

УДК 57.017.642:581.3

UDC 57.017.642:581.3

**ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ОЦЕНКИ И СОХРАНЕНИЯ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ
АТЛАНТИЧЕСКО-
СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ
И ЮЖНОЕВРОПЕЙСКИХ
ВИДОВ ФЛОРЫ БЕЛАРУСИ**

**CYTO-EMBRYOLOGICAL
BASES OF EVALUATION
AND PRESERVATION
OF BIODIVERSITY
OF ATLANTIC-MEDITERRANEAN
AND SOUTHERN EUROPEAN
SPECIES OF FLORA IN BELARUS**

В. Ф. Черник,

*кандидат биологических наук,
доцент кафедры морфологии
и физиологии человека и животных
факультета естествознания Белорус-
ского государственного педагогического
университета имени Максима Танка*

V. Chernik,

*PhD in Biology,
Associate Professor of the Department
of Morphology and Physiology
of Human and Animals, Faculty of Natural
Sciences, Belarusian State Pedagogical
University named after Maxim Tank*

Поступила в редакцию 21.01.20.

Received on 21.01.20.

В работе показана значимость цитоэмбриологических признаков для решения вопросов сохранения биоразнообразия редких видов растений. Проведен анализ функционального состояния мегагаметофитов и выявлены морфологические особенности репродуктивных структур у атлантическо-средиземноморских и южноевропейских видов. Определены потенциальные и реальные показатели репродукции некоторых видов. На основании различий в характере развития мегагаметофита выделены три группы видов: потенциально уязвимые, уязвимые и сильно уязвимые. Выявлены уровни природоохранной значимости видов по цитоэмбриологическим характеристикам. Предложена методика гаплоидного эмбриоидогенеза для сохранения биоразнообразия исследованных видов.

Ключевые слова: эмбриональные процессы, нарушения развития репродуктивных структур, мегагаметофит, биоразнообразия.

The article shows the significance of cyto-embryological for solving the problems of preservation of biodiversity of rare species of plants. The analysis of functional state of megagametophytes is conducted and morphological features of reproductive structures of Atlantic-Mediterranean and Southern European species are revealed. Potential and real indices of reproduction of some species are defined. On the base of differences in the character of development of megagametophyte three groups of species are defined: potentially vulnerable, vulnerable and highly vulnerable. Levels of nature-protecting significance of species on cyto-embryological characteristics are revealed. The methods of haploid embryoidogenesis for preserving the biodiversity of the studied species is proposed.

Keywords: embryonic processes, malfunctions of development of reproductive structures, megagametophyte, biodiversity.

Введение. Разработка научных основ сохранения биоразнообразия редких видов растений тесно связана с проблемой их гаплоидного эмбриоидогенеза *in vitro* и представляет собой актуальную проблему [1]. Цитоэмбриологические исследования и технологию гаплоидного эмбриоидогенеза *in vitro* можно использовать в решении вопросов биологии размножения атлантическо-средиземноморских и южно-европейских видов, произрастающих в Беларуси малыми популяциями. По визуальной оценке невозможно судить о репродуктивной биологии этих видов флоры. В связи с практической

необходимостью интродукции ряда растений из природных популяций в новые места обитания важно выявить причины, вызывающие нарушения в протекании репродуктивных процессов. Одной из причин таких нарушений является воздействие неблагоприятных факторов окружающей среды. Реакция растений на эти воздействия наиболее выражена в различные стадии развития репродуктивных органов. Цитоэмбриологические исследования позволяют диагностировать особенности развития мегагаметофита, состояние его структур в ходе онтогенеза. Полученные эмбриологические данные в есте-

ственных популяциях растений позволяют выявить состояние репродуктивных структур на некоторых стадиях микроспорогенеза, мегаспорогенеза и эмбриогенеза. Они могут служить научной основой оценки и сохранения биоразнообразия редких видов флоры с последующим применением технологий клонального микроразмножения.

Цель работы – цитозембриологическое изучение атлантическо-средиземноморских и южноевропейских видов флоры, разработка цитозембриологических и биотехнологических основ сохранения биоразнообразия.

