

БОТАНИКА

УДК 575.174.015.3:582.475.2

doi: 10.17223/19988591/53/3

В.П. Ветрова¹, А.П. Барченков^{2,3}, Н.В. Синельникова⁴

¹Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский, Россия

²Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

³Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия

⁴Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия

Сравнительный анализ изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* и *L. sajanderi* (Pinaceae)

Проведен анализ изменчивости формы семенных чешуй шишек двух близкородственных видов – лиственницы даурской (л. Гмелина) *L. dahurica* Laws. (= *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и л. Каяндера (*L. sajanderi* Mayr) с помощью методов геометрической морфометрии. Сравнение по морфотипам и относительной деформации чешуй выполнено на примере двух популяций *L. dahurica* из Эвенкии и Забайкалья и шести популяций *L. sajanderi* из Якутии и Магаданской области. Проанализированы выборки объемом 100–150 шишек, собранные с 20–30 деревьев в каждой популяции. В эвенкийской популяции *L. dahurica* выделено 11 морфотипов семенных чешуй, четыре из которых незначительно отличались от морфотипов, определенных ранее в якутских популяциях *L. sajanderi*. Данные фенотипического анализа подтверждают дифференциацию двух видов лиственницы по форме семенных чешуй шишек, включая различия и по морфотипам и по относительным деформациям чешуй. Значительно различаются между собой внутривидовые группы: популяции *L. sajanderi* из Магаданской области и Якутии, популяции *L. dahurica* из Эвенкии и Забайкалья. Результаты подтверждают возможность использования геометрической морфометрии в качестве эффективного инструмента для анализа внутри- и межвидовой дифференциации лиственницы по форме семенных чешуй шишек.

Ключевые слова: *Larix*; морфология шишек, геометрическая морфометрия; дифференциация популяций.

Для цитирования: Ветрова В.П., Барченков А.П., Синельникова Н.В. Сравнительный анализ изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* и *L. sajanderi* (Pinaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 47–67. doi: 10.17223/19988591/53/3

Введение

Изучение изменчивости генеративных органов имеет важное значение в познании таксономической дифференциации восточносибирских и дальневосточных видов лиственницы, обладающих исключительной полиморфностью [1–5]. В систематике лиственниц в качестве диагностирующих маркеров используют главным образом признаки строения шишек, к числу особо важных признаков относится форма семенных чешуй [6]. Обзор многочисленных исследований по изменчивости и систематике лиственницы за прошедшее столетие показал их недостаточность для суждений о статусе и генезисе восточносибирских и дальневосточных таксонов [7]. Особое внимание уделяется изучению внутривидовой изменчивости и дифференциации двух видов лиственниц – *Larix dahurica* Laws.¹ (= *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и *L. cajanderi* Mayr, наиболее распространенных в этом регионе. Сведения об объеме и распространении *L. dahurica* и *L. cajanderi* противоречивы. По мнению ряда авторов [11–15], лиственница даурская (л. Гмелина), распространенная на северо-востоке Азии, включает 4 разновидности: *L. gmelinii* var. *gmelinii* с ареалом от Енисея до Берингова моря, *L. gmelinii* var. *japonica* (Maxim. ex Regel) Pilg. с ареалом на Хоккайдо, Сахалине и на юге Курильских островов, *L. gmelinii* var. *olgensis* (A. Henry) Ostenf. & Syrach., отмеченную для Приморья, северного Китая и Северной Кореи, и высокогорный эндемик Китая *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr) Pilg. Генетические и кариологические исследования подтвердили видовой таксономический статус лиственницы Каяндера [16–18], которая считалась синонимом типовой разновидности л. Гмелина (*L. gmelinii* var. *gmelinii*) [12] или восточной расой лиственницы даурской [2], а также обособленность дальневосточных видов лиственниц – л. ольгинской (*L. olgensis* A. Henry) и л. курильской (*L. kamtschatica* (Rupr.) Carrig. (= *L. kurilensis* Mayr) [18–23].

Изучение морфологической изменчивости лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока позволило выявить видовые различия и описать границы распространения лиственниц даурской, ольгинской, курильской [1, 2] и лиственницы Каяндера [3, 4, 9]. В ходе недавней критической ревизии рода *Larix* подтверждены видовые различия по вегетативным и репродук-

¹ В настоящее время нет единого мнения о приоритетном названии лиственницы даурской (л. Гмелина). Известно, что название «даурская» для лиственницы, произрастающей в Забайкалье, предложено в 1838 г. Н.С. Турчаниновым [4]. Однако ботаническое описание вида сделано позднее [8]: Ruprecht описал этот вид в 1845 г. как *Abies gmelinii* Rupr., позднее в 1856 г. он сделал новую комбинацию в роде *Larix* – *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., и Trautvetter описал этот вид в 1846 г. как *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. Е.Г. Бобров доказал, что приоритетным названием является *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. [9]. По мнению Н.Н. Цвелёва [10], приоритетным является *L. dahurica* Laws., описанная Lawson в 1836 г. Монограф хвойных Farjon [11] не принял названия *Larix dahurica* C. Lawson и *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv., считая приоритетным названием *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., которое в настоящее время принято в мировом списке хвойных [12].

тивными органам восточносибирских и дальневосточных таксонов, включая лиственницу даурскую, Каяндера, лиственницу курильскую, ольгинскую, а также распространенную на севере Китая лиственницу Принца Рупрехта (*L. principis-rupprechtii* Mayr) [6].

Хотя результаты изучения морфологической и генетической изменчивости лиственниц на Российском Дальнем Востоке доказывают видовую самостоятельность лиственницы Каяндера [3, 4, 9, 16], этому виду свойственна значительная структурированность в границах ареала и по морфологическим и по генетическим параметрам. Так, отмечается существование значительных генетических различий между популяциями лиственницы с побережья Охотского моря, Камчатки и континентальными популяциями из Якутии и Магаданской области [16, 22–26]. 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 Гмелина [16]. По мнению Б.П. Колесникова [1] и Е.Г. Боброва [9], лиственница Каяндера – молодой вид, сформировавшийся в конце плейстоцена в исходных популяциях лиственницы Гмелина. Видовой статус лиственницы Каяндера и её генетическую обособленность от л. Гмелина связывают с барьером для потока генов, который мог представлять в плейстоцене Верхоянский хребет [16]. По данным о морфологической изменчивости, граница ареала лиственницы Каяндера проходит западнее Верхоянского хребта [9, 3, 4].

Значительная генетическая и морфологическая внутривидовая дифференциация лиственницы Каяндера является основанием для пересмотра границ ареала этого вида. По генетическим параметрам в ареал лиственницы Каяндера не входят популяции лиственницы, произрастающие в Приморье, которые относятся к лиственнице ольгинской или ее гибридам с *L. dahurica*, *L. cajanderi* и *L. kamtschatica*, популяции лиственницы на Сахалине, а также выделенные в самостоятельный таксон популяции лиственницы на Камчатке [16]. По результатам исследований изменчивости признаков генеративных органов лиственниц, произрастающих в южной части Российского Дальнего Востока, установлено, что популяции с Курил, Сахалина и Камчатки объединяются в один кластер в соответствии с признаками, характерными для лиственницы курильской, а популяции расположенные в бухтах Ольга и Валентин и на прилегающей к ним территории существенно отличались от остальных континентальных популяций и отнесены к лиственнице ольгинской [5]. Исследование морфологической изменчивости семенных чешуй шишек лиственниц *L. dahurica* и *L. cajanderi* методами классической морфометрии не обнаружило различий между этими видами по форме чешуй [3, 27].

Применение новых методов геометрической морфометрии генеративных органов позволило выявить значительные различия камчатских попу-

ляций лиственницы и лиственницы с о-ва Шикотан от лиственниц Каяндера и Гмелина по форме семенных чешуй шишек [28]. Эти исследования подтверждают таксономический видовой статус лиственницы курильской и видовую самостоятельность произрастающей на Камчатке лиственницы в статусе гибридного вида (*L. cajanderi* × *L. kurilensis*), как ранее установлено по комплексу таксономически значимых признаков генеративных органов [29]. По кариологическим признакам также обнаружены отличия камчатских популяций лиственницы от лиственниц *L. dahurica* и *L. cajanderi* [18]. Сравнительные исследования изменчивости формы семенных чешуй шишек по трем видам – *L. sibirica* Ledeb., *L. dahurica* и *L. cajanderi*, проведенные методами геометрической морфометрии, позволили определить основные направления изменчивости чешуй и оценить уровень внутри- и межвидовых различий [30]. Опыт с изучением лиственницы курильской показал, что более детальные исследования межвидовых различий дает сравнение популяций по морфотипам семенных чешуй [28].

