

П. П. Попов
С. П. Арефьев
М. Н. Казанцева

Разнообразие и географическая дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata*) в российской части ареала

Изучены популяции ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в российской части ее ареала по биометрическим показателям основных систематических признаков — форме семенных чешуй и длине шишек. Все популяции разделены на три существенно различающихся группы (популяционные фенотипы), обозначения которых учитывают встречаемость в них особей с фенотипом ели европейской (*e* — *europaea*), сибирской (*s* — *sibirica*) и промежуточной формы (*m* — *medioxima*): *f. P.ms.* — фенотип *Picea medioxima-sibirica*; *f. P.mss.* — фенотип *Picea medioxima-sibirica-sibirica*; *f. P.s.* — фенотип *Picea sibirica*. Структуру популяций изучали на основе следующей градации фенотипов особей: ели европейской (*f. e.*, *f. eem*, *f. em*), промежуточной формы (*f. emm*, *f. m*, *f. mms*) и ели сибирской (*f. ms*, *f. mss*, *f. s*). В группе популяций *f. P.ms.* встречаются 7 фенотипов особей с преобладанием *f. mms* (21%), *f. ms* (32%) и *f. mss* (24%); в группе *f. P.mss.* — 5 фенотипов особей с преобладанием *f. ms* (23%), *f. mss* (36%), *f. s* (31%), в группе *f. P.s.* — 3 фенотипа особей с преобладанием *f. mss* (28%) и *f. s* (64%). Промежуточные фенотипы особей встречаются только в популяциях *f. P.ms.* (33%) и *f. P.mss.* (10%). Во всех рассмотренных группах популяций практически не встречаются особи с фенотипом ели европейской. Коэффициенты разнообразия по частоте фенотипов особей в выделенных группах популяций равны 5,78 (4,23—6,75), 4,30 (2,93—5,05) и 2,87 (1,93—3,70) соответственно. Между частотой фенотипов особей и средней длиной шишек имеется достоверная корреляция. С учетом связи этих параметров с количеством и качеством семян результаты исследования могут быть полезны для решения вопросов лесоводства при отборе наиболее перспективных участков в качестве генетических резерватов.

Ключевые слова: форма семенных чешуй, фенотип, особь, популяция.

Введение

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) занимает обширные пространства на территории России [1; 29]. Это определяет ее важное хозяйственно-экономическое и ландшафтно-экологическое значение. Тем не менее во многих отношениях ель сибирская изучена еще недостаточно; изучение ее отдельных признаков носит в основном региональный характер [6; 7; 14; 16]. Ряд авторов считает ель сибирскую всего лишь географической расой (разновидностью, подвидом) ели обыкновенной [8; 31; 35; 39]. От ели европейской (обыкновенной) она отличается параметрами многих признаков [15; 17; 18; 26; 32], прежде всего меньшей длиной шишек и более или менее округлой формой верхней части семенных чешуй (ФСЧ) [10; 20; 26]; у ели европейской она угловато-заостренная. Этот признак, а также его изменчивость в значительной степени обусловлены генетическими факторами [6; 33; 34]. Некоторые исследователи при визуальной оценке признака отмечали поразительное однообразие ФСЧ ели сибирской [5; 39]. Однако при использовании метрических приемов определения ФСЧ оказалось, что она не так однообразна, как представляется визуально. Разнообразие чешуй по установленным параметрам позволяет выделять типы особей, популяций и их групп по этому признаку [13; 21; 24; 25].

Целью настоящей работы является изучение разнообразия и дифференциации популяций ели сибирской в российской части ареала по частоте фенотипов, выделяемых на основе метрики семенных чешуй.

Материалы и методы

Район исследований простирается от Мурманской области до Республики Саха (Якутия) и включает территорию Европейского Севера России, Урала, Западную и Вос-

© Попов П. П., Арефьев С. П., Казанцева М. Н., 2021

точную Сибирь (рис. 1). Сбор и обработку материала производили в течение ряда лет (2011—2018 гг.) в оптимальных лесорастительных условиях (разнотравные и зеленомошные группы типов леса) соответствующего района. В работе использована 12 681 особь ели из 81 пункта, которые относительно равномерно располагаются на всей территории ареала. Под каждым деревом брали 1 шишку средней длины, неповрежденную и пригодную для обработки. Площадь пробы, таким образом, определялась количеством деревьев (шишек) ели; отбирали не менее 100 шишек на каждом участке. При обработке материала использовали методику, опубликованную ранее [18; 21]. При этом учитывалось, что изменчивость и параметры анализируемых признаков в относительно однородных лесорастительных условиях конкретных пунктов, как и во времени (по годам), сохраняются, если отсутствуют факторы внешнего воздействия, изменяющие структуру елового древостоя в возрасте репродукции [6; 18; 26].

