

ЭНДОГЕННАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ШИШЕК СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)

В.А. Брынцев

ФГБУН «Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН), Россия,
127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4

bryntsev@mail.ru

Приведен анализ эндогенной и индивидуальной изменчивости морфологических признаков шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), проведенный по результатам изучения таких линейных количественных показателей, как: длина и ширина шишки в закрытом и открытом состоянии, длина семенных чешуй, длина, ширина и толщина щитка, длина и ширина пупка. Приведены результаты изучения качественных признаков шишек по форме щитка (апофиза). Представлены материалы изучения относительных показателей формы шишек и их частей (семенных чешуй, щитков, пупков). Показана зависимость уровня эндогенной изменчивости относительных показателей от уровня изменчивости линейных показателей и от степени корреляции линейных показателей. Установлен преимущественно низкий уровень эндогенной и индивидуальной изменчивости количественных признаков шишек, что указывает на возможность их использования для оценки групповой изменчивости. Выявлено преимущество относительных количественных показателей шишек для изучения групповой изменчивости, они косвенно характеризуют форму шишек и ее частей и отражают внутренние корреляции между линейными признаками. Определено варьирование эндогенной изменчивости формы щитка (апофиза) от среднего до очень высокого уровня, а индивидуальной — от повышенного до очень высокого уровня. Рекомендуется не использовать форму щитка (апофиза) для оценки групповой изменчивости.

Ключевые слова: эндогенная изменчивость, индивидуальная изменчивость, морфология шишек, сосна обыкновенная

Ссылка для цитирования: Брынцев В.А. Эндогенная и индивидуальная изменчивость морфометрических показателей шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2025. Т. 29. № 5. С. 62–74. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-5-62-74

Род сосна (*Pinus*) в семействе сосновые (*Pinaceae*) [1] — один из самых больших родов, насчитывающий более 100 видов. Филогенетически он относится к сложно структурированным видам и подразделяется на 2 подрода, 4 секции, 11 подсекций [2]. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) имеет наибольший видовой ареал среди сосен и обладает сложной внутривидовой структурой (имеет подвиды, разновидности, экотипы, формы) [3–8].

Достаточно большое количество литературных трудов посвящено молекулярно-генетическим исследованиям рода *Pinus*, в том числе филогении [2, 9–12], а также изучению его подродов, секций, подсекций [13] и внутривидовой генетической дифференциации отдельных видов [14–16]. Однако часто генетические филогении не полностью соответствуют одна другой, что можно объяснить генетическим обменом между видами (в частности древней и

современной гибридизацией) [17, 18]. В связи с этим проведение морфологического сравнительного анализа, как на меж-, так и на внутривидовом уровне, сохраняет свою актуальность и в настоящее время [19–21]. Особенную ценность морфологические закономерности имеют для палеоботаники, поскольку генетические исследования в этой области практически невозможны [22, 23].

К. Линей [24], разрабатывая систематику растений, опирался в первую очередь на морфологические признаки генеративных органов, которые, в отличие от органов вегетативных, отличаются большей стабильностью и консервативностью. Развитие систематики подтвердило правильность этого направления. Морфология генеративных органов стала широко использоваться не только в межвидовой систематике, но и для выделения внутривидовых таксонов (подвидов и разновидностей), а также для характеристики и выделения популяций [25–27].

Генеративные органы сосен, которые рассматривает сравнительная морфология, это

микростробилы и пыльца, макростробилы в период формирования и опыления, озимь и зрелые шишки и семена. Все они важны и интересны для изучения, однако в качестве объектов исследования зрелые шишки сосен имеют некоторые методические и морфологические преимущества. Шишки имеют деревянистую чешую и сохраняются достаточно долго, что позволяет выполнять их тщательное и методическое изучение и сохранять в коллекциях. Более сложное строение шишек сосен (*Pinus*), по сравнению с другими видами семейства сосновые (*Pinaceae*) [28–31] обусловило высокое морфологическое разнообразие шишек сосен, поэтому их можно использовать как для межвидовой систематики, так и для анализа внутривидовой изменчивости.

Шишки сосен представляют собой сложно-составной женский генеративный орган. Собственно генеративными органами являются семенные чешуи с семенами. Семенные чешуи расположены в пазухах кроющих чешуй на оси шишки по генетической спирали и сближены между собой. Смыкаясь, они защищают семена в период развития и после их созревания. Несмотря на то, что шишка состоит из отдельных метамеров, она представляет собой единое целое, а ее форма — следствие множественных корреляций при морфогенезе. Шишки сосен — важный объект для изучения при внутривидовой и межвидовой систематике.

Морфологическую оценку шишек можно проводить двумя принципиально различными методами: 1) на основе формирования единого образа (гештальта) шишки в целом и его частей (образный); 2) используя морфометрическую оценку признаков (морфометрический).

1. Способность формирования гештальта приобретает опытным путем в ходе длительной работы с изменчивым растительным материалом (желательно под патронажем опытного руководителя). Качественные признаки, присущие тому или иному виду, очень помогают выполнять данную оценку. Так, у сосны горной (*Pinus mugo*) на щитке шишки и вокруг пупка, как правило, имеется тонкая темная полоска вследствие выделившейся смолы; шишки сосны китайской (*P. tabulaeformis*) отличает имеющийся шип, направленный к вершине чешуйки. У сосны смолистой (*P. resinosa*) шип обычно полностью отсутствует. Такие признаки-маркеры наряду с общим образом шишки и ее частей позволяют правильно определять вид.

Образная оценка — это не просто оценка по качественным признакам, которые являются лишь реперами перехода к единому цельному образу, различению, узнаванию, отнесению

объекта к той или иной группе. В образе обязательно должны сочетаться изоморфизм (характерная устойчивая форма целого, в сочетании с формой его частей) и полиморфизм (учет возможного диапазона изменчивости форм).

Анализируя образ шишки, можно выделить следующие образы: шишки в целом; семенной чешуи; апофиза; пупка и шипа на нем. Образный анализ имеет важное значение, поскольку многие характеристики формы достаточно легко узнаются и запоминаются, однако плохо формализуются, их трудно выразить размерными показателями. Данный метод наиболее эффективен на уровне различения видов и морфологических форм, но не очень подходит для применения на внутривидовом межпопуляционном и внутривидовом уровне.

2. Морфометрическая оценка объективнее по сравнению с образным методом, однако не всегда приводит к верному результату, что связано с варьированием количественных признаков, а главное, с перекрытием распределений показателей признаков у разных групп растений [32]. Для оценки больший интерес представляют относительные показатели, которые, в отличие от абсолютных линейных размеров, характеризуют форму шишек, семенных чешуй, их щитков и пупков. Морфометрические показатели формы (относительные показатели) можно обрабатывать статистически. Данный метод применим как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне, хотя на межвидовом уровне целесообразнее сочетание и образного, и морфометрического методов.

В работе [33] описаны формы изменчивости, послужившие основой для наших разработок. Для шишек, как метамерных органов можно выделить следующие формы изменчивости: а) эндогенную (метамерную) — в пределах одного дерева; б) индивидуальную — между отдельными деревьями в той или иной группе; в) групповую — между группами деревьев, выделяемых исследователем на определенных основаниях (группы деревьев разного возраста и сексуализации, семьи, популяции, экотипы, климатипы, разновидности, подвиды, виды и др.). Причем группы часто состоят из перекрывающихся подгрупп [32].