Цель работы – оценить дифференциацию *L. dahurica* и *L. cajanderi* по составу и частоте встречаемости морфотипов семенных чешуй шишек, используя методы геометрической морфометрии.

Материалы и методики исследования

Исследованы две выборки шишек из популяций л. даурской (*L. dahurica*) из Эвенкии и Забайкалья и шесть выборок шишек из популяций л. Каяндера (*L. cajanderi*) из Якутии и Магаданской области (таблица, рис. 1).

В задачи исследования входило сравнение популяций по изменчивости формы чешуй, выделение морфотипов чешуй и проверка различий двух видов по составу и частоте встречаемости морфотипов. Материалом для исследования послужили шишки, собранные с 20–30 деревьев в каждой популяции. С каждого дерева собрано по 15–20 шишек, из которых выбраны по 5 наиболее крупных, из средней части которых взяты по 3–5 чешуй для сканирования. Для сканирования чешуй использовали сканер Epson Perfection V500 Photo. Из сканированных чешуй выбраны наиболее репрезентативные 5–10 образцов чешуй для каждого дерева.

Для характеристики формы семенных чешуй методами геометрической морфометрии использована расстановка контурных точек по краю чешуй с последующим анализом частных деформаций, описывающих индивидуальные различия по изменчивости координат меток, и относительных деформаций, рассчитанных методом анализа главных компонент (РСА) на основе ковариации частных оценок деформаций [26, 28]. На сканированные изображения по контуру чешуй наносили метки с помощью экранного дигитайзера TPSDig [31], используя угловой алгоритм. Семенные чешуи относятся к билатерально симметричным структурам, поэтому для характеристики их формы выбраны 10 меток на одной стороне чешуй [26].

Характеристика исследованных выборок лиственницы
[Characteristics of the studied larch samples]

Код популяции [Population code]	Географическое положение [Geographic position]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Количество деревьев в выборке [Number of trees in the sample]
M1_Tord	Магаданская обл., горный массив Торданья [Magadan Oblast, Tordanya mountain range]	61°55'N, 148°40'E	30
M2_Orotuk	Магаданская область, окрестности с. Оротук [Magadan Oblast, surroundings of Orotuk village]	62°07'N, 148°30'E	30
M3_Saturn	Магаданская область, устье ручья Сатурн, хребет Бол. Анначаг [Magadan Oblast, the mouth of the Saturn creek, Bol. Annachag range]	62°03'N, 149°09'E	30
M4_Necha	Магаданская область, устье р. Неча [Magadan Oblast, mouth of the Necha river]	62°10'N, 147°56'E	30
Ja1_Namsk	Якутия, Намский улус [Yakutia, Namsky ulus]	62°35'N, 129°43'E	20
Ja2_Kang	Якутия, Мегино-Кангаласский улус [Yakutia, Megino-Kangalassky ulus]	62°21'N, 130°39'E	27
Ja3_N-kol	Якутия, окр. пос. Черский [Yakutia, surroundings of Chersky village]	68°45'N, 161°19'E	22
Lgm_Even	Эвенкия, окр. пос. Тура, устье р. Кочечум [Evenkia, surroundings of Tura village, mouth of the Kochechum river]	64°19'N, 100°07'E	22
Lgm_Ingod	Восточное Забайкалье, долина р. Ингода [East Transbaikalia, valley of the Ingoda river]	51°49'N, 113°09'E	23

При визуализации результатов анализа 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. Обработку и анализ данных проводили с помощью пакета IMP-программ (Integrated Morphometrics Programms) [32] в соответствии с методическими указаниями по применению геометрической морфометрии в биологии [33, 34].

Исходные координаты меток чешуй нормировали в программе CoordGenb [32] с помощью Прокрустова совмещения со средней конфигурацией, определенной по объединённой выборке чешуй шишек *L. dahurica* и *L. cajanderi*. Для выделения морфотипов полученные в этой программе Прокрустовы координаты меток семенных чешуй шишек каждого дерева сравнивали попарно с другими деревьями в программе TwoGroupb, значимость отличий оценивали по критерию F-теста Гудолла на основе «бутстреп-ресамплинга» [32]. К разным морфотипам по форме семенных чешуй относили выборки с деревьев, образцы чешуй шишек которых статистически значимо различались ($p < 0,01$).

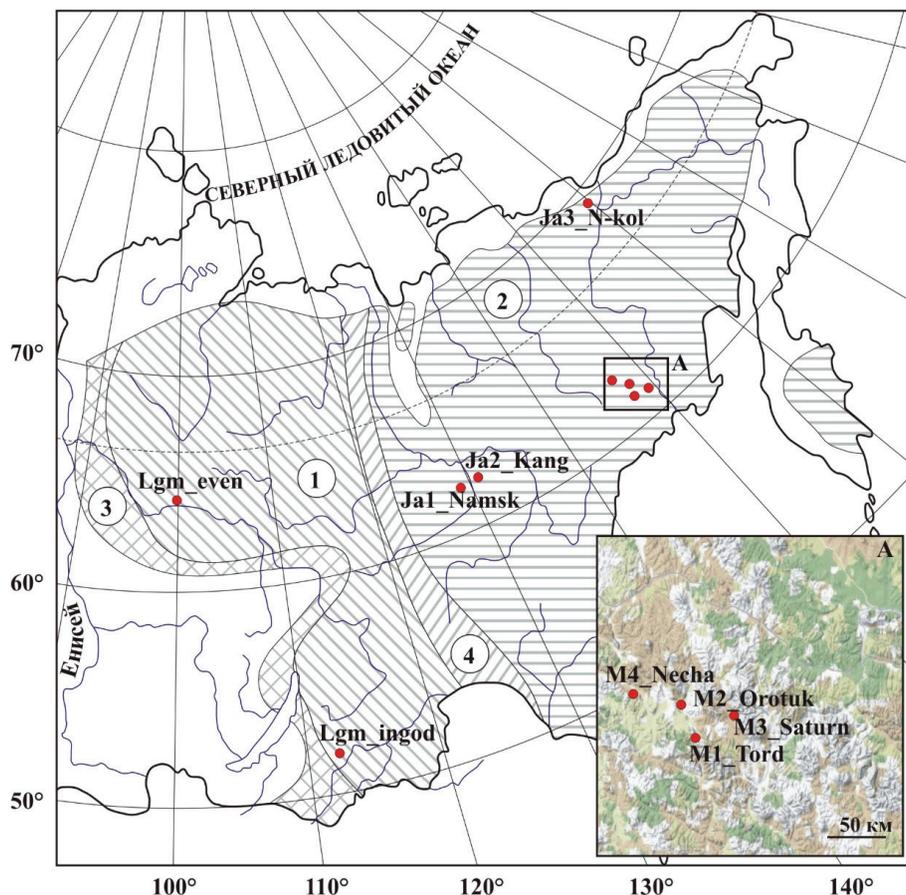


Рис. 1. Карта-схема расположения выборок лиственницы.

Код популяции см. в таблице. Ареалы лиственниц

[Fig. 1. Map layout of larch samples. For the population code see table.

Larch ranges]: 1 – *Larix dahurica* (*L. gmelinii*); 2 – *L. cajanderi*;

3 – *L. czekanowskii*; 4 – *L. dahurica* × *L. cajanderi*

(по: И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин

[(according to Igor Koropachinskii and Leonid Milyutin] [4])

Первоначально в каждой популяции проводили попарное сравнение выборок семенных чешуй со всех деревьев, объединяя деревья сходных морфотипов в морфологические группы. Затем образцы всех морфологических групп, выделенных в популяциях, сравнивали попарно между собой для определения общих морфотипов. Морфотипы, выделенные в популяциях *L. dahurica*, сравнивали с морфотипами, ранее определенными в популяциях *L. cajanderi* [28]. По составу и частоте морфотипов рассчитаны показатели сходства популяций (r) и фенотипические расстояния (D) между выборками [35] по формулам, приведенным ниже:

$$r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i}; D = \frac{2\sqrt{2}}{\pi} \sqrt{1-r},$$

где m – общее число морфотипов, обнаруженных во всех выборках; p_i , q_i – частоты морфотипов в сравниваемых популяциях.

