

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*165.1:630*165.5

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШЕК
ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ

© 2011 г. П. П. Попов

Институт проблем освоения Севера СО РАН

625003 Тюмень, а/я 2774

E-mail: ipospopov@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2010 г.

Изучена популяционно-географическая изменчивость длины шишек ели европейской и сибирской в 115 пунктах их сплошного ареала от Закарпатской обл. Украины, Беловежской Пуши (Беларусь) до Республики Саха (Якутия). Установлена высокая степень связи географической изменчивости длины шишек и показателей формы семенных чешуй. В пределах популяций такая связь не выражена. В пределах ареала выделены три района с относительно близкими морфологическими параметрами шишек.

Ель европейская и сибирская, длина шишек, популяционно-географическая изменчивость, сходство в географической изменчивости длины шишек и формы семенных чешуй, районы популяций.

Особенностям шишек и семян хвойных пород большое внимание уделялось в дендрологической и лесоводческой литературе, начиная с самых ранних изданий в России [8, 27]. Одним из главных показателей, характеризующих биологические признаки ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), сибирской (*P. obovata* Ledeb.) и их промежуточной или гибридной формы (*Picea* × *fennica* (Regel) Kom.), является длина шишек (макростробилов). Она легко определяется, тесно связана с их толщиной и массой [11], а также с числом содержащихся в них семян [13, 25, 32]. Но этот признак обладает высокой экологической лабильностью [10], поэтому изучение его географической изменчивости довольно сложно. Практически вся литература по изменчивости шишек ели носит региональный характер [2, 4, 20, 28, 30, 31]. В некоторых случаях этот признак изучался по трансектам значительной протяженности с севера на юг [29] или с запада на восток [14]. Целью настоящей работы является изучение популяционно-географической изменчивости длины шишек в сплошном ареале ели европейской и сибирской (включая ареал ели финской [34]) от Украинских Карпат на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке и от северной границы ареала до южной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Первые сведения о длине шишек ели в 14 пунктах, главным образом на территории европейской части России, были опубликованы в 1872 г. Ф.А. Теплоуховым [24], но по измерениям всего лишь 12 шишек из каждой местности. В западных районах России (Смоленская, Витебская, Гродненская, Виленская, Курляндская, Лифляндская губернии) средняя длина шишек ели оказалась в пределах 87–130 мм, в центральных (Московская, Тверская, Новгородская, Ярославская, Костромская губернии) – 83–95 мм, в восточных (Уфимская, Пермская губернии) – 72–76 мм, на Алтае (Риддерский рудник) – 59 (39–76) мм.

Д.Н. Данилов [6], изучая форму семенных чешуй у *Picea excelsa*, привел данные по длине шишек ели из Октябрьского р-на Тверской (в те годы Калининской) обл. (8.53 см), Харовского района Вологодской обл. (7.54 см), Халтуринского и Фаленского районов Кировской обл. (7.00 и 6.81 см), в районе пос. Нырб на северо-востоке Пермского края (5.7 см). Средняя длина шишек в Архангельской обл. по данным Н.П. Пастуховой [17] оказалась в пределах 6.7–7.8 см. Длину шишек ели, равную 10 см, в Смоленской обл. определил В.Г. Потылев [20]. По условной линии от Мурманской до Брянской обл. длина шишек из-

меняется от 5.6 до 9.8 см [29]. В бассейне Енисея средняя длина шишек в популяциях составляет 60–65 мм, и только в некоторых районах она увеличивается до 70–73 мм [4]. В Татранской обл. Словакии средняя длина шишек варьирует от 7–8 до 12–13 см [33]. По данным Л.Ф. Правдина [22], длина шишек ели европейской 100 ± 10 , ели сибирской 62 ± 10 , ели гибридной 85 ± 6.5 мм. В целом же показатели длины шишек ели даже для одних и тех же районов по данным разных авторов весьма разнообразны и обнаруживают географическое изменение признака лишь в самом общем виде [11, 28].

