

... ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН ... PLANT PHYSIOLOGY ...

УДК: 577.151.6:582.573.16

Дослідження кількісного вмісту активних форм кисню та антиоксидантів в тканинах цибулі ріпчастої, різних за рівнем стійкості до хвороб сортів М.С.Казначєєва

*Кіровоградський державний педагогічний університет імені Володимира Винниченка (Кіровоград,
Україна)
kazna4eeva@gmail.com*

Досліджували особливості стану прооксидантно-антиоксидантної системи цибулі ріпчастої. За допомогою спектрофотометричного методу визначено кількісний показник рівня супероксиданіонрадикалу, титриметрично визначено активність каталази та концентрацію аскорбінової кислоти в тканинах цибулі ріпчастої різних за стійкістю сортів. Виявлено прямо пропорційний зв'язок між рівнем стійкості сорту рослин до хвороб та активністю прооксидантно-антиоксидантної системи. Відмічені особливості органотропного розподілу активних форм кисню та антиоксидантів в тканинах цибулі ріпчастої.

Ключові слова: *Allium сера, активні форми кисню, супероксиданіонрадикал, каталаза, аскорбінова кислота, антиоксиданти, стійкість.*

Исследование количественного содержания активных форм кислорода и антиоксидантов в тканях лука репчатого, различных по устойчивости к болезням сортов М.С.Казначеева

Исследовали особенности состояния прооксидантно-антиоксидантной системы лука репчатого. С помощью спектрофотометрического метода определен количественный показатель уровня супероксиданионрадикала, титриметрически определена активность каталазы и концентрация аскорбиновой кислоты в тканях лука репчатого разных по устойчивости сортов. Обнаружена прямо пропорциональная связь между уровнем устойчивости сорта к болезням и активностью прооксидантно-антиоксидантной системы. Отмечены особенности органотропного распределения активных форм кислорода и антиоксидантов в тканях лука репчатого.

Ключевые слова: *Allium сера, активные формы кислорода, супероксиданионрадикал, каталаза, аскорбиновая кислота, антиоксиданты, устойчивость.*

The study of active forms of oxygen and antioxidants content in tissues of onion of different by resistance to diseases cultivars M.C.Kaznacheeva

The features of the state of prooxidant and antioxidant system of onion have been studied. Using spectrophotometric method the level of superoxide anion radical has been defined, and activity of catalase and concentration of ascorbic acid in tissues of onion of different by resistance cultivars have been titrimetrically defined. Direct dependence between the level of resistance of a cultivar to diseases and activity of the prooxidant and antioxidant system has been revealed. The features of organotropic distribution of active forms of oxygen and antioxidants have been shown in tissues and organs of onion.

Key words: *Allium cepa, active forms of oxygen, superoxide anion radical, catalase, ascorbic acid, antioxidants, resistance.*

Вступ

Активні форми кисню (АФК) є обов'язковим продуктом роботи електронтранспортного ланцюга мітохондрій аеробних організмів (Скулачев, 1996). Рослинна клітина, на відміну від тваринної, здатна до додаткової генерації АФК хлоропластами, клітинною стінкою, пероксисомами та плазмалемою (Полеская, 2007). Неконтрольоване утворення різних форм активного кисню є причиною багатьох патологічних станів рослинного організму, що виникають при зміні фізіологічних умов, дії екстремальних та абіогенних факторів тощо (Колупаєв, 2007). Так, синглетний кисень (*O₂) ініціює

вільнорадикальне перекисне окиснення біополімерів, супероксид-аніон ($\bullet\text{O}_2^-$) – модифікує в'язкість мембран, індукує розрив ДНК, фрагментацію білків; пероксид водню (H_2O_2) – окислює сульфгідрильні групи ферментів, гідроксил-радикал ($\bullet\text{OH}$) – руйнує молекули поліненасичених жирних кислот, полінуклеотидні ланцюги (Smirnof, 2005; Цебржинский, 1992). Разом з тим утворення АФК є обов'язковим для ряду реакцій, що відбуваються в нормальних умовах (метаболізм чужорідних речовин, фітогормонів, лігніну, старіння), а також у захисті рослин від патогенних організмів (реакція надчутливості) (Дьяков і др., 2002; Полесская, 2007; Apel, Hirt, 2004).

