

УДК 630*165.1:630*165.5:582.475.2

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЕЛИ ФИНСКОЙ ПО ФОРМЕ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ НА СЕВЕРЕ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ¹

© 2019 г. С. Н. Тарханов*

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН
Россия, 163000 Архангельск, Наб. Северной Двины, 23

*E-mail: tarkse@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2015 г.

После доработки 04.04.2017 г.

Принята к публикации 05.06.2018 г.

Изучена изменчивость ели (*Picea obovata* Ledeb. × *Picea abies* (L.) Karst.) по морфометрическим параметрам зрелых шишек и показателям формы семенных чешуй в бассейне рек Северной Двины, Онеги и Пинеги на севере Архангельской области. Установлено доминирование по численности (70–95%) в северотаежных популяциях формы “сибирского” типа и близкой к ней формы “промежуточного” типа. Не выявлено существенных различий ели с разным типом семенных чешуй (в спелом возрасте) по размерам ствола, кроны, численности боковых побегов и почек, продолжительности жизни хвои. Более северные (64°–65° с.ш.) и восточные (43°–44° в.д.) популяции ели существенно уступают более южным (63° с.ш.) и западным (38° в.д.) популяциям по длине и сухой массе шишек. Линейные связи морфометрических параметров зрелых шишек с показателем формы (коэффициентом вытянутости) семенных чешуй внутри популяции отсутствуют.

Ключевые слова: ель, популяция, изменчивость, форма семенных чешуй, показатель вытянутости, морфометрические параметры шишек, север Архангельской области.

DOI: 10.1134/S0024114819020116

Виды ели, в том числе ель европейская и ель сибирская, подверглись сильной интрогрессивной гибридизации. Биологический смысл данного явления заключается в воспроизведении естественных гибридов двух контактирующих видов путем возвратных скрещиваний с одним или обоими родительскими видами, что приводит к переносу генов от одного из них к другому и преодолению барьеров, препятствующих скрещиванию (Anderson, 1949; Бобров, 1971, 1972; Грант, 1984). Обобщив значительный материал по изменчивости популяций ели, Л.Ф. Правдин (1975) выделил три зоны: с безраздельным господством ели сибирской; господства ели европейской; интрогрессивной гибридизации ели сибирской и ели европейской. Последняя занимает широкую полосу Восточно-Европейской равнины — от Уральских гор до Среднерусской возвышенности и представлена симпатрическими популяциями гибридных форм, описанных ранее под названием *P. × fennica* Rqf. (Kom.), *P. × uralensis* Terpl., *P. × medioxima* Nyl., *P. × uwarowii* Kaufm. Эти гибридные формы

были объединены под общим названием — ель финская (*Picea fennica* (Regel) (Бобров, 1978). Родительские виды в этой зоне, по данным Л.Ф. Правдина (1975), отсутствуют, так как они были вытеснены гибридной формой.

Форма семенных чешуй у многих видов семейства *Pinaceae* несет наибольший объем генетической информации, свойственной как самому виду, так и его внутривидовым формам, являясь надежным феном при установлении таксономического положения (Абатурова, 1978). Целью настоящей работы является изучение изменчивости ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) по форме семенных чешуй и параметрам шишек в бассейне рек Северной Двины, Онеги и Пинеги, что позволит более объективно определять их таксономическую принадлежность и выявлять более продуктивные формы для данных лесорастительных условий.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на севере Архангельской области в устье р. Северной Двины (64°–65° с.ш., 40°–41° в.д., усть-двинская популяция), бассейне р. Онеги (63°–64° с.ш., 38°–40° в.д., онежская и плесецкая популяции) и р. Пинеги

¹ Работа выполнена в рамках Государственного задания № 0409-2015-0141, а также при финансовой поддержке конкурсного проекта фундаментальных исследований Комплексной программы УрО РАН № 15-12-5-24.

