

Е. Н. Муратова

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В РОДЕ *LARIX* НА ОСНОВЕ ДАННЫХ КАРИОЛОГИИ И АНАЛИЗА ДНК

Работа поддержана интеграционным проектом СО и ДВО РАН № 53, частично грантом РФФИ № 03-04-49719, интеграционным проектом СО РАН № 145, Программой фундаментальных исследований Президиума РАН 12.1 «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Представлены результаты кариологического изучения пяти видов рода *Larix*. По кариологии других видов собраны имеющиеся данные мировой литературы. По числу хромосом с вторичными перетяжками род *Larix* может быть подразделен на три кариотипические группы. Первую группу образуют наиболее древние виды с одной парой нуклеолярных хромосом. Виды лиственницы, имеющие две пары нуклеолярных хромосом, являются более молодыми и специализированными. Виды с тремя парами хромосом с вторичными перетяжками являются еще более молодыми и расширяющими свои ареалы в настоящее время. Данные кариологии находятся в соответствии с результатами изучения морфологических признаков, изоферментов и анализа ДНК.

Введение

Для решения спорных вопросов систематики вместе с традиционными морфологическими признаками используются цитологические, биохимические и молекулярно-биологические. Большое распространение в биосистематике получили методы кариологии, основанные на изучении числа и морфологии хромосом. В последние годы широко стали использоваться в систематике методы анализа ДНК.

Род *Larix* подразделяется на 2 секции (*Multiseriales* и *Pauciseriales*), 8 серий и включает, по данным разных авторов, от 10 до 25 видов [1-6]. Таксономическое положение многих видов лиственницы противоречиво. Многие виды имеют близкие морфологические признаки и соприкасающиеся ареалы; кроме того, в этом роде много межвидовых гибридов, что еще более осложняет систематику.

Материал и методика исследований

Исследования включают более 50 происхождений и популяций пяти видов лиственницы: *Larix sibirica* Ledeb., *L. sukaczewii* N. Dyl., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. cajanderi* Mayr, *L. ochotensis* Kolesn. Для проведения кариологического анализа использовалась общепринятая методика Л. Ф. Правдина и др. [7] с собственными модификациями. Проростки семян обрабатывались 1%-м раствором колхицина в течение 4-5 ч, фиксировались спиртовоуксусной смесью 3:1 и окрашивались ацетогематоксилином. Хромосомы изучали на давленых препаратах, приготовленных стандартным способом. Клетки с хорошим разбросом хромосом фотографировали на фотопленку «Микрат», хромосомы измеряли на микрофотографиях. Ядрышки и ядрышковые организаторы окрашивали 50%-м азотнокислым серебром по собственной методике [8]. По кариологии других видов лиственницы и по анализу ДНК использовались литературные данные.

Результаты и обсуждение

Кариологические исследования показали, что кариотипы лиственниц состоят из 24 хромосом ($2n=24$); диплоидный набор включает 6 пар симметричных (метацентрических) и 6 пар асимметричных (субмета- и интерцентрических) хромосом [9-50]. Хромосомы первой группы имеют примерно следующие параметры: L^a - 11-15 мкм; L^f - 4,5-5%; I^c - 46,9-47,0, второй - L^a - 7,5-12 мкм; L^f - 3,1-3,9%; I^c - 28-33%. Кроме хромосом постоянного набора, или А-хромосом, в кариотипе видов *Larix* может быть еще и одна В-хромосома [27, 45, 46, 51]. На рис. 1 представлен кариотип лиственницы сибирской, на рис. 2 - систематизированный кариотип лиственницы Гмелина, на рис. 3 - кариотип лиственницы Гмелина с В-хромосомой.

Основными межвидовыми различиями в кариотипах лиственницы являются число и локализация вторичных перетяжек. Район вторичной перетяжки является очень важным в функциональном отношении локусом хромосомы. У большинства эукариот в этих локусах локализуются гены рибосомной РНК и формирования рибосом. Морфологическим выражением активности этих генов является образование ядрышек в телофазе митоза [52, 53]. На рис. 4 представлены ядрышки в итерфазных ядрах лиственницы Каяндера. ЯОР в настоящее время являются наиболее изученными локусами в отношении их структуры и функции. Прямыми методами гибридизации рРНК и ДНК установлено, что у хвойных в ядрышковом организаторе находятся активно транскрибирующие гены 18S и 25-26S рРНК [54, 55].