У зв'язку з підвищеною ймовірністю атаки макромолекул АФК та продуктами їх перетворення клітини рослин виробили потужну багаторівневу систему захисту, що включає ферментні та неферментні низькомолекулярні антиоксиданти. Найпотужнішим ферментом, що прискорює розпад перекису водню на триплетний кисень та воду, є каталаза, яка гальмує розрив ланцюга ДНК, збільшує низький пул NADP, знижує концентрацію внутрішньоклітинного кальцію, захищаючи плазмалематив від пошкодження (Колупаєв, Карпец, 2007; Цебржинский, 1992). Основним неферментативним низькомолекулярним антиоксидантом, що постійно генерується в тканинах рослин з УДФ-глюкози, є аскорбінова кислота (γ -лактон 2,3-дегідрол-гулонової кислоти), яка гасить АФК, віддаючи атом гідрогену; відновлює вітамін Е та окислені форми антиоксидантів (залізовмісні оксидази, цитохроми, вітаміни) (Чупахіна, 1997), стимулює загальну імуностійкість організмів (Цебржинский, 1992).

Проблема прооксидантно-антиоксидантної системи (ПАС) рослинної клітини є недостатньо висвітленою в науковій літературі. Особливої уваги заслуговує зв'язок імуностійкості рослин та їх адаптації до змінних умов існування в плані зсуву прооксидантно-антиоксидантного балансу, а також динаміки та топографії зміни активності компонентів ПАС в межах окремих органів рослини з різним функціональним навантаженням. Досить актуальним моментом тут залишається кількісний вміст низькомолекулярних антиоксидантів та продуктів вільнорадикального перекисного окиснення, які надходять до нашого організму з продуктами харчування рослинного походження. Увага до даної проблеми набуває особливого загострення в умовах зростання антропогенного навантаження на екосистеми. Тому метою даної роботи стало:

- дослідження кількісних показників утворення та впливу АФК, а також компонентів системи антиоксидантного захисту в тканинах цибулі ріпчастої стійких та малостійких до хвороб сортів;
- дослідження особливостей розподілу компонентів ПАС в межах окремих вегетативних та генеративних органів цибулі ріпчастої на різних етапах онтогенезу;
- порівняння вказаних біохімічних показників для цибулі стійкого та малостійкого до хвороб сорту.

Методика дослідження

Для дослідження використовували чисті лінії цибулі ріпчастої (*Allium cepa* L.) сорту «Глобус» (оцінка рівня стійкості до хвороб – «7» балів) та «Донецька золотиста» (оцінка рівня стійкості до хвороб – «5» балів) урожаю 2009 року, що виведені традиційними методами селекції і не є продуктами генетичної модифікації. Для біохімічного аналізу були відібрані верхівки пера (до 0,5 см від конуса наростання), поперечний зріз середини пера, луски цибулі-ріпки, корені (на стадії росту і формування); стрілки, квітки (на стадії цвітіння); насіння в стані спокою та при ініціації процесу проростання (проростання ініціювали замочуванням насіння у відстояній воді в термостаті при сталій температурі 24°C). У кожній дослідній групі було відібрано 10 зразків для аналізу.

Визначення біохімічних показників здійснювалося згідно загальноприйнятих методик. Прооксидантну активність оцінювали за кількістю супероксиданіонрадикалу, яку визначали тестом відновлення *p*-нітросинього тетразолію (НСТ-тест) (Цебржинский, 2002). Гомогенізацію проводили в фосфатному буфері (pH 7,4). Гомогенат інкубували з НСТ в термостаті при 24°C протягом 30 хв. Забарвлення елюювали диметилсульфоксид-хлороформом (об'ємне співвідношення 2:1). Забарвлений надосадочний розчин фотометрували проти контролю, що не містив гомогенату, при 540 нм на мікрофотоелектроколориметрі в кюветі на 1 мл, товщиною 0,5 см. Продукцію $\bullet\text{O}_2^-$ в нмоль на г тканини за секунду інкубації визначали за калібрувальним графіком. Для визначення активності каталази використовували метод перманганатометричного титрування у кислому середовищі (Посібник з експериментально-клінічних досліджень ..., 1996). Фермент контрольної групи проб руйнували кип'ятінням. Вміст аскорбінової кислоти визначали за методом Тільманса (Посібник з експериментально-клінічних досліджень ..., 1996) шляхом титрування гомогенату 0,001 н розчином 2,6-дихлорфеноліндофеноляту натрію у кислому середовищі. Руйнування аскорбату в контрольній пробі здійснювали кип'ятінням в присутності H_2O_2 . Статистична обробка цифрових результатів дослідження проводилася за критерієм Стьюдента згідно загальноприйнятих методик (Лакин, 1980). Достовірно різними вважались результати при $p < 0,05$.

