

**Индивидуальная и географическая изменчивость шишек
Picea obovata в российской части ареала
в связи с количеством семян в них**

© 2024. П. П. Попов, д. б. н., г. н. с.,
М. Н. Казанцева, к. б. н., в. н. с., С. П. Арефьев, д. б. н., г. н. с.,
Институт проблем освоения Севера Тюменского научного центра
Сибирского отделения Российской академии наук,
625003, Россия, г. Тюмень, ул. Малыгина, д. 86,
e-mail: ipospopov@mail.ru

Длина шишек *Picea obovata* Ledeb. тесно связана с количеством находящихся в них семян, что обуславливает важность полномасштабного изучения этого показателя. В ходе исследований, проведённых на всей российской части ареала вида от Мурманской области до Забайкалья и Якутии, установлено, что географическая изменчивость длины шишек на территории России относительно невелика (44–77 мм) и существенно уступает изменчивости индивидуальной (45–110 мм). Коэффициент вариации составляет, соответственно, 10 и 14%. В общей совокупности видов *Picea abies* (L.) H. Karst. и *P. obovata*, определяемой их сильной интрогрессивной гибридной структурой, шишки *P. obovata* относятся к категории мелких и средних. Показано, что целесообразно выделение дополнительной категории очень мелких шишек. Установленные категории характеризуются следующей длиной: шишки очень мелкие 50 (54 мм и менее), мелкие 60 (55–64 мм) и средние 70 (65 мм и более). Ориентировочное число полных семян в них при хороших урожаях составляет, соответственно, 76 шт. (в экстремальных условиях Крайнего севера – менее), 78–92 и 94–108 шт. Эти цифры важны при оценках процессов возобновления еловых лесов. Географическое распределение средних показателей длины шишек на рассматриваемой территории выражено не очень чётко. Наиболее мелкие шишки характерны для популяций ели вдоль Северного полярного круга и в Заполярье, в популяциях южной части ареала они заметно крупнее. Большинство российских популяций *P. obovata* (примерно 2/3) имеют шишки длиной 65–70 мм. Содержание полных семян в шишках сравнительно невелико.

Ключевые слова: *Picea obovata*, видовой ареал, Россия, длина шишек, число семян в шишках.

**Individual and geographic variability
of *Picea obovata* cones in the Russian part
of its area in relation to the seeds quantity in them**

© 2024. P. P. Popov ORCID: 0000-0002-0987-7402[?]
M. N. Kazantseva ORCID: 0000-0002-1227-6720[?]
S. P. Arefyev ORCID: 0000-0002-8621-9884[?]

Institute for the Development of the North of the Tyumen Scientific Center,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
86, Malygina St., Tyumen, Russia, 625003,
e-mail: ipospopov@mail.ru

The cone length of *Picea obovata* Ledeb. is closely related to the seeds quantity that causes the importance of full-scale study of this indicator. Studies were carried out in the entire Russian part of the *P. obovata* range from Murmansk region to Transbaikalia and Yakutia. It was found that geographical variability of cone length is relatively small (44–77 mm) and significantly inferior to individual variability (45–110 mm). The coefficient of a variation is 10 and 14%, respectively. We found that in the total population of *Picea abies* (L.) H. Karst. and *P. obovata* determined by their strong introgressive hybridization, cones of *P. obovata* is the category small and average. It is reasonable to distinguish an additional category of very small cones. The established categories of cones are characterized by the following length: very small 50 (54 mm and less), small 60 (55–64 mm) and medium 70 (65 mm and more). The approximate number of full seeds in them at good yields is 76 (less in extreme conditions of the Far North), 78–92 and 94–108 pieces, respectively. These figures are important for assessing the processes of spruce forest regeneration. Geographical distribution of average cone length in the studied territory it is not clearly expressed. The smallest cones are characteristic of spruce populations along

Arctic Circle and in the Polar Regions, while in populations of the southern part of the range they are much larger. The majority of the Russian populations of *P. obovata* (about 2/3) have cones 65–70 mm long. The content of full seeds in cones is rather small.

Keywords: *Picea obovata*, species range, Russia, cone length, number of seeds in cones.

