

Л.А. Малахова, В.П. Амельченко, Т.Н. Катаева

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ В СибБС – МЕТОДИЧЕСКАЯ ОСНОВА СОХРАНЕНИЯ ИХ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Аннотация. *Подведены итоги цитогенетического изучения редких видов растений Томской области за 30-летний период в культуре и природных популяциях. Обобщены данные современной литературы по числам хромосом.*

Ключевые слова: *редкие виды, Томская область, хромосомы.*

В Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (СибБС ТГУ) изучение редких и исчезающих растений Томской области проводится с 1970-х гг. Начиная с 1980-го г. и по настоящее время углубленно разрабатываются научные проблемы сохранения и воспроизводства редких и исчезающих растений в культуре и природной обстановке не только традиционными способами. Впервые в системе ботанических садов России применен популяционно-цитогенетический метод, позволяющий познать генотипические механизмы адаптации видов, а также пути их эволюционных преобразований при изменениях окружающей среды. Исследования проводятся на базе оригинальных научных экспозиций, включающих более 120 видов из 80 родов и 35 семейств. Кариологические исследования природных популяций проведены для 82 видов, выявлены особенности их кариотипической структуры в периферийных популяциях. Создана уникальная для садов России экспозиция внутривидовых хромосомных форм лука-слизуна, на базе которой изучаются механизмы адаптационной изменчивости полиморфных видов в условиях интродукции. Исследование проведено при поддержке гранта РФФИ № 43-10-3 в 1993–1995 гг.

Объектами исследования являются редкие виды растений, вошедшие в Красную книгу Томской области [1]. Материал для исследования взят из природных популяций Томской области, а также получен из различных ботанических садов России и других стран. Число хромосом определялось в меристеме корней вегетирующих растений и проростков семян по общепринятым цитологическим методикам [3].

Анализ числа хромосом у редких видов растений Томской области

В настоящее время числа хромосом известны у 70 из 76 видов покрытосеменных растений, включенных в Красную книгу Томской области [3–6, 9, 13, 14]. В их число вошли 38 видов, которые изучены нами непосредственно в природных популяциях Томской области и у интродуцентов, выращиваемых на экспериментальном участке СибБС (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Числа хромосом редких видов растений Томской области

№ n/n	Название вида	Статус редкости	Числа хромосом	Литературные источники	Числа хромосом по данным Л.А. Малаховой и др.
1	2	3	4	5	6
1	<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) <i>Keng ex Tzvelev</i>	3LC	24	Sokolovskaya and Probatova, 1978,1 980; Rudyka, 1990	–
2	<i>Alfredia cernua</i> (L.) Cass.	3LC	26	Rostovtseva, 1979a, 1983	26
3	<i>Allium ledebourianum</i> Schultes <i>et Schultes</i>	3LC	16	Vosa, 1977; Gritsenko and Gurzenkov, 1983; Friesen, 1986, 1988, 1997; Nanuscyan and Polyakov, 1989; Zakirova and Nafanailova, 1992	32
4	<i>Allium lineare</i> L.	3VU	32 16 16, 32	Kartashova et al., 1974 Vakhtina and Kudrjaschova, 1980; Krasnikov et al., 1983,1984; Friesen et al.,1988; Zakirova and Nafanailova, 1992; Ohri and Pistrick, 2001 Krasnikov, 1984, 1985a	32, 48
5	<i>Allium nutans</i> L.	3NT	32 24 32, 48, 64, 72	Friesen, 1986, 1988, 1991; Krasnikov and Lomonosova, 1990; Ohri and Pistrick, 2001 Zakirova and Nafanailova, 1988 Shang et al., 1997	32–72 (32, 36, 38, 39, 40, 48)
6	<i>Allium obliquum</i> L.	2EN	16 32	Vosa, 1977; Friesen, 1986, 1988; Ohri and Pistrick, 2001 Jacobsen and Owubey, 1977	16, 32
7	<i>Allium schoenoprasum</i> L.	3VU	16	Vosa, 1977; Yurtsev and Zhukova, 1978; Sopova, 1972; Murin, 1978, 1984; Rostovtseva, 1977; Krogulevich, 1971, 1976; Hindakova, 1976; Gohil and Kaul, 1981a; Pandita, 1979; Bougourd and Parker, 1976; Zhukova, 1980; Mehra and Pandita, 1979, 1981; Love and Love, 1980b, 1981c; Dawe and Murray, 1979, 1980; Pogolian, 1983; Gritsenko and Gurzenkov, 1983; Speta, 1984; Wittmann, 1984; Friesen, 1985, 1991, 1997; Krasnikov, 1984, 1985a; Rudyka, 1986; Özhatay, 1986a, 1993; Lavrenko and Serditov, 1987; Lavrenko et al., 1989, 1991; Nishikawa et al., 1986; Zakirova and Nafanailova, 1990; Tardif and Morisset, 1991; Ohi, 1990; Wetschnig, 1992; Montgomery et al., 1997; Inada and Eudo, 1999;Lövkvist and Hultgard, 1999; Ohri and Pistrick, 2001	16,16+1-2B, 32

