

## О ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

© 2020 г. Л. И. Милютин

Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН  
Академгородок, 50, строение 28, Красноярск, 660036 Россия

e-mail: milyutin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 31.01.2020 г.

После доработки 17.02.2020 г.

Принята к публикации 18.02.2020 г.

С целью привлечения внимания к классификации таксонов представлен краткий анализ проблем, существующих в современной систематике лесных древесных растений. Обсуждается ситуация с одновременным использованием Международной ботанической номенклатуры и схемы внутривидовых таксонов В.Н. Сукачева – Л.Ф. Правдина. Значительное внимание уделено таксонам, выделяемым в результате анализа географической изменчивости видов. Подчеркивается специфика внутривидовой систематики дендрологических объектов по сравнению с объектами других отраслей ботаники.

*Ключевые слова:* внутривидовая систематика, древесные растения, ботаническая номенклатура, географическая изменчивость

DOI: 10.31857/S0006813620050075

В многочисленных публикациях по вопросам систематики, популяционной генетики, теории эволюции и другим разделам биологии обсуждаются как общность, так и специфика внутривидовых категорий отдельных групп живых организмов (Problema..., 1958; Zavadsky, 1968; Маур, 1968; Yablokov, 1980; Grant, 1984, 1991; Alekseev et al., 1989; Altukhov, 2003; Dragavtsev, 2012 и др.). Однако только в некоторых работах (Pravdin, 1964; Skvortsov, 1974; Semerikov, 1986; Raven et al., 1990; Tsarev, 1997 и др.) предпринимались попытки отметить специфику внутривидовых категорий древесных растений.

Например, фундаментальная (хотя и в значительной степени устаревшая) сводка “Проблема вида в ботанике” (Problema..., 1958) содержала детальные материалы о специфике вида и внутривидовых вариаций в бриологии, микологии и других разделах ботаники. К сожалению, особенности объектов дендрологии не получили в этой работе соответствующего рассмотрения. Специфика популяций древесных растений не была затронута и в ходе дискуссии о виде и видообразовании, развернутой на страницах “Ботанического журнала” в 50-х годах прошлого века, а также в материалах совещания по объему вида и внутривидовой систематике (Zavadsky, 1968). Более того, в настоящее время даже учение о виде на примере древесных растений в связи с их широко распространенной межвидовой гибридизацией (Koropachinskiy, Milyutin, 2006 и др.) подвергается со-

мнению (Goroshkevich, 2015). С.Н. Горошкевич предлагает: “Пользуясь основным критерием вида, объединить все репродуктивно совместимые отдельности в один вид. Не рассматривать больше вид как основную систематическую категорию, основной продукт и основную единицу эволюционного процесса, а считать таковыми совокупность генетически совместимых видов. Ее можно было бы обозначить как род” (Goroshkevich, 2015, с. 41). Эти идеи, несмотря на всю их радикальность, далеко не новы, т.к., например, еще в первой половине прошлого века подобные предложения для видов *Larix* выдвигал немецкий дендролог Швейппенбург (Schweppenbourg, 1935).

В.Н. Сукачев неоднократно (Sukachev, 1922, 1926) указывал на необходимость выделения и изучения внутривидовых таксонов древесных растений. Он отмечал (Sukachev, 1969), что “современное лесоводство уже не может оперировать такими общими понятиями, как сосна, ель, лиственница, дуб, уже недостаточно различие таких видов, как сибирская, европейская, даурская лиственница. Необходимо познание более мелких систематических единиц в пределах вида – подвидов, экотипов, aberrаций и т.д.” (с. 121). Таким образом, В.Н. Сукачев подчеркивал важность аналитической селекции, древесных растений, дающей исходный материал для применения других методов селекции: отбора, гибридизации, индуцированного мутагенеза. Более того, В.Н. Сукачев (Sukachev, 1948) считал учение

о формовом разнообразии древесных пород одним из трех основных разделов лесоведения.