По матрице фенотипических расстояний проведена ординация выборок методом многомерного шкалирования. Основные направления изменчивости формы чешуй лиственниц определены с помощью анализа главных компонент значений частных деформаций чешуй на основе матрицы их ковариации в программе PCAGEN6n [32]. Полная матрица значений относительных деформаций чешуй (PCA-scores), полученных в программе PCAGEN6n, использована в качестве признаков изменчивости формы чешуй для оценки дифференциации этих двух видов лиственниц при проведении канонического дискриминантного анализа.

Результаты исследования и обсуждение

Основные направления изменчивости формы чешуй шишек двух видов лиственниц по результатам анализа четырех главных компонент значений частных деформаций чешуй показаны на рис. 2. Наибольшая степень изменчивости (58,3% общей дисперсии значений частных деформаций чешуй), выделяемая первой главной компонентой (PC1), наблюдается по ширине и длине чешуй (рис 2, *a, b*). Вторая главная компонента (13,6% общей дисперсии) характеризует изменчивость формы нижней части чешуй (рис 2, *c, d*). Третья компонента (12,4%) выделяет вариацию формы чешуй от грушевидной до овальной (рис 2, *e, f*), и четвертая компонента (6%) связана с изменчивостью формы и глубины выемки верхней части чешуй (рис 2, *g, h*).

Ординация выборок на плоскости главных компонент дает некоторое представление о различиях в направлениях изменчивости формы чешуй этих двух видов лиственниц (рис. 3). Образцы *L. dahurica* преобладают в области максимальных положительных значений по PC1 и отрицательных значений по PC2 (рис. 3, *a*), что соответствует большей ширине чешуй и наличию чешуй с широким основанием (лопатовидных) (рис. 2, *a, d*) в отличие от *L. cajanderi* с преобладанием продолговатых и сердцевидных чешуй (рис. 2, *b, c*). По третьей и четвертой главным компонентам образцы *L. dahurica* преобладают в зоне отрицательных значений по PC3 и положительных по PC4 (рис. 3, *b*), что соответствует слабовыемчатым чешуям овальной формы и чешуям с округлой верхушкой (рис. 2, *f, g*) по сравнению с чешуями *L. cajanderi*, расширенными в нижней половине (широкояйцевидными) и выемчатыми (рис. 2, *e, h*). В области максимальных положительных значений PC4 (рис. 3, *b*), соответствующих чешуям с тупоугольной (или округлой) вершиной (рис. 2, *g*), преобладают образцы из Ингодинской популяции *L. dahurica*.

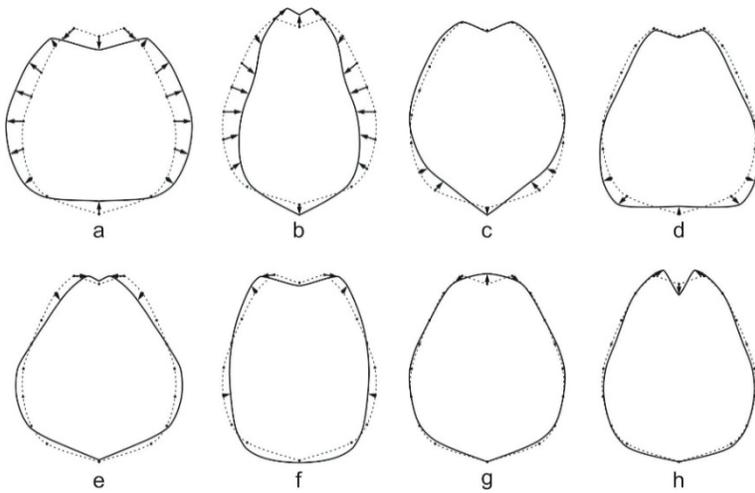


Рис. 2. Направления изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) и *L. cajanderi* по результатам PCA-анализа. Стрелками показаны изменения положения меток средней конфигурации чешуй в соответствии с максимальными и минимальными значениями четырех главных компонент: PC1 (a,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

[Fig. 2. Directions of shape variability of the cone scales of *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) and *L. cajanderi* according to PCA analysis. The arrows indicate changes in the position of the landmarks of the reference configuration of the scales in accordance with the maximum and minimum values of four principal components: PC1 (a, b); PC2 (c, d); PC3 (e, f); PC4 (g, h)]

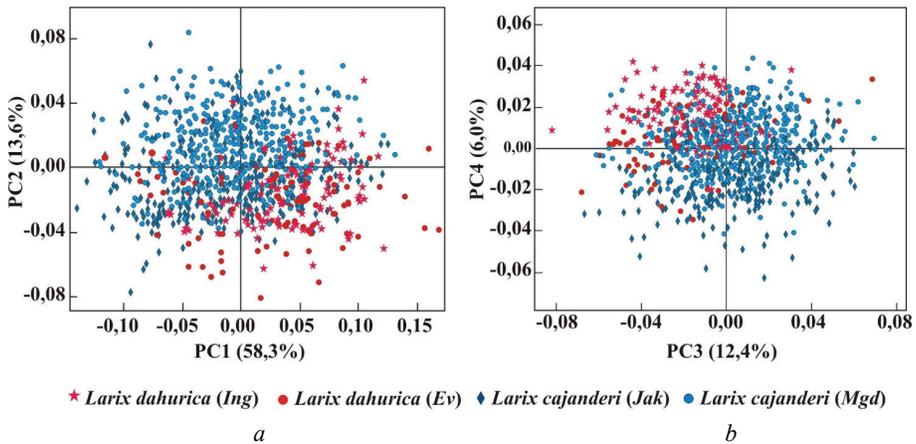


Рис. 3. Ординация выборок *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) и *L. cajanderi* на плоскости главных компонент изменчивости формы семенных чешуй (PC1–PC4)

[Fig. 3. The ordination of *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) and *L. cajanderi* samples on the plane of the principal components of the variation in the shape of the cone scales (PC1–PC4)]

Большее представление о дифференциации *L. dahurica* и *L. cajanderi* по изменчивости формы чешуй дает анализ полной матрицы значений всех

16 главных компонент (относительных деформаций чешуй), полученных в программе PCASGenbп. Результаты канонического дискриминантного анализа относительных деформаций чешуй этих двух видов лиственницы показаны на рис. 4.

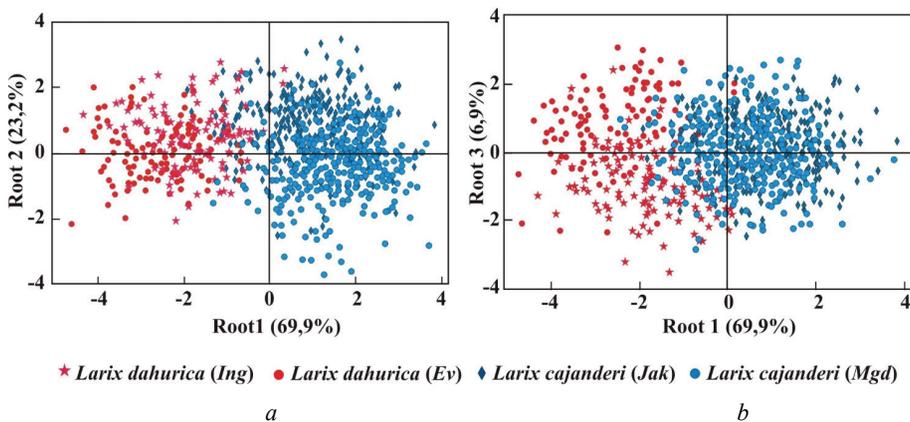


Рис. 4. Дифференциация выборок *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) и *L. cajanderi* по результатам канонического дискриминантного анализа относительных деформаций семенных чешуй шишек
 [Fig. 4. Differentiation of *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) and *L. cajanderi* samples according to the results of the canonical discriminant analysis of relative deformations of the cone scales]

Дифференциация двух видов и различия между якутскими и магаданскими популяциями *L. cajanderi* отражены на рис. 4, а. Четкое разделение двух видов и внутривидовая дифференциация *L. dahurica* показаны на рис. 4, б.