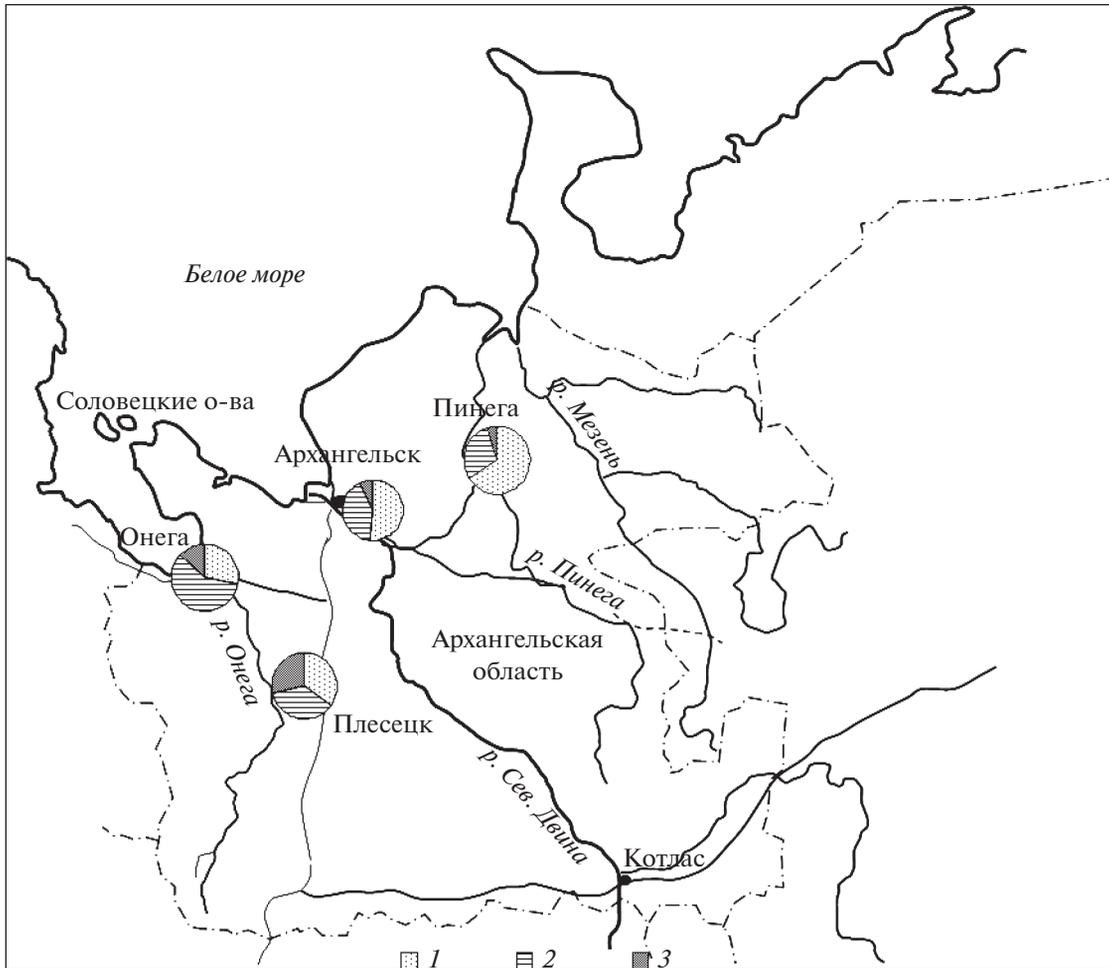


Рис. 1. Частота встречаемости ели с разным типом семенных чешуй (по Л.Ф. Правдину, 1975) в районах исследований. 1 – типичная ель сибирская, 2 – ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской, 3 – ель гибридная с преобладанием признаков ели европейской.

