

УДК 575.174.015.3:582.475.2

Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек

В. П. Ветрова¹, Н. В. Синельникова², А. П. Барченков³

¹ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Проспект Рыбаков, 19/а, г. Петропавловск-Камчатский, 683024, Россия. E-mail: v.vetrova@mail.ru

² Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, г. Магадан, 685000, Россия. E-mail: meks_mag@mail.ru

³ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, 50/28, г. Красноярск, 660036, Россия. E-mail: alexbarchenkov@mail.ru

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, дифференциация, изменчивость, Северная Азия, семенные чешуи, *Larix*.

Аннотация. Проведен анализ внутри- и межвидовой изменчивости трех видов лиственниц Северной Азии (*Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica*) по форме семенных чешуй шишек с использованием методов геометрической морфометрии. Сборы шишек *L. cajanderi* включают девять выборок из трех географических районов: Камчатки, Якутии и Магаданской области. Для сравнения с лиственницей Каяндера использовали шишки лиственницы даурской из Эвенкии и Забайкалья. Выборки шишек лиственницы сибирской были проведены в трех районах Южной Сибири. Основные направления изменчивости формы чешуй оценивали с помощью анализа главных компонент (РСА) частных деформаций чешуй. Значения главных компонент (относительные деформации) использовали в качестве признаков формы чешуй при проведении дискриминантного анализа. Выявлено сходство основных направлений изменчивости формы семенных чешуй шишек, что свидетельствует о параллельной изменчивости признаков генеративных органов лиственниц Северной Азии. Расстояния Махалонобиса (D^2), рассчитанные по относительным деформациям чешуй, варьируют от 14,7 до 25 при сравнении популяций *L. sibirica* и *L. cajanderi*. Между популяциями близких видов *L. dahurica* и *L. cajanderi* D^2 варьирует от 6,4 до 15,5. Между популяциями *L. sibirica* и *L. dahurica* D^2 составляет 13,8–21,4 для эвенкийской выборки *L. dahurica* и 7,6–12,2 для забайкальской. Лиственница Каяндера отличается от лиственницы даурской по форме семенных чешуй шишек, что подтверждает ее видовую самостоятельность. Высокая степень различий популяций *L. cajanderi*, произрастающих в Якутии и на полуострове Камчатка, указывает на принадлежность их к разным географическим расам.

Variability and differentiation of *Larix cajanderi*, *L. dahurica* and *L. sibirica* on shape of cone scales

V. P. Vetrova¹, N. V. Sinelnikova², A. P. Barchenkov³

¹ Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Rybakov str., 19-a, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683024, Russia

² Institute of Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Portovaya str., 18, Magadan, 685000, Russia

³ V. N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russia

Keywords: cone scales, differentiation, geometric morphometrics, *Larix*, North Asia, variability.

Summary. Intra- and interspecific variability of three larch species of North Asia (*Larix cajanderi*, *L. dahurica*, *L. sibirica*) has been analyzed based on the shape of cone scales, using geometric morphometrics. *L. cajanderi* was represented by nine population samples of cones from three regions: Kamchatka, Yakutia, and Magadan Oblast. *L. cajanderi* cones were compared with *L. dahurica* cones from Evenkia and the Transbaikal region. Samples of *L. sibirica* cones were collected in three regions of South Siberia. Patterns of shape variation of cone-scales were investigated using principal component analysis (PCA) of partial warps of scales. The PCA-values (relative warps) were used as the features of shape of scales in conducting discriminant analysis. The study revealed similar main trends in variability of cone scale shapes, suggesting parallel variability of generative organs in *Larix* species of North Asia. The Mahalanobis (D^2) distances calculated from relative warps of scales vary from 14.7 to 25 when comparing the populations of *L. sibirica* and *L. cajanderi*. Between populations of closely related species, *L. dahurica* and *L. cajanderi*, D^2 vary from 6.4 to 15.5. Between populations of *L. sibirica* and *L. dahurica*, D^2 is 13.8–21.4 for the sample *L. dahurica* from Evenkia and 7.6–12.2 for the Transbaikal one. The shape of the cone scales of *L. cajanderi* differs from that of *L. dahurica*, proving that this is an independent species. The high degree of differentiation between the populations of *L. cajanderi* in Yakutia and Kamchatka indicates that they may belong to different geographical races.

Введение

Значительный полиморфизм рода *Larix* Mill. Северной Азии является одной из основных проблем систематики рода в этом регионе (Dyulis, 1961; Bobrov, 1972; Abaimov, Koropachinskiy, 1984; Koropachinskiy, Vstovskaya, 2002). Для Восточной Сибири и Дальнего Востока указывается распространение девяти видов лиственницы (Bobrov, 1978), из которых признаны три вида: *L. sibirica* Ledeb. – лиственница сибирская, *L. dahurica* Laws. (= *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) – лиственница даурская, *L. cajanderi* Mayr. – лиственница Каяндера, а таксономическое положение шести видов (*L. maritima* Sukacz., *L. lubarskii* Sukacz., *L. ochotensis* Kolesn., *L. middendorffii* Kolesn., *L. amurensis* Kolesn. и *L. komarovii* Kolesn.), описанных В. Н. Сукачевым (Sukachev, 1931) и Б. П. Колесниковым (Kolesnikov, 1946), остается спорным (Koropachinskiy, 1989; Koropachinskiy, Vstovskaya, 2002). Отсутствие у представителей рода *Larix* выраженной репродуктивной изоляции проявляется в существовании большого количества гибридных комплексов, сочетающих в себе признаки двух и даже трех видов. Е. Г. Бобров (Bobrov, 1978) из шести видов, описанных Б. П. Колесниковым и В. Н. Сукачевым, принял только два – *L. maritima* и *L. lubarskii*, которые он считал гибридогенными видами, сложившимися в процессе интрогрессивной гибридизации между *L. olgensis* A. Henry, *L. kamtschatica* (Rupr.) Carrière и *L. dahurica*. *Larix ochotensis* он поместил в синонимы к *L. maritima*, а *L. komarovii* – частично к *L. olgensis* и *L. lubarskii*. И. Ю. Коропачинский (Koropachinskiy, 1989) признавал только три достаточно стабильных дальневосточных вида: *L. olgensis*, *L. dahurica* и *L. cajanderi*. В. А. Недолужко (Nedoluzhko, 1995) указывает для Дальне-

го Востока четыре вида лиственниц: *L. olgensis*, *L. kamtschatica*, *L. cajanderi* и *L. dahurica*.

В зарубежных источниках сведения о видах рода *Larix*, произрастающих на территории России, довольно противоречивы и содержат неполную информацию об их систематике и распространении. По данным А. Farjon с соавторами (Farjon, 2001, 2005; Govaerts, Farjon, 2010; Farjon, Filer, 2013), на северо-востоке Азии распространен один вид лиственницы – *L. gmelinii*, включающий четыре разновидности: *L. gmelinii* var. *gmelinii* с ареалом от Енисея до Берингова моря, *L. gmelinii* var. *japonica* (Maxim. ex Regel) Pilg., распространенная на Хоккайдо, Сахалине и на юге Курильских островов, *L. gmelinii* var. *olgensis* (A. Henry) Ostenf. et Syrach., отмеченная для Приморья, северного Китая и Северной Кореи, и высокогорный эндемик Китая *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr.) Pilg. К. I. Christensen (2000) также рассматривает лиственницы Дальнего Востока в статусе разновидностей одного вида – *L. gmelinii*. Согласно WCSP (World Checklist of Selected Plant Families, 2018), для лиственницы Гмелина принято название *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., а лиственница Каяндера считается синонимом типовой разновидности лиственницы Гмелина, наряду с дальневосточными лиственницами *L. ochotensis*, *L. kamtschatica*, *L. olgensis* var. *komarovii* Kolesn. (Govaerts, Farjon, 2010). Вид *L. amurensis* Kolesn. в этом списке рассматривается как синоним *L. gmelinii* var. *olgensis*, а *L. kurilensis* Mayr. – как синоним *L. gmelinii* var. *japonica*.

Зарубежные данные о систематике дальневосточных видов лиственницы подверглись критике со стороны российских ученых (Koropachinskiy, Milyutin, 2011; Orlova, 2012). Об-

ширный материал по изменчивости признаков и ареалу распространения лиственниц даурской и Каяндера доказывает их бесспорную видовую самостоятельность (Bobrov, 1978; Abaimov, Koropachinskiy, 1984; Barchenkov, Milyutin, 2008; Koropachinskiy, Milyutin, 2011). Важными диагностическими признаками этих видов лиственницы являются угол отклонения чешуй от оси шишки, ширина зрелых шишек и их форма. Для *L. cajanderi* наиболее типичны сплюснуто-шаровидные шишки с углом отклонения чешуй 70–80°, а у *L. dahurica* обычны шишки яйцевидной формы со слабо отклоненными чешуями, длина шишек всегда превышает ее толщину (Abaimov, Koropachinskiy, 1984; Orlova, 2012). Эти виды различаются по ряду эколого-биологических свойств: по потребности суммы положительных температур, необходимых для начала цветения, по срокам и характеру рассеивания семян (Abaimov, Koropachinskiy, 1984). По мнению Б. П. Колесникова (Kolesnikov, 1946) и Е. Г. Боброва (Bobrov, 1978), лиственница Каяндера – молодой вид, сформировавшийся в конце плейстоцена в исходных популяциях лиственницы даурской.

