

Ботанические исследования

УДК 582.475.2(045)

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

РАЗНООБРАЗИЕ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES*) НА ВОСТОКЕ АРЕАЛА¹

Ель европейская *Picea abies* (L.) Karst. широко распространена на территории Европы. Изучение биологических особенностей ее популяций весьма актуально, особенно в восточной части ареала, где она «переходит» в промежуточную с елью сибирской форму. Важнейшие для дифференциации популяций фенотипические признаки ели в этом районе до сих пор изучались в основном визуально-описательными приемами. Целью исследования является изучение изменчивости основных систематических признаков, разнообразия и фенотипической структуры ели европейской в данной части ареала с использованием статистических приемов на основе объективных измерительных параметров. В результате выявлено, что на рассматриваемой территории средняя длина шишек ели находится в пределах от 80–85 до 100–114 мм. Параллельно были оценены наиболее важные в диагностическом плане показатели семенных чешуй. Коэффициенты сужения верхней части чешуй (C_n) находятся в диапазоне 25–35 %, ее вытянутости (C_p) – 60–80 %, разность этих показателей ($C_n - C_p$) составляет -25 ... -55 %. Коэффициент индивидуальной вариации длины шишек и показателя C_p составляет 12–15 %, C_n – около 20 %, разности ($C_n - C_p$) – 30–35 %. Внутрипопуляционный коэффициент отрицательной корреляции показателей C_n и C_p среднего уровня (-0,3...-0,6). Между популяциями корреляция их значительно выше (-0,9). В географической изменчивости показателей формы семенных чешуй и длины шишек корреляция среднего уровня. Частота особей фенотипов ели европейской в популяциях групп *P.ab.*, *P.ab × ab × m.*, *P.ab × m.*, выделяемых по метрическим параметрам семенных чешуй, составляет 98–100, 85–95, 57–70 % соответственно. Результаты исследования могут быть полезны для решения вопросов лесоводства и обоснования выделяемых внутривидовых таксонов.

Ключевые слова: ель европейская, длина шишек, форма семенных чешуй, фенотипы, группы популяций.

DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-3-241-249

Ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирская (*P. obovata* Ledeb.) различаются параметрами многих признаков, среди которых особо выделяется форма верхней части семенных чешуй [1; 2]. У ели европейской она угловато-заостренная, у ели сибирской – близка к округлой. Этот признак, а также величина шишек, считается одним из основных в диагностике указанных елей и их внутривидовых подразделений [2; 3]. На территории Южных и Восточных Карпат, Беловежской пуши ель характеризуется более острым углом верхней части семенных чешуй [2; 4-6], чем в популяциях, располагающихся к западу [4; 7]. К востоку и к северу заостренность семенных чешуй снижается еще в большей степени, вплоть до формы, характерной для ели сибирской [2; 8; 9].

Восточную границу распространения ели европейской разные авторы указывают по-разному, поскольку определялась она субъективно по результатам визуальной оценки формы семенных чешуй [2; 10]. Это создает определенные проблемы не только для географической дифференциации елей, но и для практики лесоводства [11-12]. Целью настоящей работы является изучение изменчивости основных систематических признаков и разнообразия популяций ели европейской в восточной части ее ареала на основе их метрических параметров.

Объект и методы исследований

Район исследований занимает территорию к востоку от Восточных Карпат (Украина) и Беловежской пуши (Беларусь) до линии между Санкт-Петербургом и районом Окского биосферного заповедника (Рязанская область) [2; 13]. Сбор и обработку материала проводили в течение ряда лет (2013–2018 гг.) в оптимальных лесорастительных условиях зеленомошных и разнотравно-зеленомошных групп типов леса. В работе исследованы 3896 особей ели из 22 пунктов, которые относительно рав-

¹ Работа выполнена в рамках госзадания: проект № 121041600045 НИР ТюмНЦ СО РАН.

номерно располагаются на всей территории (рис. 1). Под каждым деревом брали 1 шишку средней длины согласно опубликованной ранее методике [14]. При этом полагали, что параметры и изменчивость анализируемых признаков в относительно однородных лесорастительных условиях, достаточно постоянны во времени (по годам), если отсутствуют факторы внешнего воздействия, изменяющие фенотипическую структуру елового древостоя [2; 14].

В качестве основных диагностических признаков елей европейской, сибирской и фенотипов их особей изучали длину женских шишек и форму верхней (наружной) части семенных чешуй, которая характеризовалась коэффициентами сужения (C_n – coefficient of narrowing) и вытянутости (C_p – coefficient of projection) [15], а также разностью этих коэффициентов ($C_n - C_p$). Последняя использована как комплексный показатель признака, на основе которого с 10 % градацией выделяются фенотипы особей, популяций и их группы.