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
			16, 24 16, 32 16+4B 32 16+0-18B 16,16+1-2B 16+0-10B 16+2-10B,16 14 24 16+0-9B 16+2B 48	Kurosawa, 1979 El-Gadi and Elkington, 1977; Friesen, 1986, 1988; Nanuscyan and Polyakov, 1989 El-Gadi and Elkington, 1977 Fernandes Gasas and Machin Santamaria, 1978; Paster, 1982 Bongourd and Parker, 1975, 1979, 1979a Halkka, 1985 Chinnappa and Basappa, 1986 Cai and Chinnappa, 1987 Ohi, 1990 Inada, 1991 Tardif and Morisset, 1992 Pogosian, 1990 Pogosian, 1997	
8	<i>Aquilegia sibirica Lam.</i>	2EN	14	Rostovtseva, 1977, 1981, 1984; Vassiljeva, 1990; Friesen, 1991a	14
9	<i>Artemisia gmelinii Web. ex Stechm.</i>	3LC	54 36 18	Volkova and Boyko, 1985; Stepanov and Muratova, 1992; Probatova et al., 1997, 1998 Rudyka, 1990; Yan et al., 1989; Qiao et al., 1990; Probatova et al., 2001 Khatoon and Ali, 1993; Hoshi et al., 2003	18, 54
10	<i>Artemisia laciniata Willd.</i>	3LC	18 56, 60 54	Rostovtseva, 1979a; Volkova and Boyko, 1985; Krogulevich, 1978; Kaul and Bakshi, 1984; Nishikawa, 1990; Wendelberger, 1960 Krasnikov et al., 1983, 1984 Zhukova and Petrovsky, 1987a; Wendelberger, 1960	18
11	<i>Artemisia latifolia Ledeb.</i>	3NT	54	Wendelberger, 1960	54, 72
12	<i>Artemisia macrantha Ledeb.</i>	3NT	—	Нет публикаций	108
13	<i>Artemisia tanacetifolia L.</i>	2NT	—	Нет публикаций	54