Материал и методы исследования. Исследования проводились в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (лаборатория флоры и систематики растений). Сбор материала проведен в естественных популяциях растений. В качестве объектов взяты 7 атлантическо-средиземноморских видов и 2 южноевропейских вида флоры Беларуси. Используются общепринятые методики цитозембриологического исследования [1, 3]. Завязи цветков фиксировались в смеси Карнуа. Микропрепараты окрашивались гематоксилином по Гейденгайну и заключались в бальзам. Исследованы процессы, протекающие на уровне половых клеток мегаспорофита и микрогаметофита. Изучение и фотографирование постоянных и временных препаратов проведено с помощью микроскопа Nu-2 фирмы Цейс. Микропрепараты изучены при максимальном увеличении (объектив масляной иммерсии 100 x 0,30 и окуляр 12,5x). Рисунки представляют собой черно-белые фотографии микропрепаратов, снятых с помощью микроскопа. Исследование проводилось на количестве семязачатков не менее 60 учетных единиц, число семязачатков подсчитывалось под микроскопом МБС-10.

Результаты и их обсуждение. Атлантическо-средиземноморско-европейские виды распространены от южной Скандинавии до Средиземноморья. Значительная часть атлантическо-средиземноморских видов относится к горно-европейским, произрастающим в елово-грабовых дубравах, широколиственно-сосновых лесах, что в какой-то степени соответствует условиям горных лесов Западной Европы. Изучение эмбриологических процессов в семязачатках позволило выявить причину нарушения репродуктивной функции и определить чувствительные и менее чувствительные фазы в развитии репродуктивных структур исследуемых видов.

Saxifraga granulata L. – атлантическо-средиземноморско-европейский реликтовый вид, произрастающий в западных районах республики, находящийся в островных локалитетах за восточной границей ареала [2].

Материал для исследования собран в Каменецком районе (окр. д. Каменюки). Мейоз в материнских клетках микроспор идет без нарушений. На препаратах прослеживались материнские клетки микроспор, ядра которых уже совершили первое и второе деления (рисунок 1, 1, 2). Наблюдалась картина оплодотворения половых клеток (рисунок 1, 3). В уже зрелых пыльниках, в пыльцевых гнездах не наблюдались лишённые содержимого пыльцевые зерна. Вместе с тем в зародышевых мешках эмбриональные процессы протекали с нарушениями, происходящими в более поздние сроки, в связи с чем подавляющее большинство коробочек вовсе не содержали семена. Поэтому этот вид может быть отнесен к уязвимым (III категория национальной природоохранной значимости).

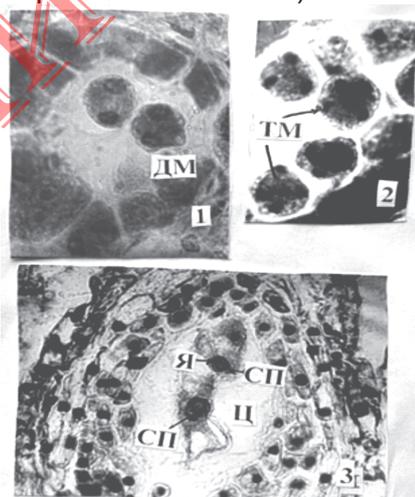


Рисунок 1 – Репродуктивные структуры у *Saxifraga granulata*: 1 – диады микроспор (ДМ); 2 – тетрады микроспор (ТМ); 3 – процесс оплодотворения (СП – спермий, Я – яйцеклетка, Ц – центральная клетка)

Ajuga pyramidalis L. Этот вид принадлежит к реликтовым, среднеевропейским горным видам. Материал собран в Минском районе (окр. ж/д. ст. Крыжовка). Среди рассмотренных зародышевых мешков жизнеспособными оказались более 50 %. У остальных зародышевых мешков имелись признаки дегенерации. Половые клетки дегенерировали вследствие отсутствия оплодотворения. Получены микропрепараты с развивающимся нуклеарным эндоспермом и глобулярным зародышем. Вид можно относить к IV категории национального природоохранного значения – к потенциально уязвимым видам.

