

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, ЛЕСОВОДСТВО, ЛЕСНЫЕ КУЛЬТУРЫ, АГРОЛЕСОМЕЛИОРАЦИЯ, ОЗЕЛЕНЕНИЕ,  
ЛЕСНАЯ ПИРОЛОГИЯ И ТАКСАЦИЯ/FORESTRY, FORESTRY, FOREST CROPS, AGROFORESTRY,  
LANDSCAPING, FOREST PYROLOGY AND TAXATION

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3>

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ХВОЙНЫХ ВИДОВ (*PINACEAE*) В СЕВЕРНОЙ  
ТАЙГЕ

Научная статья

Сурсо М.В.<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> ORCID : 0000-0001-7482-9848;

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова, Архангельск, Российская Федерация

\* Корреспондирующий автор (surso[at]fciarctic.ru)

**Аннотация**

Таксономическая значимость многих дискретных морфологических признаков и целесообразность выделения по этим признакам внутривидовых таксонов вызывает определенные сомнения у систематиков. Вместе с тем выделенные и описанные многочисленные формы (подвиды, вариации, географические разновидности, расы, климатические экотипы) используются многими авторами в исследованиях закономерностей внутривидовой дифференциации хвойных видов. Такие вариации всегда отражают генотип особи, а своими частотами — генетическую структуру популяций данного вида. Окраска генеративных органов у растений является элементарным наследуемым морфологическим признаком. Целью исследования являлось изучение внутривидовой изменчивости таких признаков в природных северотаежных популяциях хвойных видов. Изучено формовое разнообразие в популяциях хвойных видов по окраске микростробиллов (сосна), молодых женских шишек (ель и лиственница) и семенной кожуры (сосна, ель, лиственница).

**Ключевые слова:** генеративные органы, изменчивость, окраска, хвойные виды.

VARIABILITY OF COLOURATION OF GENERATIVE ORGANS OF CONIFEROUS SPECIES (*PINACEAE*) IN  
THE NORTHERN TAIGA

Research article

Surso B.V.<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> ORCID : 0000-0001-7482-9848;

<sup>1</sup> Federal Research Center for the Integrated Study of the Arctic named after Academician N.P. Laverov, Arkhangelsk, Russian Federation

\* Corresponding author (surso[at]fciarctic.ru)

**Abstract**

The taxonomic significance of many discrete morphological traits and the expediency of identifying intraspecific taxa based on these traits raises certain doubts among systematists. At the same time, the numerous forms (subspecies, variations, geographical varieties, races, climatic ecotypes) identified and described are used by many authors in studies of patterns of intraspecific differentiation of coniferous species. Such variations always reflect the genotype of an individual and, with their frequencies, the genetic structure of populations of a given species. The colouration of generative organs in plants is an elementary inherited morphological trait. The aim of the study was to examine the intraspecific variability of such traits in natural northern taiga populations of coniferous species. Form diversity in populations of coniferous species was studied in terms of colouring of microstrobils (pine), young female cones (spruce and larch) and seed coat (pine, spruce, larch).

**Keywords:** generative organs, variability, colouration, coniferous species.

**Введение**

Под изменчивостью понимается любая неоднородность (варьирование) однотипных признаков и свойств. Термин «признак» используется в генетике для обозначения любой особенности организма, в отношении которой между особями обнаруживается сходство или различие, главным образом наследственного характера. Взаимосвязь между генами и признаками базируется на трех принципах. Первый, сформулированный Иогансеном, заключается в том, что фенотип есть совместный продукт генотипа и среды. Второй принцип состоит в том, что наследственные различия могут быть обусловлены изменениями любого из множества генов. Третий принцип состоит в том, что каждый из генов способен влиять более чем на один признак [15]. Все хвойные виды являются многолетними древесными растениями, поэтому из года в год повторяющиеся вариации одних и тех же морфологических признаков генеративных органов позволяют судить об их наследственной обусловленности.

Близкий к современному состав голосеменных сформировался в конце мезозоя — кайнозое, в меловом и третичном периодах [12]. Хотя широкое распространение современные хвойные получили лишь в миоценовом отделе неогена, едва ли события в плейстоцене явились единственной причиной дивергенции популяций к статусу новых видов. Наиболее вероятно, что такая дифференциация архевидов (правидов) происходила уже в неогеновый период, когда в результате альпийской складчатости образовались горные системы Кавказа, Альп, Гималаев и др., ставшие центрами видообразования.

