

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ОСВОЕНИЯ СЕВЕРА

---

П.П. ПОПОВ

---

ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
РЕГИОНАЛЬНОЙ  
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ  
ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛЕЙ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ

---

Ответственный редактор  
доктор биологических наук *С.П. Арфьев*



НОВОСИБИРСК  
«НАУКА»  
2014

УДК 630+165.1 : 630+165.5

ББК 43.4

П58

**Попов П.П.** Закономерности региональной дифференциации популяций елей европейской и сибирской / П.П. Попов. — Новосибирск: Наука, 2014. — 216 с.

ISBN 978–5–02–019172–3.

В монографии изложены результаты последнего периода многолетних исследований елей европейской и сибирской на большей части их сплошного ареала — от Украинского Закарпатья и Беловежской пуши (Беларусь) на западе до Республики Саха (Якутия) — на востоке. На основе морфометрии и элементов многомерного математического анализа признаков изучены закономерности региональной дифференциации, фенотипической структуры и относительного положения популяций елей европейской и сибирской на фоне географической дифференциации популяций на всем пространстве их сплошного ареала. Публикуемые сведения могут быть полезны для решения вопросов эволюции, внутривидовой систематики, популяционного разнообразия, лесоводства.

Книга рассчитана на специалистов в области эволюции, популяционной экологии, ботаники, лесоведения и лесоводства.

Табл. 28. Ил. 97. Библиогр.: 223 назв.

#### Рецензенты

доктор сельскохозяйственных наук *Б.Е. Чижов*

доктор географических наук *Д.В. Московченко*

кандидат биологических наук *М.Н. Казанцева*

Утверждено к печати Ученым советом  
Института проблем освоения Севера СО РАН

План выпуска СО РАН  
2014, № 31

ISBN 978–5–02–019172–3

© П.П. Попов, 2014

© Институт проблем освоения Севера  
СО РАН, 2014

© Редакционно-издательское оформление.  
«Наука». Сибирская издательская  
фирма, 2014

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография представляет собой обобщение результатов исследования структуры популяций и популяционно-географической структуры ареала елей европейской и сибирской за последний период на пространстве их сплошного распространения от Закарпатья (Украина), Беловежской пуши (Беларусь), Восточной Прибалтики, Карелии, Мурманской области на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке, а также по ряду регионов и территорий. Исходные материалы экспериментов и наблюдений обработаны с использованием метрических приемов оценки признаков и элементов многомерного математического анализа.

Полученный автором материал распределяется по следующим разделам: краткий обзор таксономического положения елей европейской, сибирской и «промежуточной»; методические аспекты изучения популяционной изменчивости указанных елей; ареально-географические и регионально-географические вопросы дифференциации популяций.

В тексте используются понятия: северная ель, южная, восточноевропейская, сибирская и т.д. Поскольку прилагательное стоит впереди определяемого существительного, то термин означает не таксон ели, а всего лишь район распространения ее популяций. Это следует иметь в виду, знакомясь с материалами данной книги.

В ходе исследований с применением дискриминантного анализа в качестве эталонных популяций «промежуточной» ели использовались выборки шишек из разных мест ее распространения (Коноша и Никольск, Иваново, Солигалич). В материалах книги вместо них рассмотрена выборка шишек из района пос. Реболы в Карелии, которая в большей степени соответствует «промежуточности» (см. обоснование далее). Различия в большинстве случаев незначительные, но необходимо было провести такую «унификацию», поскольку автором опубликована статья «Эталонные» популяции для дискриминантного анализа в сплошном ареале елей европейской и сибирской [Попов, 2012a] для возможного использования ее другими исследователями. Это позволит проводить сравнение получаемых результатов в разных районах ареала елей на объективной основе.

Автор выражает свою признательность коллегам по работе и работникам лесного хозяйства за помощь в сборе исходных материалов исследования.

---

## ВЕДЕНИЕ

### ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА — ЕЛЬ ЕВРОПЕЙСКАЯ, СИБИРСКАЯ, ФИНСКАЯ

**Ель европейская**, или обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.), имеет широкий ареал на территории Европы [Бобров, 1971; Правдин, 1975; Соколов и др., 1977; Schmidt-Vogt, 1977; Shmidt, 2002a; и др.]. Предполагается, что вид возник путем преобразования ели сибирской (широко распространенной и на европейской территории в доледниковое время [Кеппен, 1885; Бобров, 1971]), в ледниковый период в южных районах ареала, возможно в Восточных Карпатах [Голубец, 1968]. Отсюда она распространялась к северу и востоку во время одного из межледниковых периодов, и в связи с расселением в новые районы произошло некоторое морфологическое преобразование ели, включая репродуктивные органы. С наступлением новых периодов оледенения на занятой елью территории она, вероятно, сохранялась в некоторых местах за пределами ледяного покрова (рефугиумах), откуда продолжала распространяться по его исчезновении. С учетом характера географического изменения многих признаков и, прежде всего, формы семенных чешуй [Попов, 1999а, б, 2005; и др.], а также некоторых генетических признаков [Гончаренко, Падутов, 2001] эта гипотеза [Кеппен, 1885; Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1971; Голубец, 1968; Правдин, 1975] наиболее вероятна.