В.Н. Сукачев (Sukachev, 1934) обобщил свои представления о внутривидовых формах древесных растений в виде следующей схемы:

### I. Наследственные

#### A. Ареальные формы

1. Климатические экотипы и подвиды
2. Эдафические экотипы
3. Фитоценотические экотипы

#### B. Формы, не связанные с определенным ареалом

1. Лузусы
2. Аберрации

### II. Ненаследственные (экады)

Конечно, указанная система несколько устарела, особенно это относится к безареальным и ненаследственным формам, но современной общепризнанной системы внутривидовых вариаций древесных растений так и не появилось. В этой связи с генетических позиций заслуживает внимания предпринятая С.Н. Санниковым и И.В. Петровой (Sannikov, Petrova, 2003) попытка упорядочения иерархии внутривидовых таксонов на примере сосны обыкновенной с помощью шкалы генетических дистанций: подвиды, географические расы, географические группы популяций, локальные популяции, субпопуляции. Таким образом, предлагается ввести во внутривидовую систематику древесных растений конкретные числовые показатели генетических дистанций. Впрочем, подобные предложения высказывались и значительно раньше К.В. Крутовским с соавторами (Krutovsky et al., 1989). Однако, само определение генетических дистанций сложно и трудоемко и возможно лишь в результате исследования генетического полиморфизма вида (например, изоэнзимного или ДНК-полиморфизма).

Серьезно затрудняет исследование внутривидовой изменчивости отсутствие унифицированной общепризнанной классификации внутривидовых таксонов. Например, подвид, климатип, географическая раса — это, по сути, разные наименования одного и того же таксона. Требуют унификации и признаки, особенно морфологические, без чего, в частности, очень сложным становится составление электронных баз данных. Например, однотипный край семенной чешуи у шишек хвойных описывается как округлый, овальный, закругленный и т.д. У ели европейской свыше 50 форм. Можно привести множество других подобных примеров. В свое время, свыше 80 лет тому назад В.Н. Сукачев (Sukachev, 1934) попытался упорядочить внутривидовые таксоны древесных растений, сгруппировав их в упомянутую выше систему.

Сложную схему внутривидовых вариаций на примере сосны обыкновенной предложил Л.Ф. Правдин (Pravdin, 1964). В этой схеме у *Pinus sylvestris* описаны 5 подвидов (географических рас), а в пределах подвидов — ряд экотипов (климатических и др.) и около 100 форм. Краткий обзор дискуссионных проблем, связанных с выделением этих таксонов, в первую очередь подвидов, широко освещался в литературе (Bobrov, 1978; Sannikov and Petrova, 2003; Milyutin et al., 2010). Здесь следует отметить два обстоятельства. Во-первых, Л.Ф. Правдин, сославшись на Международный кодекс ботанической номенклатуры, практически не соблюдал рекомендации кодекса. Так, подвиды он отождествлял с географическими расами, разновидности с формами, использовал в качестве таксонов экотипы, не предусмотренные ботанической номенклатурой. Таким образом, Л.Ф. Правдин попытался совместить ботаническую номенклатуру и схему внутривидовых вариаций, предложенную В.Н. Сукачевым (Sukachev, 1934). Во-вторых, следует отметить, что, несмотря на эти и некоторые другие спорные моменты, работа Л.Ф. Правдина оказала огромное влияние на развитие исследований внутривидовой систематики древесных растений. Многие дендрологи и лесоводы в своих исследованиях сочетали как положения Международного кодекса ботанической номенклатуры, так и схемы В.Н. Сукачева и Л.Ф. Правдина.

Сложность и некоторая путаница при исследовании внутривидовой систематики древесных растений, особенно лесообразующих видов, породили попытки заменить этот термин какими-то другими эквивалентными понятиями, в частности, так называемым формовым разнообразием. У древесных растений выделено много различных форм, но при этом отобранные формы чаще всего не имеют генетического обоснования и, возможно, являются лишь ненаследственными модификациями. Подходы к выделению форм очень различаются. В одних случаях выделение форм проводится с помощью их диагностических признаков (морфологических, фенологических и др.); в других — на основе их роли в селекции (быстрорастущие, смолопродуктивные, декоративные и другие формы). Следует также отметить, что некоторые формы (чаще всего декоративные) имеют латинские названия, как этого требует ботаническая номенклатура, другие же — таких названий не имеют.