Изучение того или иного признака должно начинаться с изучения эндогенной изменчивости [33]. При высоком уровне эндогенной изменчивости признак не может быть использован ни для целей систематики, ни для целей селекции. Если эндогенная изменчивость достаточно низкая, переходят к изучению индивидуальной изменчивости. Она исследуется в однородных по полу и возрасту группах,

относящихся к одной популяции, растущих в сходных экологических условиях. При высокой индивидуальной изменчивости признака, но низкой эндогенной изменчивости, его можно использовать только для оценки формового разнообразия и индивидуального отбора при селекции, однако для оценки групповой изменчивости он не применим. В случае низкого уровня эндогенной и индивидуальной изменчивости признака его используют для оценки различных групп растений, а также применяют в систематике и групповом отборе.

Несмотря на то, что изучение шишек сосен, в том числе сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), проводится издавна, данные об эндогенной изменчивости их признаков в литературных источниках достаточно скудные. Из морфометрических признаков детальному исследованию подверглась только эндогенная изменчивость длины шишек [4], проводились исследования индивидуальной и групповой изменчивости форм апофиза (щитка семенной чешуйки) и корреляционных связей этих форм с характеристиками деревьев [34, 35]. Однако данные по эндогенной изменчивости форм апофиза никем из авторов не приводились. В связи с этим требуется более детальное изучение эндогенной и индивидуальной изменчивости различных признаков шишек сосны обыкновенной в однородных группах.

Цель работы

Цель работы — исследование и анализ эндогенной и индивидуальной изменчивости морфологических и морфометрических признаков шишек сосны обыкновенной, выделение инвариантных (наименее изменчивых) на эндогенном и индивидуальном уровнях признаков, которые можно было бы использовать для характеристики групповой внутривидовой и межвидовой изменчивости.

Объекты и методы исследования

Для исследования внутривидовой индивидуальной и эндогенной изменчивости были собраны зрелые неповрежденные шишки сосны обыкновенной с 11 упавших при ветровале 2018 г. деревьев, от 30 до 37 шишек с каждого дерева, на территории Мытищинского лесопарка Национального парка «Лосиный остров». Все деревья были V класса возраста (80...90 лет).

Шишки были пронумерованы с помощью тонких металлических бирок. Измерения размерных показателей проводилось с помощью электронного штангенциркуля. В открытом

состоянии были измерены ширина и длина шишки, длина чешуйки, длина и ширина щитка, толщина щитка с пупком, длина и ширина пупка. После снятия всех показателей в открытом состоянии шишки помещались во влажную среду в герметичный полиэтиленовый пакет на 12 ч для смыкания чешуй на шишке. В закрытом состоянии измерялась ширина шишки и подсчитывалось количество чешуек. Ширина шишки в открытом и закрытом состоянии измерялась в самом широком месте.

На закрытой шишке подсчитывалось количество чешуй методом определения количества парастих и подсчета количества чешуй в одной парастихе. Парастиха — многоходовой винтовой ряд чешуек, хорошо различимый на шишке [36]. На одной шишке, как правило, можно четко выделить пяти- и восьмирядную парастихи. В настоящем исследовании чаще всего использовалась пятирядная парастиха. Для определения количества чешуй в шишке количество парастих умножали на количество чешуй в одной парастихе.

По количеству чешуй в шишке и ее длине, подсчитывался коэффициент плотности чешуй

$$K = \frac{n}{L},$$

где K — коэффициент плотности чешуй, шт./мм;

n — количество чешуй в шишке, шт.;

L — длина шишки, мм.

Форма для открытой и закрытой шишки определялась как отношение длины шишки к ее ширине.

После изучения размеров шишки в целом отдельно изучались семенные чешуйки (рисунок).

На каждой шишке в средней ее части с разных сторон были выбраны три чешуи, их поместили маркером. Были определены их размерные параметры: длина чешуи, длина, ширина и толщина щитка (вместе с пупком), длина и ширина пупка. Данные по каждой шишке усреднялись.

На основании измерений подсчитывались относительные показатели семенных чешуй. Форма щитка $F_{щ}$ была определена по формуле

$$F_{щ} = \frac{b}{c},$$

где b — длина щитка, мм;

c — ширина щитка, мм.

Форма пупка $F_{п}$ определялась по формуле

$$F_{п} = \frac{e}{f},$$

где e — длина пупка, мм;

f — ширина пупка, мм.

Относительная длина чешуйки $A_{\text{отн}}$ рассчитана по формуле

$$A_{\text{отн}} = \frac{a}{b},$$

где a — длина чешуйки, мм;

b — длина щитка, мм.

Определение формы чешуйки $F_{\text{ч}}$ производилось по формуле

$$F_{\text{ч}} = \frac{a}{c},$$

где c — ширина щитка, мм.

Типы апофизов определялись визуально в процентах. Сначала делили на плоский и выпуклый типы, внося данные в таблицу. Затем выпуклый подразделяли на два типа: выпуклый прямой и выпуклый загнутый. Загнутые, в свою очередь, делили на загнутый к основанию чешуйки и загнутый к вершинке чешуйки.

Были проведены обмеры 368 шишек с 11 деревьев и 1104 семенных чешуй по 11 параметрам, рассчитано 14 относительных параметров.

Статистическая обработка полученных данных по шишкам в пределах каждого дерева и между деревьями проводилась на компьютере в программе Excel.

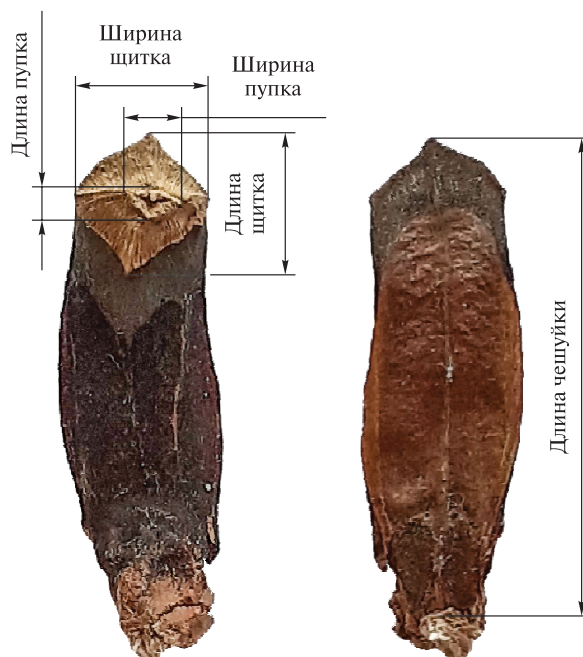
Оценку изменчивости признаков проводили по коэффициенту вариации, уровень изменчивости определяли по эмпирической шкале уровней изменчивости признаков С.А. Мамаева [33] (табл. 1). Для наглядности разные уровни изменчивости выделены разными цветами.

