

УДК [57.017.642:581.3](476)

UDC 57.017.642:581.3](476)

**ИЗУЧЕНИЕ  
ОСОБЕННОСТЕЙ ЭМБРИОЛОГИИ  
И РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ  
РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ  
ВИДОВ РАСТЕНИЙ БЕЛАРУСИ****RESEARCH OF THE FEATURES  
OF EMBRYOLOGY AND  
REPRODUCTIVE BIOLOGY  
OF RARE AND DISAPPEARING  
SPECIES OF PLANTS OF BELARUS****В. Ф. Черник,***кандидат биологических наук, доцент  
кафедры морфологии  
и физиологии человека  
и животных БГПУ***V. Chernik,***PhD in Biology, Associate  
Professor of the Department  
of Morphology and Physiology  
of Human and Animals, BSPU*

Поступила в редакцию 11.12.2018.

Received 11.12.2018.

Результаты исследований в области эмбриологии и репродуктивной биологии редких и исчезающих видов растений свидетельствуют о высокой репродуктивной способности и адаптивных преимуществах северо-бореальных (таежных, подтаежных) видов. В подгруппе южнобореальных видов установлено, что потенциальная репродукция снижена у горных средневропейских видов, а самые низкие ее показатели выявлены у южноевропейских видов из-за нарушений на ранних стадиях развития мегagamетофита. Результаты, отражающие развитие эмбриональных структур в соответствии с данными по репродуктивной способности видов, могут быть использованы с целью проведения интродукции и реинтродукции.

*Ключевые слова:* эмбриональные процессы, редкие виды растений, нарушения развития мегagamетофита, репродуктивная способность видов.

The research in the field of embryology and reproductive biology of rare and endangered plant species indicates the high reproductive ability and adaptive advantages of boreal taiga, subtaiga and forest-steppe species. Reduced potential reproduction has been discovered for mountain Central European species. Its lowest rates were found in Southern European species due to the presence of disturbances in the early stages of the megagametophyte. The results reflecting the development of embryonic structures in accordance with the data on the reproductive ability of species can be used for introduction and reintroduction..

*Keywords:* embryonal processes, rare species plants, defects of the megagametophyte development, potential reproduction.

**Введение.** Для успешного сохранения редких и исчезающих видов растений в природе необходимо разностороннее изучение их биологии на разных уровнях организации. В этой связи при разработке стратегии сохранения биологического разнообразия эмбриологическая информация является актуальной. С позиций структуры популяций, устойчивости к воздействию антропогенных факторов эти виды хорошо изучены [1; 2]. Однако на границах естественных ареалов вопросы эмбриологии и репродукции редких видов остаются недостаточно разрешенными. В связи с этим изучение цитозембриологических механизмов устойчивого существования краевых популяций представляет особый интерес.

Одним из эффективных приемов сохранения редких и исчезающих видов, занимающих краевые участки своего ареала, является

их реинтродукция [1], для проведения которой требуется значительное количество качественных семян. Научной же основой получения такого материала для размножения этих видов служат эмбриологические данные (развитие семязачатка, зародыша) в соотношении с оценкой репродукции [3].

*Цель исследования* – цитозембриологическая диагностика и оценка элементов репродуктивной биологии редких и исчезающих видов растений у границ их распространения для сохранения их генофонда. Для достижения поставленной цели были определены задачи исследования: выяснение особенностей цитозембриологии (деление мегаспор и микроспор, выявление аномалий и дегенераций микро- и мегagamетофитов, ход оплодотворения); изучение потенциальной репродукции некоторых редких видов на границах распространения.

