

УДК 576.312.35/37:582.475.2:634.0.165.4

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) НА БОЛОТАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2002 г. Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 14.04.2000 г.

Кариологическое исследование кедра сибирского на болоте выявило отличия от ранее изученных популяций этого вида по размерам хромосом и особенностям локализации вторичных перетяжек. Число нуклеолярных районов хромосом выше у кедра сибирского на болоте по сравнению с другими популяциями. Впервые для вида выявлен широкий спектр хромосомных аномалий. К ним относятся геномные нарушения, хромосомные аномалии различного типа, а также структурные aberrации одновременно с изменением числа хромосом. Предполагается, что появление аномалий в кариотипе кедра сибирского на болоте обусловлено стрессовыми условиями произрастания.

Ключевые слова: кедр сибирский, болото, кариотип, вторичные перетяжки, хромосомные и геномные аномалии.

Актуальность цитогенетического мониторинга болотных популяций хвойных связана с масштабностью территорий, занятых в России заболоченными и болотными типами леса. Кариологическое и цитогенетическое исследование было проведено только для болотных экотипов сосны обыкновенной в Центральной России и Западной Сибири (Рождественский, 1974; Исаков и др., 1978; Буторина и др., 1981, 1985; Шершукова, Абатурова, 1984; Муратова, Седельникова, 1993). Другой распространенный в Сибири представитель рода *Pinus* - сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*P. sibirica* Du Tour), на болотах кариологически не изучен. В настоящей работе приводятся результаты кариологического исследования данного вида на болоте Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили семена кедра сибирского, собранные в кочкарно-болотном кедровнике на естественно-дренированном участке Жуковского болота евтрофного типа (Тимирязевский лесхоз, Томская обл.). Состав древостоя ЗКЗЕЗБШц ед.П, полнота 0.7-0.8, запас около 150 м³/га (Ефремов, 1987; Авров, 1992). В качестве контроля (обобщенный кариотип) послужили ранее полученные данные одного из авторов статьи по изучению девяти популяций кедра сибирского различного происхождения, в том числе из пос. Некрасово Томской области (Муратова, 1978, 1983, 1995а).

Кариологический анализ проводили по собственной модификации общепринятой методики (Правдин и др., 1972). Кончики корешков обрабатывали 1%-ным раствором колхицина, фиксировали ацето-алкогольной смесью (1:3) и окрашивали ацетогематоксилином. На микрофотографиях измеряли абсолютную длину хромосом (L^a , мкм), вычисляли относительную длину (Z , %), центромерный индекс (I , %). У хромосом с вторичными перетяжками вычисляли локализацию перетяжки (sc , %) - отношение расстояния от перетяжки до центромеры к длине плеча. Для окрашивания ядершек использовали 50%-ный раствор азотнокислого серебра в течение 4-6 ч при температуре 40° (Муратова, 1995б). Хромосомные aberrации учитывали с помощью метафазного метода (Бочков и др., 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сосна кедровая сибирская относится к серии *Sibiricae* подсекции *Cembrae* секции *Strobus* подрода *Strobus*. Занимая обширный ареал - от северо-востока европейской части России, через Урал и Сибирь, до Северной Монголии, данный вид образует несколько эколого-географических таксонов и много внутривидовых форм. Среди них выделена форма *turfosa*, произрастающая на торфяных болотах Западной Сибири (Бобров, 1978).

Деревья с Жуковского болота имеют типичные для данного вида морфологические признаки генеративных структур. Среднее значение длины шишек составляет 6.1 ± 0.56 см, ширины - $4.6 \pm$

Таблица 1. Морфометрическая характеристика хромосом сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на болоте

№ хромосомы	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс		Локализация вторичной перетяжки	
	$X \pm S_x$, мкм	cv, %	$X \pm S_x$, %	cv, %	$X \pm S_x$, %	CV, %	$X \pm S_x$, %	cv, %
I	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	41.0 ± 2.06	17.4
II	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	68.4 ± 2.26	11.0
							38.6 ± 2.76	18.9
							61.1 ± 3.22	14.0
III	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	71.0 ± 1.26	5.6
							35.4 ± 1.57	14.0
IV	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	50.8 ± 3.74	18.0
							54.3 ± 1.37	9.4
V	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	65.5 ± 2.33	13.3
							39.1 ± 0.97	11.7
VI	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6		
VII-VIII	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	54.8 ± 0.54	6.0
IX-X	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	65.2 ± 0.58	5.4
XI	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6	72.7 ± 0.85	5.1
XII	10.9 ± 0.18	9.6	3.3 ± 0.04	6.7	42.2 ± 0.49	6.7	36.6 ± 4.30	23.5
							60.4 ± 0.43	1.2
							67.1 ± 1.49	74

Примечание. Суммарная длина диплоидного набора - 330.0 ± 4.26 мкм.

