

ПОЛИМОРФИЗМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЕЛЕЙ ПОДРОДА *PICEA* (*PINACEAE*) В ВОСТОЧНЫХ РАЙОНАХ ОБИТАНИЯ

О.Н. Потемкин¹, А.В. Рудиковский², О.В. Потемкина¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: 1964o@mail.ru

²Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
66403, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, e-mail: prod@sifibr.irk.ru

Подрод *Picea* на материковой части Азиатской России представлен двумя близкими видами: елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и елью корейской (*P. koraiensis* Nakai). В силу морфологического сходства между ними и неопределенностью границ ареала для ели корейской на территории Дальнего Востока России видовой статус последней у ряда исследователей вызывает сомнение. Рассмотрен полиморфизм основных морфологических характеристик, на основании которых произрастающие в дальневосточных регионах ели подрода *Picea* определялись как ель корейская. Предполагается отсутствие ели корейской на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: подрод *Picea*, *Picea obovata*, *P. koraiensis*, популяция, изменчивость.

POLYMORPHISM OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SUBGENUS *PICEA* (*PINACEAE*) IN THE EASTERN REGIONS OF HABITATION

O.N. Potemkin¹, A.V. Rudikovskiy², O.V. Potemkina¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: 1964o@mail.ru

²Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS,
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132, e-mail: prod@sifibr.irk.ru

On the mainland of Asian Russia the subgenus *Picea* is represented by two closely related species: *P. obovata* and *P. koraiensis*. Due to morphological similarity between them and uncertainty of the area limits of *P. koraiensis* in the Russian Far East, some researchers doubt its species independence. The paper deals with polymorphism of the main morphological characteristics on the base of which spruces of the subgenus *Picea* growing in the Russian Far Eastern regions are identified as *P. koraiensis*. Assumptions of their species independence have been made.

Key words: subgenus *Picea*, *Picea obovata*, *P. koraiensis*, population, polymorphism.

ВВЕДЕНИЕ

На материковой части Азиатской России среди елей можно выделить два абсолютно различающихся морфологических типа, которые по последним таксономическим разработкам, касающимся рода *Picea* A. Dietr, соответствуют рангам подрода – подрод *Picea* и подрод *Casicta* (Liu, 1982; Alden, 1987; Schmidt, 1989, 1991). Последний подрод представлен елью аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Из подрода *Picea* – это ели сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и корейская (*P. koraiensis* Nakai). При этом ель сибирская занимает практически всю территорию Сибири и Дальнего Востока, распространена во всех областях и природных зонах, ель корейская, по мнению ряда исследователей, произрастает лишь в некоторых дальневосточных регионах.

До настоящего времени остается открытым вопрос о видовом статусе ели корейской. Одни исследователи признают ее видовую самостоятельность (Бобров, 1971, 1978; Кабанов, 1977; Соколов и др., 1977; Усенко, 1984; Усов, 1987), другие – считают выделение ели корейской как самостоятельный вид не совсем обоснованным и рассматривают последнюю в качестве разновидности ели сибирской (Васильев, Уханов, 1949; Орлов, 1955; Колесников, 1956; Воробьев, 1968; Коропачинский, Встовская, 2002; Rehder, 1949).

Ель корейская в качестве самостоятельного вида была описана Такиношином Накай в 1919 г. из округа Мусанг как эндемик Северной Кореи (Nakai, 1919). В более поздней работе он подтвердил эти данные (Nakai, 1952). Благодаря определителю растений Даль-

невосточного края (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931) и Флоре СССР (Комаров, 1934) *Picea koraiensis* покинула пределы Кореи и начала распространяться по Дальнему Востоку России как самостоятельный вид подрода *Picea*. Считается, что в южной части Хабаровского края ель сибирская замещается елью корейской. Граница между этими двумя видами достоверно не установлена вследствие их морфологической и экологической близости и наличия переходных форм. В результате этого северная граница распространения ели корейской определена различными авторами неодинаково (Соловьев, 1958; Куренцова, 1968; и др.). Д.П. Воробьев (1968) показывает границу между этими видами в южной части Хабаровского края, в бассейне рек Хор и Самарга. Н.В. Усенко (1984) ограничивает распространение ели корейской 49° с.ш., но в большинстве работ присутствие *P. koraiensis* указывается гораздо севернее линии, про-

