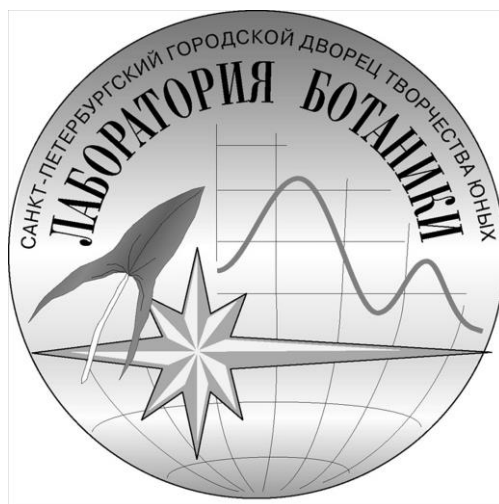


**Санкт-Петербургский
городской дворец творчества юных
Эколого-биологический центр «Крестовский остров»**

Лаборатория ботаники



**Сравнение листовых пластинок и ДНК *Vaccinium uliginosum* в
разных местообитаниях на Карельском перешейке, в Хибинах, на
приполярном Урале и на плато Путорана**

Киселёв Лев, 11 класс, Академическая гимназия СПбГУ

Антропов Дмитрий, 11 класс, школа №121

Научные руководители

Пичугин Сергей Алексеевич

Матвеева Татьяна Валерьевна

Санкт-Петербург

2020

Содержание

Введение	2
Физико-географическая характеристика исследуемых районов	7-9
Материалы и методы.....	6
Обзор литературы	3-5
Результаты.....	10-13
Выводы	14
Список литературы.....	15

Введение

Голубика топяная (*Vaccinium uliginosum* L.) очень интересное растение. Она является ценным биологическим ресурсом: американский вид голубики *V. corymbosum* введен в культуру и выращивается в промышленных масштабах. Работы по селекции и молекулярно-генетические исследования голубики дороги и трудоемки. Информация по вариабельности данного вида может быть полезна ученым и селекционерам.

Голубика изменчива по множеству признаков: окраске венчиков, ягод и листьев, формы куста и др. Сравнительное изучение внутривидовой и внутривидовой изменчивости в разных эколого-географических условиях является одним из способов расширить знания по биоразнообразию и эволюции данного рода.

Целью данной работы было сравнить изменчивость листовых пластин и вариабельность ядерной ДНК *V. uliginosum* с учетом различий в их экологии в местах с разной геологической историей: в Карелии, в северном Приладожье, в Хибинах, на плато Путорана и на приполярном Урале. Материал для данной работы собирался на протяжении двух полевых сезонов авторами работы; использованы и изучены также образцы, любезно представленные Королевой

Наташей Евгеньевной - к. б. н., с. н. с. Полярно-альпийского ботанического сада-института им.

Н. А. Аврорина РАН (ПАБСИ РАН), лаб. флоры и растительных ресурсов, Поспеловой Еленой Борисовной к. б. н., гл. н.с. и Поспеловым Игорем Николаевичем к. б. н., с. н. с. ФГБУ «Объединенная дирекция заповедников Таймыра», Лавриненко Ольгой Васильевной - к. б. н., с. н. с. ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН), лаб. динамики растительного покрова Арктики (собирала в НАО). Выделение ДНК выполнено в лаборатории биосистематики и цитологии БИН РАН под руководством Эдуарда Модрисовича Мачса - к. б. н., с. н. с. лаб. биосистематики и цитологии БИН РАН, в той же лаборатории ведется работа по секвенированию ДНК. Татьяна Валерьевна Матвеева д. б. н., каф. генетики СПбГУ проводит анализ проб ДНК голубики с маркерами К клеточной Т-ДНК.

Задачи:

1. Измерить количественные изучаемые морфометрические параметры листовых пластин
2. Сравнить параметры между разными экологическими группами
3. Выделить ДНК из образцов и подготовить к сравнительному анализу методом секвенирования с различными маркерами.

Литературный обзор

Голубика — кустарничек, или полукустарничек, с двойственной анатомической структурой коры: внизу кустарниковой, а сверху травянистой.