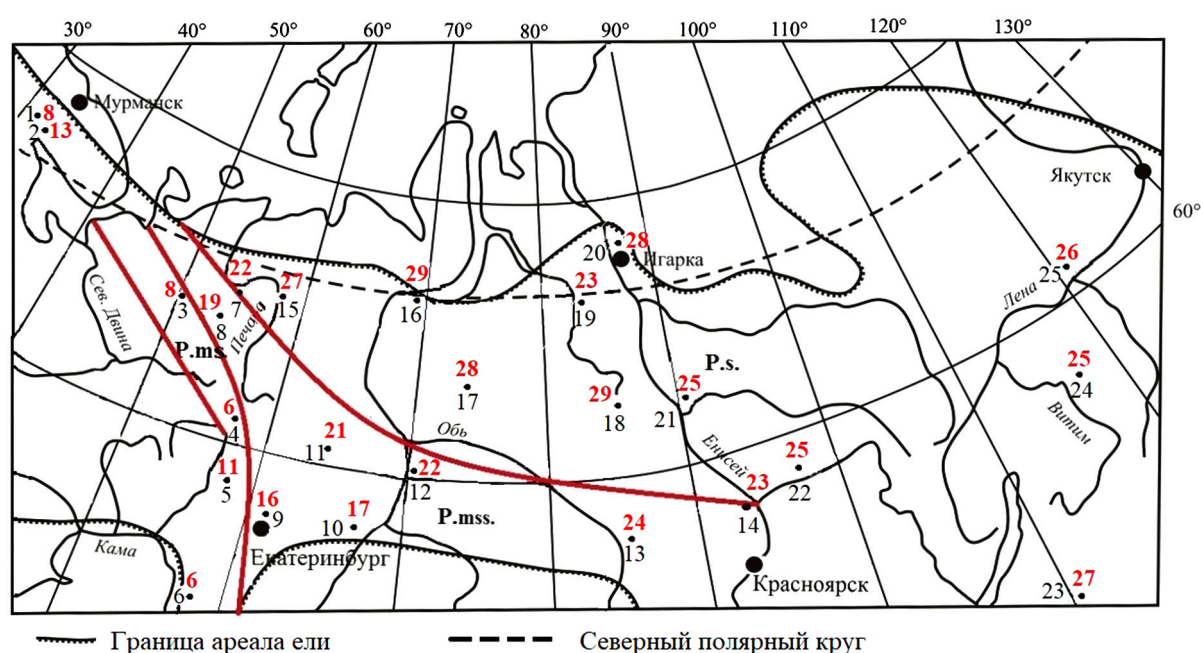


Рис. 1. Расположение ключевых пунктов (1—25, черный шрифт) и средние показатели разности коэффициентов сужения (C_n — coefficient of narrowing) и вытянутости (C_p — coefficient of projection) верхней части семенных чешуй $C_n - C_p$ (красный шрифт).

Пункты: 1 — Мончегорск; 2 — Апатиты; 3 — Кослан; 4 — Ныроб; 5 — Чусовой; 6 — Красный Ключ; 7 — Ижма; 8 — Ухта; 9 — Екатеринбург; 10 — Тюмень; 11 — Зеленоборск; 12 — Чембакчина; 13 — Томск; 14 — Енисейск; 15 — Печора; 16 — Салехард; 17 — Когалым; 18 — Ратга; 19 — Красноселькуп; 20 — Игарка; 21 — Подкаменная Тунгуска; 22 — Бедоба; 23 — Кыра; 24 — Бодайбо; 25 — Олекминск.

Между группами популяций ели сибирской (f. *P.ms.*, f. *P.mss.*, f. *P.s.*) обозначены условные границы (красные линии)

Структуру популяций оценивали по характеру распределения в них следующих фенотипов особей — f. *e.*, f. *eem.*, f. *em.*, f. *emm.*, f. *m.*, f. *mms.*, f. *ms.*, f. *mss.*, f. *s.*, соответствующих популяционным фенотипам [20; 22]: f. *P.e.*, f. *P.eem.*, f. *P.em.*, f. *P.emm.*, f. *P.m.*, f. *P.mms.*, f. *P.ms.*, f. *P.mss.*, f. *P.s.* Последние выделялись с 10%-ной градацией комплексного показателя ФСЧ ($C_n - C_p$) от -50 до $+30\%$ в виде разности коэффициентов сужения (C_n — coefficient of narrowing) и вытянутости (C_p — coefficient of projection) их верхней части [20; 22]. По средним показателям C_n и C_p в популяциях определяли их отклонение от «эталонных» популяций ели европейской и ели сибирской [36] через квадрат дистанции Махаланобиса — SMD (Squared Mahalanobis Distances) [4].

Первые три группы особей считаем фенотипами ели европейской (f. *e*, f. *eem*, f. *em*), следующую тройку — промежуточными фенотипами (f. *emm*, f. *m*, f. *mms*), далее следуют фенотипы ели сибирской (f. *ms*, f. *mss*, f. *s*) [22]. Такое распределение отражает характер естественной гибридизации елей европейской и сибирской [2; 3; 10; 14; 26; 35], а также географические закономерности распространения популяций ели сибирской в пределах ее ареала с учетом фенотипических особенностей [21]. Частоту и разнообразие фенотипов (*M*) определяли по формуле [11]:

$$M = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_n})^2,$$

где p_1, p_2, \dots, p_n — частоты фенотипов в долях единицы.

Результаты и обсуждение

Ель сибирскую представляют группы популяций (популяционные фенотипы): f. *P.ms*. (fen. *Picea medioxima-sibirica*), f. *P.mss*. (fen. *Picea medioxima-sibirica-sibirica*), f. *P.s*. (fen. *Picea sibirica*). Они отличаются небольшой длиной шишек, преобладанием особей фенотипов ели сибирской и почти полным отсутствием фенотипов ели европейской (табл. 1).