Результаты и обсуждение

По каждому из деревьев приведены длина шишки, ширина открытой и закрытой шишки, количество чешуй в шишке и среднее значение этих признаков для всех деревьев. Коэффициент вариации каждого дерева характеризует эндогенную изменчивость признака, а всех деревьев вместе — изменчивость индивидуальную.

Анализ приведенных в табл. 2 данных показал, что эндогенная изменчивость длины и ширины шишек имела преимущественно низкий уровень. У двух деревьев по длине и ширине открытой шишки наблюдался средний уровень изменчивости на нижней его границе (V — 13...14 %). По количеству чешуй в шишке уже 3 дерева из 11 имели средний уровень изменчивости, у дерева 2 коэффициент вариации доходил до 15 %.

Показатели индивидуальной изменчивости были на низком уровне у длины шишек (V — 11 %), ширины открытых и закрытых шишек (V — 8 %) и на нижней границе среднего уровня



Параметры измерения семенных чешуй сосны обыкновенной

Measurement parameters of the seed scales of the common pine

по количеству чешуй в шишке (V — 13 %). Это свидетельствует о том, что длина и ширина шишек в закрытом и открытом состоянии достаточно стабильные признаки, поскольку их эндогенная и индивидуальная изменчивость находятся на достаточно низком уровне и их можно использовать при изучении различных видов групповой изменчивости. Количество чешуй в шишке — признак более вариабельный, необходимость применения которого, для изучения групповой изменчивости должна решаться в каждом конкретном случае.

При определении формы закрытой и открытой шишки находили отношение длины шишки к ее ширине, соответственно, в закрытом и открытом состоянии. Коэффициент плотности чешуй в шишке вычисляли путем деления количества чешуй в шишке на длину шишки. Чем больше коэффициент плотности чешуй, тем плотнее располагаются чешуи в шишке.

Эндогенная изменчивость относительных показателей формы закрытой и открытой шишки (табл. 3) характеризуется низким и очень низким уровнем.

Показатель индивидуальной изменчивости форм закрытой и открытой шишек составил соответственно 9 (низкий уровень) и 7 % (очень низкий уровень). Данные относительные признаки можно использовать для оценки межгрупповой изменчивости.

Т а б л и ц а 1

Шкала уровней изменчивости признаков
Scale of variability levels

Уровень изменчивости	Очень низкий	Низкий	Средний	Повышенный	Высокий	Очень высокий
Коэффициент вариации V , %	≤ 7	8...12	13...20	21...30	31...40	>40

Т а б л и ц а 2

Морфометрические характеристики шишек
Morphometric characteristics of cones

Номер дерева	Длина шишки, мм		Ширина открытой шишки, мм		Ширина закрытой шишки, мм		Количество чешуй в шишке, шт.	
	$M \pm m$	V , %	$M \pm m$	V , %	$M \pm m$	V , %	$M \pm m$	V , %
1	36,0 ± 0,5	8	40,4 ± 0,6	9	23,4 ± 0,3	8	65,5 ± 1,4	13
2	29,8 ± 0,6	12	33,3 ± 0,6	11	20,5 ± 0,3	9	43,7 ± 1,1	15
3	35,2 ± 0,7	12	41,8 ± 0,6	8	21,6 ± 0,3	7	46,5 ± 0,6	8
4	41,7 ± 0,6	8	42,3 ± 0,5	8	21,7 ± 0,2	7	49,7 ± 0,8	10
5	36,8 ± 0,6	10	37,7 ± 0,7	10	20,6 ± 0,3	9	55,6 ± 1,0	10
6	34,1 ± 0,8	13	35,6 ± 0,8	13	18,9 ± 0,3	8	54,0 ± 1,1	11
7	41,8 ± 0,6	8	42,6 ± 0,4	6	22,3 ± 0,3	8	63,0 ± 0,9	8
8	35,6 ± 0,8	13	36,4 ± 0,9	14	18,1 ± 0,4	12	53,2 ± 1,3	14
9	40,2 ± 0,9	12	37,0 ± 0,7	10	22,2 ± 0,4	10	50,3 ± 1,0	11
10	34,3 ± 0,7	12	37,2 ± 0,6	8	19,7 ± 0,3	9	59,1 ± 0,9	8
11	42,9 ± 0,8	10	41,8 ± 0,6	8	22,7 ± 0,4	11	61,8 ± 0,9	8
Среднее по деревьям	37,1 ± 1,2	11	38,7 ± 1,0	8	21,1 ± 0,5	8	54,8 ± 2,1	13

Примечание. Здесь и в табл. 2–7: M — среднее арифметическое; m — ошибка средней; V — коэффициент вариации.

Т а б л и ц а 3

Относительные показатели шишек
Relative characteristics of cones

Номер дерева	Форма закрытой шишки		Форма открытой шишки		Коэффициент плотности чешуй, шт./мм	
	$M \pm m$	V , %	$M \pm m$	V , %	$M \pm m$	V , %
1	1,6 ± 0,02	10	0,9 ± 0,01	6	1,8 ± 0,04	13
2	1,5 ± 0,02	10	0,9 ± 0,01	8	1,5 ± 0,03	12
3	1,6 ± 0,03	10	0,8 ± 0,01	9	1,3 ± 0,02	10
4	1,9 ± 0,02	5	1,0 ± 0,01	5	1,2 ± 0,01	6
5	1,8 ± 0,02	6	1,0 ± 0,01	7	1,5 ± 0,02	8
6	1,8 ± 0,03	9	1,0 ± 0,01	7	1,6 ± 0,03	10
7	1,9 ± 0,02	5	1,0 ± 0,01	5	1,5 ± 0,03	10
8	2,0 ± 0,02	6	1,0 ± 0,01	4	1,5 ± 0,02	6
9	1,8 ± 0,02	7	1,1 ± 0,01	7	1,3 ± 0,02	8
10	1,7 ± 0,02	7	0,9 ± 0,01	6	1,7 ± 0,03	11
11	1,9 ± 0,02	5	1,0 ± 0,01	7	1,5 ± 0,02	7
Среднее по деревьям	1,8 ± 0,05	9	1,0 ± 0,02	7	1,5 ± 0,06	13

Т а б л и ц а 4

Морфометрические характеристики щитков семенных чешуй**Morphometric characteristics of seed scales apophyses**

Номер дерева	Длина щитка, мм (<i>b</i>)		Ширина щитка, мм (<i>c</i>)		Толщина щитка, мм (<i>d</i>)	
	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$
1	7,9 ± 0,2	12	7,1 ± 0,1	5	3,0 ± 0,13	26
2	7,6 ± 0,1	10	8,6 ± 0,1	9	2,4 ± 0,06	15
3	8,7 ± 0,2	10	7,8 ± 0,1	7	2,4 ± 0,04	10
4	7,6 ± 0,1	11	7,9 ± 0,1	5	2,2 ± 0,03	8
5	6,7 ± 0,1	10	7,3 ± 0,1	7	2,2 ± 0,04	11
6	6,6 ± 0,1	10	7,2 ± 0,1	9	2,5 ± 0,06	13
7	7,4 ± 0,1	11	8,0 ± 0,1	7	2,1 ± 0,03	7
8	7,2 ± 0,1	8	6,5 ± 0,1	8	2,2 ± 0,04	10
9	8,0 ± 0,1	8	8,5 ± 0,1	7	2,2 ± 0,04	10
10	6,6 ± 0,1	7	6,7 ± 0,1	8	2,0 ± 0,03	8
11	8,8 ± 0,1	6	8,0 ± 0,1	6	3,2 ± 0,10	18
Среднее по деревьям	7,6 ± 0,2	10	7,6 ± 0,2	9	2,4 ± 0,11	15