**Материал и методы исследования.**

Мониторинговые исследования проводились в период экспедиционных поездок (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, лаборатория флоры и систематики растений) в места обитания естественных популяций. В качестве объектов взяты *виды группы бореального миграционно-генетического комплекса*, произрастающие в краевых зонах ареалов. Анализ основных миграционно-генетических комплексов популяций растений заимствован из работ Г. В. Вынаева [4]. Материал изложен на основе материалов экспедиций и данных лабораторных исследований. Используются общепринятые методики цитоэмбриологического исследования [5; 6]. Завязи цветков фиксировались в смеси Карнуа. Исследования проведены на постоянных микропрепаратах, окрашенных гематоксилином по Гейденгайну и по микрофотографиям, выполненным с помощью микроскопа Nu-2 фирмы Цейс (окуляр 12,5<sup>x</sup> и объектив 100 x 0,30, а также окуляр К 7<sup>x</sup> и объективы 10 x 0,30 и 25 x 0,50). Функциональное состояние эмбриональных структур прослежено на серии микротомных продольных срезов семязачатков. Недостающие данные на постоянных микропрепаратах дополнялись материалом, полученным ускоренными цитоэмбриологическими методами и наблюдениями на живом и фиксированном материале. У большинства популяций изучена потенциальная репродукция – процент развивающихся без нарушений семязачатков (число фертильных на 100 просмотренных). Исследованы эмбриологические процессы, протекающие на клеточном уровне внутри развивающегося и зрелого зародышевых мешков, а также на ранних стадиях эмбриогенеза (преглобулярный и глобулярный зародыши).

Данная статья – продолжение серии публикаций автора, посвященных впервые проведенным в Беларуси исследованиям по эмбриологии редких и исчезающих видов растений [7]. Профессиональную помощь в нахождении местообитаний видов оказали научные сотрудники лаборатории флоры и систематики растений ИЭБ НАН Беларуси, Р. Ю. Блажевич, А. Н. Скуратович и др.

**Результаты и их обсуждение.** Группа видов бореального миграционно-генетического комплекса подразделяется на две подгруппы [4]: северобореальные и южнобореальные.

**Подгруппа северобореальные виды:** таежные и подтаежные. Рассматриваемая подгруппа видов находится в Беларуси на южной

границе ареала и связана происхождением с бореальной зоной Евразии; представлена арктобореальными и бореальными видами, относящимися к бореально-таежному и подтаежному миграционно-генетическим комплексам. Согласно фитохорологическому анализу [4] во флоре Беларуси преобладают бореально-таежные и подтаежные элементы. В плейстоцен-голоценовое время по Восточно-Европейской равнине с севера, северо-востока и востока с фрагментами еловых лесов бореально-таежные виды проникли на юг Беларуси, где произрастают на пределе или вблизи границы ареала. Эмбриологическое изучение некоторых представителей бореально-таежного миграционно-генетического комплекса проводилось в лаборатории на основании анализа постоянных и временных микропрепаратов. По некоторым фазам развития репродуктивной сферы получены микропрепараты у *Listera cordata* (L.) R.Br., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Goodyera repens* (L.) R.Br.

Завязи бореально-таежного вида *Listera cordata* зафиксированы в 655-м квадрате Беловежской пуши – на южном пределе распространения вида. Получены разрезы завязей, по которым можно судить о нормальном протекании мегаспорогенеза. В них обнаружены семязачатки ранних фаз развития. Наблюдаемые на препаратах картины мейоза, диады и тетрады мегаспор, характеризуются отсутствием нарушений (рисунок 1). Из 100 просмотренных семязачатков нормально развивающиеся составили 88,2 %.

Завязи *Goodyera repens* зафиксированы в популяции, произрастающей в Городокском районе, окр. д. Смолровка (ольс болотно-папоротниковый). Изучение зародышевых мешков у *Goodyera repens* показало, что процесс двойного оплодотворения протекает без отклонений от нормы, также, как и процесс развития преглобулярного и глобулярного зародышей (рисунок 2).

Следует также отметить, что высокой репродуктивной способностью характеризуется редкий аркто-бореальный таежный вид *Corallorhiza trifida* Chatel., несколько экземпляров которого было найдено в фазе плодоношения в Городокском районе, окр. д. Смолровка (ольс болотно-папоротниковый).

Структуры зародышевых мешков исследованы у некоторых видов подтаежного миграционно-генетического комплекса: *Trifolium lupinaster* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Iris sibirica* L. Установлено, что у этих видов в зародышевых мешках в большинстве случаев отсутствует дегенерация структур (рисунок 3).