Ranunculus bulbosus L. – вид, занимающий всю Западную Европу от Атлантического побережья до Средиземноморья. В Беларуси достигает восточной границы ареала [2]. Материал собран в Новогрудском районе (д. Налибоки). В популяции насчитывалось менее десятка особей. Зародышевые мешки с дегенерирующим яйцевым аппаратом составили 32 %, но наряду с этим более 60 % зародышевых мешков содержали жизнеспособные структуры (рисунок 2), что позволяет предполагать о хороших потенциальных репродуктивных возможностях этого вида. Вид следует относить к IV категории национального природоохранного значения.

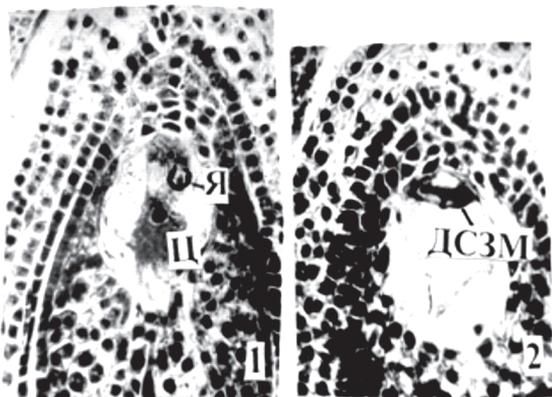


Рисунок 2 – Репродуктивные структуры у *Ranunculus bulbosus*: 1 – оплодотворенный зародышевый мешок (Я – яйцеклетка, Ц – центральная клетка); 2 – дегенерирующие структуры зародышевого мешка (ДСЗМ)

Armeria elongata Hoffm. Koch – атлантическо-средиземноморский вид, изолированные популяции которого в Беларуси встречаются на северо-восточной границе ареала. Эмбриологически изучена изолированная популяция в Дубровенском районе (окр. д. Зарубы), произрастающая за пределами ареала. Характерной особенностью репродуктивной сферы является дегенерация структур мужского и женского гаметофитов (рисунок 3). Установлено, что в ходе микроспорогенеза имели место нарушения, поскольку в конечном итоге они привели к стерилизации пыльцы. В популяции не более 24 % пыльцевых зерен сформировались без цитоморфологических изменений, то есть содержали вегетативное и генеративное ядра. Остальная часть пыльцевых зерен – дегенерирующие. В них отсутствует ядро, или если оно есть, то вокруг него расположена отошедшая от оболочки цитоплазма (рисунок 3, 3). Репродуктивная способность данного вида крайне низкая. Вид следует отнести к сильно уязвимым.

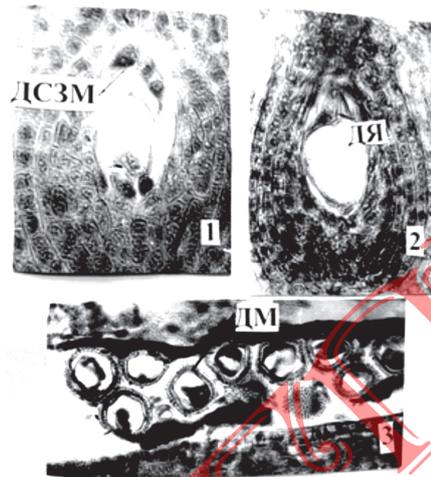


Рисунок 3 – Репродуктивные структуры *Armeria elongata*: 1 – дегенерация структур зародышевого мешка (ДСЗМ); 2 – дегенерация ядер (ДЯ); 3 – дегенерация микроспор (ДМ)

Arnica montana L. – горно-субальпийский вид, находящийся в Беларуси на северо-восточной и южной границах ареала. В Беларуси встречается в западных и центральных районах, на возвышенностях Белорусской гряды. Материал собран в Стародорожском районе (окр. д. Фаличи). В зародышевых мешках наблюдались спермии в контакте с яйцеклеткой и центральным ядром [4].