Ареал ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) почти полностью находится на территории России, он простирается от Кольского полуострова на западе до Охотского побережья на востоке и от Заполярья на севере до Южного Урала, Алтая на юге [1]. Леса, образованные этим видом, или с его участием в составе древостоев имеют важное хозяйственное и ландшафтно-экологическое значение [2]. Изучение биологических и лесоводческих особенностей популяций ели сибирской имеет большое научное и практическое значение [3–6]. Перспективным является изучение её репродуктивных признаков [7], в том числе длины шишек (макростробилов), в которых образуются семена, являющиеся практически единственным условием воспроизводства вида [8, 9]. Длину шишек ели, независимо от видовой принадлежности, указывают и при ботанической характеристике. Этот признак практически всегда изучался по отдельным районам ареала. При этом очень мало внимания уделялось индивидуальной изменчивости шишек, то есть по отдельным деревьям в пределах популяций [7, 8, 10]. К настоящему времени сложилось мнение, что в среднем длина шишек ели сибирской равна 6–8 см. Но ареал вида так обширен, и, соответственно, условия формирования популяций так разнообразны, что вряд ли этот признак укладывается в указанные параметры.

Целью настоящей работы является оценка индивидуальной и географической изменчивости длины шишек ели сибирской по всему её ареалу на территории России.

Объекты и методы исследования

Исходным материалом для изучения послужили 70 популяционных выборок шишек ели сибирской на обширной территории Российской части её ареала. При выборе пунктов сбора материала исходили не только из соображений наиболее полного охвата ареала ели сибирской, но и охвата фенотипов её особей, выделяемых по морфометрическим параметрам семенных чешуй [11–13]. Учитывали также площадь еловых лесов по регионам [1], при этом стремились к равномерному размещению пунктов на всей территории ареала в России (рис. 1).

Сборы шишек проводили в летний период, в лесорастительных условиях, близких к лучшим в районе. В большинстве случаев под каждым деревом (IV–VI класса возраста) на участке брали одну шишку средней длины. Для анализа популяционной изменчивости признака полученный образец вполне репрезентативен [14]. По этим «средним» шишкам рассчитывали статистические показатели для каждой популяционной выборки. В ряде пунктов Среднего Урала (п. Красновишерск и Добрянка в Пермском крае, г. Карпинск и п. Ревда в Свердловской и Нязе-Петровск в Челябинской области) собирали все шишки при сплошной рубке деревьев для определения их семенной продуктивности. На севере Ямало-Ненецкого автономного округа шишки собирали в конце августа со стоящих деревьев, поскольку высота их небольшая. В выборках использовали шишки, собранные со 100 и более деревьев, а общее их число составляет 10657 шт. Длину шишек в закрытом состоянии измеряли обычным способом (линейкой). Измерять длину шишек ели более точным прибором, например, штангенциркулем, как это указано в работе [3], при значительной изменчивости и большом их количестве не имеет смысла, поскольку точность средней величины признака больше зависит от числа наблюдений. Во всех 70 выборках проанализировали индивидуальную (внутрипопуляционную – между деревьями) изменчивость признака. Для характеристики уровня изменчивости признаков приведены предельные значения (Limit) и коэффициент вариации (C_v). Организационно-методические приёмы сбора и обработки материалов рассматривались ранее [10, 15] с учётом других предложений [14]. В Ханты-Мансийском автономном округе (пункт 47 на рис. 1) помимо изучения изменчивости длины шишек между деревьями определили также изменчивость этого показателя в пределах крон деревьев, так называемую эндогенную [14] или метамерную изменчивость. На основании выявленной ранее зависимости числа и массы 1000 шт. полных семян от длины шишек ели сибирской [16] определили ориентировочное их число в шишках разной длины.

всего 10%. Географическая изменчивость признака оказывается заметно ниже индивидуальной (14%) и практически такой же, как в кронах деревьев.

Распределение выборок по показателю минимальной длины шишек (min) не отличается от нормального, а по максимальному значению (max) оно достоверно отрицательно асимметрично. По величине коэффициента вариации распределение не отличается от нормального. Между средней длиной шишек (L_c) и показателями min и max существует достоверная высокая линейная корреляция: между L_c и min корреляционное отношение равно $0,765 \pm 0,079$, коэффициент корреляции – $0,749 \pm 0,081$; между L_c и max они составляют $0,848 \pm 0,065$ и $0,840 \pm 0,066$ соответственно.