Проблема внутривидовой дифференциации хвойных видов, часто занимающих обширные ареалы, изначально заключена в их статусе *species incertae sedis*. Исключительно высокий уровень полиморфизма многих современных хвойных видов Европейского Севера нельзя объяснить лишь последствиями адаптации и дальнейшим естественным отбором. С позиций формальной таксономической иерархии их следует рассматривать как политипические образования, сложные гибриды близкородственных групп, сходных по морфологии и биологии репродуктивной деятельности. Продолжительная естественная история этих видов не позволяет делать корректные экскурсы в те далекие эпохи, когда происходило их многократное смешение и размежевание. Многие морфологические признаки (фены) в популяциях хвойных варьируют стохастически, но некоторые подчинены закономерностям клинальной географической и высотной изменчивости. Лишь такое стремление к упорядоченности изначально спонтанно возникшей мозаики форм и поддержание этой упорядоченности внутри популяций в течение неопределенно длительного времени можно объяснить направленным отбором генотипов. Комбинаторика аллельных вариантов при относительно свободном обмене гаметой у хвойных видов обеспечивает поддержание изначально высокого уровня генетического полиморфизма их популяций, и даже близкородственное скрещивание не приводит к инбредной депрессии: избыточное воспроизводство потомства создает предпосылки для последующего отбора.

#### Объекты и методы

Окраску молодых женских шишек ели и лиственницы оценивали в полевых условиях визуально с помощью бинокля. В годы с обильным женским «цветением» определяли окраску женских шишек у 100–200 случайно взятых деревьев в границах лесотаксационных выделов. С 20–40 деревьев, пропорционально представленности разных форм отбирали образцы женских шишек для препарирования. У сосны мужские побеги собирали индивидуально с 20–80 деревьев на каждом из опытных участков в периоды максимальной зрелости микростробиллов, но до начала разлета пыльцы. В лабораторных условиях определяли соотношение правых и левых изомеров, подсчитывали количество микростробиллов в парастихах, расчетным путем определяли количество пыльцевых зерен в одном микростробиле, извлекали и проращивали пыльцу. Зрелые шишки сосны, ели и лиственницы с целью извлечения семян собирали не менее чем с 20–40 деревьев на каждом из опытных участков. У внешне нормально развитых семян по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954) определяли окраску семенной кожуры и цвет крылаток по методу «черной рамки». Морфометрию шишек и семян осуществляли общеизвестными методами.

#### Результаты и обсуждение

У сосны обыкновенной выделяют две основные формы, различающиеся по окраске микростробиллов: «краснопыльниковую», *f. erythranthera* Sanio (var. *rubriflora* Bouchenau), и «желтопыльниковую», *f. sulfuranthera* Kozubov [11]. По мнению С.А. Мамаева [16], изменчивость окраски микростробиллов у сосны обусловлена скорее стохастическими причинами. По нашим данным, с продвижением с юга на север доля «краснопыльниковых» форм сосны в составе насаждений возрастает (таблица 1).

Таблица 1 - Географическая изменчивость окраски микростробиллов у сосны обыкновенной

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3.1>

Форма	Район произрастания (подзона тайги)*		
	северная	средняя	южная
Желтопыльниковая, встречаемость, %	51,2	68,4	88,6
Промежуточная, встречаемость, %	20,2	26,3	7,6
Краснопыльниковая, встречаемость, %	28,6	5,3	3,8

Примечание: северная подзона тайги – Архангельское лесничество; средняя – Вельское лесничество Архангельской области; южная – Устюженское лесничество Вологодской области

Попытки связать характер окраски микростробиллов у сосны с особенностями физиологии и фенологии «цветения», биологии прорастания пыльцы, а также с другими морфологическими признаками и биохимическими показателями предпринимались многими исследователями [3], [8], [17], [25]. Наши наблюдения показали, что между «желто»- и «краснопыльниковыми» формами сосны обыкновенной нет достоверных различий ни по качеству продуцируемой пыльцы, ни по ее размерам, ни по другим морфологическим признакам, морфологически мужские генеративные органы у обеих форм также ничем существенно не различаются (таблица 2).

Таблица 2 - Биоморфологические показатели красно- и желтопыльниковых форм сосны обыкновенной

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3.2>

Окраска микростробиллов	Правые и левые изомеры			Количество стробило в на одном мужском побеге, шт.	Количество пыльцевых зерен в одном микростробиле, тыс. шт.	Жизнеспособность пыльцы, %	Средняя длина пыльцевой трубки, мкм
	3 : 5	5 : 3	прочие				
красная	0,51	0,48	0,01	28,9	17,0	87,0	198
желтая	0,53	0,47	0,00	27,4	17,8	89,2	205

Характер окраски микростробиллов обусловлен, вероятно, соотношением разных групп каротиноидов и флавоноидов в клетках тапетума, выстилающих изнутри стенку микроспорангия. Функционально эти пигменты служат для защиты спорогенных клеток и тканей от ультрафиолетового излучения. После созревания пыльцы тапетум разрушается и окраска микростробиллов быстро утрачивает свои насыщенные тона.

### 3.1. Изменчивость окраски молодых женских шишек у ели и лиственницы

С.А. Мамаев (1972) считает, что все разнообразие окраски молодых женских шишек в сем. Pinaceae, обусловленной разным цветом кроющих и (или) семенных чешуй в течение 1–3 месяцев после их формирования сводится к трем вариациям (формам): шишки зеленой окраски, малиновой или другой красноватой окраски, промежуточной окраски (розоватой, зелено-красной, светло-малиновой и т.д.). Все эти вариации в той или иной степени обнаруживаются у ели (сибирской и европейской) и лиственницы (сибирской и Сукачева).