В ходе критической ревизии семейства Pinaceae России Л. В. Орловой были изучены типовые образцы таксонов и гербарный материал по роду *Larix*, хранящиеся в российских и зарубежных Гербариях (Orlova, 2012). По результатам ревизии рода *Larix* приводится оригинальный ключ по вегетативным и репродуктивным органам для определения девяти восточносибирских и дальневосточных таксонов, включая *L. sibirica*, *L. cajanderi*, *L. kamtschatica*, *L. dahurica*, *L. × czekanowskii* Szafer. (*L. sibirica* × *L. dahurica*), *L. olgensis*, *L. komarovii*, *L. lubarskii* и *L. maritima*, а также для распространенных на севере Китая и в Японии *L. principis-rupprechtii* Mayr и *L. kaempferi* (Lamb.) Carriere (Orlova, 2012; Phirsov et al., 2016).

Обзор многочисленных исследований по изменчивости и систематике лиственниц за прошедшее столетие показал их недостаточность для суждений о статусе и генезисе восточносибирских и дальневосточных таксонов (Iroshnikov, 2004). По мнению А. И. Ирошникова, проведенные исследования дают представление об изменчивости отдельных признаков только для части видовой ареала, поэтому необходимы дальнейшие исследования фенофона и генофона с увеличением числа диагностических признаков. По-прежнему актуальным остается изучение внутривидовой изменчивости

L. cajanderi в связи со сведениями о генетической и фенотипической неоднородности данного вида в пределах ареала. Неопределенным остается таксономический статус лиственницы, произрастающей на Камчатке и в Магаданской области, которая в настоящее время относится к *L. cajanderi* (Koropachinskiy, Vstovskaya, 2002).

Появление в последние годы большого объема исследований по изучению генетической изменчивости лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока привело к еще большему пониманию дифференциации видов в этом регионе. В работах многих исследователей, изучавших генетическую изменчивость лиственниц, отмечается существование значительных различий между популяциями лиственниц с побережья Охотского моря, Камчатки и континентальными – из Якутии, Магаданской области, Забайкалья (Semerikov et al., 2003; Kozyrenko et al., 2004; Semerikov, Polezhaeva, 2007; Polezhaeva et al., 2010; Larionova, Oreshkova, 2010; Oreshkova et al., 2015).

По результатам анализа генетической изменчивости с помощью митохондриальных ДНК-маркеров (Semerikov, Polezhaeva, 2007) подтвержден таксономический статус лиственницы Каяндера, растущей в верховьях р. Колымы. В этом районе высокополнотные лиственничники, произрастающие на территории Оротукской котловины в долине р. Колымы, значительно отличаются преобладанием нетипичных для *L. cajanderi* шишек яйцевидной и широкояйцевидной формы (Sinelnikova, Pakhomov, 2011). Это дало основание для гипотезы о том, что эта лиственница является или межвидовым гибридом между лиственницей даурской и Каяндера или особым экотипом *L. cajanderi*. Результаты исследования изменчивости генеративных и вегетативных органов, а также генетические исследования показали, что оротукская лиственница является популяцией *L. cajanderi* (Zhuravlev et al., 2010), а ее наблюдаемая морфологическая изменчивость проявляется в формировании особого оротукского экотипа (климатипа), характеризующегося повышенным фенотипическим и генетическим разнообразием и, возможно, заслуживающего выделения в качестве самостоятельного внутривидового таксона (Sinelnikova, Pakhomov, 2011).

Образцы с Камчатки отличаются от континентальных популяций лиственницы Каяндера с Колымского нагорья по генетической изменчивости и форме семенных чешуй шишек (Oresh-

kova et al., 2015; Vetrova et al., 2016). Фенотипический анализ, проведенный В. П. Путенихиным (Putenikhin, 1998), по комплексу таксономически значимых признаков генеративных органов показал, что лиственница, произрастающая на Камчатке, отличается от лиственницы Каяндера и, вероятно, является гибридным видом *L. cajanderi* × *L. kurilensis*. Отличие камчатских популяций лиственницы от лиственницы Каяндера было выявлено и по кариологическим данным (Muratova, 1995). Морфологические исследования показали связь камчатских популяций лиственницы с *L. kamtschatica* (Dylis, 1961; Adrianova et al., 2011). Данные по изменчивости цитоплазматических ДНК-маркеров выявили обособленное генетическое положение и гибридный генезис популяций лиственницы на Камчатке (Polezhaeva, 2010; Polezhaeva et al., 2010). Генетические данные подтверждают предположение о том, что лиственница на Камчатке пережила плейстоценовый максимум оледенения в рефугиумах, на что указывают палинологические исследования (Egorova, 2008; Krestov et al., 2009).

Генетические исследования подтвердили видовую самостоятельность критических дальневосточных таксонов *L. kamtschatica* и *L. ochotensis*, а также наличие на Дальнем Востоке зоны интрогрессивной гибридизации лиственниц *L. dahurica* и *L. olgensis* (Semerikov et al., 2003; Semerikov, Polezhaeva, 2007; Polezhaeva, Semerikov, 2009; Polezhaeva, 2010; Polezhaeva et al., 2010). Оценка генетической изменчивости лиственницы по хлоропластным маркерам подтверждает выделение *L. cajanderi* в самостоятельный таксон, в то время как по митохондриальным маркерам популяции северо-востока нечетко отделяются от остальных восточносибирских популяций лиственницы, что указывает на недавнюю дивергенцию лиственницы Каяндера от лиственницы даурской (Polezhaeva, 2010).

Обзор литературы показывает необходимость продолжения исследований по систематике и изменчивости дальневосточных видов лиственниц. Для оценки внутри- и межвидовой изменчивости лиственницы мы выбрали форму семенных чешуй шишек как признака с наибольшей генетической детерминированностью. Анализ работ П. П. Попова (Pоров, 1999, 2005, 2014) по изменчивости формы семенных чешуй ели еще раз подтверждает диагностическую ценность формы чешуй для анализа географической изменчивости видов, выделения межвидовых и внутривидовых таксонов хвойных. Л. В. Орло-

ва (Orlova, 2012) отметила в числе важных для систематики лиственниц такие признаки репродуктивных органов, как размеры, форму, опушение и окраску зрелых шишек, семенных и кроющих чешуй, подчеркнув, что к числу особо важных признаков относится форма верхнего края семенных чешуй. Новые возможности изучения фенотипа лиственниц открывает геометрическая морфометрия, которая позволяет визуализировать форму и определить направления изменчивости генеративных органов, выделить морфотипы и количественно оценить степень внутривидовой дифференциации (Oreshkova et al., 2015; Vetrova et al., 2016).

В нашей работе мы попытались проанализировать географическую изменчивость формы семенных чешуй трех видов лиственницы *L. cajanderi*, *L. sibirica*, *L. dahurica* с использованием методов геометрической морфометрии. Цель настоящей работы – оценка дифференциации видов по форме семенных чешуй шишек и определение возможности применения геометрической морфометрии в таксономии лиственницы.

Материалы и методы

Сборы шишек *L. cajanderi* включают девять популяционных выборок из трех географических районов: Камчатки, Якутии и Магаданской области (табл. 1.). Выборки шишек на Камчатке были проведены в лиственничниках равнинной и предгорной части Центральной Камчатской депрессии и в горных лиственничниках восточного макросклона Срединного хребта. В Магаданской области выборки сделаны в горных лиственничных редколесьях Колымского нагорья и в долинных лиственничных лесах верховий Колымы. Три выборки *L. cajanderi* из Якутии: две из лиственничников Центральной Якутии и одна из притундрового редколесья в окр. пос. Черского. Для сравнения с лиственницей Каяндера использовали выборки шишек *L. dahurica* из Эвенкии и Забайкалья. Выборки шишек *L. sibirica* были проведены в Южной Сибири: в подтаежно-лесостепных лиственничниках Кузнецкого Алатау (Хакасия), в предгорьях Чергинского хребта на Алтае и горно-таежных лиственничниках Тывы.

Все выборки шишек сравнивали по форме семенных чешуй методами геометрической морфометрии. Этот аналитический подход активно используется в биоморфологии в последние десятилетия (Adams et al., 2004). В геометрической морфометрии форма объекта описывается совокупностью координат меток, нанесенных на его

Таблица 1

Характеристика исследованных выборок видов рода *Larix*

Код популяции	Количество деревьев в выборке	Географическое местоположение выборки	Географические координаты
<i>Larix cajanderi</i>			
L.c_Orotuk	30	Магаданская область, окр. с. Оротук. Вторая надпойменная терраса р. Колымы. Высота над ур. м. 482 м.	62°07' с. ш. 148°30' в. д.
L.c_Saturn	30	Магаданская область, устье ручья Сатурн в горном массиве Бол. Анначаг. Шлейф склона ю-в экспозиции, высота над ур. м. 850 м.	62°03' с. ш. 149°09' в. д.
L.c_Necha	30	Магаданская область, устье р. Нечи. Склон северной экспозиции, крутизна 20°. Высота над ур. м. 615 м.	62°10' с. ш. 147°56' в. д.
L.c_Anvg	30	Камчатка, восточный макросклон Срединного хребта, долина р. Анавгай. Высота над ур. м. 375 м.	56°05' с. ш. 158°56' в. д.
L.c_Stud	30	Камчатка, Центральная Камчатская депрессия, долина р. Студеной. Высота над ур. м. 172 м.	55°54' с. ш. 159°57' в. д.
L.c_Uks	30	Камчатка, восточный макросклон Срединного хребта, долина р. Уксичан. Высота над ур. м. 515 м.	55°56' с. ш. 158°38' в. д.
L.c_Namsky	20	Центральная Якутия, долина реки Лены, севернее г. Якутска, Намский улус	62°35' с. ш. 129°43' в. д.
Lc_Kangal	27	Центрально-Якутская низменность, Мегино-Кангаласский улус	62°21' с. ш. 130°39' в. д.
L.c_N-kolym	22	Якутия, Колымская низменность, окр. пос. Черский	68°45' с. ш. 161°19' в. д.
<i>Larix sibirica</i>			
L.s_Altay	28	Алтай, восточный макросклон Алтайского горного массива, предгорья Чергинского хребта. Высота 500 м над ур. м.	51°34' с. ш. 85°34' в. д.
L.s_Tyva	22	Тыва, Западный Саян, окр. Ак-Довурак, юго-западный склон, 1000 м над ур. м.	51° 23' с. ш. 90° 27' в. д.
L.s_Khakasia	27	Хакасия, предгорья Кузнецкого Алатау, восточный склон, 500 м над ур. м.	54° 59' с. ш. 89° 49' в. д.
<i>Larix dahurica</i>			
L. d_Even	22	Эвенкия, Средне-сибирское плоскогорье, южный склон, устье реки Кочечум	64°19' с. ш. 100°07' в. д.
L. d_Inгода	23	Восточное Забайкалье, юго-западный склон хребта Черского, долина р. Ингоды, 700 м над ур. м.	51° 49' с. ш. 113° 09' в. д.