Материалом для исследования послужили популяционные сборы шишек для изучения формы семенных чешуй [19]. Поскольку с каждого дерева брали одну шишку средней длины, то для анализа популяционной изменчивости признака полученный образец вполне репрезентативен [10]. По этим “средним” шишкам рассчитывали статистические показатели для каждой популяционной выборки. Такой методический прием [10] принципиально отличается от других, при которых размеры шишек определяют по измерениям их в смешанных партиях производственной заготовки; иногда и вовсе не указывают, каким образом получен исходный образец. В наших материалах популяционные выборки включают, как правило, от 100 шишек и более, а общее их число составляет более 19.4 тыс. шт. в 115 выборках. При этом мы стремились к равномерному распределению пунктов сбора шишек по всей территории от Закарпатья до Якутии и от Заполярья до южной границы ареала (рис. 1). В анализ включено также по одному сбору шишек из Норвегии (№ 16 на рис. 1) и Швеции (№ 32).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования разных авторов показали, что длина шишек ели варьирует в пределах кроны, между деревьями, ценотическими и географическими популяциями. Известна тенденция увеличения средней длины шишек с севера на юг, с востока на запад, от верхних поясов гор к нижним, от худших лесорастительных условий к лучшим [11–13, 21, 25]. На размер шишек влияет много факторов экологического характера. Кроме того, получаемый при исследованиях показатель длины шишек зависит от методики сбора образца. Например, средняя их длина в смешанной партии производственной заготовки, как правило, на 5–7% меньше средних значений для деревьев из той же популяции, потому что размеры шишек находятся в отрицательной корреляции ($R = -0.4-0.5$) с их числом на деревьях [18]. В партиях производственной заготовки доля мелких шишек оказывается несколько больше.

Длина шишек ели на деревьях изменяется по годам урожая. Так у 26 деревьев из Правдинского лесничества Ханты–Мансийского лесхоза в 1986 г. длина шишек была равна 68.4 ± 1.28 мм, а в 1987 г. – 63.3 ± 1.10 мм. Различие хотя и небольшое (5 мм), но достоверное ($t_r = 3.02$; $t_{0.05} = 2.06$). Ранг деревьев по длине шишек в погодичной репродукции сохраняется ($R = 0.835 \pm 0.1123$). Уровень внутрикروновой и внутривидовой (индивидуальной) изменчивости признака, по мнению С.А. Мамаева [10], одинаков. Л.Ф. Правдин [22], не приводя никаких цифровых данных, отметил, что изменчивость размеров шишек и семенных чешуй в кроне одного дерева выражена меньше, чем между разными деревьями той же популя-