Т а б л и ц а 5

Морфометрические характеристики семенной чешуи и пупка**Morphometric characteristics of seed scales and umbo**

Номер дерева	Длина чешуйки, мм (<i>a</i>)		Длина пупка, мм		Ширина пупка, мм	
	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$
1	14,5 ± 0,3	11	1,6 ± 0,02	9	2,4 ± 0,04	10
2	14,2 ± 0,3	14	1,8 ± 0,03	10	3,0 ± 0,05	10
3	18,3 ± 0,3	8	1,6 ± 0,02	6	2,8 ± 0,03	7
4	18,5 ± 0,3	9	1,5 ± 0,02	7	2,6 ± 0,03	7
5	16,4 ± 0,3	9	1,6 ± 0,03	10	2,7 ± 0,04	9
6	16,3 ± 0,4	13	1,7 ± 0,02	8	2,7 ± 0,04	7
7	17,7 ± 0,2	7	1,5 ± 0,02	8	2,6 ± 0,03	7
8	16,5 ± 0,4	12	1,8 ± 0,03	8	2,9 ± 0,03	7
9	17,0 ± 0,3	11	1,7 ± 0,02	8	2,8 ± 0,03	7
10	16,6 ± 0,2	8	1,4 ± 0,02	9	2,3 ± 0,03	6
11	19,8 ± 0,3	7	1,6 ± 0,02	6	2,5 ± 0,05	12
Среднее по деревьям	16,9 ± 0,5	10	1,6 ± 0,04	8	2,7 ± 0,06	7

Эндогенная изменчивость коэффициента плотности чешуй несколько выше, чем у форм шишек, но в основном на низком уровне, у трех деревьев — на очень низком и у одного — на нижнем пределе среднего уровня.

Индивидуальная изменчивость находится на нижнем пределе среднего уровня — 13 %. Хотя этот признак несколько более вариабелен как по эндогенной изменчивости некоторых деревьев, так и по индивидуальной изменчивости, его можно применять для оценки межгрупповой изменчивости.

В работе [4] исходя из отношения длины шишек к их ширине выделены следующие формы шишек:

– продолговатая (отношение длины к ширине 2,5/3,0);

– широкая (2,0/2,5);

– яйцевидная (1,5/2,0);

– круглая (1,0/1,5).

В наших исследованиях установлена яйцевидная форма у закрытых шишек, а круглая — у открытых шишек. По форме шишек (отношение длины к ширине шишки) различали близкие виды сосен *Pinus halepensis* Mill. и *P. brutia* Ten. в местах их симпатрического произрастания в пределах Греции [37].

Кроме изучения размеров и формы шишек в целом большой интерес вызывает изучение строения их семенных чешуй.

Т а б л и ц а 6

Относительные показатели семенных чешуй

Relative characteristics of seed scales

Номер дерева	Относительная длина чешуйки		Форма чешуйки		Форма щитка		Форма пупка	
	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$
1	$1,8 \pm 0,04$	12	$2,0 \pm 0,04$	11	$1,1 \pm 0,02$	10	$0,66 \pm 0,01$	11
2	$1,9 \pm 0,04$	12	$1,7 \pm 0,04$	14	$0,9 \pm 0,02$	10	$0,61 \pm 0,01$	14
3	$2,1 \pm 0,03$	8	$2,4 \pm 0,03$	8	$1,1 \pm 0,02$	10	$0,59 \pm 0,01$	8
4	$2,5 \pm 0,04$	11	$2,4 \pm 0,03$	8	$1,0 \pm 0,02$	11	$0,55 \pm 0,01$	8
5	$2,5 \pm 0,05$	11	$2,3 \pm 0,03$	8	$0,9 \pm 0,02$	9	$0,59 \pm 0,01$	11
6	$2,5 \pm 0,04$	9	$2,3 \pm 0,03$	8	$0,9 \pm 0,01$	7	$0,63 \pm 0,01$	9
7	$2,4 \pm 0,04$	9	$2,2 \pm 0,03$	8	$0,9 \pm 0,02$	11	$0,59 \pm 0,01$	10
8	$2,3 \pm 0,05$	12	$2,6 \pm 0,04$	9	$1,1 \pm 0,02$	9	$0,62 \pm 0,01$	8
9	$2,1 \pm 0,04$	10	$2,0 \pm 0,04$	11	$1,0 \pm 0,02$	9	$0,60 \pm 0,01$	9
10	$2,5 \pm 0,03$	6	$2,5 \pm 0,03$	8	$1,0 \pm 0,02$	9	$0,61 \pm 0,01$	9
11	$2,3 \pm 0,03$	8	$2,5 \pm 0,03$	6	$1,1 \pm 0,01$	5	$0,64 \pm 0,02$	14
Среднее по деревьям	$2,3 \pm 0,07$	11	$2,2 \pm 0,08$	12	$1,0 \pm 0,03$	9	$0,61 \pm 0,01$	5

Из данных, приведенных в табл. 4 и 5, видно, что эндогенная и индивидуальная изменчивость таких признаков, как длина и ширина щитка, длина и ширина пупка соответствовала низкому и очень низкому уровню. По длине чешуек, уровень эндогенной изменчивости очень низкий, низкий и средний (на нижнем пределе), индивидуальной изменчивости — низкий. Отсюда следует, что данные признаки можно использовать для оценки межгрупповой изменчивости.

В отличие от указанных выше признаков уровень эндогенной изменчивости по признаку толщины щитка у разных деревьев сильно различался. У некоторых деревьев он был низкий и очень низкий, у других — средний и даже повышенный. Высокий уровень изменчивости был, как правило, у тех деревьев, которые отличались высокими средними показателями толщины щитка. Индивидуальная изменчивость этого признака также была на среднем уровне. Эти результаты свидетельствуют о том, что данный признак нельзя рекомендовать для оценки межгрупповой изменчивости у сосны обыкновенной.

На основании линейных показателей семенных чешуй для каждой чешуйки были определены относительные показатели. Формы щитка и пупка определялись отношением их длины к ширине, относительная длина чешуйки — отношением длины чешуйки к длине щитка, характеризующим форму чешуйки.

По данным, представленным в табл. 6 эндогенная изменчивость относительных показателей семенных чешуй преимущественно

низкого уровня. У отдельных деревьев уровень очень низкий, у двух деревьев некоторые показатели имеют средний уровень, однако он близок его нижнему пределу. Индивидуальная изменчивость всех относительных показателей семенных чешуй находится на низком и очень низком уровне, поэтому данные относительные показатели можно использовать для оценки межгрупповой изменчивости.