веденной Д.П. Воробьевым, – в бассейне р. Тумнин (Сочава, 1945, 1946), низовьях Амура (Розенберг, 1959), в бассейне р. Урми (Манько, 1967), в северо-западных и центральных районах Амурской области (Куваев, 1964; Губанов и др., 1981; Петелин, 1984). Н.Е. Кабанов (1977) и И.Ю. Коропачинский (1989) ели сибирскую и корейскую рассматривают не как викарирующие виды, а как совместно произрастающие на всей территории Дальнего Востока России. Таким образом, в настоящее время говорить о географической определенности в отношении ели корейской на территории российского Дальнего Востока, на наш взгляд, не имеет смысла.

Цель исследований – установить морфологические особенности, на основании которых ели подрода *Picea*, произрастающие на территории Дальнего Востока России, можно охарактеризовать как самостоятельный вид – ель корейскую.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения полиморфизма морфологических характеристик и сопоставления структуры популяций ели сибирской в различных регионах ее обитания сравнивалась изменчивость основных признаков, положенных в основу определительных ключей видов рода *Picea*. Для выявления морфологической индивидуальности дальневосточных популяций изменчивость последних сопоставляется с изменчивостью признаков в центре ареала и на северном пределе распространения вида. Изучены популяции подрода *Picea* в различных природных зонах и экологически контрастных местах обитания (рис. 1). Эколого-географические характеристики мест произрастания популяций ели приведены в табл. 1. В работе использованы метрические и качественные признаки. Метрические признаки следующие: *A* – длина хвои; *B* – ширина хвои; *C* – высота хвои на поперечном срезе; *L* – длина женской шишки; *K* – ширина семенной чешуи; *N* – ширина семенной чешуи при окончании крыла семени; *S* – ширина крыла семени; *M* – высота крыла семени; *T* – высота семенной чешуи, *O* – рас-

стояние от окончания крыла семени до окончания семенной чешуи в мм (оттянутость верхнего края семенной чешуи). Для характеристики уплощенности хвои использован коэффициент *C/B*, определяемый как отношение высоты хвои на поперечном срезе к ее ширине. Схема измерения хвои и семенной чешуи показана на рис. 2. Уровни изменчивости признаков определялись по шкале, предложенной С.А. Мамаевым (1972), где до 6 % уровень изменчивости определяется как очень низкий, от 6 до 12 % – низкий, от 12 до 18 % – средний, до 24 % – высокий и далее очень высокий.

Признак “опушение молодых однолетних побегов” является определяющей качественной характеристикой при диагностике большинства видов елей (Комаров, 1934; Строгий, 1934; Воробьев, 1968; Бобров, 1978; Ворошилов, 1982; Усенко, 1984; Крюссман, 1986; Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002; Потемкин, 2005; Elwes, Henry, 1906; Lacasagne, 1934; Lindquist, 1948; Schmidt, 1989, 1991). Оценка изменчивости опушения однолетних побегов проводилась по известным методикам Б. Линдквиста (Lindquist, 1948) и Е. Андерсона (Andersson, 1949) и усовершенствованным разработкам метода балльной оценки Г.Н. Зайцева (1983) при использовании пятибалльной шкалы. Нами приняты следующие градации в опушении однолетних побегов:



Рис. 1. Места сбора образцов.

Опушение	Балл
Полное отсутствие опушения	– 0
Единичное (отдельные редкие волоски)	– 1
Слабое (редкие волоски по всей поверхности побега)	– 2
Густое (опушение до 50 % площади побега)	– 3
Очень густое (опушение 50–100 % площади побега)	– 4

Следует отметить, что сплошного (шерстистого) опушения, при котором единица площади побега