Таблица 1

Разнообразие популяций разных групп ели сибирской по частоте фенотипов особей в ряде ключевых пунктов

Номер пункта	n	L _c	C _n - C _p	Частота фенотипов особей, %								Σ			M	SMD от	
				3	4	5	6	7	8	9	1-3	4-6	7-9	E. evr.		E. sib.	
Группа популяций f. <i>P.ms</i> .																	
1	117	55	8	—	6	9	22	29	26	8	—	37	63	5.50	51.51	6.44	
2	124	44	12	2	5	9	12	23	34	15	2	26	72	6.06	47.53	4.37	
3	100	69	8	1	4	7	22	36	19	11	1	33	66	5.77	56.10	4.60	
4	170	72	6	1	2	5	13	32	31	16	1	20	79	5.51	54.40	3.23	
5	700	70	11	1	1	9	18	35	25	11	1	28	71	5.51	44.52	2.68	
6	100	74	10	—	1	12	15	38	24	10	—	28	72	5.09	58.73	4.78	
Группа популяций f. <i>P.mss</i> .																	
7	200	58	22	—	—	1	6	14	39	40	—	7	93	3.90	86.74	0.20	
8	100	65	19	—	1	8	8	13	32	38	—	17	83	4.88	68.86	0.86	
9	100	68	16	—	—	6	7	34	33	20	—	13	87	4.47	73.80	1.56	
10	235	66	17	—	1	6	8	21	31	33	—	15	85	4.92	58.43	1.13	
11	212	64	21	—	—	2	5	16	38	39	—	7	93	4.02	79.99	0.76	
12	250	64	22	—	—	—	5	18	32	45	—	5	95	3.55	85.27	0.61	
13	150	65	24	—	—	—	1	10	41	48	—	1	99	3.06	110.8	0.03	
14	130	67	23	—	—	1	1	12	42	44	—	2	98	3.45	102.7	0.12	
Группа популяций f. <i>P.s</i> .																	
15	122	54	27	—	—	—	1	9	29	61	—	1	99	2.96	110.3	0.02	
16	195	51	29	—	—	—	2	11	25	62	—	2	98	3.10	93.13	0.13	
17	110	66	28	—	—	—	1	4	28	67	—	1	99	2.71	113.5	0.09	
18	150	58	29	—	—	—	—	6	23	71	—	—	100	2.46	119.7	0.21	
19	100	57	30	—	—	—	—	9	35	56	—	—	100	2.69	116.1	0.23	
20	210	60	28	—	—	—	—	4	23	73	—	—	100	2.35	116.2	0.37	
21	170	64	25	—	—	—	4	10	35	51	—	4	96	3.32	103.6	0.09	
22	105	69	25	—	—	—	1	8	37	54	—	1	99	2.98	117.4	0.00	
23	130	54	27	—	—	—	—	4	28	68	—	—	100	2.41	116.9	0.15	
24	150	61	25	—	—	—	—	6	39	55	—	—	100	2.60	117.4	0.00	
25	125	64	26	—	—	—	—	1	42	57	—	—	100	2.26	117.4	0.00	

Примечание. Здесь и в таблице 2:

Пункты: 1 — Мончегорск; 2 — Апатиты; 3 — Кослан; 4 — Ныроб; 5 — Чусовой; 6 — Красный Ключ; 7 — Ижма; 8 — Ухта; 9 — Екатеринбург; 10 — Тюмень; 11 — Зеленоборск; 12 — Чембакчина; 13 — Томск; 14 — Енисейск; 15 — Печора; 16 — Салехард; 17 — Когалым; 18 — Ратта; 19 — Красноселькуп; 20 — Игарка; 21 — Подкаменная Тунгуска; 22 — Бедоба; 23 — Кыра; 24 — Бодайбо; 25 — Олекминск;

n — число особей в выборке; L_c — длина шишек; $C_n - C_p$ — разность коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) ФСЧ;

фенотипы особей: 3 — *f. em*, 4 — *f. emm*, 5 — *f. m*, 6 — *f. mms*, 7 — *f. ms*, 8 — *f. mss*, 9 — *f. s*; Σ — знак суммы частоты фенотипов; M — коэффициент разнообразия по частоте фенотипов; SMD — квадрат дистанции Махаланобиса анализируемых популяций от «эталонных» популяций елей европейской (*E. evr.*) и сибирской (*E. sib.*).

Рассматриваемые группы популяций различаются по географическому положению (рис. 1), длине шишек, ФСЧ, частоте фенотипов особей (табл. 2). Популяции *f. P.ms.* распространены на узкой полосе территории от Кольского полуострова к верхнему течению р. Вычегда и далее восточнее Камы к Висимскому заповеднику (Свердловская обл.) и к району г. Нязепетровска (Челябинская обл.). В этих популяциях длина шишек больше, а величина показателя $C_n - C_p$ (5—14%) наименьшая. Частота особей сибирских фенотипов составляет 2/3, промежуточных — 1/3. Очень редко (до 2—3%) встречаются особи *f. em* из группы фенотипов ели европейской (рис. 2). Здесь отмечено 7 фенотипов особей, из них преобладают: *f. mms* (15—26%), *f. ms* (25—38%) и *f. mss* (18—29%). Коэффициент разнообразия популяций по частоте фенотипов равен 5,78 (4,23—6,75), и он заметно больше, чем в популяциях *f. P.mss.* и *f. P.s.*

Таблица 2

Средние показатели признаков в группах популяций ели сибирской на территории России

Группа популяций	N	n	L_c	$C_n - C_p$	Сумма частот фенотипов			SMD		M
					<i>f. em</i>	<i>f. emm</i> , <i>f. m</i> , <i>f. mms</i>	<i>f. ms</i> , <i>f. mss</i> , <i>f. s</i>	evr.	sib.	
<i>f. P.ms.</i>	21	3211	71	8	1	33	66	52.1	2.70	5,78
<i>f. P.mss.</i>	27	4261	67	19	—	10	90	78.5	1.09	4,30
<i>f. P.s.</i>	33	5209	62	27	—	1	99	110	0.18	2,87

Примечание: N — число популяционных выборок.

