

УДК 575.174.015.3:582.475.2

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТВЕННИЦЫ КАЯНДЕРА (*LARIX CAJANDERI* MAYR) ПО ФОРМЕ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ ШИШЕК В ПЕНЖИНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ (Северная Корякия)

Ветрова В. П.¹, Нешатаев В. Ю.², Нешатаева В. Ю.³,
Барченков А. П.^{4,5}, Синельникова Н. В.⁶

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

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова,
г. Санкт-Петербург

³Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

⁴Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск

⁵Сибирский федеральный университет, г. Красноярск

⁶Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: v.vetrova@mail.ru

С помощью методов геометрической морфометрии проведена оценка разнообразия формы семенных чешуй шишек лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) в пенжинской популяции (Северная Корякия). Целью работы было сравнение пенжинской популяции с другими популяциями лиственницы Северо-Восточной Азии по форме семенных чешуй шишек и выявление ее географических связей. Проанализирована выборка объемом 360 шишек, собранных с 36 деревьев лиственницы в среднем течении р. Пенжина. Чешуи из средней части шишек сканировали, по контуру чешуй наносили метки с помощью экранного дигитайзера, используя угловой алгоритм. Выделено 14 морфотипов семенных чешуй при попарном сравнении образцов с каждого дерева с другими деревьями по критерию F-теста Гудолла на основе бутстреп-ресамплинга. Выделенные морфотипы сравнили с морфотипами чешуй шишек, ранее идентифицированными в популяциях лиственницы Каяндера в Якутии и Магаданской области, а также на п-ове Камчатка. По составу и частоте морфотипов были рассчитаны фенотипические расстояния популяций. Кластерный анализ и многомерное шкалирование фенотипических расстояний были проведены для ординации популяций лиственницы. Все пенжинские морфотипы соответствуют морфотипам чешуй лиственницы, выделенным ранее в якутских и магаданских популяциях; кроме того, два морфотипа были отмечены ранее в камчатских популяциях. По форме семенных чешуй шишек лиственница пенжинской популяции близка к якутским популяциям лиственницы Каяндера. Можно предположить, что формирование лиственничных лесов в долине Пенжины происходило в основном за счет расселения лиственницы из якутских плейстоценовых рефугиумов. Наличие на Камчатке морфотипов семенных чешуй шишек, общих с пенжинской и колымскими популяциями, может указывать на миграцию лиственницы с континента на полуостров.

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

DOI: 10.34078/1814-0998-2022-1-93-102

ВВЕДЕНИЕ

Растительность долины р. Пенжина представляет интерес для изучения географических закономерностей происхождения флоры, так как этот район Северной Корякии расположен на стыке

трех крупных ботанико-географических регионов: Южно-Чукотского округа Арктической тундровой области, Колымского горного округа Восточносибирской подобласти светлохвойных лесов и Камчатской лиственнично-лесной подобласти Евразийской таежной области (Нешатаева, 2018; Нешатаева и др., 2020). Река Пенжина протяженностью 713 км берет начало на Колымском наго-

рье и впадает в Охотское море (Ресурсы..., 1966). Растительный покров северной части Корякии имеет переходный характер между Бореальной и Арктической ботанико-географическими областями (Юрцев, 1966). Ботанико-географическое районирование территории Корякии до сих пор остается дискуссионным. Согласно последним геоботаническим исследованиям, растительность долины р. Пенжина относится к Витимо-Колымской провинции горных и долинных кустарниковых лиственничников и лиственничных редколесий (Нешатаева, 2018). Горные и дольные лиственничные леса из *Larix cajanderi* Маут широко распространены в северо-западной Корякии, лиственничные редколесья произрастают в среднем и верхнем течении р. Пенжина.

Палеоботанические и палинологические данные позволяют проследить историю развития лиственничных лесов Западной Берингии, к которой относится долина Пенжины, с позднего плейстоцена (Ложкин, 1976). Лиственничные леса были распространены в Западной Берингии в течение первого позднеледникового межледниковья (126–115 тыс. л. н.). В этот период здесь произрастала лиственница сибирская (*L. sibirica* Ledeb.), по мере похолодания в конце этого периода ее сменила лиственница даурская *L. dahurica* Laws. В конце плейстоцена в исходных популяциях лиственницы даурской сформировался новый вид – лиственница Каяндера (Колесников, 1946; Бобров, 1978). Первое упоминание *L. cajanderi* относится ко второму значительному потеплению климата в позднем плейстоцене (Ложкин, 1976). Остатки древесины и шишки *L. cajanderi* были обнаружены в отложениях, датированных 41.2 тыс. л. н. В период ледникового максимума (25–15 тыс. л. н.) лиственница сохранялась в Западной Берингии в рефугиумах, расположенных на морских побережьях. В этот период лиственничные редколесья занимали прибрежные районы на всем охотоморском побережье, включая Сахалин и западное побережье Камчатки (Крестов и др., 2009). Редкостойные лиственничные леса в Пенжинском бассейне произрастали в конце позднего плейстоцена, судя по данным палинологического анализа отложений прибрежной равнины в районе Пенжинской губы, датированных 19 тыс. л. н. (Ложкин, 1976). При потеплении климата, наступившем 13–12.5 тыс. л. н., площади светлохвойных лесов в Западной Берингии расширялись. В этот период происходило развитие растительности, близкой к современной.