± 0.59 см, числа семенных чешуи - 69.3 ± 0.41 шт., количества семян - 89.7 ± 0.49 шт. на макростробил. Специфическими особенностями этих древостоев являются запаздывание пыления на 3-4 дня

по сравнению со смежным суходольным кедровником и протогиния - ускоренное развитие у одной и той же особи женских стробил по сравнению с мужскими (Авров, 1992).

В диплоидном наборе кедровника сибирского с евтрофного болота имеется 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$, рис. 1), что соответствует литературным данным для других популяций этого вида (Крогулевич, 1978; Муратова, 1978, 1983; Saylor, 1983). В некоторых проростках отмечалась миксоплоидия: отдельные клетки, наряду с диплоидным ($2n = 24$), содержали триплоидное ($2n = 3x = 36$) и тетраплоидное ($2n = 4x = 48$) число хромосом. Миксоплоиды отмечались в популяциях кедровника сибирского из различных экологических условий, что может иметь определенное адаптивное значение (Муратова, 1978).

Хромосомы измеряли в 24 метафазных пластинках. Суммарная длина хромосом варьирует от 284.2 до 423.7 мкм. Для статистической обработки использовались пластинки с $5B^a$ 303.4-330.0 мкм. В кариотипе кедровника сибирского выявлены 11 пар длинных симметричных и одна пара коротких и более асимметричных хромосом. Их морфометрические параметры приведены в табл. 1. Все хромосомы в кариотипе кедровника сибирского относятся к типу метацентрических, хотя у XII пары I' сдвинут в сторону субметацентричности.

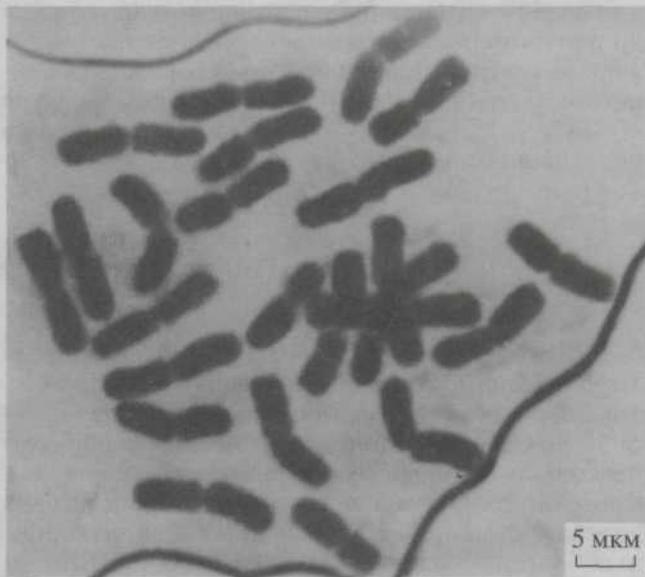


Рис. 1. Метафазная пластинка в корневой меристеме сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) из болотной популяции Томской области. $2n = 2x = 24$. Ацетогематоксилин. Об. 90х, ок. Юх.

Таблица 2. Сравнительная характеристика хромосом кедров сибирского из разных популяций