Ель европейская имеет весьма существенные отличия от близкой к ней ели сибирской по многим морфологическим, физиологическим, генетическим, экологическим и другим признакам. Она характеризуется большими размерами ствола и кроны, большими линейными и объемными показателями репродуктивных органов, более ранним началом и продолжительностью периода вегетации и т.д. Наиболее существенной и легко определяемой особенностью ели европейской является характерная форма семенных (шишечных) чешуй и большая длина женских шишек (макростробилов), хотя и не во всех районах.

Семенные чешуи помимо больших размеров имеют несколько ромбовидную форму за счет вытянутой (угловато заостренной) верхней или наружной части, по верхнему краю обычно неправильно зубчатую. Ель европейская характеризуется большой индивидуальной, экологической и географической изменчивостью [Регель, 1883; Сукачев, 1938; Правдин, 1975; Prichäusser, 1956, 1958; Schmidt-Vogt, 1977; и др.]. Параметры многих признаков изменяются в общем направлении с запада на восток более или менее постепенно, приближаясь к параметрам признаков, характерных для ели сибирской. Общий габитус (внешний вид) дерева ели европейской не отличается от такового ели сибирской.

**Ель сибирская** (*Picea obovata* Ledeb.) в видовом ранге впервые описана по образцам побегов и шишек с Алтая в 1843 г. Ледебуром (Ledebour) [Теплоухов, 1872; Кеппен, 1885; Terplouhoff, 1868]. Ареал ели сибирской простирается от северных районов Скандинавского полуострова на западе до Охотского побережья на востоке [Комаров, 1922; Сукачев, 1938; Бобров, 1971, 1978; Правдин, 1975; Соколов и др., 1977; Shmidt, 2002b]. Примерная граница, разделяющая ареалы елей европейской и сибирской по предположению Траутфеттера, проходит от Кольского полуострова к устью Вятки [Кеппен, 1885]. Ф.К. Арнольд [1866], будучи редактором перевода на русский язык книги А. Россмелера «Лес», в порядке дополнения писал: «Западная и южная границы этого вида (имеется в виду ель сибирская) могут быть приблизительно обозначены, если провести черту от г. Архангельска к месту соединения Камы и Вятки, оттуда к Уралу, несколько южнее Уфы» (с. 354). В дальнейшем эта «черта» (граница) «преобразовалась» в обширную зону перекрывающихся частей ареалов ели европейской и сибирской [Бобров, 1971; Соколов и др., 1977].

Распространение ели сибирской по ареалу крайне неравномерное. Больше всего лесов с преобладанием или участием этой ели в составе древостоев на Севере и Северо-Востоке России, включая Приуралье и западные склоны Урала. К востоку от Урала таких лесов значительно меньше, а на территории Восточной Сибири (к востоку от Енисея) и на Алтае их в структуре лесного фонда всего 1–2 % [Леса СССР, 1969; Атлас..., 1973]. Современный ареал ели сибирской можно определить как спорадический (т.е. сравнительно небольшими участками) на огромных пространствах Сибири и Дальнего Востока. Такой характер ареала свидетельствует о том, что в доплейстоценовые времена ареал был сплошным [Комаров, 1922; Сукачев, 1938; Бобров, 1971, 1978]. Позднее, скорее всего уже в ледниковый период, а также в голоцене количество еловых лесов стало сокращаться, пока не достигло современного состояния. Можно с высокой степенью вероятности предполагать, что сокращение площадей еловых лесов в Сибири происходило за счет пожаров, обусловленных погодно-климатическими факторами. Выгоравшие площади восстанавливались видами лиственниц, сосен, берез и др.

Ель сибирская на всем пространстве ареала (особенно в азиатской части) изучена крайне слабо [Правдин, 1975; Попов, Лаухин, 2004; Попов, 2005; Лаухин, Попов, 2006]. На основании того, что известно, можно констатировать удивительно малую географическую изменчивость многих признаков: размеров шишек, семян, хвои, числа семядолей у всходов и т.д. Многие линейные и объемные показатели признаков ели сибирской значительно меньше, чем таковые ели европейской. Наиболее существенными отличиями ели сибирской от ели европейской являются: меньшая высота семенного потомства деревьев и популяций [Федорович, 1876, 1880; Правдин, Ростовцев, 1980; Пальцев и др., 1995; Попов, 2007в], меньшая длина шишек, округлая форма верхнего края семенных чешуй [Правдин, 1975; Попов, 1999а, 2011], наличие добавочных хромосом [Круклис, 1971; Муратова, Круклис, 1988; Муратова, 2011; и др.], большая частота аллеля *Gpi*<sup>0.80</sup> и меньшая частота аллеля *Gdh*<sup>0.75</sup> [Гончаренко, Падутов, 2001]. При постепенной внутривидовой изменчивости большинства признаков ели сибирской имеется та или иная степень трансгрессии с таковы-

ми ели европейской. Пожалуй, только по показателям формы семенных чешуй и по частоте аллеля *Gri*<sup>0,80</sup> (не считая наличия добавочных хромосом) имеется полное расхождение в рядах изменчивости, т.е. «hiatus» между этими видами.

На Урале и в Предуралье ель сибирская испытывает значительное генетическое влияние ели европейской [Данилов, 1943; Правдин, 1975; Морозов, 1976; Попов, 1991, 1992, 1996; Гончаренко, Падутов, 2005; Путенихин и др., 2005]. Параметры многих признаков ели здесь значительно больше, чем на зауральской части ареала. При этом заметно выражена географическая динамика в их изменении. В направлении на запад ель сибирская по параметрам многих признаков «сливается» с таковыми ели европейской, образуя, таким образом, непрерывный (сплошной) ареал с елью европейской. Такое «слияние», наряду с постепенным изменением почвенно-климатических условий, может быть обусловлено свободным смешением генофонда (гибридизацией) как внутри популяций, так и между смежными популяциями ели европейской и сибирской, которое свидетельствует об их общем (одном) статусе видового уровня.