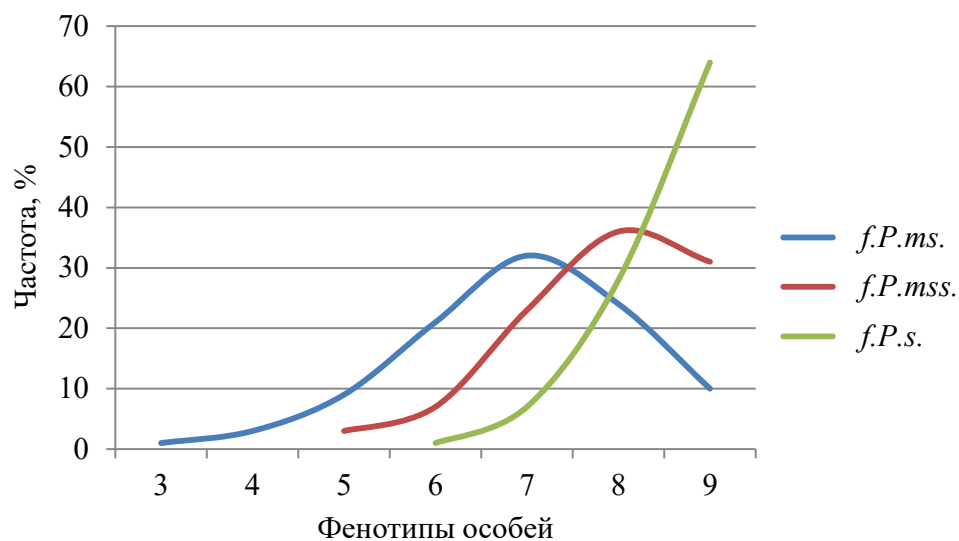


Рис. 2. Частота фенотипов особей (3 — *f. em*, 4 — *f. emm*, 5 — *f. m*, 6 — *f. mms*, 7 — *f. ms*, 8 — *f. mss*, 9 — *f. s*) в группах популяций ели сибирской *f. P. ms.*, *f. P. mss.*, *f. P. s.*

Популяции *f. P.ms.* по соотношению частот промежуточных и сибирских фенотипов особей можно лишь условно относить к ели сибирской. По существу, они представляют переходную группу популяций между промежуточной формой и елью сибирской [23].

Наиболее значительным по площади является район распространения популяций *f. P.mss.* к северо-востоку от предыдущего района. Восточная граница его проходит от Мезенской губы к среднему течению р. Печора, далее к устью р. Иртыш (Ханты-Мансийский автономный округ) и далее к устью р. Ангара (Красноярский край). В этих популяциях длина шишек примерно на 6% меньше, чем в популяциях *f. P.ms.*, а показатель $C_n - C_p$ (15—23%) вдвое больше. Здесь встречается 5 фенотипов особей с большим преобладанием (81—96%) фенотипов ели сибирской: *f. ms* (13—34%), *f. mss* (31—39%) и *f. s* (20—45%). Коэффициент разнообразия в этих популяциях значительно ниже — 4,30 (2,93—5,05), чем в популяциях группы *f. P.ms.*

Район популяций *f. P.s.* располагается к северу и к востоку от района расположения популяций *f. P.mss.* и занимает все остальное пространство ареала ели. В этих популяциях наименьшая длина шишек и наибольший показатель $C_n - C_p$ (21—31%). Здесь большое преобладание особей фенотипа *f. s* (55—73%) при значительно меньшей частоте *f. mss* (25—42%), очень мала частота особей фенотипа *f. ms* (1—11%), и только в окрестностях г. Печора (Республика Коми) и г. Лабытнанги (Ямало-Ненецкий автономный округ) редко (1—2%) встречаются особи фенотипа *f. mms.* Коэффициент разнообразия популяций по частоте фенотипов здесь еще меньше — 2,87 (1,93—3,70). То есть в популяциях групп *f. P.mss.* и *f. P.s.* коэффициенты разнообразия характеризуются пониженным и низким уровнем [37].

Относительное отклонение показателя SMD анализируемых групп популяций от «эталонных» популяций ели европейской и сибирской оказывается очень большим от первых (евг.) и очень малым от вторых (sib.). По частоте особей фенотипов ели сибирской и величине SMD от ели европейской популяции *f. P.mss.* и *f. P.s.* несколько ближе друг к другу. А по SMD от ели сибирской и показателям разнообразия ближе друг к другу популяции *f. P.ms.* и *f. P.mss.* В целом популяции *f. P.mss.* занимают здесь переходное (промежуточное) положение, а популяции групп *f. P.ms.* и *f. P.s.*, будучи крайними в системе популяций ели сибирской, различаются значительно больше.

Популяции ели сибирской различаются не только по ФСЧ и фенотипической структуре, но и по многим другим важным биологическим показателям [19; 20]. Имеется определенное сходство в географическом изменении ФСЧ, например, с частотой аллелей $Gri^{0.80}$ и $Gdh^{0.75}$ [9]. С возрастанием частоты особей фенотипов ели сибирской с запада на восток увеличивается частота аллеля $Gri^{0.80}$ и уменьшается частота аллеля $Gdh^{0.75}$.