поверхности или по контуру. Для статистической оценки изменчивости формы морфологических объектов внутри и между популяциями используют параметры, описывающие индивидуальные различия координат меток (частные деформации) и относительные деформации, рассчитанные на основе ковариации частных оценок деформаций. Обработку и анализ данных проводили с помощью пакета IMP-программ (Integrated Morphometrics Programms) (Sheets, 2001; Rolf, 2010) в соответствии с методическими указаниями по применению геометрической морфометрии в биологии (Pavlinov, Mikeshina, 2002; Zelditch et al., 2004).

Материалом для исследования послужили шишки, собранные с 20–30 деревьев в каждой популяции (табл. 1). С каждого дерева было со-

брано 15–20 шишек, из которых для анализа выбирали пять шишек. Из средней части шишек брали по 3–5 чешуй, затем из этих образцов выбирали наиболее репрезентативные пять чешуй для каждого дерева, которые сканировали и использовали для анализа. На сканированные изображения по контуру чешуй наносили метки с помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rolf, 2010), который позволяет провести расстановку меток и сохранить их координаты в файле данных. Семенные чешуи относятся к билатерально симметричным структурам, поэтому для характеристики их формы были выбраны 10 меток (контурных точек) на одной стороне чешуй (Oreshkova et al., 2015). Метки 1 и 2 были поставлены на оси симметрии у основания и у верхушки чешуй, метка 3 у лиственниц Каянде-

ра и даурской соответствует точке изгиба верхней части чешуй, у лиственницы сибирской поставлена под углом 15 градусов к оси симметрии

(рис. 1). Остальные метки (4, 5, 6, 7, 8, 9 и 10) расставлены: под углом 30, 50, 70, 90, 110, 130 и 145 градусов к оси симметрии.

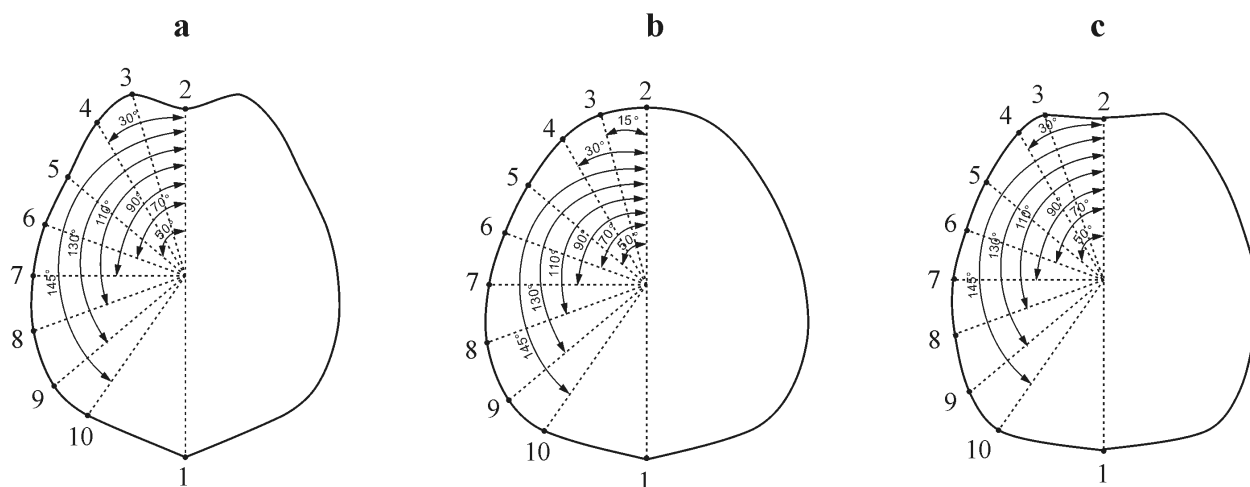


Рис. 1. Расстановка меток на сканированных изображениях семенных чешуй шишек *Larix cajanderi* (a), *L. sibirica* (b) и *L. dahurica* (c). Показаны средние формы семенных чешуй.

Исходные координаты меток нормировали с помощью Прокрустова совмещения выборки чешуй с общей средней конфигурацией в программе CoordGen6 (Sheets, 2001). На основе нормированных координат меток в программе PCAGen6n (Sheets, 2001) были получены оценки изменчивости формы чешуй (частные деформации), характеризующие изменения конфигурации всех чешуй по результатам их совмещения с общей средней. Затем по ковариационной матрице этих частных деформаций в программе PCAGen6n был выполнен анализ главных компонент для оценки внутривидовой изменчивости формы чешуй. В этой программе по визуализации результатов PCA были получены теоретически возможные изменения формы чешуй, соответствующие минимальным и максимальным значениям четырех главных компонент. Для получения полного изображения чешуй использовали дублирование и отражение от оси симметрии координат меток, полученных на одной стороне чешуй методом скользящей базовой линии (SBR-sliding baseline registration), который исключает вращение оси симметрии морфологических структур. Дискриминантный анализ выполнен в программе STATISTICA-8 (StatSoft Inc., 2007) по полной матрице относительных деформаций – значений десяти главных компонент изменчивости формы чешуй, полученных в программе PCAGen6n. По результатам дискриминантного анализа получены оценки расстояний Махалонобиса между популяциями и видами лиственниц по форме

семенных чешуй шишек. Кластерный анализ матрицы расстояний Махалонобиса был выполнен для оценки дифференциации выборок, используя метод невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) в программе STATISTICA-8 (StatSoft Inc., 2007).

Результаты и их обсуждение

Основные направления изменчивости формы семенных чешуй шишек *L. cajanderi*, *L. sibirica*, *L. dahurica*, характеризующие по результатам PCA около 90 % вариации их формы в соответствии с долей первых четырех главных компонент в общей дисперсии оценок частных деформаций, показаны на рис. 2, 3 и 4. Наибольшая изменчивость формы чешуй у всех трех видов (56–58 % общей дисперсии значений частных деформаций чешуй) связана с варьированием ширины и длины чешуй, выделяемых первой главной компонентой. Вторая главная компонента (около 17 % общей дисперсии) характеризует изменчивость сужения верхней части чешуй, согласованную с расширением их нижней части (рис. 2c-d, 3c-d, 4c-d). Третья главная компонента (около 11 % общей дисперсии) описывает изменчивость чешуй за счет одновременного расширения и верхней и нижней части при сужении центральной части (чешуи овальной формы) и наоборот – сужение и верхней и нижней части чешуй при расширении центральной части при формировании чешуй сердцевидной формы (рис. 2e-f, 3e-f, 4e-f). Четвертая главная компонента (5