Vaccinium uliginosum L. - кустарничек до 70 см высотой, ветви направлены вверх, есть стелющиеся формы. Листья на зиму опадающие, обратнойцевидные или иногда эллиптические, с клиновидным основанием, на коротких, почти голых черешках, с цельными завернутыми краями, на нижней поверхности серовато-зеленые, голые или лишь в молодости по краям пластинки со стебельчатыми железками, по жилкам на нижней поверхности пластинки иногда мельчайше опушенные. Цветки одиночные, расположены на покрытых чешуями укороченных боковых побегах. Цветоножки обычно длиннее венчика, голые. Чашелистики с полуокруглыми беловато-лиловыми долями отгиба. Венчик колокольчатый, розовый, с 5 закругленными долями отгиба. Завязь нижняя. Тычинки и столбик не выдаются из венчика. Ягоды эллиптические или шаровидные, немного усеченные, синевато черные, с сизым восковым налетом, 9-12 мм диаметром. По некоторым данным, для голубики характерна микориза. Число хромосом варьирует: $2n = 24, 36, 48, 72$. Произрастает в заболоченных лесах, на сырых лесных опушках и по краям моховых болот, а также среди кустарников, во влажных лесных редицах и в ерничково-моховых горных тундрах.

Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum* Ё.- кустарничек 10-30 см высотой с развесистыми ветвями. Листья мелкие, 6-15(25) мм длиной, эллиптические, нередко тупо приостренные, иногда округло-эллиптические, на обеих поверхностях с мельчайшими волосками, более заметными вдоль жилок на нижней стороне листа. Цветоножки равные по длине венчику или короче его, Ягоды шаровидные, 7-9 мм в диаметре. Число хромосом. $2n = 24$. Произрастает в северной тайге и лесотундре, в субальпийском поясе гор, в щелнистой лишайниковой, кустарниково-моховой и осоково-моховой тундре, в кустарниково-зеленомошных лиственничных лесах и кустарниково-лишайниковых редицах. (12)

Vaccinium uliginosum var. *vulcanorum* (Кот.) растет в высокогорьях на Камчатке и на побережье Охотского моря в Магаданской области и на Чукотке. Голубика вулканическая отличается от голубики, произрастающей поблизости, почти округлыми листьями, сохраняющимися на побеге в отмершем состоянии в течение двух лет, большей ветвистостью, кусты имеют вид подушек до 20 см шириной. (2)

Некоторые авторы выделяют голубику мелколистную, как и голубику камчатскую в отдельные виды, другие считают их подвидами голубики *Vaccinium uliginosum* L.

Эволюция семейства вересковых и рода *Vaccinium* шла от деревьев и кустарников, распространенных в тропических и субтропических горных областях к кустарничкам. По мере продвижения на север вслед за отступающим ледником растения уменьшались в размерах, происходило интенсивное подземное ветвление корневищ. Побеги полегали на грунт, укоренялись и давали новые клоны. Форма куста становилась более компактной или распластанной по поверхности, что обеспечивало микроклимат внутри куста. Поскольку опылителей на северной границе ареала мало, вегетативный способ

размножения становился основным. Такие особенности роста и развития позволили вересковым кустарничкам захватить новые экологические ниши в арктических областях.
(1)

Выделяют две основных формы изменчивости — эндогенную (генетическую) и экологогеографическую, их очень сложно отделить друг от друга. Например, на одной сопке в районе Магадана прослеживается плавная изменчивость от лесного ортотропного типа голубики до высокогорного стелющегося. Подобную закономерность отмечали на Аляске и в Карпатах. (2) Даже в пределах лесного пояса фенотипическая изменчивость голубики очень велика. В работе Снакиной Т.И. показано, что *Vaccinium uliginosum* проявляет значительную внутривидовую изменчивость по разным признакам в пределах отдельных популяций и фрагментов ее ареала. (3) Так, высота куста (длина скелетных осей) на краевых склонах олиготрофного болота достигала 60-70 см, на участках в группах сосен в центральной части болота была равна 30-40 см, а на участках интенсивного нарастания вверх плотно сомкнутого сфагнового покрова длина колебалась от 3-5 см до 10-15 см. По данным Коробковой Т.С. (4) наибольшую изменчивость проявили признаки число ягод на одном кусте (30,196), длина и ширина листовой пластинки (30,996 и 29,396 соответственно). Наименьшую — масса ягоды (14,096) и высота плодоносящих кустов (14,996).