**Ель финская** (*Picea fennica* Regel), промежуточная (*P. medioxima* Nylander), переходная, гибридная, широко распространена на северо-востоке Европы, включая Скандинавию. После описания ели, произрастающей на Алтае, Леденбуром как сибирской в ботанике (а не в природе) «образовалось» два вида ели — обыкновенная, или европейская, и сибирская. Исключая неточности в морфологии хвои и положении шишек на побегах, впервые были установлены весьма существенные различия ели европейской и сибирской по форме семенных чешуй и длине шишек [Теплоухов, 1872; Terplouhoff, 1868]: у первой и шишки значительно крупнее, чем у второй. Семенные чешуи у ели сибирской обратнояйцевидные (клинообразно-яйцевидные), по верхнему краю закругленные и несколько выпуклые, у европейской — ромбовидные, в верхней части — угловато-заостренные. С такой характеристикой видов ели были знакомы многие люди (иногда далекие от проблем ботаники и лесоводства), поскольку стали обращать внимание на морфологические особенности ели в разных местах ее произрастания. Начиная с 1840–1850-х годов, в научных публикациях и частной переписке стали появляться сообщения о находках шишек, которые не соответствовали описаниям их у ели обыкновенной и сибирской, прежде всего, по форме семенных чешуй. Больше всего таких находок и сообщений о них было сделано в Скандинавских странах и главным образом в Финляндии (см. обзор в Кеппен [1885]). В 1863 г. такие формы были описаны как *Pinus abies* L. var. *fennica* (Regel) и *P. abies* var. *medioxima* (Nylander) [цит. по: Орлова, Егоров, 2010]. Позднее Э. Регель [1883] писал, что «в Финляндии, под Петербургом, и особенно в Восточной России встречаются формы, которые мы назвали *P. excelsa fennica* и которые по очертанию шишечных чешуек должны быть признаны промежуточными формами» (с. 34). В.Н. Сукачев [1938] считал более правильным название *medioxima*. По поводу возникновения этих «промежуточных форм» Ф. Федорович еще в 1876 г. высказал предположение: «Для объяснения существования переходных форм я выскажу весьма смелую, но не невозможную причину — перекрестное оплодотворение...» (с. 17).

Промежуточная, переходная, или гибридная, как стали считать позднее, ель чаще рассматривалась как разновидность или форма, при этом не особенно

придерживались ее таксономического статуса. В научной практике привычной второе прилагательное, т.е. гибридная. В.Н. Комаров [1934], Е.Г. Бобров [1971, 1978], Л.Ф. Правдин [1975], L.F. Pravdin, S.A. Rostovtsev [1979] рассматривали финскую ель в ранге вида гибридного происхождения (*Picea*×*fennica* (Regel) Kom.).

Л.Ф. Правдин [1975] в пределах сплошного ареала «ели европейской и ели сибирской в СССР» выделил гибридную зону примерно от Валдая на западе до Предуралья на востоке. В западных районах этой зоны распространены, как он указал, гибридные популяции с преобладанием признаков ели европейской, а в восточных — гибридные популяции с преобладанием признаков ели сибирской. Несколько позднее всю эту зону он [Pravdin, Rostovtsev, 1979] обозначил как ареал ели финской « $C_1-C_2$  — *Picea fennica* (Regel) Kom. (by Pravdin, 1975)».

Согласно литературным данным и результатам исследований последнего периода, историю образования и распространения гибридной ели в послеледниковое время до настоящего времени можно представить следующим образом. На обширных пространствах, простиравшихся в общем направлении от Скандинавии к Южному Предуралью, включая район Северной Двины, как предполагал А.А. Корчагин [1968], происходила встреча продвигавшихся навстречу друг другу «чистовидовых» популяций ели европейской с запада и ели сибирской с востока Европы, в результате которой образовались промежуточные формы. Эти промежуточные формы в последующих поколениях смешивались как между собой, так и с исходными формами (елями), т.е. «пошел процесс», который теперь называют интрогрессивной гибридизацией, или интрогрессией.

На первоначальном этапе межвидовой гибридизации в этот процесс, скорее всего, вступили так называемые краевые популяции, в некотором отношении генетически «обедненные», поскольку оказались в новых условиях произрастания. Гибридные потомки как генетически «обогащенные» полнее ассимилировали (освоили) новую экологическую нишу; широко распространились, постепенно смешиваясь и между собой, и с исходными формами. Распространяясь в ареалы исходных форм, «бастарды» (гибриды) в ряду последующих поколений все более теряли свой, вероятно, промежуточный облик по целому комплексу признаков, а не только по форме семенных чешуй. Каждое новое поколение гибридов в новых местах произрастания постепенно приближалось к облику исходных елей.