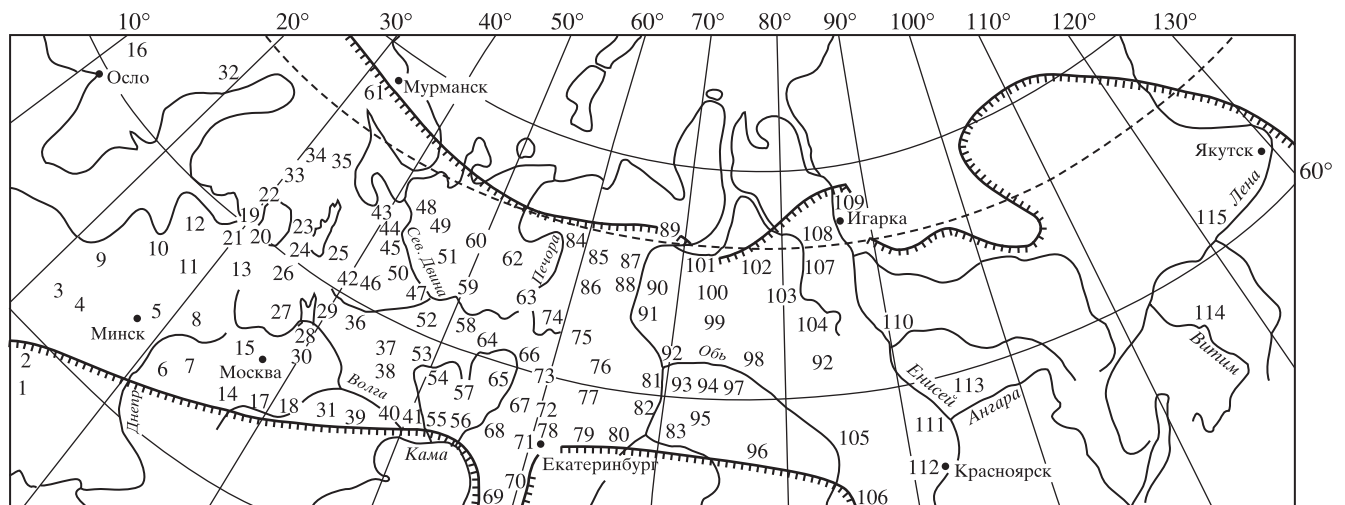


Рис. 1. Географическое расположение пунктов сбора шишек (1–115) в сплошном ареале ели европейской и сибирской для изучения их изменчивости.

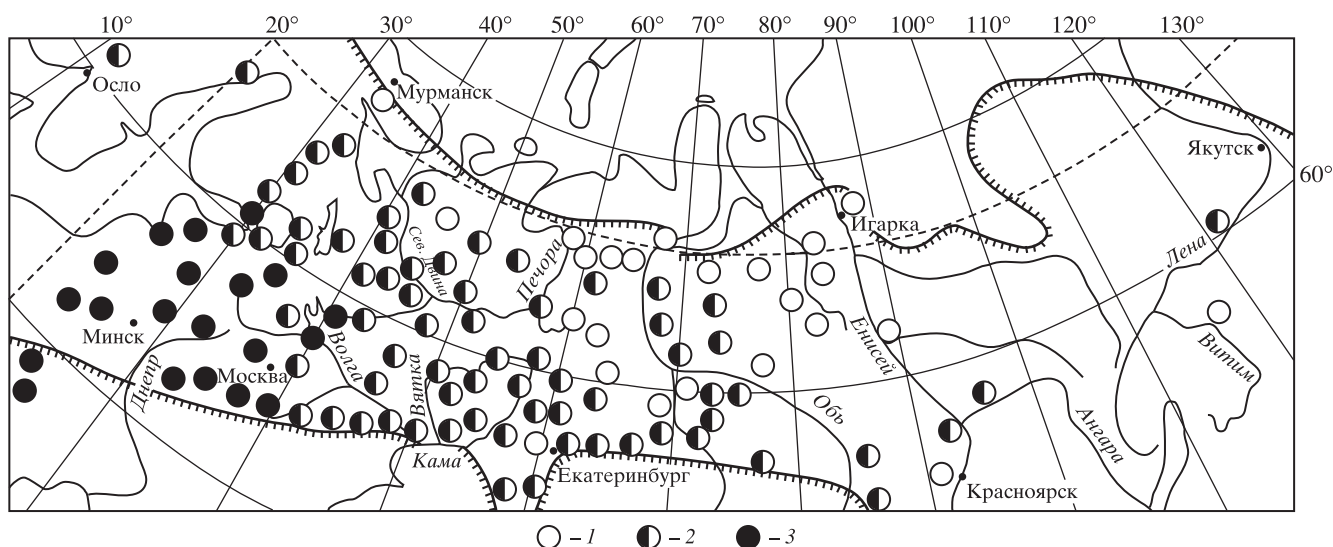


Рис. 2. Географическая изменчивость ели по классам длины шишек: 1 – 64 мм и менее, 2 – 65–84 мм, 3 – 85 мм и более.

ции. По нашим данным, коэффициент вариации длины шишек в пределах кроны (измерено по 100 шишек с каждого дерева) в 1.3–1.6 раза меньше, чем между деревьями.