Возможно, такая фенотипическая изменчивость связана с появлением полиплоидных форм. Так, в Западной Сибири *V. uliginosum* образует полиплоидный ряд $2n=24,36,48,60,72$. (3)

В работе Эйдесена с соавторами проанализирована плоидность 113 растений *V. uliginosum* из всех частей ареала, который авторы подразделяют на Амфи-Атлантическую область (1), Арктическо-Альпийскую область (2) и область Берингии (3). Карелия и Хибины относятся к зоне (1), там преобладают тетраплоидные растения с гаплотипом К, плато Путорана — к зоне (2), там преобладают диплоиды с гаплотипом С. Урал находится на границе (1) и (2). Исследованные этими авторами растения с Полярного Урала и из под Воркуты были диплоидны и имели гаплотип С. (5)

Генетические дубликации на некоторое время дают организму огромную эволюционную свободу. Если какой-то ген выполнял важную функцию и поэтому не мог изменяться (все мутации в этом гене отсеивались отбором), то «лишние» его копии смогли приобретать

совершенно новые функции или специализироваться на каких-то аспектах старой. Если после учетверения гена три копии не находят себе применения, они будут потеряны, разрушены мутациями. Если же они приобретут какие-то новые функции, то отбор их сохранит.

Можно предположить, что высота плодоносящего куста, форма и максимальный размер листовой пластинки являются теми признаками, которые генетически заданы и

зависят от плоидности. Ниже представлены 4 типа листьев голубики из центральной и южной Финляндии.

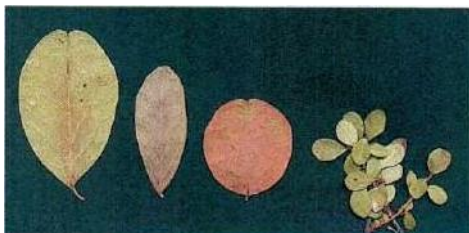


Рис 1. Вариации формы и размеров листьев голубики из работы Harri Naipaja, https://koivu.uomus.fi/users/harmaja/t/accinium_uliginosum.htm. Крайняя справа - голубика мелколистная *Vaccinium microphyllum*.



Рис 2. Плодоносящие растения *V. uliginosum*, Приполярный Урал. Фото автора, 2019.

По данным с портала Plantarium побеги с соцветиями *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* были обнаружены в 2010 году Онищенко Л. в долине р. Балбанью близ пос. Желанный (65° 12' 52" с. ш., 60° 16' в. д.).

Голубика камчатская растет в условиях высокогорья; куст в форме подушки и сохраняющиеся на нем отмершие листья создают растению микроклимат в суровых условиях тундры.



На рис 3. плодоносящие растения *Vaccinium vulcanorum* Кот., Камчатка. Фото Б.Большакова, 2010. <http://www.Plantarium.ru/page/image/id/64085.htm>

Таким образом, согласно литературным данным, *V. uliginosum* проявляет изменчивость по самым различным признакам и, в частности, по высоте куста и величине и форме листовой пластинки. Интересно сравнить характер и направление этой изменчивости, и возможную связь с разницей в условиях обитания вида. Хлоропластная и ядерная ДНК, которая связана с уровнем плоидностью голубики, могут послужить филогенетическими маркерами.

Материалы и методы

Все наблюдения проводились в экспедициях Лаборатории ботаники (карта 1) на полуострове Кулхонниemi в северном Приладожье (республика Карелия) в июле и в горах Хибинах (Кольский полуостров) в августе 2018 года.

Так как различные экземпляры голубики отличаются друг от друга высотой плодоносящих кустов и размерами листовых пластин, то мы изучили эти признаки в популяции. Измеряли длину и ширину каждого листа, длину до наиболее широкой части листа (кроме экземпляров высоту экземпляра, а также считали число листов на каждой ветке.