Результати та обговорення

Результати кількісного визначення $\bullet\text{O}_2^-$ наведені в табл. 1. Характерним для цибулі обох сортів виявилось посилення генерації супероксиду клітинами квітки, переважання фонового рівня $\bullet\text{O}_2^-$ середини пера, порівняно з верхівкою, та активація синтезу $\bullet\text{O}_2^-$ при виході насіння зі стану спокою. Так, квітка цибулі обох сортів має один з найвищих рівнів генерації супероксиду, що, можливо, пояснюється участю АФК у мембранній рецепції специфічних ділянок мембрани пилкового зерна при запиленні (Колупаєв, 2007; Apel, Hirt, 2004), захисній реакції надчутливості (Дмитрієв, Кравчук, 2005; Дьяков и др., 2002), гормональної регуляції ростових процесів в клітинах насінного зачатку (Полесская, 2007). Значення фонового рівня $\bullet\text{O}_2^-$ для верхівки пера цибулі сорту «Глобус» в 2,76 раза нижчі, ніж для середини пера, що, очевидно, пов'язане з більш інтенсивним процесом фотосинтезу цієї частини рослини та утворенням не лише атомарного кисню, а й супероксиду. Подібна закономірність характерна і для цибулі сорту «Донецька золотиста», де різниця показників складає близько 6 разів.

Таблиця 1.
Концентрація супероксиданіонрадикалу в тканинах цибулі ріпчастої сорту «Глобус», нмоль/г · с

№	Частина рослини, взята для аналізу	Сорт «Глобус»	Сорт «Донецька золотиста»	p
1	Верхівка пера	0,105 ± 0,009	0,028 ± 0,004	< 0,001
2	Середина пера	0,290 ± 0,021	0,168 ± 0,027	< 0,002
3	Луски цибулі-ріпки	0,29 ± 0,006	0,542 ± 0,03	< 0,001
4	Стрілка	0,237 ± 0,027	0,333 ± 0,039	< 0,1
5	Квітка	0,715 ± 0,024	0,462 ± 0,033	< 0,001
6	Насіння (стан спокою)	0,046 ± 0,010	0,024 ± 0,004	< 0,05
7	Насіння (при ініціації проростання)	0,119 ± 0,020	0,041 ± 0,002	< 0,001
8	Корінь	0,146 ± 0,025	0,542 ± 0,029	< 0,001

Стрілка цибулі, окрім фотосинтезу, забезпечує висхідну течію органічних речовин, тому також має дещо посилену генерацію $\bullet\text{O}_2^-$.

Насіння цибулі, що перебуває у стані спокою, має один з найнижчих рівнів $\bullet\text{O}_2^-$ відносно інших частин рослини. Згідно літературних даних (Smirnoff, 2005), ініціація процесу проростання стимулює утворення АФК та $\bullet\text{O}_2^-$, що відображається у підвищенні його рівня в 2,59 раза для сорту «Глобус» та в 1,71 раза для «Донецької золотистої».

Корені рослини, окрім основної насосної функції, здійснюють зв'язок організму з мікрофлорою ґрунту, забезпечують селективне надходження одних речовин та затримку інших, оснащені точкою росту, клітини якої весь час діляться і диференціюються. Тому високий рівень $\bullet\text{O}_2^-$ коренів цибулі обох сортів можна пояснити його обов'язковою участю в процесах лігніфікації клітинних стінок провідної зони (поряд з ферментом НАДФН-оксидазою), опосередкованою гормональною регуляцією через направлення ауксину до зони розтягання (Полесская, 2007) та сигнальною і захисною функцією (Smirnoff, 2005) в живих клітинах епілеми, що контактують з оточуючим середовищем ґрунту.