Географическая изменчивость популяций по средней длине шишек характеризуется некоторой мозаичностью, а изменение признака в направлении север-юг и запад-восток наблюдается лишь в самом общем виде (рис. 3).

Вобщей совокупности видов *Picea abies* (L.) Н. Karst. и *P. obovata*, определяемой их сильной интрогрессивной гибридизацией, шишки *P. obovata* относятся к категории мелких и средних. По средней длине шишек ели (от западных районов бывшего СССР до Якутии) было выделено 3 категории: шишки мелкие 6 см и менее, средние 7–8 см и крупные 9 см и более [15]. Шишки ели сибирской в анализируемой совокупности выборок относятся к мелким и средним. Из группы мелких считаем

Таблица 1 / Table 1

Изменчивость длины шишек в кронах деревьев ели сибирской (окрестности д. Чембакчина, Ханты-Мансийский автономный округ) / Variability of the cone length in the crowns of *Picea obovata* (vicinity of the Chembakchina, Khanty-Mansi Autonomous Okrug)

№ дерева Tree No.	L_c , мм/mm			Отношение max/min Attitude max/min	Ax	t	Ex	t
	Lim	$X \pm S_x$	C_v , %					
1	38–65	$53,0 \pm 0,5$	10	1,71	-0,214	0,90	0,167	0,36
2	46–75	$64,0 \pm 0,5$	8	1,63	-0,279	1,17	0,093	0,46
3	55–93	$73,0 \pm 0,7$	10	1,69	0,519	2,14	0,163	0,35

Примечание: с каждого дерева измерено по 100 шишек. Здесь и в таблице 2: L_c – длина шишек, Lim – крайние значения, $X \pm S_x$ – среднее значение и его стандартная ошибка, C_v – коэффициент вариации, min – минимальное и max – максимальное значение, Ax – коэффициент асимметрии, Ex – коэффициент эксцесса, t – показатель достоверности. $t_{0,05} = 1,96$.

Note: 100 cones were measured from each tree. Here and in table 2: L_c – cone length, Lim – extreme values; $X \pm S_x$ – average value and its standard error; C_v – coefficient of variation; min – minimum and max – maximum value; A_x – coefficient of asymmetry; E_x – coefficient of excess; t – confidence indicator. $t_{0,05} = 1.96$.

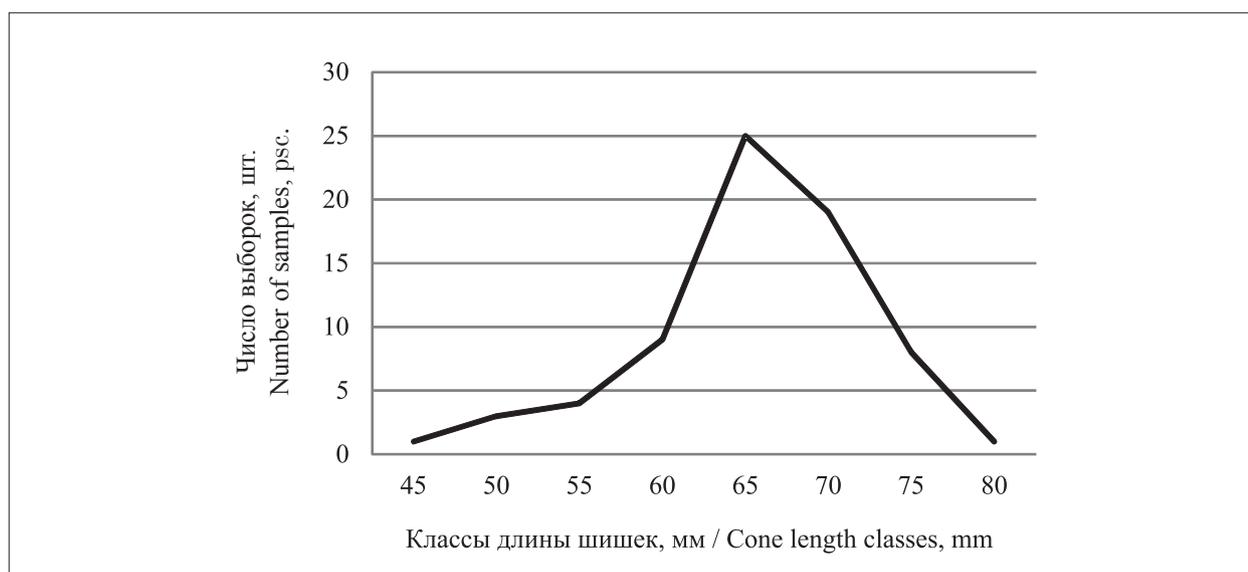


Рис. 2. Распределение популяционных выборок по классам длины шишек ели сибирской в российской части ареала / Fig. 2. Distribution of population samples by cone length classes of *Picea obovata* in the Russian part of its range