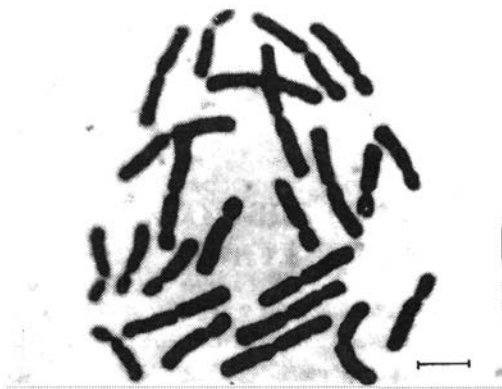


Рис. 1. Кариотип лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). $2n=24$. Масштабная линейка - 5 мкм



Рис. 2. Систематизированный кариотип лиственницы Гмелина (*L. gmelinii* Rupr.). $2n=24$. I-VI VII-XII - номера хромосом. Масштабная линейка - 10 мкм

Существуют методики окрашивания препаратов азотнокислым серебром; они позволяют выявить функционирующие рибосомные гены на хромосомах. Эта методика была разработана и впервые применена нами для окрашивания хромосом лиственницы. С помощью данного метода установлено, что у видов *Larix* стабильно окрашиваются не только вторичные перетяжки, но и теломеры некоторых хромосом (рис. 5). Можно предположить, что в теломерных районах лиственницы локализованы дополнительные ядрышкообразующие локусы; они функционируют в экстре-

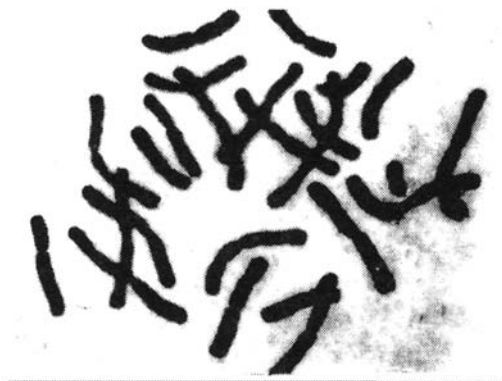


Рис. 3. Кариотип лиственницы Гмелина с В-хромосомой. $2n=24+1B$

мальных случаях или при ослаблении работы основного ядрышкового организатора [31].

По числу хромосом с вторичными перетяжками род *Larix* может быть подразделен на несколько кариотипических групп. Первую группу образуют виды с одной парой нуклеолярных хромосом. По мнению М. В. Круклис [14], эти виды являются наиболее древними. К ним относятся *L. griffithiana* - монотипный представитель серии *Griffithianae* с небольшим ареалом в Восточных Гималаях, и *L. potaninii var. macrocarpa* из серии *Potaninianae*, произрастающая в Центральном и Южном Китае [11, 38]. Серии *Griffithianae* и *Potaninianae* вместе с серией *Lyallianaе*, объединяющей два североамериканских вида, составляют более древнюю секцию *Multiseriales* [5].

Виды лиственницы, имеющие две пары нуклеолярных хромосом, являются более специализированными [14]. К ним относятся два вида секции *Multiseriales* - *L. potaninii* из Китая и *L. occidentalis* (серия *Lyallianaе*) из Северной Америки [19, 34-36, 43], и несколько видов из секции *Pauceseriales*. Это *L. leptolepis* с небольшим ареалом в Японии (серия *Kaempferianaе*), евразийские виды *L. sibirica* и *L. sukaczewii* из серии *Eurasiaticaе* [10, 13, 14, 17, 18, 21, 26, 28, 34, 36, 47].