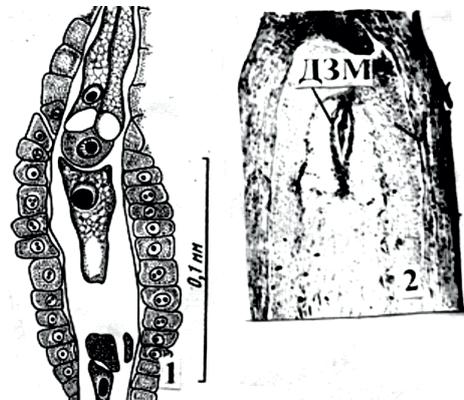


Рисунок 4 – Зрелый (1) и дегенерирующий (2) зародышевые мешки *Arnica montana* в семязачатках периферической (1) центральной (2) частях корзинки (ДСЗМ – дегенерирующий зародышевый мешок)

Полиморфизм семянков обусловлен, по-видимому, разным временем созревания и опыления женских цветков. Запаздывающие семязачатки не успевают окончательно развиться и в них образуются недоразвитые нежизнеспособные семянки. Чаще полноценны лишь семянки периферического круга корзинки. Микроспорогенез и формирование мегagamетофита в цветках периферического круга корзинки чаще протекает нормально. В женских цветках последующих кругов кор-

зинки этот процесс нарушен. В популяции Стародорожского района у 56 % семязачатков содержались зародышевые мешки с дегенерирующими структурами (рисунок 4, 2). Вид следует относить к IV категории национального природоохранного значения.

Allium ursinum – атлантичеко-средиземноморско-европейский реликтовый неморальный вид, находящийся в Беларуси в островных локалитетах на северо-восточной границе ареала. Эмбриональные процессы изучены в двух популяциях, Осиповичский (окр. д. Липень) и Дзержинский (окр. ж/д ст. Энергетик) районы. Продольные разрезы через завязи цветков, собранных в последней декаде апреля, позволили наблюдать микроспорогенез мегаспорогенез (рисунок 5, 1–4; 6, 1). Фертильность микроспор и зрелых пыльцевых зерен у этого вида высокая.

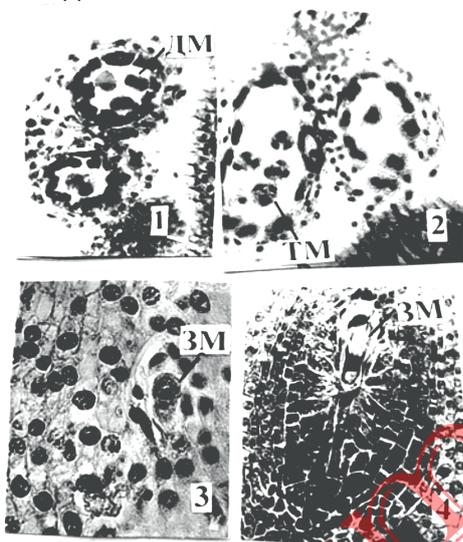


Рисунок 5 – Развитие репродуктивных структур у *Allium ursinum* и *Gladiolus imbricatus*:

1, 2 – микроспорогенез (диады микроспор – ДМ и тетрады микроспор – ТМ) *Allium ursinum*; 3 – зародышевый мешок (ЗМ) *Allium ursinum* на стадии первого деления мегаспороцита; 4 – зародышевый мешок *Gladiolus imbricatus* на стадии 2-ядерного ценоцита

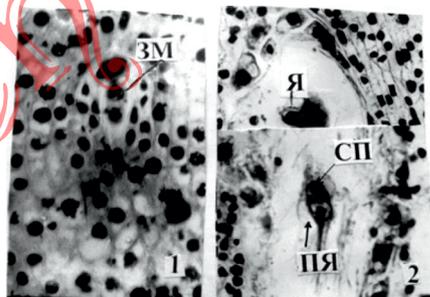


Рисунок 6 – Двухъядерный и оплодотворенный зародышевые мешки (*Allium ursinum* (ЗМ – зародышевый мешок, Я – яйцеклетка, ПЯ – полярные ядра, СП – спермий)

Археспориальная клетка дифференцируется в субэпидермальном слое семязачатка. Не делясь, она становится мегаспороцитом. Первое деление заканчивается образованием диады, а второе – тетрады мегаспор. На материале, зафиксированном в Осиповичском районе (окр. д. Липень), в единичных случаях наблюдалась дегенерация структур зародышевых мешков 2- и 4-ядерных стадий развития. Исследованы картины оплодотворения. В зародышевом мешке наблюдались спермии и разрушенные ядра синергид, оплодотворенная яйцеклетка, а также тройное слияние двух полярных ядер и второго спермия, в результате которого образовывалось триплоидное ядро эндосперма (рисунок 6, 2).