Изменчивость длины шишек под влиянием лесорастительных условий выражена не очень сильно. Так, на территории Эстонии [30] по 10 типам леса максимальное значение (10.15 см) превосходит минимальное (8.25 мм) в 1.23 раза; в Латвии [22] – в 1.18 (10.5 : 8.9 см), в Литве [22] – в 1.11 (11.1 : 10 см), в Калининградской обл. [22] – в 1.17 (12.1 : 10.3 см) раза. На Урале среднее значение длины шишек в ельнике липняковом (74 мм) превосходит его в ельнике сфагновом (62 мм) в 1.19 раза [11]. Отсюда можно сделать вывод, что экологическая дифференциация признака в пределах относительно небольшой территории (лесхоз, лесничество) укладывается в 1.2 раза превышения наименьшего значения наибольшим. В этом случае коэффициент вариации средних значений длины шишек составляет всего 5–6%, т.е. незначителен [10].

Во всей совокупности выборок (115 шт.) средняя длина шишек варьирует от 44 до 114 мм (рис. 2, таблица). Наблюдается некоторая географическая “пестрота” признака (главным образом в ареале ели сибирской), но в целом довольно ясно выражено уменьшение длины шишек с юго-запада на северо-восток от 100–114 до 50 (44)–60 мм. Популяционное разнообразие ели по длине шишек довольно большое, и в связи с этим можно принять любую более или менее дробную их географическую классификацию. Но более целесообразной (прежде всего для практических це-

лей) будет укрупненная классификация шишек, в соответствии с которой выделяются 3 категории: 1) мелкие шишки 5–6 см и менее; 2) средние шишки 7–8 см; 3) крупные шишки 9–10 см и более (рис. 2). В таблице, наряду со средними показателями длины шишек в ключевых пунктах европейско-сибирской части ареала, показана и “норма признака” [7], т.е. наиболее часто (примерно в 68% случаев) встречающаяся длина шишек.

По северной окраине ареала ели в Восточной Европе и на значительных пространствах северной части Сибири средняя длина шишек в популяциях обычно не превышает 60–65, а чаще близка к 50 мм и менее. На европейской части России, примерно от условной линии между Ладожским оз., Рыбинским вдхр, Окским биосферным заповедником (Рязанская обл.) и далее на восток, распространены популяции со средней длиной шишек 7–8 см (6.5–8.4). К западу от указанной границы длина шишек в популяциях увеличивается до 9–10 (от 8.5) см и более.

По данным некоторых исследователей [5, 26], в Карпатах длина шишек увеличивается до 13 см. Такая же средняя длина шишек ели (13 см) оказалась (данные автора) и в Барском районе Винницкой обл. (вероятно, культуры, поскольку в естественный ареал ели эта территория не входит). Как отметили Г.Л. Тышкевич [26] и М.А. Голубец [5], культуры ели на Украине раньше создавались большей частью из семян, привозимых из Австрии и Германии, где длина шишек ели в разных популяциях составляет 110–160 мм [24, 35, 36]. Наименьший показатель длины шишек

Изменчивость длины шишек ели в ключевых пунктах европейско-сибирской части ареала