Закономірним виявилось переважання більшості показників цибулі стійкого до хвороб сорту в порівнянні з малостійким. Так, концентрація $\bullet\text{O}_2^-$ верхівки пера цибулі сорту «Глобус» переважає показник «Донецької золотистої» в 3,75 раза, середини пера – в 1,73 раза, квітки – в 1,55 раза, насіння в стані спокою – в 1,92, а при проростанні – в 2,9 раза, при одночасному зниженні показника для цибулі-ріпки (в 1,68 раза) та для коренів (в 2,21 раза).

Аналіз результатів кількісного визначення активності каталази, що наведений в табл. 2, свідчить, що ензим проявляє значно більшу активність в клітинах фотосинтезуючих листків цибулі обох сортів в порівнянні з тими органами рослини, що не здійснюють фотопродукцію. Таку закономірність можна пояснити інактивацією каталазою перекису водню, що утворюється в процесі фотосинтезу ($\text{O}_2 + h\nu \rightarrow \bullet\text{O}_2 + e^- \rightarrow \bullet\text{O}_2^- + e^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$) (Smirnoff, 2005). Ензим є більш активним у верхівках пера цибулі рослин кожного сорту, порівняно з серединою пера. Це переважання складає в 1,31 та 1,09 раза для цибулі сорту «Глобус» та «Донецька золотиста» відповідно, що, можливо, пов'язане з роллю у сприйнятті фотостимулу.

Досить високою є активність каталази в квітках дослідних сортів цибулі, що, очевидно, пояснюється необхідністю додаткового захисту насінного зачатку та майбутнього зародку від вже встановленого підвищеного рівня АФК, а також рецепцією мембран клітин приймочки при запиленні (Полесская, 2007).

Найнижчою виявилась активність каталази коренів та стрілки цибулі обох сортів.

Міжсортове порівняння свідчить, що показники активності каталази цибулі «Глобус» достовірно переважають аналогічні показники «Донецької золотистої»: для верхівок пера – в 2,17 раза, для середини пера – в 1,79 раза, для лусок цибулі-ріпки – в 1,36 раза, для стрілки, квітки та кореня – в 1,38, 1,93 та в 1,11 раза відповідно. Цікавим є той факт, що приріст активності каталази в насінні цибулі при переході від стану спокою до проростання складає 55,5% від початкового рівня для сорту «Глобус» і 25,2% для «Донецької золотистої», що, можливо, пов'язане з пусковим механізмом проростання насіння, участь у якому беруть АФК, а тому викликають потужну антиоксидантну відповідь.

Таблиця 2.

Активність каталази в тканинах цибулі ріпчастої сорту «Глобус» та «Донецька золотиста», мкмоль/кг · хв.

№	Частина рослини, взята для аналізу	Сорт «Глобус»	Сорт «Донецька золотиста»	p
1	Верхівка пера	4,46 ± 0,04	2,06 ± 0,02	< 0,001
2	Середина пера	3,40 ± 0,02	1,89 ± 0,01	< 0,001
3	Луски цибулі-ріпки	2,34 ± 0,03	1,72 ± 0,04	< 0,001
4	Стрілка	0,29 ± 0,04	0,21 ± 0,02	< 0,1
5	Квітка	3,88 ± 0,03	2,01 ± 0,04	< 0,001
6	Насіння (стан спокою)	2,81 ± 0,03	3,06 ± 0,02	< 0,001
7	Насіння (при ініціації проростання)	4,37 ± 0,03	3,83 ± 0,08	< 0,001
8	Корінь	0,99 ± 0,04	0,89 ± 0,04	< 0,1