(64°–65° с.ш., 43°–44° в.д., пинежская популяция), в наиболее распространенных типах леса – ельниках черничных свежих, типичных для лесорастительных условий северной тайги. На заложенных в соответствии с принятыми стандартами пробных площадях определяли частоту встречаемости деревьев с разным типом семенных чешуй (Правдин, 1975). В усть-двинской популяции у 25 деревьев каждой формы ели определяли высоту и диаметр ствола на высоте 1.3 м, размеры кроны. На 20 ветвях первого порядка определяли размеры побегов, число боковых почек и побегов в “мутовке”, длину и предельный возраст хвои. Для оценки индивидуальной изменчивости женских генеративных органов у 50 деревьев отбирали индивидуальные образцы по 10 зрелых (урожая прошлого года) шишек на каждом дереве. Для каждого образца определяли длину и массу шишки, форму семенных чешуй (Правдин, 1975), коэффициент вытянутости семенных чешуй (C_p). Показатель C_p определяли в процентах по измере-

ниям проекции семенной чешуи из средней части шишки как отношение расстояния от верхнего края до максимальной ширины к последней (Попов, 1999). Уровни изменчивости признаков определяли согласно шкале С.А. Мамаева (1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что в северных районах Архангельской области по численности доминирует промежуточная форма с преобладанием признаков ели сибирской (западные районы) и форма типичной ели сибирской (восточная часть). В устье Северной Двины соотношение этих форм примерно одинаково (рис. 1). Это соответствует результатам ранее проведенных исследований (Попов, 2010а, б; Коропачинский и др., 2012). Согласно данным П.П. Попова (2011), на северной окраине ареала ели в Восточной Европе средняя длина шишек в популяциях обычно не превышает 60–65 мм. По сведениям

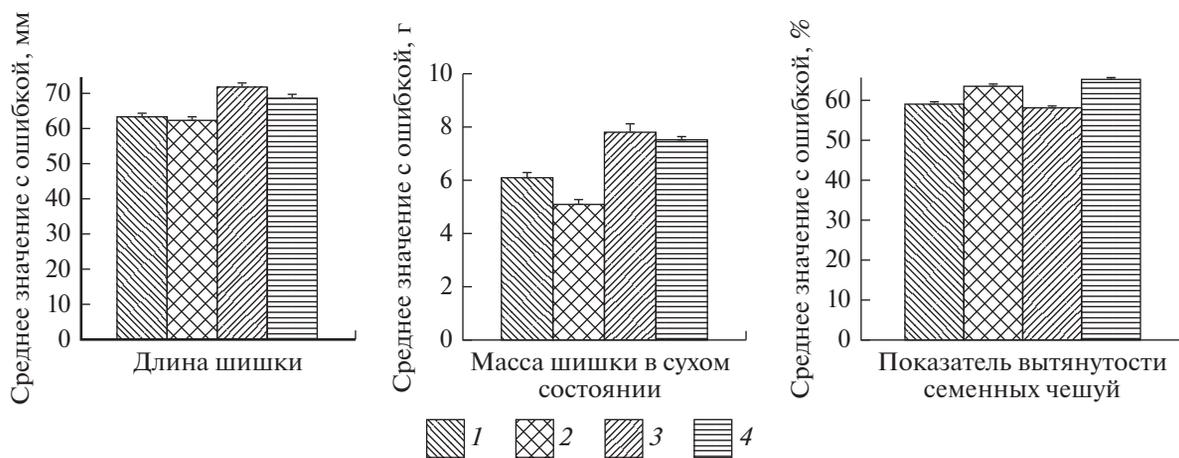


Рис. 2. Морфоструктурные признаки (среднее значение с ошибкой) зрелых шишек в популяциях ели. 1 – усть-двинская, 2 – пинежская, 3 – плесецкая, 4 – онежская.

А.А. Молчанова и И.Ф. Преображенского (1957), средняя длина шишек в ельниках черничных в Архангельской области составляет 73–75 мм, а по данным Н.П. Пастуховой (цит. по: Попов, 2011) – 67–78 мм. По нашим данным (рис. 2), средняя длина шишек в изучаемых районах увеличивается от 62–63 мм в более северных популяциях до 69 мм в более западном районе и до 72 мм в более южной популяции. Таким образом, предоставленные в разные годы данные довольно сходны, несмотря на вполне вероятные различия в методике сбора образцов шишек. При этом велика вероятность того, что их длина не зависит от формы семенных чешуй и видовой принадлежности ели. Следовательно, можно согласиться с авторами (Попов, 2011) в том, что размеры шишек обусловлены влиянием многих факторов (наследственных, географических, почвенно-климатических, метеорологических, физиолого-биохимических и других). Средняя масса шишки в сухом состоянии в исследуемых популяциях колеблется от 5.0–6.1 г в северных районах до 7.5 г в более западном районе и до 7.8 г в более южном. Следовательно, ее изменение в разных районах соответствует динамике длины шишек.