Эндосперм нуклеарного типа, причем наибольшая пloidность их отмечается в халазальной части. Полярные ядра вступают в контакт друг с другом в средней части зародышевого мешка и затем сливаются (рисунок 6, 2). Образовавшееся диплоидное ядро сливается со спермием. В ходе деления ядер выявлены отставания и слипания хромосом. Оплодотворенные зародышевые мешки у *Allium ursinum* наблюдались на большом количестве просмотренного материала. В большинстве случаев оплодотворение протекает нормально, в результате чего развиваются плоды, содержащие незрелые семена. Нечасто, но встречались пикнотические ядра в 1- 2- и 4-ядерных зародышевых мешках. Последние, видимо, обуславливают снижение показателей репродукции этого вида (процент семенификации в различные годы варьирует от 40,4 до 56,0 %). Вид следует относить к IV категории национального природоохранного значения.

Gladiolus imbricatus L. – вид средиземноморско-среднеевропейский, относящийся к четвертой категории природоохранного национального значения. Завязи его зафиксированы в Сенненском районе (окр. д. Устье). На продольных срезах выявлены пикнотические ядра в 2-ядерных зародышевых мешках (рисунок 5, 4), свидетельствующие об остановке их дальнейшего развития. Вид следует относить к IV категории национального природоохранного значения.

Lilium martagon L. является классическим объектом цитоэмбриологических исследований. У этого вида С. Г. Навашин в 1898 г. исследовал процесс двойного оплодотворения.

Завязи цветков и пыльники фиксировались в Березинском биосферном заповеднике. Фертильность пыльцы у *L. martagon* составила 94 %, аномалии в развитии микро-

спор единичны. Мегаспороциты отмечены в фазе бутонизации. Когда в пыльниках происходит образование диад микроспор, в завязях начинается мегаспорогенез. Развитие зародышевого мешка у *L.martagon* происходит по *Fritillaria*-типу. Сформированный зародышевый мешок содержит три гаплоидные клетки яйцевого аппарата, гаплоидное верхнее полярное ядро, триплоидное нижнее полярное ядро и дегенерирующие антиподы.

Сформированные зародышевые мешки появляются в начале цветения. В них клетки яйцевого аппарата морфологически сходны и завершена их дифференцировка. Фертильность зародышевых мешков в начале цветения составила 52 %. Их эмбриологическая гетерогенность обусловлена морфологической неполноценностью половых клеток вплоть до полного отмирания (рисунок 7, 3).

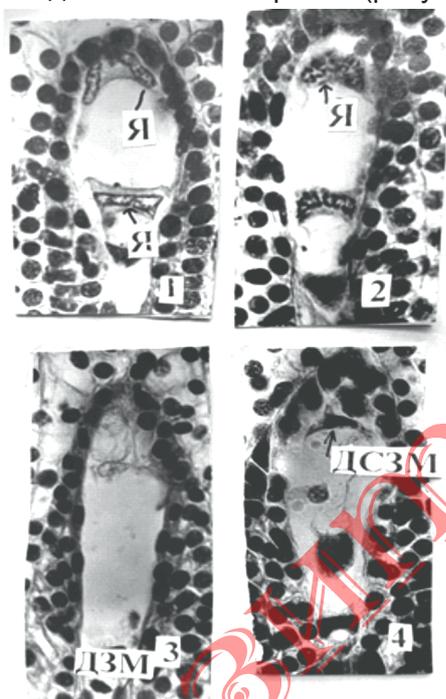


Рисунок 7 – Развитие репродуктивных структур у *Lilium martagon*: 1, 2 – ядра зародышевых мешков; 3 – дегенерация структур зрелого зародышевого мешка (Я – ядра в 4-ядерном зародышевом мешке, ДЗМ – дегенерирующий зародышевый мешок); 4 – дегенерировавшие структуры в зрелом зародышевом мешке (ДСЗМ)

Отмечены случаи деления синергиды без оплодотворения наряду с развитием зиготы, что подтверждает наличие апомиксиса у *L.martagon*. Развитие эндосперма протекает по нуклеарному типу.