Изучение границ ареалов, морфологического и генетического разнообразия видов лиственниц Западной Берингии, сформированных под влиянием плейстоценовых колебаний климата, остается весьма актуальным. Генетические

и морфологические исследования выявили различия между континентальными популяциями лиственницы Каяндера и популяциями, распространенными на побережье Охотского моря и п-ове Камчатка (Полежаева, 2010; Polezhaeva et al., 2010; Орешкова и др., 2015; Ветрова и др., 2018а). В морфологических исследованиях хвойных для анализа географической изменчивости видов, выделения межвидовых и внутривидовых таксонов используется классическая и геометрическая морфометрия генеративных органов. Геометрическая морфометрия открывает новые возможности изучения фенофона лиственниц, она позволяет визуализировать форму и определить направления изменчивости генеративных органов, количественно оценить степень внутри- и межвидовой дифференциации (Орешкова и др., 2015; Ветрова и др., 2016, 2018а, б). В числе важных для систематики лиственниц отмечены такие признаки репродуктивных органов, как форма зрелых шишек, семенных и кроющих чешуй; к числу особо важных признаков относится форма верхнего края семенных чешуй (Орлова, 2011). Целесообразность применения геометрической морфометрии семенных чешуй шишек при изучении внутри- и межвидовой изменчивости рода *Larix* была показана на примере ряда видов, включая *L. cajanderi*, *L. dahurica*, *L. sibirica* (Ветрова и др., 2016, 2018б).

Цель работы: сравнить морфологическое разнообразие по форме семенных чешуй шишек лиственницы в долине Пенжины с другими популяциями лиственницы Северо-Восточной Азии и выявить ее географические связи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Шишки лиственницы были собраны в среднем течении р. Пенжина на 12 пробных площадях размером 20 × 20 м, которые были заложены для геоботанических исследований в окрестностях пос. Аянка, в устьях рр. Кургучан и Малый Мургаль (рис. 1, А). Для сравнения использовали данные из 13 ранее исследованных ценопопуляций лиственницы (рис. 1) в Якутии и Магаданской области, а также на п-ове Камчатка (Ветрова и др., 2016, 2018а). С каждой площади в долине р. Пенжина случайным образом были выбраны 3 дерева из верхнего полога, с которых собирали по 10 шишек. Все собранные шишки объединили в общую выборку для характеристики пенжинской популяции. Из средней части шишек брали по 3–5 чешуй, затем из этих образцов выбирали наиболее репрезентативные 5–10 чешуй для каждого дерева. Выбранные чешуи сканировали. Для характеристики формы чешуй использовали контурные точки, которые размещали на сканированных изображениях и оцифровывали с помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rohlf,

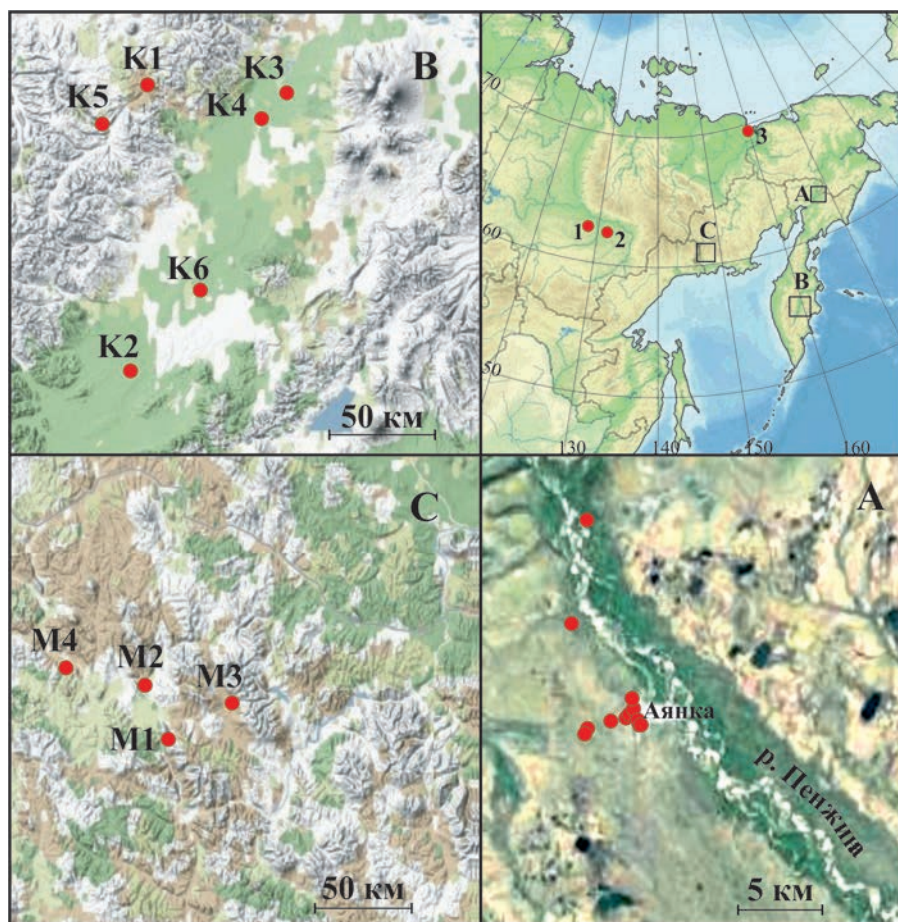


Рис. 1. Карта-схема расположения выборок лиственницы. Места отбора образцов шишек в Якутии, Магаданской области и на п-ове Камчатка по: (Ветрова и др., 2018a). На врезках: А – точки отбора образцов шишек в среднем течении р. Пенжина; В – в Центральной Камчатке: K1_Anvg, K2_M-Kim, K3_Koz, K4_Stud, K5_Uks, K6_Taigz; С – в Магаданской области: M1_Tord, M2_Orotuk, M3_Saturn, M4_Necha; в Якутии: 1 – Ya1_Namsk, 2 – Ya2_Kang, 3 – Ya3_N-Kol