Результати кількісного визначення концентрації аскорбінової кислоти, що наведені в табл. 3, свідчать, що найвищий її вміст має квітка цибулі обох сортів, найнижчий – насіння в стані спокою. Як і зазначено в літературі (Чупахіна, 1997), концентрація аскорбінової кислоти в фотосинтезуючих листках є однією з найбільших, причому кількісні показники вмісту аскорбату середини пера цибулі обох сортів переважають аналогічні показники верхівок пера в 1,93 раза для сорту «Глобус», та в 2,82 раза для «Донецької золотистої». Аскорбінова кислота тут є потенційним донором атомів гідрогену та електронів для відновлення H_2O_2 та вільних радикалів, а також окиснених форм інших антиоксидантів (Vanheguy, Loewus, 2004). Аскорбат сприяє біосинтезу хлорофілу та його відновленню, зберігає фотосинтетичний апарат клітини, без його інактивації, збільшує фосфорилування ізольованих хлоропластів, стабілізує фотофосфорилування фрагментів фотосинтетичних мембран (Чупахіна, 1997; Conklin, Barth, 2004). Подібне явище спостерігаємо і для стрілки цибулі обох сортів, що також здатна до фотосинтезу та виконує провідникову функцію. Згідно літературних даних (Чупахіна, 1997), аскорбінова кислота впливає на ріст клітин, розтягання, морфогенез, синтез етилену та гіберелінів, можливо, саме тому насіння в стані спокою має найнижчий її вміст, а активація проростання зумовлює збільшення концентрації аскорбату на 11,11% для насіння «Глобус», та на 28,57% – для «Донецької золотистої».

Таблиця 3.

Вміст аскорбінової кислоти в тканинах цибулі ріпчастої сорту «Глобус» та «Донецька золотиста», ммоль/кг

№	Частина рослини, взята для аналізу	Сорт «Глобус»	Сорт «Донецька золотиста»	p
1	Верхівка пера	1,00 ± 0,03	0,61 ± 0,03	< 0,001
2	Середина пера	1,93 ± 0,03	1,72 ± 0,04	< 0,001
3	Луски цибулі-ріпки	0,66 ± 0,01	0,39 ± 0,01	< 0,001
4	Стрілка	0,97 ± 0,05	0,72 ± 0,04	< 0,001
5	Квітка	2,31 ± 0,07	1,98 ± 0,03	< 0,001
6	Насіння (стан спокою)	0,09 ± 0,004	0,07 ± 0,005	< 0,01
7	Насіння (при ініціації проростання)	0,10 ± 0,01	0,09 ± 0,005	< 0,001
8	Корінь	0,14 ± 0,01	0,09 ± 0,01	< 0,01

Порівняння вмісту аскорбінової кислоти в органах та тканинах цибулі ріпчастої різних сортів свідчить, що рослини стійкого сорту «Глобус» мають вище значення показника в порівнянні зі малостійким сортом «Донецька золотиста», так, для верхівок пера перевага становить 1,64 раза, для середини пера – 1,12 раза, для лусок цибулі-ріпки – 1,69 раза, для стрілки, квітки та кореня – 1,35,

1,17 та 1,56 раза відповідно. Насіння в стані спокою цибулі сорту «Глобус» має вміст аскорбату в 1,29 раза вищий в порівнянні з «Донецькою золотистою», а при ініціації проростання – в 1,11 раза.

Висновки

Генерація АФК та потужність антиоксидантного захисту прямо пропорційно пов'язана зі стійкістю рослин до хвороб і залежить від функціонального призначення тканин в організмі. Органи цибулі ріпчастої, що здійснюють фотопродукцію (верхівка та середина пера, стрілка), мають посилену активність обох ланок ПАС. Органи рослини, клітини яких знаходяться в стані активного поділу (верхівка пера, квітка, насіння при ініціації проростання), мають більшу потужність системи антиоксидантного захисту. Тканини цибулі ріпчастої більш стійкого до хвороб сорту характеризуються вищими значеннями біохімічних показників ПАС.