Таблица 2 / Table 2

Географическая изменчивость средних показателей (X, Min, Max, C_v) длины шишек ели сибирской в российской части ареала / Geographical variability of average indicators (X, Min, Max, C_v) of *Picea obovata* cone length in the Russian part of its range

Показатели признака Index	Lim, мм Lim, mm	X±Sx	C _v	Med	Ax	t	Ex	t
X	50(44)–75	64,6±0,7	9	66	–0,709	2,49	0,014	–
Min	29–56	44,9±0,7	13	45	–0,293	1,03	–0,327	0,60
Max	65–110	88,1±0,9	9	90	–0,677	2,38	0,596	1,09
C _v	10–18	13,7±0,19	12	14	–0,199	0,82	0,227	0,42

Примечание: Med – медиана.
Note: Med – median.

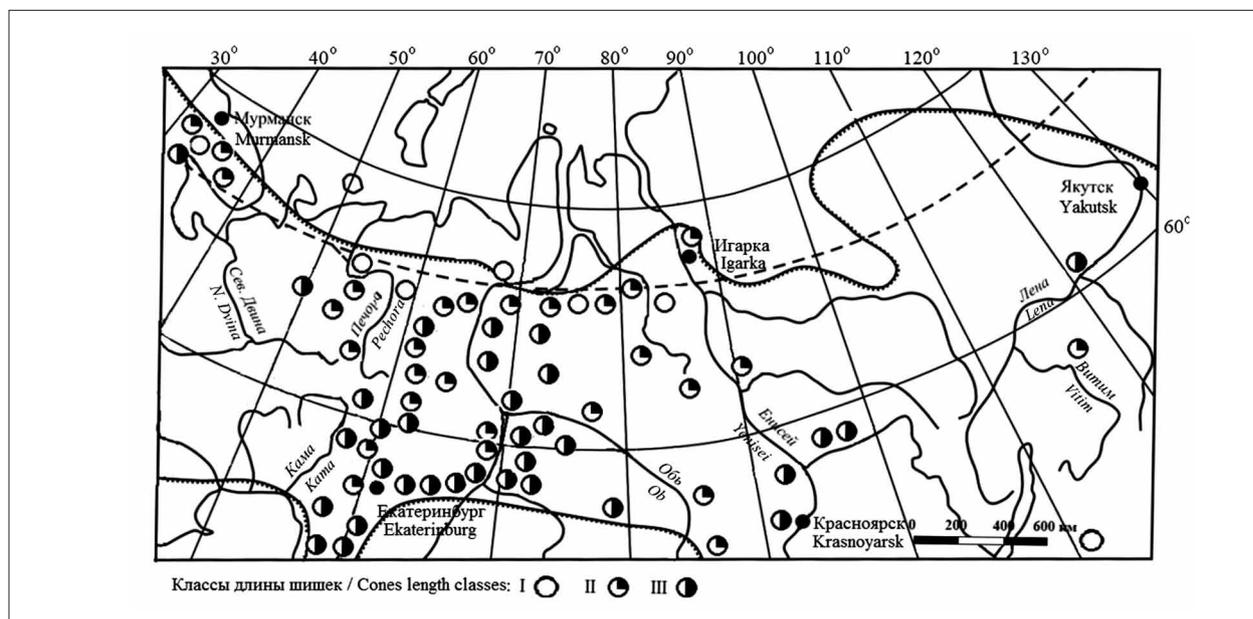


Рис. 3. Географическая изменчивость ели сибирской в российской части ареала по классам длины шишек: I – 54 мм и менее, II – 55–64 мм, III – 65 мм и более
Fig. 3. Geographical variability of *Picea obovata* in the Russian part of its area by cone length classes: I – 54 mm and less, II – 55–64 mm, III – 65 mm and more