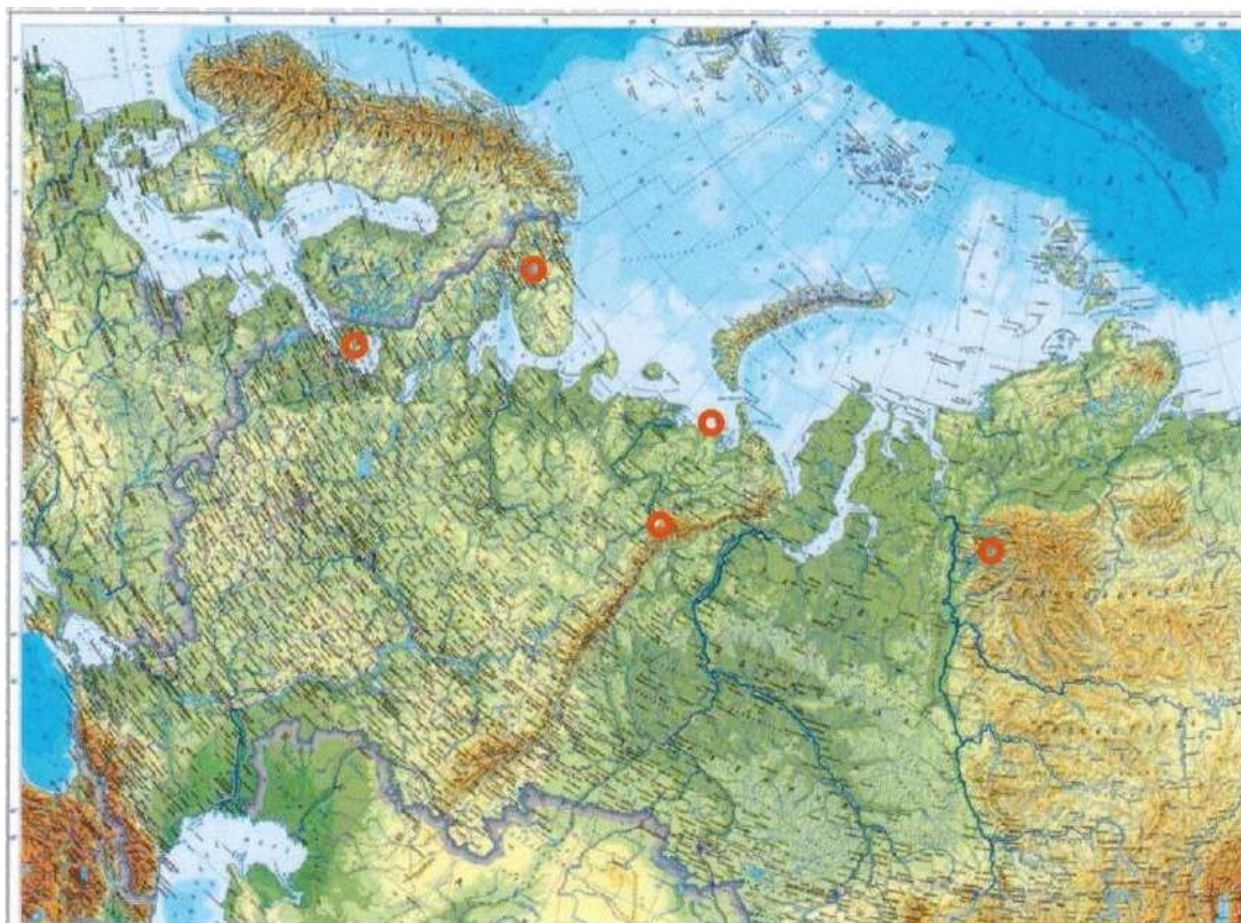
Измерения проводили вручную, без использования каких-либо приборов, при помощи обыкновенной линейки. Далее результаты были обработаны при помощи электронных таблиц Microsoft Excel и Open office calc. Далее для сравнения различных выборок наших данных мы считали средние арифметические, ошибку среднего и сравнивали по критерию Стьюдента на достоверность различий.