Номер на рис. 1	Название популяции	с.ш. – в.д., град.	n	Длина шишек, мм		
				$X \pm S_x$	С.К., %	$X - \sigma \dots X + \sigma$
1	Закарпатская	48–25	370	91±0.7	14	78–104
3	Беловежская Пуща	53–24	193	114±1.0	12	100–128
5	Толочинская	54–30	215	104±0.8	12	92–116
6	Брянская	54–33	200	100±1.0	15	85–115
8	Смоленская	55–32	140	97±1.0	13	84–110
9	Литовская	54–24	118	102±1.3	14	88–116
10	Латышская	57–24	112	92±1.3	15	78–106
13	Валдайская	58–33	134	91±1.3	16	76–106
14	Обнинская	55–36	150	85±0.8	12	75–95
15	Московская	56–37	496	87±0.5	14	75–99
22	Сортавальская	62–30	164	81±0.8	13	71–91
24	Петрозаводская	62–34	175	80±1.0	16	67–93
30	Ивановская	54–42	210	79±0.8	14	68–90
31	Арзамасская	56–43	200	78±0.8	15	66–90
33	Ребольская	63–31	252	78±0.8	14	67–89
36	Солигаличская	59–41	135	82±1.0	13	71–93
37	Шарьинская	58–45	200	79±0.7	13	69–89
40	Казанская	56–50	270	77±0.6	12	68–86
45	Северодвинская	63–45	220	76±0.8	15	65–87
46	Вагская	62–45	235	81±0.7	13	71–91
51	Пинежская	63–47	200	73±0.7	14	63–83
53	Кировская	58–50	310	76±0.6	13	66–86
55	Можгинская	57–52	150	75±0.9	14	65–85
57	Верхнекамская	58–52	300	77±0.6	13	67–87
58	Сыктывкарская	62–51	210	73±0.6	13	64–82
62	Ухтинская	63–53	100	65±0.8	13	57–73
65	Среднекамская	59–57	400	70±0.5	15	60–80
67	Чусовская	58–58	700	70±0.4	14	60–80
69	Башкирская	55–55	100	74±0.9	12	65–83
78	Екатеринбургская	57–61	100	68±0.8	12	60–76
80	Тюменская	57–65	857	69±0.3	14	59–79
83	Вагайская	58–70	400	67±0.5	15	57–77
96	Тарская	57–76	110	68±0.9	14	59–77
105	Томская	57–85	150	65±0.6	12	57–73
112	Красноярская	57–92	140	64±0.8	14	55–73
61	Хибинская	67–33	124	44±0.7	19	36–52
84	Печорская	67–58	122	54±0.8	16	45–63
89	Салехардская	67–66	195	51±0.6	16	43–59
101	Надымская	66–72	117	59±0.8	15	50–68
103	Верхнетазовская	64–83	150	58±0.8	16	49–67
107	Нижнетазовская	66–82	100	57±0.8	14	49–65
109	Нижнеенисейская	68–87	210	60±0.6	15	51–69
110	Тунгусская	62–90	170	64±0.7	15	54–74
114	Витимская	58–114	150	60±0.6	12	53–57
115	Олекминская	61–120	125	66±0.6	14	55–73

Примечание. n – число деревьев в выборке, $X \pm S_x$ – среднее значение и его ошибка, С.К. – коэффициент вариации, $X - \sigma \dots X + \sigma$ – “норма признака”.

(44 мм) в образце из Мурманской обл., возможно, “случайный”, обусловленный природными особенностями участка (ельник багульниковый, редкостойный). По данным других авторов длина шишек, например, на территории Лапландского заповедника составляет 5–6 см [15, 16, 29].

Средняя длина шишек в значительной мере зависит от географического расположения популяций и характеризуется следующими показателями корреляции ($n = 115$):

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	$R \pm S_r$
Градус с.ш. и L_c	0.712 \pm 0.0661	-0.610 \pm 0.0745
Градус в. д. и L_c	0.771 \pm 0.0600	-0.700 \pm 0.0671

Связь отличается от прямолинейной ($\eta^2 - R^2 > 0.1$).

Поскольку при расчете такой корреляции берется длина шишек на разной широте, влияющей на результат, был выполнен расчет корреляции длины шишек с долготой по 9 пунктам между 10 и 120° в. д. на широте примерно 60°. Корреляционное отношение (η) оказалось равным 0.983 \pm 0.0697, коэффициент корреляции (R) составил -0.778 \pm 0.2381. Связь также отличается от прямолинейной. С суммарной величиной градуса северной широты и восточной долготы связь показателя средней длины шишек оказывается достаточно тесной и прямолинейной ($\eta^2 - R^2 < 0.1$):

$$\eta \pm S_\eta = 0.839 \pm 0.0512; \quad R \pm S_r = -0.784 \pm 0.0584.$$

Уравнение регрессии следующее: $L_c = -0.464X + 126.8$, где X – суммарная величина градуса северной широты и восточной долготы (от 72 до 181) места сбора образца шишек. Ошибка уравнения равна 1.45.

Д.Н. Данилов [6] привел данные по средней величине угла заострения семенных чешуй и длины шишек ели в 5 географических пунктах между 32°30' и 56°45' в.д. Коэффициент корреляции между средней длиной шишек и долготой расположения пунктов их сбора составил -0.972 \pm 0.1364 ($R_{0,05} = 0.878$; $R_{0,01} = 0.959$), т.е. связь очень тесная.