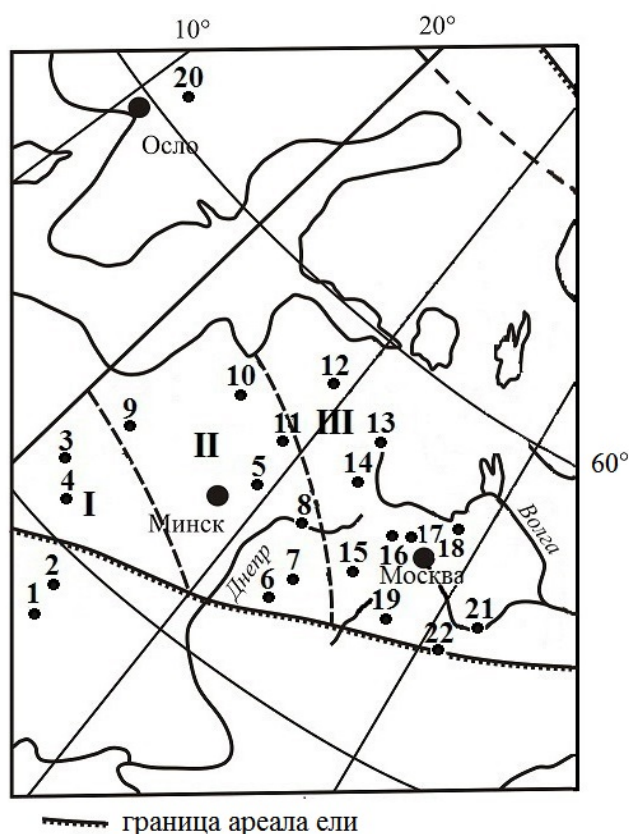


Рис. 1. Расположение пунктов сбора материала

В районе исследований распространены популяции с преобладанием особей фенотипов ели европейской, которые обозначаем как: *P.ab.* – *Picea abies*; *P.ab×ab×m.* – *Picea abies×abies×medioxima*; *P.ab×m.* – *Picea abies×medioxima*. Для обозначения фенотипов особей принимаем те же символы елей европейской (*ab*), сибирской (*ob*) и промежуточной (*m*) формы [16] с елью сибирской (табл. 1).

Таблица 1

Обозначения фенотипов особей и их условные индексы

$C_n - C_p, \%$	-50	-40	-30	-20	-10	0	10	20	30
Фенотип особи	ab	ab×ab×m	ab×m	ab×m×m	m	m×m×ob	m×ob	m×ob×ob	ob
Индекс фенотипа	1	2	3	4	5	6	7	8	9

Первые три фенотипа особей характерны для ели европейской (*evr*: *ab*; *ab×ab×m*; *ab×m*), три следующие представляют промежуточные варианты елей европейской и сибирской (*med*: *ab×m×m*; *m*; *m×m×ob*), последние три – ель сибирскую (*sib*: *m×ob*; *m×ob×ob*; *ob*) [16; 17]. Это отражает последовательность естественной гибридизации европейской и сибирской елей и распространения разных

групп популяций [11; 13; 18; 19]. Показатель внутривидового разнообразия определяли по частоте фенотипов особей [20]. Положение популяций ели в регионе оценивали относительно «типичных» популяций ели европейской из Украинского Закарпатья и ели сибирской из Восточной Сибири [21] по величине квадрата дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances – SMD) [22] на основе средних показателей C_n и C_p .

Результаты и их обсуждение

Средняя длина шишек ели и показатель C_p в регионе характеризуются слабой тенденцией к уменьшению с запада на восток от 100–110(114) до 80–100 мм, и от 80 до 60 % соответственно. Величина C_n и $C_n - C_p$ увеличивается в том же направлении от 25–30 до 30–36 %, от -55...-57 до -25...-30 % (табл. 2).

Таблица 2

Индивидуальная изменчивость показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели европейской в восточной части ареала