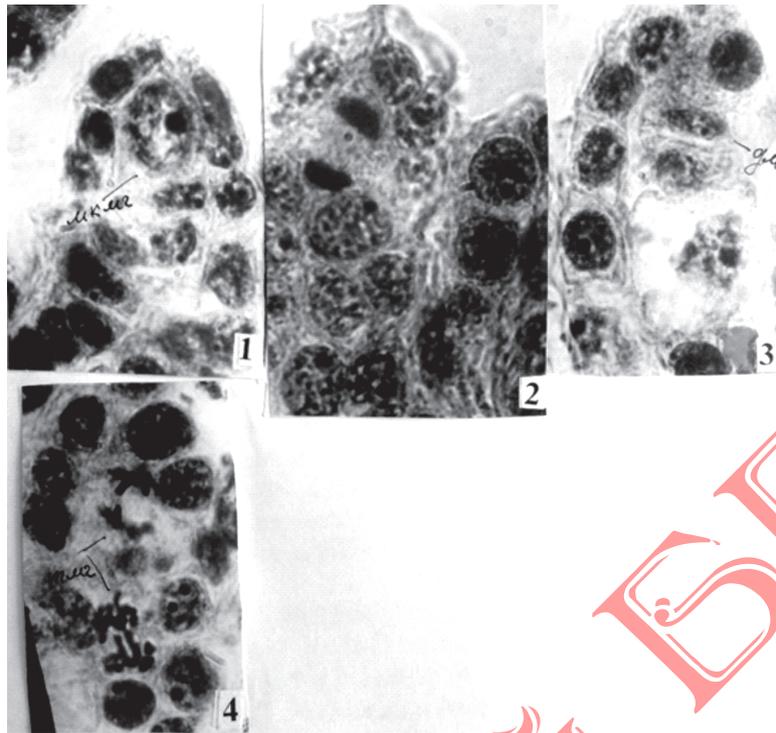


Рисунок 1 – Развитие семязачатка у *Listera cordata*: 1 – стадия мегаспороцита (материнская клетка мегаспор); 2 – деление мегаспороцита (поздняя анафаза); 3 – образование диады мегаспор; 4 – образование тетрады мегаспор.

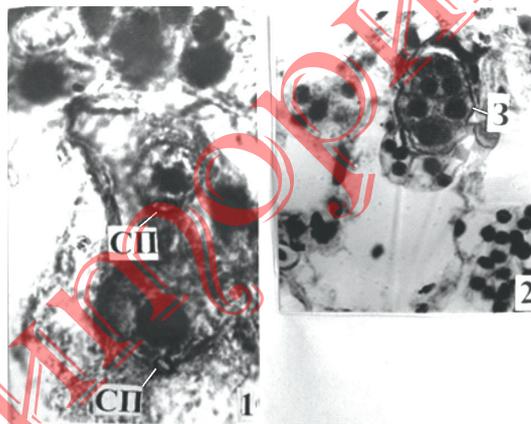


Рисунок 2 – Двойное оплодотворение (1) и преглобулярный зародыш (2) у *Goodyera repens*. СП – спермий, 3 – зародыш

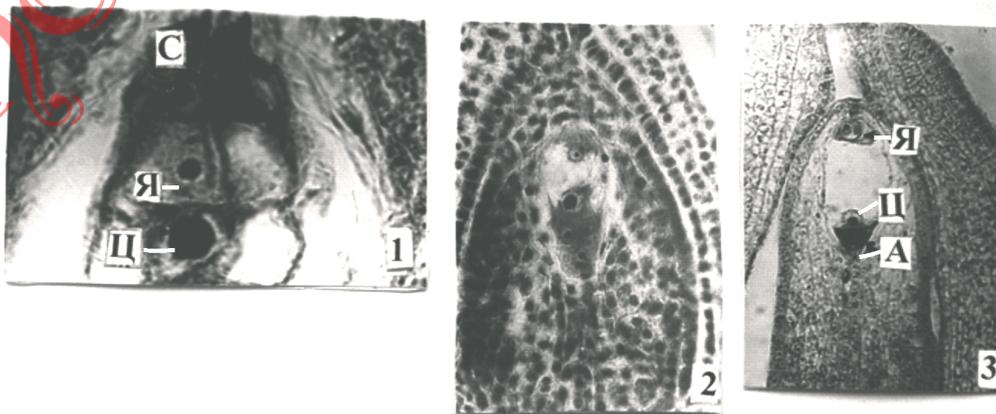


Рисунок 3 – Структуры зародышевых мешков подтаежных видов: 1 – *Trifolium lupinaster*; 2 – *Hepatica nobilis*; 3 – *Iris sibirica*. С – синергида, Ц – центральное ядро; Я – яйцеклетка, А – антиподы