В выборке шишек *L. dahurica* из Эвенкии выделены 11 морфотипов семенных чешуй, в Ингодинской популяции 9 морфотипов, из них общие для двух популяций – три морфотипа (Lg-1, Lg-2 и Lg-3, рис. 5). Форма чешуй варьирует от широких лопатовидных до овальных, от чешуй со слабовеямчатым верхним краем до выемчатых, а в забайкальской популяции преобладают чешуи с тупоугольной (прямосрезанной) верхушкой. В эвенкийской популяции наиболее распространены Lg-Ev1 (26%) и Lg-Ev5 (17%), а в забайкальской – Lg-Ing1(35%) и Lg-Ing2 (17%).

Все выделенные морфотипы сравнивали с морфотипами чешуй шишек *L. cajanderi*, определенными нами ранее в якутских и магаданских популяциях [28]. В якутских популяциях выделено 15 морфотипов семенных чешуй шишек, а в магаданских популяциях – 10 морфотипов (рис. 6).

При сравнении образцов семенных чешуй шишек выявлено 4 морфотипа, различия между которыми в популяциях двух видов лиственниц статистически незначимы ($p > 0,01$). Общий для якутских популяций (нижнеколымской и кангаласской) морфотип L-Jak4 *L. cajanderi* незначительно отличался от выделенного в эвенкийской популяции *L. dahurica* типа чешуй Lg-Ev3 ($p = 0,017$).

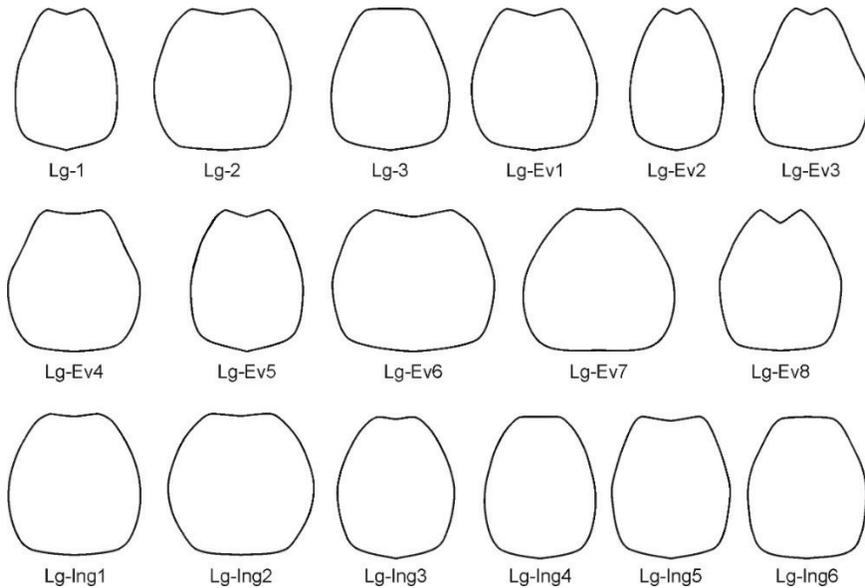


Рис. 5. Морфотипы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* (*L. gmelinii*). Показана средняя форма чешуй, полученная для каждой морфологической группы в программе CoordGen. Морфотипы Lg-1 – Lg-3 выделены в эвенкийской и в забайкальской популяциях *L. dahurica*, морфотипы Lg-Ev1 – Lg-Ev8 выделены в эвенкийской популяции, морфотипы Lg-Ing1 – Lg-Ing6 выделены в забайкальской популяции [Fig. 5. Morphotypes of the cone scales of *Larix dahurica* (*L. gmelinii*). The average form of the scales obtained for each morphological group in the program CoordGen is shown. Morphotypes Lg-1 – Lg-3 were identified in *L. dahurica* populations from Evenkia and Transbaikalia; morphotypes Lg-Ev1 – Lg-Ev8 were identified in Evenkia; morphotypes Lg-Ing1 – Lg-Ing6 were identified in Transbaikalia]

Морфотип L-Nmsk1, выделенный в центрально-якутской популяции *L. cajanderi* лиственницы Каяндера, имел сходство с типом чешуй шишек *L. dahurica* из Эвенкии Lg-Ev5 ($p=0,05$), а L-Nmsk2 с Lg-Ev2 ($p=0,02$). Морфотип чешуй, единично отмеченный у *L. dahurica* (Lg-Ev8), имел сходство с L-Nkol1, распространённым в нижнеколымской популяции *L. cajanderi* ($p = 0,34$). Все морфотипы чешуй шишек из Ингодинской популяции *L. dahurica* статистически значимо ($p < 0,01$) отличались от морфотипов чешуй шишек *L. cajanderi*.

Ординация популяций лиственницы по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний, рассчитанных по сходству морфотипов, показана на рис. 7.

Несмотря на различия по форме чешуй между северо-енисейской и забайкальской популяциями *L. dahurica*, они обе обособлены от популяций *L. cajanderi* (рис. 7). Результаты сравнения популяций *L. dahurica* и *L. cajanderi* по морфотипам семенных чешуй шишек согласуются с результатами их дифференциации по относительным деформациям чешуй (см. рис. 4). Таким образом, результаты фенотипического анализа подтверждают дифференциацию этих двух видов лиственницы. Несмотря на сходство ряда морфотипов, якутские популяции *L. cajanderi* дифференцированы от популяций *L. dahurica* (рис. 7).

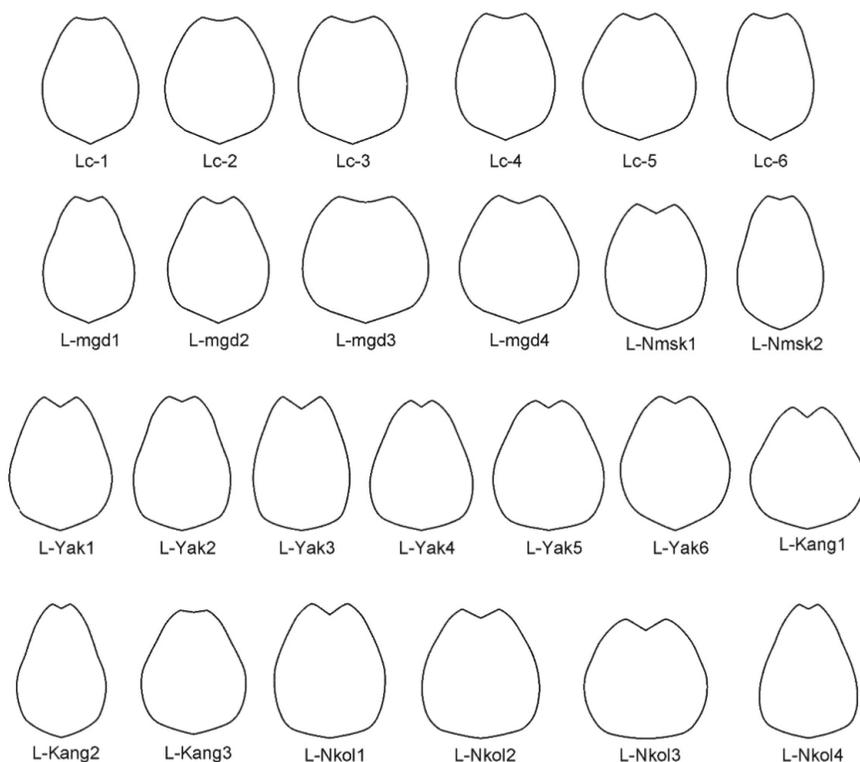


Рис. 6. Морфотипы семенных чешуй шишек *Larix cajanderi*. Морфотипы Lc-1 – Lc-6 выделены в камчатских и магаданских популяциях, морфотипы L-mgd1 – L-mgd4 выделены в магаданских популяциях, морфотипы L-Yak1 – L-Yak6 выделены во всех якутских популяциях, L-Nmsk1, L-Nmsk2 выделены в намской популяции, L-Kang1 – L-Kang3 выделены в кангаласской популяции и L-Nkol1 – L-Nkol4 выделены в нижнеколымской популяции *L. cajanderi*

[Fig. 6. Morphotypes of the cone scales of *Larix cajanderi*. Morphotypes Lc-1 – Lc-6 were identified in *L. cajanderi* populations from Kamchatka and Magadan Oblast; morphotypes L-mgd1 – L-mgd4 were identified in Magadan Oblast; morphotypes L-Yak1 – L-Yak6 were identified in all *L. cajanderi* populations from Yakutia; morphotypes L-Nmsk1, L-Nmsk2 were identified in Namsky population; morphotypes L-Kang1 – L-Kang3 were identified in Kangalas population; morphotypes L-Nkol1 – L-Nkol4 were identified in Lower-Kolym population of *L. cajanderi*]

Выделение *L. cajanderi* в самостоятельный таксон доказывает оценка генетической изменчивости лиственницы по хлоропластным маркерам [16]. Наличие сходных морфотипов между *L. cajanderi* и *L. dahurica* согласуется с данными генетического анализа по митохондриальным маркерам, показавшим, что популяции северо-востока нечетко отделяются от остальных восточносибирских популяций лиственницы, что указывает на недавнюю дивергенцию *L. cajanderi* от *L. dahurica* [16].