Список літератури

- Дмитрієв О.П., Кравчук Ж.М. Активні форми кисню та імунітет рослин // Цитология и генетика. – 2005. – №39 (4). – С. 64–75. /Dmytriyev O.P., Kravchuk Zh.M. Aktyvni formy kysnyu ta imunitet rosllyn // Tsitologiya i genetika. – 2005. – №39 (4). – S. 64–75./
- Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г. Общая и молекулярная фитопатология. – М.: Мир, 2002. – 304с. /D'yakov Yu.T., Ozeretskovskaya O.L., Dzhavakhiya V.G. Obshchaya i molekulyarnaya fitopatologiya. – M.: Mir, 2002. – 304s./
- Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2007. – Вип.3 (12). – С. 6–26. /Kolupayev Yu.Ye. Aktivnyye formy kislороda v rasteniyakh pri deystvii stressorov: obrazovaniye i vozmozhnyye funktsii // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universytetu. Seriya biologiya. – 2007. – Vyp.3 (12). – S. 6–26./
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активність супероксиддисмутази і каталази у колеоптилях пшениці за дії пероксиду водню і нагрівання // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т.39, №4. – С. 319–325. /Kolupayev Yu.Ye., Karpets' Yu.V. Aktyvnist' superoksyddysmutazy i katalazy u koleoptilyakh pshenytsi za dii peroksydu vodnyu i nagrivan'nyya // Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy. – 2007. – T.39, №4. – S. 319–325./
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293с. /Lakin G.F. Biometriya. – M.: Vysshaya shkola, 1980. – 293s./
- Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учебное пособие / Под ред. И.П.Ермакова. – Москва: КДУ, 2007. – 140с. /Polesskaya O.G. Rastitel'naya kletka i aktivnyye formy kislороda: uchebnoye posobiye / Pod red. I.P.Yermakova. – Moskva: KDU, 2007. – 140s./
- Посібник з експериментально-клінічних досліджень в біології та медицині // Під ред. І.П.Кайдашева, О.В.Катрушова, В.М.Соколенко. – Полтава, 1996. – 271с. /Posibnyk z eksperymental'no-klinichnykh doslidzhen' v biologii ta medytsyni // Pid red. I.P.Kaydashева, O.V.Katrushova, V.M.Sokolenko. – Poltava, 1996. – 271s./
- Скулачев В.П. Кислород в живой клетке: добро и зло // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – №3. – С. 4–10. /Skulachev V.P. Kislород v zhivoy kletke: dobro i zlo // Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal. – 1996. – №3. – S. 4–10./
- Цебржинский О.И. Количественное определение супероксида НСТ-тестом в тканях // Тези доповідей науково-практичної конференції «Організація токсикологічної допомоги в Україні». – Київ, 2002. – С. 65–66. /Tsebrzhinskiy O.I. Kolichestvennoye opredeleniye superoksida NST-testom v tkanyakh // Tezy dopovidey naukovo-praktychnoi konferentsii "Organizatsiya toksykologichnoi dopomogy v Ukraini". – Kyiv, 2002. – S. 65–66./
- Цебржинский О.И. Некоторые аспекты антиоксидантного статуса // Физиология и патология перекисного окисления липидов, гемостаза и иммуногенеза. – Полтава, 1992. – С. 120–155. /Tsebrzhinskiy O.I. Nekotoryye aspekty antioksidantnogo statusa // Fiziologiya i patologiya perekisnogo okisleniya lipidov, gemostaza i immunogeneza. – Poltava, 1992. – S. 120–155./
- Чупахина Г.Н. Система аскорбиновой кислоты растений: Монография. – Калинингр. ун-т. – Калининград, 1997. – 120с. /Chupakhina G.N. Sistema askorbinovoy kisloty rasteniy: Monografiya. – Kaliningr. un-t. – Kaliningrad, 1997. – 120s./
- Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. – 2004. – Vol.55. – P. 373–399.
- Banhegyi G., Loewus F.A. Ascorbic acid catabolism: breakdown pathways in animals and plants // In Vit. C. Function and biochemistry in animals and plants // Bios Scientific Pub. – Oxford, 2004. – P. 31–48.
- Conklin P.L., Barth C. Ascorbic acid, a familiar small molecule intertwined in the response of plant to ozone, pathogens and the onset of senescence // Plant, Cell and Environment. – 2004. – Vol.27. – P. 959–970.
- Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. – UK.: Blakwell Publishing Ltd., 2005. – 317p.

Представлено: Ф.П.Топольний / Presented by: F.P.Topol'ny
Рецензент: Л.О.Красильнікова / Reviewer: L.A.Krasil'nikova
Подано до редакції / Received: 29.11.2010.