Популяция и общая длина набора, мкм	Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс	
		$X \pm S_x$, мкм	CV, %	$X \pm S_x$, %	CV, %	$X \pm S_x$, %	CV, %
Саянская низкогорная 281.1 ± 1.76	I-XI	12.0 ± 0.09	9.8	4.2 ± 0.02	8.3	47.3 ± 0.08	3.0
	XII	8.7 ± 0.10	7.5	3.2 ± 0.03	6.6	40.2 ± 0.25	3.2
Саянская высокогорная 283.1 ± 4.23	I-XI	12.1 ± 0.07	10.1	4.3 ± 0.02	8.2	48.0 ± 0.09	3.2
	XII	9.2 ± 0.10	6.7	3.3 ± 0.03	5.3	40.5 ± 0.20	3.9
Нижнеенисейская 314.1 ± 3.52	I-XI	13.4 ± 0.08	8.7	4.0 ± 0.02	5.3	48.4 ± 0.09	2.6
	XII	10.3 ± 0.16	7.2	3.3 ± 0.06	7.8	40.9 ± 0.29	2.6
Екатеринбургская 284.8 ± 3.49	I-XI	12.1 ± 0.05	9.8	4.4 ± 0.02	8.0	48.0 ± 0.07	3.0
	XII	9.5 ± 0.11	7.5	3.4 ± 0.03	6.6	40.5 ± 0.20	3.2
Карпинская 315.6 ± 3.55	I-XI	13.5 ± 0.08	9.7	4.0 ± 0.02	6.5	48.2 ± 0.08	2.8
	XII	9.9 ± 0.11	5.4	2.9 ± 0.02	3.1	40.4 ± 0.31	3.9
Среднеобская 328.7 ± 2.97	I-XI	14.0 ± 0.07	9.1	4.0 ± 0.01	5.9	47.6 ± 0.09	3.7
	XII	10.6 ± 0.13	10.6	2.9 ± 0.02	3.8	40.1 ± 0.32	4.8
Томская болотная 330.6 ± 4.26	I-XI	13.7 ± 0.08	11.9	4.2 ± 0.02	10.8	47.5 ± 0.13	5.6
	XII	10.9 ± 0.18	9.6	3.3 ± 0.04	6.7	42.2 ± 0.49	6.7

При сравнении морфометрических параметров хромосом томской болотной популяции с другими (табл. 2) установлено, что различия между ними достоверны по суммарной длине набора, абсолютной длине хромосом и центромерному индексу XII пары. Недостоверны различия по размерам хромосом между томской болотной и среднеобской популяциями, расположенными в близких географических районах и сходных экологических условиях. Хромосомы болотной популяции *P. sibirica* по сравнению с другими более длинные и симметричные.

Сравнивали хромосомы также по вторичным перетяжкам. Они представляют собой ядрышкообразующие районы и играют важную роль в би-

осинтезе белка. Вторичные перетяжки используются для подбора гомологичных пар хромосом и для решения вопросов систематики и эволюции различных таксонов. В хромосомном наборе кедров сибирского постоянные перетяжки, выявляемые с частотой не ниже 15%, имеются у 11 пар хромосом. Нерегулярные вторичные перетяжки, частота которых менее 15%, отмечаются у XII пары хромосом.

По результатам изучения локализации и частоты встречаемости вторичных перетяжек в кариотипе болотной популяции кедров сибирского и обобщенном по другим популяциям кариотипе построена сравнительная идиограмма (рис. 2). При сравнительном анализе отмечено, что неко-

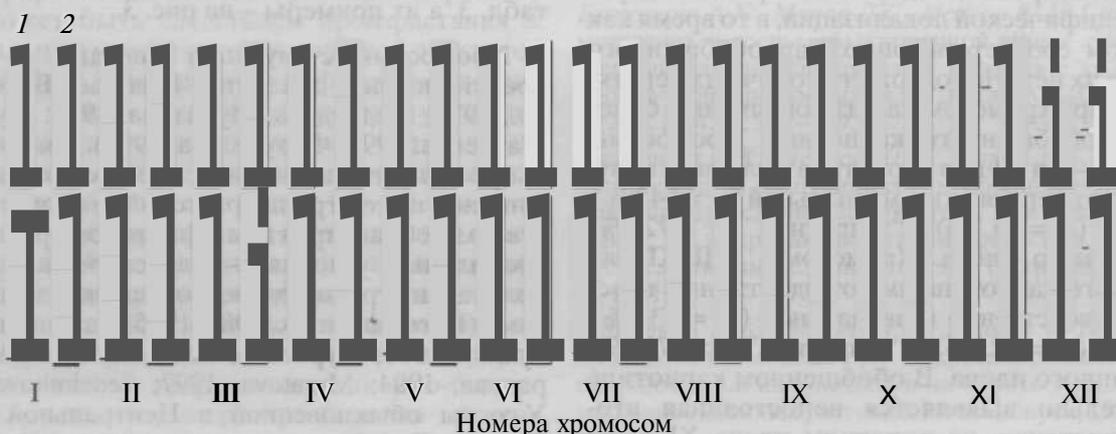


Рис. 2. Сравнительная идиограмма сосны кедровой сибирской: / - обобщенный кариотип; 2 - кариотип болотной популяции. Пробелом обозначены постоянные вторичные перетяжки, пунктиром - непостоянные.