Во всей совокупности выборки существует достоверная корреляция средних показателей длины шишек и ФСЧ ($C_n - C_p$), а следовательно, и с частотой фенотипов. Корреляционное отношение равно $0,755 \pm 0,0738$, а отрицательный коэффициент корреляции составляет $-0,591 \pm 0,0907$. Такую зависимость здесь следует признать значительной, учитывая некоторую мозаичность в географической изменчивости длины шишек ели на территории Сибири [13], об этом же до некоторой степени свидетельствует существенное отклонение от прямолинейности связи ($0,755^2 - 0,591^2 = 0,22 > 0,1$). В пределах популяций такой связи нет [30]. С длиной шишек, как известно, связано количество и качество семян, которое влияет на рост молодых растений. Поэтому изучение ели сибирской по признаку ФСЧ, имеющему высокую генетическую обусловленность, достаточно актуально с практических позиций [8; 26; 38]. Это позволяет производить отбор наиболее перспективных для лесоводства популяций [12; 27; 28].

Заключение

Ель сибирская на территории России разделяется на три группы популяций (популяционных фенотипов): *f. P.ms.*, *f. P.mss.*, *f. P.s.*, занимающих определенные районы. В первой из них встречается 7 фенотипов особей, из которых преобладающее значение (66%) имеют фенотипы ели сибирской, во второй — 5 фенотипов с очень большим их преобладанием (90%), в третьем — 3 фенотипа с почти полным преобладанием (99%) фенотипов ели сибирской. Промежуточные фенотипы особей встречаются только в популяциях *f. P.ms.* (33%) и *f. P.mss.* (10%). Во всех рассмотренных группах популяций практически не встречаются особи фенотипов ели европейской. Коэффициенты разнообразия по частоте фенотипов особей в выделенных группах популяций равны 5,78, 4,30 и 2,87 соответственно. В географической изменчивости показателей формы семенных чешуй (а также частоты фенотипов) и длины шишек ели сибирской имеется достоверная корреляция среднего уровня. С учетом связи этих параметров с качеством и количеством семян, которые влияют на рост деревьев в начальный период, результаты исследования могут быть полезны для лесоводства при отборе наиболее перспективных участков в качестве генетических резерватов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания: проект «Западная Сибирь в контексте Евразийских связей: человек, природа, социум».

Список использованной литературы

1. Атлас лесов СССР. М. : ГУГК, 1973. 222 с.
2. Бобров Е. Г. Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формообразования) // Советская ботаника. 1944. № 2. С. 3—20.
3. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды Института растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60—66.
4. Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA. М. : КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
5. Вольф Э. Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской части СССР. Л. : Ленингр. лесн. ин-т, 1925. 173 с.
6. Гашева Н. А., Муканова А. А. Структура изменчивости радикальных признаков ели сибирской // Сборник научных трудов. Естественные науки / Сургутский гос. ун-т ХМАО. Сургут, 2003. Вып. 12. С. 31—40.
7. Говорин Г. М. Изменчивость ели сибирской в бассейне Енисея // Лесоведение. 1992. № 5. С. 56—60.
8. Голубец М. А. Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов // Ботанический журнал. 1968. Т. 63, № 3. С. 1048—1062.
9. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель : ИЛ НАНБ, 2001. 197 с.
10. Данилов Д. Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботанический журнал. 1943. Т. 28, № 5. С. 191—202.
11. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М. : Наука, 1982. С. 38—45.
12. Захарова К. В., Сейц К. С. Внутривидовая фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) в контрастных экологических условиях // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 709—738.
13. Казанцева М. Н., Арефьев С. П., Попов П. П. Индивидуальная и географическая изменчивость шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // Лесоведение. 2019. № 3. С. 198—207.
14. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск : Гео, 2006. 223 с.
15. Коропачинский И. Ю., Потемкин О. Н., Рудиковский А. В., Кузнецова Е. В. Полиморфизм и структура популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на северном пределе распространения вида // Сибирский экологический журнал. 2012. № 2. С. 175—184.
16. Милютин Л. И. О таксономическом статусе и внутривидовой изменчивости ели сибирской (*Picea obovata*) // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 1. С. 33—38.