Впервые на различия в окраске молодых женских шишек ели указал, по-видимому, Бэкман еще в 1777-м году (цит. по: Правдин, 1975). Приводимые в ряде работ морфологические описания «красношишечных» (*f. erythrocarpa* Purk.) и «зеленошишечных» (*f. chlorocarpa* Purk.) форм невольно подталкивают к мысли, что окраска молодых женских шишек у ели может являться диагностическим видовым признаком. Между тем обе эти формы распространены по всему ареалу как *Picea abies* (L.) Karst., так и *P. obovata* Ledeb. Иногда между ними выделяют промежуточную (переходную) форму — *f. dichroa* Domin. Анализ литературы показывает, что с продвижением на север доля «красношишечных» форм в структуре популяций у ели увеличивается. По нашим наблюдениям, в северной и крайнесеверной тайге она может достигать 95–100%.

Цвет макростробиллов у лиственницы в начале «цветения» обусловлен окраской кроющих чешуй, которая варьирует от светло-зеленой до красно-малиновой, почти фиолетовой. По мере разрастания семенных чешуй общий тон окраски молодых женских шишек может изменяться. Обычно для лиственницы указывают на три формы по окраске молодых женских шишек: «красноцветную», *f. rubriflora* Szafer, «зеленоцветную», *f. viridiflora* Szafer (*f. viridis* Schröd.) и «розовоцветную» (переходную), *f. rosea* Szafer. Иногда выделяют «белоцветную» (альбиносную) форму — *f. titelbachii* Schröd [9]. Количественное соотношение разных форм в североевропейских популяциях *Larix sibirica* (*L. sukaczewii*) составляет: зеленошишечные — 52%, красношишечные — 33%, промежуточные формы — 15%. В Якутии для *Larix dahurica* Turch. = *L. gmelinii* (Ruppr.) Ruppr. эта пропорция составляет, соответственно, 10–20, 60–80 и 10–30%. У восточной расы даурской лиственницы, произрастающей в Магаданской области, доминируют красношишечные особи. Деревья с зеленой окраской молодых женских шишек встречаются здесь крайне редко, причем приурочены они к определенным местообитаниям (долины рек, склоны возвышенностей), а не рассеяны хаотично среди деревьев с иной окраской женских стробиллов [19]. Очевидно, что такой порядок цифр не позволяет оценить адаптивные возможности разных форм, но говорит о лабильности вида, произрастающего в экстремальных климатических условиях.

Роль окраски молодых женских шишек у лиственницы трактуется по-разному. Н.В. Дылис (1961) хотя и упоминает об этих различиях, однако не придает данному признаку какого-либо существенного значения для видовой диагностики. Ф.Д. Авров (1990) считает, что окраска молодых женских шишек у лиственницы не имеет большой адаптивной значимости, и аллели, контролирующие этот признак, могут находиться в рецессивном состоянии, выщепляясь в поколениях. Обычно указывается на асинхронность рецептации пыльцы зелено- и красношишечными формами. Красношишечные формы в условиях Сибири продуцируют более крупную пыльцу более высокого качества [23]. В северотаежных популяциях *Larix sibirica* наблюдается тенденция незначительного увеличения числа семязачатков в макростробилах от «зеленошишечных» к «красношишечным» формам (таблица 3) при одновременном уменьшении линейных размеров самих стробиллов.

Таблица 3 - Потенциальные возможности образования семян у разных форм лиственницы в северной подзоне тайги

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3.3>

Форма	Количество фертильных мегаспорофиллов в одном макростробиле, шт.		Количество рецептивных семязачатков в одном макростробиле, шт.	
	M±m <sub>M</sub>	CV, %	M±m <sub>M</sub>	CV, %
Зеленошишечная	28,0 ± 0,86	14,6	56,0 ± 1,71	14,7
Промежуточная	30,2 ± 1,70	13,8	60,4 ± 3,40	13,8
Красношишечная	32,2 ± 1,00	11,6	64,4 ± 1,99	11,6

Для «зеленошишечных» форм характерны более крупные шишки с относительно более крупными семенами. «Красношишечные» формы склонны продуцировать более мелкие семена, часто с довольно тонкой семенной кожурой. Достоверных различий по соотношению различных категорий семян в шишках у разных форм не выявлено. Общее количество семян в шишках ко времени их созревания снижается, по сравнению с потенциально возможным, у всех форм примерно в 2 раза, т.е. около половины всех семязачатков погибает на ранних стадиях развития в период или сразу же после «цветения» лиственницы (таблица 4).