Первоначальный район гибридизации елей все более расширялся, пока не достиг современного положения: примерно от Минска (Беларусь) до юго-западных районов Западной Сибири [Попов, 2009б]. Такой обширный район, кажется, не логично считать зоной интрогрессивной гибридизации «видов» ели европейской и сибирской. Хотя этот термин настолько прижился в научной литературе, что от него не просто отказаться. Обычно межвидовые гибридные зоны в царстве растений занимают неширокие полосы территории в районах контактов видов-«доноров» [Завадский, 1968; Круклис, Милютин, 1977; Грант, 1980, 1984; Милютин, 1983; Дарвин, 2001; Санников, Петрова, 2003]. Распространяясь в ареалы исходных елей, потомки первоначальных гибридов форми-

руют популяционную структуру особей с иными биологическими параметрами признаков [Правдин, 1975; Попов, 1999б, 2005, 2007а, б; и др.]. Так и случилось с елью, произрастающей на обширных пространствах северо-востока Европы.

Возникшие промежуточные («гибридные») популяции на такой обширной территории уже длительное время существуют независимо от исходных форм. Генезис их идет на уровне сформировавшихся рас (в смысле С.И. Коржинского [1893]), которым могут быть присвоены те или иные таксономические ранги, т.е. промежуточная ель как большая совокупность популяций биологически вполне самостоятельна, а с точки зрения лесоводства и промышленно-хозяйственного значения — широко распространенная экономически весьма ценная древесная порода. Помимо многогранной полезности лесов, сформированных в основном этой елью, она интересна еще и тем, что наибольшие, прежде всего географические, изменения признаков оказываются именно здесь [Данилов, 1943; Правдин, 1975; Попов, 1999б, 2003, 2005; и др.]. Промежуточная ель обладает повышенной популяционно-географической изменчивостью, сформировав к настоящему времени большое внутривидовое разнообразие. Этим она особенно интересна и для проведения соответствующих исследований.

Промежуточная ель [Попов, 2007а, 2009б] в современный период практически слилась (соединилась) в морфолого-географическом, генетическом и физиологическом отношениях с исходными елями — европейской на западе и сибирской на востоке. Многолетние исследования этих елей на большей части их сплошного ареала приводят к выводу, что это один вид с большой географической изменчивостью и довольно сложной популяционно-расовой структурой [Попов, 1999б, 2005, 2009б].

Еще Фокель [1766] отмечал, что у нашей обыкновенной ели имеется много синонимов в названиях. С тех давних пор число синонимов в наименовании ели обыкновенной еще более возросло [Голубец, 1968; Бобров, 1971; Правдин, 1975]. Обычно при названии ели обыкновенной в латинской транскрипции учитывается авторский приоритет: кто раньше опубликовал то или иное прилагательное. Автор, соглашаясь с мнением В.Н. Сукачева [1938], считает, что название вида (в настоящее время) в первую очередь должно соответствовать смысловому содержанию термина [Попов, 2010б]. Для ели обыкновенной больше подходит наименование — *Picea vulgaris* Link. Именно в таком ключе — непрерывной географической изменчивости ели обыкновенной, включающей европейскую (*P. europaea*), сибирскую (*P. sibirica*), промежуточную (*P. medioxima*), или финскую, переходную, гибридную (примерно в подвидовом ранге), и рассматриваются приведенные ниже материалы.

## ГЛАВА I

### К МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО (ФОРМОВОГО) РАЗНООБРАЗИЯ ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ, СИБИРСКОЙ И ИХ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

#### 1.1. Территория исследования, форма семенных чешуй елей

Территория исследования еловых популяций простирается от западных границ Украины, Беларуси, Восточной Прибалтики, Карелии и Мурманской области на западе до Якутии (Республика Саха) — на востоке. Число ключевых участков для изучения шишек и семенных чешуй составляет 120 (рис. 1, табл. 1), деревьев — 19.4 тыс. шт. С учетом дополнительных 30 участков и 4.1 тыс. деревьев по отдельным регионам общее число участков составило 150, число деревьев — 23.5 тыс. шт. В популяционных выборках, как правило, 100 и более деревьев. Древостои фитоценозов, в которых производился сбор шишек, имеют нормальный сомкнутый вид, а по лесорастительным условиям они близки к лучшим в соответствующих районах.

Семенные (шишечные) чешуи (стробилы) ели, независимо от ее видовой принадлежности, являются важной частью женского генеративного органа — шишки (макростробила), поскольку с внутренней стороны чешуй образуются семена, которые являются основным источником воспроизводства особей вида. Чешуйки располагаются спирально на оси шишки, количество и размеры их зависят от длины ее [Щербакова, 1973; Правдин, 1975; Мамаев, Попов, 1989]. Форма и размеры чешуй в пределах шишки различаются [Попов, 1999б]. Характер и степень изменения размеров и формы чешуй обусловлен положением их на оси шишки, следовательно, различиями в условиях развития. В средней части шишки, примерно на 1/2–2/3 общей длины, форма и размеры чешуй мало различаются и представляют собой довольно постоянную или типичную для особи форму, сохраняющуюся в течение всей жизни дерева. Размеры и форма семенных чешуй различаются по деревьям в популяциях, по популяциям в пределах любой части ареала вида.

