. 23. Vyp.6. S. 119-127.

14. Muratova S.A., Papihin R.V., YAnkovskaya M.B. Vliyanie raz-lichnyh uglevodov na regeneraciyu, razmnozhenie i rost rastenij in vitro // Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii. 2012. T. HKHKH1. Vyp. 2. S. 86-94.

15. Japanese researchers identify cell culture inhibitor // Bioprocess. Technol. 1989. № 11. R.6.

16. Effects of Various Carbon Sources and Their Combinations on in vitro Growth and Photosynthesis of Banana Plantlets /John Nelson Buah, Yoshino bu Kawamitsu Shigeyasu Y onemori, Mitsuru Hayashi and Seiichi Murayama // Plant Prod. Sci. 2000. 3 (4). R. 392–397.

17. Henderson J.M.H. The changing nutritional pattern from normal to habituated sunflower tissue in vitro // Annee Biol. 1954. 31: R. 329–348.

18. Buffard-Morel J. Recherches sur la culture in vitro des embryons de palmier a huile (Elaeis guineensis Jacq. Var. Dura). V. Effects du glucose, du levulose, du maltose ET du saccharose. Oleagineux. 1968. 23: R.701–711.

19. Glasziou K.T., Waldron J.C. and Most B.H. Glucose regulation of enzyme synthesis in sugarcane stem tissue. Phytochemistry. 1967. № 6. R. 769–775.

20. Street H.E. and Lowe J.S. The carbohydrate nutrition of tomato roots: The mechanism of sucrose absorption by excised roots // Physiol. Plant. 1950. № 4. R.592–616.

21. Mauney J.R. The culture in vitro of immature cotton embryos // Bot. Gaz. 1961. № 122. R. 205–209.

22. Kaufman P.B., Katz J.M. and Yoder M.E. Growth responses of Avena stem segments to various sugars // Nature. 1962. № 196. P. 1332–1333.

23. Dickinson D.B. Relation between external sugars and respiration of germinating lilly pollen // Proc. Am. Soc. Hort. 1966. № 88. R. 651–656.

24. Hilderbrandt A.C., Riker A.J. Influence of concentration of sugar and polysaccharides on callus tissue growth in vitro // J. Int. Biomedical Inf. 1953. № 40. P. 66–76.

25. Metodicheskie rekomendacii po klonal'nomu mikrorazmnozheniyu vinograda / P.YA. Golodriga i dr.; VNIIViPP «Magarach». YAlta, 1986. 56 s.