Таблица 4 - Морфометрическая характеристика шишек и семян у разных форм лиственницы сибирской в северотаежных популяциях

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3.4>

Характеристики	Зеленошишечная		Промежуточная		Красношишечная	
	M±m <sub>M</sub>	CV, %	M±m <sub>M</sub>	CV, %	M±m <sub>M</sub>	CV, %
Длина шишки, см	2,8±0,15	14,6	2,6±0,08	9,4	2,5±0,34	24,1
Диаметр шишки, см	1,7±0,09	13,8	1,7±0,05	9,4	1,6±0,14	15,4
Масса шишки, г	2,9±0,37	34,6	2,5±0,20	23,6	2,2±0,64	51,6
Общее количество семян в одной шишке, шт	37,7±4,3	30,4	34,2±2,2	19,1	37,6±2,6	12,0
Количество выполненных семян, %	21,1±3,7	45,7	26,2±4,7	53,3	18,6±7,2	66,5
Масса 1000 шт. выполненных семян, г	11,345±0,76 1	17,8	10,220±0,42 1	12,4	9,285±2,179	40,6
Длина семени с крылаткой, см	1,26±0,04	9,4	1,23±0,04	8,9	1,14±0,14	20,9
Ширина крылатки, см	0,63±0,02	8,7	0,64±0,02	7,4	0,53±0,07	21,7

### 3.2. Изменчивость окраски семенной кожуры и крылаток

Семенная кожура (теста, спермодерма) у хвойных развивается из интегументов семязачатка и наследует генотип матери. Кожура формируется из трех слоев клеток: наружного — экзотесты (саркотесты), среднего — мезотесты (склеротесты) и внутреннего — эндотесты (паренхотесты). Ко времени созревания семян клетки экзо- и эндотесты в значительной степени разрушаются, поэтому кожура зрелых семян состоит в основном из каменных клеток склеротесты. Пигментация наружных покровов семян чаще всего начинается в конце раннего эмбриогенеза с микропиллярного кончика семени, постепенно распространяясь по всей его поверхности. Если оплодотворение не происходит, или развитие эмбриона прерывается вскоре после оплодотворения, дальнейшее развитие семязачатков протекает деструктивно. В этом случае часто наблюдается неполная пигментация семенной кожуры, что особенно

заметно у семян сосны. У вполне вызревших выполненных семян сосны, ели и лиственницы поверхность семенной кожуры окрашена более или менее равномерно, поскольку у этих видов не выражен омфалодий и почти незаметен микропилярный след.

Наиболее разнообразна окраска наружных покровов у семян сосны обыкновенной. По этому признаку С.З. Курдиани (1908) и Н.П. Кобранов (1914) выделили несколько цветосеменных рас. Литвинов [20] придал этим расам формальный статус внутривидовых таксонов, переименовав их в формы (разновидности): формы с черным цветом семенной кожуры — *var. melanosperma* Litv., с желтым — *var. leucosperma* Litv., с коричневым — *var. phoeosperma* Litv., формы с пестрыми семенами — *var. baliosperma* Litv. В дальнейшем к этому вопросу возвращались многие авторы, изучавшие формовое разнообразие у сосны обыкновенной [13], [16], [26], [27]. Следует отметить, что окраска нижней (адаксиальной, контактирующей с внутренней поверхностью семенной чешуи) и верхней (абаксиальной) сторон у семян могут различаться, иногда столь существенно, что создается впечатление, будто в одном образце смешаны семена двух разных деревьев. В северотаежных популяциях сосны все разнообразие семян индивидуумов по признаку окраски семенной кожуры, по нашим наблюдениям, сводится к бежевым (темно-серые, оливково-серые, темно-песочные, бежевые), коричневым (темно-коричневые, кофейные, темно-ореховые), бурым (табачно-бурые, бистровые, бледно-бурые, темно-бурые) и черным (темно-умбровые, грязно-бурые, черные, черновато-бурые) оттенкам.

В целом в структуре насаждений сосны обыкновенной на протяжении всего ареала преобладают особи с темной окраской семенной кожуры [20]. В составе северотаежных популяций также преобладают особи с темным цветом семенной кожуры (черным, бурым, реже коричневым); доля деревьев со светлоокрашенными семенами не превышает 10%, иногда такие вариации вовсе отсутствуют.

Данные о частоте встречаемости цветосеменных групп в разных эдафо-ценотических условиях противоречивы, однако замечено, что в более влажных местообитаниях доля особей с темноокрашенными семенами возрастает [24], [26], [27]. О географической изменчивости признака порой высказываются диаметрально противоположные, взаимоисключающие суждения. Ряд авторов настаивает на имеющей место клинальной изменчивости признака «цвет семян» у сосны обыкновенной. При этом одни говорят, что доля особей с темноокрашенными семенами в популяциях сосны закономерно увеличивается с юга на север [5], [20], другие утверждают обратное [18].

С.А. Мамаев [16] высказывает предположение, что вариации по окраске генеративных органов сосны обыкновенной не подчиняются законам природно-географической зональности. Наблюдаемые различия в соотношениях особей с определенной окраской мужских и женских шишек, семян и их крылаток обусловлены стохастическими закономерностями аккумуляции генов (генетико-автоматическими процессами в популяциях). Доказанные различия носят случайный характер и не имеют ничего общего с географической изменчивостью признака. В природных панмиктичных популяциях (сосны) мозаика наследственных признаков (фенов) обусловлена, главным образом, конкурентными взаимоотношениями между индивидуумами и, как следствие, каждая популяция (в ее классическом понимании), несмотря на относительно свободное поступление мужских гамет извне, имеет собственную, отличную от других генетическую структуру [1].