В некоторых работах есть указание, что “внутри популяций” длина шишек у ели европейской больше, чем у ели сибирской [2, 28]. В Карпатах по данным Г.Л. Тышкевич [26], наоборот, шишки с вытянутой формой семенных чешуй имеют длину на 33.1% меньше, чем с округлой. Еще в 1925 г. Э. Вольф [3] писал, что “у весьма многочисленных форм этой переходной ели шишечные чешуи, в общем, более округлы, чем чешуи типичной *P. excelsa*, но, впрочем, весьма варьируют не в зависимости от величины шишки. Встречаются фор-

мы с маленькими шишками (50 мм длины), чешуи которых зазубрены. Другие формы, наоборот, имеют крупные шишки (90–100 мм длины) с почти цельнокрайними округлыми чешуями” (с. 92). Все последующие авторы пытались “увязать” длину шишек с формой семенных чешуй. Вероятно, одним из первых был А.В. Альбенский [1]. Выделив в окрестностях Перми 6 форм чешуй (А, В, С, D, Е, F), он привел данные по соответствующей длине шишек мм: 78 (71–88), 63 (51–90), 70 (48–99), 81 (64–98), 74 (55–93), 85 (58–120). Число обследованных шишек составило 4, 38, 27, 9, 15, 61 шт. соответственно. Самые короткие шишки (63 мм) оказались у “чистой” *P. excelsa* Link., а самые длинные (85 мм) – у “типичной” *P. obovata* Ledeb.". Отсюда скорее можно сделать вывод о меньшей длине шишек с заостренной формой семенных чешуй, чем с округлой.

При биометрическом способе изучения формы семенных чешуй в пределах популяций ели оказывается, что длина шишек практически не связана с этим признаком. Корреляционное отношение статистически достоверно, хотя и небольшое (0.20–0.24). Коэффициент корреляции бывает очень низким (0.07–0.14) и недостоверным. Таким образом, между формой семенных чешуй и длиной шишек существует очень слабая нелинейная связь, обусловленная или каким-то избирательным сочетанием особей при внутрипопуляционных скрещиваниях, или, что представляется более вероятным, групповым расположением потомств материнских деревьев и, возможно, оказывающим некоторое влияние на структуру популяций [9].

Между средней длиной шишек (L_c) в популяциях и средними показателями формы семенных чешуй (C_n , C_p , $C_n - C_p$) [19] имеется большое сходство в географической изменчивости, которое характеризуется высоким уровнем корреляции:

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	$R \pm S_r$
L_c и C_n	0.920 \pm 0.0368	-0.884 \pm 0.0439
L_c и C_p	0.921 \pm 0.0365	0.918 \pm 0.0372
L_c и ($C_n - C_p$)	0.925 \pm 0.0356	-0.910 \pm 0.0390.

“Связь” здесь тесная и прямолинейная. Уравнения регрессии следующие:

$$L_c = -0.846C_n + 118.05, \text{ ошибка уравнения } 1.09$$

$$L_c = 1.128C_p + 17.71, \text{ ошибка уравнения } 0.93$$

$$L_c = -0.4956(C_n - C_p) + 75.08, \text{ ошибка уравнения } 0.97.$$

Поскольку имеется тесная географическая (но не морфогенетическая) корреляция показателей

длины шишек (экологически лабильный признак) и формы семенных чешуй (экологически стабильный признак), то первый с достаточным приближением можно рассчитать, например, по C_p и $(C_n - C_p)$ как более “тесно связанные” с длиной шишек:

C_p	80	75	70	65	60	55	50	45	40	
L_c	108	102	97	91	85	80	74	68	63	
$(C_n - C_p)$	-55	-50	-40	-30	-20	-10	0	10	20	30
L_c	102	100	95	90	85	80	75	70	65	60

Дело в том, что однократный и в одном географическом пункте сбор даже большого образца шишек не исключает случайности в определении их средней длины. Этим можно объяснить некоторое популяционное разнообразие в ареале ели сибирской по показателю средней длины шишек. Однократный сбор шишек в любой популяции может дать только ориентировочный параметр длины шишек, хотя и, вероятно, близкий к среднегодовому значению. В разные годы, при другом числе деревьев с шишками, другом числе и размерах шишек на деревьях средняя длина шишек может быть несколько иной.