Fig. 1. Schematic map showing the larch sampling locations. Sampling sites in Yakutia, Magadan Oblast, and Kamchatka Peninsula (after Vetrova et al., 2018a). On the insets: А – sampling spots for cone selection in the middle course of the Penzhina River; В – in Central Kamchatka: K1_Anvg, K2_M-Kim, K3_Koz, K4_Stud, K5_Uks, K6_Taigz; С – Magadan Oblast samples: M1_Tord, M2_Orotuk, M3_Saturn, M4_Necha; Yakutia samples: 1 – Ya1_Namsk, 2 – Ya2_Kang, 3 – Ya3_N-Kol

2010). Семенные чешуи относятся к билатерально симметричным структурам, поэтому для характеристики их формы выбрали 10 меток на одной стороне чешуй, используя угловой алгоритм, который был ранее определен при анализе изменчивости формы чешуй шишек лиственницы Каяндера (Орешкова и др., 2015; Ветрова и др., 2018б). Исходные координаты меток нормировали в программе CoordGen6 (Sheets, 2001) с помощью Прокрустова совмещения выборки чешуй со средней конфигурацией, полученной при обработке шишек лиственницы из Якутии, Магаданской области и с п-ова Камчатка (Ветрова и др., 2018a). 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 био-

логии (Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Для выделения морфотипов Прокрустовы координаты меток семенных чешуй шишек с каждого дерева сравнивали попарно с другими деревьями в программе TwoGroup по критерию Гудолла (Goodall's test) для частных Прокрустовых расстояний с использованием бутстреп-ресамплинга (Sheets, 2001). К разным морфотипам относили выборки чешуй шишек, которые по критерию Гудолла достоверно различались при уровне значимости $p \leq 0.01$. Выборки чешуй сходных морфотипов объединяли в группы для последующего их сравнения с ранее описанными морфотипами (Ветрова и др., 2016, 2018a).

По составу и частоте морфотипов были рассчитаны показатели сходства популяций и фенотипические расстояния между выборками (Животовский, 1991). Кроме сравнения по морфотипам,

была проведена оценка Прокрустовых расстояний между выборками чешуй из разных популяций. Прокрустово расстояние рассчитывается как сумма квадратов Прокрустовых остатков (разности между координатами меток сравниваемых форм) по всей совокупности меток и служит общей оценкой различий между формами (Павлинов, Микешина, 2002). Для оценки дифференциации выборок по морфотипам семенных чешуй был выполнен кластерный анализ и многомерное шкалирование матрицы фенотипических расстояний в программе STATISTICA-8 (StatSoft..., 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В пенжинской популяции лиственницы было выделено 14 морфотипов семенных чешуй шишек (рис. 2). Все пенжинские морфотипы соот-

ветствуют морфотипам чешуй лиственницы, выделенным ранее в якутских, магаданских и камчатских популяциях (Ветрова и др., 2018a): Lc-1 отмечен ранее в камчатских популяциях и в Магаданской области, L-Kam3, L-Kam4 выделены на Камчатке, L-mgd1 – в магаданских популяциях. В Якутии выделены морфотипы L-Yak4, L-Yak5, L-Yak6, в намской популяции из Якутии описаны морфотипы L-Nmsk1 и L-Nmsk2, в кангаласской популяции – L-Kang1 – L-Kang3, в нижнеколымской популяции – L-Nkol1, L-Nkol2. Якутский морфотип L-Yak6 не отличался от магаданского L-mgd2 (Ветрова и др., 2018a). Наибольшее сходство пенжинской популяции по форме семенных чешуй было выявлено с кангаласской выборкой из Центральной Якутии, между ними наименьшее фенотипическое расстояние (табл. 1).

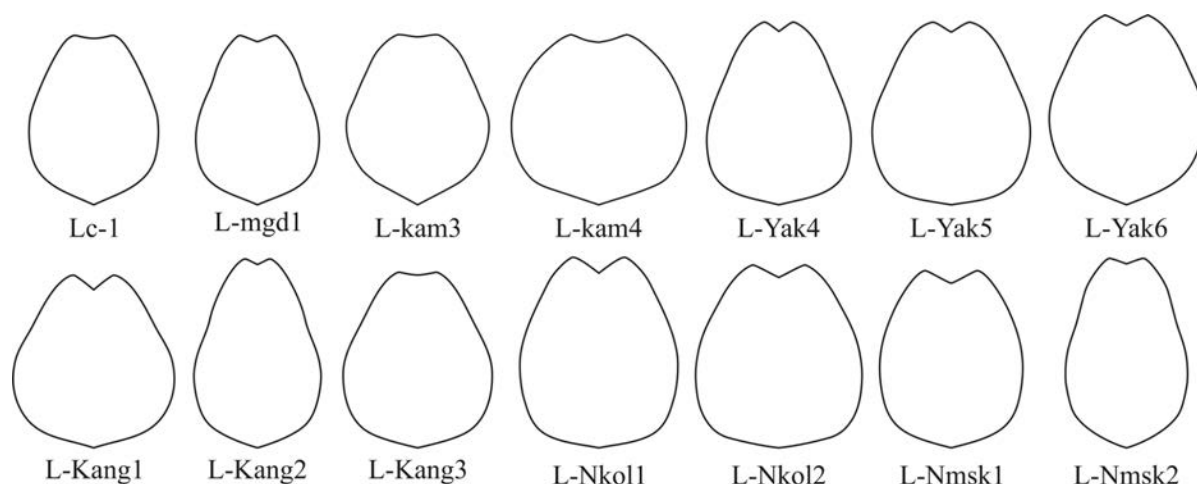


Рис. 2. Морфотипы семенных чешуй шишек в пенжинской популяции лиственницы Каяндера