17. Орлова Л. В. К систематике и географическому распространению елей (*Picea*) Западной Сибири // Ботаника в современном мире. Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции. Махачкала : Дагестанский НЦ РАН, 2018. С. 77—80.
18. Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск : Наука, 1999. 169 с.
19. Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск : Наука, 2005. 231 с.
20. Попов П. П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // Лесоведение. 2011. № 5. С. 54—60.
21. Попов П. П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 11. С. 1384—1402.
22. Попов П. П. Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сибирский лесной журнал. 2018. № 4. С. 13—19.
23. Попов П. П. Распространение популяции промежуточной формы елей европейской и сибирской в российской части ареала [Электронный ресурс] // Лесохозяйственная информация : электронный сетевой журнал. 2020. № 1. С. 69—75. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07.
24. Попов П. П., Арефьев С. П., Гашева Н. А., Казанцева М. Н. Географическая изменчивость и фенотипическая структура популяций *Picea obovata* (Pinaceae) в Западной Сибири // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 9. С. 927—938.
25. Попов П. П., Арефьев С. П., Казанцева М. Н. Фенотипическая структура популяций ели некоторых особо охраняемых природных территорий на востоке Европы и в Сибири // Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 4. С. 26—33. DOI: 10.24189/псг.2019.060.
26. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М. : Наука, 1975. 200 с.
27. Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М. : Сельхозиздат, 1962. 268 с.
28. Рыжова Н. В., Шутов В. В., Коренев И. А., Малышев В. А., Лебедев О. Ю. Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области // Лесоведение. 2003. № 5. С. 61—64.
29. Соколов С. Я., Связева О. С., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л. : Наука, 1977. 163 с.
30. Тарханов С. Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208—214. DOI: 10.1134/S0024114819020116.
31. Теплоухов Ф. А. Известия о деятельности Лесного общества // Лесной журнал. 1872. Вып. 6. С. 86—91.
32. Федорович Ф. Новые наблюдения над сибирской елью (*Picea obovata* Ledeb.) // Лесной журнал. 1876. Вып. 1. С. 15—26.
33. Holubčík M. Dedivost rozmerov šišíek a výhy semena smreka obyčejného (*Picea abies* Karst) // Čas. Slezsk. muz. 1973. № 1. S. 77—87.
34. Khalil M. A. K. Genetics of cone morphology of Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) in Newfoundland, Canada // *Silvae Genetica*. 1984. Vol. 33, N 4/5. P. 101—109.
35. Krutovskii K. V., Bergmann F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci // *Heredity*. 1995. Vol. 74. P. 464—480.
36. Popov P. P. Reference populations for discriminant analysis in the continuous range of Norway and Siberian spruces // *Russian Journal of Ecology*. 2012. Vol. 43, N 1. P. 13—18. DOI: 10.1134/S1067413612010092.
37. Popov P. P. Population structure in European and Siberian spruces according to their phenotypes // *Russian Journal of Ecology*. 2017. Vol. 48, N 5. P. 403—408. DOI: 10.1134/S1067413617050101.
38. 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 // *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. 1972. Bd. 143, Ht. 11. S. 221—240.
39. Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der Sibirischen Fichte — *Picea obovata* Ledeb. // *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. 1868. Bd. 41. Ht. 3. S. 244—252.

Поступила в редакцию 23.02.2021

Попов Петр Петрович, доктор биологических наук
Институт проблем освоения Севера Тюменского научного центра СО РАН
Российская Федерация, 625003, Тюмень, ул. Малыгина, 86
E-mail: ipospopov@mail.ru
ORCID: 0000-0002-0987-7402

Арефьев Станислав Павлович, доктор биологических наук
Институт проблем освоения Севера Тюменского научного центра СО РАН
Российская Федерация, 625003, Тюмень, ул. Малыгина, 86
E-mail: sp_arefyev@mail.ru
ORCID: 0000-0002-8621-9884

Казанцева Мария Николаевна, кандидат биологических наук
Институт проблем освоения Севера Тюменского научного центра СО РАН
Российская Федерация, 625003, Тюмень, ул. Малыгина, 86
E-mail: MNKazantseva@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-1227-6720

UDC 574.3:572.21

P. P. Popov
S. P. Arefyev
M. N. Kazantseva

Diversity and geographic differentiation of Siberian spruce (*Picea obovata*) populations in the Russian part of the range

Populations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the Russian part of its range were studied by biometric indicators of the main systematic features — the shape of seed scales and the length of cones. All populations are divided into three significantly different groups (population phenotypes), the designations of which take into account the occurrence in them of individuals with the phenotype of spruce of European (*e* — *europaea*), Siberian (*s* — *sibirica*), and intermediate form (*m* — *medioxima*): f. *P.ms.* — phenotype *Picea medioxima-sibirica*; f. *P.mss.* — phenotype *Picea medioxima-sibirica-sibirica*; f. *P.s.* — phenotype *Picea sibirica*. The population structure was studied on the basis of the following gradation of phenotypes of individuals: European spruce (f. *e*, f. *eem*, f. *em*), intermediate form (f. *emm*, f. *m*, f. *mms*), Siberian spruce (f. *ms*, f. *mss*, f. *s*). In the population group of f. *P.ms.* there are 7 phenotypes of individuals with a predominance of f. *mms* (21%), f. *ms* (32%) and f. *mss* (24%); in the group of f. *P.mss.* — 5 phenotypes of individuals with a predominance of f. *ms* (23%), f. *mss* (36%), f. *s* (31%), in the group of f. *P.s.* — 3 phenotypes of individuals with a predominance of f. *mss* (28%) and f. *s* (64%). Intermediate phenotypes of individuals are found only in populations of f. *P.ms.* (33%) and f. *P.mss.* (10%). In all the considered groups of populations, there are practically no individuals of the European Spruce phenotypes. The diversity coefficients in terms of frequency of phenotypes of individuals in the identified groups of populations are 5.78 (4.23—6.75), 4.30 (2.93—5.05), and 2.87 (1.93—3.70) respectively. There is a significant correlation between the frequency of phenotypes of individuals and the average length of cones. Taking into account the relationship of these parameters with the quantity and quality of seeds, the results of the study can be useful for solving forestry issues in the selection of the most promising sites as genetic reserves.

Key words: form of seed scales, phenotype, plant specimen, population.