Таблица 3 / Table 3

Распределение выборок по классам длины шишек ели сибирской в российской части ареала
Distribution of samples by length classes of cones of *Picea obovata* in the Russian part of the range

Классы длины шишек, мм Cone length classes, mm	Категория шишек по длине Cone length category	N	№ выборок Sample No.	Средняя длина шишек, мм The average cone length, mm	Ориентировочное число полных семян в шишке, шт. Estimated number of full seeds in a cone, pcs.
50 (54 и менее) 50 (54 and less)	Очень мелкие Very small	7	2, 21, 22, 23, 28, 29, 68	51,0±1,3	76 и менее 76 and less
60 (55–64)	Мелкие Small	27	1, 3, 7, 9, 18, 19, 20, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 41, 42, 44, 45, 47, 58, 60, 61, 62, 63, 69	62,0±0,5	87(78–92)
70 (65 и более) 70 (65 and more)	Средние Medium	36	4, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 43, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 59, 64, 65, 66, 67, 70	69,0±0,4	98(94–108)

Примечание: N – число выборок.
Note: N – number of samples.

целесообразным выделить группу очень мелких шишек (табл. 3).

Популяций с очень мелкими шишками довольно много, и располагаются они в основном вдоль Северного полярного круга и в Заполярье. Они, как правило, содержат мало полных семян, к тому же с пониженной всхожестью [19]. Общее число (и крупность) семян разное.

Очень мелкие шишки, как, например, на Среднем Урале, содержат в среднем 69 шт. семян [16]. В условиях Крайнего севера на многих деревьях даже в годы хорошего урожая шишек совсем нет полных семян, а на других деревьях их бывает значительно меньше (до 1–7 шт. в шишке), масса 1000 шт. равна около 4 г. Всхожесть семян здесь составляет от 1 до 60% [17, 18]. Но в данных условиях и такие семена представляют собой большую ценность для воспроизводства вида и северного лесоводства [20, 21]. Было отмечено, что в сибирской части ареала имеется значительное сходство в географической изменчивости средних показателей длины шишек и разности коэффициентов сужения и вытянутости верхней части семенных чешуй ($C_n - C_p$), что важно при выделении географических популяций ели. Корреляционное отношение равно $0,543 \pm 0,121$, коэффициент корреляции составляет $-0,530 \pm 0,122$, т. е. связь прямолинейная [10]. В анализируемой совокупности популяций корреляционное отношение равно $0,547 \pm 0,102$, коэффициент корреляции составляет $-0,399 \pm 0,111$. Связь существенно отличается от прямолинейной ($\eta^2 - R^2 = 0,14 > 0,1$). Эти различия обусловлены тем, что в европейской части ареала, особенно в Мурманской области, с уменьшением длины шишек уменьшается (хотя и не во всех случаях) и величина $C_n - C_p$.

Как видно, на территории России ель сибирская характеризуется некрупными шишками. В отдельные годы в некоторых её популяциях шишки могут быть несколько крупнее, но обычно они не очень отличаются от категории средних [18, 22]. Можно предположить, что и в других частях ареала за пределами России, на севере Скандинавского полуострова, на территории Монголии и Китая они не крупнее. При этом они содержат сравнительно небольшое количество полных семян даже в годы хороших урожаев шишек, а на северном пределе распространения ели сибирской во много раз меньше.

Заключение

Ель сибирская в российской части ареала характеризуется сравнительно небольшой гео-

графической изменчивостью длины шишек (50–75 мм) и заметно большей индивидуальной (45–88 мм). Коэффициент вариации составляет 10 и 14% соответственно. В общей системе интрогрессивно гибридизирующихся видов елей европейской и сибирской шишки относятся к категории мелких и средних. Целесообразно выделение категории очень мелких шишек – 50 (54 мм и менее), мелких – 60 (55–64 мм) и средних – 70 (65 мм и более). Соответственно изменяется и число в них полных семян. Ориентировочно оно составляет 76 шт. и менее (в очень мелких шишках), 78–92 шт. (в мелких), 94–108 шт. (в средних). Географический тренд средних показателей длины шишек выражен не очень чётко. Наиболее мелкие шишки (50 мм и менее) отмечаются обычно в популяциях ели вдоль Северного полярного круга и в Заполярье, в южной части региона они заметно крупнее (70–75 мм). Наибольшее число популяций (примерно 2/3) имеют шишки длиной 65–70 мм.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (№ FWRZ-2021-0006).