Эколого-географические характеристики популяций ели

Популяция	Координаты в град. с.ш.–в.д.	Место обитания; рельеф	Тип леса, состав
<i>Северные районы обитания</i>			
E ₁	65.80–88.00	Красноярский край, окр. г. Туруханск; ровный	Лиственничник мохово-болотный, 7ЛЗЕ+Б
E ₂	68.45–112.80	Республика Саха (Якутия), Оленекский район, окр. пос. Оленек, правый берег р. Оленек; ровный	Голубично-мохово-лишайниковое лиственничное редколесье, 8Л2Е
E ₃	66.90–123.30	Республика Саха (Якутия), Жиганский район, правый берег р. Лена, 25 км ниже г. Жиганск; ровный	Лиственничник голубично-лишайниковый, 7ЛЗЕ+Б
E ₄	67.65–133.30	Республика Саха (Якутия), Верхоянский район, правый берег р. Яна, 20 км ниже г. Верхоянск; ровный	Лиственничник мохово-болотный, 8Л2Е+Б
<i>Центр ареала</i>			
E ₅	50.10–87.60	Республика Алтай, Кош-Агачский район, 60 км юго-восточнее пос. Курай, предгорье Северо-Чуйского хребта, левый берег р. Актуру; юго-восточный склон 30°	Ельник горный, каменистый, разнотравный, 7ЕЗЛ+Б
E ₆	56.50–85.00	Томская область, окр. г. Томск; ровный	Кедрово-пихтово-еловая зеленомошная тайга, 4Е2К4П+Б+Ос
E ₇	54.80–99.00	Иркутская область, окр. г. Нижнеудинск; северо-восточный склон 10°	Ельник болотно-разнотравный, 10Е+Б
E ₈	56.21–113.53	Республика Бурятия, Северо-Байкальский район, правый берег р. Муякан, окрестности г. Северомуйск, Муяканский хребет; северо-восточный склон 35°	Лиственничник голубично-багульниковый, 7ЛЗЕ
<i>Восточные районы обитания</i>			
E ₉	48.52–140.14	Хабаровский край, Советский район, окр. пос. Коппи; ровный	Ельник зеленомошный, 8Е2П+Б+Ос+Кл
E ₁₀	44.90–131.53	Приморский край, Пограничный район, хр. Пограничный; юго-восточный склон 40°	Ельник зеленомошно-разнотравный, 7ЕЗП+Б+Кл+Яс+Л
E ₁₁	44.48–134.09	Приморский край, Дальнегорский район, окр. пос. Уборка, предгорья хр. Сихотэ-Алинь; западный склон 15°	Ельник зеленомошный, 10Е+П+К+Б+Кл
E ₁₂	43.90–133.20	Приморский край, Анучинский район, окр. пос. Муравейка, предгорья хр. Восточный Синий; незначительный южный склон 7°	Ельник зеленомошный, 8Е2П+Б+Кл+Л
E ₁₃	43.25–132.51	Приморский край, Партизанский район, 30 км на юг от г. Партизанск; ровный	Ельник папоротниково-разнотравный, 6ЕЗК1П+Л+Яс+Б+Кл

была бы покрыта абсолютно полностью, подобно опущению однолетних побегов берез (Данченко, 1972; Шемберг, 1986), у елей, как правило, не встречается. Поэтому под максимальным проявлением признака мы принимали опущение, присутствующее на 60–70 % квадратного миллиметра площади побега. В редком случае процент опущения достигал значения 80–85. Покрытие единицы площади оценивалось в трех различных точках побега. Как заключение принимался средний результат.

Для оценки изменчивости в каждой из популяций ели использовали не менее чем 30 случайно выбранных плодоносящих и нормально развитых деревьев примерно одного возраста. С каждого дерева собирали по пять веточек с неповрежденными побегами текущего года и закладывали в гербарий. Полученный таким образом материал значительно перекрывает то необходимое число экземпляров, которое достаточно для анализа полиморфизма в большинстве случаев. Однако в популяциях с высокой степенью изменчивости большое количество данных

позволяет более надежно оценить индивидуальную дисперсию признаков (Мамаев, 1972; Глотов, 1983; Шемберг, 1986).