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
14	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F.Gray.	2EN	96 98 80 66, 88, 99 около 100 120 88 около 12	Murin, 1976; Löve and Löve, 1988 Rostovtseva, 1977 Zhukova et al., 1977a Engel, 1978 Zhukova and Petrovsky, 1976; Dawe and Murray, 1979; Murin et al., 1980; Yurtsev and Zhukova, 1982 Löve and Löve, 1982 Zhukova, 1982 Huang, R.-f. et al, 1996a	—
15	<i>Brunnera sibirica</i> Stev.	2EN	14 12, 24, 36	Stepanov and Muratova, 1995 Stepanov, 1994a	72
16	<i>Campanula rapunculoides</i> L.	2EN	102 68	Ancev, 1976a; Hindakova, 1974; Murin, 1974; Wcislo, 1983; Laane and Lie, 1985; Albers and Möbsting, 1998; Lövkvist and Hultgard, 1999 Ancev, 1978; Van Loon and Kieft, 1980; Wcislo, 1983	102
19	<i>Dasystephana cruciata</i> (L.) Adanson		52	Hommel and Wieffering, 1979; Semerenko, 1985b; Druskovic and Lovka, 1995	—
20	<i>Dasystephana macrophylla</i> (Pallas.) Luev.	3LC	24 26 26, 52	Belaeva and Siplivinsky, 1975 Krogulevich, 1978; Yuan, 1993 Probatova and Sokolovskaya, 1995	24
21	<i>Dasystephana septemfida</i> Pallas	3NT	26	Gagnidze et al., 1992, 1998; Daniela, 1997	26
22	<i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et Mey.) Kryl.	3LC	20, 24	ХЧЦР, 1969; Крогулевич, Ростовцева, 1984	20
23	<i>Fragaria moschata</i> Duch.	3NT	42 28, 35, 42, 56	Murin, 1976; Niemirowicz-Szczyatt and Malepszy, 1980; Arohonka, 1982; Pogan et al., 1987; Javurkova-Jarolimova, 1992; Staudt et al., 1997 Lippert, 1985	14
24	<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	2EN	—	Нет публикаций	32
25	<i>Hedysarum alpinum</i> L.	2EN	14 16	Krogulevich, 1978; Dawe and Murray, 1979; Lavrenko et al., 1990; Löve and Löve, 1982a Yan et al., 1989	14

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
26	<i>Hypericum ascyron</i> L.	1CR	16 около 20–22 18	Krogulevich, 1978 Krasnoborov et al., 1980 Kogi, 1984; Nishikawa, 1990	18
27	<i>Nepeta nuda</i> L.	2EN	18	Strid and Franzen, 1981; Baden, 1983; Buttler, 1985; Baltisberger, 1991b; Nafanailova and Zakirova, 1991; Budantsev et al., 1992	18
28	<i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey.	3LC	24	Probatova and Sokolovskaya, 1989	24
29	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	3NT	28 14, 21, 28, 38 18 14	Uhrikova, 1974a, 1978; Löve and Löve, 1982b; Ietswaart and Kliphuis, 1985; Dmitrieva and Parfenov, 1985, 1987; Pashuk, 1987; Castroviejo, 1983; Delgado et al., 2000; Lövkvisst and Hultgard, 1999 Magulaev, 1979a Davlianidze, 1985 Javurkova-Jarolimova, 1992	28
33	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	3NT	16	Kartashova et al., 1974; Uhrikova, 1978; Rostovtseva, 1981, 1984; Dawe and Murray, 1979; Löve and Löve, 1982; Murin et al., 1980; Semerenko, 1985b, 1990; Krasnikov, 1991a	16
34	<i>Schedonorus giganteus</i> (L.) Sorrentg. = <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	2EN	14 42 56 28, 42	Mehra and Sharma, 1975b; Parkash, 1979; Mehra, 1982; Kozuharov and Petrova, 1991 Kozuharov and Nikolova, 1975; Probatova and Sokolovskaya, 1978, 1979; Strid and Franzen, 1981, 1983 Petrova in Prokudin et al., 1977; Tveretinova in Procudin et al., 1977; Malachova et al., 1979; Dmitrieva, 1985a; Guzik, 1984; Parfenov and Dmitrieva, 1988; Stepanov and Muratova, 1995; Montgomery et al., 1997; Lövkvisst and Hultgard, 1999 Seal, 1983 Alexeev et al., 1987	42
35	<i>Sedum aizoon</i> L.	3LC	56 32–34, 48, 61, 64, etc	Gurzenkov, 1973 Amano, 1990	90,98