При сравнении морфоструктурных признаков шишек в различных географических районах получены следующие результаты. Усть-двинская и пинежская популяции существенно уступают плесецкой и онежской ели по длине и сухой массе шишек (t -критерий, $p < 0.05$). Коэффициент вытянутости семенных чешуй в пинежской и онежской популяциях достоверно (на 5%-ом уровне значимости) превышает его величину в усть-двинской и плесецкой популяциях (рис. 2). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает географическую изменчивость длины и массы шишек ($F_{0.05} = 2.65$; $F = 22.5–26.7$), показателя вытянутости семенных чешуй ($F_{0.05} = 2.65$; $F = 37.2$).

Уровни индивидуальной изменчивости длины шишки в популяциях ели низкие ($C.V. < 12\%$), а сухой массы – довольно высокие ($C.V. > 20\%$) (табл. 1). Уровни эндогенной вариации параметров шишек довольно близки к индивидуальным и связаны с нормой реакции генотипа на изменение внешних условий.

Таблица 1. Изменчивость морфоструктурных признаков шишек в разных популяциях ели

Показатель	L	M	C_p
Усть-Двинская* (64°–65° с.ш., 40°–41° в.д.)			
Min	49.6	49.6	46.7
Max	78.7	78.7	72.0
$C.V.$, %	8.6	8.6	8.1
Пинежская* (64°–65° с.ш., 43°–44° в.д.)			
Min	38.4	1.6	55.3
Max	75.6	8.9	71.2
$C.V.$, %	11.6	29.5	5.6
Плесецкая* (63° с.ш., 40° в.д.)			
Min	56.7	2.9	49.4
Max	84.5	13.3	67.9
$C.V.$, %	10.3	27.9	6.8
Онежская* (64° с.ш., 38° в.д.)			
Min	52.3	4.2	59.9
Max	81.6	10.5	71.7
$C.V.$, %	9.3	20.7	3.9

В табл. 1 и 3:

* $n = 50$.

** $n = 39$.

Примечание. L – длина шишки, мм; M – масса шишки в сухом состоянии, г; C_p – показатель вытянутости семенных чешуй, %; $C.V.$ – коэффициент вариации; n – число деревьев в выборке.