Fig. 2. Cone scale morphotypes in the Penzhina population of *Larix cajanderi*

Таблица 1. Фенотипические расстояния (D) между популяциями лиственницы по составу морфотипов семенных чешуй шишек

Table 1. Phenotypic distances (D) between larch populations by the composition of cone scale morphotypes

Популяция	Ya1-Namsk	Ya2-Kang	Ya3-N-Kol	K3-Koz	K6-Taigz	K2-M-Kim	K4-Stud	K1-Anvg	K5-Uks	M4-Necha	M2-Orotuk	M3-Saturn	M1-Tord
Ja2-Kang	0.651	–											
Ja3-N-Kol	0.736	0.661	–										
K3-Koz	0.852	0.858	0.901	–									
K6-Taigz	0.725	0.842	0.901	0.492	–								
K2-M-Kim	0.806	0.826	0.901	0.459	0.468	–							
K4-Stud	0.757	0.815	0.901	0.563	0.386	0.376	–						
K1-Anvg	0.823	0.822	0.901	0.563	0.591	0.289	0.504	–					
K5-Uks	0.813	0.824	0.901	0.148	0.450	0.520	0.481	0.612	–				
M4-Necha	0.799	0.819	0.838	0.602	0.633	0.482	0.649	0.428	0.652	–			
M2-Orotuk	0.676	0.726	0.814	0.638	0.798	0.732	0.802	0.685	0.651	0.508	–		
M3-Saturn	0.656	0.710	0.820	0.721	0.843	0.846	0.879	0.844	0.724	0.638	0.245	–	
M1-Tord	0.717	0.757	0.830	0.584	0.669	0.614	0.713	0.613	0.633	0.367	0.358	0.410	–
Penzhina	0.769	0.636	0.707	0.799	0.863	0.739	0.781	0.766	0.821	0.705	0.728	0.763	0.707

В пенжинской популяции лиственницы Каяндера наиболее часто встречаются морфотипы Lc1 и L-Kang3 (рис. 3), низкая встречаемость морфотипов, ранее выделенных только на Камчатке (L-Kam3, L-Kam4, 5 %) или только на Колыме (L-Mgd1, 8 %). В целом в пенжинской популяции преобладают якутские морфотипы, суммарная встречаемость которых составляет 60% (рис. 3). Прокрустово расстояние между популяциями, рассчитываемое как сумма квадратов расстояний между соответствующими контурными точками чешуй средних конфигураций, показано в табл. 2.

Коэффициент корреляции Прокрустовых расстояний между выборками чешуй из разных популяций и фенотипических расстояний (D), рассчитанных по составу морфотипов, составляет 0.82. Высокая степень корреляции между этими расстояниями свидетельствует о корректности выделения морфотипов и соответствии различий между популяциями по морфотипам и по общей оценке различий между формами чешуй, полученной при расчете Прокрустовых расстояний.

По результатам кластерного анализа матрицы фенотипических расстояний выделены две группы популяций (рис. 4). В первую группу входят шесть камчатских популяций. Вторая группа подразделяется на два кластера, первый из которых включает четыре магаданские популяции, а второй – пенжинскую и якутские популяции лиственницы. Близость пенжинской популяции

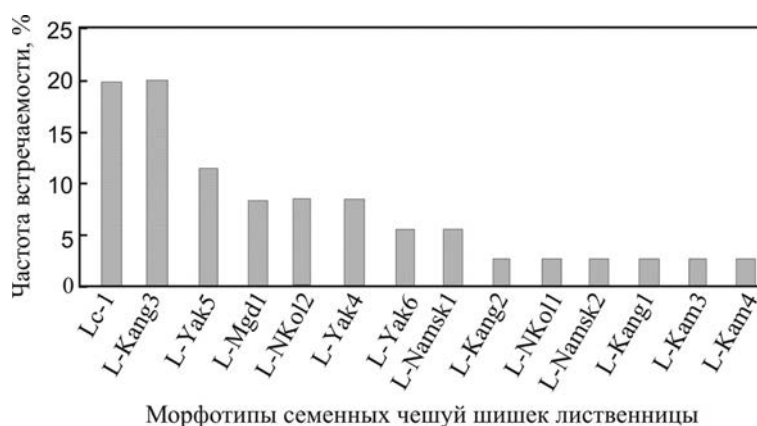


Рис. 3. Частота встречаемости морфотипов семенных чешуй в пенжинской популяции лиственницы Каяндера

Fig. 3. Frequency of cone scale morphotypes in the Penzhina population of *Larix cajanderi*

к якутским выборкам показал и анализ матрицы фенотипических расстояний методом многомерного шкалирования. Ординация выборок лиственницы по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний, рассчитанных по сходству морфотипов, показана на рис. 5.