Некоторые исследователи широко изучали форму семенных чешуй (апофизов) [4, 34, 35] как плоских, так и выпуклых, причем выпуклые щитки могут быть выпуклыми прямыми и выпуклыми загнутыми к вершине чешуйки или ее основанию.

В нашем опыте на каждой изучаемой шишке визуально были определены формы щитков. Сначала типы щитка подразделили на плоский и выпуклый (в процентах от общего количества чешуй), затем выпуклый — на выпуклый прямой и выпуклый загнутый (в процентах от выпуклых чешуй). Последний тип подразделили на выпуклый загнутый к основанию чешуйки и выпуклый загнутый к вершине чешуйки (в процентах от выпуклых загнутых чешуй) (табл. 7).

На всех исследуемых шишках имелись как плоские, так и выпуклые щитки. На шишках количество плоских щитков составило в среднем 43 %. Из чешуек с выпуклым щитком преобладали выпуклые прямые щитки — в среднем 41 %. Выпуклые загнутые щитки имеются не на всех шишках. У некоторых деревьев (№ 5 и № 6) их количество минимальное, а у дерева № 11 среднее количество выпуклых загнутых щитков на шишках превышает и количество

Т а б л и ц а 7

Форма апофиза (щитка), %
Apophysis shape, %

Номер дерева	Плоский		Выпуклый прямой		Выпуклый загнутый к основанию чешуйки		Выпуклый загнутый к вершине чешуйки	
	<i>M</i>	<i>V</i> , %	<i>M</i>	<i>V</i> , %	<i>M</i>	<i>V</i> , %	<i>M</i>	<i>V</i> , %
1	42	26	30	28	11	46	17	42
2	51	20	37	22	10	41	2	130
3	40	19	42	15	15	41	3	150
4	36	20	43	13	16	42	5	84
5	46	27	52	24	1,5	162	0,5	316
6	41	30	58	20	0,3	381	0,7	326
7	52	23	40	24	3	138	5	97
8	48	19	42	25	9	64	1	182
9	46	20	35	26	18	39	1	269
10	46	30	47	36	4	154	3	199
11	30	32	24	36	39	31	7	114
Среднее по деревьям	43	24	41	24	12	104	4	174

Т а б л и ц а 8

Коэффициент корреляции признаков шишек
Correlation coefficient between cone characteristics

Коррелируемые признаки	Среднее значение коэффициента корреляции	Лимиты коэффициента корреляции
Длина шишки — ширина открытой шишки	0,80	0,66...0,95
Длина шишки — ширина закрытой шишки	0,80	0,66...0,89
Ширина открытой шишки — ширина закрытой шишки	0,76	0,53...0,86
Длина шишки — количество чешуй	0,69	0,51...0,89
Длина щитка — ширина щитка	0,44	0,23...0,67
Длина пупка — ширина пупка	0,29	0,12...0,51
Длина чешуи — длина щитка	0,51	0,29...0,70
Длина чешуи — ширина щитка	0,54	0,37...0,82
Длина чешуи — длина шишки	0,67	0,36...0,85
Длина чешуи — ширина открытой шишки	0,81	0,70...0,92
Длина чешуи — ширина закрытой шишки	0,61	0,39...0,78

выпуклых прямых щитков, и количество плоских щитков. Щитки выпуклые и загнутые к основанию в среднем встречались в 3 раза чаще, чем выпуклые и загнутые к вершине.

Уровень эндогенной изменчивости плоских и выпуклых прямых щитков был от среднего до высокого, выпуклых загнутых щитков — очень высокий. Уровень индивидуальной изменчивости этих признаков был от повышенного до очень высокого.

Высокий уровень эндогенной и индивидуальной изменчивости формы щитка (апофиза) показывает, что его нельзя рекомендовать для оценки межгрупповой морфологической изменчивости шишек сосны обыкновенной.

Научный интерес представляет корреляция отдельных параметров шишек и их частей. От степени корреляции во многом зависит изменчивость относительных параметров шишек и их частей.

Как видно из табл. 8, все представленные в ней признаки шишек имели между собой положительную корреляцию, однако ее уровень был разным [38]. Наиболее тесную связь между собой показали общие размерные показатели шишек: длина шишки, ширина открытой и закрытой шишек. В связи с этим показатели формы шишек как в открытом, так и в закрытом состоянии устойчивы, имеют низкую эндогенную изменчивость и являются важными ха-

раактеристиками при оценке групповой изменчивости. Тесную связь показали также длина чешуи с шириной открытой шишки. Ширина открытой шишки зависит от длины чешуй, однако она будет зависеть и от угла отхождения чешуй. В данных исследованиях в пределах одного дерева угол отклонения чешуй не имел существенных отличий, что и обусловило тесную корреляцию.

Корреляция между длиной и шириной щитка и между длиной и шириной пупка показали слабую связь. Это ставит под сомнение использование признаков формы щитка и формы пупка для характеристики внутривидовой групповой изменчивости. Однако при сравнении шишек различных видов сосен этими признаками не стоит пренебрегать. Остальные представленные в табл. 8 пары признаков имели средний (умеренный) уровень корреляции.

В большинстве случаев (при коэффициенте корреляции 0,34 и выше) корреляция была достоверной — на уровне 95 %. Недостоверной была корреляция у четырех деревьев по признаку длина пупка — ширина пупка и у двух деревьев по признакам длина щитка — ширина щитка и длина чешуи — длина щитка, которые имели самые низкие значения коэффициентов корреляции.

Выводы

Все исследованные количественные показатели шишек (длина шишки, ширина открытой шишки, ширина закрытой шишки, количество чешуй в шишке, длина чешуйки, длина щитка, ширина щитка, длина пупка, ширина пупка), кроме толщины щитка, имели преимущественно низкий уровень как эндогенной, так и индивидуальной внутривидовой изменчивости. Из чего можно сделать вывод о том, что эти признаки можно использовать для фенотипической характеристики групповой изменчивости.

Кроме того, для характеристики групповой изменчивости можно использовать относительные показатели шишек: формы открытой и закрытой шишек, а также коэффициент плотности чешуй и относительные показатели чешуй: форму щитка, форму чешуйки, форму пупка, относительную длину чешуйки, относительную толщину щитка. Эти показатели устойчивы, имеют низкий уровень эндогенной и индивидуальной изменчивости.

Детальное исследование признака «форма щитка (апофиза)» показало, что на каждом дереве имеются разные формы щитков. Показатель эндогенной изменчивости варьирует от

среднего до очень высокого уровня. Варьирование внутривидовой индивидуальной изменчивости — также от повышенного до очень высокого. Это говорит о том, что использование данного признака для изучения групповой изменчивости морфологических и морфометрических признаков шишек сосны обыкновенной нецелесообразно.

Низкий уровень индивидуальной изменчивости большинства линейных и относительных морфометрических признаков в данном опыте был связан не только с индивидуальной стабильностью этих признаков, но и с тем, что для изучения удалось подобрать однородную группу: одна популяция (генетическое единство), сходные условия произрастания, один класс возраста деревьев, отсутствие различий по типу их сексуализации. Низкий уровень эндогенной и индивидуальной изменчивости относительных признаков был связан во многом с тесной положительной корреляцией между соответствующими линейными признаками.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ГБС РАН № 122042700002-6.