О лесоводственной ценности семян сосны обыкновенной, различающихся по признаку окраски семенной кожуры также нет единого мнения. Одни авторы говорят о более высокой технической всхожести темноокрашенных семян [20], [26], другие — светлоокрашенных [22], третьи не делают между ними разницы [11]. Следует отметить, что уже сама постановка такой проблематики не вполне корректна, т.к. генотипы клеток семенной кожуры (наследуют генотип матери) и тканей зародыша (наследуют генотипы матери и отца) не тождественны.

Крылатки семян у хвойных образуются в результате отслоения одного или нескольких слоев клеток семенных чешуй и также наследуют генотип матери. У сосны обыкновенной окраска их еще более разнообразна, чем окраска семенной кожуры. Идентификация цвета крылаток часто затрудняется тем, что адаксиальная поверхность у них блестящая (глянцева), абаксиальная — матовая, и та, и другая часто переливающиеся. При классификации крылаток по цветовому признаку учитывается интенсивность окраски и степень выраженности продольных полос («жилок») [13], [16], [20]. По нашим наблюдениям, в северотаежных популяциях все разнообразие крылаток семян сосны сводится к следующим основным группам: желто-бурые (желтовато-буроватые, бледно-терракотовые, желто-бурые, бледно-песочные, буро-желтоватые, буровато-желтоватые, песочные, темно-песочные), ореховые (темно-ореховые, кремовые, ореховые, темно-кремовые, бежевые, шамау светлые, темно-каштановые, темно-коричневые), бурые (табачно-бурые, бистровые, коричнево-бурые, бледно-бурые, буроватые), красно-бурые (красновато-бурые). Прямая корреляция между окраской семян и крылаток или отсутствует, или несущественна. Так, в древостоях встречаются особи с темной окраской семенной кожуры и светлыми крылатками, и наоборот. Наблюдающиеся совпадения носят случайный характер.

Цвет семенной кожуры у ели в северотаежных популяциях представлен монотонными черновато-бурыми, крылаток — буровато-желтыми тонами. Исключение составляют довольно частые здесь случаи мозаицизма, когда в одной шишке, наряду с пигментированными семенами, встречаются семена с развитыми эндоспермом и зародышем, но со светлой, чаще бежевой или бледно-бурой окраской семенной кожуры (рисунок 1).

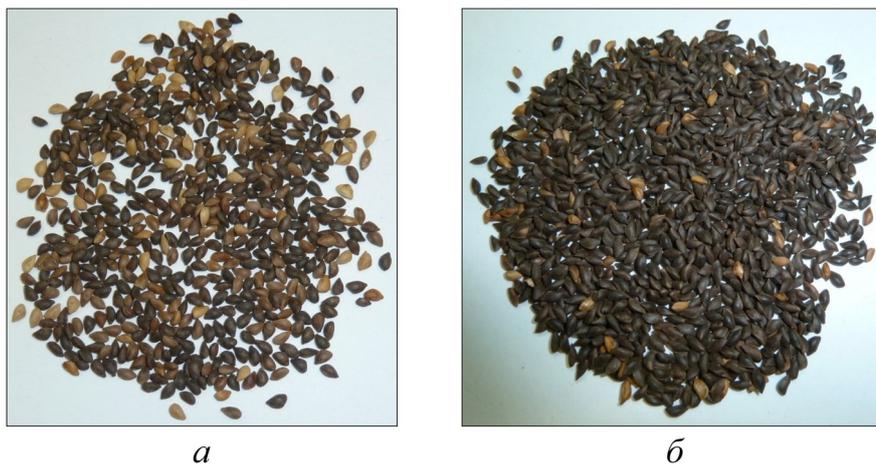


Рисунок 1 - Мозаицизм семян ели:  
 а – дерево № 1; б – дерево № 5  
 DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2025.58.3.5>

*Примечание: Семиозерье, Архангельское лесничество; из образцов удалены пустые, недоразвитые и механически поврежденные семена*

В одном опыте абсолютная всхожесть светлоокрашенных семян была ниже примерно на 25% и составила, в среднем, 53,8%, всхожесть темноокрашенных — 78,6%. В ряде случаев абсолютная всхожесть «светлых» семян была выше. По энергии прорастания и по относительному количеству аномальных проростков (соответственно, 0,9 и 0,5%) эти семена практически не отличались. В другом опыте абсолютная всхожесть темноокрашенных семян составила, в среднем, 85,0%. Всхожесть «светлых» семян оказалась крайне низкой и составила всего 3,9%, причем в двух случаях из трех эти семена не проросли. По результатам взрезывания таких семян большая часть их оказалась загнившей.

Все разнообразие окраски семян и крылаток у лиственницы сводится к сочетанию бурых и желтых тонов разной интенсивности.