Выделение большинства форм проводится очень часто не на основе объективных общепризнанных критериев, а на основании субъективных оценок конкретного исследователя. Например, по цвету молодых женских шишек у ряда хвойных (ель, лиственница) одни исследователи выделяют 2 формы: красношишечную и зеленошишечную, другие — 3 формы, добавляя еще пе-

реходную, третьи — еще большее число форм, подразделяя красношишечную и переходную формы на более мелкие вариации.

Методической проблемой является и несовершенство определения признаков в современной систематике древесных растений: имеются факты, когда одинаковые признаки в одних случаях диагностируют вид, а в других — внутривидовые таксоны. Например, округлое окончание семенных чешуй шишек — основной морфологический признак, отличающий ель сибирскую от ели европейской, но этот же признак характеризует один из внутривидовых таксонов европейской ели. Очень затруднено диагностирование географических рас и близкородственных видов древесных растений, т.к. основными формами изоляции и в первом и во втором случае являются пространственная и экологическая изоляция. Поэтому, например, алтайская раса сибирской лиственницы некоторыми исследователями возводится в ранг вида, приморская раса лиственницы Кааяндера описывается как самостоятельный вид — лиственница охотская, до сих пор дискутируется таксономический ранг лиственницы Сукачева и т.д.

Не существует четких критериев для определения объема выборки, необходимого для репрезентативного описания структуры популяции. Чисто статистические критерии, на наш взгляд, являются недостаточными. Здесь многое зависит от конкретных задач, стоящих перед исследователем. Например, для кариологической характеристики популяции требуется один объем выборки, для селекционной инвентаризации насаждения — другой, для выявления редких генотипов — третий.

При изучении географической изменчивости возникает много терминологических неточностей. Во-первых, такие таксоны, как экотип и климатип не признаются специалистами в области систематики, да и формально не включены в Международный кодекс ботанической номенклатуры. Достаточно вспомнить острую дискуссию по этому вопросу в конце 70-х годов прошлого века между систематиком Е.Г. Бобровым и лесным селекционером Л.Ф. Правдиным. Во-вторых, во многих исследованиях отождествляются термины “климатип” и “происхождение”, что, по нашему мнению, неправильно, т.к. климатип представляет определенный лесосеменной район, а происхождение — конкретный пункт заготовки семян. Да и сам термин “происхождение” не очень удачен, т.к. в лесоведении он уже давно занят другим смысловым значением (семенное и вегетативное происхождение лесных насаждений). Были попытки использовать англоязычное слово “provenance”, что означает именно географическое происхождение, и ввести в нашу

литературу термин “провениенция”, однако это не очень благозвучное слово использовалось в основном прибалтийскими селекционерами и в отечественной терминологии не прижилось.

Вообще в исследованиях географической изменчивости древесных растений имеется много дискуссионных вопросов. Эти исследования являются важным разделом лесной селекции и служат основой для массового отбора (отбора по происхождению), причем наследственный характер географической изменчивости многократно подтверждался в различных экспериментах (географические культуры, прививочные плантации и др.) В то же время генетические исследования популяций древесных растений минимизируют долю этой изменчивости до нескольких процентов от общей изменчивости, а преобладающую долю (90% и более) составляет изменчивость внутривидовая. Более того, во многих генетических исследованиях географически отдаленные популяции оказываются более сходными по генетической структуре, чем близко расположенные. Этот феномен по-разному объясняется различными исследователями (влияние стабилизирующего отбора, воздействие дрейфа генов), однако, по нашему мнению, такие факторы эффективно могут действовать лишь в популяциях видов с небольшими ареалами. Трудно представить, например, что эти факторы играют большую роль в популяциях сибирской лиственницы, расположенных на пространствах от Норильска до Тувы и Казахстана и от Западной Сибири до Монголии и Забайкалья. Возможно, малая доля географической изменчивости в общей составляющей генетической изменчивости объясняется другими причинами, например, следующей. Географические различия популяций древесных растений в основном проявляются в параметрах роста, фенологии и других особенностях, которые обычно контролируются не отдельными генами, а полигенными системами, не выявляемыми при анализе генетического полиморфизма. А внутривидовый полиморфизм, т.е. генотипическая структура популяции в значительной степени обусловлен различиями отдельных генотипов по качественным альтернативным признакам, которые контролируются отдельными генами и хорошо проявляются при анализе генетического полиморфизма. Приведенное предположение, конечно, может быть лишь одной из гипотез, а в общем следует признать, что на данном этапе исследований генетический и фенотипический полиморфизм древесных растений изучаются как бы независимо друг от друга, что, конечно, не идет на пользу генетико-селекционным и дендрологическим исследованиям.