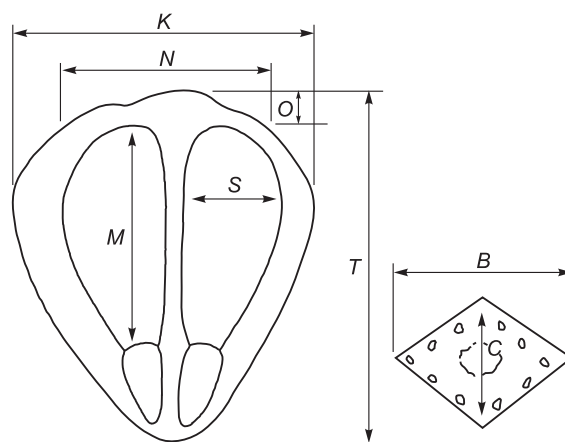


Рис. 2. Метрические признаки, используемые в диагностике елей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение полиморфизма в пределах ареала позволяет судить о некоторых тенденциях в направленности изменчивости основных морфологических характеристик в подроде *Picea* в Сибири и на Дальнем Востоке России. Метрические показатели большинства изученных признаков в центре ареала подрода и в восточных районах совпадают на 80–100 % (рис. 3). Исключение составляют высота хвои на поперечном срезе (признак С), отношение высоты хвои на поперечном срезе ее ширине (признак С/В) и оттянутость верхнего края семенной чешуи (признак О). Средние значения первого признака составляют от 1.0 до 0.9 мм, что характеризует хвою в восточных

районах как более плоскую. Расстояние от окончания крыла семени до верхнего края семенной чешуи по направлению от центра ареала в восточные районы обитания подрода увеличивается от 1.99 до 2.24 мм. Соответственно в данном направлении увеличивается и высота семенной чешуи от 13.20 до 14.04 мм. При этом уровень полиморфизма метрических признаков в центре ареала имеет в основном средние и высокие показатели (табл. 2).

Значительно уменьшаются параметры признаков в северных районах. Это характерно и для вегетативных органов и особенно для генеративных. Так, на северном пределе распространения у ели короче хвоя