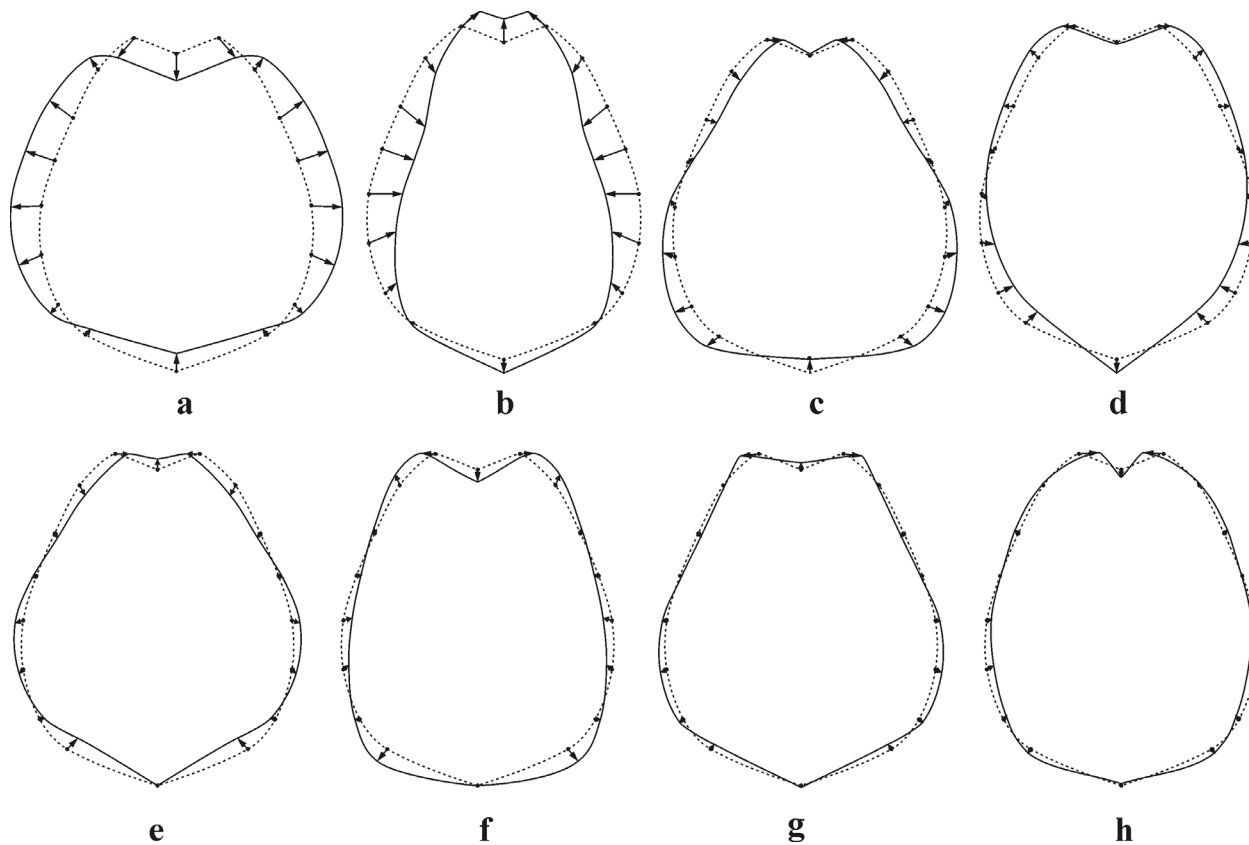


Рис. 2. Направления изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix cajanderi* по результатам PCA-анализа выборки чешуй с 248 деревьев из девяти популяций. Стрелками показаны изменения положения меток средней конфигурации чешуй в соответствии с максимальными и минимальными значениями четырех главных компонент: PC1 (a, b); PC2 (c, d); PC3 (e, f); PC4 (g, h).

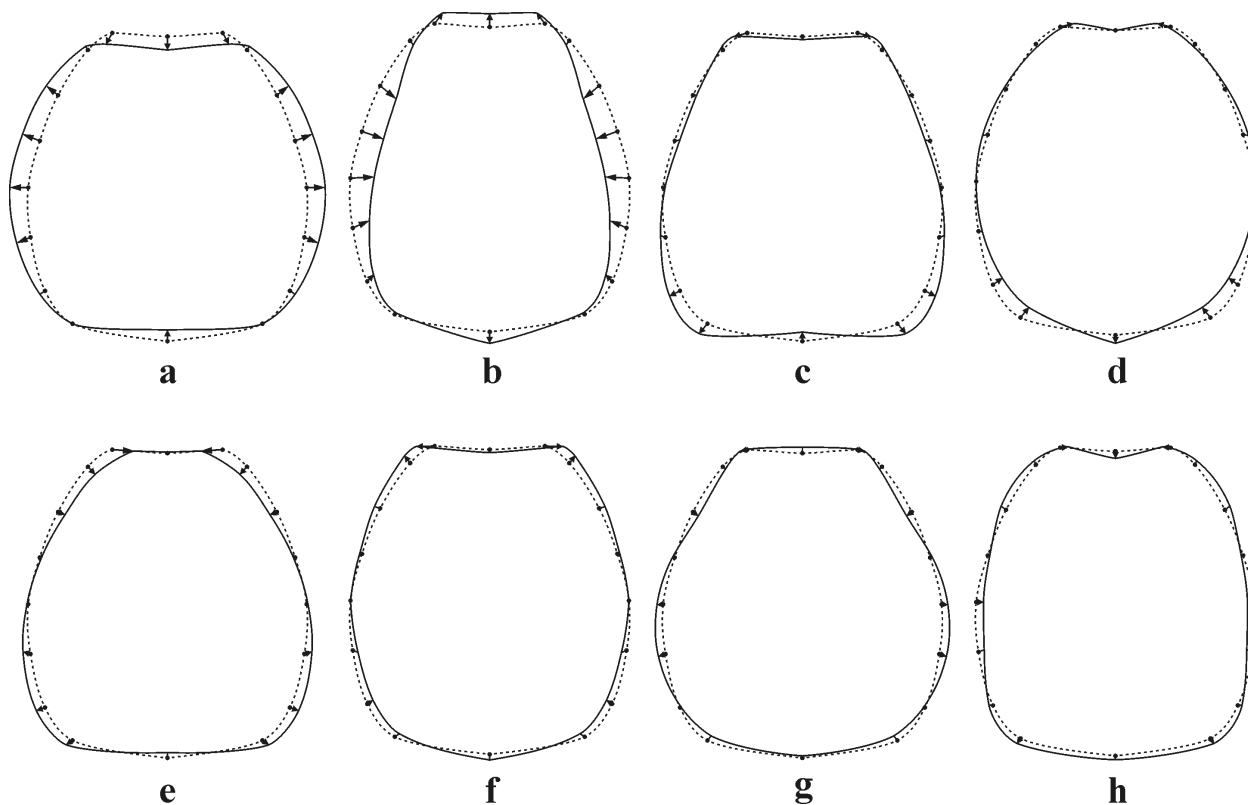


Рис. 3. Направления изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* по результатам PCA-анализа выборки чешуй с 45 деревьев из Эвенкии и Забайкалья. Обозначения как на рис. 2.

% общей дисперсии) у лиственниц *L. cajanderi* и *L. dahurica* характеризует изменчивость глубины выемки и ширины верхней части чешуй, согласованную с незначительным расширением или сужением нижней трети чешуй (рис. 2g-h, 3g-h). У *L. dahurica* выявлены сходные с лиственницей Каяндера направления изменчивости формы семенных чешуй шишек, описываемые главными компонентами (рис. 3). Полученные данные согласуются с описанием семенных чешуй лиственниц даурской и Каяндера (Orlova, 2012): лопатовидные для *L. dahurica* и почти округлые или немного продолговатые для *L. cajanderi*. Шишки исследованных камчатских популяций соответствуют признакам лиственницы Каяндера (Abaimov, Koropachinskiy, 1984) и признакам охотско-камчатской расы *L. kurilensis*, описанной Н. В. Дылисом (Dylis, 1961): чешуи, сильно отклоненные от оси шишек, плоские, неотогнутые или слабо-отогнутые по верхнему краю.

Направления изменчивости формы семенных чешуй лиственницы сибирской, выявленные по результатам PCA-анализа (рис. 4), в целом соответствуют данным Н. В. Дылиса (Dylis, 1947) о том, что наиболее типичными для лиственницы сибирской являются чешуи яйцевидные и широкояйцевидные, а кроме них встречаются округлые, овальные и продолговато-миндалевидные. Основное отличие формы семенных чешуй ши-

шек *L. cajanderi* и *L. dahurica* от *L. sibirica* заключается в наличии выемки в верхней части чешуй. Выемчатые чешуи являются признаком филогенетически более молодым (Abaimov, Koropachinskiy, 1984). Предполагается, что лиственница даурская появилась на востоке Азии незадолго до плейстоцена и благодаря морозостойкости, устойчивости к заболоченности и мерзлоте почв расселилась на запад, вытесняя лиственницу сибирскую (Dylis, 1947, 1961). У лиственницы сибирской, в отличие от выемчатых чешуй дальневосточных лиственниц, наиболее типичны чешуи с тупоугольной и округлой вершиной, реже отмечаются чешуи со срезанным, слабо зубренным и слабо выемчатым верхним краем (Dylis, 1947). Слабовыемчатые чешуи по их доле в общей выборке чешуй шишек *L. sibirica* в нашем исследовании составляют менее 3 %.

Популяции *L. sibirica* различались по форме семенных чешуй шишек. На плоскости первых двух главных компонент изменчивости частных деформаций чешуй в области положительных значений PC1 и отрицательных по PC2 (рис. 5a) доминирует выборка с Кузнецкого Алатау с широкими и широкояйцевидными чешуями (рис. 4a, d). В области же отрицательных значений первой главной компоненты, что соответствует более узким удлинненным чешуям (рис. 4b), преобладают особи тувинской популяции (рис. 5a).