Литература

1. Атлас лесов СССР. М.: Глав. упр. геодез. картогр. СССР, 1973. 222 с.
2. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 333 с.
3. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
4. Милютин Л.И. О таксономическом статусе и внутривидовой изменчивости ели сибирской (*Picea obovata*) // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 1. С. 33–38.
5. Пахарькова Н.В., Шкарубо А.Д., Сорокина Г.А., Гаевский Н.А., Григорьев Ю.С., Калякина О.П., Шубин А.А., Полосухина М.А. Влияние загрязнения воздуха на экофизиологические показатели сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в урбоэкосистемах Южной Сибири // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 90–97. doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-090-097
6. Лиханова И.А., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Лаптева Е.М. Формирование притундровых лесов на карьерах строительных материалов // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 4. С. 88–94. doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-088-094
7. Яблоков А.А., Золотухин Ф.М., Проказин А.Е., Малкин В.К. Семеноведение – актуальное направление лесной науки // Лесн. хоз-во. 1987. № 7. С. 36–38.

8. Borghetti M., Giannini R., Menozzi P. Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // *Silvae Genet.* 1988. V. 37. No. 5–6. P. 178–184.

9. Biology and ecology of Norway spruce / Eds. M.G. Tjoelker, A. Boratyński, W. Bugala. Springer, 2007. 474 p. doi: 10.1007/978-1-4020-4841-8

10. Казанцева М.Н., Арефьев С.П., Попов П.П. Индивидуальная и географическая изменчивость шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // *Лесоведение.* 2019. № 3. С. 198–207. doi: 10.1134/S0024114819020037

11. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // *Лесоведение.* 2019. № 3. С. 208–214. doi: 10.1134/S0024114819020116

12. Попов П.П., Арефьев С.П., Казанцева М.Н. Фенотипическое разнообразие популяций ели некоторых особо охраняемых природных территорий на востоке Европы и в Сибири // *Nature conservation research. Заповедная наука.* 2019. Т. 4. № 4. С. 26–33. doi: 10.24189/ncr.2019.060

13. Попов П.П., Казанцева М.Н., Арефьев С.П. Фенотипическая структура популяций ели на Европейском Севере России // *Изв. вузов. Лесн. журн.* 2021. № 2. С. 9–20. doi: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20

14. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // *Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: труды ИЭРиЖ УНЦ АН СССР.* Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–14.

15. Попов П.П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // *Лесоведение.* 2011. № 5. С. 54–60.

16. Попов П.П. Предварительная оценка выхода семян из шишек ели // *Лесн. хоз-во.* 1996. № 6. С. 35–36.

17. Науменко А.М. *Picea obovata* Ldb. на крайнем северо-восточном пределе своего ареала // *Бот. журн.* 1964. Т. 49. № 7. С. 1008–1013.

18. Говорин Г.М. Изменчивость ели сибирской в бассейне Енисея // *Лесоведение.* 1992. № 5. С. 56–60.

19. Норин Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // *Растительность Крайнего Севера СССР и её освоение.* М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 154–244.

20. Дымов А.А., Загирова С.В., Марченко-Вагапова Т.И. Формирование еловых биогеоценозов на Полярном Урале // *Лесоведение.* 2011. № 5. С. 12–22.

21. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А. Изменчивость морфоструктурных признаков ели разного возраста в условиях севера Архангельской области // *Лесн. журн.* 2019. № 2. С. 56–66. doi: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.56

22. 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 // *Сиб. экол. журн.* 2012. № 2. С. 175–184.

References

1. USSR Forest Atlas. Moskva: Glavnoye upravleniye geodezii i kartografii SSSR, 1973. 222 p. (in Russian).

2. Rysin L.P., Savelieva L.I. Spruce forests of Russia. Moskva: Nauka, 2002. 333 p. (in Russian).

3. Pravdin L.F. Norway Spruce and Siberian Spruce in the Soviet Union. Moskva: Nauka, 1975. 178 p. (in Russian).

4. Milyutin L.I. On the taxonomic status and intra-specific variability of Siberian spruce (*Picea obovata*) // *Botanicheskiy zhurnal.* 2015. V. 100. No. 1. P. 33–38 (in Russian).