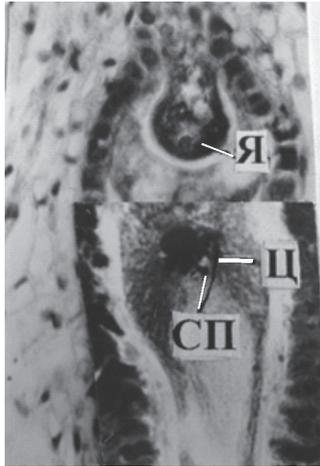


Рисунок 4 – Оплодотворенный зародышевый мешок *Arnica montana*. Я – яйцеклетка, Ц – центральное ядро, СП – спермий

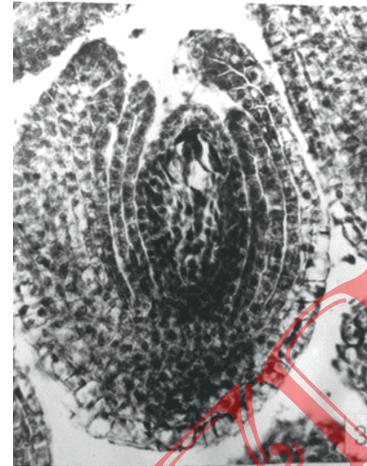


Рисунок 5 – Дезорганизационный процесс в зародышевом мешке *Ribes alpinum*.

Виды *Hepatica nobilis* и *Iris sibirica* имеют широкую экологическую амплитуду: встречаются в сосновых борах, широколиственно-еловых лесах, дубравах, на пойменных лугах, в прибрежно-водных сообществах. По-видимому, их экологической пластичностью, хорошей адаптационной способностью к климатическим и эдафическим условиям обусловлена фертильность их семязачатков. Сравнительно высокую эколого-биологическую устойчивость этой группы популяций некоторые ученые [4] объясняют историей проникновения бореальных видов на территорию Беларуси в периоды нескольких оледенений в плейстоцен-голоценовое время, когда виды подвергались адаптивным эволюционным преобразованиям и приобрели в ходе этого процесса биологическую устойчивость.

Таким образом, изученные бореальные виды бореально-таежного и подтаежного миграционно-генетических комплексов характеризуются не нарушенным ходом эмбриональных процессов, высокими показателями потенциальной репродукции.

**Подгруппа южнобореальные виды: среднеевропейские, лесостепные и южноевропейские.** Среднеевропейские горные виды находятся на восточном и северо-восточном пределе распространения; представлены умеренно-теплолюбивыми видами. Своим происхождением они отнесены к альпийско-судетско-карпатской горной системе [4] и отсюда в периоды оледенений (плейстоцен-голоценовый период) мигрировали на равнины, достигнув в Беларуси крайнего восточного предела распространения. Установлено, что они фитоценологически устойчивы [8]. Согласно оценкам жизнеспособности популяций среднеевропейских горных видов в большинстве ме-

стонахождений она высокая и поддерживается за счет вегетативного размножения. Наряду с этим исследованиями Р. Ю. Блажевич [8] показано, что репродуктивная способность у большинства популяций среднеевропейских горных видов на равнине в Беларуси пониженная, что свидетельствует о несоответствии эколого-фитоценологических условий требованиям видов. У среднеевропейских видов плодообразование происходит, но семена формируются невысокого качества, у некоторых видов отмечена партенокарпия. Характерной особенностью является то, что репродуктивная способность этих видов невысока. На 100 просмотренных семязачатков, фертильных по изученным видам, оказалось от 12 до 52 %.