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
			71–124, 32–34 48, 61, 63, 64, 78, 80, 84, 85, 88, 93–97, 102 30–32, 64 66	Amano and Ohba, 1992, 1993 Probatova and Sokolovskaya, 1995 Funamoto et al., 1995	
36	<i>Stipa pennata</i> L.	3LC	44	Petrova in Prokudin et al., 1977; Krasnikov, 1991a	44
37	<i>Viola dactyloides</i> Schult.	2EN	24	Stepanov and Muratova, 1992	–
38	<i>Viola dissecta</i> Ledeb.	2EN	24 48 40	Krasnoborov et al., 1979; Yurtsev and Zhukova, 1982 Sokolovskaya and Probatova, 1986a; Probatova and Bezdeleva, 1998 Stepanov, 1994	–

Примечание. Латинские названия растений выверены по С.К. Черепанову [10]; статус редкости приведен по Красной книге природы Санкт-Петербурга [2]; литературные источники приведены по справочнику «Index...» [9]; виды под № 3, 13, 17, 18, 30, 32, 33 пока не включены в Красную книгу Томской области.

Впервые изучено число хромосом у трех новых редких видов: *Artemisia latifolia*, *A. macrantha*, *Goniolimon speciosum*. Некоторые виды изучались многими авторами. Особенно интенсивно исследовался *Allium schoenoprasum* (более 60 авторов), у которого отмечены диплоиды и триплоиды.

У *Bistorta vivipara* 13 авторов отмечают варьирование числа хромосом от 88 до 120. Единственное определение – около 12 хромосом – нам представляется маловероятным. Это может быть результатом неверного определения вида.

Festuca gigantea оказалась довольно полиморфной: у нее имеются диплоиды, окто- и гексаплоиды; в условиях культуры и в природных популяциях Томской области число хромосом у этого вида равно 42.

Наибольшие вариации числа хромосом отмечены у *Sedum aizoon*: от 30–32 до 124, в Томской популяции – от 90 до 98.

У других 12 редких видов Томской области (*Alfredia cernua*, *Aquilegia sibirica*, *Campanula rapunculoides*, *Dasystephana macrophylla*, *Hedysarum alpinum*, *Hypericum ascyron*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla erecta*, *Primula cortusoides*, *Primula macrocalyx*, *Pulsatilla patens*, *Stipa pennata*) вариации числа хромосом либо незначительны, либо отсутствуют. Некоторые виды (*Allium ledebourianum*, *Brunnera sibirica*, *Fragaria moschata*) имеют существенные различия по числу хромосом в пределах своего ареала; как правило, на северном пределе они являются полиплоидами. Это необходимо учитывать при оценке итогов интродукции и использовании интродукционного материала в реинтродукции.

Анализ полученных данных показал, что 40 % изученных видов имеют постоянное число хромосом независимо от эколого-географических условий произрастания. Для большинства видов отмечен внутривидовой хромосомный полиморфизм преимущественно полиплоидного характера. В первую очередь это касается видов *Allium*, *Artemisia*, отдельных представителей семейства орхидных, *Brunnera sibirica*, *Minuartia stricta*, *Kochia prostrata*.

Так, для *Allium lineare* отмечены 3 хромосомные формы: диплоидная ($2n = 16$), тетраплоидная ($2n = 32$) и гексаплоидная ($2n = 48$). Тетраплоидный цитотип характерен для образцов, собранных в окр. г. Томска и интродуцированных в СибБС; гексаплоидный цитотип отмечен у образцов, полученных из Норвегии и Польши. *Allium nutans* является чрезвычайно полиморфным видом по числу хромосом в условиях интродукции ($2n = 32, 36, 38, 39, 40, 48, 64$), однако в природных популяциях на всем протяжении своего ареала он тетраплоидный ($2n = 32$) [5, 6]. Образцы *Allium obliquum*, полученные из Германии, являются тетраплоидными ($2n = 32$), хотя данный вид преимущественно известен как диплоид (наши данные и [8]). *Allium schoenoprasum* в культуре обнаружил 2 хромосомные формы: диплоидную ($2n = 16$) и тетраплоидную ($2n = 32$), при этом диплоидный цитотип отмечен у большинства интродуцентов, а тетраплоидный – лишь у образцов, полученных из Москвы.