Особый интерес издавна и до настоящего времени представляет вариация (изменчивость) формы семенных чешуй ели европейской и близкой к ней ели сибирской, имеющих огромный, практически непрерывный ареал от западных отрогов Альп на западе до побережья Охотского моря на востоке. Со времен Ледебура [Теплоухов, 1872; Кеппен, 1885; Terplouhoff, 1868] форма чешуй ели обыкновенной (европейской) характеризуется как ромбовидная (ромбоидальная) с угловато-вытянутой заостренной верхней частью и неправильно-зубчатым верхним краем (рис. 2, а). У ели сибирской форма чешуй обратнаяцевидная, с округлой верхней частью и ровным краем (рис. 2, б). На огромных пространствах ареала елей наблюдается боль-

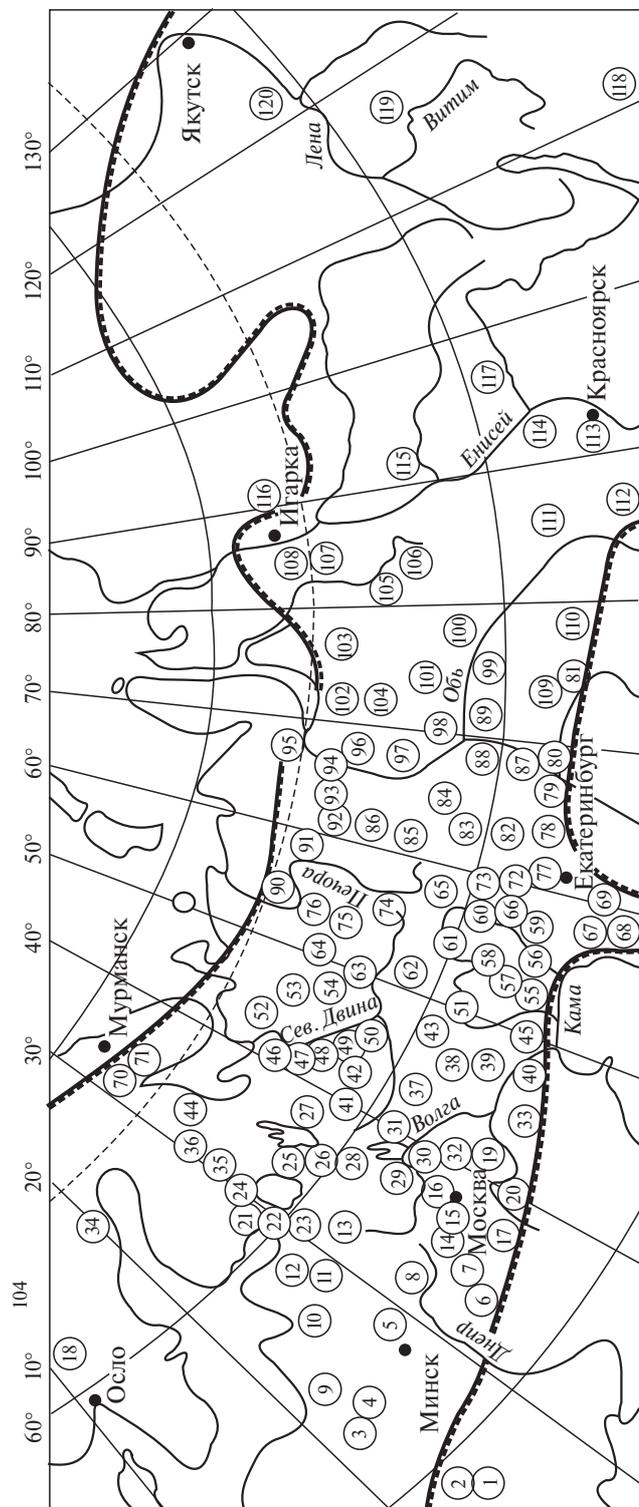


Рис. 1. Расположение ключевых участков (1–120) для изучения изменчивости ели.

1.1. Территория исследования, форма семенных чешуй елей

Таблица 1

Перечень ключевых участков для изучения изменчивости ели

Номер на рис. 1	Ближайший населенный пункт сбора материалов	Область, край, округ, республика России, страна	Координаты, °с.ш. – в.д.
1	2	3	4
1	Рахов	Украина	48–25
2	Ивано-Франковск	»	49–25
3	Каменюки	Беларусь	54–24
4	Ганцевичи	»	53–27
5	Толочин	»	54–30
6	Унеча	Брянская	52–33
7	Брянск (Дятьково)	»	53–34
8	Смоленск (Ярцево)	Смоленская	55–32
9	Друскининкай	Литва	54–24
10	Рига	Латвия	57–24
11	Новосокольники	Псковская	57–30
12	Струги Красные	»	58–29
13	Валдай	Новгородская	58–33
14	Поречье	Московская	56–35
15	Истра (Холщевики)	»	56–36
16	Хотьково	»	56–38
17	Обнинск	Калужская	55–36
18	Тронхейм	Норвегия	62–10
19	Муром	Владимирская	56–42
20	Рязань	Рязанская	55–42
21	Выборг	Ленинградская	61–28
22	Рощино	»	60–30
23	Лисино	»	60–31
24	Сортавала	Республика Карелия	62–30
25	Петрозаводск	» »	62–34
26	Ладва	» »	62–35
27	Пудож	» »	62–37
28	Чагода	Вологодская	59–35
29	Сонково	Тверская	58–37
30	Борок	Ярославская	58–34
31	Данилов	»	58–40
32	Иваново	Ивановская	54–42
33	Арзамас	Нижегородская	56–43
34	Лулео	Швеция	66–22
35	Реболы	Карелия	63–32
36	Костомукша	»	64–31
37	Солигалич	Костромская	59–42
38	Шарья	»	58–45
39	Шаранга	Нижегородская	57–47
40	Ибреси	Республика Чувашия	55–47
41	Коноша	Архангельская	62–40
42	Ровдино	»	62–43
43	Никольск	Вологодская	60–45
44	Кемь	Карелия	65–34