Таким образом, по форме семенных чешуй шишек лиственница пенжинской популяции близка к якутским популяциям лиственницы Каяндера. Можно предположить, что формирование лиственничных лесов в долине р. Пенжина происходило в основном за счет расселения лиственницы из якутских рефугиумов. Известно, что в конце плейстоцена березово-лиственничные леса произрастали в Центральной Якутии на правобережье Лены (Кожевников, Железнов-Чукотский,

Таблица 2. Прокрустово расстояние между популяциями лиственницы по форме семенных чешуй шишек

Table 2. Procrustes distances between larch populations by the shape of cone scales

Популяция	Ya1-Namsk	Ya2-Kang	Ya3-N-Kol	K3-Koz	K6-Taigz	K2-M-Kim	K4-Stud	K1-Anvg	K5-Uks	M4-Necha	M2-Orotuk	M3-Saturn	M1-Tord
Ya2-Kang	0.030	—											
Ya3-N-Kol	0.047	0.024	—										
K3-Koz	0.059	0.048	0.044	—									
K6-Taigz	0.058	0.054	0.054	0.017	—								
K2-M-Kim	0.040	0.035	0.040	0.021	0.022	—							
K4-Stud	0.070	0.066	0.065	0.025	0.015	0.034	—						
K1-Anvg	0.037	0.044	0.051	0.034	0.026	0.018	0.038	—					
K5-Uks	0.070	0.065	0.060	0.025	0.017	0.036	0.018	0.038	—				
M4-Necha	0.035	0.035	0.046	0.033	0.032	0.015	0.041	0.022	0.048	—			
M2-Orotuk	0.029	0.025	0.032	0.032	0.034	0.016	0.046	0.022	0.046	0.020	—		
M3-Saturn	0.038	0.026	0.036	0.029	0.031	0.016	0.041	0.029	0.044	0.018	0.018	—	
M1-Tord	0.030	0.030	0.039	0.033	0.034	0.016	0.044	0.024	0.049	0.013	0.012	0.017	—
Penzhina	0.027	0.013	0.029	0.044	0.047	0.028	0.060	0.035	0.059	0.027	0.020	0.023	0.025

1995). Миграция лиственницы могла происходить в северо-восточном направлении вдоль горных систем. На возможное продвижение лиственницы на Северо-Восток Азии в каргинское межледниковье указывают находки пыльцы лиственницы в отложениях на р. Майн на юге Чукотского АО (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995). В период оледенения леса

могли сохраняться в широтно-направленных межгорных впадинах (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995).

Возможность последниковой миграции хвойных из северных локальных перигляциальных рефугиумов подтверждается находками макрофоссилий в плейстоценовых отложениях Северной Азии. Согласно евразийской базе палеоботанических данных (Binney et al., 2009), в нижнем течении рр. Колыма и Индигирка и в Северном Приохотье (на северо-западном побережье зал. Шелихова) находки макрофоссилий лиственницы датируются начиная с 17–15 тыс. л. н., в Центральной Якутии – с 13–11 тыс. л. н. Увеличение количества макрофоссилий лиственниц *Larix* sp., *L. sibirica*, *L. gmelinii* вдоль северного побережья Восточной Сибири и на севере Дальнего Востока датируется между 13 и 11 тыс. л. н. (Anderson et al., 2002; Brubaker et al., 2005; Binney et al., 2009). Максимального распространения на северо-востоке Азии вплоть до побережья Северного Ледовитого океана лиственница достигала между 10 и 6 тыс. л. н. (Kremenetski et al., 1998; Binney et al., 2009). Распространение хвойных в этот период могло происходить как за счет их экспансии на большие расстояния из южных рефугиумов, так и за счет рассе-

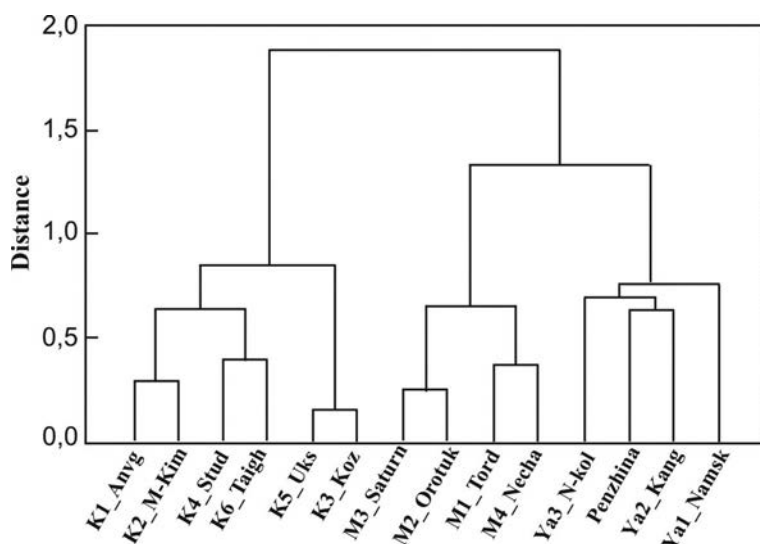


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций лиственницы по морфотипам семенных чешуй по результатам кластерного анализа фенотипических расстояний по алгоритму Варда

Fig. 4. Ward dendrogram of the larch population similarity in the cone scale morphotypes by the phenotypic distances clustering matrix