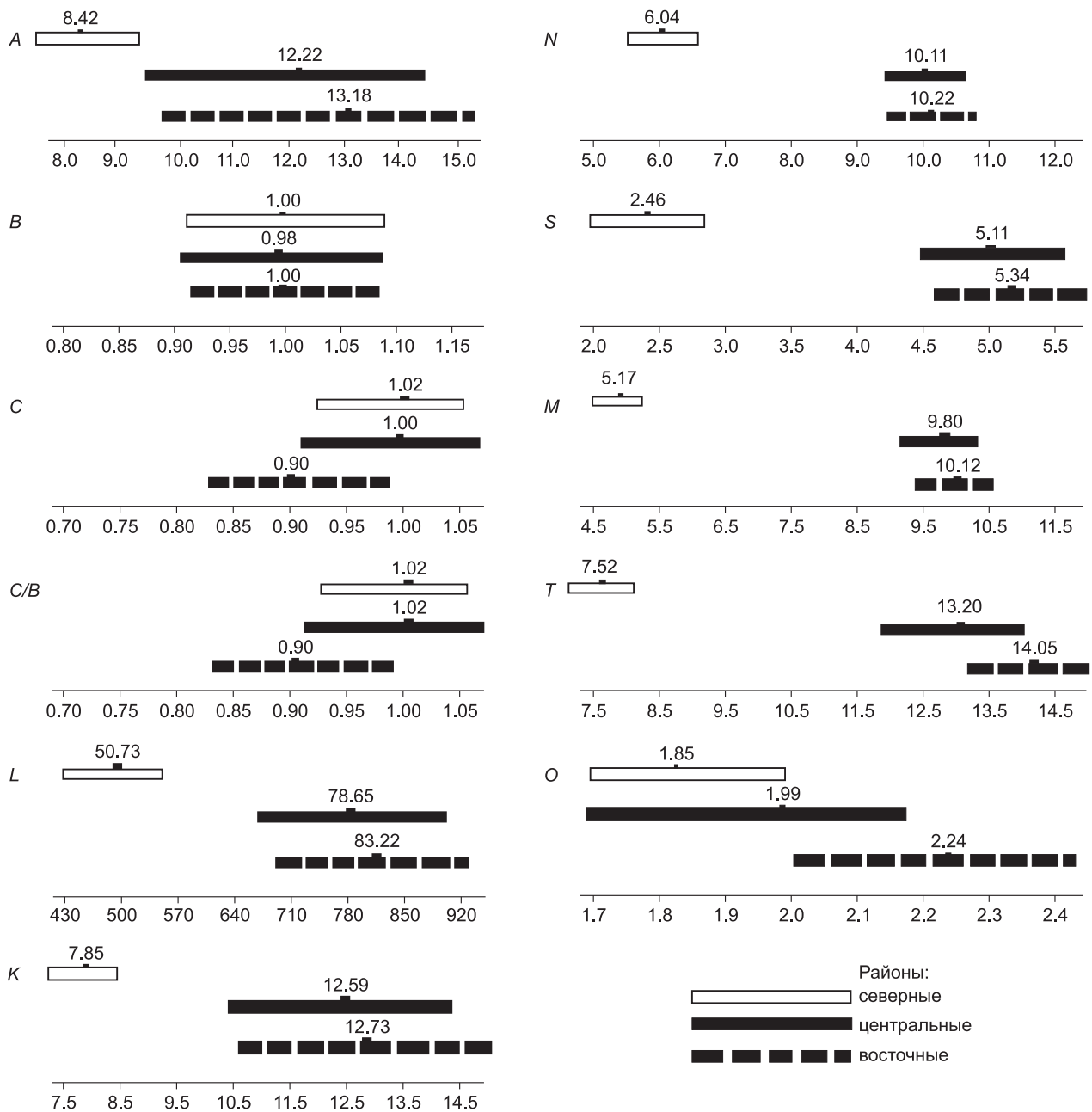


Рис. 3. Полиморфизм морфологических признаков елей подрода *Picea* в различных частях ареала.

Средние значения и коэффициенты вариации морфологических признаков ели в северных районах обитания, в центре ареала и восточных районах

Признак	Северные районы		Центр ареала		Восточные районы	
	\bar{x}/lim	C, %	\bar{x}/lim	C, %	\bar{x}/lim	C, %
Длина хвои, мм	8.44	7.18	12.22	20.1	13.18	18.4
	7.0–9.34		9.5–14.7		9.6–15.2	
Ширина хвои, мм	1.00	8.83	0.98	14.22	1.00	17.81
	0.93–1.06		0.90–1.06		0.91–1.06	
Высота хвои на поперечном срезе, мм	1.02	6.23	1.00	11.45	0.90	17.44
	0.93–1.08		0.90–1.07		0.83–1.00	
Отношение высоты хвои к ее ширине	1.02	8.56	1.02	13.88	0.90	15.24
	0.93–1.08		0.91–1.09		0.84–0.99	
Длина женской шишки, мм	50.73	9.88	78.65	21.14	83.22	19.65
	43.0–56.7		67.0–91.2		68.4–93.4	
Ширина семенной чешуи, мм	7.85	8.34	12.59	13.22	12.73	14.65
	7.40–8.46		10.53–14.20		10.68–14.78	
Ширина семенной чешуи при окончании крыла семени, мм	6.04	6.83	10.11	11.57	10.22	10.64
	5.62–6.56		9.53–10.78		9.58–10.84	
Ширина крыла семени, мм	2.46	5.62	5.11	10.88	5.34	13.21
	2.00–2.86		4.55–5.62		4.65–5.78	
Высота крыла семени, мм	5.17	6.12	9.80	8.35	10.12	11.54
	4.63–5.33		9.34–10.22		9.52–10.48	
Высота семенной чешуи, мм	7.52	7.54	13.20	14.22	14.05	10.18
	7.34–7.80		12.07–14.02		13.10–15.02	
Расстояние от окончания крыла семени до окончания семенной чешуи, мм	1.84	6.16	1.99	11.74	2.24	13.27
	1.72–2.10		1.70–2.19		2.03–2.46	

Примечание. \bar{x} – средние значения; C – изменчивость; lim – пределы изменчивости.

(признак A), мельче шишка и ее структуры (признаки L, K, N, S, M, T). Незначительно изменяются лишь параметры хвои на поперечном срезе, а высота хвои на поперечном срезе (и отношение высоты хвои к ее ширине), как и в центре ареала, близка к единице (см. рис. 3). Уменьшение метрических характеристик закономерное как для елей (Воропанов, 1950; Цепляев, 1961), так и для других групп древесных растений (Дылис, 1961; Махнев, 1970, 1971, 1987; Мамаев, 1972; Правдин, 1975; Абаимов, Коропачинский, 1984; Шемберг, 1986, 1993; Усов, 1987). При этом одним из лимитирующих факторов развития особей выступают климатические показатели северных регионов, в частности снижение годовой суммы положительных температур и связанное с этим уменьшение вегетационного периода.

Уровень изменчивости всех метрических признаков уменьшается в северных районах. В большинстве случаев полиморфизм в центре ареала и в восточных районах обитания ели в 2 раза и более выше, чем в северных популяциях (см. табл. 2).

Признак “опушение молодых побегов” для елей подрода *Picea* на материковой части Дальнего Востока России имеет особое диагностическое значение.