При изучении географической изменчивости древесных растений очень часто по небольшому числу популяций характеризуют климатип, хотя в

данном случае следует изучать не просто географическую, а эколого-географическую изменчивость. Различия отдельных локальных популяций в пределах климатипа могут перекрывать географическую дифференциацию. Недооценивается, на наш взгляд, значение высотной поясности, которая у некоторых видов, например, у пихты сибирской, может оказывать большее влияние на дифференциацию популяций, чем географические расстояния (Larionova et al., 2007 и др.). Наличие высотных рас (Grant, 1991) отмечается у многих североамериканских видов древесных растений. У некоторых видов, например, ели сибирской, которая является интразональным видом, приоритетную роль вообще играют не географические различия популяций, а локальные экологические особенности их расположения (Kravchenko et al., 2009).

В 2011 г. международный кодекс ботанической номенклатуры получил новое уточненное название: Международный кодекс номенклатуры водорослей, грибов и растений. Высказывается мнение (Geltman, Sokolova, 2013) о том, что это уточнение, как и ряд других факторов, отражает тенденцию к созданию единой номенклатуры всех живых организмов, в том числе и зоологических объектов, универсального “Биокодекса”. Соглашаясь с этим очевидным фактом, можно отметить, что одновременно наблюдается и противоположная тенденция. Развитие конкретных направлений в биологии и потребности практики требуют выявления специфики конкретных биологических объектов. И не случайно экологи, лесоводы, генетики, исходя из задач своих исследований, используют названия внутривидовых вариаций, не входящие в современную ботаническую номенклатуру.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта Института леса им. В.Н. Сукачева № 0356-2017-0741.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alekseev et al.] Алексеев Е.Б., Губанов И.А., Тихомиров В.Н. 1989. Ботаническая номенклатура. М. 167 с.
- [Altukhov] Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М. 431 с.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л. 189 с.
- [Dragavtsev] Драгавцев В.А. 2012. Уроки эволюции генетики растений. — Биосфера. 4 (2): 245–256.
- [Geltman, Sokolova]. Гельтман Д.В., Соколова И.В. 2013. Ботаническая номенклатура: специфика и современные тенденции развития. — Тр. Зоологического ин-та РАН. Приложение № 2. С. 230–237.
- [Goroshkevich] Горошкевич С.Н. 2015. Уровни организации генетического разнообразия (на примере лесных древесных растений). — Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири (мат-лы 4-го Межд. совещания). Барнаул. С. 49–52.
- [Grant] Грант В. 1984. Видообразование у растений. М. 528 с.
- [Grant] Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М. 486 с.
- [Koropachinskiy, Milyutin] Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. 2006. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск. 223 с.
- [Kravchenko et al.] Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Милютин Л.И. 2009. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири. Внутривидовое разнообразие и дифференциация популяций. — Генетика. 44 (1): 35–43.
- [Krutovsky et al.] Крутовский К.В., Алтухов Ю.П., Милютин Л.И., Кузнецова Г.В., Ирошников А.И., Воробьев В.Н., Воробьева Н.А. 1989. Генетическая изменчивость сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 4. Генетическое разнообразие и уровень генетической дифференциации между популяциями. — Генетика. 26 (11): 2009–2031.
- Larionova A.Ya., Ekart A.K., Kravchenko A.N. 2007. Genetic Diversity and Population Structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia, Russia. — Eurasian Journal of Forest Research. 10 (2): 185–192.
- [Mayr] Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М. 597 с.
- [Milyutin et al.] Милютин Л.И., Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А., Новикова Т.Н. 2010. О внутривидовой систематике *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — Бот. журн. 95 (12): 1755–1762.
- [Pravdin] Правдин Л.Ф. 1964. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М. 190 с.
- [Problema...] Проблема вида в ботанике. 1958. М.-Л. 317 с.
- [Raven et al.] Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. 1990. Современная ботаника. Т. 2. М. 344 с.
- [Sannikov, Petrova]. Санников С.Н., Петрова И.В. 2003. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург. 247 с.
- Schweppenburg H.G. 1935. Zur Systematik der Gattung *Larix*. — Mitt. dtsch. dendrol. ges. 47: 1–7.
- [Semerikov] Семериков Л.Ф. 1986. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М. 140 с.
- [Skvortsov] Скворцов А.К. 1974. Внутривидовые единицы в ботанической систематике. — Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. УНЦ АН СССР. Свердловск. С. 46–50.
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1922. Очередные задачи русской дендрологии. — Тр. Всерос. лесной конф. М. С. 46–58.
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1926. Акклиматизация и дендрологическое изучение древесных пород как задача лесного опытного дела. — Тр. по лесному опытному делу. Л. Вып. 3. С. 114–123.

- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1934. Дендрология с основами лесной геоботаники. М. 614 с.
- [Sukachev]. Сукачев В.Н. 1948. Современное состояние и задачи советского лесоведения. — Тр. ин-та леса АН СССР. Т. 2. С. 7–13.
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1969. К методике преподавания курса дендрологии. — Проблемы геоботаники и биологии древесных растений. — Научные труды ЛТА им. С.М. Кирова. 38: 120–131.
- [Tsarev] Царев А.П. 1997. Экологические особенности лесных древесных пород. Петрозаводск. 61 с.
- [Yablokov] Яблоков А.В. 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М. 136 с.
- [Zavadsky] Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л. 396 с.

## ABOUT INTRASPECIFIC TAXONOMY OF WOODY PLANTS

L. I. Milyutin

V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of RAS  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russia  
e-mail: milyutin@ksc.krasn.ru

A brief overview of existing problems in the modern intraspecific taxonomy of forest woody plants is made in order to draw attention to the classification of this group of plants. The situation with a simultaneous use of the International Code of Botanical Nomenclature and the scheme of intraspecific taxa of V.N. Sukachev — L.F. Pravdin is discussed. A considerable attention is paid to taxa of geographical variability of forest-forming species. The specificity of intraspecific taxonomy of dendrological objects in comparison with objects of other branches of botany is emphasized.

*Keywords:* intraspecific taxonomy, woody plants, botanical nomenclature, geographical variability

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was performed as a part of the basic project of the V.N. Sukachev Institute of Forest № 0356–2017–0741.