Popov Petr Petrovich, Doctor of Biological Sciences
Institute of North Development Problems, Tyumen Scientific Center, SB RAS
Russian Federation, 625003, Tyumen, ul. Malygina, 86
E-mail: ipospopov@mail.ru
ORCID: 0000-0002-0987-7402

Arefyev Stanislav Pavlovich, Doctor of Biological Sciences
Institute of North Development Problems, Tyumen Scientific Center, SB RAS
Russian Federation, 625003, Tyumen, ul. Malygina, 86
E-mail: sp_arefyev@mail.ru
ORCID: 0000-0002-8621-9884

Kazantseva Mariya Nikolaevna, Candidate of Biological Sciences
Institute of North Development Problems, Tyumen Scientific Center, SB RAS

Russian Federation, 625003, Tyumen, ul. Malygina, 86
 E-mail: MNKazantseva@yandex.ru
 ORCID: 0000-0002-1227-6720

References

1. *Atlas lesov SSSR* [Atlas of the USSR forests]. Moscow, GUGK Publ., 1973. 222 p. (In Russian)
2. Bobrov E. G. Ob osobennosti flory erraticheskoi oblasti (odin iz putei formoobrazovaniya) [On specific features of the flora of an erratic region (One of pathways in the development of forms)]. *Sovetskaya botanika*, 1944, no. 2, pp. 3—20. (In Russian)
3. Bobrov E. G. Introgressivnaya gibridizatsiya v rode *Picea* A. Dietr. [Introgressive Hybridization in the Genus *Picea* A. Dietr.]. *Trudy Instituta rastenii i zhivotnykh UNTs AN SSSR*, 1974, is. 90, pp. 60—66. (In Russian)
4. Borovikov V. P. *Populyarnoe vvedenie v programmu STATISTICA* [Popular Introduction to the STATISTICA program]. Moscow, Komp'yuterPress Publ., 1998. 267 p. (In Russian)
5. Vol'f E. *Khvoynye derev'ya i kustarniki evropeiskoi i aziatskoi chasti SSSR* [Conifer trees and shrubs in the European and Asian parts of the Soviet Union]. Leningrad, Leningr. lesn. in-t Publ., 1925. 173 p. (In Russian)
6. Gasheva N. A., Mukanova A. A. Struktura izmenchivosti radikal'nykh priznakov eli sibirskoi [The structure of variation in radical characters of Siberian spruce]. *Sbornik nauchnykh trudov. Estestvennye nauki* [Collection of scientific papers. Natural sciences]. Surgut, Surgutskii gosudarstvennyi universitet KhMAO Publ., 2003, is. 12, pp. 31—40. (In Russian)
7. Govorin G. M. *Izmenchivost' eli sibirskoi v basseine Eniseya* [Variability of Siberian spruce in the Yenisey basin]. *Lesovedenie*, 1992, no. 5, pp. 56—60. (In Russian)
8. Golubets M. A. Sovremennaya traktovka ob''ema vida *Picea abies* (L.) Karst. i ego vnutrividovykh taksonov [Modern interpretation of the volumes of the species *Picea abies* (L.) Karst. and its intraspecific taxa]. *Botanicheskii zhurnal*, 1968, vol. 63, no. 3, pp. 1048—1062. (In Russian)
9. Goncharenko G. G., Padutov V. E. *Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika elei Palearktiki* [Population and evolutionary genetics of Palearctic spruce species]. Gomel, IL NANB Publ., 2001. 197 p. (In Russian)
10. Danilov D. N. *Izmenchivost' semennykh cheshui Picea excelsa* [Variation of Seed Scales in *Picea excelsa*]. *Botanicheskii zhurnal*, 1943, vol. 28, no. 5, pp. 191—202. (In Russian)
11. Zhivotovskii L. A. Pokazateli populyatsionnoi izmenchivosti po polimorfnykh priznakam [Indices of population variation in polymorphic characters]. *Fenetika populyatsii* [Population phenetics]. Moscow, Nauka Publ., 1982, pp. 38—45. (In Russian)
12. Zakharova K. V., Seits K. S. Vnutripopulyatsionnaya fenotipicheskaya differentsiatsiya gibridnykh populyatsii *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) v kontrastnykh ekotopicheskikh usloviyakh [The intrapopulation phenotypic diversity of the *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) hybrid populations in contrast environmental conditions]. *Botanicheskii zhurnal*, 2011, vol. 96, no. 6, pp. 709—738. (In Russian)
13. Kazantseva M. N., Aref'ev S. P., Popov P. P. Individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' shishek i formy semennykh cheshui eli sibirskoi v sibirskoi chasti areala [Individual and geographic variability of cones and seed scale forms of Siberian spruce in the Siberian part of the range]. *Lesovedenie — Russian Journal of Forest Science*, 2019, no. 3, pp. 198—207. (In Russian)
14. Koropachinskii I. Yu., Milyutin L. I. *Estestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rastenii* [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk, Geo Publ., 2006. 223 p. (In Russian)
15. Koropachinskii I. Yu., Potemkin O. N., Rudikovskii A. V., Kuznetsova E. V. Polimorfizm i struktura populyatsii eli sibirskoi (*Picea obovata* Ledeb.) na severnom predele rasprostraneniya vida [Polymorphism and structure of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) populations at the northern limits of the species distribution]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal — Contemporary Problems of Ecology*, 2012, no. 2, pp. 175—184. (In Russian)
16. Milyutin L. I. O taksonomicheskom statuse i vnutrividovoi izmenchivosti eli sibirskoi (*Picea obovata*) [On the taxonomic status and intraspecific variability of Siberian spruce (*Picea obovata*)]. *Botanicheskii zhurnal*, 2015, vol. 100, no. 1, pp. 33—38. (In Russian)
17. Orlova L. V. K sistematike i geograficheskomu rasprostraneniyu elei (*Picea*) Zapadnoi Sibiri [To the taxonomy and geographical of spruces (*Picea*) in Western Siberia]. *Botanika v sovremennom mire. Trudy XIV s''ezda russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii* [Botany in the modern world. Proceed. of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and Conference]. Makhachkala, Dagestanskii NTs RAN Publ., 2018, pp. 77—80. (In Russian)
18. Popov P. P. *El' na vostokey Evropy i v Zapadnoi Sibiri: Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' i ee lesovodstvennoe znachenie* [Spruce in Eastern Europe and Western Siberia: population-geographical variability and its silvicultural significance]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1999. 169 p. (In Russian)