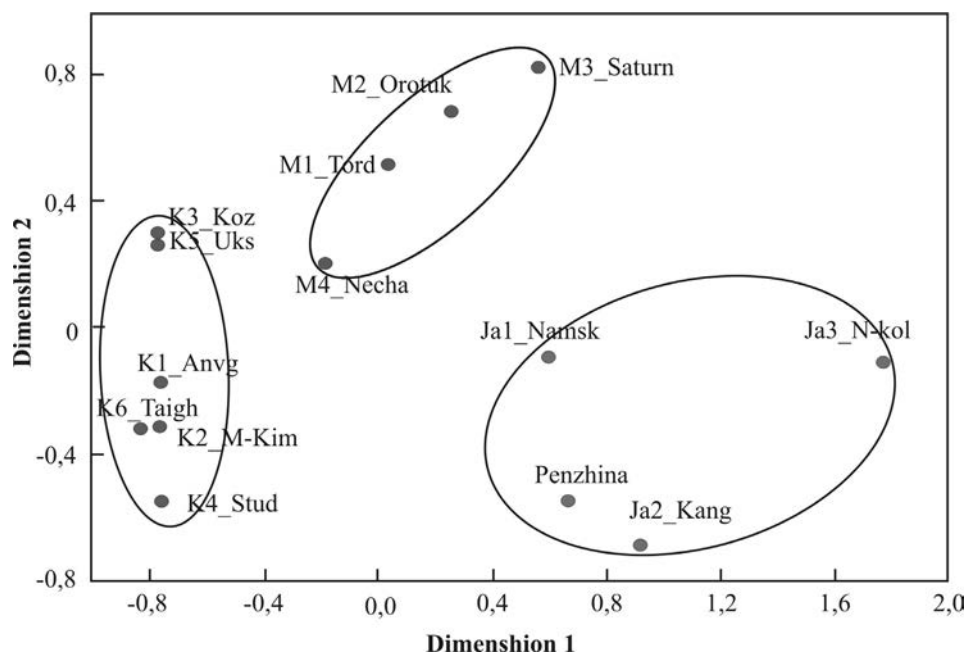


Рис. 5. Ординация выборок лиственницы по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний

Fig. 5. Ordination of the larch samples in the two-dimensional space from multidimensional phenotypic distances scaling

ления из северных перигляциальных рефугиумов (Brubaker et al., 2005; Binney et al., 2009).

Наличие на Камчатке морфотипов семенных чешуй шишек, общих с пенжинской и колымскими (магаданскими) популяциями, указывает на возможность миграции лиственницы с континента на полуостров. По мнению М. А. Полежаевой (Полежаева, 2010), популяции лиственницы, близкие к современной *L. gmelinii* s. l., при заселении северных континентальных территорий могли проникнуть и на Камчатку, сформировав гибридный комплекс с автохтонными формами. На Камчатке в период ледникового максимума хвойные леса почти вымерли. Ограниченные популяции хвойных сохранились в нескольких рефугиумах в пределах Центральной Камчатской депрессии (Dirksen, Dirksen, 2008). Распространение лесов началось около 9 тыс. л. н., в них участвовали ограниченные популяции лиственницы и ели (Dirksen et al., 2013). Начало расширения площади лиственничников отмечается около 3.2 тыс. л. н., при усилении континентальности климата. Возможность сохранения лиственницы на Камчатке в течение последнего ледникового максимума подтверждает структура изменчивости митохондриальной и хлоропластной ДНК (Полежаева, 2010; Polezhaeva et al., 2010). На раннюю изоляцию лиственницы на полуострове указывает дефицит гетерозиготных генотипов, выявленный по ядерным ДНК-маркерам и отражающий высокую степень инбридинга в камчатских популяциях (Орешкова и др., 2015). Изоляция камчатских популяций обусловила их генетическую и морфологическую обособленность. И генетические данные, и результаты фенотипического анализа (Putenikhin, 1998; Ветрова и др., 2018а) указывают на гибридный характер камчатских популяций лиственницы и вероятность ее видовой самостоятельности в статусе гибридного вида. Этому соответствуют и наши данные, показавшие выделение камчатских популяций в отдельный кластер по морфологическому разнообразию формы семенных чешуй шишек (см. рис. 4, 5). Отличные от камчатских популяций и от пенжинской популяции верхнеколымские (магаданские) выборки лиственницы могут быть связаны с рефугиумом северного побережья Охотского моря.

Экспедиционные исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 19-05-00805-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Ленинград : Изд-во АН СССР, 1978. 188 с.
- 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. 2018а. № 12. С. 1565–1587. DOI: 10.1134/S0006813618120050
- 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 // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 9. С. 993–1007.
- Ветрова В. П., Синельникова Н. В., Барченков А. П. Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек // Turczaninowia. 2018б. Т. 21, № 2. С. 86–100. DOI: 10.14258/turczaninowia.21.2.10
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. Москва : Наука, 1991. 271 с.
- Кожевников Ю. П., Железнов-Чукотский Н. К. Берингия: история и эволюция. Москва : Наука, 1995. 383 с.
- Колесников Б. П. К систематике и истории лиственниц секции *Pauciseriales* Paschke // Материалы к истории флоры и растительности. Москва : Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 321–364.
- 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. Владивосток : Дальнаука, 2009. Вып. 56. С. 5–63.
- Ложкин А. В. Растительность западной Берингии в позднем плейстоцене и голоцене // Берингия в кайнозое : Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингия: суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое» (Хабаровск, 10–15 мая, 1973 г.). Владивосток, 1976. С. 72–77.
- Нешатаева В. Ю. Растительный покров Севера Корякского округа (Камчатский край) и его геоботаническое районирование // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург : Гуманитарный ун-т, 2018. С. 608–613.
- Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю., Кириченко В. Е. Растительный покров территории Северной Корякии (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2020. Т. 65, № 2. С. 395–416. DOI: <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- 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, № 1. С. 13–27. DOI: 10.1134/S1995425515010096/
- 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.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 473–493.
- Полежаева М. А. Генетическая изменчивость цитоплазматических маркеров и биогеография лиственниц (*Larix* Mill., Pinaceae) Дальнего Востока России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 21 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Камчатка. Ленинград: Гидрометеоздат, 1966. Т. 20. 260 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. 1966. Вып. 19. 62 с.