При изменении показателя C_p на 5% средняя длина шишек в популяциях изменяется на 5.64 мм, а при изменении показателя $C_n - C_p$ на 10% – почти на 5 (4.96) мм. По показателям формы семенных чешуй (C_p и $C_n - C_p$) можно определить расчетную длину шишек по видам ели. Показатель C_p для ели европейской составляет примерно от 65% и более [19], а длина шишек, следовательно, от 91 мм и более; для ели сибирской C_p – от 45% и менее, длина шишек – от 68.5 мм и менее. Показатель C_p в промежуточных популяциях находится в пределах 45–65 %, а длина шишек – 68.5–91 мм. В целом же можно отметить, что дифференциация популяций по длине шишек не очень совпадает с видовыми ареалами ели европейской и сибирской [23]. Если в ареале ели европейской преобладают популяции с крупными шишками, то в ареалах ели сибирской и финской (“промежуточной”) широко распространены популяции и со средней и малой их длиной.

Географическая изменчивость средней длины шишек на таком огромном пространстве довольно высокая. Коэффициент вариации составляет 17% при среднем значении признака в совокупности всех выборок, равном 74 мм. На европейской части ареала ели имеются популяции со всеми классами длины шишек. На Урале и в Сибири наблюдается вариация шишек от минимальных значений до 65–75 мм и только на отдельных участках в разные годы она может достигать 80 мм

[18]. Наличие популяций с длиной шишек 7, 6, 5 см и менее на севере Европы, на территории Урала и Сибири, т.е. в относительно суровых почвенно-климатических условиях, а с длиной шишек 8, 9, 10 см и более в западной части ареала, в относительно благоприятных почвенно-климатических условиях, указывает, что формирование соответствующих генотипов через естественный отбор находится под влиянием именно этих факторов.

Межвидовые различия ели европейской и сибирской по длине шишек известны давно, но определялись они по отдельным выборкам в соответствующих ареалах. Сопоставляя приведенные здесь данные с опубликованными другими авторами [11, 22, 28, 31 и др.], можно увидеть как совпадение, так и существенные различия, которые обусловлены, главным образом, большой зависимостью размеров шишек от многих факторов.

Заключение. В сплошном ареале ели европейской и сибирской имеется большое сходство в географической изменчивости длины шишек и показателей формы семенных чешуй, которое характеризуется высоким уровнем корреляции. На внутривидовом уровне связи длины шишек и формы семенных чешуй нет. Можно выделить, по крайней мере, три очень больших района популяций с близкими значениями признака. Приведенные материалы могут быть полезны для решения вопросов популяционного разнообразия, эволюционно-генетических взаимоотношений изучаемых елей и лесосеменного дела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Альбенский А.В.* Пермские ели (К вопросу о формах ели) // Матер. по изучению Камского Приуралья. Пермь: Пермское об-во краеведения, 1930. Вып. 2. С. 22–23.
2. *Бакшаева В.И.* Перспективы селекции ели в Карелии // Лесоведение. 1970. № 1. С. 38–45.
3. *Вольф Э.* Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской части СССР. Л.: Ленинградский лесн. ин-т, 1925. 173 с.
4. *Говорин Г.М.* Изменчивость ели сибирской в бассейне Енисея // Лесоведение. 1992. № 5. С. 56–60.
5. *Голубец М.А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 1978. 264 с.
6. *Данилов Д.Н.* Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботан. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 191–202.
7. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
8. *Краткая Российская дендрология.* Воронеж, 1798. С. 32–33.
9. *Малеев К.И.* О возможности изолированного существования семей в ценопопуляциях *Picea abies*