№ пункта	n	L_c		C_n		C_p		$C_n - C_p$		η	R
		X(Lim)	C_v	X(Lim)	C_v	X(Lim)	C_v	X(Lim)	C_v		
Группа популяций <i>P. ab</i> (<i>Picea abies</i>)											
1.	370	91(55–130)	14	24(13–36)	17	81(61–100)	9	-57(-81...-28)	17	0.429	-0.295
2.	100	90(55–125)	14	25(14–40)	22	80(28–100)	12	-55(-88...-24)	22	0.387	-0.304
3.	193	114(79–151)	11	26(15–43)	22	77(54–100)	13	-51(-84...-22)	26	0.414	-0.403
4.	178	110(83–140)	11	26(12–42)	20	79(56–100)	12	-53(-82...-44)	24	0.384	-0.363
Среднее	–	101(68–136)	13	25(13–40)	20	79(57–100)	12	-54(-84...-29)	22	0.403	-0.341
Группа популяций <i>P. ab</i> × <i>ab</i> × <i>m</i> (<i>Picea abies</i> × <i>abies</i> × <i>medioxima</i>)											
5.	215	104(80–145)	12	29(15–45)	19	71(53–93)	13	-42(-68...-10)	40	0.479	-0.477
6.	200	100(75–135)	15	28(15–45)	20	70(53–98)	14	-42(-80...-17)	30	0.578	-0.496
7.	160	103(70–137)	13	31(14–45)	19	71(47–99)	13	-40(-86...-7)	33	0.568	-0.495
8.	140	97(65–133)	13	33(19–54)	20	71(50–99)	14	-38(-75...+4)	35	0.565	-0.484
9.	118	102(70–150)	15	31(17–46)	20	70(51–93)	12	-39(-76...-6)	33	0.600	-0.565
10.	112	92(65–135)	15	30(18–47)	20	69(48–94)	13	-39(-74...-4)	35	0.581	-0.542
Среднее	–	100(71–139)	14	30(16–47)	20	70(50–96)	13	-40(-76...-7)	33	0.562	-0.510
Группа популяций <i>P. ab</i> × <i>m</i> (<i>Picea abies</i> × <i>medioxima</i>)											
11.	100	95(55–140)	14	33(19–55)	19	67(46–92)	14	-34(-67...-5)	38	0.554	-0.537
12.	200	100(65–135)	14	33(16–54)	22	66(45–93)	15	-33(-68...-5)	44	0.468	-0.459
13.	134	91(60–115)	13	34(18–55)	23	65(42–90)	15	-31(-70...+7)	35	0.546	-0.503
14.	492	108(55–160)	17	34(18–56)	20	64(43–88)	14	-33(-65...+9)	35	0.464	-0.458
15.	132	91(70–135)	15	34(22–50)	15	69(48–99)	14	-35(-77...0)	37	0.501	-0.464
16.	180	89(65–120)	13	35(20–53)	18	62(45–93)	14	-27(-68...0)	25	0.498	-0.476
17.	196	85(55–130)	13	35(17–56)	21	63(42–92)	14	-28(-71...0)	34	0.634	-0.592
18.	220	87(65–120)	13	34(20–53)	18	60(45–93)	14	-27(-68...0)	33	0.430	-0.353
19.	150	85(60–115)	12	36(22–59)	18	66(46–92)	12	-30(-69...0)	33	0.566	-0.559
20.	100	80(65–120)	15	33(22–50)	18	60(44–81)	12	-27(-45...+2)	42	0.419	-0.393
21.	106	83(60–120)	15	36(21–50)	21	61(45–81)	14	-25(-54...0)	43	0.541	-0.501
22.	100	90(65–135)	15	35(24–58)	16	60(46–78)	12	-25(-44...+5)	40	0.486	-0.396
Среднее	–	90(62–129)	14	34(20–53)	19	63(45–89)	13	-29(-64...+2)	36	0.509	-0.474

Примечание. Здесь и в табл. 3: Пункты: 1 – Рахов; 2 – Ивано-Франковск (Украина); 3 – Каменюки (Беловежская пуша); 4 – Ганцевичи; 5 – Толочин (Беларусь); 6 – Унеча; 7 – Брянск; 8 – Смоленск; 9 – Друскининкай (Литва); 10 – Рига (Латвия); 11 – Новосокольники; 12 – Струги Красные; 13 – Валдай; 14 – Нелидово; 15 – Поречье; 16 – Истра; 17 – Хотьково; 18 – Радищево и Софрино; 19 – Обнинск; 20 – Тронхейм (Норвегия); 21 – Муром; 22 – Рязань, другие пункты в России; n – число особей в выборке; L_c – длина шишек; C_n – коэффициент сужения, C_p – коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй; X – среднее значение; Lim – крайние значения; C_v – коэффициент вариации; η – корреляционное отношение; R – коэффициент корреляции.