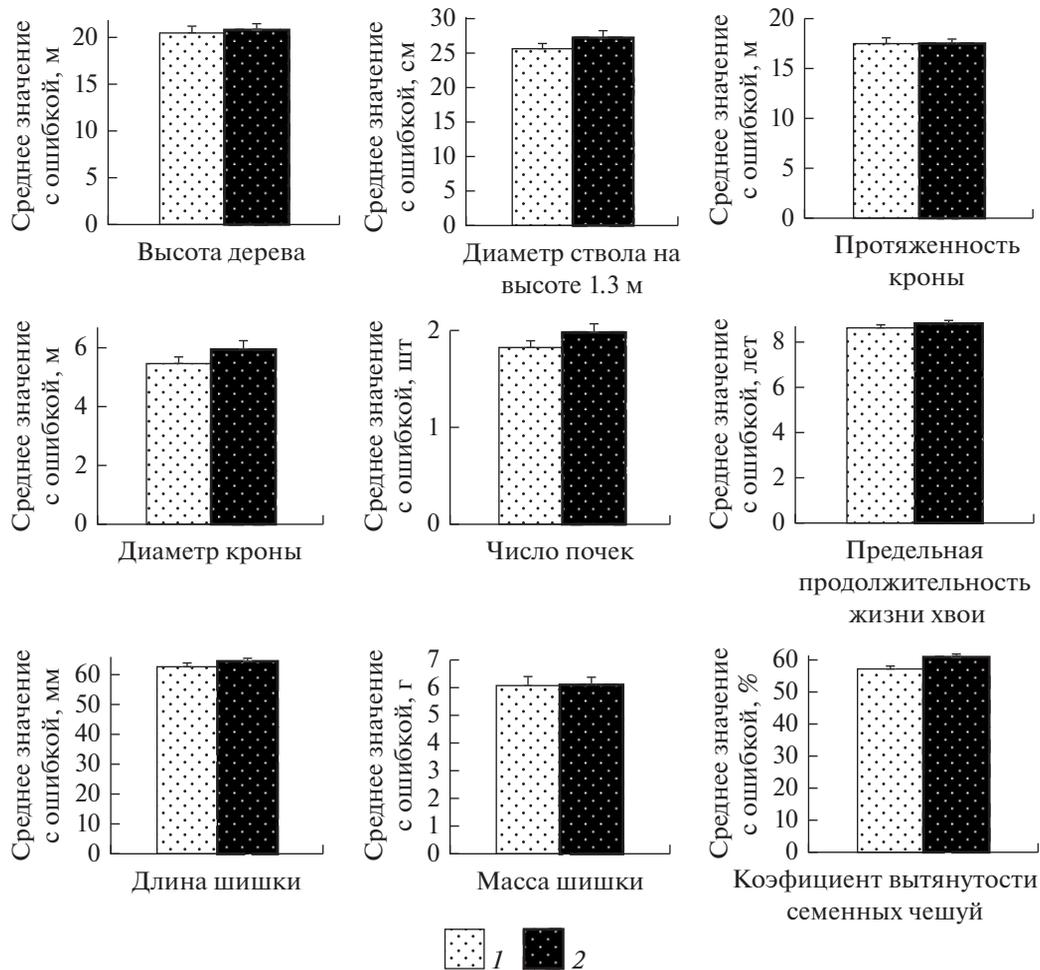


Рис. 3. Морфоструктурные признаки (среднее значение с ошибкой) деревьев ели с разным типом семенных чешуй (средний возраст 103–105 лет). 1 – “сибирский”, 2 – “гибридный”.

В усть-двинской популяции у форм с разным типом семенных чешуй (“сибирского” и “промежуточного” типов) не наблюдается достоверных различий в размерах ствола и кроны, численности боковых побегов и почек, предельной продолжительности жизни хвои, длине и массе зрелых шишек (t -критерий, $p < 0.05$) (рис. 3). Это подтверждается результатами однофакторного дисперсионного анализа в отношении параметров охвоенных побегов ($F < F_{0.05}$). Размерам и численности боковых побегов, длине хвои у деревьев разных форм присуща существенная изменчивость по годам, обусловленная как возрастным фактором, так и влиянием внешних условий (климатических и других факторов) (табл. 2). Об этом свидетельствуют результаты однофакторного ($F = 2.17–117.1$; $F_{0.05} = 1.90–1.92$) и двухфакторного ($F = 5.76–109.0$; $F_{0.05} = 2.03$) дисперсионного анализа. Установлены существенные различия форм ели “сибирского” и “промежу-

точного” типов по коэффициенту вытянутости семенных чешуй (t -критерий, $p < 0.05$) (рис. 3). Выявлено достоверное влияние фактора “тип семенных чешуй” на этот показатель методом однофакторного дисперсионного анализа ($F = 8.62$; $F_{0.05} = 4.04$). Форма “промежуточного” типа имеет более вытянутые семенные чешуи по сравнению с формой “сибирского” типа, что подтверждает объективность визуального выделения групп деревьев с разным типом шишек по классификации Л.Ф. Правдина (1975). Коэффициенты вариации длины и массы шишки, показателя вытянутости семенных чешуй внутри разных выборок деревьев близки (табл. 3).