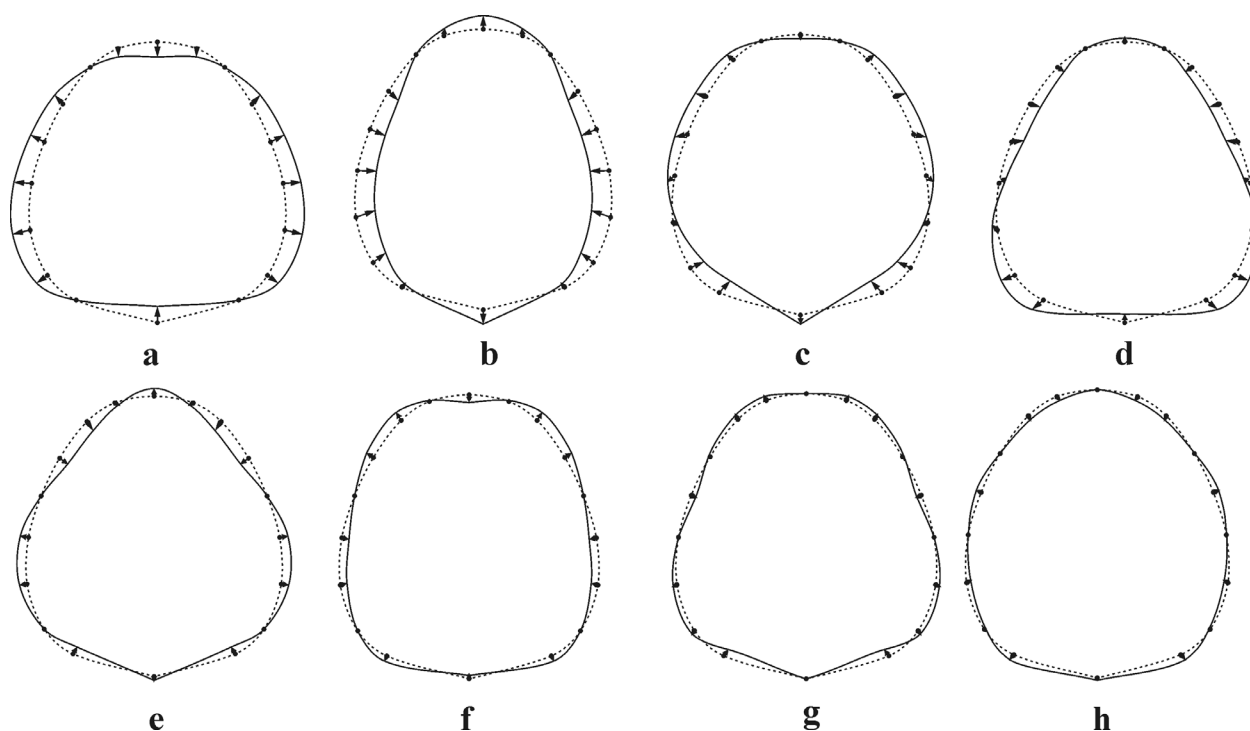


Рис.4. Направления изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix sibirica* по результатам PCA-анализа выборки чешуй с 77 деревьев из трех популяций. Обозначения как на рис. 2.

Среднее положение на плоскости главных компонент (рис. 5а) занимает алтайская выборка с преобладанием округлых чешуй (рис. 4с).

По результатам дискриминантного анализа матрицы значений всех главных компонент изменчивости формы чешуй (PC1-PC10) популяция лиственницы сибирской с предгорий Кузнецкого Алатау значительно дифференцирована от горно-таежных выборок с Алтая и Тывы (табл. 2; рис. 5б). По мнению Н. В. Дылыса (Dylis, 1947), популяции лиственницы северо-восточного Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного

Саяна относятся к верхне-енисейской географической расе, которая имеет высокий полиморфизм и характеризуется широкоовальными чешуями. Этому определению наиболее соответствует проанализированная нами популяция лиственницы сибирской с предгорий Кузнецкого Алатау. Вероятно, две другие выборки *L. sibirica* с Алтая и Тывы относятся к другой форме верхне-енисейской расы.

Расстояния Махалонобиса (D^2) между парами выборок варьируют от 1,4 до 24,9 в соответствии с разными таксономическими категориями «по-

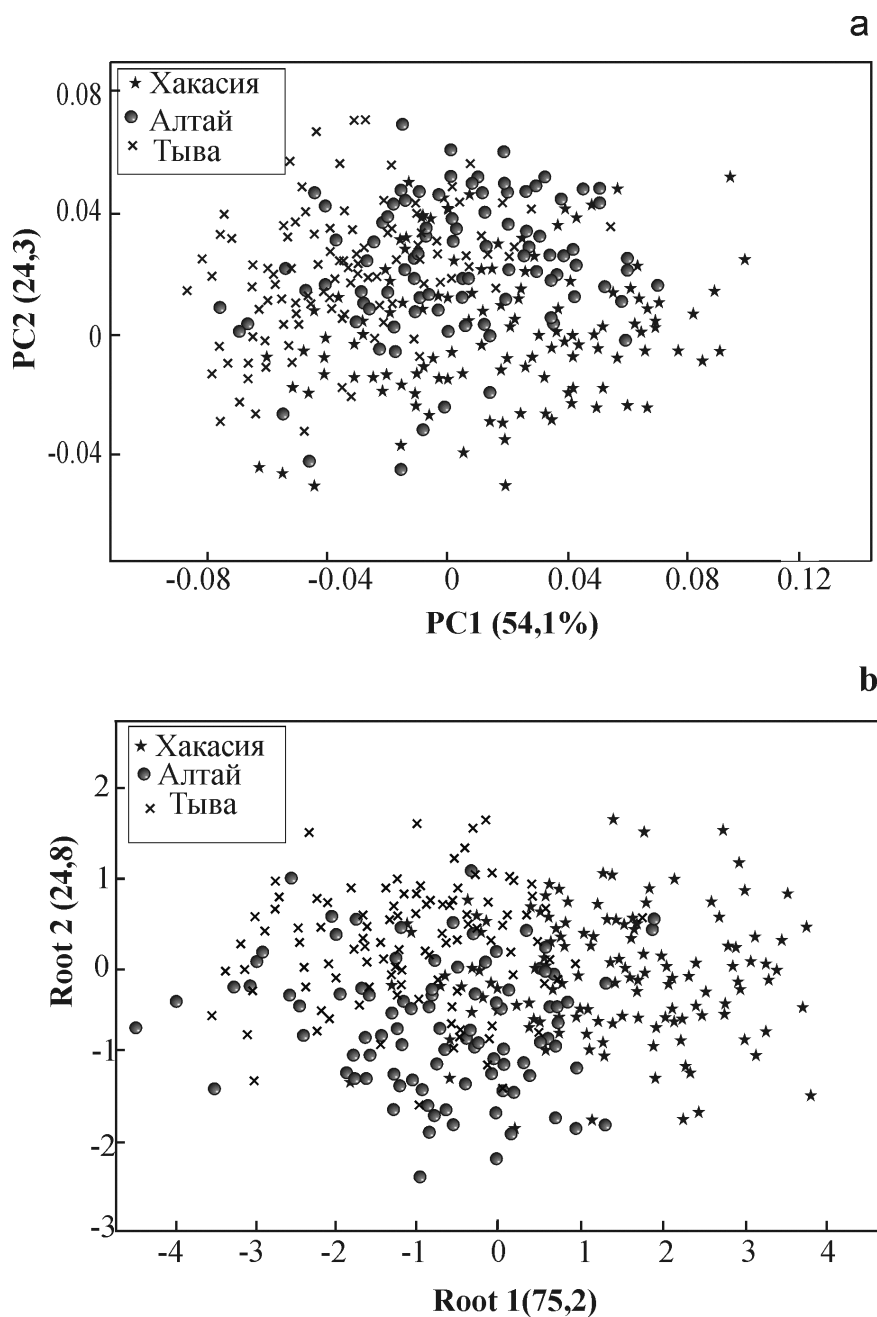


Рис. 5. Дифференциация популяций *Larix sibirica* по форме семенных чешуй шишек: а – ординация популяций на плоскости двух главных компонент изменчивости формы семенных чешуй (PC1–PC2); б – ординация популяций по результатам канонического дискриминантного анализа.

пуляции–виды» (табл. 2, 3). Значительная внутривидовая дифференциация по форме чешуй характерна для лиственницы Каяндера. Межпопуляционные расстояния Махалонобиса (D^2) варьируют от 1,4 до 2,9 в камчатской группе, от 1,5 до 2,7 в магаданской группе и от 1,4 до 4,5 в якутской группе выборок. Наиболее дифференцированы камчатская и якутская группы популяций, расстояние Махалонобиса (D^2) между ними варьирует от 4,0 до 13,2, магаданские популяции занимают среднее положение (табл. 2). По результатам кластерного анализа матрицы расстояний Махалонобиса (D^2) выделяются две географические группы ценопопуляций листвен-

ницы Каяндера: камчатская, в которую кроме трех камчатских популяций входит магаданская выборка с устья р. Нечи, и колымско-якутская (рис. 6).

Большее сходство выборки с р. Нечи с камчатскими ценопопуляциями, в отличие от других магаданских выборок, было выявлено и по морфотипам семенных чешуй шишек (Vetrova et al., 2016). Вероятно, сильно различающиеся камчатские и колымско-якутские выборки можно отнести к разным географическим расам *L. cajanderi*. Эти результаты согласуются с полученными ранее данными о значительной генетической дифференциации камчатских и магадан-

Таблица 2

Расстояние Махалонобиса (D^2) между выборками *Larix cajanderi* и *L. dahurica* по форме семенных чешуй шишек

Код популяции	L. d_Ingoda	L. d_Even	L. c_Aavg	L. c_Stud	L. c_Uks	L. c_Necha	L. c_Orotuk	L. c_Saturn	L. c_Kangal	L. c_Namsky
L. d_Even	3,67	***								
L. c_Aavg	10,79	10,26	***							
L. c_Stud	13,09	12,03	2,91	***						
L. c_Uks	12,43	10,81	1,41	2,37	***					
L. c_Necha	10,29	7,75	2,47	2,20	3,75	***				
L. c_Orotuk	9,93	5,66	2,15	4,48	2,84	2,73	***			
L. c_Saturn	14,40	8,17	3,84	3,81	3,97	2,07	1,48	***		
L. c_Kangal	14,82	7,48	6,40	9,69	6,98	6,33	1,92	2,44	***	
L. c_Namsky	15,73	10,50	4,01	7,22	4,97	5,81	2,15	3,50	2,32	***
L. c_N-kolym	12,66	5,64	8,75	13,24	8,41	9,46	3,35	5,27	1,44	4,55

Таблица 3

Расстояние Махалонобиса (D^2) между выборками видов рода *Larix* по форме семенных чешуй шишек