19. Popov P. P. *El' evropeiskaya i sibirskaya: struktura, intergradatsiya i differentsiatsiya populyatsionnykh sistem* [European and Siberian spruce: structure, intergradation and differentiation of population systems]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 231 p. (In Russian)
20. Popov P. P. Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' shishek eli evropeiskoi i sibirskoi [Population-geographical variability of Norway spruce and Siberian spruce cones]. *Lesovedenie*, 2011, no. 5, pp. 54—60. (In Russian)
21. Popov P. P. Fenotipicheskaya struktura populyatsii *Picea abies* i *P. obovata* (Pinaceae) na vostoche Evropy [Phenotypic structure of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae) populations in the Eastern Europe]. *Botanicheskii zhurnal*, 2013, vol. 98, no. 11, pp. 1384—1402. (In Russian)
22. Popov P. P. Rasprostranenie osobei promezhutochnoi formy v populyatsiyakh eli evropeiskoi i sibirskoi [The distribution of individuals of intermediate form in the populations of Norway and Siberian spruces]. *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, no. 4, pp. 13—19. (In Russian)
23. Popov P. P. Rasprostranenie populyatsii promezhutochnoi formy eli evropeiskoi i sibirskoi v rossiiskoi chasti areala [Distribution of intermediate populations of the European and Siberian spruces in the Russian part of the area]. *Lesokhozyaistvennaya informatsiya: elektronnyi setevoi zhurnal — Forestry Information*, 2020, no. 1, pp. 69—75. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07. (In Russian)
24. Popov P. P., Aref'ev S. P., Gasheva N. A., Kazantseva M. N. Geograficheskaya izmenchivost' i fenotipicheskaya struktura populyatsii *Picea obovata* (Pinaceae) v Zapadnoi Sibiri [Geographic variability and phenotypic structure of *Picea obovata* (Pinaceae) populations in the Western Siberia]. *Botanicheskii zhurnal*, 2015, vol. 100, no. 9, pp. 927—938. (In Russian)
25. Popov P. P., Aref'ev S. P., Kazantseva M. N. Fenotipicheskaya struktura populyatsii eli nekotorykh osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii na vostoche Evropy i v Sibiri [Phenotypic diversity of spruce populations in some protected areas in Eastern Europe and Siberia]. *Zapovednaya nauka — Nature Conservation Research*, 2019, vol. 4, no. 4, pp. 26—33. DOI: 10.24189/ncr.2019.060. (In Russian)
26. Pravdin L. F. *El' evropeiskaya i el' sibirskaya v SSSR* [Norway spruce and Siberian spruce in the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1975. 200 p. (In Russian)
27. Romeder E., Shenbakh G. *Genetika i selektsiya lesnykh porod* [Genetics and selection of forest species]. Moscow, Sel'khozizdat Publ., 1962. 268 p. (In Russian)
28. Ryzhova N. V., Shutov V. V., Korenev I. A., Malyshev V. A., Lebedev O. Yu. Morfologiya shishek i produktivnost' eli v Kostromskoi oblasti [Morphology of cones and productivity of spruce in Kostroma oblast]. *Lesovedenie — Russian Journal of Forest Science*, 2003, no. 5, pp. 61—64. (In Russian)
29. Sokolov S. Ya., Svyazeva O. S., Kubli V. A. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [The ranges of tree and shrub species in the Soviet Union]. Leningrad, Nauka Publ., 1977. 163 p. (In Russian)
30. Tarkhanov S. N. Populyatsionnaya izmenchivost' eli finskoi po forme semennykh cheshui na severe Arkhangel'skoi oblasti [Population variability of Finnish spruce from the seed scale forms in northern Arkhangel'sk oblast]. *Lesovedenie — Russian Journal of Forest Science*, 2019, no. 3, pp. 208—214. DOI: 10.1134/S0024114819020116. (In Russian)
31. Teploukhov F. A. Izvestiya o deyatel'nosti Lesnogo obshchestva [News of the activities of the Forest Society]. *Lesnoi zhurnal*, 1872, is. 6, pp. 86—91. (In Russian)
32. Fedorovich F. Novye nablyudeniya nad sibirskoi el'yu (*Picea obovata* Ledeb.) [New observations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.)]. *Lesnoi zhurnal*, 1876, is. 1, pp. 15—26. (In Russian)
33. Holubčik M. Dedičnost rozmerov šišek a výhy semena smreka obyčajného (*Picea abies* Karst.). *Čas. Slezk. muz.*, 1973, no. 1, s. 77—87.
34. Khalil M. A. K. Genetics of cone morphology of Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) in Newfoundland, Canada. *Silvae Genetica*, 1984, vol. 33, no. 4/5, pp. 101—109.
35. Krutovskii K. V., Bergmann F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci. *Heredity*, 1995, vol. 74, pp. 464—480.
36. Popov P. P. Reference populations for discriminant analysis in the continuous range of Norway and Siberian spruces. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 1, pp. 13—18. DOI: 10.1134/S1067413612010092.
37. Popov P. P. Population structure in European and Siberian spruces according to their phenotypes. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, no. 5, pp. 403—408. DOI: 10.1134/S1067413617050101.
38. 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. *Allgemeine Forst — und Jagdzeitung*, 1972, Bd. 143, Ht. 11, S. 221—240.
39. Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der Sibirischen Fichte — *Picea obovata* Ledeb. *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 1868, Bd. 41, Ht. 3, S. 244—252.