Таблица 3. Спектр хромосомных и геномных перестроек в кариотипе болотной популяции кедра сибирского

Типы перестроек	Количество метафаз с перестройкой	
	шт.	%
Кольцевая хромосома	10	2.2
Кольцевая хромосома с одним или несколькими фрагментами	5	1.1
Ацентрическое кольцо	3	0.7
Ацентрическое кольцо с фрагментами	1	0.2
Полицентрическая хромосома (дицентрик)	14	3.1
Полицентрическая хромосома с кольцевой хромосомой	2	0.6
Надетая кольцевая хромосома	1	0.2
Фрагменты	8	1.8
Тетраплоид	10	2.2
Тетраплоид с кольцевой хромосомой	1	0.2
Тетраплоид с фрагментами	1	0.2
Триплоид	1	0.2

торые перетяжки имеют сходную локализацию, а другие - строго индивидуальную. Например, близкую локализацию имеют вторичные перетяжки у I пары хромосом ($sc = 41.0\%$ и 43.3%). Кроме того, у этой пары хромосом в кариотипе с болота выявляется дополнительная перетяжка ($sc = 68.4\%$). Сходные значения локализации вторичных перетяжек имеет II пара: в кариотипе на болоте $sc = 38.6\%$ и соответственно 71.0 и 61.1% на длинном и коротком плечах; в обобщенном кариотипе sc соответственно равна 38.1, 66.1 и 52.1%.

Хромосомы III-V и VII пар болотной популяции кедра сибирского содержат вторичные перетяжки специфической локализации, в то время как у хромосом соответствующих пар обобщенного кариотипа их нет. Не содержит вторичных перетяжек и VI пара хромосом как из популяции с болота, так и обобщенного кариотипа. Хромосомы VII-VIII, IX-X и XI пар кариотипа болотной популяции имеют перетяжки в медиальной ($sc = 54.8\%$), дистальной ($sc = 65.2\%$) и "запретной" ($sc = 72.7\%$) зонах длинного плеча. Хромосомы VIII-XI пар обобщенного кариотипа имеют идентичные перетяжки соответственно в медиальной ($sc = 53.4\%$), дистальной ($sc = 62.0\%$) и "запретной" ($sc = 71.9\%$) зонах длинного плеча. В обобщенном кариотипе дополнительно выявляется непостоянная вторичная перетяжка на коротком плече XI пары хромосом.

XII пара хромосом в обоих наборах имеет вторичную перетяжку в дистальном районе длинно-

го плеча ($sc = 67.1\%$ у кедров сибирского на болоте и $sc = 70.3\%$ у обобщенного), а также сходную по локализации непостоянную перетяжку в дистальном районе короткого плеча ($sc = 60.4\%$ у болотного кариотипа и $sc = 61.4\%$ - у обобщенного). Кроме того, в болотной популяции с низкой частотой выявляется вторичная перетяжка в проксимальной зоне длинного плеча ($sc = 36.6\%$). В интерфазных ядрах данной популяции имеется от 2 до 14 ядрышек.

Для кариотипа кедров сибирского на болоте характерно так называемое диффузное распределение вторичных перетяжек на плечах хромосом, одновременное функционирование нескольких ядрышкообразующих зон в одной хромосоме, а также образование вторичных перетяжек в "запретных" зонах. Подобные явления также отмечены для популяций *P. sylvestris* в экстремальных условиях произрастания, в частности на болотах (Буторина, 1989; Муратова, Седельникова, 1993; Седельникова, 1997). Указанные особенности могут быть связаны как с включением дополнительных ядрышковых организаторов, так и со структурными перестройками в этих локусах (Nicoloff et al., 1977; Буторина, 1989).

У кедров сибирского на болоте найдены хромосомные aberrации. Значительная часть aberrантных клеток содержит дицентрическую хромосому; с высокой частотой встречаются кольцевые структуры с центромерой и ацентрического типа. Иногда вместе с кольцевыми хромосомами наблюдаются один или несколько фрагментов, а также фрагменты без других нарушений. Единично были отмечены одновременно кольцевые и дицентрические хромосомы, а также "надетые" кольцевые хромосомы. Хромосомные мутации наблюдаются и в некоторых полиплоидных клетках. Общее число мутантных клеток у кедров сибирского с Жуковского болота составляет 8.7%. Спектр хромосомных перестроек приведен в табл. 3, а их примеры - на рис. 3.