Список литературы

- [1] Christenhusz M., Reveal J., Farjon A., Gardner M., Mill R., Chase M. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms // *Phytotaxa*, 2011, v. 19, pp. 55–70. DOI:10.11646/phytotaxa.19.1.3
- [2] Germandt D.S., López G.G., García S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // *Taxon*, 2005, v. 54 (1), pp. 29–42. DOI:10.2307/25065300
- [3] Каппер О.Г. Хвойные породы. Лесоводственная характеристика. М.: Гослесбумиздат, 1954. 303 с.
- [4] Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная: изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.
- [5] Тараканов В.В. Демиденко В.П., Ишутин Я.Н., Бушков Н.Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири / под ред. Л.И. Милутина. Новосибирск: Наука, 2001. 229 с.
- [6] Cheddadi R., Vendramin G.G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J., Beaulieu J., Sadori L., Jost A., Lunt D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris* // *Global Ecology and Biogeography*, 2006, v. 15, pp. 271–282. DOI: 10.1111/j.1466-822x.2006.00226.x
- [7] Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Репродуктивный потенциал плюсовых деревьев. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, 2015. 586 с.
- [8] Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Babich N.A., Bryntsev V.A. Differentiation of Plus Trees of Scots Pine by Xylem Conditions // *Russian Forestry J.* 2023, no. 4 (394), pp. 9–25. DOI: 10.37482/0536-1036-2023-4-9-25

- [9] Eckert A.J., Hall B.D. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): Phylogenetic tests of fossil-based hypotheses // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, v. 40, pp. 166–182. DOI:10.1016/j.ympev.2006.03.009
- [10] Palmé A.E., Pyhäjärvi T., Wachowiak W., Savolainen O. Selection on nuclear genes in a *Pinus* phylogeny // Molecular Biology and Evolution, 2009, v. 26, pp. 893–905. DOI: 10.1093/molbev/msp010
- [11] Jina W.-T., Gernandtc D.S., Wehenkeld C. Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines // Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS), 2021, v. 118, no. 20, e2022302118. DOI: 10.1073/pnas.2022302118
- [12] Zeb U., Wangb X., AzizUllah A., Fiaz S., Khan H., Ullah S., Ali H., Shahzad K. Comparative genome sequence and phylogenetic analysis of chloroplast for evolutionary relationship among *Pinus* species // Saudi J. of Biological Sciences, 2022, v. 29, pp. 1618–1627. DOI:10.1016/j.sjbs.2021.10.070
- [13] Syring J., Farrell K., Businsk'y R., Cronn R., Liston A. Widespread Genealogical Nonmonophyly in Species of *Pinus* Subgenus *Strobus* // Systematic Biology, 2007, v. 56(2), pp. 1–19. DOI: 10.1080/10635150701258787
- [14] Szmídt A.E., Wang X.-R. Molecular systematics and genetic differentiation of *Pinus sylvestris* (L.) and *P. densiflora* (Sieb. et Zucc.) // Theor. Appl. Genet., 1993, v. 86, pp. 159–165.
- [15] Szmídt A.E., Wang X.-R., Changtragoon S. Contrasting patterns of genetic diversity in two tropical pines: *Pinus kesiya* (Royle ex Gordon) and *P. merkusii* (Jungh et De Vriese) // Theor. Appl. Genet., 1996, v. 92, pp. 436–441.
- [16] Liua Y.-Y., Jina W.-T., Weia X.-X., Wang X.-Q. Cryptic speciation in the Chinese white pine (*Pinus armandii*): Implications for the high species diversity of conifers in the Hengduan Mountains, a global biodiversity hotspot // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2019, v. 138, pp. 114–125. DOI:10.1016/j.ympev.2019.05.015
- [17] Vasilyeva G. Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids // Silvae Genetica, 2013, v. 62 (1–2), pp. 61–68. DOI:10.1515/sg-2013-0008
- [18] Meng J., Mao J., Zhao W., Xing F., Chen X., Liu H., Xing Z., Wang X., Li Y. Adaptive Differentiation in Seedling Traits in a Hybrid Pine Species Complex, *Pinus densata* and Its Parental Species, on the Tibetan Plateau // PLoS ONE, 2015, v. 10(3). DOI:10.1371/journal.pone.0118501
- [19] Farjon A. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and palaeo-endemism // Botanical J. of the Linnean Society, 1996, v. 121, pp. 365–384.
- [20] Marcysiak K., Boratynski A. Contribution to the taxonomy of *Pinus uncinata* (Pinaceae) based on cone characters // Pl. Syst. Evol., 2007, v. 264, pp. 57–73. DOI 10.1007/s00606-006-0501-2
- [21] Tiwari S.P., Kumar P., Yadav D., Chauhan D.K. Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas // Turkish J. of Botany, 2013, v. 37, pp. 65–73. DOI:10.3906/bot-1110-1
- [22] Klymiuk A.A., Stockey R.A., Rothwell G.W. The First Organismal Concept for an Extinct Species of Pinaceae: *Pinus arnoldii* Miller // International J. of Plant Sciences, 2011, v. 172, no. 2, pp. 294–313. DOI:10.1086/657649
- [23] Li X.-C., Hu Y., Zhang X., Xiaoa L., Lianga L., Zhanga R., Qiao L. A novel seed cone of *Pinus* from the Miocene of coastal Southeast China indicates kinship with Southeast Asian pines // Plant Diversity, 2023, v. 45, pp. 732–747. DOI:10.1016/j.pld.2022.12.002
- [24] Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- [25] Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. Особенности генеративных органов сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны, 2007. № 2–3. С. 225–234.
- [26] Memišević Hodžić M., Hajrudinovic-Bogunić A., Bogunić F., Marku V., Ballian D. Geographic variation of *Pinus heldreichii* Christ from the Western Balkans based on cone and seed morphology // Dendrobiology, 2020, v. 84, pp. 81–93. DOI:10.12657/denbio.084.007
- [27] Чупров А.В., Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А. Изменчивость шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в географических культурах Архангельской области // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 3. С. 24–33. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-24-33
- [28] Čelakovský L.J. Die Gymnospermen. Eine Morphologisch-Phylogenetische studie // Královská česká společnost nauk. Třída matematikōpřirodovedecká. Rozpravy. Folge 7. Bd. 4. № 1. Prag: K. Böhm. Gesellschaft der Wissenschaften, 1890, 148 p.
- [29] Брынцев В.А. Эволюционные и экологические последствия морфологических особенностей шишек рода *Pinus* в семействе *Pinaceae* // Ежегодная национальная (с междунар. участием) науч.-техн. конф. профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов Мытищинского филиала МГТУ им. Н.Э. Баумана по итогам науч.-исслед. работ за 2023 г.: Материалы конф. Красноярск: Изд-во Научно-инновационного центра, 2024. С. 10–12.
- [30] Брынцев В.А. Шишка голосеменных растений // Большая российская энциклопедия. URL: <https://bigenc.ru/c/shishka-golosemennyykh-rastenii-lac632> (дата обращения 22.12.2024).
- [31] Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Чупров А.В. Формирование шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях изменения климата // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2023. Т. 27. № 4. С. 36–46. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-4-36-46
- [32] Романовский М.Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука, 1994, 96 с.
- [33] Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- [34] Иванов В.П., Марченко С.И., Глазун И.Н., Нартов Д.И. Оценка влияния морфометрических параметров шишек на качество семенного материала сосны обыкновенной // ИзВУЗ Лесной журнал, 2018. № 4 (364). С. 19–30.
- [35] Кузьмина Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: Изд-во ИЛИД, 1978. С. 96–120.
- [36] Брынцев В.А. Филлотаксис. Опыт применения компьютерных моделей для решения вопросов теоретической морфологии растений. М.: УМЦ, 2006. 112 с.