Выборки	<i>L. dahurica</i> , Забайкалье	<i>L. dahurica</i> , Эвенкия	<i>L. sibirica</i> , Алтай	<i>L. sibirica</i> , Тыва	<i>L. sibirica</i> , Хакасия	<i>L. cajanderi</i> Камчатка	<i>L. cajanderi</i> Магадан
<i>L. dahurica</i> , Эвенкия	3,73	***					
<i>L. sibirica</i> , Алтай	12,24	21,38	***				
<i>L. sibirica</i> , Тыва	10,93	19,46	1,44	***			
<i>L. sibirica</i> , Хакасия	7,61	13,78	3,93	5,57	***		
<i>L. cajanderi</i> , Камчатка	11,50	9,93	14,74	14,73	15,20	***	
<i>L. cajanderi</i> , Магадан	11,36	6,41	18,45	17,36	16,26	1,86	***
<i>L. cajanderi</i> , Якутия	15,50	7,57	24,94	23,95	20,92	6,17	2,69

ских выборок, которые входят в настоящее исследование (Oreshkova et al., 2015). В частности, было установлено, что магаданские популяции лиственницы существенно отличаются от камчатских популяций как по уровню генетического разнообразия, так и по генетической структуре (Oreshkova et al., 2015). Генетические расстояния (D_{Nei}) между популяциями с Колымского нагорья варьируют от 0,041 (между выборками Оротук и Сатурн) до 0,061 между выборкой с устья р. Нечи и руч. Сатурн (Oreshkova et al., 2015). На Камчатке популяция с северной части Центральной Камчатской депрессии (ЦКД) дифференцирована от выборок с восточного макросклона Срединного хребта: D_{Nei} между выборкой с ЦКД (L.c_Stud) и ценопопуляциями Срединного хребта (L.c_Aavg и L.c_Uks) составляет 0,044–0,048, тогда как генетические различия между двумя последними выборками почти в два раза ниже – D_{Nei} 0,024 (Oreshkova et al., 2015). Генетическая дифференциация камчатских и мага-

данских популяций на порядок выше, чем межпопуляционные различия внутри этих регионов (D_{Nei} $0,369 \pm 0,021$) (Oreshkova et al., 2015), что подтверждает возможность принадлежности популяций лиственницы Колымского нагорья и полуострова Камчатка к разным географическим расам лиственницы Каяндера. Обособленность выборки с устья р. Нечи от остальных магаданских выборок, вероятно, объясняется различиями в их филогенезе. Эта выборка шишек взята из лиственничника на правом берегу р. Колымы, где заканчиваются отроги Беренджинского хребта, идущего в Хабаровский край и к побережью Охотского моря. Остальные выборки – на левом берегу р. Колымы, где выходят из Якутии юго-восточные отроги хребта Черского, который служит мостом в процессе филогенеза для значительного числа видов территории (Iurtzev, 1968).

Расстояния Махалонбиса (D^2) варьируют от 14,7 до 24,9 при сравнении популяций лиственниц *L. sibirica* и *L. cajanderi*, и от 6,4 до

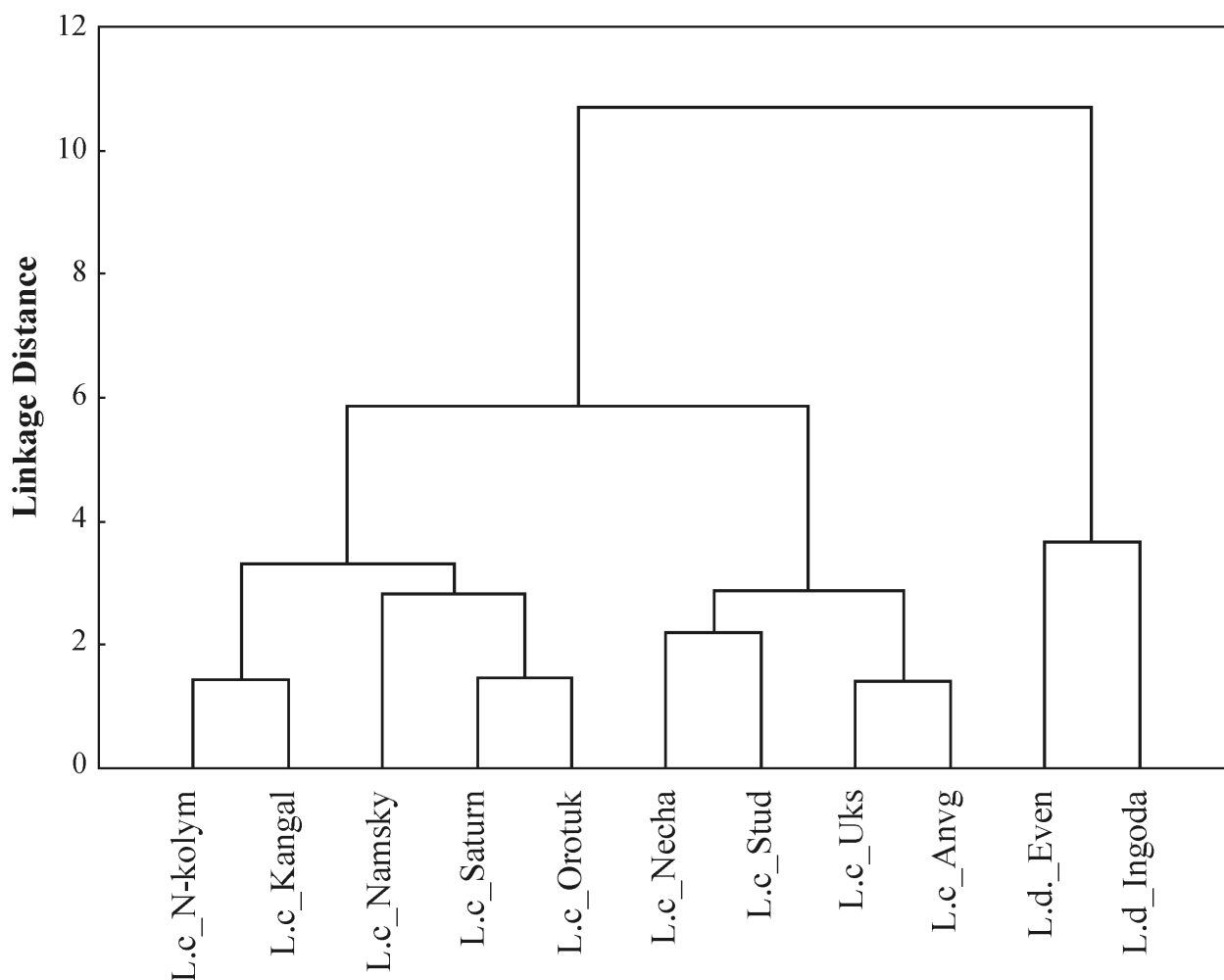


Рис. 6. Дендрограмма сходства популяций *Larix cajanderi* и *L. dahurica* по результатам кластерного анализа матрицы расстояний Махалонбиса (D^2) по методу невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA).

15,5 между близкими видами *L. dahurica* и *L. cajanderi*. Между популяциями лиственниц сибирской и даурской D^2 составляет 13,8–21,4 для эвенкийской выборки *L. dahurica* и 7,6–12,2 для забайкальской (табл. 3). Забайкальская выборка лиственницы даурской ближе к сибирской лиственнице по сравнению с выборкой из Эвенкии, вероятно, из-за того, что она взята на границе с зоной распространения лиственницы Чекановского (*L. czekanowskii* Szafer) – гибрида лиственниц сибирской и даурской (Kogorachinskiy, Milyutin, 2011). По результатам канонического анализа относительных деформаций чешуй выборки трех видов лиственницы четко разделяются (рис. 7). Дискриминантный анализ полной матрицы значений относительных деформаций чешуй показал, что 94 % образцов лиственницы сибирской отличаются от выборок образцов чешуй лиственницы Каяндера и даурской. Из образцов семенных чешуй лиственницы даурской 22 % имеют сходство с лиственницей Каяндера и 8 % – с лиственницей сибирской. И по результа-

там дискриминантного анализа, и по результатам кластерного анализа все выборки лиственницы Каяндера значительно дифференцированы от лиственницы даурской (табл. 2, 3; рис. 6, 7), что подтверждает ее видовую самостоятельность.