Глава I. К методике исследования фенотипического (формового) разнообразия елей

Продолжение табл. 1.1

1	2	3	4
45	Казань	Республика Татарстан	55–50
46	Обозерский	Архангельская	63–40
47	Березник	»	63–41
48	Рочегда	»	63–42
49	Верхняя Тойма	»	62–44
50	Ядриха	»	61–46
51	Киров	Кировская	58–49
52	Усть-Пинега	Архангельская	64–42
53	Карпогоры	»	62–45
54	Горка	»	62–45
55	Можга	Удмуртия	57–52
56	Ижевск	»	57–53
57	Балезино	»	58–52
58	Афанасьево	Кировская	58–53
59	Оса	Пермский край	57–56
60	Березники	» »	59–57
61	Гайны	» »	60–55
62	Сыктывкар	Республика Коми	62–51
63	Микунь	» »	63–50
64	Кослан	» »	63–49
65	Ныроб	Пермский край	61–57
66	Чусовой	» »	58–58
67	Арибашево	Республика Башкортостан	56–56
68	Красный Ключ	» »	55–55
69	Нязепетровск	Челябинская	56–60
70	Мончегорск	Мурманская	68–32
71	Апатиты	»	67–33
72	Теплая Гора	Пермский край	58–59
73	Кытлым	Свердловская	59–59
74	Троицко-Печорск	Республика Коми	62–56
75	Ухта	» »	63–53
76	Ижма	» »	65–54
77	Екатеринбург	Свердловская	57–61
78	Юшала	»	57–64
79	Тюмень (Леваши)	Тюменская	57–66
80	Тобольск	»	58–68
81	Вагай	»	58–70
82	Куминский	Ханты-Мансийский	59–65
83	Междуреченский	» »	60–65
84	Зеленоборск	» »	62–63
85	Усть-Манья	» »	63–60
86	Саранпауль	» »	65–61
87	Уват	Тюменская	59–59
88	Чембакчина	Ханты-Мансийский	60–70
89	Салым	» »	60–71
90	Усть-Цильма	Республика Коми	66–52
91	Печора	» »	67–57
92	Хулга	Ханты-Мансийский	65–62
93	Овгорт	Ямало-Ненецкий	65–63

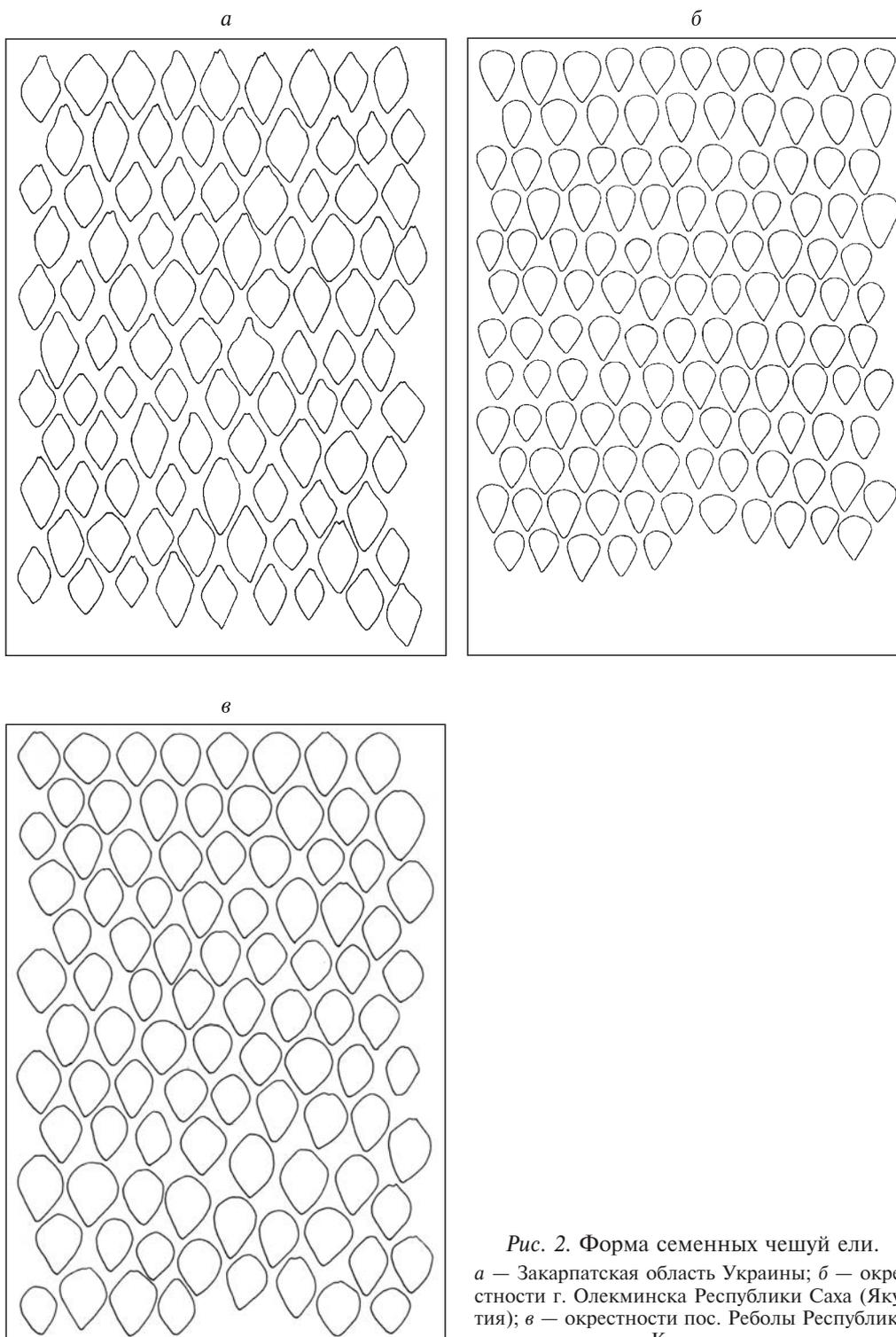
1.1. Территория исследования, форма семенных чешуй елей