Потенциальная семенная продуктивность высока – около 700 семязачатков на особь, а реальная значительно ниже – около

260 семян на особь. В этой связи коэффициент семенификации не превышал 30 %. Это свидетельствует о снижении интенсивности семенного размножения и повышении роли вегетативного размножения у данного вида при интродукции и реинтродукции. Вид следует относить к третьей категории национального природоохранного значения.

Некоторые южноевропейские виды тюльпанов встречаются в Беларуси в диком виде, например *Tulipa sylvestris* L. (тюльпан лесной). Его родина – широколиственные леса южной Италии и Балканского полуострова. В Беларуси лесной тюльпан известен только лишь в двух пунктах: Мядельский район, окр. д. Ольшево, где он встречается в долине реки Страчи и в окр. г. Бреста (в долине реки Мухавец). В природной обстановке цветение и плодоношение наблюдается в мае, в это время и проводилась фиксация завязей.

У этого вида семязачаток анатропный, зародышевый мешок *Fritillaria*-типа. В семязачатке закладывается субэпидермально одна археспориальная клетка, непосредственно превращающаяся в мегаспороцит (рисунок 8, 1). Мегаспорогенез не сопровождается цитокинезом, поэтому зародышевый мешок тетраспорический. Зародышевый мешок формируется в результате двух мейотических и двух митотических делений (рисунок 8, 1–6).

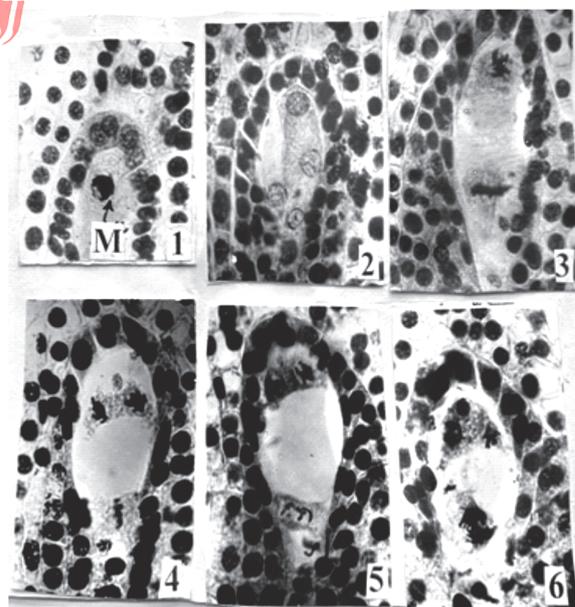


Рисунок 8 – Развитие репродуктивных структур у *Tulipa sylvestris*: 1 – мегаспороцит (M); 2 – поляризация ядер (1+3); 3 – ранняя фаза деления микропиллярных и халазальных ядер; 4, 5 – первое митотическое деление микропиллярных и халазальных ядер; 6 – второе митотическое деление микропиллярных ядер

На микропрепаратах выявлено распределение ядер по полюсам зародышевого мешка, который называется поляризацией ядер 1+3 (рисунок 8, 2). Верхнее ядро приближается к микропиллярному концу. Три ядра халазальной части сближаются, сливаются, вследствие чего образуется триплоидное ядро. Затем происходит третье деление, в результате которого в верхней части зародышевого мешка появляются два гаплоидных ядра, а в нижней – два триплоидных (рисунок 8, 5). После четвертого деления образуется двухполюсный зародышевый мешок, который имеет восемь ядер. Из них четыре верхние ядра, то есть ядра яйцевого аппарата и верхнее полярное ядро имеют гаплоидное число хромосом, а четыре нижние, то есть ядра антиподального аппарата и нижнее полярное ядро, имеют триплоидное число хромосом.