Именно он стал наиболее значимым при выделении *Picea koraiensis*. из *P. obovata* (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Комаров, 1934). По В.Л. Комарову, для первого вида характерны гладкие молодые побеги, у второго однолетние побеги опушены. И хотя этот признак фигурирует во всех определительных ключах для ели корейской в качестве самого информативного, в настоящее время нам известна лишь одна работа (Усов, 1987), где наряду с другими морфологическими признаками этого вида рассматривается и полиморфизм в опушении молодых побегов.

Анализ изменчивости опушения молодых побегов дальневосточной ели подрода *Picea* показал, что во всех изученных местах распространения ели корейской изменчивость данного признака достаточно велика и имеются все варианты его проявления – от полного отсутствия до густого и очень густого опушения молодых побегов (рис. 4). Особи с неопушенными молодыми побегами преобладают в популяции из самой южной точки сбора образцов (E₁₃). Здесь их доля достигает 50 %. При продвижении к северу Приморского края отмечается постепенное увеличение в составе популяций числа деревьев с опушенными и густо опушенными молодыми побегами (рис. 5).

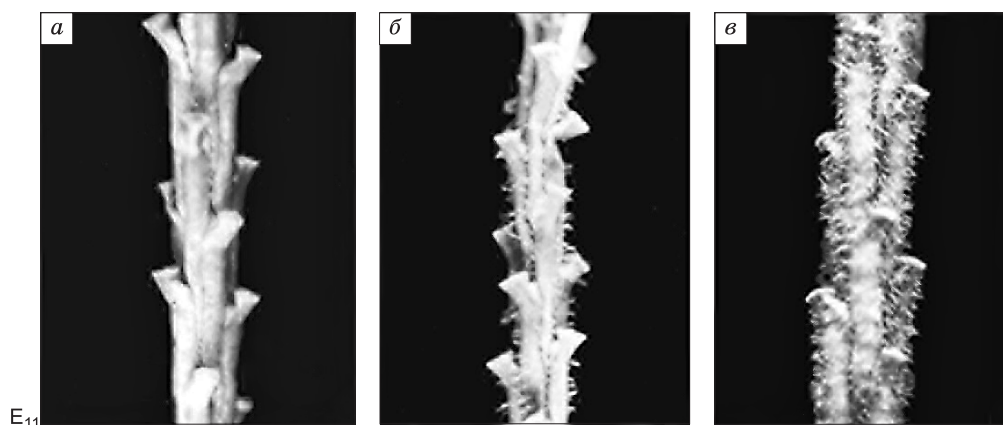


Рис. 4. Индивидуальное опушение молодых побегов ели в популяции E₁₁ (a–в).

Максимальная степень опушения в восточных популяциях подрода *Picea* наблюдается в окрестностях пос. Коппи (E₉), где однолетние побеги большинства елей опушены. Полученные данные соответствуют изменчивости признака в центре ареала подрода (популяции E₆, E₇), где присутствует весь спектр проявления признака (табл. 3).

Несколько обособленно от общей направленности в межпопуляционной изменчивости признака в изучаемом регионе стоит популяция E₁₀. Здесь также высок процент особей с густым и очень густым опушением молодых побегов, хотя эта популяция расположена гораздо южнее, чем E₉. Можно предположить, что в этом случае проявляется зависимость между приуроченностью ели восточной части ареала к горным местам произрастания и опушением однолетних побегов. Подобная картина наблюдалась и в центре ареала подрода (популяции E₅, E₈), где у особей, произрастающих в горах, были опушены молодые побеги независимо от широты месторасположе-

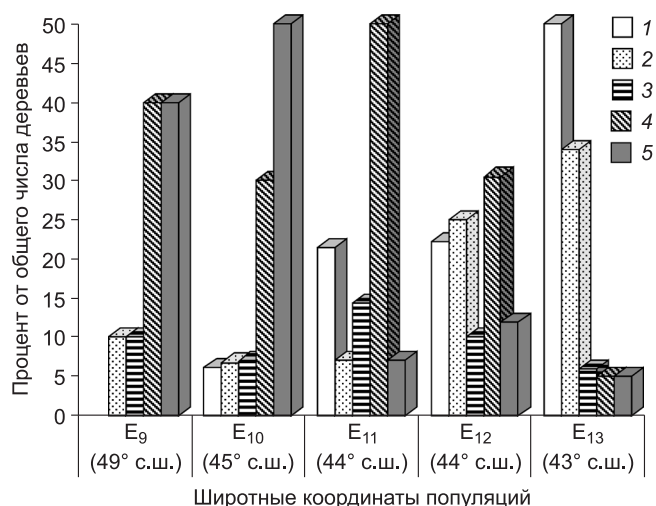


Рис. 5. Распределение особей по степени опушения побега в восточной части ареала подрода *Picea*:

1 – побеги не опушены; 2–5 – опушение: 2 – единичное, 3 – слабое, 4 – густое, 5 – очень густое.