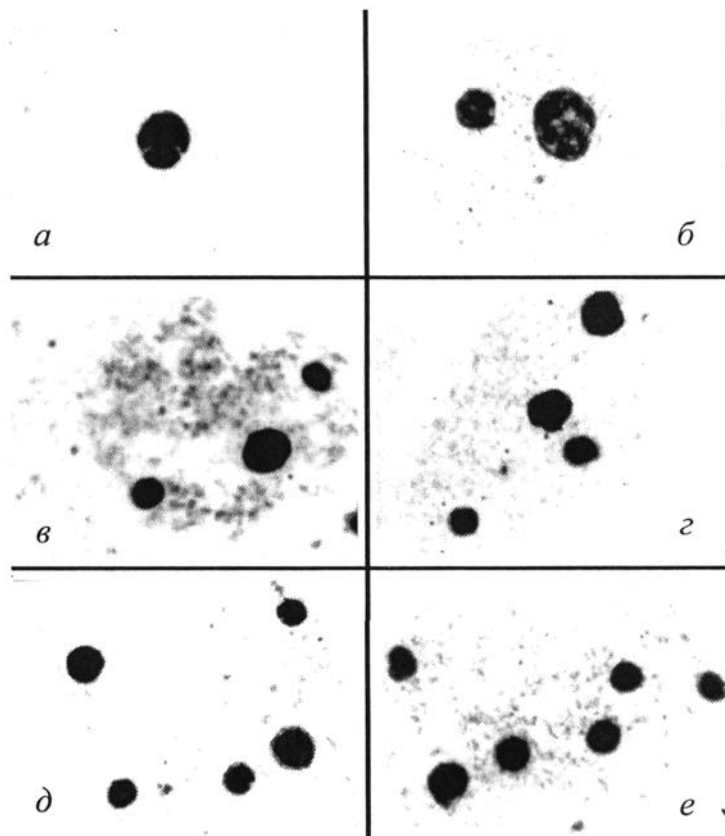


Рис. 4. Ядрышки (от 1 до 6) в интерфазных ядрах лиственницы Каяндера (*L. cajanderi* Mayr)

Многие виды из секции *Pauciseriales* имеют три пары хромосом с вторичными перетяжками. Эта группа включает восточно-сибирские и восточно-азиатские виды: *L. gmelinii*, *L. cajanderi*, *L. ochotensis* и, *L. principis-rupprechtii* из серии *Paucisquamatae*, *L. olgensis*, *L. lubarskii*, *L. komarovii* из серии *Oligensiformes* [12-17, 20, 22, 25-27, 29, 30, 32, 42]. Три пары хромосом также включают кариотипы европейских видов *L. decidua* и *L. polonica* из серий *Europaea* и *Eurasiaticae*, североамериканский вид *L. laricina* из серии *Americanae* [34, 35]. Эти виды являются более молодыми и продолжают расширять свои ареалы в настоящее время.

Серии *Griffithianae* и *Potaniniana* вместе с серией *Lyaliana* составляют более древнюю секцию *Multiseriales* [5]. Примитивность *L. griffithiana* и ее генетическая обособленность от других таксонов была установлена на основе RFLP анализа ДНК хлоропластов [56, 57]. RAPD-анализ показал, что *L. potaninii* является наиболее дивергировавшим таксоном по сравнению с другими евразийскими видами [58, 59]. Данные кариологии и молекулярной генетики согласуются с гипотезой В. Н. Сукачева [2] о древности лиственниц, произрастающих в Китае.

Современные ареалы видов секции *Pauciseriales* находятся севернее и дальше от вероятного центра происхождения лиственниц. Кариотипы этих видов содержат две или три пары нуклеолярных хромосом. Согласно ботаническим и палеонтологическим данным, *L. sibirica* возникла на северо-востоке Сибири в конце плиоцена. Такие виды, как *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, являются филогенетически более молодыми и прогрессивными [2-6, 61].

Сходство видов, выделенных из *L. gmelinii* по морфологическим признакам (*L. cajanderi*, *L. ochotensis*, *L. principis-rupprechtii*), одно и то же число хромосом с вторичными перетяжками, генетическое сходство этих видов, установленное по результатам RAPD-анализа, указывает на их сравнительно недавнее происхождение от общего предка [5, 12-14, 22, 25-28, 30-33, 36, 58-60, 62-64]. Пока нет данных по кариологии дальневосточных видов *L. kamtschatica*, *L. maritima*, *L. amurensis*.

Виды, составляющие ряд *Americanae*, возникли относительно независимо от других видов в бореальной области Нового Света. Кариологическое исследование *L. laricina* показало, что этот вид имеет три пары хромосом с вторичными перетяжками [25, 26]. Интересно то, что локализация вторичных перетяжек в двух парах хромосом *L. laricina* полностью соответствует европейским и азиатским видам лиственницы, а третья пара совершенно другая. Данные кариологии находятся в соответствии с результатами изучения морфологических признаков, изоферментов и ДНК хлоропластов [5, 58-60, 64].