В индивидуальной (между деревьями) изменчивости шишек по показателю C_p его большее значение превосходит меньшее примерно в 2 раза, коэффициент вариации при этом равен 12–15 %. Изменчивость C_n заметно выше, коэффициент вариации в среднем близок к 20 %. Изменчивость показателя $C_n - C_p$, естественно, еще больше. Средняя величина его коэффициента вариации в популяциях групп $P.ab \times ab \times m$ и $P.ab \times m$ составляет 33 и 36 %, в популяциях группы $P.ab$ она, по-видимому, меньше. В индивидуальной изменчивости C_n и C_p имеется отрицательная корреляция среднего уровня: корреляционное отношение находится в пределах 0,38–0,63, коэффициент корреляции $-0,30 \dots -0,59$. В целом корреляция здесь несколько ниже, чем в популяциях гибридной (промежуточной) формы елей европейской и сибирской [13]. При этом заметно некоторое снижение уровня корреляции в популяциях группы $P.ab$, располагающихся в самой западной части региона на территории Украинских Карпат и Беларуси.

Отмечаются большие различия между группами популяций по фенотипической структуре (табл. 3, рис. 2). Общим для них является преобладание особей фенотипов ели европейской. В популяциях группы $P.ab$ частота их составляет 98–100 % и только в некоторых популяциях присутствует до 1–2 % особей промежуточных фенотипов. Показатель разнообразия по частоте фенотипов низкий. По величине показателя SMD эти популяции очень близки к «типичным» популяциям ели европейской и настолько же далеки от «типичных» популяций ели сибирской.

Таблица 3

Фенотипическая структура, показатель разнообразия и относительное положение популяций ели европейской в восточной части ареала

№ на рис. 1	Частота фенотипов, %							Σ			M	SMD	
	1	2	3	4	5	6	7	1–3	4–6	7–9		evr и ab	sib и ab
Группа популяций ели P.ab.													
1.	90	8	2	–	–	–	–	100	–	–	1,88	0,00	117,4
2.	83	13	3	1	–	–	–	99	1	–	2,39	0,25	92,22
3.	71	15	12	2	–	–	–	98	2	–	2,95	0,36	85,05
4.	74	18	6	1	1	–	–	98	2	–	2,99	0,16	91,66
Группа популяций ели P.ab × ab × m.													
5.	40	35	20	4	1	–	–	95	5	–	3,89	2,34	72,10
6.	44	25	19	12	–	–	–	88	12	–	3,78	2,12	70,13
7.	34	28	28	9	1	–	–	90	10	–	4,17	3,19	62,78
8.	32	32	17	14	2	1	–	83	17	–	4,76	4,44	52,64
9.	39	24	25	9	3	–	–	88	12	–	4,36	3,56	64,25
10.	33	31	21	11	3	1	–	85	15	–	4,82	3,59	68,15
Группа популяций ели P.ab × m.													
11.	23	23	29	21	2	2	–	75	25	–	5,01	5,72	58,63
12.	21	26	21	22	7	3	–	68	32	–	5,44	5,48	46,60
13.	17	25	28	17	8	3	2	70	28	2	6,01	6,60	44,83
14.	16	19	31	21	9	3	1	66	33	1	5,88	5,97	36,34
15.	18	27	34	17	3	1	–	79	21	–	4,89	5,52	56,94
16.	11	13	28	31	15	2	–	52	48	–	5,32	9,21	42,30
17.	10	23	26	20	15	6	–	59	41	–	5,69	8,03	38,26
18.	11	19	31	22	12	4	1	61	38	1	5,95	11,27	48,32
19.	15	25	23	28	7	2	–	63	37	–	5,30	7,89	47,86
20.	7	18	33	32	8	1	1	58	41	1	5,30	12,02	55,45
21.	7	13	37	24	12	4	3	57	40	3	6,31	11,98	42,73
22.	9	11	40	26	9	3	2	60	38	2	6,38	13,12	37,27

Примечание. Фенотипы особей: 1 – ab; 2 – ab × ab × m; 3 – ab × m; 4 – ab × m × m; 5 – m; 6 – m × m × ob; 7 – m × ob; 8 – m × ob × ob; 9 – ob; Σ – знак суммы частот фенотипов; M – показатель разнообразия по частоте фенотипов при их 9-классной градации; SMD – квадрат дистанции Махаланобиса рассматриваемых популяций (ab – abies) от «типичных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib).

Структура популяций группы $P.ab \times ab \times m$ весьма существенно отличается от предыдущих, хотя и здесь наблюдается большое преобладание особей фенотипов ели европейской (83–95 %), частота особей промежуточных фенотипов в среднем равна 12 %. В них также нет особей фенотипов ели сибирской. Показатель разнообразия по частоте фенотипов характеризуется пониженным уровнем [23]. Эти популяции также близки к «типичной» популяции ели европейской и очень далеки от ели сибирской.

Популяции группы $P.ab \times m$ по фенотипической структуре еще больше отличаются от предыдущих групп. Структура популяций здесь не так однородна и показатель разнообразия имеет высокий уровень [23]. Здесь частота особей фенотипа ели европейской составляет около 2/3, промежуточных фенотипов – 1/3 и в некоторых популяциях до 1–3 % особей фенотипов ели сибирской. Эти популяции тоже близки к ели европейской, но заметно больше приближаются к «типичной» популяции ели сибирской.