### REFERENCES

- Alexeev E.B., Gubanov I.A., Tikhomirov V.N. 1989. Botanicheskaya nomenklatura. [Botanical nomenclature]. Moscow. 167 p. (In Russ.).
- Altukhov Yu.P. 2003. Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh [Genetic Processes in Populations]. Moscow. 431 p. (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1978. Lesoobpazuyushchie khvoynnye SSSR [Forest-forming conifers USSR]. Leningrad. 189 p. (In Russ.).
- Dragavtsev V.A. 2012. Lessons from the evolution of plant genetics. — Biosfera. 4 (2): 245–256 (In Russ.).
- Geltman D.V., Sokolova N.V. 2013. Botanical nomenclature: specifics and modern tendencies of development. — Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. Appendix 2. P. 230–237 (In Russ.).
- Goroshkevich S.N. 2015. The levels of genetic diversity organization (case of forest woody plants). — Conservation of forest genetic resources in Siberia. (Proceedings of the 4-th international conference). Barnaul. P. 40–42 (In Russ.).
- Grant V. 1984. Plant Speciation. Moscow. 528 p.
- Grant V. 1991. The evolutionary process. Moscow. 486 p.
- Kravchenko A.N., Larionova A.Ya., Milyutin L.I. 2009. Genetic polymorphism Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the Middle Siberia Intraspecific diversity and differentiation of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.). — Genetics. 44 (1): 35–43 (In Russ.).
- Koropachinskiy I.Yu., Milyutin L.I. 2006. Estestvennaya gibrizatsiya drevesnykh rastenii [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk. 223 p.
- Krutovsky K.V., Politov D.V., Altukhov Yu.P., Milyutin L.I., Kuznetsova G.V., Iroshnikov A.I., Vorob'eva V.N., Vorob'eva N.A. 1989. Genetic variability of stone pine *Pinus sibirica* Du Tour. Report 4. Genetic diversity and the degree of genetic differentiation between populations. — Genetics. 26 (11): 2009–2031 (In Russ.).
- Larionova A.Ya., Ekart A.K., Kravchenko A.N. 2007. Genetic Diversity and Population Structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia, Russia. — Eurasian Journal of Forest Research. 10 (2): 185–192.
- Mayr E. 1968. Animal Species and Evolution. Moscow. 597 p.
- Milyutin L.I., Kuzmin S.R., Kuzmina N.A., Novikova T.N. 2010. About the intraspecific systematics of *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — Botanicheskii zhurnal. 95 (12): 1755–1762 (In Russ.).
- Pravdin L.F. 1964. Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya [Scots pine. The variability, intraspecific systematic and breeding]. Moscow. 190 p. (In Russ.).
- Problema vida v botanike [A problem of the species in botany]. 1958. Moscow; Leningrad. 317 p. (In Russ.).
- Raven P., Evert R., Aikhorn S. 1990. Modern botany. Vol. 2. Moscow. 344 p. (In Russ.).
- Sannikov S.N., Petrova I.V. 2003. Differentsiatsiya populyatsii sosny obyknovennoi. [Differentiation of Scots pine populations]. Ekaterinburg. 247 p. (In Russ.).
- Schweppenburger H.G. 1935. Zur Systematik der Gattung *Larix*. — Mitt. dtsh. dendrol. ges. 47: 1–7.

- Semerikov L.F. 1986. Populyatsionnaya struktura drevesnykh rastenii (na primere vidov duba evropeiskoi chasti SSSR i Kavkaza) [Structure of woody plants populations (for example of oak species in European part USSR and Caucasus)]. Moscow. 140 p. (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 1974. Vnutrividovye edinitsy v botanicheskoi sistematike. — Teoreticheskie osnovy vnutrividovoi izmenchivosti i struktura populyatsij khvojnykh porod [Intraspecific units in botanical systematic]. — Theoretic base of intraspecific variability and structure conifers populations. Sverdlovsk. P. 46–50 (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1922. Ocherednye zadachi russkoi dendrologii. [The next problems of Russian dendrology]. — Tr. Vseros. lesnoj konf. Moscow. P. 46–58 (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1926. Akklimatizatsiya i dendrologicheskoe izuchenie drevesnykh porod kak zadacha lesnogo opytnogo dela [Acclimatization and dendrologic investigation of woody plants as problem of forest experimental work]. — Trudy po lesnomu opytnomu delu. Leningrad. Part 3: 114–123 (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1934. Dendrologiya s osnovami lesnoi geobotaniki [Dendrology with the basics of forest geobotany]. Moscow. 624 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1948. Sovremennoe sostoyanie i zadachi sovetskogo lesovedeniya [The current state and tasks of Soviet forest science]. — Trudy in-ta lesa AN SSSR. Part 2. P. 7–13 (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1969. K metodike prepodavaniya kursa dendrologii. — Problemy geobotaniki i biologii drevesnykh rastenii [To the methodology of teaching the course of dendrology]. — Problems of geobotany and biology of woody plants]. — Nauchnye trudy LTA im. S.M. Kirova. 38: 120–131 (In Russ.).
- Tsarev A.P. 1997. Ekologicheskie osobennosti lesnykh drevesnykh porod [Ecological peculiarities of woody plants]. Petrozavodsk. 61 p. (In Russ.).
- Shutyaev A.M., Giertych M. 2000. Genetic subdivision of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a transcontinental provenance experiment. — *Silvae Genetica*. 49 (3): 137–151.
- Yablokov A.V. 1980. Fenetika. Evolyutsiya, populyatsiya, priznak [Phenetics. Evolution, population, sign]. Moscow. 136 p. (In Russ.).
- Zavadsky K.M. 1968. Vid i vidoobrazovanie [Species and Speciation]. Leningrad. 404 p. (In Russ.).