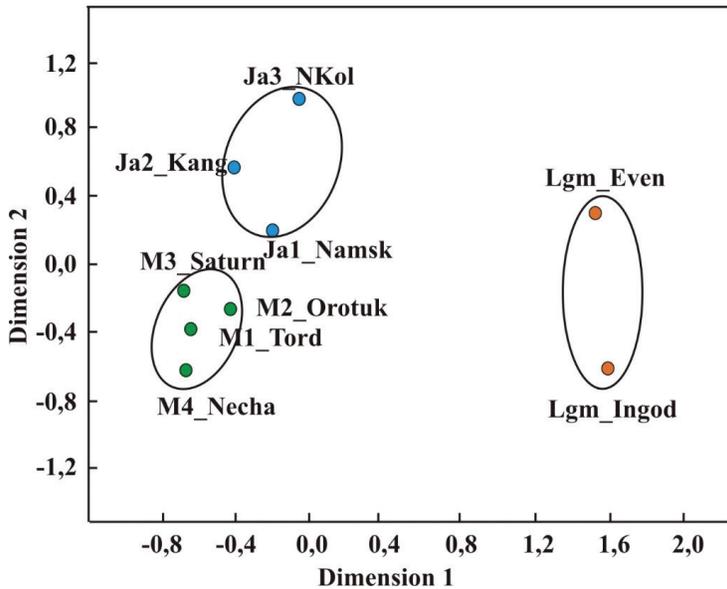


Рис. 7. Ординация популяций *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) и *L. cajanderi* по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний. Код популяции см. в таблице

[Fig. 7. Ordination of *Larix dahurica* (*L. gmelinii*) and *L. cajanderi* populations in two-dimensional space from multidimensional scaling matrix of phenotypic distances. For the population code see Table]

Сходство некоторых эвенкийских морфотипов чешуй шишек с центрально-якутскими морфотипами согласуется с гипотезой о роли Верхоянского хребта в дивергенции *L. dahurica* и *L. cajanderi*. Между *L. dahurica* и верхнеколымскими (магаданскими) популяциями *L. cajanderi* сходных морфотипов не выявлено. Также отсутствуют сходные с *L. cajanderi* морфотипы чешуй шишек в забайкальской популяции *L. dahurica*. Обособленность выборки из Забайкалья и наличие в ней чешуй с тупоугольной (или прямо-срезанной) верхушкой, более характерной для лиственницы сибирской, обусловлена соседством с зоной распространения лиственницы Чекановского (*L. czekanowskii* Szafer) – гибрида *L. sibirica* и *L. dahurica* [4]. Исследование аллозимной изменчивости показало высокий уровень генетической дифференциации популяций из Эвенкии и Восточного Забайкалья, позволяющий рассматривать их как географические расы *L. dahurica* [36].

Неожиданным было сходство части морфотипов чешуй шишек *L. dahurica* и нижнеколымской популяции *L. cajanderi* (Lg-Ev8 и L-Nkol1, Lg-Ev3 и L-Jak4). По морфологическим признакам лиственницы бассейн р. Колыма, включая низовья, относится к зоне произрастания *L. cajanderi* [3, 4]. Возможно, что «даурские» морфотипы в нижнеколымской популяции являются реликтами распространения этого вида на крайнем северо-востоке. Нижнеколымская популяция по фенотипической изменчивости дифференцирована

от остальных популяций *L. cajanderi* (якутских и магаданских с Охотско-Колымского нагорья), что предполагает сохранение и независимое расселение лиственницы из изолированных ледниковых рефугиумов крайнего северо-востока. Согласно евразийской базе палеоботанических данных [37] в нижнем течении р. Колыма находки макрофоссилий лиственницы датируются начиная с 17–15 тыс. лет, а в Центральной Якутии – с 13 тыс лет. Наиболее древние находки лиственницы даурской обнаружены на северо-востоке Сибири в начале плейстоцена, этот вид лиственницы распространялся на юг и юго-запад, вытесняя *L. sibirica* и *L. olgensis* как менее приспособленные к новым более суровым климатическим условиям [2].

Процессы гибридизации на стыках ареалов *L. cajanderi* и *L. dahurica* детально изучены и описаны [3, 4]. Зона их гибридизации протянулась с севера на юг западнее Верхоянского хребта (см. рис. 1), захватывая бассейн р. Лена и ее притоков. Выборки *L. cajanderi* из Центральной Якутии, в которых обнаружены сходные с *L. dahurica* морфотипы чешуй шишек, могут испытывать влияние гибридов этих двух видов. Миграция гибридов *L. dahurica* × *L. cajanderi* в Центральную Якутию могла происходить вдоль бассейна р. Лена за счет гидрохории семян. Роль гидрохории семян в формировании ареалов хвойных подробно проанализирована в феногенетическом исследовании сосны обыкновенной [38].

Данные фенотипического анализа подтверждают, что граница ареалов *L. cajanderi* и *L. dahurica* проходит западнее Верхоянского хребта, как установлено ранее по их морфологической изменчивости [3, 4]. Значительная структурированность ареала *L. cajanderi* ранее выявлена по генетическим маркерам. Генетические различия между якутскими и магаданскими популяциями *L. cajanderi* установлены по изменчивости аллозимных маркеров [25]. По цитоплазматическим маркерам ДНК среди *L. cajanderi* выявлены популяции, как близкие к типичной *L. dahurica*, так и дифференцированные от нее [16]. Эти исследования показали, что отличие *L. cajanderi* от *L. gmelinii* проявляется по хлоропластным маркерам и что специфичный хлоротип *L. cajanderi* не встречается за пределами Верхоянского хребта. В соответствии с этими данными, таксономический статус *L. cajanderi* подтвержден для популяций в Магаданской области, к этому району относятся четыре наших выборки. Что касается двух наших выборок из Центральной Якутии (лиственничники на Лено-Амгинской равнине и Лено-Вилуйском междуречье), то этот район по изменчивости хлоропластных ДНК-маркеров не входит в ареал *L. cajanderi*, хотя по митохондриальной ДНК четкого различия *L. cajanderi* и *L. dahurica* не выявлено [16]. И по нашим данным и по результатам других морфологических исследований [3, 4], это район произрастания *L. cajanderi*.

Структура изменчивости митохондриальной и хлоропластной ДНК видов *Larix* на Дальнем Востоке указывает на сложные процессы гибридизации и видообразования видов лиственниц, которое продолжается здесь и в

настоящее время [16]. Вероятно, этими процессами объясняется некоторое сходство популяций двух видов по форме чешуй шишек, выявленное в нашем исследовании, однако четкая дифференциация видовых выборок подтверждает самостоятельный видовой статус *L. cajanderi*.

Заключение

Данные фенотипического анализа подтверждают дифференциацию *L. dahurica* и *L. cajanderi* по форме семенных чешуй шишек. Сходство по морфотипам чешуй выявлено между эвенкийской популяцией *L. dahurica* и якутскими популяциями *L. cajanderi*. Значительно различаются между собой внутривидовые группы: популяции лиственницы Каяндера с Охотско-Колымского нагорья и Якутии, популяции *L. dahurica* из Эвенкии и Забайкалья. Возможно, что сходство между видами и внутривидовые различия объясняются продолжением процессов гибридизации и видообразования в районе пересечения ареалов лиственниц в этом регионе с лиственницей Чекановского (*L. czekanowskii*) и с гибридами *L. dahurica* × *L. cajanderi*. Геометрическая морфометрия может быть использована в качестве эффективного инструмента для анализа дифференциации *L. dahurica* и *L. cajanderi* по форме семенных чешуй шишек.