Для анализа ДНК методом секвенирования свежесобранные листья высушивались в присутствии силикагеля или использовались гербарные образцы, всего 30 проб из разных популяций. ДНК выделялась модифицированным СТАБ-методом. (6) Затем выполнялась амплификация фрагментов хлоропластной ДНК: интрона между генами *trnT* и *trnF* с праймерами TaBC-TaBO). (7) Амплификация фрагментов ядерной ДНК: рибосомального внутреннего транскрибируемого спейсера между ITS1, 5.8S и ITS2 с праймерами ITS4 и ITS5. (5)

Амплифицированные фрагменты очищались с помощью Quagen PCR cleanup kit согласно инструкции. Секвенирование проводилось по методике из работы AIsos, б., 2005. (8)

Физико-географическая характеристика районов

Рис. 5: Места сбора образцов



Карельский перешеек

В начале четвертичного периода территория нынешнего Карельского перешейка была покрыта ледником толщиной более километра. При потеплении ледник таял и отступал на север; около 13 тысяч лет назад возникло Балтийское ледниковое озеро, составлявшее в то время единое целое с Ладожским озером. Вода то разливалась, затапливая огромные территории суши, то отступала. Уровень воды превышал 50 метров над уровнем современного Балтийского моря. Озеро было окружено хвойными лесами. Остатками ледника являются многочисленные камы, озы и морены, характерные в том числе для западной части Карельского перешейка, где отбирались образцы. Возможно, эта местность была одним из островов архипелага, как, например, Юкки. Для нее характерны еловые, сосновые и смешанные леса и верховые сфагновые болота. Природа этой части Карельского перешейка сильно изменена человеком.

Хибинские горы.

Горный массив Хибинские Тундры расположен в центре Кольского полуострова, имеет вид подковообразного плато, вздымающегося на высоту 800-1000 м над окружающей болотистой низменностью. С запада и востока к нему примыкают обширные долины с крупными, вытянутыми с севера на юг озерами: Имандрой на западе и Умбозером на востоке. Плато сложено горными породами, выкристаллизовавшимися из расплавов магмы, питавших 380 миллионов лет назад гигантские вулканы. В ледниковый период Хибинский массив являлся одним из центров оледенения Кольского полуострова. Последнее валдайское оледенение достигло максимума 20 тысяч лет назад, после чего ледник стал сокращаться и исчез около 10 тысяч лет назад, оставив после себя толщи так называемых моренных (ледниковых) отложений. Конечные морены перегораживающие долины, достигают больших размеров и служат естественными плотинами для озер. За послеледниковый период. Хибинские горы поднялись примерно на 20 метров и продолжают расти. Хибины расположены в северной таежной зоне. Для них характерна смена высотных поясов растительного покрова: лесного, субальпийского (лесное криволесье) и альпийского (горная тундра). Рельеф гор с крутыми склонами и каменистыми грунтами обеспечивает быстрый сток вод, испарение усиливают также ветры. Все это неблагоприятно для развития растений, деревья и кустарники растут здесь очень медленно. Елово-березовые леса, и наиболее распространенные кустарничковые ельники не поднимаются выше 470 м над уровнем моря. Образцы отбирались в северо-западной части Хибинских гор.

Приполярный Урал.

Это самая высокая часть Уральских гор (г. Народная, 1895 м). Около 300 млн лет назад, в результате столкновения Восточно-Европейской платформы (Евроамерики) с Сибирью, образовались Уральские горы. Около 3 млн. лет назад, в конце эпохи плиоцена, началось похолодание и многократное появление, и исчезновение ледниковых покровов в северных областях Земли с периодом 40—100 тыс. лет. В кайнозойскую ледниковую эру самым холодным стал плейстоценовый ледниковый период: понижение температуры привело к оледенению Северного Ледовитого океана и северных областей Атлантики и Тихого океана. В среднем плейстоцене, 781—126 тыс. лет назад прошли донское, окское и днепровское оледенения с межледниковьями между ними. Ледники заходили и на Урал. Последний ледниковый максимум, когда общий объем льда в ледниках был наибольшим, относится ко времени 26,5—19 тысяч лет назад. Уральские горы были покрыты ледниками. В течение многих миллионов лет гор происходила эрозия, поэтому сейчас Уральские горы невысоки. 30—17 млн. лет назад Уральские горы вновь начали расти, идет альпийская эпоха горообразования.

Образцы листьев голубики отбирались в Республике Коми в национальном парке «Югыдва» у горы Народная в долинах рек Манарага и Балбыню. Парк расположен на западном склоне Уральского хребта в северной таежной зоне; выделяют горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый высотный пояса и пояс холодных гольцовых пустынь. Верхняя граница леса на Приполярном Урале проходит в среднем на высоте 400-600 м.