Anderson P. M., Lozhkin A. V., Brubaker L. B. Implications of a 24,000-yr palynological record for a Younger Dryas cooling and for boreal forest development in northeastern Siberia // Quaternary Research. 2002. Vol. 57. P. 325–333.

Binney H. A., Willis K. J., Edwards M. E., Bhagwat Sh. A., Anderson P., 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 (23). P. 2445–2464. DOI: 10.1016/j.quascirev.2009.04.016

Brubaker L. B., Anderson P. M., Edwards M. E., Lozhkin A. V. Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data // Journal of Biogeography. 2005. Vol. 32. P. 833–848.

Dirksen V., Dirksen O. Late Pleistocene to Holocene climate changes on Kamchatka, Russian Far East, inferred from pollen records // Geophysical Research Abstracts. EGU2008-A-10287. 2008. 1. 10, EGU General Assembly 2008.

Dirksen V., Dirksen O., Diekmann B. Holocene vegetation dynamics and climate change in Kamchatka

Peninsula, Russian Far East // Review of Paleobotany and Palynology. 2013. Vol. 190. P. 48–65.

Kremenetski C. V., Sulerzhitsky L. D., Hantemirove R. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia // Arctic and Alpine Research. 1998. Vol. 30. P. 317–333.

Polezhaeva M. A., Lascoux M., Semerikov V. L. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of Larix Mill. in Northeast Asia // Molecular Ecology. 2010. Vol. 19 (6). P. 1239–1252. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x

Putenikhin V. P. Phenotypic analysis and taxonomy of larches // Larix-98: Proceedings of IUFRO Interdivisional Symposium “World resources for breeding, resistance and utilization”. Krasnoyarsk: V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS Publ., 1998. P. 80.

Rohlf F. J. 2010. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47 // State University at Stony Brook, New York. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (дата обращения 23.02.2012).

Sheets H. D. 2001. Integrated Morphometrics Programs // Canisius College, New York. URL: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (дата обращения 23.02.2012).

StatSoft Inc., 2007. STATISTICA Data Analysis Software System, version 8.0. URL: <http://www.statsoft.com/> (дата обращения 01.11.2011).

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.

Поступила в редакцию 09.06.2021 г.

Поступила после доработки 28.07.2021 г.

MORPHOLOGICAL DIVERSITY OF THE CAJANDER LARCH (*LARIX CAJANDERI* MAYR) BY THE SHAPE OF CONE SCALES IN THE PENZHINA POPULATION (Northern Koryakia)

V. P. Vetrova¹, V. Yu. Neshatayev², V. Yu. Neshataeva³, A. P. Barchenkov^{4,5}, N. V. Sinelnikova⁶

¹Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky

²State Forest Technic University n. a. S. M. Kirov, St. Petersburg

³Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg

⁴V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk

⁵Siberian Federal University, Krasnoyarsk

⁶Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The diversity in the shape of cone scales of *Larix cajanderi* Mayr in the Penzhina population (North of Koryakia) was estimated using geometric morphometry methods. The study aimed in comparing the Penzhina population with other larch populations in Northeast Asia by the shape of cone scales and in identifying its geographical connections. A sample of 360 cones, collected from 36 larch trees in the middle reaches of the Penzhina River, was analyzed. Scales taken from the middle part of the cones were scanned, and outline points were placed with the screen digitizer using angular algorithm. Fourteen morphotypes of cone scales were distinguished by pairwise comparison of samples from each tree using Bootstrap resampling-based Goodall's F-test. These morphotypes were compared with those previously determined in the larch populations from

Yakutia, Magadan Oblast, and the Kamchatka Peninsula. The morphotypes composition and frequency were used to determine phenotypic distances between populations. Cluster analysis and multidimensional scaling of the phenotypic distances were applied for ordination of the larch populations. All Penzhina morphotypes corresponded to the morphotypes of cone scales previously identified in the Yakutia and Magadan Cajander larch populations; two morphotypes were found earlier in the Kamchatka populations. By the shape of cone scales, the larch of the Penzhina population is close to the Yakutia populations of *L. cajanderi*. One can assume that the formation of larch forests in the Penzhina River valley mainly occurred due to the settlement of the larch from the Yakutia Pleistocene refugia. The Kamchatka cone scale morphotypes identical to those found in the Penzhina and Kolyma larch populations may indicate the migration of larch from the continent to the peninsula.

Keywords: cone morphology, differentiation of populations, geometric morphometry, *Larix cajanderi*.