- [37] Daskalidou E. N., Thanos C. A. Seed and cone morphometric indicators: A new tool for the discrimination between the common Mediterranean pines *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. // Plant Biosystems, 2010, v. 144, no. 4, pp. 819–825. DOI:10.1080/11263504.2010.514127
- [38] Харченко М.А. Корреляционный анализ. Воронеж: Изд-во ВГУ, 2008. 31 с.

Сведения об авторе

Брынцев Владимир Альбертович — д-р с.-х. наук, доцент, гл. науч. сотр. лаборатории дендрологии, ФГБУН «Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук», bryntsev@mail.ru

Поступила в редакцию 02.04.2025.

Одобрено после рецензирования 17.04.2025.

Принята к публикации 21.08.2025.

ENDOGENOUS AND INDIVIDUAL VARIABILITY OF SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) CONES' MORPHOMETRIC PARAMETERS

V.A. Bryntsev

Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences, 4, Botanicheskaya st., 127276, Moscow, Russia

bryntsev@mail.ru

The article analyzes endogenous and individual variability of Scots pine cones' morphological features. Cone features are widely used in forestry and dendrological literature to characterize populations, ecotypes, climatypes and forms. However, there are very few detailed studies of endogenous variability of Scots pine cones, which determines the possibility of using them to assess group variability, in the literature, which indicates the relevance of the research. The work studied quantitative such linear indicators as cone length, its width in the closed and open state, seed scales length, length, width and thickness of the shield, umbo length and width. Endogenous and individual variability in the shape of the apophysis was also studied. In addition to linear morphometric features, relative quantitative indicators were studied that reflect both the shape of the cone and the shape of its parts (seed scales, apophysis, umbo). The level of endogenous variability depends on the variability level of the linear indices, the ratio of which they are obtained, and on the degree of correlation between these linear indices. The conducted analysis of statistical indices of morphometric features variability showed that all the studied quantitative indices of cones had predominantly low levels of endogenous and individual variability, therefore these features can be used to study group variability. Relative indices of cones had even lower levels of endogenous and individual variability. They have an advantage in studying group variability, since they indirectly characterize the shape of cones and reflect the correlation relationships established in it. The study of the shape of the apophysis showed that its endogenous variability differs from medium to very high, and individual variability differs from increased to very high. Therefore, its use for studying group variability is inappropriate.

Keywords: endogenous variability, individual variability, cone morphology, Scots pine

Suggested citation: Bryntsev V.A. *Endogennaya i individual'naya izmenchivost' morfometricheskikh pokazateley shishek sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.)* [Endogenous and individual variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) cones' morphometric parameters]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2025, vol. 29, no. 5, pp. 62–74. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-5-62-74

References

- [1] Christenhusz M., Reveal J., Farjon A., Gardner M., Mill R., Chase M. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 2011 v. 19, pp. 55–70. DOI:10.11646/phytotaxa.19.1.3
- [2] Gernandt D.S., López G.G., García S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 2005, v. 54 (1), pp. 29–42. DOI:10.2307/25065300
- [3] Kapper O.G. *Khvoynnye porody. Lesovodstvennaya kharakteristika* [Coniferous trees. Forestry characteristics] Moscow: Goslesbumizdat, 1954, 303 p.