Здесь преобладают горные лиственничные редколесья и березовые криволесья; в высокогорном поясе распространены елово-лиственничные или елово-березовые

мелколесья. В низкогорном поясе и речных долинах обычны леса с зеленомошным покровом, вверх по склонам для редколесий характерен зеленомошно-кустарничково-лишайниковый покров. Для таежной зоны характерно чередование лесных и болотных ландшафтов, болота встречаются небольшими пятнами в предгорной и равнинной части. Ввиду суровости горного климата горные болота по характеру растительного покрова более близки к лесотундровым и тундровым. Тундровая растительность характерна для горно-тундрового пояса, который поднимается на Приполярном Урале до высоты 800-900 м. В его пределах снизу вверх отчетливо выделяются полосы кустарниковых, кустарничковых травяно-моховых, лишайниковых и каменистых тундр. Луговые экосистемы представлены фрагментарно субальпийскими и альпийскими лугами в редколесном, подгольцовом и тундровом поясе гор, а также ассоциациями осоковых и злаково-разнотравных лугов речных долин, где чередуются с сообществами кустарниковых ивняков. (9)

Результаты

Сравнивая результаты морфометрии листьев голубики (табл.1) можно отметить, что максимальная высота кустов (95 см) и, следовательно, оптимальные условия для роста наблюдаются на Карельском перешейке. Форма листовых пластин очень сильно варьирует, часто встречаются почти круглые листья, соотношение длины/ширины 1,58. Еще чаще округлые листья встречались в горном лесу в Хибинах, соответственно соотношение 1,45. Во всех остальных случаях форма листовых пластин была удлинённой, соотношение было больше 1,8.

Самые узкие листья были у *V. u. subsp. Microphyllum* - соотношение длины/ширины 2,24. Образцы с Ладogi очень похожи на образцы из долинного леса Хибин (Н=357м) по всем параметрам. Вероятно, это может быть связано с общим происхождением этих популяций, поскольку растения двигались вслед за отступающим на север ледником. Надо отметить, что образцы из долинного леса с плато Путорана имели более мелкие и более узкие листья.

Образцы из горной тундры Хибин (Н=448м) и горной тундры Урала (Н=743м) тоже очень схожи по всем параметрам. Резко отличаются по высоте кустов, размерам и форме листьев образцы *V. u. subsp. Microphyllum*: на плато Путорана: высота менее 10 см, узкие мелкие НК, выделенная из собранных образцов, исследуется в лабораториях БИН РАН и СПбГУ. К настоящему моменту выполнено секвенирование с праймерами к ядерной рибосомальной ДНК ITS4 и ITS5 проб, указанных на рис.б.

На рис.7 приведен пример сравнения нуклеотидных последовательностей амплифицированных фрагментов (программа TCOFFEE). Данная пара праймеров не может выявить различий между разными популяциями голубики и, вероятно, различий между подвидами. Все исследованные образцы имеют сходство изученного фрагмента ДНК не менее 93%.

Анализ данных с помощью портала BLUST указывает на более чем 99% совпадение с таковыми из базы данных NSBI (таблица 2). Все ITS4 - ITS5 фрагменты ДНК проб с Урала показали высокое сходство с таковыми из Канады, которые, по литературным данным (Eidesen, P.V., 2007), являются диплоидными, а пробы из Хибин и с Карельского перешейка - с тетраплоидными растениями голубики из Швейцарии и с Аляски.