Анализ сопряженной изменчивости морфоструктурных признаков шишек дает возможность рассматривать женскую генеративную сферу в популяциях ели как единое целое. Корреляционный анализ не выявил линейных связей ($r < 0.3$) между коэффициентом вытянутости семенных

Таблица 2. Возрастная изменчивость морфоструктурных признаков боковых побегов у форм ели с разным типом семенных чешуй (усть-двинская популяция)

Год	“Сибирский” тип*				“Промежуточный” тип**			
	L , см	D , мм	N	l , мм	L , см	D , мм	N	l , мм
2011	$\frac{4.0}{0.5}$	$\frac{1.2}{0.0}$	$\frac{1.2}{0.2}$	$\frac{14.6}{2.9}$	$\frac{4.1}{0.6}$	$\frac{1.4}{0.0}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{15.2}{3.0}$
2010	$\frac{4.1}{0.4}$	$\frac{1.4}{0.1}$	$\frac{1.4}{0.1}$	$\frac{14.7}{2.3}$	$\frac{4.0}{0.4}$	$\frac{1.6}{0.1}$	$\frac{1.5}{0.1}$	$\frac{15.2}{4.0}$
2009	$\frac{4.3}{0.8}$	$\frac{1.7}{0.1}$	$\frac{1.6}{0.1}$	$\frac{15.2}{2.2}$	$\frac{4.2}{0.5}$	$\frac{1.8}{0.1}$	$\frac{1.6}{0.1}$	$\frac{15.7}{4.5}$
2008	$\frac{5.0}{1.0}$	$\frac{1.9}{0.2}$	$\frac{1.5}{0.2}$	$\frac{15.9}{2.5}$	$\frac{4.8}{0.8}$	$\frac{2.1}{0.1}$	$\frac{1.6}{0.2}$	$\frac{16.4}{3.5}$
2007	$\frac{4.2}{0.5}$	$\frac{2.2}{0.2}$	$\frac{1.4}{0.1}$	$\frac{16.3}{2.9}$	$\frac{4.2}{0.5}$	$\frac{2.3}{0.2}$	$\frac{1.5}{0.1}$	$\frac{16.7}{3.4}$
2006	$\frac{4.2}{0.5}$	$\frac{2.5}{0.3}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{16.3}{2.7}$	$\frac{4.2}{0.6}$	$\frac{2.6}{0.2}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{16.7}{2.9}$
2005	$\frac{4.1}{0.4}$	$\frac{2.7}{0.3}$	$\frac{1.4}{0.1}$	$\frac{15.7}{3.0}$	$\frac{4.0}{0.4}$	$\frac{2.8}{0.2}$	$\frac{1.4}{0.1}$	$\frac{16.1}{2.6}$
2004	$\frac{4.0}{0.4}$	$\frac{2.8}{0.3}$	$\frac{1.3}{0.1}$	$\frac{15.3}{3.1}$	$\frac{3.9}{0.4}$	$\frac{3.0}{0.2}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{16.1}{3.6}$
2003	$\frac{3.8}{0.4}$	$\frac{3.0}{0.3}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{15.0}{3.8}$	$\frac{3.7}{0.3}$	$\frac{3.1}{0.2}$	$\frac{1.4}{0.2}$	$\frac{14.7}{2.5}$
2002	$\frac{3.8}{0.4}$	$\frac{3.2}{0.4}$	$\frac{1.3}{0.2}$	$\frac{14.5}{4.0}$	$\frac{3.5}{0.4}$	$\frac{3.2}{0.2}$	$\frac{1.3}{0.1}$	$\frac{14.5}{4.4}$

В табл. 2 и 3:

* с признаками типичной ели сибирской;

** промежуточные формы (с преобладанием признаков ели сибирской или ели европейской).

Примечание. В числителе – среднее значение признака, в знаменателе – дисперсия; L – длина бокового побега, D – диаметр бокового побега, N – число боковых побегов в “мутовке”, l – длина хвои на боковом побеге.**Таблица 3.** Изменчивость морфоструктурных признаков шишек у форм ели с разным типом семенных чешуй (усть-двинская популяция)

Показатель	L	M	C_p
“Сибирский” тип			
Min	53.6	3.9	46.7
Max	78.7	11.5	67.8
$C.V.$, %	8.5	26.8	7.3
“Промежуточный” тип			
Min	49.6	4.3	54.2
Max	77.2	9.9	72.0
$C.V.$, %	8.5	23.7	7.7

Примечание. Обозначения см. табл. 1.