Заключение

Сходство основных направлений вариации формы семенных чешуй шишек свидетельствует о параллельной изменчивости признаков генеративных органов лиственниц Северной Азии. Межвидовые расстояния Махаланобиса значительно превышают средние значения межпопуляционных расстояний внутри видов. В отличие от *L. sibirica*, у *L. cajanderi* и *L. dahurica* семенные чешуи выемчатые, что считается признаком филогенетически более молодым (Абаимов, Когорачинский, 1984). Лиственница Каяндера значительно отличается от лиственницы даурской по форме семенных чешуй шишек, что подтверждает ее видовую самостоятельность. Высокая степень различий популяций *L. cajanderi*

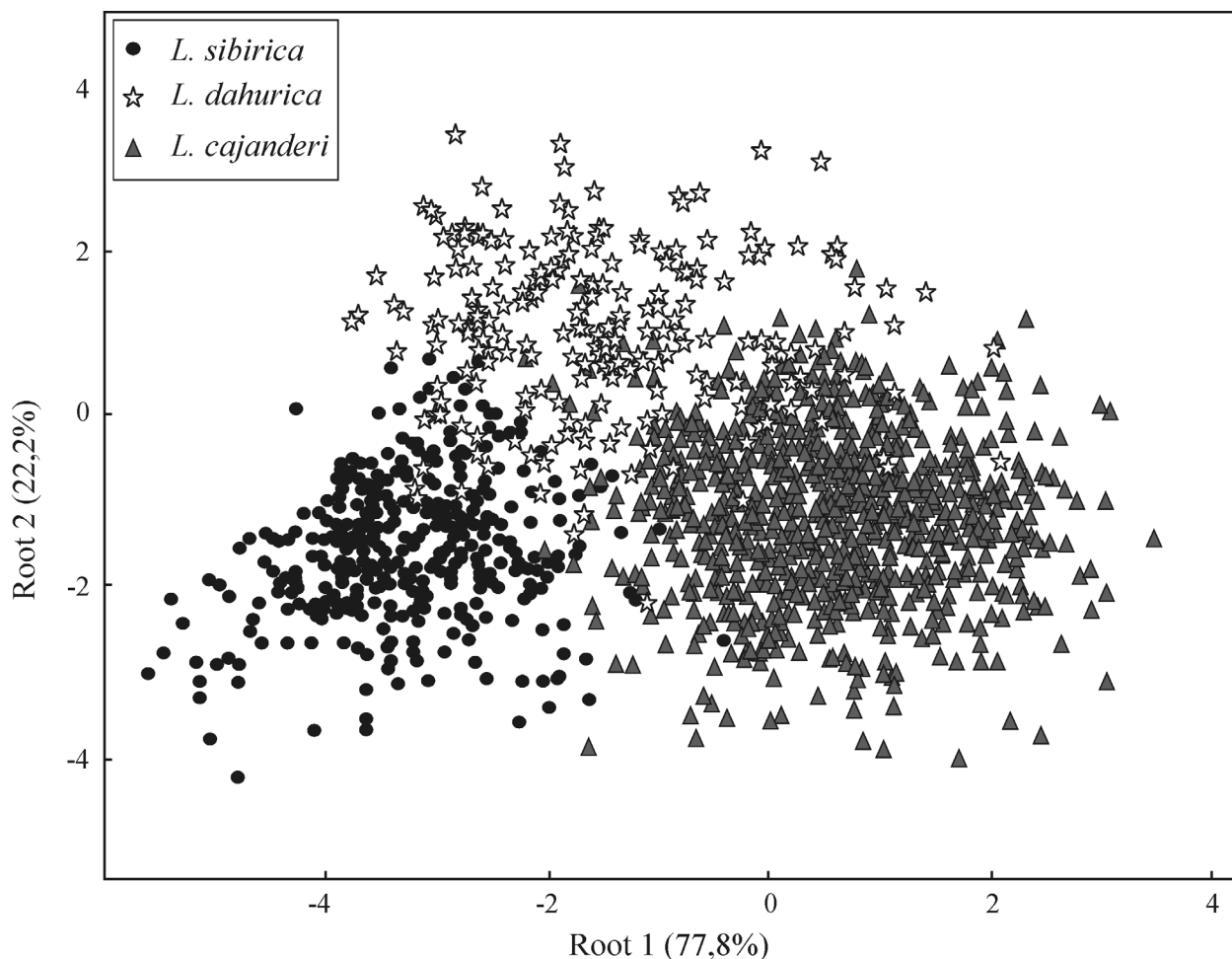


Рис. 7. Дифференциация трех видов рода *Larix* по форме семенных чешуй шишек. Показана ординация выборок по результатам канонического дискриминантного анализа.

deri, произрастающих в Якутии и на полуострове Камчатка, указывает на принадлежность их к разным географическим расам. Необходимо продолжить исследование таксономического положения лиственницы с Камчатки для проверки ее гибридного происхождения от скрещивания лиственниц Каяндера и курильской. Дифференциация *L. sibirica* в южной части Сибири подтверждает полиморфизм верхне-енисейской расы по форме семенных чешуй шишек. Типичные для верхне-енисейской расы признаки отмечены в выборке шишек лиственницы сибирской с предгорий Кузнецкого Алатау. Выборки шишек *L. sibirica* с северного Алтая и Западного Саяна отличались более узкими удлинёнными чешуями. Более точные оценки внутри и межвидовых различий лиственницы может дать выделение морфотипов семенных чешуй шишек. Геометри-

ческая морфометрия позволила получить новые данные по форме семенных чешуй шишек и провести количественный анализ внутри- и межвидовой изменчивости лиственницы, что дает основание рекомендовать этот аналитический подход для изучения таксономии хвойных.

Благодарности

Авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН (г. Чита), к. б. н., В. П. Макарову за предоставленные сборы шишек лиственницы даурской из Забайкалья, сотрудникам Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН – Ю. В. Савенковой и Н. В. Казакову за помощь в сборе и обработке материала.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Abaimov A. P., Koropachinskiy I. Yu.** 1984. *Listvennitsy Gmelina i Kayandera [Gmelin and Cajander Larches]*. Nauka, Novosibirsk, 121 pp. [In Russian]. (**Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю.** Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука, 1984. 121 с.).
- Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E.** 2004. Geometric Morphometrics: Ten Years of Progress Following the «Revolution». *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16.
- Adrianova I. Yu., Vasyutkina E. A., Krestov P. V.** 2011. Ecogeographic Variation in the Generative Organs of Larch in the Russian Far East. *Russian Journal of Ecology* 42(1): 9–16. DOI: 10.1134/S1067413611010036
- Barchenkov A. P., Milyutin L. I.** 2008. Variability of generative organs of Gmelin and Kajander larches in East Siberia. *Khvoynye borealnoy zony [Conifers of boreal zone]* 25, 1–2: 37–43 [In Russian]. (**Барченков А. П., Милютин Л. И.** Изменчивость генеративных органов лиственниц Гмелина и Каяндера в Восточной Сибири // Хвойные boreальной зоны, 2008. Т. 25, № 1–2. С. 37–43).
- Bobrov E. G.** 1972. *Istoriya i sistematika listvennits [History and taxonomy of Larches]*. Nauka, Leningrad, 96 pp. [In Russian]. (**Бобров Е. Г.** История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 1972. 96 с.).
- Bobrov E. G.** 1978. *Lesoobrazuyushchiye khvoynnye SSSR [Coniferous forests of the USSR]*. Nauka, Leningrad, 189 pp. [In Russian]. (**Бобров Е. Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.).
- Christensen K. I.** 2000. Coniferopsida. *Flora Nordica* 1: 91–115.
- Dylis N. V.** 1947. *Sibirskaya listvennitsa [Siberian Larch]*. МОИП, Moscow, 137 pp. [In Russian]. (**Дылис Н. В.** Сибирская лиственница. М.: МОИП, 1947. 137 с.).
- Dylis N. V.** 1961. *Listvennitsa Vostochnoy Sibiri i Dalnego Vostoka [Larch in Eastern Siberia and the Russian Far East]*, Publishers of Academy of Sciences of USSR, Moscow–Leningrad, 209 pp. [In Russian]. (**Дылис Н. В.** Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.).
- Egorova I. A.** 2008. A brief outline of the history of the formation of modern vegetation of Kamchatka. In: *Materialy XXV Krashennikovskikh chtenii [Proceedings of the XXV Krashennikov readings]*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 88–93 pp. [In Russian]. (**Егорова И. А.** Краткий очерк истории формирования современной растительности Камчатки // Материалы XXV Крашенинниковских чтений. Петропавловск-Камчатский, 2008. С. 88–93).
- Farjon A.** 2001. *World Checklist and Bibliography of Conifers*. 2nd ed. Royal Botanic Gardens, Kew. 309 pp.
- Farjon A.** 2005. *A bibliography of conifers: selected literature on taxonomy and related disciplines of the Coniferales*. Royal Botanic Gardens, Kew, 211 pp.
- Farjon A., Filer D.** 2013. *An Atlas of the World's Conifers. An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status*. Brill, Leiden, Boston, 524 pp.
- Govaerts R., Farjon A.** 2010. *World Checklist of Pinaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <http://apps.kew.org/wcsp/> (Accessed 10 March 2018).
- Iroshnikov A. I.** 2004. *Listvennitsy Rossii. Bioraznoobraziye i selektsiya. [Larches of Russia. Biodiversity and the Selection]*. VNIILM, Moscow, 182 pp. [In Russian]. (**Ирошников А. И.** Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. М.: ВНИИЛМ, 2004. 182 с.).