ния популяции (см. табл. 3). Ели, произрастающие на северном пределе распространения вида, как правило, имеют опушенные и густоопушенные молодые побеги (Потемкин, 2005).

Таким образом, можно сделать заключение о значительном полиморфизме рассматриваемого признака как внутри отдельных популяций, так и в пределах всего ареала ели подрода *Picea* на Дальнем Востоке России. В связи с утверждением, что ель сибирская “имеет побеги, густо покрытые короткими рыжеватыми волосками” (Соколов, 1949; Станков, Талиев, 1957; Крюсман, 1986) или “молодые побеги гладкие” для ели корейской (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Комаров, 1934; Соколов, 1949; Бобров, 1978; Ворошилов, 1982) – не совсем точно отражает природную картину в закономерностях проявления признака внутри подрода.

Таблица 3

Изменчивость опушения молодых побегов елей подрода *Piceae* в различных частях ареала

Популяция	Индекс опушения, % от общего числа деревьев				
	0*	1	2	3	4
<i>Северные районы обитания</i>					
E ₁	–	–	–	22.7	77.3
E ₂	–	–	–	37.0	63.0
E ₃	–	–	8.6	8.6	82.6
E ₄	–	–	–	24.0	76.0
<i>Центр ареала</i>					
E ₅	–	–	9.5	37.5	53.0
E ₆	26.0	21.7	30.4	10.0	12.0
E ₇	23.0	23.0	8.5	30.1	15.4
E ₈	–	–	37.5	18.8	43.7
<i>Восточные районы обитания</i>					
E ₉	–	10.0	10.0	40.0	40.0
E ₁₀	6.2	6.8	7.0	30.0	50.0
E ₁₁	21.4	7.1	14.4	50.0	7.1
E ₁₂	22.5	25.0	10.0	30.5	12.0
E ₁₃	50.0	34.0	6.0	5.0	5.0

* 0–4 – градация опушения однолетних побегов в баллах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции ели подрода *Picea*, произрастающие на восточной границе ареала, морфологически сходны с популяциями, произрастающими в центральных районах. В работе Т.В. Карпюк с коллегами (2005) отмечено, что кариотип ели корейской во многом сходен с кариотипом ели сибирской. В.В. Потенко (2004) пишет, что ель корейская в Азиатской России генетически не отличается от ели сибирской. Так, ели подрода *Picea*, произрастающие на изученной терри-