5. Pakharkova N.V., Shkaruba A.D., Sorokina G.A., Gaevskiy N.A., Grigoriev Yu.S., Kalyakina O.P., Shubin A.A., Polosukhina M.A. Influence of air pollution on the ecophysiological parameters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the urban ecosystems of Southern Siberia // *Theoretical and Applied Ecology.* 2021. No. 3. P. 90–97 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-090-097

6. Likhanova I.A., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Lapteva E.M. Formation of near-tundra forests on open pit mines // *Theoretical and Applied Ecology.* 2019. No. 4. P. 88–94 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-088-094

7. Yablokov A.A., Zolorukhin F.M., Prokazin A.E., Malkin V.K. Seed studies is the actual direction of the forest science // *Lesnoye khozyaystvo.* 1987. No. 7. P. 36–38 (in Russian).

8. Borghetti M., Giannini R., Menozzi P. Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // *Silvae Genet.* 1988. V. 37. No. 5–6. P. 178–184.

9. Biology and ecology of Norway spruce / Eds. M.G. Tjoelker, A. Boratynski, W. Bugala. Springer, 2007. 474 p. doi: 10.1007/978-1-4020-4841-8

10. Kazantseva M.N., Arefyev S.P., Popov P.P. Individual and geographic variability of cones and seed scale forms of Siberian spruce in Siberian part of the range // *Lesovedeniye.* 2019. No. 3. P. 198–207 (in Russian). doi: 10.1134/S0024114819020037

11. Tarkhanov S.N. Population variability of Finnish spruce from the seed scale forms in Northern Arkhangelsk Oblast // *Lesovedeniye.* 2019. No. 3. P. 208–214 (in Russian). doi: 10.1134/S002411481902011619

12. Popov P.P., Arefyev S.P., Kazantseva M.N. Phenotypic diversity of spruce populations in some protected areas in Eastern Europe and Siberia // *Nature Conservation Research.* 2019. V. 4. No. 4. P. 26–33 (in Russian). doi: 10.24189/ncr.2019.060

13. Popov P.P., Kazantseva M.N., Arefyev S.P. Phenotypic structure of spruce populations in the European North of Russia // *Russian Forestry Journal.* 2021. No. 2. P. 9–20 (in Russian). doi: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20

14. Mamaev S.A. The main principles of the methodology for the study of intraspecific variability of woody plants // Individual and ecological and geographic variability in plants: trudy IERiZh UNTs AN SSSR. Sverdlovsk: Izdatel'stvo UNTs AN SSSR, 1975. P. 3–14 (in Russian).
15. Popov P.P. Population-geographical variability of Norway spruce and Siberian spruce cones // Lesovedenie. 2011. No. 5. P. 54–60 (in Russian).
16. Popov P.P. Preliminary assessment of seed efficiency of pine cones // Lesnoye khozyaystvo. 1996. No. 6. P. 35–36 (in Russian).
17. Naumenko A.M. *Picea obovata* Ledeb. on the northeastern limit of its range // Botanicheskiy zhurnal. 1964. V. 49. No. 7. P. 1008–1013 (in Russian).
18. Govorin G.M. Variability of Siberian spruce in the Yenisei basin // Lesovedenie. 1992. No. 5. P. 56–60 (in Russian).
19. Norin B.N. Understanding seed and vegetative recovery of tree species in forest-tundra // Rastitel'nost' Krainego Severa SSSR i ee osvoenie. Moskva–Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. 1958. No. 3. P. 154–244 (in Russian).
20. Dymov A.A., Zagirova S.V., Marchenko-Vagapova N.I. The formation of spruce biogeocenoses in the Polar Urals // Lesovedenie. 2011. No. 5. P. 12–22 (in Russian).
21. Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A. Variability of morphostructural features of uneven-aged spruce in the North of Arkhangelsk Region // Russian Forestry Journal. 2019. No. 2. P. 56–66 (in Russian). doi: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.56
22. Koropachinskiy I.Yu., Potemkin O.N., Rudikovskiy A.V., Kuznetsova E.V. Polymorphism and structure of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) populations at the northern limits of the species distribution // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2012. No. 2. P. 175–184 (in Russian).