чешуй и параметрами зрелых шишек (длиной и массой) внутри популяции, однако последние тесно коррелируют между собой ($r = 0.73 \pm 0.07 - 0.85 \pm 0.04$). Это согласуется с полученными ранее результатами об отсутствии корреляций и показателей длины зрелых шишек и формы семенных чешуй в пределах популяции (Мамаев, Попов, 1989; Попов, 2012).

Заключение. В ельниках черничных свежих в бассейне рек Северной Двины, Онеги и Пинеги на севере Архангельской области высокая частота встречаемости присуща деревьям с типом шишек ели сибирской и близкой к ней промежуточной формы (70–95%). В усть-двинской популяции формы ели с разным типом семенных чешуй в спелом возрасте существенно не различаются по размерам ствола, кроны, численности боковых

побегов и почек, продолжительности жизни хвои, длине и массе зрелых шишек. Вместе с тем, параметрам охвоенных побегов присущи значительные колебания по годам, обусловленные их возрастной изменчивостью в процессе онтогенеза деревьев, а также влиянием факторов внешней среды. Выявлены достоверные различия форм ели с разным типом семенных чешуй по показателю вытянутости. Формы “промежуточного” типа имеют более вытянутые семенные чешуи по сравнению с формой “сибирского” типа, что подтверждает объективность их визуального выделения по классификации Л.Ф. Правдина (1975). Более северные и восточные (усть-двинская и пинежская) популяции значительно уступают более южным и западным (плесецкой и онежской) по длине и сухой массе зрелых шишек. Внутри популяций ели морфометрические параметры зрелых шишек не коррелируют с коэффициентом вытянутости семенных чешуй.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатурова М.П. Исследование элементарных морфологических признаков ели обыкновенной // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 87–98.
- Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 7. С. 5–40.
- Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Ботанический журн. 1972. Т. 57. № 8. С. 865–879.
- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Коропачинский И.Ю., Потемкин О.Н., Рудиковский А.В., Кузнецова Е.В. Полиморфизм и структура популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на северном пределе распространения вида // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. 19. № 2. С. 175–184.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Мамаев С.А., Попов П.П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука, 1989. 104 с.
- Молчанов А.А., Преображенский И.Ф. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 238 с.
- Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
- Попов П.П. Фенотипическое разнообразие семенных чешуй северодвинских популяций ели и их таксономическая интерпретация // Ботанический журн. 2010. Т. 95. № 5. С. 647–656.
- Попов П.П. Формовая структура и географическая дифференциация популяций ели на северо-западе России // Экология. 2010. № 5. С. 336–343.
- Попов П.П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // Лесоведение. 2011. № 5. С. 54–60.
- Попов П.П. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Piceae abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 6. С. 729–734.
- Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука. 1975. 176 с.
- Anderson E. Introgressive hybridization. New York: John Wiley and Sons, 1949. 109 p.

Population Variability of Finnish Spruce from the Seed Scale Forms in Northern Arkhangelsk Oblast

S. N. Tarkhanov*

Federal center of integrated Arctic research Severnaya Dvina emb. 23, Arkhangelsk, 163000, Russia

*E-mail: tarkse@yandex.ru

Received 16 April 2015

Revised 4 April 2017

Accepted 5 June 2018

Variability of spruce (*Picea obovata* Ledeb. × *Picea abies* (L.) Karst.) in basins of Northern Dvina, Onega and Pinega Rivers in northern Arkhangelsk Oblast was inferred from the morphometry of ripe cones and the form-factors of seed scales. Siberian and transitional (allied to Siberian) forms dominated, representing 70–95% of the total count, in populations growing in northern taiga. Mature spruce trees with different types of seed scales did not differ significantly in stem or crown dimensions, in number of lateral shoots, buds and longevity of needles. The northernmost (64°–65° N) and the easternmost (43°–44° E) populations of spruce had significantly lower length and dry mass of the cones than westernmost (38° E) and southernmost (63° N). Morphometric parameters of ripe cones had no correlation with the form-factor (elongation factor) of the seed scales within single population.

Keywords: spruce, populations, variability, forms of seed scales, elongation factor, morphometry of cones, northern Arkhangelsk Oblast.