На рис. 2 видно, что кривые, отражающие структуру популяций по частоте фенотипов, различаются, особенно группы $P.ab$ и $P.ab \times m$. Первая как будто и не относится к рассматриваемой совокупности популяций ели европейской. Популяции фенотипа $P.ab \times m$ имеют заметные признаки промежуточной формы елей европейской и сибирской [13].

В географической изменчивости средних показателей C_n и C_p уровень корреляции высокий (табл. 4). При этом имеется достоверная прямолинейная корреляция средней длины шишек с показателями формы семенных чешуй. С C_n и $C_n - C_p$ она отрицательная, с C_p – положительная. В индивидуальной изменчивости такой корреляции нет [24–25]. Имеется значительное сходство в географическом изменении формы семенных чешуй и частоты фенотипов с частотой аллелей $Gp1^{0.80}$ и $Gdh^{0.75}$. Частота этих аллелей возрастает от Украинских Карпат к северо-востоку от 0 и 12,5 до 15 % и от 4,2 до 18–23 % соответственно [26], как и формы семенных чешуй ели.

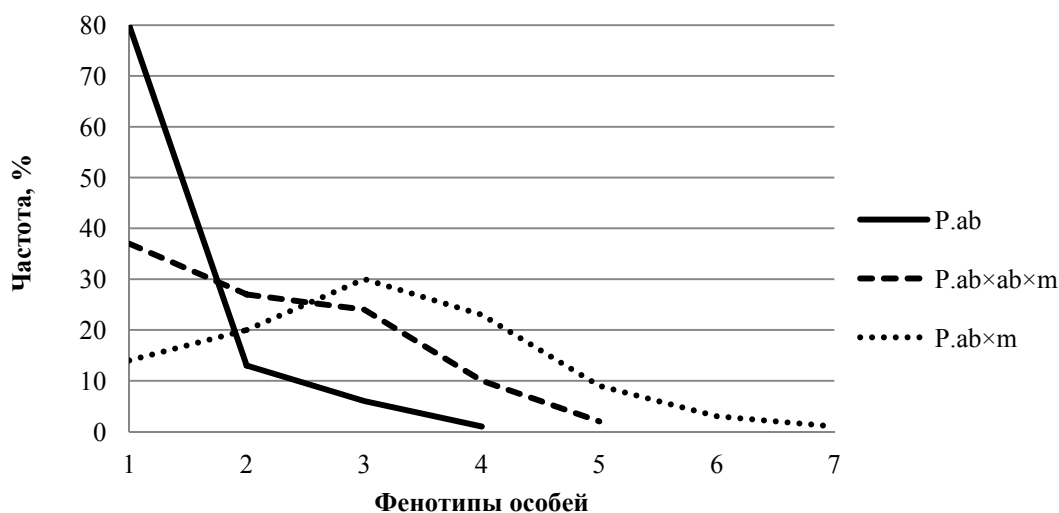


Рис. 2. Частота фенотипов особей (1–7) в популяциях разных групп ($P.ab$., $P.ab \times ab \times m$., $P.ab \times m$.) ели европейской в восточной части ареала

Таблица 4

Сходство (корреляция) в географической изменчивости показателей формы семенных чешуй и длины шишек в популяциях ели европейской в восточной части ареала

Признаки	$\eta \pm S_\eta$	t	$R \pm S_r$	t	K
C_n и C_p	$0,905 \pm 0,0926$	9,77	$-0,902 \pm 0,0964$	9,36	0,005
L_c и C_n	$0,521 \pm 0,1909$	2,73	$-0,499 \pm 0,1938$	2,57	0,022
C_n и C_p	$0,591 \pm 0,1803$	3,28	$0,528 \pm 0,1899$	2,78	0,070
C_n и $C_n - C_p$	$0,572 \pm 0,1836$	3,11	$-0,529 \pm 0,1897$	2,79	0,047

Примечание. Число пар 22, $\eta \pm S_\eta$ – корреляционное отношение и его ошибка, $R \pm S_r$ – коэффициент корреляции и его ошибка, t – показатель достоверности.

Изучение изменчивости формы семенных чешуй ели европейской и фенотипической структуры популяций на объективной основе по таким признакам, как размеры шишек, имеет большое значение для обоснования внутривидовых таксонов, а также в лесоводстве [27–30]. С увеличением, например, степени заостренности семенных чешуй в популяциях ели европейской увеличивается длина шишек, которая связана с количеством и качеством семян, влияющих на рост ели в первые годы жизни. Приведенные данные лишь отчасти совпадают с результатами предшествующих исследований [1; 2; 5; 6], что обусловлено различиями методических приемов.