Сравнение числа хромосом томских образцов с таковым растений из других частей ареала показало, что многие виды в популяциях Томской области являются более высокохромосомными. Так, реликтовый вид бруннера сибирская в томских популяциях (Аникино, Коларово) и в условиях интродукции в СибБС является высокоплоидным ($2n = 12x = 72$), однако в литературе опи-

саны только ди-, тетра- и гексаплоидные цитотипы [9]. Другой реликтовый вид – володушка многожилчатая – в Томской области представлен тетраплоидной формой ($2n = 28$), тогда как в горных популяциях на юге Сибири (Алтай, Западный Саян) он имеет диплоидное число хромосом ($2n = 14$; см. табл. 1).

Три вида рода *Artemisia* (полынь Гмелина, полынь широколистная и полынь крупноцветковая), интродуцированные из природных популяций Томской области [5, 8], являются высокоплоидными, особенно полынь крупноцветковая, у которой мы впервые определили число хромосом ($2n = 12x = 108$) [8, 13]. У полыни широколистной мы отметили 2 хромосомные формы – гексаплоидную ($2n = 54$) и октоплоидную ($2n = 72$). У гониолимона красивого, который произрастает на юге Томской области, также установлено наиболее высокое число хромосом ($2n = 4x = 32$) по сравнению с другими видами данного рода.

Как известно, большинство редких видов Томской области, вошедших в Красную книгу, произрастает в крайне суровых климатических условиях, находясь на северной границе своего ареала. Как подчеркивает Э. Майр [12], условия среды обитания для вида вблизи границы его ареала близки к экстремальным, отбор жесток, поэтому только ограниченное число генотипов может выжить. Уменьшение мощности потока генов, увеличение давления отбора и усиливающаяся степень инбридинга обедняют генетическую изменчивость периферических популяций. Вероятно, периферические популяции с трудом поддерживают свое существование [12, 15], поэтому нередко у отдельных видов растений на границах ареалов закрепляются высокоплоидные цитотипы как наиболее адаптированные к суровым условиям периферии. Эти же тенденции к адаптации, вероятно, сохраняются и у интродуцентов, взятых из природных популяций Томской области, поскольку условия культуры для большинства из них также являются экстремальными. Однако часть видов, даже в крайних условиях границы ареала, в том числе и при интродукции, эволюционирует на постоянной хромосомной основе в пределах генотипической нормы реакции (*Kitagawia baicalensis*, *Hedysarum alpinum*, *Dasystephana septemfida*, виды рода *Cypripedium*, *Aquilegia sibirica*, *Actaea spicata*, *Festuca gigantea*).

Выявление генотипических критериев адаптации редких видов в условиях интродукции

Одним из подходов к изучению роли генотипической изменчивости в протекании микроэволюционных процессов и адаптации интродуцентов к суровым условиям среды является постановка экспериментов по реинтродукции редких видов. Нами были заложены опыты по реинтродукции различных внутривидовых хромосомных форм модельного вида *Allium nutans* в естественные фитоценозы в окрестностях с. Коларово (Томская область). В эксперименте участвовали 7 хромосомных форм *A. nutans* – тетраплоиды (формы А-32, К-32, М-32), пентаплоиды (форма К-40), гексаплоиды (М-48) и анеуплоиды (формы К-38 и К-39).

Кроме лука-слизуна, в реинтродукционный эксперимент было вовлечено еще 19 редких видов на территории Заповедного парка и экспериментального участка СибБС (табл. 2).

Для лука-слизуна кариологические исследования проводились на вегетирующих растениях у хромосомных форм А-32, К-32, К-40, К-38, К-39 и на проростках семян, полученных в условиях реинтродукционного эксперимента у всех хромосомных форм. Подсчет числа хромосом у вегетирующих растений показал, что после 6-7-летнего реинтродукционного эксперимента все изученные образцы оказались тетраплоидными ($2n = 32$). Только для анеуплоидной формы К-39 (число хромосом определено у четырех потомков) обнаружены образцы с $2n = 32$, 36 и 39.