Еще одно разделение видов лиственницы на группы по данным кариологического анализа проведено японскими исследователями по рисунку окрашенных флуорохромами хромосом [36]. Девять изученных видов разделились на три группы в соответствии с локализацией DAPI-бэндов на хромосомах: группа А (*L. sibirica*, *L. leptolepis*, *L. decidua*, *L. polonica*, *L. gmelinii*); группа В (*L. occidentalis*, *L. laricina*); группа С (*L. potaninii* var. *potaninii*, *L. potaninii* var. *macrocarpa*). Эти данные в целом соответствуют двум секциям рода *Larix* - *Multiseriales* и *Pauciseriales*. Группы А и В включают виды из секции *Pauciseriales*, группа С - *Multiseriales*. При этом оказалось, что полученные результаты не подтверждают положение североамериканского вида *L. occidentalis* в секции *Multiseriales*. По мнению авторов [36], данный вид следует перенести в секцию *Pauciseriales*. При изучении *L. occidentalis* методами молекулярной и биохимической генетики также отмечено особое положение этого вида [52, 53]. Таким образом, для построения классификации рода *Larix* необходимо использовать современные методы изучения хромосом и анализа ДНК.

ЛИТЕРАТУРА

1. Patschke W. Über die extra-tropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung von Ostasiens // Bot. Jahrb. - 1913. - Bd. 48. - S. 651-655.
2. Сукачев В.Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. - М.-Л.: Новая деревня, 1924. - С. 12-44.
3. Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke // Материалы по истории флоры и растительности СССР. - М., 1946. - Вып. 2. - С. 321-364.
4. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - 209 с.
5. Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. - 96 с.
6. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. - 189 с.
7. Правдин Л.Ф., Бударягин В.А., Кружлик М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. - 1972. - № 2. - С. 67-75.



Рис. 5. Ядрышкообразующие районы лиственницы сибирской, окрашенные азотнокислым серебром

8. Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн. - 1995. - Т. 80. - № 2. - С. 82-86.
9. Simak M. Karyotype analysis of *Larix decidua* Mill. from different provenances // Medd. Statens Skogsforskningsinst. - 1962. - No. 51. - 22 p.
10. Simak M. Karyotype analysis of Siberian larch (*Larix sibirica* Ldb. and *Larix sukaczewii* Dyl.) // Stud. Forest. Suesica. - 1964. - No. 17. - 15 p.
11. Simak M. Karyotype analysis of *Larix griffithiana* Carr. // Hereditas. - 1966. - V. 56. - No. 1. - P. 137-141.
12. Кружлиц М.В. Кариологическое исследование лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz.) // Лесная генетика, селекция и семеноводство. - Петрозаводск, 1970. - С. 39-46.
13. Кружлиц М.В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск, 1974а. - С. 11-19.
14. Кружлиц М.В. Характеристика кариотипов некоторых хвойных растений в связи с их эволюцией // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород: Тр. ин-та / Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 90. - Свердловск, 1974б. - С. 95-101.
15. Ильченко Т.П. Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. - 1973. - № 6. - С. 69-72.
16. Ильченко Т.П. Сравнительная характеристика кариотипов некоторых видов рода *Larix* Miller // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. - Владивосток, 1978. - С. 22-27.
17. Кружлиц М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. - М.: Наука, 1977. - 211 с.
18. Бударагин В.А. Кариотипы основных хвойных видов Казахстана // Тр. КазНИИЛХа. - Алма-Ата: Кайнар, 1980. - Т. 2: Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. - С. 116-122.
19. Wang C.H. Karyotype analysis of *Larix potaninii* // Forest Sci. Technol. - 1980. - V. 9. - P. 4-5.
20. Ильченко Т.П., Гамаева С.В. Анализ кариотипов некоторых хвойных Дальнего Востока // Лесохозяйственные исследования на Дальнем Востоке. - Уссурийск, 1984. - С. 62-67.
21. Муратова Е.Н., Чубукина Н.Е. Кариологическое исследование лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* N. Dyl.). Нуклеоларные районы и структурные перестройки // Цитология и генетика. - 1985. - Т. 19. - № 6. - С. 419-125.
22. Zhang X.F., Zhuo L.N., Li M.X. A study of karyotypes of 5 species in *Larix* // Hereditas. - 1985. - V. 7. - No. 3. - P. 9-11.
23. Tong B., Hao Z. Studies on Giemsa C-banding technique for the chromosomes of gymnospermous plants // Sci. Silvae Sinica. 1976. - V. 22. - P. 116-122.
24. Ильченко Т.П., Супруненко Ж.А. Кариологические исследования лиственницы Каяндера // Лесохозяйственные исследования на Дальнем Востоке. - Уссурийск, 1988. - С. 70-76.
25. Муратова Е.Н. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых представителей рода *Larix* Mill. // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. конф., посвящен. памяти Л.М. Черепнина. - Красноярск, 1991а. - С. 40-41.
26. Муратова Е.Н. Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // ДАН СССР. - 1991б. - Т. 318. - № 6. - С. 1511-1514.
27. Муратова Е.Н. Кариологическое исследование *Larix sibirica* (Pinaceae) в различных частях ареала // Ботан. журн. - 1991в. - Т. 76. - № 11. - С. 1586-1595.
28. Муратова Е.Н. Кариотип лиственницы охотской (*Larix ochotensis* Kolesn.) в связи с ее систематическим положением // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1993. - Т. 98. - Вып. 3. - С. 129-133.
29. Муратова Е.Н. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Цитология и генетика. - 1994а. - Т. 28. - № 4. - С. 14-22.
30. Муратова Е.Н. Ядрышкообразующие хромосомы у представителей рода *Larix* // Генетика. - 1994б. - Т. 30. Приложение. Материалы 1-го съезда ВОГиС. - С. 105.
31. Муратова Е.Н. Особенности кариотипа лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) // Ботанические исследования в Сибири. - Красноярск, 1995. - Вып. 3. - С. 10-22.
32. Муратова Е.Н., Кравцов Б.А., Любушина Е.В. Применение методов многомерного анализа в кариологии хвойных (на примере лиственницы) // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1988. - № 4. - С. 594-601.
33. Hizume M. Karyomorphological studies in the family Pinaceae // Mem. Fac. Educ. Ehime University. Ser. III. - Natural Sci. - 1988. - V. 8. - No. 2. - P. 1-108.
34. Hizume M., Tanaka A. Fluorescent chromosome bandings in two American larches, *Larix occidentalis* and *L. laricina* // Kromosomo. - 1990. - II. - V. 58. - P. 1979-1987.
35. Hizume M., Tominaga K., Kondo K., Gu Z., Yue Z. Fluorescent chromosome banding in six taxa of Eurasian *Larix*, Pinaceae // Kromosomo. - 1993. - II. - No. 69. - P. 2342-2354.
36. Hizume M., Gu L., Yue L., Kondo K. Fluorescent chromosome banding in *Larix potaninii* var. *macrocarpa* collected in Yunnan, China // Proc. of 2-nd Sino-Japanese Symp. on Plant chrom / Ed. by R. Tanaka, Int. - Beijing: Acad. Publishers, 1994. - P. 45-50.
37. Hizume M., Kuzukawa Y., Kondo K., Yang Q., Hong D., Tanaka R. Localization of rDNAs and fluorescent bandings in chromosomes of *Larix potaninii* var. *macrocarpa* collected in Sichuan, China // Kromosomo. - 1995. - II. - No. 78. - P. 2689-2694.
38. Hizume M., Kondo K., Zhang Sh., Hong D. Fluorescence chromosome banding in a Chinese larch, *Larix chinensis* Beissn. // Chromosome Science. - 1998. - V. 2. - P. 95-98.
39. Фарукишина Г.Г. Характеристика кариотипа лиственницы из Камчатской области // Тез. докл. 3-го совещ. по кариологии раст. - СПб., 1992. - С. 57.