Acknowledgements: This study was held in the framework of the Stat Assignment (no. 0409-2015-0141), and was supported by the project of basic research of the Integrated program of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (no. 15-12-5-24).

REFERENCES

- Abaturova M.P., Issledovanie elementarnykh morfologicheskikh priznakov eli obyknovvennoi (Study of primary morphological traits of Norway spruce), In: *Nauchnye osnovy selektsii khvoinykh drevesnykh porod* (Research basis of selection of coniferous wooden species), Moscow: Nauka, 1978, pp. 87–98 (189 p.).
- Anderson E., *Introgressive hybridization*, New York: John Wiley and Sons, 1949, 109 p.
- Bobrov E.G., Introgressivnaya gibridizatsiya, formoobrazovanie i smeny rastitel'nogo pokrova (Introgressive hybridization, intermutation and changes in vegetation cover), *Botanicheskii zhurnal*, 1972, Vol. 57, No. 8, pp. 865–879.
- Bobrov E.G., Istoriya i sistematika roda *Picea* A. Dietr. (History and systematics of the genus *Picea* A. Dietr.), *Novosti sistematiki vysshikh rastenii*, 1971, Vol. 7, pp. 5–40.
- Bobrov E.G., *Lesoobrazuyushchie khvoinye SSSR* (Forest-forming conifers of the USSR), Leningrad: Nauka, 1978, 189 p.
- Grant V., *Plant speciation*, Moscow: Mir, 1984, 528 p.
- Koropachinskii I.Y., Potemkin O.N., Rudikovskii A.V., Kuznetsova E.V., Polymorphism and structure of populations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at the northern limits of the species distribution, *Contemporary problems of ecology*, 2012, Vol. 5, No. 2, pp. 127–135.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere semeistva Pinaceae na Urale)* (The forms of intraspecies variation of woody plants (case study of *Pinaceae* family in Urals)), Moscow: Nauka, 1972, 284 p.
- Mamaev S.A., Popov P.P., *El' sibirskaya na Urale: vnutrividovaya izmenchivost' i struktura populyatsii* (Siberian spruce in Urals: interpecific variability and population structure), Moscow: Nauka, 1989, 104 p.
- Molchanov A.A., Preobrazhenskii I.F., *Lesa i lesnoe khozyaistvo Arkhangel'skoi oblasti* (Forests and forestry in Arkhangelsk Oblast), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, 238 p.
- Popov P.P., Fenotipicheskoe raznoobrazie semennykh cheshui severodvinskikh populyatsii eli i ikh taksonomicheskaya interpretatsiya (The phenotypic diversity of cone scales in the Northern Dvina spruce populations, and their taxonomic interpretation), *Botanicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 95, No. 5, pp. 647–656.
- Popov P.P., Form structure and geographic differentiation of spruce populations in northwestern Russia, *Russian Journal of Ecology*, 2010, Vol. 41, No. 5, pp. 378–385.
- Popov P.P., Geograficheskaya izmenchivost' formy semennykh cheshui eli v Vostochnoi Evrope i Zapadnoi Sibiri (Geographic variability of seed scale forms of spruce across Eastern Europe and West Siberia), *Lesovedenie*, 1999, No. 1, pp. 68–73.
- Popov P.P., Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' shishek eli evropeiskoi i sibirskoi (Population-geographical variability of Norway spruce and Siberian spruce cones), *Lesovedenie*, 2011, No. 5, pp. 54–60.
- Popov P.P., Sootnoshenie pokazatelei dliny shishek i formy semennykh cheshui v populyatsiyakh *Piceae abies* i *P. obovata* (*Pinaceae*) (Correlation of indexes of cone length and seed scale shape in populations of *Picea abies* and *P. obovata* (*Pinaceae*)), *Botanicheskii zhurnal*, 2012, Vol. 97, No. 6, pp. 729–734.
- Pravdin L.F., *El' evropeiskaya i el' sibirskaya v SSSR* (Norway spruce and Siberian spruce in the USSR), Moscow: Nauka, 1975, 176 p.