Хромосомные мутации описаны у многих представителей семейства Pinaceae (Буторина и др., 1979; Медведева, Муратова, 1987; Муратова, Матвеева, 1996; Фарукшина, 1997). Имеются данные о том, что возникновение хромосомных нарушений в этой группе растений связано с воздействием неблагоприятных факторов среды в экстремальных условиях - на севере, в горах, на болотах, на границах ареалов видов и за их пределами (Буторина и др., 1981, 1985; Калашник, Преснухина, 1991; Муратова, Седельникова, 1993; Муратова, 1994; Muratova, 1997; Sedelnikova, 1998). У сосны обыкновенной в Центральной Туве и Южном Забайкалье хромосомные перестройки встречаются у растений с нарушенным габитусом - у полукарликовых, опухолевых, а также старовозрастных деревьев (Муратова, Сунцов, 1988).

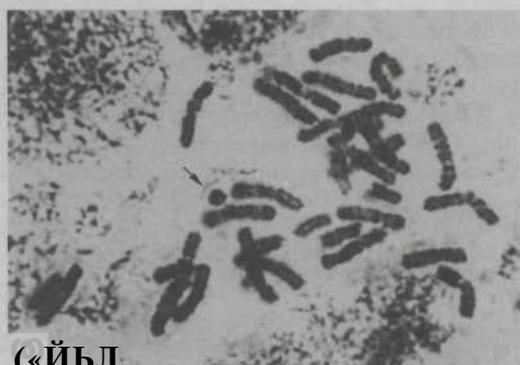
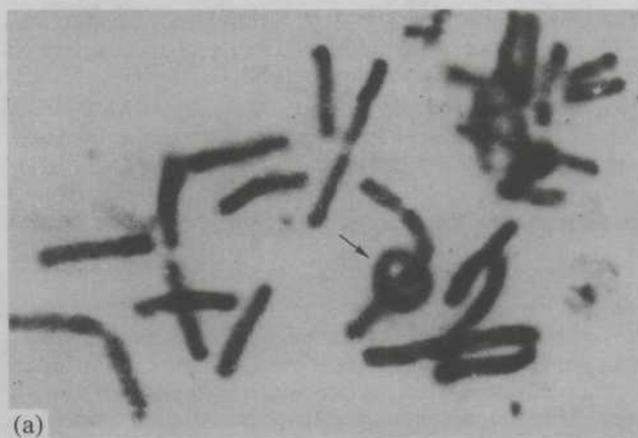


Рис. 3. Хромосомные мутации (отмечены стрелками) у сосны кедровой сибирской из болотной популяции Томской области: а - надета кольцевая хромосома; б - фрагмент.

У сосны обыкновенной типа "ведьмина метла" на болотах Томской области отмечены миксоплоидия, нарушения митоза, аномальные формы и распад ядрышек (Седельникова, Муратова, 2001).

Появление аномалий в кариотипе кедрового на болоте, сопровождающееся замедлением темпов прироста и снижением размеров деревьев, также может быть следствием произрастания в экстремальных условиях гидроморфной экосистемы. Основным лимитирующим фактором в данном случае можно считать избыточное увлажнение корнеобитаемого слоя почвы. По данным С.П. Ефремова (1987), глубина торфяной залежи на Жуковском болоте составляет 0.6-1.8 м, а уровень почвенно-грунтовых вод не опускается ниже 0.26-0.38 м. Неблагоприятными факторами являются низкая температура торфяной толщи в летний период, а также сильная дифференциация температурных условий по элементам микро рельефа в изученном кедровнике кочкарно-болотном. Так, средняя температура (с июня по сентябрь) 25-сантиметрового слоя торфа в повышении была 6.9°C, а в понижении - 11.6°C. Градиент температур в торфяной залежи на глубине 5 и 25 см в повышении в среднем за вегетационный

период составил 3.7°C, в понижении - 6.0°C (Глебов, 1988).

Таким образом, в условиях евтрофного болота популяция кедрового сибирского отличается от ранее изученных насаждений этого вида по размерам хромосом и особенностям локализации вторичных перетяжек. Число нуклеолярных районов хромосом, связанных с активностью белоксинтезирующей системы клетки, выше в изученной популяции. Впервые для данного вида выявлен широкий спектр хромосомных аномалий. К ним относятся геномные нарушения, хромосомные перестройки различного типа, а также структурные aberrации одновременно с изменением числа хромосом. Предполагается, что выявленные особенности кариотипа кедрового на болоте обусловлены стрессовыми условиями произрастания.