Среди среднеевропейских видов особенности эмбриологии и репродуктивной биологии выявлены у *Arnica montana* L. и *Geranium phaeum* L. Исследования постоянных и временных микропрепаратов *Arnica montana* показали, что у этого вида формируются жизнеспособные микроспоры. Однако во многие семязачатки пыльцевые трубки не проникали и двойное оплодотворение не происходило, о чем свидетельствует наличие дегенерирующих структур в зрелых зародышевых мешках и отсутствие следов пыльцевых трубок. В популяциях *Arnica montana* (Новогрудский район, окр. д. Ждановичи и Стародорожский район, окр. д. Фаличи) дезорганизационные явления в зародышевых мешках являются следствием нарушения процесса оплодотворения. Отсутствие вхождения спермия в половые ядра (яйцеклетку и центральное ядро) приводило к их дегенерации. Те же семязачатки, в которых произошло оплодотворение (рисунок 4), в основном достигли зрелой фазы развития, а неоплодотворен-

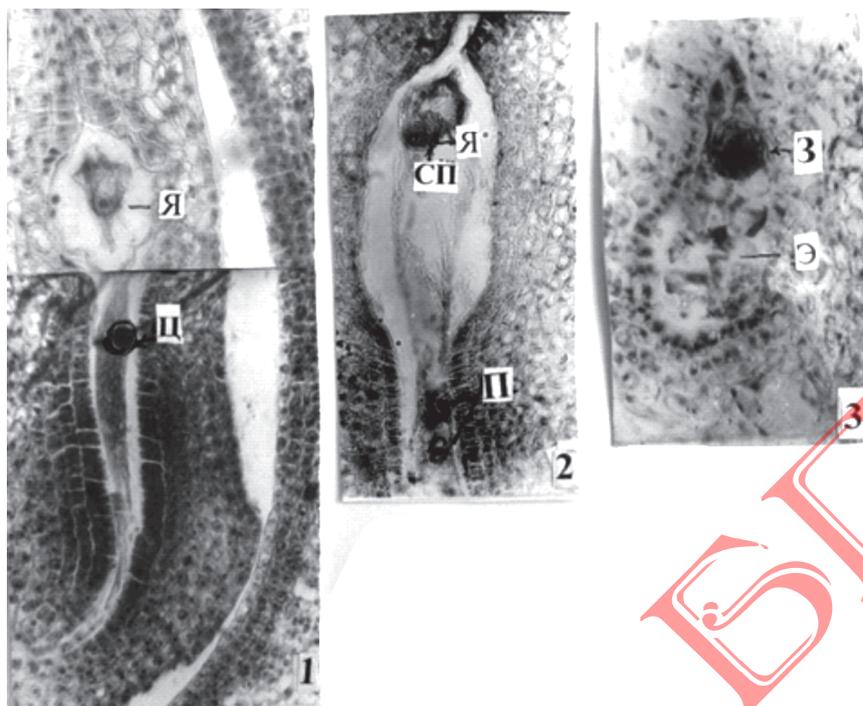


Рисунок 6 – Структуры зародышевых мешков лесостепных видов: 1 – оплодотворенный зародышевый мешок *Ajuga genevensis*; 2 – оплодотворенный зародышевый мешок *Dracoscephalum ruysiana*; 3 – глобулярный зародыш и эндосперм *Dracoscephalum ruysiana*

ные – в дальнейшем не развивались, что явилось причиной партенокарпии. У этого вида на 100 просмотренных семязачатков выявлено 46,9 % фертильных.

В популяции *Geranium phaeum* Новогрудского района (окр. д. Лизневичи) в зародышевых мешках имели место дезорганизационные явления. Наряду с этим по популяции, произрастающей в Беловежской пуще (д. Переров, кв. 589), получены микропрепараты с преглобулярными и глобулярными зародышами. Эколого-биологические исследования показали [8], что жизнеспособность популяций в республике у этого вида понижена. В частности, результаты эколого-биологического исследования в популяции, произрастающей в Новогрудском районе [8], соответствуют данным цитозембриологической диагностики.

Для средневропейского горного вида *Ribes alpinum* (Ошмянский р-н, окр. д. Михалкони, деградированная дубрава) характерен опад неоплодотворенных завязей, по видимому, из-за неосуществления оплодотворения (рисунок 5), несмотря на высокую фертильность пыльцевых зерен.

Таким образом, у видов средневропейского миграционно-генетического комплекса способность к репродукции невысокая, что обусловлено эмбриологическими причинами. Пыльца сформирована фертильная, но в зародышевых мешках имели ме-

сто дегенерации структур и дезорганизационные явления.