тории, не имеют характерных для самостоятельных видов определенной географической приуроченности и морфологической индивидуальности. Таким образом, представление этих елей как ель корейская на сегодняшний день не совсем обосновано, по крайней мере для Дальнего Востока России.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-04-00793а.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю.** Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск, 1984. 121 с.
- Бобров Е.Г.** История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 7. С. 5–40.
- Бобров Е.Г.** Лесобразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.
- Васильев Я.Я., Уханов В.В.** Род *Picea* A. Dietr. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1949. Т. 1. С. 122–155.
- Воробьев Д.П.** Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.
- Воропанов П.В.** Ельники севера. М.; Л., 1950. 179 с.
- Ворошилов В.Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 612 с.
- Глозов Н.В.** Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Губанов И.А., Игнатов М.С., Новиков В.С., Петелин Д.А.** Сосудистые растения // Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М., 1981. С. 86–166.
- Данченко А.М.** Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 24 с.
- Дылис Н.В.** Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., 1961. 209 с.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. М., 1983. 256 с.
- Кабанов Н.Е.** Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М., 1977. 173 с.
- Карпюк Т.В., Владимирова О.С., Муратова Е.Н.** Кариологический анализ ели корейской // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2005. № 4. С. 67–77.
- Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. бот. 1956. Т. 2(4). 262 с.
- Комаров В.Л.** Род *Picea* A. Dietr // Флора СССР. Т. 1 / Под ред. В.Л. Комарова. Л., 1934. С. 142.
- Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н.** Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1931. Т. 1. 622 с.
- Коропачинский И.Ю.** Род *Picea* A. Dietr. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л., 1989. С. 9.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Крюссман Г.** Хвойные породы. М., 1986. 255 с.
- Куваев В.Б.** Ботанико-географический профиль через левобережье Амура в Южную Якутию // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 4. С. 511–522.
- Куренцова Г.Э.** Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Манько Ю.И.** Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., 1967. 244 с.
- Махнев А.К.** Закономерности географической изменчивости вегетативных органов берез // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. Свердловск, 1970. Вып. 75. С. 28–36.
- Махнев А.К.** Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. Свердловск, 1971. Вып. 82. С. 30–79.
- Махнев А.К.** Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М., 1987. 128 с.
- Орлов А.Я.** Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М., 1955. 208 с.
- Петелин Д.А.** Темнохвойные леса центрального участка Байкало-Амурской магистрали (на примере ельников восточной части хребта Тукурингра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 17 с.
- Потемкин О.Н.** Использование признака опушение молодых побегов в диагностике видов рода *Picea* A. Dietr. // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 615–624.
- Потенко В.В.** Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Владивосток, 2004. 38 с.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 176 с.
- Розенберг В.А.** Темнохвойные леса северной оконечности Сихотэ-Алиня // Сообщ. Дальневост. фил. СО АН СССР. Биология. 1959. Вып. 11. С. 17–23.
- Соколов С.Я.** Род *Picea* A. Dietr. // Деревья и кустарники СССР / Под ред. С.Я. Соколова, Б.К. Шишкина. М.; Л., 1949. Т. 1. С. 122–153.
- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А.** Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 163 с.
- Соловьев К.П.** Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск, 1958. 367 с.

- Сочава В.Б.** Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения // Сов. ботаника. 1945. Т. 13, № 1. С. 14–32.
- Сочава В.Б.** Тайга и гольцы северного Сихотэ-Алиня // Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. Каф. физической географии. 1946. Т. 49. С. 126–163.
- Станков С.С., Талиев В.И.** Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 742 с.
- Строгий А.А.** Деревья и кустарники Дальнего Востока. Хабаровск, 1934. 235 с.
- Усенко Н.В.** Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. 270 с.
- Усов В.Н.** К систематике и внутривидовой изменчивости ели корейской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 177–186.
- Шемберг М.А.** Береза каменная: систематика, география, изменчивость. Новосибирск, 1986. 175 с.
- Шемберг М.А.** Березы Сибири и Дальнего Востока (Систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 21 с.
- Цепляев В.П.** Леса СССР. М., 1961. 455 с.
- Alden V.** Taxonomy and geography of the genus *Picea* // Intern. Dendrol. Soc. Yearb. 1987. P. 85–96.
- Andersson E.** Introgressive hybridization. N.Y., 1949. 110 p.
- Elwes H.J., Henry A.** The trees of Great Britain and Ireland. Edinburgh: Privately Printed, 1906. V. 1. P. 75–92.
- Lacassagne M.** Etudes morphologique, anatomique et systematique dy genre *Picea* // Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse. Toulouse, 1934. V. 2, Pt. 3, No. 1. P. 1–292.
- Lindquist B.** The main varieties of *Picea abies* [L.] Karst. in Europe with a contribution to the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation // Acta Horti berg. 1948. V. 14, No. 7. P. 249–342.
- Liu Tang-shui.** A new proposal for the classification of the genus *Picea* // Acta Phytotax. Geobot. 1982. V. 4. P. 227–245.
- Nakai T.W.** Notulae and Plantas Japoniae et Koreae // Botan. Mag. 1919. No. 395. P. 195–216.
- Nakai T.W.** A synoptical sketch of korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1952. No. 3. P. 152.
- Rehder A.** Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y., 1949. 996 p.
- Schmidt P.A.** Beitrag zur Systematik und Evolution der Gattung *Picea* A. Dietr. // Flora. 1989. Bd. 182. S. 435–459.
- Schmidt P.A.** Beitrag zur Kennttnis der in Deutschland anbaufahigen Fichten (Gattung *Picea* A. Dietr.) // Mitt. Dtsch. Dendrol. 1991. Ges. 80. S. 7–72.