Литература

1. Колесников Б.П. К систематике и истории лиственниц секции *Pauciseriales* Paschke // Материалы к истории флоры и растительности СССР / под ред. В.Л. Комарова, М.М. Ильина. М. : Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 321–364.
2. Дылис Н.В. Лиственницы Восточной Сибири и Дальнего Востока. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.
3. Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск : Наука, 1984. 121 с.
4. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Ботанико-географические и лесоводственные аспекты интрогрессивной гибридизации лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и лиственницы Каяндера (*L. cajanderi* Mayr) // Сибирский экологический журнал. 2011. No. 2. С. 225–238.
5. Адрианова И.Ю., Васюткина Е.А., Крестов П.В. Эколого-географическая изменчивость генеративных органов лиственницы на Российском Дальнем Востоке // Экология. 2011. Т. 42, No. 1. С. 9–16.
6. Орлова Л.В. Конспект дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Larix* Mill. (Pinaceae) флоры Восточной Европы // Новости систематики высших растений. 2011. Т. 43. С. 5–18.
7. Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. М. : ВНИИЛМ, 2004. 182 с.
8. IPNI. International Plant Names Index. Kew: The Royal Botanic Gardens, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens Publ.; 2020. URL: <http://www.ipni.org> (дата обращения: 05.06.2020).
9. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л. : Наука, 1978. 188 с.
10. Цвелёв Н.Н. О названиях некоторых лиственниц (*Larix*, Pinaceae) России // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, No. 11. С. 90–91.

11. Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. Second edition. Kew : The Royal Botanic Gardens, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens Publ., 2001. 309 p.
12. Govaerts R., Farjon A. *World Checklist of Pinaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens Publ., 2020. URL: <http://wcp.science.kew.org> (дата обращения: 10.06.2020).
13. Christensen K.I. Coniferopsida // *Flora Nordica* / ed. by B. Jonsell. Stockholm : The Royal Swedish Academy of Sciences Publ., 2000. Vol. 1. PP. 91–115.
14. Farjon A. A bibliography of conifers: selected literature on taxonomy and related disciplines of the Coniferales. Kew : Royal Botanic Gardens Publ., 2005. 211 p.
15. Farjon A., Filer D. An Atlas of the World's Conifers. An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status. Leiden; Boston : Brill Publ., 2013. 524 p.
16. Polezhaeva M.A., Lascoux M., Semerikov V.L. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia // *Molecular Ecology*. 2010. Vol. 19, Iss. 6. PP. 1239–1252. doi: [10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x)
17. Орешкова Н.В., Белоконь М.М., Жамъянсурен С. Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера по данным SSR-маркеров // *Генетика*. 2013. Т. 49, No. 2. С. 204–213. doi: [10.7868/S0016675812120090](https://doi.org/10.7868/S0016675812120090)
18. Муратова Е.Н. Особенности кариотипа лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) // *Ботанические исследования в Сибири* / под ред. В.Л. Черепнина, М.А. Шемберга. Красноярск : Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН, 1995. Вып. 3. С. 10–22.
19. Semerikov V.L., Lascoux M. Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species // *Heredity*. 1999. Vol. 82, No. 2. PP. 193–204.
20. Semerikov V.L., Lascoux M. Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species // *American Journal of Botany*. 2003. No. 8. PP. 1113–1123.
21. Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Реунова Г.Д., Левина Е.А., Журавлев Ю.Н. Генетическая изменчивость и взаимоотношения лиственниц Сибири и Дальнего Востока по данным RAPD-анализа // *Генетика*. 2004. Т. 40, No. 4. С. 506–515.
22. Семериков В.Л., Полежаева М.А. Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // *Генетика*. 2007. Т. 43, No. 6. С. 782–789.
23. Полежаева М.А., Семериков В.Л. Генетическая изменчивость cpSSR маркеров в роде *Larix* на Дальнем Востоке // *Вестник СВНЦ ДВО РАН*. 2009. No. 2. С. 75–83.
24. Журавлев Ю.Н., Козыренко М.М., Васюткина Е.А., Адрианова И.Ю., Артюкова Е.В., Реунова Г.Д., Катгышев А.И., Константинов Ю.М. Генетический полиморфизм лиственниц. ДНК-полиморфизм // *Биоразнообразие лиственниц Азиатской России* / ред. С.П. Ефремов, Л.И. Милютин. Новосибирск : Изд. ГЕО, 2010. С. 72–96.
25. Ларионова А.Я., Орешкова Н.В. Генетический полиморфизм лиственниц. Изоэнимный полиморфизм // *Биоразнообразие лиственниц Азиатской России* / ред. С.П. Ефремов, Л.И. Милютин. Новосибирск : Изд. ГЕО, 2010. С. 51–71.
26. Орешкова Н.В., Ветрова В.П., Синельникова Н.В. Генетическая и фенотипическая изменчивость лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) на севере Российского Дальнего Востока // *Сибирский экологический журнал*. 2015. Т. 22, No. 1. С. 13–27.
27. Барченков А.П., Милютин Л.И. Изменчивость генеративных органов лиственниц Гмелина и Каяндера в Восточной Сибири // *Хвойные бореальной зоны*. 2008. Т. 25, No. 1–2. С. 37–43.
28. Ветрова В.П., Баркалов В.Ю., Синельникова Н.В., Барченков А.П. О таксономическом статусе лиственниц Камчатки и Курильских островов на основе морфологии семенных чешуй шишек // *Ботанический журнал*. 2018. Т. 103, No. 12. С. 1565–1587. doi: [10.1134/S0006813618120050](https://doi.org/10.1134/S0006813618120050)

29. Putenikhin V.P. Phenotypic analysis and taxonomy of larches // *Larix-98*. Proceedings of IUFRO Interdivisional Symposium «World resources for breeding, resistance and utilization» / Yu.N. Baranchikov editor. Krasnoyarsk : VN. Sukachev Institute of Forest SB RAS Publ.; 1998. PP. 80.
30. Ветрова В.П., Синельникова Н.В., Барченков А.П. Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* // *Turczaninowia*. 2018. Т. 21, No. 2. С. 86–100. doi: [10.14258/turczaninowia.21.2.10](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.10)
31. Rohlf F.J. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47. New York: State University at Stony Brook Publ., 2010. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (дата обращения: 23.02.2012).
32. Sheets H.D. Integrated Morphometrics Programs. New York : Canisius College Publ.; 2001. URL: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (дата обращения: 23.02.2012).
33. Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002. No. 6. С. 473–493.
34. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 290 p.
35. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
36. Oreshkova N.V., Larionova A.Y., Milyutin L.I., Abaimov A.P. Genetic diversity, structure and differentiation of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) populations from Central Evenkia and Eastern Zabaikalje // *Eurasian Journal of Forest Research*. 2006. Vol. 9, No. 1. PP. 1–8.
37. Binney H.A., Willis K.J., Edwards M.E., Bhagwat Sh.A., Anderson P.M., Andreev A.A., Blaauw M., Damblon F., Haesaerts P., Kienast F., Kremenetski K.V., Krivonogov S.K., Lozhkin A.V., MacDonald G.M., Novenko E.Y., Oksanen P., Sapelko T.V., Valiranta M., Vazhenina L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // *Quaternary Science Reviews*. 2009. Vol. 28, No. 23. PP. 2445–2464. doi: [10.1016/j.quascirev.2009.04.016](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016)
38. Санников С.Н., Санникова Н.С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // *Экология*. 2007. No. 2. С. 83–87.

Поступила в редакцию 11.06.2020 г.; повторно 02.11.2020 г.;
принята 21.02.2021 г.; опубликована 31.03.2021 г.

Авторский коллектив:

Ветрова Валентина Петровна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии растений, Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Россия, 683024, г. Петропавловск-Камчатский, Проспект Рыбаков, 19/а).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1628-8443>

E-mail: v.vetrova@mail.ru

Барченков Алексей Павлович, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28); с.н.с. лаборатории биогеохимии Сибирского федерального университета (Россия, 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3964-480X>

E-mail: alexbarchenkov@mail.ru

Синельникова Надежда Вячеславовна, д-р. биол. наук, в.н.с. лаборатории ботаники, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (Россия, 685000, г. Магадан, ул. Порговая, 18).