Ряд лесостепных видов находятся на северных и северо-западных пределах распространения и приурочены к сосново-широколиственным лесам, хорошо прогреваемым склонам, суходольным лугам. Из группы лесостепных видов состояние структур зародышевых мешков изучено у *Ajuga genevensis* L. и *Dracoscephalum ruysiana* L. (рисунок 6).

Оплодотворенные зародышевые мешки выявлены у обоих видов. На произошедшее оплодотворение в них указывает наличие второго ядрышка в ядре яйцеклетки и ядре центральной клетки (рисунок 6, 1). Полярные ядра у *Dracoscephalum ruysiana* к моменту оплодотворения находятся на стадии объединения. На препаратах прослеживались ранние фазы оплодотворения – контакты спермия с яйцеклеткой и полярным ядром. Наличие в центральных ядрах ядрышек является результатом слияния двух полярных ядер и спермия, причем два ядрышка внесены полярными ядрами, а третье, меньшее – спермием. О произошедшем оплодотворении в яйцеклетке свидетельствуют два ядрышка, более крупное – ядро яйцеклетки, а более маленькое внесено спермием. На препаратах над яйцеклеткой видны остатки окрашенного железным гематоксилином пыльцевых трубок (рисунок 6, 1, 2), на основании чего мож-

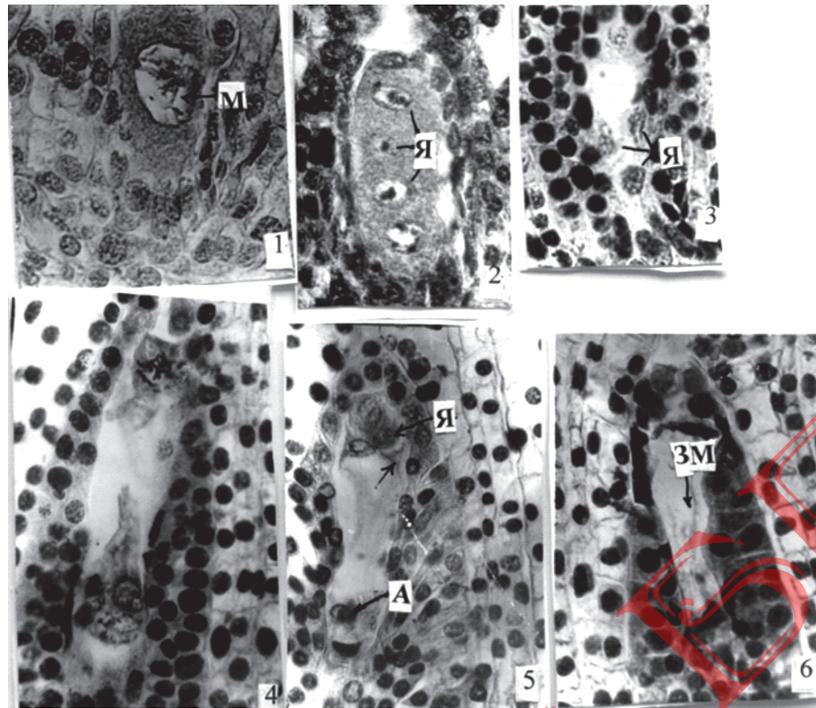


Рисунок 7 – Структуры зародышевых мешков южноевропейского вида *Lilium martagon*: 1 – мегаспора, 2 – тетрада мегаспор; 3–5 – фазы развития зародышевого мешка; 6 – дегенерация зародышевого мешка. М – мегаспора, Я – ядра, А – антиподы, ЗМ – зародышевый мешок

но судить о том, что пыльцевые трубки достигли яйцеклетки. Морфогенез зародыша происходит без отклонений от нормы (рисунок 6, 3). В теплые сухие периоды, сопутствующие цветению, лесостепные бореальные по распространению виды даже на окраинах ареала имеют более высокие показатели репродукции, по сравнению со средневропейскими видами. На 100 просмотренных семязачатков фертильные составили 73,2 %.

Среди южноевропейских видов эмбриологические особенности выявлены у *Lilium martagon* L. и *Cephalanthera rubra* (L.) Rich.