- [4] Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya: izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* [Scots pine: variability, intraspecific taxonomy and selection]. Moscow: Nauka, 1964, 190 p.
- [5] Tarakanov V.V., Demidenko V.P., Ishutin YA.N., Bushkov N.T. *Selektsionnoye semenovodstvo sosny obyknovennoy v Sibiri* [Selective seed production of Scots pine in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 2001, 229 p.
- [6] Cheddadi R., Vendramin G.G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J., Beaulieu J., Sadori L., Jost A., Lunt D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*, 2006, v. 15, pp. 271–282. DOI: 10.1111/j.1466-822x.2006.00226.x
- [7] Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Reproductivnyy potentsial plusovykh derev'yev* [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Reproductive potential of plus trees]. Nizhniy Novgorod: Nizhegorodskaya gosudarstvennaya sel'skokhozyaystvennaya akademiya, 2015, 586 p.
- [8] Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Babich N.A., Bryntsev V.A. Differentiation of Plus Trees of Scots Pine by Xylem Conditions. *Russian Forestry J.* 2023, no. 4 (394), pp. 9–25. DOI: 10.37482/0536-1036-2023-4-9-25
- [9] Eckert A.J., Hall B.D. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (*Pinaceae*): Phylogenetic tests of fossil-based hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, v. 40, pp. 166–182. DOI:10.1016/j.ympev.2006.03.009
- [10] Palmé A.E., Pyhäjärvi T., Wachowiak W., Savolainen O. Selection on nuclear genes in a *Pinus* phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, 2009, v. 26, pp. 893–905. DOI: 10.1093/molbev/msp010
- [11] Jina W.-T., Gernandtc D.S., Wehenkeld C. Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 2021, v. 118, no. 20, e2022302118. DOI: 10.1073/pnas.2022302118
- [12] Zeb U., Wangb X., AzizUllah A., Fiaz S., Khan H., Ullah S., Ali H., Shahzad K. Comparative genome sequence and phylogenetic analysis of chloroplast for evolutionary relationship among *Pinus* species. *Saudi J. of Biological Sciences*, 2022, v. 29, pp. 1618–1627. DOI:10.1016/j.sjbs.2021.10.070
- [13] Syring J., Farrell K., Businsk'y R., Cronn R., Liston A. Widespread Genealogical Nonmonophyly in Species of *Pinus* Subgenus *Strobus*. *Systematic Biology*, 2007, v. 56(2), pp. 1–19. DOI: 10.1080/10635150701258787
- [14] Szmídt A.E., Wang X.-R. Molecular systematics and genetic differentiation of *Pinus sylvestris* (L.) and *P. densiflora* (Sieb. et Zucc.). *Theor. Appl. Genet.*, 1993, v. 86, pp. 159–165.
- [15] Szmídt A.E., Wang X.-R., Changtragoon S. Contrasting patterns of genetic diversity in two tropical pines: *Pinus kesiya* (Royle ex Gordon) and *P. merkusii* (Jungb et De Vriese). *Theor. Appl. Genet.*, 1996, v. 92, pp. 436–441.
- [16] Liua Y.-Y., Jina W.-T., Weia X.-X., Wang X.-Q. Cryptic speciation in the Chinese white pine (*Pinus armandii*): Implications for the high species diversity of conifers in the Hengduan Mountains, a global biodiversity hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2019, v. 138, pp. 114–125. DOI:10.1016/j.ympev.2019.05.015
- [17] Vasilyeva G. Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids. *Silvae Genetica*, 2013, v. 62 (1–2), pp. 61–68. DOI:10.1515/sg-2013-0008
- [18] Meng J., Mao J., Zhao W., Xing F., Chen X., Liu H., Xing Z., Wang X., Li Y. Adaptive Differentiation in Seedling Traits in a Hybrid Pine Species Complex, *Pinus densata* and Its Parental Species, on the Tibetan Plateau. *PLoS ONE*, 2015, v. 10(3). DOI:10.1371/journal.pone.0118501
- [19] Farjon A. Biodiversity of *Pinus* (*Pinaceae*) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Botanical J. of the Linnean Society*, 1996, v. 121, pp. 365–384.
- [20] Marcysiak K., Boratynski A. Contribution to the taxonomy of *Pinus uncinata* (*Pinaceae*) based on cone characters. *Pl. Syst. Evol.*, 2007, v. 264, pp. 57–73. DOI 10.1007/s00606-006-0501-2
- [21] Tiwari S.P., Kumar P., Yadav D., Chauhan D.K. Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas. *Turkish J. of Botany*, 2013, v. 37, pp. 65–73. DOI:10.3906/bot-1110-1
- [22] Klymiuk A.A., Stockey R.A., Rothwell G.W. The First Organismal Concept for an Extinct Species of Pinaceae: *Pinus arnoldii* Miller. *International J. of Plant Sciences*, 2011, v. 172, no. 2, pp. 294–313. DOI:10.1086/657649
- [23] Li X.-C., Hu Y., Zhang X., Xiaoa L., Lianga L., Zhanga R., Qiao L. A novel seed cone of *Pinus* from the Miocene of coastal Southeast China indicates kinship with Southeast Asian pines. *Plant Diversity*, 2023, v. 45, pp. 732–747. DOI:10.1016/j.pld.2022.12.002
- [24] Linney K. *Filosofiya botaniki* [Philosophy of Botany]. Moscow: Nauka, 1989, 456 p.
- [25] Kuz'mina N.A., Kuz'min S.R. *Osobennosti generativnykh organov sosny obyknovennoy* [Features of the generative organs of Scots pine]. *Khvoynyye boreal'noy zony* [Conifers of the boreal zone], 2007, no. 2–3, pp. 225–234.
- [26] Memišević Hodžić M., Hajrudinovic-Bogunić A., Bogunić F., Marku V., Ballian D. Geographic variation of *Pinus heldreichii* Christ from the Western Balkans based on cone and seed morphology. *Dendrobiology*, 2020, v. 84, pp. 81–93. DOI:10.12657/denbio.084.007
- [27] Chuprov A.V., Nakvasina E.N., Prozherina E.A. *Izmenchivost' shishek sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.), proizvodstvennykh v geograficheskikh kul'turakh Arkhangel'skoy oblasti* [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) cones phenotypic variation growing in provenance trials of Arkhangelsk region]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 3, pp. 24–33. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-24-33
- [28] Čelakovský L.J. Die Gymnospermen. Eine Morphologisch-Phylogenetische studie. *Královská česká společnost nauk. Třída matematikopřirodovedecká. Rozpravy. Folge 7. Bd. 4. № 1*. Prag: K. Böhm. Gesellschaft der Wissenschaften, 1890, 148 p.

- [29] Bryntsev V.A. *Evolutsionnyye i ekologicheskiye posledstviya morfologicheskikh osobennostey shishek roda Pinus v semeystve Pinaceae* [Evolutionary and ecological consequences of morphological features of cones of the genus *Pinus* in the family *Pinaceae*]. Yezhegodnaya natsional'naya (s mezhdunarodnym uchastiyem) nauchno-tehnicheskaya konferentsiya professorsko-prepodavatel'skogo sostava, aspirantov i studentov Mytishchinskogo filiala MG TU im. N.E. Bauman po itogam nauchno-issledovatel'skikh rabot za 2023 g.: mater. konferentsii [Annual national (with international participation) scientific and technical conference of the faculty, graduate students and students of the Mytishchi branch of Bauman Moscow State Technical University on the results of research work for 2023: conference materials]. Krasnoyarsk: Research and Innovation Center, 2024, pp. 10–12.
- [30] Bryntsev V.A. *Shishka golosemennykh rasteniy* [Cone of gymnosperms]. Bol'shaya rossiyskaya entsiklopediya [The Great Russian Encyclopedia]. Available at: <https://bigenc.ru/c/shishka-golosemennykh-rastenii-1ac632> (accessed 22.12.2024).
- [31] Nakvasina E.N., Prozherina N.A., Chuprov A.V. *Formirovaniye shishek sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.) v usloviyakh izmeneniya klimata* [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) cone formation under changing climate]. Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin, 2023, vol. 27, no. 4, pp. 36–46. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-4-36-46
- [32] Romanovskiy M.G. *Polimorfizm drevesnykh rasteniy po kolichestvennym priznakam* [Polymorphism of woody plants by quantitative traits]. Moscow: Nauka, 1994, 96 p.
- [33] Mamayev S.A. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale)* [Forms of intraspecies variability of woody plants]. Moscow: Nauka, 1973, 284 p.
- [34] Ivanov V.P., Marchenko S.I., Glazun I.N., Nartov D.I. *Otsenka vliyaniya morfometricheskikh parametrov shishek na kachestvo semennogo materiala sosny obyknovennoy* [Assessment of the influence of morphometric parameters of cones on the quality of Scots pine seed material]. Russian Forestry J., 2018, no. 4 (364), pp. 19–30.
- [35] Kuz'mina N.A. *Izmenchivost' generativnykh organov sosny obyknovennoy v Priangar'ye* [Variability of generative organs of Scots pine in the Angara region]. Seleksiya khvoynykh porod Sibiri [Selection of Siberian coniferous species]. Krasnoyarsk, 1978, pp. 96–120.
- [36] Bryntsev V.A. *Fillotaksis. Opyt primeneniya komp'yuternykh modeley dlya resheniya voprosov teoreticheskoy morfologii rasteniy* [Phyllotaxis. Experience of application of computer models for solution of questions of theoretical morphology of plants]. Moscow: UMC, 2006, 112 p.
- [37] Daskalakou E.N., Thanos C.A. Seed and cone morphometric indicators: A new tool for the discrimination between the common Mediterranean pines *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. Plant Biosystems, 2010, v. 144, no. 4, pp. 819–825. DOI:10.1080/11263504.2010.514127
- [38] Harchenko M.A. *Korrelyatsionnyy analiz* [Correlation analysis]. Voronezh: VGU, 2008, 31 p.

The research carried out within the framework of the state assignment of Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences on topic № 22042700002-6.

Author's information

Bryntsev Vladimir Al'bertovich — Dr. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Chief Research Scientist of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences, bryntsev@mail.ru

Received 02.04.2025.

Approved after review 17.04.2025.

Accepted for publication 21.08.2025.