Окончание табл. 1.1

1	2	3	4
94	Ямгорт	Ямало-Ненецкий	65–64
95	Салехард (Лабытнанги)	» »	67–66
96	Полноват	Ханты-Мансийский	63–66
97	Октябрьское	» »	62–66
98	Ханты-Мансийск	» »	61–70
99	Угут	» »	60–72
100	Нижневартовск	» »	61–76
101	Когалым	» »	61–73
102	Надым	Ямало-Ненецкий	66–72
103	Новый Уренгой	» »	66–78
104	Нумто	Ханты-Мансийский	64–72
105	Толька	Ямало-Ненецкий	64–81
106	Ратта	» »	64–82
107	Красноселькуп	» »	66–82
108	Сидоровск	» »	67–82
109	Демьянка	Тюменская	59–72
110	Кыштовка	Новосибирская	58–78
111	Томск	Томская	57–85
112	Горно-Алтайск	Республика Алтай	52–86
113	Красноярск	Красноярский	57–92
114	Енисейск	»	58–92
115	Подкаменная Тунгуска	»	62–90
116	Игарка	»	68–87
117	Мотыгино (Бедоба)	»	59–97
118	Кыра	Забайкальский	50–113
119	Бодайбо	Иркутская	58–114
120	Олекминск	Республика Саха (Якутия)	61–120

шой диапазон внутри- и межпопуляционных различий в форме чешуй, нередко почти строго промежуточного характера (рис. 2, в).

Исследователи основное внимание уделяют различиям в верхней части чешуй: угловато-вытянутая (заостренная) или округлая форма, изменчивость ее изучали иногда с помощью приемов метрики [Данилов, 1943; Дыренков, 1978; Staszkiwicz, 1976], обычно — визуально-описательным путем, т.е. довольно субъективно. Нами [Попов, 1996, 1999; и др.] разработан простой и достаточно информативный прием метрической оценки формы семенных чешуй на их проекции с определением коэффициентов сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части (рис. 3) и дальнейшей математической обработкой материалов. В качестве комплексного показателя оценки формы чешуй используется разность этих коэффициентов ( $C_n - C_p$ ) или их отношение. Этот прием оценки формы чешуй и на его основе изучение изменчивости популяций в разных районах ареала елей апробирован и другими исследователями [Ильинов, 1998; Ильинов и др., 1998; Щербаков, Мельник, 1999; Гашева, Муканова, 2003; Гашева, 2004; Семаков и др., 2004; Мельник и др., 2004]. Организационно-методические аспекты сбора материалов, их обработки опубликованы в ряде работ автора [Попов, 1996, 1999а, б, 2005; и др.], поэтому здесь они не приводятся.



*Рис. 2. Форма семенных чешуй ели.*  
*a* — Закарпатская область Украины; *б* — окрестности г. Олекминска Республики Саха (Якутия); *в* — окрестности пос. Реболы Республики Карелия.

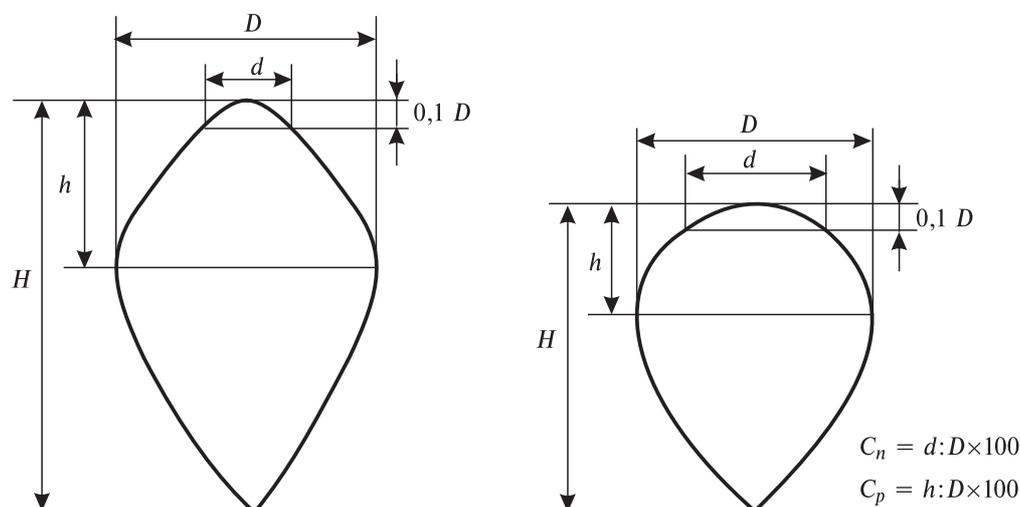


Рис. 3. Схема измерения семенных чешуй ели.