*Lilium martagon* – редкий реликтовый вид, который находится в Беларуси на северной границе ареала. Изучен материал, зафиксированный в популяции Березинского биосферного заповедника и в популяции, произрастающей в окр. д. Атолино Минского района. Проведен эмбриологический анализ состояния структур мужского и женского гаметофитов. У данного вида зародышевый мешок образуется по *Fritillaria*-типу и характеризуется тетраспоричностью (IV), двумя делениями (2), биполярностью и гетерополярностью (2 + 3), (рисунок 7, 1–4). Поэтому для обозначения данного типа зародышевого мешка известный эмбриолог И. Д. Романов [9] предложил формулу: IV.2.2 + 3. У этого вида, как и у других видов, произрастающих на северной границе аре-

ала, нарушения эмбрионального развития проявляются в виде дезорганизационных явлений в зародышевых мешках в разные фазы их развития. Дегенерация мегаспорофита отмечена у многих семязачатков (рисунок 7, 6). Аномалии в развитии зародышевых мешков, дегенерация зародышевых мешков (этапы незрелого или зрелого семязачатков) являются эмбриологическими причинами низкой потенциальной репродукции вида. На 100 просмотренных семязачатков фертильных приходится только лишь 26,7 %.

На территории Беларуси популяции *Cephalanthera rubra* предпочитают юго-западные районы (Беловежская пуца, кв. 589, кв. 712). В северных районах республики, где проходит северная граница распространения вида, наблюдается резкое сокращение его встречаемости. В Березинском биосферном заповеднике (кв. 264) можно встретить только единичные экземпляры, для которых характерно отмирание зародышевых мешков, семязачатков в целом, что можно объяснить крайним северным положением вида.

Выявленные у южных видов нарушения в ходе мегаспорогенеза обусловлены их слабыми адаптационными возможностями, поскольку они не подвергались таким стрессовым воздействиям, как бореально-таежные

и подтаежные виды в позднеледниковый и постледниковый периоды.

**Заключение.** Проведен эмбриологический анализ редких видов растений Беларуси, относящихся к бореальному комплексу. Выявлены эмбриологические причины снижения их репродуктивной способности: дегенерация пыльцевых зерен, выявленная у некоторых видов на поздних этапах развития, нарушения в развитии зародышевых мешков (этапы несформированного и сформированного семязачатков), дегенерация несформированных и зрелых зародышевых мешков. Полученные сведения могут стать основой при разработке мер по охране редких растений (особенно из семейств Orchidaceae и Liliaceae), использоваться в работах по интродукции и реинтродукции растений. Полученные результаты могут использоваться в учебном процессе в ходе преподавания морфологии растений, репродуктивной биологии.

Разработка эмбриологических основ репродукции имеет практическое значение, так

как позволяет направленно влиять на сохранение банков семян популяций и служит началом осуществления тиражирования растений *in vivo*, а также *in vitro* на основе клонирования как спорофита, так и гаметофита [10]. Исследования могут найти применение в разработке биотехнологических способов получения растений некоторых видов в культуре *in vitro* с учетом фаз и особенностей развития в эти фазы репродуктивных структур. В этой связи реально создание искусственных популяций на базе растений, полученных в культуре *in vitro* из семян, собранных в природных популяциях на разных этапах развития.

Изучение проблем репродукции способствует управлению этапами онтогенеза. Для этого необходимы эмбриологическая информация и интегративные экспериментальные исследования в области эмбриологии и репродуктивной биологии. Реализация этих задач внесет определенный вклад в решение проблем сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. редкол.: И. М. Качановский, М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Минск : Белорус. Энцикл. имени П. Бровки, 2015. – 448 с.
2. Левкович, А. В. Оценка состояния и устойчивости популяций редких и исчезающих видов растений Беларуси на разных уровнях пространственной организации. Ботаника (исследования) / А. В. Левкович. – Минск : Колоград, 2016. – Вып. 45. – С. 114–128.
3. Круглова, А. Е. Эмбриология редких видов Южного Урала / А. Е. Круглова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 6. – С. 172–174.
4. Вынаев, Г. В. Флорогенетическая структура и фитогеографические связи флоры Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук; АН БССР, ИЭБ имени В. Ф. Купревича / Г. В. Вынаев. – Минск, 1984 – 29 с.
5. Батыгина, Т. Б. Половая репродукция цветковых растений: формирование зиготы и типы кариогамии / Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева // Бот. журн. – 2000. Т. 85. – № 6. – С. 50–66.
6. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т. Б. Батыгина. – СПб. : Мир и семья. – Т. 3. – «Системы репродукции», 2000. – 647 с. V. 3 – "Reproductive systems", 2007.
7. Черник, В. Ф. Цитоэмбриологическое исследование популяций редких видов растений на границах ареалов / В. Ф. Черник // Весті БДПУ. Сер. 3. – 2017. – № 3. – С. 23–30.