E-mail: meks_mag@mail.ru

For citation: Vetrova VP, Barchenkov AP, Sinelnikova NV. Comparative analysis of shape variation in the cone scales of *Larix dahurica* and *L. cajanderi* (Pinaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;53:47-67. doi: 10.17223/19988591/53/3 In Russian, English Summary

Valentina P. Vetrova¹, Alexey P. Barchenkov^{2,3}, Nadezhda V. Sinelnikova⁴

¹Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation

²V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

³Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation

⁴Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation

Comparative analysis of shape variation in the cone scales of *Larix dahurica* and *L. cajanderi* (Pinaceae)

Geometric morphometric analysis of shape variation in the cone scales of two closely related larch species, *Larix dahurica* Laws. (= *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr) and *L. cajanderi* Mayr, was carried out. The data on the taxonomy and distribution of *L. dahurica* and *L. cajanderi* are contradictory. The taxonomic status of *L. cajanderi* has been confirmed by the genetic and morphological studies performed in Russia and based on considerable evidence, but the species has not been recognized internationally, being considered as a synonym of *Larix gmelinii* var. *gmelinii*. In the systematics of larch, morphological characters of the generative organs are mainly used as diagnostic markers, among the most important being the shape variation of the cone scales. The aim of this study was to test geometric morphometrics as a tool for analyzing differentiation of *L. dahurica* and *L. cajanderi* in the shape of their cone scales.

Characterization of shape variations in cone scales using geometric morphometric methods consists in digitizing points along an outline of scales followed by analysis of partial warps, describing individual differences in coordinates of the outline points. We studied the populations of *L. dahurica* from Evenkia and the Trans-Baikal region and six *L. cajanderi* populations from Yakutia and Magadan Oblast. In each population, we analyzed samples of 100–150 cones collected from 20–30 trees. Scales taken from the middle part of the cones were scanned using an Epson Perfection V500 Photo. On the scanned images, outline points were placed with a TPSDig program (Rolf, 2010), using angular algorithm (Oreshkova et al., 2015). The data were processed and analyzed using Integrated Morphometrics Programs (IMP) software (<http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>, Sheets, 2001), following the guidelines on geometric morphometrics in biology (Pavlinov, Mikeshina, 2002; Zelditch et al., 2004). Initial coordinates of the scale landmarks were aligned with the mean structure for *L. dahurica* and *L. cajanderi* cone scales using Procrustes superimposition in the CoordGen6 program. PCA based on covariances of partial warp scores was applied to reveal directions of variation in the shape of the cone scales. The relative deformations of the cone scales (PCA scores) were used as shape variables for statistical comparisons of these two larch species with canonical discriminant analysis. Morphotypes of the cone scales were distinguished in *L. dahurica* populations by pairwise comparison of samples from trees in the TwoGroup6h program using Bootstrap resampling-based Goodall's F-test (Sheets, 2001). Samples from the trees in which the cone scales differed significantly ($p < 0.01$) were considered to belong to different morphotypes. Morphotypes distinguished in *L. dahurica* populations were compared with the morphotypes that we had previously determined in *L. cajanderi* populations. The composition and the frequency of

occurrence of morphotypes were used to determine phenotypic distances between populations (Zhivotovskii, 1991). Multidimensional scaling matrix of the phenotypic distances was applied for ordination of larch populations.

In this research, we revealed differentiation of *L. dahurica* and *L. cajanderi* using geometric morphometric analysis of the shape variation of cone scales. The results of PCA of partial warp scores exposed four principal components, which account for 90% of total explained variance in the shape of the cone scales in the two larch species. Graphical representations of these shape transformations in the vector form characterized directions of shape variability in scales corresponding to the maximum and minimum values of four principal components (See Fig. 2). PCA-ordination of the larch populations revealed some difference in the shape variation of the cone scales in *L. dahurica* and *L. cajanderi* (See Fig. 3). The results of canonical discriminant analysis of relative deformations of scales showed differentiation of the populations of the two larch species (See Fig. 4). Eleven morphotypes were identified in *L. dahurica* cones from Evenkia and nine morphotypes in the Ingoda population, three of the morphotypes being common for both populations (See Fig. 5). The shape of *L. dahurica* cone scales varied from spatulate to oval and their apical margins from weakly sinuate to distinctly sinuate. The Trans-Baikal population was dominated by scales with obtuse (truncate) and rounded apexes. The obtained morphotypes were compared with 25 cone scale morphotypes previously distinguished in the Yakut and the Magadan *L. cajanderi* populations (See Fig. 3). Four similar morphotypes of cone scales were revealed in the North-Yeniseisk population of *L. dahurica* and the Yakut populations of *L. cajanderi*. The differences between them in the populations of the two larch species were non-significant ($p > 0.01$). All morphotypes of cone scales from the Ingoda population of *L. dahurica* differed significantly from *L. cajanderi* cone scale morphotypes. The results of multidimensional scaling phenotypic distance matrix calculated based on the similarity of morphotypes of *L. dahurica* and *L. cajanderi* populations were consistent with the results of their differentiation based on relative deformations of scales obtained using canonical discriminant analysis (See Fig. 4 and Fig. 7). In spite of the differences in the shape of the cone scales between the North-Yeniseisk and the Trans-Baikal populations of *L. dahurica*, they both differed from *L. cajanderi* populations. Thus, phenotypic analysis confirmed differentiation of these two larch species. Despite the similarities between a number of morphotypes, the Yakut *L. cajanderi* populations were differentiated from *L. dahurica* populations. Significant differences were noted between intraspecific groups: between *L. cajanderi* populations from Okhotsk-Kolyma Upland and Yakutia and between *L. dahurica* populations from Evenkia and the Trans-Baikal region (See Fig. 4). The similarities between species and intraspecific differences may be attributed to the ongoing processes of hybridization and species formation in the region where the ranges of the larches overlap with the ranges of *L. czekanowskii* Szafer and *L. dahurica* × *L. cajanderi* hybrids. Geometric morphometrics can be used as an effective tool for analyzing differentiation of *L. dahurica* and *L. cajanderi* in the shape of their cone scales.

The paper contains 7 Figures, 1 Table and 38 References.

Key words: *Larix*; cone morphology; geometric morphometrics; population differentiation.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Kolesnikov BP. K sistematike i istorii listvennits sektsii *Pauciseriales* Paschke [On taxonomy and history of development of larches of the section *Pauciseriales* Patschke]. In: *Materialy k istorii flory i rastitel'nosti SSSR* [Materials on the history of the flora and