Заключение

В популяциях ели европейской с преобладанием особей фенотипов ели европейской, располагающихся к востоку от Восточных Карпат и Беловежской пуши, выделяются три их группы, постепенно сменяющие друг друга с запада на восток. В том же направлении изменяется длина шишек и показатели формы семенных чешуй, фенотипическая структура и связанные с ними другие биологические признаки. В географической изменчивости показателей формы семенных чешуй имеется корреляция среднего уровня с длиной шишек, которая может быть использована в лесоводстве и при выделении внутривидовых таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1868. Vol. 41, no. 3. P. 244-252.
2. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 200 с.
3. Priehäuser G. Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen // Forestgen. und Forstpflanzenzücht. 1956. Vol. 5, no. 1. P. 14-22.
4. Голубец М.А. Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов // Ботанический журнал. 1968. Т. 63, № 3. С. 1048-1062.
5. Парфенов В.И. О внутривидовой систематике *Picea abies* (L.) Karst. // Новости систематики высших растений. 1970. Т. 8. С. 4–11.
6. Staszkiwicz J. Zmienność szyszek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karpatach – Variability of Cones of *Picea abies* (Karst.) in Carpathian // Fragmenta floristica et geobotanica. 1976. Vol. 22, no. 1-2. P. 35-42.
7. Staszkiwicz J. The variability of cone of *Picea abies* (L.) Karst. in Bosnia and Herzegovina // Rad. Akad. nauka i umjetn. Bih Od prir. i mat. nauka. 1983. Vol. 72, no. 21. P. 221-229.
8. Казанцева М.Н., Арефьев С.П., Попов П.П. Индивидуальная и географическая изменчивость шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // Лесоведение. 2019. № 3. С. 198-207. DOI: 10.1134/S0024114819020037
9. Попов П.П., Казанцева М.Н., Арефьев С.П. Фенотипическая структура популяций ели на Европейском Севере России // Известия вузов. Лесной журнал. 2021. № 2. С. 9-20. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20.
10. Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. 163 с.
11. 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. No. 74. P. 464-480.
12. Мамаев С.А., Махнев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 5. С. 3-10.
13. Попов П.П. Распространение популяции промежуточной формы елей европейской и сибирской в российской части ареала // Лесохозяйственная информация. 2020. № 1. С. 69-75. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07.
14. Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.
15. Попов П.П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) на востоке Европы // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 11. С. 1384-1402.
16. Попов П.П. Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сибирский лесной журнал. 2018. № 4. С. 13-19. DOI: 10.15372/SJFS20180402.
17. Попов П.П., Арефьев С.П., Казанцева М.Н. Фенотипическая структура популяций ели некоторых особо охраняемых природных территорий на востоке Европы и в Сибири // Nature conservation research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 4. С. 26-33. DOI: 10.24189/ncr.2019.060.
18. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Вып. 90. С. 60-66.

19. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с.
20. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-45.
21. 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. P. 13-18. DOI: 10.1134/S1067413612010092.
22. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
23. Popov P.P. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes // Russian Journal of Ecology. 2017. Vol. 48, № 5. P. 403-408. DOI: 10.1134/S1067413617050101.
24. Попов П.П. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 6. С. 729-734.
25. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208-214.
26. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2001. 197 с.
27. Schmidt Vogt H. Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Der gegenwärtige Stand der Forschung zur morphologischen Variabilität der Fichte – gesetzmässigkeiten und Theorien // Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1972. Vol. 143, № 11. P. 221-240.
28. Пальцев А.М. Форма семенных чешуй географических экотипов ели разной продуктивности в Московской области // Лесоведение. 1989. № 2. С. 36-43.
29. Рыжова Н.В., Шутов В.В., Корнев И.А., Малышев В.А., Лебедев О.Ю. Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области // Лесоведение. 2003. № 5. С. 61-71.
30. Захарова К.В., Сейц К.С. Внутрипопуляционная фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* × *Picea obovate* (Pinaceae) в контрастных экотопических условиях // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 709-738.