- Iurtzev B. A.** 1968. *Flora Suntar-Khayata [Flora of Suntar-Khajat]*. Nauka, Leningrad, 234 pp. [In Russian]. (**Юрцев Б. А.** Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 234 с.).
- Kolesnikov B. P.** 1946. On taxonomy and history of development of larches of the section *Pauciseriales* Patschke. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the History of the Flora and Vegetation of the USSR]*. Iss. 2. Moscow–Leningrad, 21–86 pp. [In Russian]. (**Колесников Б. П.** К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.–Л., 1946. С. 21–86).
- Koropachinskiy I. Yu.** 1989. Pinophyta. In: *Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka [Vascular plants of sovjet Far East]*. Vol. 4. Leningrad, 9–25 pp. [In Russian]. (**Коропачинский И. Ю.** Отд. Pinophyta // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л., 1989. С. 9–25).
- Koropachinskiy I. Yu., Vstovskaya T. N.** 2002. *Drevesnyye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody Plants of Asian Russia]*. GEO, Novosibirsk. 707 pp. [In Russian]. (**Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н.** Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: GEO, 2002. 707 с.).
- Koropachinskiy I. Yu., Milyutin L. I.** 2011. Botanical-geographical and forestry aspects of introgressive hybridization of *Larix gmelinii* Rupr. (Rupr) and *L. cajanderi* Mayr. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Contemporary Problems of Ecology]* 2: 225–238.
- Krestov P. V., Barkalov V. Yu., Omelko A. M., Yakubov V. V., Nakamura Yu., Sato K.** 2009. Relic vegetation complexes in the modern refugia of Northeast Asia. In: *Komarovskiye chteniya [V. L. Komarov Memorial Lectures]*. Iss. 56. Dalnauka, Vladivostok, 8–92 pp. [In Russian]. (**Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Омелько А. М., Якубов В. В., Накамура Ю., Сато К.** Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. Вып. 56. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 1–65).
- Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Reunova G. D., Levina E. A., Zhuravlev Yu. N.** 2004. Genetic diversity and relationships among Siberian and Far Eastern larches inferred from RAPD analysis. *Russian Journal of Genetics* 40(4): 401–409.
- Larionova A. Ya., Oreshkova N. V.** 2010. Genetic polymorphism of larch. Isozyme variability. In: *Bioraznobraziye listvennits Aziatskoy Rossii [Larch biodiversity of Asian Russia]*. GEO, Novosibirsk, 51–71 pp. [In Russian]. (**Ларионова А. Я., Орешкова Н. В.** Генетический полиморфизм лиственниц. Изоэнзимный полиморфизм // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: GEO, 2010. С. 51–71).
- Muratova E. N.** 1995. Karyotype features of *Larix cajanderi* Mayr. In: *Botanicheskiye issledovaniya v Sibiri [Botanical research in Siberia]*. Iss. 3. Krasnoyarsk, 10–22 pp. [In Russian]. (**Муратова Е. Н.** Особенности кариотипа лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) // Ботанические исследования в Сибири. Вып. 3. Красноярск, 1995. С. 10–22).
- Nedoluzhko V. A., Konspekt dendroflory rossiyskogo Dalnego Vostoka [Synopsis of the dendroflora of the Russian Far East]. Dalnauka, Vladivostok, 208 pp. [In Russian]. (**Недолужко В. А.** Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.).**
- Oreshkova N. V., Vetrova V. P., Sinelnikova N. V.** 2015. Genetic and phenotypic diversity of Cajander larch (*Larix cajanderi* Mayr) in the north of the Russian Far East. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Contemporary Problems of Ecology]* 8(18): 9–20. DOI: 10.1134/S1995425515010096
- Orlova L. V.** 2012. Synopsis of the wild and some introduced species of *Larix* Mill. (Pinaceae) of flora of Eastern Europe. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy [Novit. Syst. Pl. Vasc.]* 43: 5–19 [In Russian]. (**Орлова Л. В.** Конспект дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Larix* Mill. (Pinaceae) флоры Восточной Европы // Новости сист. высш. раст., 2012. Т. 43. С. 5–19).
- Pavlinov I. Ya., Mikeshina N. G.** 2002. Principles and methods of geometric morphometrics. *Zhurnal obshchey biologii [Biology Bulletin Reviews]* 63(6): 473–493 [In Russian]. (**Павлинов И. Я., Микешина Н. Г.** Принципы и методы геометрической морфометрии. *Журнал общей биологии*, 2002. Т. 63, № 6. С. 473–493).
- Phirsov G. A., Orlova L. V., Khmarik A. G.** 2016. The larch genus (*Larix* Mill., Pinaceae) at Peter the Great Botanical Garden. *Vestnik VGU, ser. 11. Yestestvennyye nauki [Science Journal of Volgograd State University. Natural sciences]* 1(15): 6–15 [In Russian]. (**Фирсов Г. А., Орлова Л. В., Хмарик А. Г.** Род лиственница (*Larix* Mill., Pinaceae) в Ботаническом саду Петра Великого // Вестн. Волгогр. гос. ун-та. Сер. 11. Естеств. науки, 2016. № 1(15). С. 6–15). DOI: 10.15688/jvolsu11.2016.1.1
- Polezhaeva M. A., Semericov V. L.** 2009. Genetic diversity of cpSSR loci in *Larix* genus over the Far East areas. *Vestnik SVNTS [Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch]* 2: 75–84 [In Russian]. (**Полезаева М. А., Семериков В. Л.** Генетическая изменчивость cpSSR маркеров в р. *Larix* на Дальнем Востоке // Вестник СВНЦ, 2009, № 2. С. 75–84).
- Polezhaeva M. A.** 2010. *Geneticheskaya izmenchivost tsitoplasmaticheskikh markerov i biogeographiya listvennits (Larix Mill., Pinaceae) Dalnego Vostoka [Cytoplasmic DNA variation and biogeography of Larix Mill. (Pinaceae) in Far East]*: Avtoref. diss. ... kand. boil. nauk. Ekaterinburg, 21 pp. [In Russian]. (**Полезаева М. А.** Генетическая изменчивость цитоплазматических маркеров и биогеография лиственниц (*Larix* Mill., Pinaceae) Дальнего Востока России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 21 с.).

- Polezhaeva M. A., Lascoux M., Semericov V. L.** 2010. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia. *Molecular Ecology* 19(6): 1239–1252. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x
- Popov P. P.** 1999. *Yel na vostoке Yevropy i v Zapadnoy Sibiri: populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost i yе lesovodstvennoye znachenіye* [Spruce in Eastern Europe and Western Siberia: a population-geographical variability and its silvicultural importance]. Nauka, Novosibirsk, 169 pp. [In Russian]. (**Попов П. П.** Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.).
- Popov P. P.** 2005. *Yel yevropeiskaya i sibirskaya: struktura, intergradatsiya i differentsiatsiya populyatsionnykh system* [European and Siberian spruce: structure, intergrading and differentiation of population systems]. Nauka, Novosibirsk, 231 pp. [In Russian]. (**Попов П. П.** Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.).
- Popov P. P.** 2014. *Zakonomernosti regionalnoy differentsiatsii populyatsii yeli yevropeyskoy i sibirskoy* [Patterns of regional differentiation of European and Siberian spruce populations]. Nauka, Novosibirsk, 216 pp. [In Russian]. (**Попов П. П.** Закономерности региональной дифференциации популяций ели европейской и сибирской. Новосибирск: Наука, 2014. 216 с.).
- Putenikhin V. P.** 1998. Phenotypic analysis and taxonomy of larches. In: *Larix–98. Proceedings of IUFRO Interdivisional Symposium “World resources for breeding, resistance and utilization”*. Krasnoyarsk, 80 p.
- Rohlf F. J.** 2010. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47. The Department of Ecology and Evolution, Stony Brook University, NY. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Semerikov V. L., Zhang H., Sun M., Lascoux M.** 2003. Conflicting phylogenies of *Larix* (Pinaceae) based on cytoplasmic and nuclear DNA. *Molec. Phylogen. Evol.* 27: 173–184.
- Semerikov V. L., Polezhaeva M. A.** 2007. Mitochondrial DNA variation pattern in larches of Eastern Siberia and the Far East. *Russian Journal of Genetics* 43 (6): 646–652. DOI: 10.1134/S1022795407060075
- Sheets H. D.** 2001. Integrated Morphometrics Programs. Dept. of Physics, Canisius College, Buffalo, NY. URL: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Sinelnikova N. V., Pakhomov M. N.** 2011. Morphological variability of *Larix cajanderi* Mayr in Orotuk depression (Kolyma valley). *Turczaninowia* 14, 3: 62–68 [In Russian]. (**Синельникова Н. В., Пахомов М. Н.** Морфологическая изменчивость лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) в Оротукской котловине (долина р. Колыма) // *Turczaninowia*, 2011. Т. 14, вып. 3. С. 62–68).
- Sukachev V. N.** 1931. Two new valuable forestry tree species. In: *Trudy i issledovaniya po lesnomu khozyastvu i lesnoy promyshlennosti* [Research papers and investigations on forestry and the forest industry]. Iss. 10. 12–18 pp. [In Russian]. (**Сукачев В. Н.** О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах // Тр. и исслед. по лесному хоз-ву и лесной пром-сти, 1931. Вып. 10. С. 12–18).
- StatSoft Inc.** 2007. STATISTICA Data Analysis Software System, version 8.0. URL: <http://www.statsoft.com/>
- Vetrova V. P., Oreshkova N. V., Sinelnikova N. V.** 2016. Differentiation of *Larix cajanderi* (Pinaceae) populations on cone scales morphology and DNA-markers in the east of the range. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 101(9): 993–1007 [In Russian]. (**Ветрова В. П., Орешкова Н. В., Синельникова Н. В.** Дифференциация популяций *Larix cajanderi* (Pinaceae) на востоке ареала по морфологии семенных чешуй шишек и ДНК-маркерам // Бот. журн., 2016. Т. 101, № 9. С. 993–1007).
- WCSP.** 2018. *World Checklist of Selected Plant Families*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://wmsp.science.kew.org> (Accessed 20 March 2018).
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L.** 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, New York, 290 pp.
- Zhuravlev Yu. N., Kozyrenko M. M., Vasjutkina E. A., Adrianova I. Ju., Artjukova E. V., Reunova G. D.** 2010. DNA-polymorphism. In: *Bioraznoobraziye listvennits Aziatskoy Rossii* [Larch biodiversity of Asian Russia]. GEO, Novosibirsk, 72–91 pp. [In Russian]. (**Журавлев Ю. Н., Козыренко М. М., Васюткина Е. А., Адрианова И. Ю., Артюкова Е. В., Реунова Г. Д.** ДНК-полиморфизм // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: GEO, 2010. С. 72–91).