- × *Picea obovata* // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 892–903.
10. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
 11. *Мамаев С.А., Попов П.П.* Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука, 1989. 104 с.
 12. *Молчанов А.А.* Плодоношение ели в связи с типами леса // Бюл. МОИП. 1950. Т. 50 (4). С. 95–108.
 13. *Молчанов А.А.* География плодоношения главных древесных пород. М.: Наука, 1967. 103 с.
 14. *Морозов Г.П.* Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. 1976. № 5. С. 22–29.
 15. *Некрасова Т.П.* Репродукция ели на Кольском Севере // Ботан. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 239–248.
 16. *Новиков Г.А.* Плодоношение ели на Кольском полуострове // Известия ВГО. 1940. Т. 72. № 3. С. 403–405.
 17. *Пастухова Н.П.* Плодоношение сосны и ели в лесах Архангельской области // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М.: Наука, 1967. С. 87–100.
 18. *Попов П.П.* Семеношение ели сибирской на Урале // Лесн. хоз-во. 1978. № 12. С. 35–37.
 19. *Попов П.П.* Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
 20. *Потылев В.Г.* Изменчивость шишек и семян в популяциях ели Смоленской области // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Вып. 4. Тула: Мин. образования РСФСР, 1978. С. 83–85.
 21. *Правдин Л.Ф.* Закономерности в плодоношении древостоев // Исследования по лесоводству. М.; Л.: Гослестехиздат, 1936. С. 173–202.
 22. *Правдин Л.Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
 23. *Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А.* Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. 163 с.
 24. *Теплоухов Ф. А.* Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесн. журн. 1872. Вып. 6. С. 86–91.
 25. *Тольский А. П.* Частное лесоводство. Ч. 1. Лесное семеноведение. Издание журнала “Лесное Хозяйство, Лесопромышленность и Топливо” Л., 1927. 260 с.
 26. *Тышкевич Г. Л.* Еловые леса Советских Карпат. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 174 с.
 27. *Фокель.* Глава 27. О ели // Описание естественного состояния растущих в северных российских странах лесов с различными примечаниями и наставлениями как оные разводить. СПб.: Госадмиралтействколлегия, 1766. С. 337–352.
 28. *Чертовской В.Г.* Еловые леса Европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 176 с.
 29. *Щербакова М.А.* Генэкология ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в разных лесорастительных районах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск, 1973. 26 с.
 30. *Этverk И.Э.* Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1974. 132 с.
 31. *Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И.* Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). Минск: Наука и техника, 1971. 351 с.
 32. *Anderson E.* Cone end seed studies in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Stud. Forest. Suec. 1965. № 23. P. 15–25.
 33. *Holubčik M.* Premenlivost smreka obyčajného (*Picea abies* (L.) Karst.) v Tatranskej oblasti podla šišiek // Sb. pr. Tatranskom národnom parku. 1971. № 13. S. 5–47.
 34. *Pravdin L.F., Rostotsev S.A.* Norway spruce provenance experiments in the USSR // IUFRO Norway spruce meeting. S 2.03.11 – S 2.02.11. Buharest, 1979. P. 85–99.
 35. *Priehäusser G.* Die Fichten-Varitionen und Kombinationen des Bayer. Waldes nach phänotypischen mit Bestimmungsschlüssel // Forstwiss. 1958. Cbl. 77. S. 151–171.
 36. *Schmidt-Vogt H.* Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Der gegenwärtige Stand der Forschung zur morphologischen Variabilität der Fichte – gesetzmässigkeiten und Theorien // Allg. Forst.-und Jagdzeitung. 1972. Bd. 143. № 11. S. 221–240.

Population-Geographical Variability of Norway Spruce and Siberian Spruce Cones

P. P. Popov

The population-geographical variability of the cone length in Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea sibirica*) was studied in 115 points of their continuous ranges from Zakarpatskaya district of Ukraine via Belovezhskaya Pushcha (Belarus) to the Republic of Sakha (Yakutia). A close relation between the geographical variability of the cone length and shape of seed scales was found. Within the populations studied, this relation was not pronounced. Within the range, three areas where spruce trees have relatively close morphological characteristics of cones were distinguished.