Поступила в редакцию 29.07.2021

Попов Петр Петрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник
Института проблем освоения Севера
E-mail: iposporov@mail.ru

Арефьев Станислав Павлович, доктор биологических наук, заведующий сектором Биоразнообразия
и динамики природных комплексов Института проблем освоения Севера
E-mail: sp_arefyev@mail.ru

Казанцева Мария Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
Института проблем освоения Севера
E-mail: mkazantseva@mail.ru

ФГБУН ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН
625008, Россия, г. Тюмень, ул. Червишевский тракт, 13

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

DIVERSITY AND PHENOTYPIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF EUROPEAN SPRUCE (*PICEA ABIES*) IN THE EAST OF THE RANGE

DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-3-241-249

European spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) is widespread in Europe. It is of interest to study its biological characteristics in the eastern part of the range, where it transforms into an intermediate form with Siberian spruce. Phenotypic traits of spruce in this area have so far been studied mainly by visual and descriptive techniques. The aim of the study is to study the variability of the main systematic characters, diversity and phenotypic structure of European spruce in the east of the range using mathematical and statistical techniques. This approach made it possible to objectively assess the parameters of its systematic characters, their relationship, and also to identify three significantly different groups of populations. It is shown that in this area the average length of spruce cones is in the range from 80-85 to 100-114 mm. The coefficient of narrowing of the upper part of the seed scales (C_n) is 25–35%, the coefficient of projection (C_p) is 60–80%, their difference ($C_n - C_p$) is –25... –55%. The value of the individual variation in the length of cones and the C_p index is 12-15%, C_n index is about 20%, and $C_n - C_p$ is 30-35%. The intrapopulation coefficient of negative correlation of C_n and C_p indices has an average level (–0.3...–0.6). Their correlation between populations is much higher (–0.9). In the geographic variability of indicators of the shape of seed scales and the

length of the cones, there is a correlation of the average level. The frequency of individuals of European spruce phenotypes in the populations of the groups *P. ab*, *P. ab*×*ab*×*m.*, *P. ab*×*m.*, Distinguished by the metric parameters of seed scales, is 98–100, 85–95, 57–70%, respectively. The research results can be useful for forestry and in substantiating the identified intraspecific taxa.

Keywords: European spruce, length of cones, shape of seed scales, phenotypes, groups of populations.

REFERENCES

1. Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb, in *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*, 1868, vol. 41, no 3, pp. 244–252 (in Russ.).
2. Pravdin L.F. *Pravdin L.F. El' evropeyskaya i el' sibirskaya v SSSR* [Norway Spruce and Siberian Spruce in the Soviet Union], Moscow: Nauka Publ., 1975, 200 p. (In Russ.).
3. Priehäuser G. Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen, in *Forestgen. und Forstpflanzenzücht*, 1956, vol. 5, no 1, pp. 14-22.
4. 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], in *Botanicheskiy zhurnal*, 1968, vol. 63, no. 3, pp. 1048-1062 (in Russ.).
5. Parfenov V.I. *O vnutrividovoy sistematike Picea abies (L.) Karst.* [Intraspecific taxonomy of *Picea abies* (L.) Karst.], in *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*, 1970, vol. 8, pp. 4-11(in Russ.).
6. Staszkievicz J. Zmienność szyszek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karpatach – Variability of Cones of *Picea abies* (Karst.) in Carpathian, in *Fragmenta floristica et geobotanica*, 1976, vol. 22, no. 1-2, pp. 35-42.
7. Staszkievicz J. The variability of cone of *Picea abies* (L.) Karst. in Bosnia and Herzegovina, in *Rad. Akad. nauka i umjetn. Bih Od prir. i mat. Nauka*, 1983, vol. 72, no 21, pp. 221-229.
8. Kazantseva M.N., Aref'ev S.P., Popov P.P. [Individual and Geographic Variability of Cones and Seed Scale Forms of Siberian Spruce in the Siberian Part of the Range], in *Lesovedenie*, 2019, no 3, pp. 198-207. DOI:10.1134/S0024114819020037. (in Russ.).
9. Popov P.P., Kazantseva M.N., Arefyev S.P. [Phenotypic Structure of Spruce Populations in the European North of Russia], in *Lesnoy Zhurnal*, 2021, no. 2, pp. 9-20. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20. (in Russ.).
10. 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 Russ.).
11. 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, in *Heredity*, 1995, no 74, pp. 464-480.
12. Mamaev S.A., Makhnev A.K. *Problemy biologicheskogo raznoobraziya i ego podderzhaniya v lesnykh ekosistemakh* [Problems of Biological Diversity and Its Maintenance in Forestcosystems], in *Lesovedenie*, 1996, no. 5, pp. 3-10 (in Russ.).
13. Popov P.P. [Distribution of intermediate populations of the European and Siberian Spruces in the Russian part of the area], in *Lesokhozyaystvennaya informatsiya*, 2020, no.1, pp. 69-75. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07 (in Russ.).
14. Popov P.P. *Popov P.P. El' na vostokey Evropy i v Zapadnoy Sibiri: Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' i ee lesovodstvennoe znachenie* [Spruce in Eastern Europe and West Siberia: silvicultural value of population and geographical variability], Novosibirsk: Nauka Publ., 1999, 169 p. (in Russ.).
15. Popov P.P. [Phenotypic structure of *Picea abies* and *P. obovata* populations (Pinaceae) in the eastern Europe], in *Botanicheskiy zhurnal*, 2013, vol. 98, no. 11, pp. 1384-1402 (in Russ.).
16. Popov P. P. [The distribution of individuals of intermediate form in the populations of Norway and Siberian spruces], in *Sibirskiy lesnoy zhurnal*, 2018, no 4, pp. 13-19. DOI: 10.15372/SJFS20180402. (in Russ.).
17. Popov P.P., Arefyev S.P., Kazantseva M.N. [Phenotypic Diversity of Spruce Populations in Some Protected Areas in Eastern Europe and Siberia], in *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*, 2019, vol. 4, no. 4, pp. 26-33. DOI: 10.24189/ncr.2019.060. (in Russ.).
18. Bobrov E. G. *Introgressivnaya gibridizatsiya v rode Picea A. Dietr.* [Introgressive hybridisation in the genus *Picea* Dietr.], in *Proceedings of Institute of Plant and Animal Ecology of AS USSR*, 1974, no. 90, pp. 60-66 (in Russ.).
19. Koropachinskiy I.Yu., Milyutin L.I. *Estestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rasteniy* [Natural hybridization in woody plants], Novosibirsk: Geo Publ., 2006, 223 p. (in Russ.).
20. Zhivotovskiy L.A. *Pokazateli populyatsionnoy izmenchivosti po polimorfnykh priznakam* [Indices of population variation in polymorphic characters], in *Fenetika populyatsiy*, Moscow: Nauka Publ., 1982, pp. 38-45 (in Russ.).
21. Popov P.P. Reference Populations for Discriminant Analysis in the Continuous Range of Norway and Siberian Spruces, in *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no 1, pp. 13-18. DOI: 10.1134/S1067413612010092.
22. Borovikov V.P. *Populyarnoe vvedenie v programmu STATISTICA* [Popular introduction to the STATISTICA program], Moscow: ComputerPress Publ., 1998, 267 p. (in Russ.).