Таблица 1. Характеристика кустов голубики и средние значения по местообитаниям

	высота куста	ср. длина	ср. ширина (мм)	средняя длина/шир
Карельский перешеек, 2019				
смешанный лес, Н=70 м ДНК пробы № 47.63	76	20	13	1,58
лимиты	48-95	13-27	7-20	
Ладога, 2018				
смешанный лес. Н=42	33	18	10	1,82
лимиты	19-60	19-30	6-10	
Хибины, 2018				
долинный лес. Н=255	35	19	10	1,96
лимиты	23-48	10-40	4-25	
горная тундра. Н=502	12	19	9	2,31
лимиты	8-20	7-32	2-17	
Хибины, 2019				
долинный лес, Н=255 м ДНК пробы № 60	22	26	13	2,13
лимиты	20-25	17-30	8-20	
горный лес, Н=364 м ДНК пробы № 2.52.61	20	20	15	1,45
лимиты	19-20	11-28	6-25	
горная тундра, Н=448 м ДНК пробы № 62	12	13	6	2,07
лимиты	9-13	6-17	3-9	
Приполярный Урал				
горная тундра. Н=743 м ДНК пробы № 49.50.51	14	14	7	2,10
лимиты	13-15	8-20	3-10	
плато Пупорана				
долинный лес, Н=458 м ДНК пробы № 55	33	17	8	2,20
лимиты	28-37	10-23	5-11	
плато Пупорана				
кустарнич. тундра, Н=1017 м ДНК пробы № 57	7	9	4	2,24
лимиты	5-10	5-13	2-6	

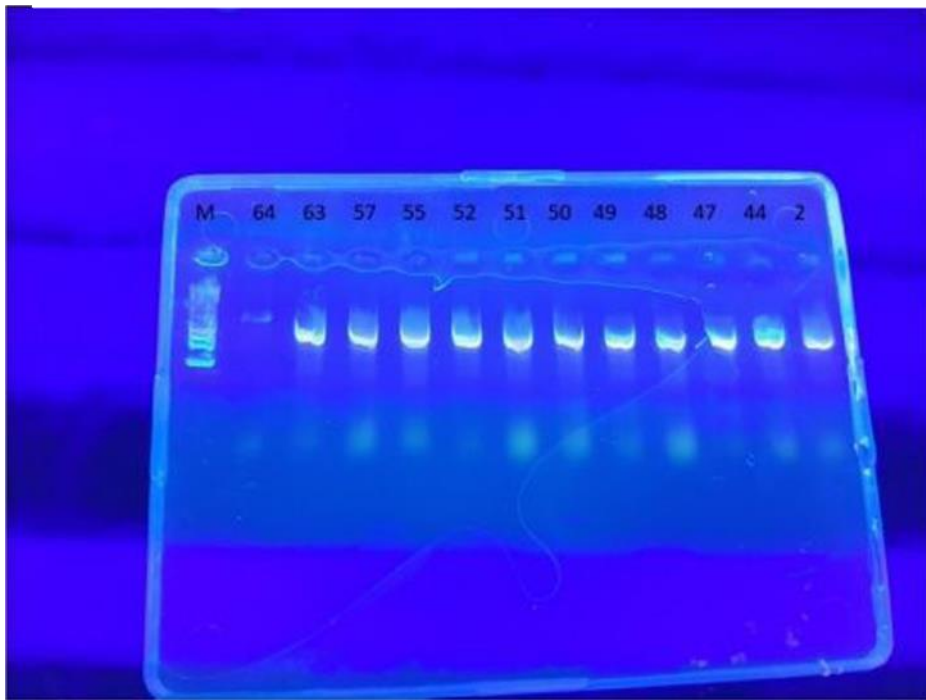
Таблица 2. Сравнение фрагментов последовательностей ДНК (спейсера 1T54-1T55) образцов голубики из разных местообитаний с литературными данными Вйезеп, Р.В., 2007.

Номер образца	Место сбора образцов	Уровень сходства с сиквенсам и из базы Ы5В1	Асс.# в базе NSBI	Страна, где собран образец, ДНК которого занесена в базу, его плоидность (5)
47	Карельский перешеек, <i>лес</i>	95,07%	AM491866.1	США (Аляска), 4x
63	Карельский перешеек, <i>лес</i>	99,85%	AM491866.1	США (Аляска), 4x
1	Хибины, <i>горная тундра</i>	99,38%	AM491864.1	Швейцария, 4x
52	Хибины, <i>горная тундра</i>	99,38%	AM491864.1	Швейцария, 4x
48	Приполярный Урал, <i>горная тундра</i>	99,54%	AM491835.1	Канада, 2x
49	Приполярный Урал, <i>горная тундра</i>	99,85%	AM491835.1	Канада, 2x
50	Приполярный Урал, <i>горная тундра</i>	100,00%	AM491835.1	Канада, 2x
51	Приполярный Урал, <i>горная тундра</i>	99,69%	AM491838.1	Франция, 2x
44	Ненецкий АО, <i>тундра</i>	99,69%	AM491866.1	США (Аляска), 4x
		99,69%	AM491864.1	Швейцария, 4x
55	плато Путорана, <i>долинный лес</i>	100,00%	AM491835.1	Канада, 2x
		100,00%	AM491838.1	Франция, 2x
57	<i>V. u. зибзр. т/сгорьбуНит</i> плато Путорана, <i>горная тундра</i>	99,67%	AM491865.1	США, 2x