#### **Заключение**

Количественные соотношения форм, различающихся по морфологическим признакам генеративных органов в границах популяций, носят случайный характер и во многом обусловлены естественной историей популяции. Географическая изменчивость генеративных органов хвойных видов по морфологическим признакам в большинстве случаев также носит стохастический характер, но в ряде случаев она подчинена закономерностям клинальной изменчивости. Окраска генеративных органов определяется соотношением разных групп пигментов в клетках эпидермальных и субэпидермальных тканей и, скорее всего, носит адаптивный характер. В одних случаях этот характер очевиден, в других — нет. Пигменты в клетках наружных тканей микро- и макростробилов защищают спорогенные клетки и ткани от ультрафиолетового излучения в период «цветения», совпадающий по времени с повышенной солнечной инсоляцией, интенсивность которой зависит от географической широты. Адаптивное значение окраски семенной кожуры сомнительно, хотя и не исключено, что такая окраска выполняет камуфляжную функцию.

#### **Конфликт интересов**

Не указан.

#### **Рецензия**

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

#### **Conflict of Interest**

None declared.

#### **Review**

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

#### **Список литературы / References**

1. Абатурова М.П. Об изоляционных барьерах при выделении популяций в лесу / М.П. Абатурова, Г.А. Абатурова, Г.П. Морозов // Селекция, генетика и семенов-во древ. пород как основа созд-я высокопродукт. лесов.: Тез. докл. и сообщ. на Всес. науч.-техн. совещ., г. Ленинград, 1-5 сентября 1980 г. — Москва, 1980. — Ч. 1. — С. 73–76.
2. Авров Ф.Д. Полиморфизм и наследуемость признаков лиственницы / Ф.Д. Авров // Генетика. — 1990. — Т. 26. — № 12. — С. 2191–2199.
3. Белобородов В.М. К вопросу о репродуктивной способности краснопыльничковой формы сосны обыкновенной / В.М. Белобородов // Генет., селекция, семенов. и интродукция лесн. пород: Сб. науч. тр. — Воронеж, 1978. — № 5. — С. 39–41.

4. Бондарцев А.С. Шкала цветов (Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях) / А.С. Бондарцев. — Москва; Ленинград, 1954. — 28 с.
5. Грибанов Л.Н. Семена сосны из ленточных боров Обь-Иртышского междуречья / Л.Н. Грибанов // Тр. КазНИИЛХа. — Алма-Ата, 1959. — С. 56–69.
6. Дылис Н.В. Сибирская лиственница (Материалы к систематике, географии и истории) / Н.В. Дылис. — Москва: МОИП, 1947. — 139 с.
7. Егоров М.Н. Введение в фенетику древесных растений / М.Н. Егоров. — Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. — 120 с.
8. Ефремов С.П. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / С.П. Ефремов, А.В. Пименов, Т.С. Седельникова [и др.] // Хвойные бореальной зоны. — 2010. — Т. XXVIII. — № 1-2. — С. 126–129.
9. Каппер О.Г. Хвойные породы (лесоводственная характеристика) / О.Г. Каппер. — Москва; Ленинград: Гослесбумиздат, 1954. — 304 с.
10. Кобранов Н.П. О цветосеменных расах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*L.) / Н.П. Кобранов // Лесопромышл. вестник. — 1914. — № 28. — С. 6–10.
11. Козубов Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Бот. ж. — 1962. — Т. 47. — № 2. — С. 276–278.
12. Козубов Г.М. Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание) / Г.М. Козубов, В.В. Тренин, М.А. Тихова [и др.]. — Ленинград: Наука (Ленингр. отд-е), 1982. — 104 с.
13. Кузьмина Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. — Красноярск, 1978. — С. 96–120.
14. Курдиани С.З. Деление *Pinus silvestris*L. на расы / С.З. Курдиани // Лесопромышл. вестник. — Москва, 1908. — № 26. — С. 237–240.
15. Мазер К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс. — Москва: Мир, 1985. — 464 с.
16. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. — Москва: Наука, 1972. — 284 с.
17. Некрасова Т.П. Морфология пыльцы *Pinus sylvestris*L. ssp. *lapponica*Fr / Т.П. Некрасова // Бот. ж. — 1959. — Т. 44. — № 2. — С. 232–234.
18. Обновленский В.М. Географические изменения сосны обыкновенной / В.М. Обновленский // Тр. Брянск. лесохоз. ин-та. — Брянск, 1951. — Вып. 5. — С. 3–34.
19. Поздняков Л.К. Даурская лиственница / Л.К. Поздняков. — Москва: Наука, 1975. — 312 с.
20. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная (Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция) / Л.Ф. Правдин. — Москва: Наука, 1964. — 192 с.
21. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин. — Москва: Наука, 1975. — 200 с.
22. Пугач Е.А. Цветосеменные формы у сосны обыкновенной / Е.А. Пугач // Генет., селекция, семенов. и интродукция лесн. пород. — Воронеж, 1976. — № 3. — С. 30–34.
23. Седельникова Т.С. Особенности пыльцы внутривидовых форм лиственницы сибирской в контрастных экотопах южной Сибири / Т.С. Седельникова, А.С. Аверьянов, А.В. Пименов // Лесоведение. — 2021. — № 3. — С. 265–277.
24. Тарханов С.Н. Адаптация форм *Pinus sylvestris* разным цветом семян на избыточно увлажненных почвах / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская, Ю.Е. Аганина [и др.] // Изв. вузов. Лесн. журн. — 2024. — № 5. — С. 9–26.
25. Тарханов С.Н. Адаптация и морфологическое состояние разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская, Ю.Е. Аганина // Лесоведение. — 2022. — № 1. — С. 72–84.
26. Тренин В.В. О лесоводственной ценности некоторых форм сосны обыкновенной / В.В. Тренин // Науч. основы селекции древ. раст. Севера. — Петрозаводск, 1998. — С. 51–57.
27. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин. — Новосибирск, 1980. — 183 с.