REFERENCES

- Anderson, P. M., Lozhkin, A. V., Brubaker, L. B., 2002. Implications of a 24,000-yr Palynological Record for a Younger Dryas Cooling and for Boreal Forest Development in Northeastern Siberia, *Quaternary Research*. 57, 325–333.
- 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., 2009. The Distribution of Late-Quaternary Woody Taxa in Northern Eurasia: Evidence from a New Macrofossil Database, *Quaternary Science Reviews*. 28 (23), 2445–2464. DOI: 10.1016/j.quascirev.2009.04.016
- Bobrov, E. G., 1978. Forest-Forming Conifers in the USSR. Leningrad, AS USSR [In Russian].
- Brubaker, L. B., Anderson, P. M., Edwards, M. E., Lozhkin, A. V., 2005. Beringia as a Glacial Refugium for Boreal Trees and Shrubs: New Perspectives from Mapped Pollen Data, *Journal of Biogeography*. 32, 833–848.
- Dirksen, V., Dirksen, O., 2008. Late Pleistocene to Holocene Climate Changes on Kamchatka, Russian Far East, Inferred from Pollen Records, *Geophysical Research Abstracts*. EGU2008-A-10287. 1. 10, EGU General Assembly.
- Dirksen, V., Dirksen, O., Diekmann, B., 2013. Holocene Vegetation Dynamics and Climate Change in Kamchatka Peninsula, Russian Far East, *Review of Paleobotany and Palynology*. 190, 48–65.
- Kolesnikov, B. P., 1946. On the Taxonomy and the History of Development of Larches of the Section *Pauciseriales* Patschke, *Materials on the History of the Flora and Vegetation of the USSR*. Moscow, AS USSR. 2, 321–364 [In Russian].
- Kozhevnikov, Yu. P., Zheleznov-Chukotsky, N. K., 1995. Beringia: History and Evolution. Moscow, Nauka [In Russian].
- Kremenetski, C. V., Sulerzhitsky, L. D., Hantemirove, R., 1998. Holocene History of the Northern Range Limits of Some Trees and Shrubs in Russia, *Arctic and Alpine Research*. 30, 317–333.
- 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, *Komarovskiye Chteniya*. Vladivostok, Dalnauka. 56, 5–63 [In Russian].
- Lozhkin, A. V., 1976. Vegetation of Western Beringia in the Late Pleistocene and Holocene, *Proceedings of the All-Union Symposium (Beringian Land and Its Importance for the Development of Holarctic Flora and Fauna in the Cenozoic)*. Vladivostok. 72–77 [In Russian].
- Neshataeva, V. Yu., 2018. Vegetation Cover of the North of the Koryak District (Kamchatka Krai) and Its Geobotanical Zoning, *Proceedings of the 4th International Conference "Ecology and Geography of Plants and Plant Communities"*. Ekaterinburg. 608–613 [In Russian].
- Neshataeva, V. Yu., Neshatayev, V. Yu., Kirichenko, V. E., 2020. Vegetation Cover of North Koryakia (Kamchatka Krai) and Its Geobotanical Zoning, *Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences*. 65, 395–416 [In Russian].
- Oreshkova, N. V., Vetrova, V. P., Sinelnikova, N. V., 2015. Genetic and Phenotypic Diversity of *Larix cajanderi* Mayr in the North of Russia's Far East, *Contemporary Problems of Ecology*. 8, 9–20.
- Orlova, L. V., 2011. Synopsis of Wild and Some Introduced Species of the Genus *Larix* Mill. (Pinaceae) in the Flora of East Europe, *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 43, 5–18 [In Russian].
- Pavlinov, I. Ya., Mikeshina, N. G., 2002. Principles and Methods of Geometric Morphometrics, *Biology Bulletin Reviews*. 63 (6), 473–493 [In Russian].
- Polezhaeva, M. A., 2010. Cytoplasmic Markers Variation and Biogeography of *Larix* Mill. (Pinaceae) in the Far East, Avtoref. Dis. ... Kandidata Biol. Nauk. Ekaterinburg [In Russian].
- 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
- Putenikhin, V. P., 1998. Phenotypic Analysis and Taxonomy of Larches. *Larix-98, World Resources for Breeding, Resistance and Utilization, Proceedings of IUFRO Interdivisional Symposium*. Krasnoyarsk, V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS. 80.
- Rohlf, F. J., 2010. Programs tpsDig, Version 2.16, tpsUtility, Version 1.47, *State University at Stony Brook, New York*. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (Accessed 23 February 2012).

Sheets, H. D., 2001. Integrated Morphometrics Programs, *Canisius College, New York*. URL: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (Accessed 23 February 2012).

StatSoft Inc., 2007. STATISTICA Data Analysis Software System, Version 8.0. URL: <http://www.statsoft.com/> (Accessed 01 November 2011).

Surface Water Resources of the USSR: Hydrological Coverage. Kamchatka, 1966. Leningrad, Gidrometeoizdat. 20 [In Russian].

Vetrova, V. P., Barkalov, V. Yu., Sinelnikova, N. V., Barchenkov, A. P., 2018. On the Taxonomic Status of Kamchatka and Kuril Larches Based on the Cone Scale Morphology, *Botanicheskii Zhurnal*. 12, 1565–1587 [In Russian].

Vetrova, V. P., Oreshkova, N. V., Sinelnikova, N. V., 2016. Differentiation of *Larix cajanderi* (Pinaceae) Popu-

lations by Cone Scales Morphology and DNA-markers in the East of the Range, *Botanicheskii Zhurnal*. 101 (9), 993–1007 [In Russian].

Vetrova, V. P., Sinelnikova, N. V., Barchenkov, A. P., 2018. Variability and Differentiation of *Larix cajanderi*, *L. dahurica* and *L. sibirica* by the Shape of Cone Scales, *Turczaninowia*. 21 (2), 86–100 [In Russian].

Yurtsev, B. A., 1966. Hypo-Arctic Botanical and Geographical Belt and the Origin of Its Flora. *Komarovskiyе Chteniya*. Leningrad, Nauka. 19 [In Russian].

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., Fink, W. L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer. New York, Elsevier Academic Press.

Zhivotovskiy, L. A., 1991. Populational Biometrics. Moscow, Nauka [In Russian].