Рис. 6 Сравнение нуклеотидных последовательностей фрагмента ядерной рибосомальной ДНК между праймерами ITS4 и ITS5, пробы 9 и 10: плато Путорана, долинный лес (№ 55) и горная тундра (№57). Пробы 6 и 7: Приполярный Урал, горная тундра пл. 3 (№50), горная тундра пл. 4 (№51)



Рис. 7 Электрофорез после ПЦР 06.12.2019 ITS4 ITS5
(Университет, Петергоф)



Пробы:

№2 - голубика Хибины (пл. 5)

№ 44 - голубика НАО

№ 47 - голубика ЛО Антерола

№ 48 - голубика Урал (П2 болото)

№ 49 - голубика Урал № 50 - голубика Урал ПЗ (горная тундра)

№ 51 - голубика Урал (П4 горная тундра)

№ 52 - голубика Хибины (пл. 5)

№ 55 - голубика Путорана (1Р1 лес)

№ 57 - голубика Путорана (1Р6 гора)

№ 63 - голубика ЛО Тарасово

№ 64 - черника ЛО Тарасово

М - маркер

5. Выводы

1. Средние значения изучаемых морфометрических параметров листовых пластин подтверждают литературные данные об очень большом варьировании размеров и формы листьев и меньшее варьирование высоты куста.

2. Варьирование размеров листа по экологическим группам не достоверно. Наблюдаемое отличие — более узкая форма листьев голубики с Урала и плато Путорана и его возможная связь с плоидностью требует дальнейшего изучения.

3. Выделенная ДНК из 30 образцов подготовлена к сравнительному анализу, к настоящему моменту проанализировано 10 образцов с одной парой праймеров к ядерной рибосомальной ДНК. Изучение ДНК голубики с помощью праймеров к хлоропластной ДНК и другими ДНК-маркерами будет продолжено.

Используемая литература

1. Жуйкова И.В. Морфогенез и ветвление побегов // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Ч. 1. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние. 1970. С. 212-227.
2. Мазуренко М. Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука. Сиб. отд-ние. 1982. 184 с.
3. Снакина Т.И. Автореферат Диссертации по теме "Интродукция голубики топяной (*Vaccinium uliginosum* E.) в Западной Сибири", Новосибирск, 2007
4. Коробкова Т.С. Изменчивость морфометрических признаков голубики топяной (*Vaccinium uliginosum* L.) в центральной и южной Якутии. Вестник КрасГАУ 2016 №1016-21..
5. Eidesen, P.V., msos, б., Popp, M., Stensrud, Suda, I. & Brochmann C. Nuclear vs. Plastid data: complex Pleistocene history of a circumpolar Key species. Mol. Ecol. 2007, 16:3902-3925
6. Рябушкина Н.А., Омашева М.Е., Голиакпаров Н.Н. Специфика выделения ДНК из растительных объектов. Биотехнология. Теория и практика. 2012, №2, 9-26
7. Taberlet, P., Gielly, L. Pautou, б., Bouvet, J Universal primers for amplification of three noncoding regions of chloroplast DNA. Plant Mol. Biol. 1991, 17;1105.
8. Alsos, б., EngejsskPn, T., Gielly, E. Taberlet, P. 8' Brochmann C. Impact of ice ages on circumpolar molecular diversity: insights from an ecological Key species. Mol. Ecol. 2005, 14;9.
9. Горчаковский П.И. Растительный мир высокогорного Урала. М.:Наука, 1975.203 с
10. Природа Ленинградской области и ее охрана. Л.:Лениздат, 1983 277 с..
11. Рябцева, К.М. Хибинь. Москва: Знание, 1975, 64 с.
12. Флора Сибири. 1997, т.п. с. 26.