- vegetation of the USSR]. Komarov VL and Il'in MM, editors. Vol. 2. Moscow: Academy of Sciences of USSR Publ.; 1946. pp. 321-364. In Russian
2. Dylis NV. Listvennitsy Vostochnoy Sibiri i Dal'nego Vostoka [Larches of Eastern Siberia and the Russian Far East]. Moscow: Academy of Sciences of USSR Publ.; 1961. 209 p. In Russian
 3. Abaimov AP, Koropachinskiy IYu. Listvennitsy Gmelina i Kayandera [Gmelin and Cajander Larches]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 121 p. In Russian
 4. Koropachinskii IYu, Milyutin LI. Botanical-geographical and forestry aspects of introgressive hybridization of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. and *L. cajanderi* Mayr. *Contemp Probl Ecol*. 2011;4:167177. doi: 10.1134/S1995425511020081
 5. Adrianova IYu, Vasyutkina EA, Krestov PV. Ecogeographic variation in the generative organs of larch in the Russian Far East. *Russian J Ecology*. 2011;42(1):9-16. doi: 10.1134/S1067413611010036
 6. Orlova LV. Konspekt dikorastushchikh i nekotorykh introdutsirovannykh vidov roda *Larix* Mill. (Pinaceae) flory Vostochnoy Evropy [The synopsis of wild and some introduced species of the genus *Larix* Mill. (Pinaceae) in flora of the Eastern Europe]. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 2011;43:5-18. In Russian
 7. Iroshnikov AI. Listvennitsy Rossii. Bioraznoobrazie i selektsiya [Larches of Russia. Biodiversity and Selection]. Moscow: VNIILM Publ.; 2004. 182 p. In Russian
 8. *IPNI. International Plant Names Index*. Kew: The Royal Botanic Gardens, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens Publ.; 2020. Available at: <http://www.ipni.org> (accessed: 05.06.2020).
 9. Bobrov EG. Lesobrazuyushchie khvoynye SSSR [Coniferous forests of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 188 p. In Russian
 10. Tsvelev NN. O nazvaniyakh nekotorykh listvennits (*Larix*, Pinaceae) Rossii [On the names of some Russian larches (*Larix*, Pinaceae)]. *Botanicheskii Zhurnal*. 1994;79(11):90-91. In Russian
 11. Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. Second edition. Kew: The Royal Botanic Gardens, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens Publ.; 2001. 309 p.
 12. Govaerts R., Farjon A. World Checklist of Pinaceae. Kew: Royal Botanic Gardens Publ.; 2020. Available at: <http://wcsp.science.kew.org> (access: 10.06.2020).
 13. Christensen KI. Coniferopsida. In: *Flora Nordica*. Jonsell B, editor. Stockholm: The Royal Swedish Academy of Sciences Publ.; 2000. Vol. 1. pp. 91-115.
 14. Farjon A. Bibliography of conifers: selected literature on taxonomy and related disciplines of the Coniferales. Kew: Royal Botanic Gardens Publ.; 2005. 211 p.
 15. Farjon A, Filer D. An Atlas of the World's Conifers. An analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Leiden, Boston: Brill Publ.; 2013. 524 p.
 16. Polezhaeva MA, Lascoux M, Semericov VL. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia. *Molecular Ecology*. 2010;19(6):1239-1252. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x
 17. Oreshkova NV, Belokon MM, Jamiyansuren S. Genetic diversity, population structure and differentiation of Siberian larch, Gmelin larch and Cajander larch on SSR-marker data. *Russ J Genetics*. 2013;49(2):178-186. doi: 10.1134/S1022795412120095
 18. Muratova EN. Osobennosti kariotipa listvennitsy Kayandera (*Larix cajanderi* Mayr) [Features in the karyotype of Cajander larch (*Larix cajanderi* Mayr)]. In: *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [Botanical research in Siberia]. Iss. 3. Cherepnin VL and Shemberg MA, editors. Krasnoyarsk: VN Sukachev Institute of Forest SB RAS Publ.; 1995. pp. 10-22. In Russian
 19. Semerikov VL, Lascoux M. Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. Species. *Heredity*. 1999;82(2):193-204. doi: 10.1046/j.1365-2540.1999.00471.x

20. Semerikov VL, Lascoux M. Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species. *American J Botany*. 2003;8:1113-1123.
21. Kozыrenko MM, Artyukova EV, Reunova GD, Levina EA, Zhuravlev YuN. Genetic diversity and relationships among siberian and far eastern larches inferred from RAPD analysis. *Russian J Genetics*. 2004;40(4):401-409. doi: [10.1023/B:RUGE.0000024978.25458.f7](https://doi.org/10.1023/B:RUGE.0000024978.25458.f7)
22. Semerikov VL, Polezhaeva MA. Mitochondrial DNA variation pattern in larches of Eastern Siberia and the Far East. *Russ J Genetics*. 2007;43(6):646-652. doi: [10.1134/S1022795407060075](https://doi.org/10.1134/S1022795407060075)
23. Polezhaeva MA, Semerikov VL. Geneticheskaya izmenchivost' cpSSR markerov v rode *Larix* na Dal'nem Vostoke [Genetic diversity of cpSSR loci in *Larix* genus over the Far East areas]. *Vestnik Severo-Vostochnogo Nauchnogo Tsentra DVO RAN = The Bulletin of the North-East Scientific Center*. 2009;2:75-83. In Russian
24. Zhuravlev YuN, Kozыrenko MM, Vasyutkina EA, Adrianova IYu, Artyukova EV, Reunova GD, Katyshev AI, Konstantinov YuM.. Genetic polymorphism of larch. DNK-polimorfizm. In: *Larch biodiversity of Asian Russia*. Efremov SP and Milyutin LI, editors. Novosibirsk: GEO Publ.; 2010. pp. 72-96. In Russian
25. Larionova AYa, Oreshkova NV. Genetic polymorphism of larch. Isozyme variability. In: *Larch biodiversity of Asian Russia*. Efremov SP and Milyutin LI, editors. Novosibirsk: GEO Publ.; 2010. pp. 51-71. In Russian
26. Oreshkova NV, Vetrova VP, Sinelnikova NV. Genetic and phenotypic diversity of *Larix cajanderi* Mayr in the North of the Russian Far East. *Contemp Probl Ecol*. 2015;8(1):9-20. doi: [10.1134/S1995425515010096](https://doi.org/10.1134/S1995425515010096)
27. Barchenkov AP, Milyutin LI. Izmenchivost' generativnykh organov listvennits Gmelina i Kayandera v Vostochnoy Sibiri [Variability of generative organs of Gmelin and Cajander larches in East Siberia]. *Khvoynnye boreal'noy zony = Conifers of the Boreal Area*. 2008;25(1-2):37-43. In Russian
28. Vetrova VP, Barkalov VYu, Sinelnikova NV, Barchenkov AP. O taksonomicheskom statuse listvennits Kamchatki i Kuril'skikh ostrovov na osnove morfologii semennykh cheshuy shishek [On taxonomic status of Kamchatka and Kurilian larches based on morphology of the cone scales. *Botanicheskii zhurnal*. 2018;103(12):1565-1587. doi: [10.1134/S0006813618120050](https://doi.org/10.1134/S0006813618120050) In Russian
29. Putenikhin VP. Phenotypic analysis and taxonomy of larches. In: *Larix-98. Proceedings of IUFRO Interdivisional Symposium "World Resources for Breeding, Resistance and Utilization"*. Baranchikov YuN, editor. Krasnoyarsk: VN Sukachev Institute of Forest SB RAS Publ.; 1998. pp. 80.
30. Vetrova VP, Sinelnikova NV, Barchenkov AP. Variability and differentiation of *Larix cajanderi*, *L. dahurica* and *L. sibirica* on shape of cone scales. *Turczaninowia*. 2018;21(2):86-100. doi: [10.14258/turczaninowia.21.2.10](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.10)
31. Rohlf FJ. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47. New York: State University at Stony Brook Publ.; 2010. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (accessed: 23.02.2012).
32. Sheets HD. Integrated Morphometrics Programs. New York: Canisius College Publ.; 2001. Available at: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (accessed: 23.02.2012).
33. Pavlinov IYa, Mikeshina NG. Principles and methods of geometric morphometrics. *Zhurnal obshchey biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2002;63(6):473-493. In Russian PMID: 12510587
34. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. Geometric morphometrics for biologists: A primer. New York: Elsevier Academic Press; 2004. 290 p.
35. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian

36. Oreshkova NV, Larionova AY, Milyutin LI, Abaimov AP. Genetic diversity, structure and differentiation of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) populations from Central Evenkia and Eastern Zabaikalje. *Eurasian J Forest Research*. 2006;1:1-8.
37. Binney HA, Willis KJ, Edwards ME, Bhagwat ShA, Anderson PM, Andreev AA, Blaauw M, Damblon F, Haesaerts P, Kienast F, Kremenetski KV, Krivonogov SK, Lozhkin AV, MacDonald GM, Novenko EY, Oksanen P, Sapelko TV, Valiranta M, Vazhenina L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Reviews*. 2009;28(23):2445-2464. doi: [10.1016/j.quascirev.2009.04.016](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016)
38. Sannikov SN, Sannikova NS. The hypothesis of hydrochorous dissemination of populations of conifers. *Russ J Ecol*. 2007;38(2):75-79. doi: [10.1134/S1067413607020014](https://doi.org/10.1134/S1067413607020014)

*Received June 11, 2020; Revised November 02, 2020;
Accepted February 21, 2021; Published March 31, 2021.*

Author info:

Vetrova Valentina P, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Plant Ecology, Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 19/a Rybakov Ave., Petropavlovsk-Kamchatsky 683024, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1628-8443>
E-mail: v.vetrova@mail.ru

Barchenkov Alexey P, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Biogeochemistry of Ecosystems, Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3964-480X>
E-mail: alexbarchenkov@mail.ru

Sinelnikova Nadezhda V, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Botany, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 18 Portovaya Str., Magadan 685000, Russian Federation. E-mail: meks_mag@mail.ru