Зрелый зародышевый мешок (рисунок 9, 1–2) состоит из 5–7 клеток: двух синергид, яйцеклетки, 1–3 антипод и центральной клетки, содержащей гаплоидное верхнее полярное ядро и триплоидное нижнее полярное ядро, в норме проявляющее признаки депрессии. Яйцевой аппарат образуют синергиды, расположенные одна под другой, яйцеклетка и верхнее полярное ядро. Верхняя его клетка представляет собой синергиду, под которой располагаются вторая синергида и яйцеклетка, морфологически похожие.

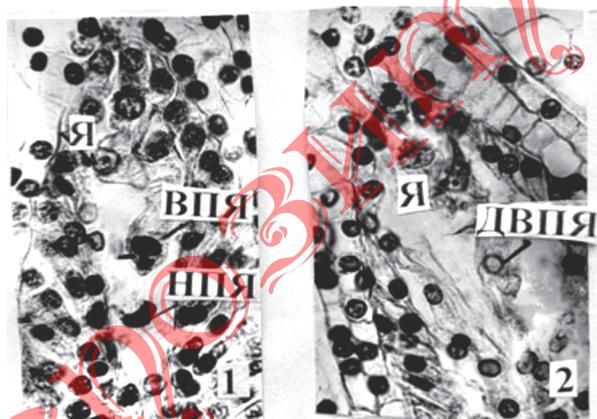


Рисунок 9 – Сформированные зародышевые мешки *Tulipa sylvestris*: 1, 2 – дегенерация половых клеток (Я – яйцеклетка, ВПЯ – верхнее полярное ядро; НПЯ – нижнее полярное ядро, ДВПЯ – дегенерирующее верхнее полярное ядро)

Картины оплодотворения у *Tulipa sylvestris* наблюдались редко. До оплодотворения полярные ядра не вступают в контакт друг с другом. Верхнее полярное ядро лежит ниже, под яйцеклеткой. Спермии представ-

ляют собой крупные вытянутые ядра, вступающие в контакт с женскими половыми ядрами. Их ядра становятся морфологически неотличимы от женских ядер. По литературным данным, оплодотворение у видов рода *Tulipa* происходит по постмитотическому типу, то есть когда верхнее полярное ядро вступает в профазу деления [5]. Поведение нижнего полярного ядра при оплодотворении зависит от степени его депрессии. От других половых ядер оно отличается тем, что сильно депрессировано, не приближается к верхнему полярному ядру и в оплодотворении не участвует. Не отмечены его контакты со спермием. На всех просмотренных микропрепаратах видно, что нижнее полярное ядро превращается в хроматиновый сгусток. Оно не участвует в образовании ядер эндосперма, но сохраняется в зародышевом мешке в виде черного сгустка хроматина даже на стадии хорошо развитого нуклеарного эндосперма.

Следует отметить редкие аномальные процессы на ранних стадиях развития зародышевых мешков, в частности асинхронизацию митотического деления микропиллярного и халазального ядер (рисунок 8, 4, 6). Вместе с тем выявлена дегенерация половых клеток (яйцеклеток и верхних полярных ядер) в подавляющем большинстве зрелых зародышевых мешков (рисунок 9, 1, 2), что обусловлено отсутствием двойного оплодотворения. На стадии готового зародышевого мешка состояние репродуктивных структур *Tulipa sylvestris* нарушается. Вид следует отнести к исчезающим (сильно уязвимым).

Обсуждение результатов. В зависимости от частоты встречаемости нарушений в развитии репродуктивных структур изученные виды разделены на три группы: потенциально уязвимые, уязвимые и сильно уязвимые. Среди них преобладают потенциально уязвимые виды, которыми являются *Ajuga reptans*, *Arnica montana*, *Allium ursinum*, *Ranunculus bulbosus*. Для них характерно высокое качество пыльцы и аномальные процессы, наблюдавшиеся у 30–40 % семязачатков. К уязвимым можно отнести *Lilium martagon*, у которого более 50 % семязачатков имеют нарушения развития, а также *Saxifraga granulata*. Сильно уязвимыми видами следует считать *Armeria elongata* и *Tulipa sylvestris*, у которых на большом количестве микропрепаратов выявлены морфологические нарушения репродуктивных структур.