Авторы выражают искреннюю благодарность зав. лабораторией биогеоценологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН д.б.н. С.П. Ефремову за предоставление материала для исследования и обсуждение полученных результатов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке фонда INTAS № 99-01718 ("CIRCA").

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авров Ф.Д. Генетический обмен между насаждениями кедрового сибирского в различных лесорастительных условиях // Проблемы кедрового. Экология кедровых лесов. 1992. Вып. 5. С. 61-68.
- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
- Бочков Н.П., Демин Ю.С., Лучник Н.В. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках // Генетика. 1972. Т. 8. № 5. С. 133-141.
- Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. 1989. Т. 108. Вып. 3 (6). С. 342-357.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977-979.
- Буторина А.К., Исаков Ю.Н., Мурая Л.С. Хромосомный механизм адаптации сосны обыкновенной к условиям произрастания на болоте // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981. С. 14-15.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. Характер прохождения мейоза при микроспорогенезе у сосны обыкновенной на суходоле и на болоте // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 7-8.
- Глебов Ф.З. Взаимоотношения леса и болота в таежной зоне. Новосибирск: Наука, 1988. 290 с.
- Ефремов С.П. Пионерные древостой осушенных болот. Новосибирск: Наука, 1987. 249 с.

- Исаков Ю.Н., Буторина А.К., Мурая Л.С., Машкина Е.С. О корреляции между характером роста материнских деревьев сосны обыкновенной в разных экологических условиях и цитологическими особенностями их семенного потомства // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Науч. тр. ЦНИИЛГиСа. Воронеж, 1978. Вып. 5. С. 7-12.
- Калашник Н.А., Преснухина Л.П. Популяционная изменчивость кариотипа сосны обыкновенной в Башкирии // Цитология и генетика. 1991. Т. 25. № 3. С. 12-18.
- Крогулевич Р.Е. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 19-48.
- Медведева Н.С., Муратова Е.Н. Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 1. № 6. С. 15-21.
- Муратова Е.Н. Кариотипы кедровых сосен. 1. Кариотип *Pinus sibirica* Du Tour // Цитология. 1978. Т. 20. № 8. С. 972-976.
- Муратова Е.Н. Цитологическое изучение кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с экологическими условиями // Экология растений Южной Сибири. Красноярск, 1983. С. 23-25.
- Муратова Е.Н. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Цитология и генетика. 1994. Т. 28. № 4. С. 14-22.
- Муратова Е.Н. Числа хромосом некоторых видов семейства Pinaceae // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 7. С. 115.
- Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995б. Т. 80. № 2. С. 82-86.
- Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. в различных условиях произрастания // Экология. 1996. № 2. С. 96-103.
- Муратова Е.Н., Седелникова Т.С. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41-50.
- Муратова Е.Н., Сунцов А.В. Особенности кариотипа и хромосомные aberrации // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск, 1988. С. 37-74.
- Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершуква О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67-75.
- Рождественский Ю.Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49-53.
- Седелникова Т.С. Применение цитогенетического метода для диагностики качества потомства материнских деревьев в болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной // Генетика и селекция на службе лесу: Мат-лы междунар. науч.-техн. конф. Воронеж, 1997. С. 56-58.
- Седелникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с "ведьминой метлой", растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 50-60.
- Фарукишина Г.Г. Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Южном Урале // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: М-лы научных чтений, посвященных 100-летию проф. В.П. Чехова. Томск, 1997. С. 58-59.
- Шершуква О.П., Абатурова Г.А. Характеристика кариотипов // Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. С. 38-42.
- Muratova E.N. Cytogenetical study on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Central Yakutia // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenetics Working Party 2.04-08 Symp. Zagreb, 1997. P. 157-177.
- Nicoloff H., Anastassova-Kristeva M., Kunzell G. Changes in nucleolar organizer activity due to segmental interchanges between satellite chromosomes in barley // Biol. Zentrbl. 1977. Bd 96. Hf. 2. S. 223-227.
- Saylor L.C. Karyotype analysis of the genus *Pinus* - subgenus *Strobus* II Silvae Genet. 1983. Bd 32. Hf. 3-4. S. 119-124.
- Sedelnikova T.S. Genome and chromosome mutations of *Pinus sylvestris* L. outside the southern timber line of the species range // Cytogenetic studies of Forest Trees and Shrubs - Review, Present Status, and Outlook on the Future. Abstr. of the 2-nd IUFRO Cytogenetic Working Party S2.04-08 Symposium. Graz, 1998. P. 28.