### Список литературы на английском языке / References in English

1. Abaturova M.P. Ob izoljacionnyh bar'erah pri vydelenii populjacij v lesu [About isolation barriers in isolation of populations in the forest] / M.P. Abaturova, G.A. Abaturova, G.P. Morozov // Selekcija, genetika i semenov-vo drev. porod kak osnova sozd-ja vysokoprodukt. lesov. [Breeding, genetics and seed production of ancient species as a basis for creation of high-productive forests]: Proc. of reports and reports at the All-Union Scientific and Technical Council, Leningrad, 1–5 September 1980. — Moscow, 1980. — Pt. 1. — P. 73–76. [in Russian]
2. Avrov F.D. Polimorfizm i nasleduemost' priznakov listvennicy [Polymorphism and heritability of larch traits] / F.D. Avrov // Genetika [Genetics]. — 1990. — Vol. 26. — № 12. — P. 2191–2199. [in Russian]
3. Beloborodov V.M. K voprosu o reproduktivnoj sposobnosti krasnopyl'nikovoj formy sosny obyknovenoj [On the issue of the reproductive capacity of the red-winged form of the Scots pine] / V.M. Beloborodov // Genet., selekcija, semenov. i introdukcija lesn. porod [Genetics, selection, seed breeding and introduction of forest species]: Collection of scientific papers. — Voronezh, 1978. — № 5. — P. 39–41. [in Russian]
4. Bondarcev A.S. Shkala cvetov (Posobie dlja biologov pri nauchnyh i nauchno-prikladnyh issledovanijah) [Color Scale (A guide for biologists in scientific and applied research)] / A.S. Bondarcev. — Moscow; Leningrad, 1954. — 28 p. [in Russian]