23. Popov P.P. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes, in *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, no 5, pp. 403-408. DOI:10.1134/S1067413617050101.
24. Popov P.P. [Correlation of indexes of cone length and seed scale shape in populations of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae)], in *Botanicheskiy zhurnal*, 2012, vol.97, no 5, pp. 729-734 (in Russ.).
25. Tarkhanov S.N. [Population Variability of Finnish Spruce from the Seed Scale Forms in Northern Arkhangelsk Oblast], in *Lesovedenie*, 2019, no. 3, pp. 208-214. DOI:10.1134/S0024114819020116. (in Russ.).
26. Goncharenko G.G., Padutov V.E. Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika eley Palearktiki [Population and Evolutionary Genetics of Palearctic Spruce Species], Gomel: Institut lesa NAN Belarusi, 2001, 197 p. (in Belarus).
27. 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, in *Allg. Forst.-und Jagdzeitung*, 1972, vol. 143, no 11, pp. 221-240. (in Germ.).
28. Pal'tsev A.M. *Forma semennykh cheshuy geograficheskikh ekotipov eli raznoy produktivnosti v Moskovskoy oblasti* [The form of seed scales of geographic ecotypes of spruce of different productivity in the Moscow region], in *Lesovedenie*, 1989, no. 2, pp. 36-43 (in Russ.).
29. Ryzhova N.V., Shutov V.V., Korenev I.A., Malyshev V.A. Lebedev O.Yu. [Morphology of cones and productivity of spruce in Kostroma oblast], in *Lesovedenie*, 2003, no. 5, pp. 61-71(in Russ.).
30. Zakharova K.V., Seits K.S. [The intrapopulation phenotypic diversity of the *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) hybrid populations in contrast environmental conditions], in *Botanicheskiy zhurnal*, 2011, vol. 96, no. 6, pp.709-738 (in Russ.).

Received 29.07.2021

Popov P.P., Doctor of Biology, Chief Researcher at the Institute of the Problems of Northern Development

E-mail: iposopov@mail.ru

Arefiev S.P., Doctor of Biology, Head of the Sector of Biodiversity and Dynamics of Natural Complexes at the Institute of the Problems of Northern Development

E-mail: sp_arefyev@mail.ru

Kazantseva M.N, Candidate of Biology, Leading Researcher at the Institute for Problems of Northern Development

E-mail: mkazantseva@mail.ru

Tyumen Scientific Center SB RAS

Cheremishevsky trakt, 13, Tyumen, Russia, 625008