#### REFERENCES

1. Krasnaya kniga Respubliki Belarus. Rasteniya: redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rasteniy/ gl. redkol.: I. M. Kachanovskiy, M. Ye. Nikiforov, V. I. Parfenov [i dr.]. – 4-ye izd. – Minsk: Belorus. Entsikl. imeni P. Brovki, 2015. – 448 s.
2. Levkovich, A. V. Otsenka sostoyaniya i ustoychivosti populyatsiy redkikh i ischezayushchikh vidov rasteniy Belarusi na raznykh urovnyakh prostranstvennoy organizatsii. Botanika (issledovaniya) / A. V. Levkovich. – Minsk : Kolograd, 2016. – Vyp. 45. – S. 114–128.
3. Kruglova, A. Ye. Embriologiya redkikh vidov Yuzhnogo Urala / A. Ye. Kruglova // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. – 2009. – № 6. – S. 172–174.
4. Vynayev, G. V. Florogeneticheskaya struktura i fitogeograficheskiye svyazi flory Belorussii: avtoref. dis. kand. biol. nauk. AN BSSR, IEB imeni V. F. Kuprevicha / G. V. Vynayev. – Minsk, 1984 – 29 s.
5. Batygina, T. B. Polovaya reproduktsiya tsvetkovykh rasteniy: formirovaniye zigoty i tipy kariogamii / T. B. Batygina, V. Ye. Vasilyeva // Bot. zhurn. – 2000. – T. 85. – № 6. – S. 50–66.
6. Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii / red. T. B. Batygina. – SPb. : Mir i semya. – T. 3. – "Sistemy reproduksii", 2000. 647 s. V. 3 – "Reproductive systems", 2007.
7. Chernik, V. F. Tsitoembriologicheskoye issledovaniye populyatsiy redkikh vidov rasteniy na granitsakh arealov / V. F. Chernik // Vestsi BDP. Ser. 3. – 2017. – № 3. – s. 23–30.

8. Блажевич, Р. Ю. Особенности произрастания центрально-европейских горных видов на границах их ареалов на равнине (в условиях Белоруссии): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Р. Ю. Блажевич. – Минск, 1986. – 22 с.
9. Романов, И. Д. Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка *Fritillaria* – типа / И. Д. Романов // Бот. журн. – 1965. – Т. 50. – № 9.
10. Andronova, E. V. The developmental biology of *Stevia rebaudiana* in vivo and in vitro / E. V. Andronova, V. Yu. Molodkin, L. G. Dvoryanova // *Compositae: biology and utilization* / Eds. Caligari and D.J.N.Hind: P.D.S., 1996. P. 179–183.
8. *Blazhevich, R. Yu.* Osobennosti proizrastaniya tsentralno-yevropeyskikh gornyykh vidov na granitsakh ikh arealov na ravnine (v usloviyakh Belorussii): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / R. Yu. Blazhevich. – Minsk, 1986. – 22 s.
9. *Romanov I. D.* Opyt analiza nekotorykh osobennostey razvitia zarodyshevogo meshka *Fritillaria*–tupa / *I. D. Romanov* // *Bot. zhurn.*, 1965. – T. 50. – № 9.
10. *Andronova, E. V.* The developmental biology of *Stevia rebaudiana* in vivo and in vitro / *E. V. Andronova, V. Yu. Molodkin, L. G. Dvoryanova* // *Compositae: biology and utilization* / Eds. Caligari and D. J. N. Hind: P.D.S., 1996. P. 179–183.

Репозиторий БГУ