40. Фарукишина Г.Г. Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Южном Урале // В кн.: Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: Материалы научных чтений, посвященных 100-летию проф. В.П. Чехова. - Томск, 1997. - С. 58-59.
41. Zhao K., Zhang X.F., Luo L. The relationship between the seed vigor of *Larix olgensis* and chromosome karyotype // J. Northeast Forest. Univ. - 1992. - V. 20. - No. 5. - P. 7-11.
42. Li L.-ch. Karyotype studies and systematic position of *Larix* Mill. (*Pinaceae*) // Acta Phytotaxon. Sinica. - 1993. - V. 31. - No. 5. - P. 405-412.
43. Nkongolo K.K., Klimaszewska K. Cytological and molecular relationships between *Larix decidua*, *L. leptolepis* and *Larix eurolepis*: identification of species-specific chromosomes and synchronization of mitotic cells // Theoretical and Applied Genetics. - 1995. - V. 90. - No. 6. - P. 827-834.
44. Фарукишина Г.Г., Путенихин В.П. Кариотипическая изменчивость лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале // В кн.: Генетика и селекция на службе лесу: Тез. докл. межд. науч.-практ. конф. - Воронеж, 1996. - С. 24.
45. Фарукишина Г.Г., Путенихин В.П. Кариотипический анализ лиственницы Сукачева на Урале // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Бородина. - СПб., 1997. - С. 370-371.
46. Kim S.I. Studies on the karyotype analysis in conifers // Korea Science and Engineering Foundation Report 91-05-00-18, Taejon, 1996. - P. 3-431.
47. Farukshina G.G. Karyological investigation of *Larix sukaczewii* in the Urals // Abstr. of IUFRO Interdivisional Symp. on Larix-98: World resources for breeding, resistance and utilization. - Krasnoyarsk, 1998. - P. 34.
48. Машина Ю.А. Цитогенетические особенности лиственницы Сукачева при интродукции в зоне лесостепи // В кн.: Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: Материалы III Всерос. науч.-практич. конф. (с межд. участием). - Красноярск, 2000. - С. 64-65.
49. Пименов А.В., Седелникова Т.С. Числа хромосом семейства Pinaceae из Западной и Средней Сибири // Ботан. журн. - 2003. - Т. 87. - № 9. - С. 136-137.
50. Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шуганов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале. Изменчивость и популяционно-генетическая структура. - М.: Наука, 2004. - 277 с.
51. Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972.
52. Челидзе П.В. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. - Тбилиси: Мецниереба, 1985. - 118 с.
53. Brown G.R., Carlson J.E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s-5.8-26s rDNA and 5s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. and Appl. Genetics. - 1997. - V. 95. - No. 1-2. - P. 1-9.
54. Brown G.K., Newton C.H., Carlson J.E. Organization and distribution of a Sau3A tandem repeated DNA sequences in *Picea* (*Pinaceae*) species. Genome. - 1998. - V. 41. - No. 4. - P. 560-565.
55. Qian T., Ennos R.A., Helgason T. Genetic relationships among larch species based on analysis of restriction fragment variation for chloroplast DNA // Can. J. Forest Res. - 1995a. - V. 25. - No. 7. - P. 1197-1202.
56. Qian T., Chun G.W., Ennos R.A., Helgason T. The differentiation of chloroplast DNA among several larch species and its implications for their phylogenetic relationship // Sci. Silvae Sinicae. - 1995b. - V. 31. - No. 4. - P. 373-378.
57. Kisanuki H., Kurahashi A., Kato H., Terauchi R., Kawano S., Ide Y., Watanabe S. Interspecific relationship of genus *Larix* inferred from the RFLPs of chloroplast DNA // J. of the Japanese Forestry Society. - 1995. - V. 77. - P. 83-85.
58. Kisanuki H., Kurahashi A., Narasaki K., Ide Y., Shiraishi S. Phylogenetic study on the genus *Larix* using randomly amplified polymorphic DNA // Abstrs. of IUFRO Interdivisional Symp. on Larix-98: World resources for breeding, resistance and utilization. - Krasnoyarsk, 1998. - P. 49.
59. Kisanuki H., Ide Y., Isoda K., Shiraishi S. Molecular analysis of data in the genus *Larix* using randomly amplified polymorphic DNA. In: Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality // Proc. of an Intern. Symp. - Gap, 2002. - P. 475-484.
60. Абаимов А.П., Милютин Л.И. Современные представления о лиственницах Сибири и проблемы их изучения. - Проблемы дендрологии: Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Вып. XIII. - Новосибирск, 1995. - С. 41-60.
61. Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Реунова Г.Д., Левина Е.А., Журавлев Ю.Н. Генетическая изменчивость и взаимоотношения лиственниц Сибири и Дальнего Востока по данным RAPD-анализа // Генетика. - 2004. - Т. 40. - № 4. - С. 506-515.
62. Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Реунова Г.Д. Внутри- и межвидовая изменчивость лиственниц Сибири и Дальнего Востока // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всерос. научн. конф. с междунар. участием. Ч. I. - Улан-Удэ, 2004. - С. 142-143.
63. Semerikov V.L. Phylogenetic relationships of some Eurasian and american larch species inferred from allozyme data // Abstr. of IUFRO Interdivisional Symp. on Larix-98: World resources for breeding, resistance and utilization. - Krasnoyarsk, 1998. - P. 86.