Семенной материал оказался более гетерогенным. Так, во всех проростках, собранных с хромосомных форм А-32, К-32 и К-38, установлено тетраплоидное число хромосом $2n = 32$. В проростках семян, собранных с хромосомных форм К-39, К-40 и М-48, обнаружены единичные проростки с $2n = 32$, 33, 35, 36, 40, 48. При этом в семенном поколении формы К-39 преобладают тетраплоидные проростки, в семенном поколении формы К-40 – проростки с $2n = 40$ и формы М-48 с $2n = 48$.

Таблица 2

Редкие виды Томской области, реинтродуцированные на территории СибБС ТГУ

Вид	$2n$	Место реинтродукции
<i>Alfredia cernua</i> (L.) Cass.	26	Заповедный парк, экспериментальный участок
<i>Aquilegia sibirica</i> Lam.	14	Заповедный парк, экспериментальный участок
<i>Brunnera sibirica</i> Stev.	72	Заповедный парк
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	102	Заповедный парк
<i>Dianthus deltoides</i> L.	30	Заповедный парк
<i>Eryngium planum</i> L.	16	Заповедный парк
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar	42	Заповедный парк
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench.	14	Заповедный парк
<i>Fragaria moschata</i> Duch.	14	Заповедный парк
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	22	Заповедный парк
<i>Hypericum ascyron</i> L.	18	Заповедный парк
<i>Lychnis chalcidonica</i> L.	24	Заповедный парк
<i>Paeonia anomala</i> L.	10	Заповедный парк
<i>Polygonatum humile</i> Fisch. ex Maxim	20, 30	Заповедный парк
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	22	Заповедный парк
<i>Primula pallasii</i> Lehm.	22	Заповедный парк, экспериментальный участок
<i>Sedum aizoon</i> L.	98	Заповедный парк
<i>Trollius asiaticus</i> L.	16	Заповедный парк
<i>Veronica incana</i> L.	34	Заповедный парк

Таким образом, реинтродукционный эксперимент с *A. nutans* показал, что при переносе различных цитотипов из культуры в природные условия среды

наибольшим адаптационным потенциалом обладает тетраплоидный цитотип, характерный для природных популяций данного вида. Однако в культуре *A. nutans* может существовать в форме крупного хромосомного комплекса. Для остальных видов, реинтродуцированных на территории СибБС, отклонений в числе хромосом не отмечено.

Исследования числа хромосом позволяют сделать заключение о возможности проведения реинтродукции на базе репродукции в условиях интродукционного эксперимента в СибБС.

Литература

1. Красная книга Томской области / Под ред. А.С. Ревушкина. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2002. 402 с.
2. Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: Професионал, 2004. 416 с.
3. Малахова Л.А. Кариологический метод в интродукции растений // Ускорение интродукции растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. С. 47–56.
4. Малахова Л.А. Кариологический анализ природных популяций редких и исчезающих растений на юге Томской области // Бюл. ГБС АН СССР. 1990. Вып. 155. С. 60–65.
5. Малахова Л.А., Маркова Г.А. Числа хромосом цветковых растений Томской области. Двудольные растения // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 12. С. 103–106.
6. Амелеченко В.П. К изучению кариосистематики полыней Приенисейской группы // Новые данные о природе Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 114–119.
7. Амелеченко В.П. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово: Ирбис, 2006. С. 114–122.
8. Отчет о НИР по теме: Цитогенетические и морфобиологические аспекты изучения редких растений для целей реинтродукции (заключительный). Томск, 2005. 62 с.
9. Index to plant chromosome numbers 1973–2003. Missouri: Botanical Garden, 2004. 2425 p.
10. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
11. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1969. 285 с.
12. Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
13. Wendelberger G. Die Section Heterophyllae der Gattung Artemisia L. // Bibliotheca Botanica. Heft 125. 1960. 124 s.
14. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Л.: Наука, 1990. С. 122–123.
15. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.