5. Gribanov L.N. Semena sosny iz lentochnyh borov Ob'-Irtyskogo mezhdurech'ja [Pine seeds from ribbon forests of the Ob-Irtys interfluvium] / L.N. Gribanov // Tr. KazNIILHa [The works of KazNIILKh]. — Alma-Ata, 1959. — P. 56–69. [in Russian]
6. Dylis N.V. Sibirskaja listvennica (Materialy k sistematike, geografii i istorii) [Siberian larch (Materials for taxonomy, geography and history)] / N.V. Dylis. — Moscow: MOIP, 1947. — 139 p. [in Russian]
7. Egorov M.N. Vvedenie v fenetiku drevesnyh rastenij [Introduction to the phenetics of woody plants] / M.N. Egorov. — Voronezh: Voronezh State University Publishing House, 2004. — 120 p. [in Russian]
8. Efremov S.P. Morfologija i zhiznesposobnost' pyl'cy zhelto- i krasnopyl'nikovoj form sosny obyknovnoj na bolotah i suhodolah Zapadnoj Sibiri [Morphology and viability of pollen of the yellow- and red-pollen form of Scots pine in the swamps and dry forests of Western Siberia] / S.P. Efremov, A.V. Pimenov, T.S. Sedel'nikova [et al.] // Hvojnye boreal'noj zony [Conifers of the boreal zone]. — 2010. — Vol. XXVIII. — № 1- 2. — P. 126–129. [in Russian]
9. Kapper O.G. Hvojnye porody (lesovodstvennaja harakteristika) [Coniferous species (forestry characteristics)] / O.G. Kapper. — Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1954. — 304 p. [in Russian]
10. Kobranov N.P. O cvetosemennyh rasah sosny obyknovnoj (*Pinus sylvestris* L.) [About the flower-seeded races of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)] / N.P. Kobranov // Lesopromyshl. vestnik [Timber Industry Bulletin]. — 1914. — № 28. — P. 6–10. [in Russian]
11. Kozubov G.M. O krasnopyl'nikovoj forme sosny obyknovnoj [About the ruddy form of the Scots pine] / G.M. Kozubov // Bot. zh [Botanical Journal]. — 1962. — Vol. 47. — № 2. — P. 276–278. [in Russian]
12. Kozubov G.M. Reprodukivnye struktury golosemennyh (sravnitel'noe opisanie) [Reproductive structures of Gymnosperms (comparative description)] / G.M. Kozubov, V.V. Trenin, M.A. Tihova [et al.]. — Leningrad: Science (Leningr. br.), 1982. — 104 p. [in Russian]
13. Kuzmina N.A. Izmenchivost' generativnyh organov sosny obyknovnoj v Priangar'e [Variability of generative organs of the Scots pine in the Angara region] / N.A. Kuzmina // Selekcija hvojnyh porod Sibiri [Breeding of Siberian conifers]. — Krasnojarsk, 1978. — P. 96–120. [in Russian]
14. Kurdiani S.Z. Delenie *Pinus silvestris* L. na rasy [Division of *Pinus sylvestris* L. into races] / S.Z. Kurdiani // Lesopromyshl. vestnik [Timber Industry Bulletin]. — Moscow, 1908. — № 26. — P. 237–240. [in Russian]
15. Mazer K. Biometricheskaja genetika [Biometric genetics] / K. Mazer, Dzh. Dzhinks. — Moscow: Mir, 1985. — 464 p. [in Russian]
16. Mamaev S.A. Formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij (na primere semejstva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variability of woody plants (using the example of the Pinaceae family in the Urals)] / S.A. Mamaev. — Moscow: Nauka, 1972. — 284 p. [in Russian]
17. Nekrasova T.P. Morfologija pyl'cy *Pinus sylvestris* L. ssp. *lapponica* Fr [Morphology of pollen of *Pinus sylvestris* L. ssp. *lapponica* Fr] / T.P. Nekrasova // Bot. zh [Botanical Journal]. — 1959. — Vol. 44. — № 2. — P. 232–234. [in Russian]
18. Obnovlenskij V.M. Geograficheskie izmenenija sosny obyknovnoj [Geographical changes of the Scots pine] / V.M. Obnovlenskij // Tr. Brjansk. lesohoz. in-ta [Proceedings of the Bryansk Forestry Institute]. — Bryansk, 1951. — Iss. 5. — P. 3–34. [in Russian]
19. Pozdnjakov L.K. Daurijskaja listvennica [Daurian larch] / L.K. Pozdnjakov. — Moscow: Nauka, 1975. — 312 p. [in Russian]
20. Pravdin L.F. Sosna obyknovennaja (Izmenchivost', vnutrividovaja sistematika i selekcija) [Scots pine (Variability, intraspecific taxonomy and breeding)] / L.F. Pravdin. — Moscow: Nauka, 1964. — 192 p. [in Russian]
21. Pravdin L.F. El' evropejskaja i el' sibirskaja v SSSR [European spruce and Siberian spruce in the USSR] / L.F. Pravdin. — Moscow: Nauka, 1975. — 200 p. [in Russian]
22. Pugach E.A. Cvetosemennye formy u sosny obyknovnoj [Flower-seed forms of the Scots pine] / E.A. Pugach // Genet., selekcija, semenov. i introdukcija lesn. porod [Genetics, breeding, seed production and introduction of forest species]. — Voronezh, 1976. — № 3. — P. 30–34. [in Russian]
23. Sedel'nikova T.S. Osobennosti pyl'cy vnutrividovyh form listvennicy sibirskoj v kontrastnyh jekotopah juzhnoj Sibiri [Features of pollen of intraspecific forms of Siberian larch in contrasting ecotopes of southern Siberia] / T.S. Sedel'nikova, A.S. Aver'janov, A.V. Pimenov // Lesovedenie [Forestry science]. — 2021. — № 3. — P. 265–277. [in Russian]
24. Tarhanov S.N. Adaptacija form *Pinus sylvestris* s raznym cvetom semjan na izbytochno uvlazhnyh pochvah [Adaptation of *Pinus sylvestris* forms with different seed colors on excessively moistened soils] / S.N. Tarhanov, E.A. Pinaevskaja, Ju.E. Aganina [et al.] // Izv. vuzov. Lesn. zhurn [Proceedings of Universities. Forest Journal]. — 2024. — № 5. — P. 9–26. [in Russian]
25. Tarhanov S.N. Adaptacija i morfologicheskoe sostojanie raznyh form sosny v uslovijah postojannogo izbytochnogo uvlazhnenija [Adaptation and morphological condition of different forms of pine in conditions of constant excessive moisture] / S.N. Tarhanov, E.A. Pinaevskaja, Ju.E. Aganina // Lesovedenie [Forestry science]. — 2022. — № 1. — P. 72–84. [in Russian]
26. Trenin V.V. O lesovodstvennoj cennosti nekotoryh form sosny obyknovnoj [On the forestry value of some forms of Scots pine] / V.V. Trenin // Nauch. osnovy selekcii drev. rast. Severa [Scientific foundations of the breeding of woody vegetation of the North]. — Petrozavodsk, 1998. — P. 51–57. [in Russian]
27. Cherepnin V.L. Izmenchivost' semjan sosny obyknovnoj [Variability of Scots pine seeds] / V.L. Cherepnin. — Novosibirsk, 1980. — 183 p. [in Russian]