Для сохранения биоразнообразия редких исследованных видов целесообразно применить технологию гаплоидного эмбриоидогенеза *in vitro* [1]. Морфогенез гаплоидных регенерантов осуществляется на питательной среде, содержащей минеральные соли, витамины, гормональные добавки, гиббереллин, индуцирующий гаплоидный эмбриоидогенез. В зародышевом мешке семязачатка с первых дней культивирования происходит деление клеток яйцевого аппарата с образованием многоклеточного зародыша без развивающегося эндосперма. Далее зародыш доразвивается и разрывает интегументы, вследствие чего на поверхности семязачатка появляется проросток. Цитозембриологические исследования показали, что в качестве эксплантов для культивирования на питательной среде следует рекомендовать семязачатки, содержащие готовый к оплодотворению зародышевый мешок.

Заключение. На основании изучения репродуктивных структур выявлены общие черты их развития, свойственные в целом для изученных групп видов, а также различия, ха-

рактеризующие протекание эмбриональных процессов у испытуемых видов. Существенные различия, заключающиеся в разном характере развития репродуктивных органов, позволили выделить три группы видов: потенциально уязвимые, уязвимые и сильно уязвимые.

Цитозембриологические исследования позволили выявить оптимальную стадию культивирования на питательной среде семязачатков (у большинства исследованных видов это семязачаток, содержащий готовый зародышевый мешок), что служит научной основой разработки биотехнологических приемов для их клонального микроразмножения. Согласно цитозембриологическим характеристикам развития репродуктивных структур выяснены уровни природоохранной значимости для атлантическо-средиземноморских и южноевропейских видов (преобладают потенциально-уязвимые виды).

Полученные данные можно применить для разработки программ по биотехнологии и селекции редких видов, при решении проблемы сохранения их биоразнообразия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгина, Т. Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции : в 3 т. / Т. Б. Батыгина. – Т. 3. – СПб., 2011. – 487 с.
2. 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.
3. Поддубная-Арнольди, В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1986. – 507 с.
4. Черник, В. Ф. Изучение особенностей эмбриологии и репродуктивной биологии редких и исчезающих видов растений Беларуси / В. Ф. Черник // Весці БДПУ. Серыя 3. – 2019. – № 1. – С. 22–28.
5. Петрова, Т. Ф. Изменение основных частей семязачатка при развитии семени у Lilioideae / Т. Ф. Петрова // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52. – С. 1187–1192.

REFERENCES

1. *Batygina, T. B. Embriologiya cvetkovykh rastenij. Terminologiya i koncepcii : v 3 t. / T. B. Batygina. – T. 3. – SPb., 2011. – 487 s.*
2. *Krasnaya kniga Respubliki Belarus'. Rasteniya: redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy dikorastushchih rastenij / gl. redkol.: I. M. Kachanovskij, M. E. Nikiforov, V. I. Parfenov [i dr.]. – 4-e izd. – Minsk : Belorus. Encikl. imeni P. Brovki, 2015. – 448 s.*
3. *Poddubnaya-Arnol'di, V. A. Citoembriologiya pokrytosemennykh rastenij / V. A. Poddubnaya-Arnol'di. – M. : Nauka, 1986. – 507 s.*
4. *Chernik, V. F. Izuchenie osobennostej embriologii i reproductivnoj biologii redkih i ischezayushchih vidov rastenij Belarusi / V. F. Chernik // Vesci BDPU. Seryya 3. – 2019. – № 1. – S. 22–28.*
5. *Petrova, T. F. Izmenenie osnovnykh chastej semyapochki pri razvitii semeni u Lilioideae / T. F. Petrova // Botan. zhurn. – 1967. – T. 52. – S. 1187–1192.*