### Условные обозначения, используемые в таблицах, уравнениях, тексте

ПФСЧ — показатели формы семенных чешуй

$C_n$  (coefficient of narrowing) — коэффициент сужения верхней части семенных чешуй

$C_p$  (coefficient of projection) — коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй

*e* — фенотип особей ели европейской

*em* — фенотип особей гибридной формы ели европейской, или «гибридной формы, близкой к ели европейской»

*m* — фенотип особей промежуточной (гибридной) формы ели европейской и сибирской

*ms* — фенотип особей гибридной формы ели сибирской, или «гибридной формы, близкой к ели сибирской»

*s* — фенотип особей ели сибирской

Iss (Index of seed scale) — средний индекс (балл) формы семенных чешуй ели

$L_c$  (length of cones) — длина шишек

*P.e.* — *Picea europaea*, *P.em.* — *P. europaea-medioxima*, *P.m.* — *P. medioxsima*, *P.ms.* — *P. medioxsima-sibirica*, *P.s.* — *P. sibirica* — фенотипические группы «эталонных» популяций

*P.e.*, *P.eem.*, *P.em.*, *P.emm.*, *P.m.*, *P.mms.*, *P.ms.*, *P.mss.*, *P.s.* — фенотипические группы «эталонных» популяций, включая промежуточные (*P.eem.*, *P.emm.*, *P.mms.*, *P.mss.*)

SMD (Squared Mahalanobis Distances) — квадрат дистанции Махаланобиса

Root 1 (Root 2) — относительное расстояние (положение) особей на общей шкале изменчивости признака

$N$  — число выборок

$n$  — число особей в выборке

$X \pm S_x$  — среднее значение и его ошибка

$C_v$  — коэффициент вариации

$R \pm S_r$  — коэффициент корреляции и его ошибка

$\eta \pm S_\eta$  — корреляционное отношение и его ошибка

$K_k$  — показатель криволинейности связи ( $\eta^2 - R^2$ )

$t$  — показатель достоверности

## 1.2. «Эталонные» популяции для дискриминантного анализа в сплошном ареале елей

Непрерывный (сплошной) ареал елей европейской и сибирской занимает обширные пространства большей части Европы и Северной Азии. Еще с высказываний Ф.А. Теплоухова [Теплоухов, 1872; Teplouhoff, 1868] у некоторых ботаников сохраняется мнение о том, что эти ели являются не видами, а только географическими (климатическими) расами (подвидами) одного вида — ели обыкновенной [Schmidt-Vogt, 1977]. Обширность ареала обусловила большое разнообразие естественно-исторических и природно-климатических условий формирования популяционной структуры данных видов (или вида) в послеледниковое время.

Структура популяций ели по признаку формы семенных чешуй изучается давно, главным образом в восточно-европейской части ареала. Используемый при этом методический прием состоит в том, что предварительно описывают (выделяют) визуальным путем некоторое число (3–5, иногда больше) типов или форм семенных чешуй в пределах популяций и далее определяют структуру популяций. Поскольку существует большая индивидуальная (внутрипопуляционная) и межпопуляционная изменчивость [Мамаев, 1972] признака, то выявляются определенные географические (иногда и экологические — по типам леса) различия популяций. При этом нередко получаются несопоставимые результаты даже для одного района из-за субъективной оценки признака [Правдин, 1975].

Представляет интерес объективная оценка различных популяций в сплошном ареале елей европейской и сибирской по основному диагностическому признаку — форме семенных чешуй. Это можно выявить с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998], естественно, при наличии достаточного количества исходного материала. Такой методический прием позволяет сравнить весь спектр вариаций особей любой популяционной выборки (не менее чем по двум показателям) со спектром в крайних («эталонных») вариантах популяций указанных елей. В данном случае изучено пять популяций ели в качестве эталонных для дискриминантного анализа.

Главным систематическим (отличительным, диагностическим) признаком елей европейской и сибирской считается форма семенных чешуй. На всем сплошном ареале елей европейской и сибирской давно установлено изменение формы семенных чешуй в направлении с запада на восток. В западных районах распространения ели европейской и в восточных — ели сибирской, естествен-

но, преобладают особи соответствующей формы. В обширной промежуточной части их общего ареала [Соколов и др., 1977] большое разнообразие особей по форме семенных чешуй вызвано, как считается, процессами естественной (интрогрессивной) гибридизации [Федорович, 1876; Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1974; Правдин, 1972, 1975; Коропачинский, 1992; Коропачинский, Милютин, 2006]. По мнению Г. Шмидт-Фогта [Schmidt-Vogt, 1972], наилучшим признаком для изучения популяционной изменчивости ели является тип шишечной чешуи, ее линейные параметры и их соотношение.

В результате анализа многих популяционных выборок по дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances — SMD) были подобраны популяции ели европейской (*P.e.*) с территории Карпатского биосферного заповедника (Закарпатская область Украины), ели сибирской (*P.s.*) — из окрестностей г. Олекминска в Республике Саха и с территории Витимского биосферного заповедника в Иркутской области. Промежуточную форму ели (*P.m.*) представляет выборка из района пос. Реболы (63° с.ш., 30.5° в.д.) в Карелии, которая находится практически на одинаковой дистанции Махаланобиса от ели европейской (19.34) и сибирской (19.12). Группу «гибридных популяций ели с признаками ближе к европейской» [Правдин, 1975] представляет выборка (*P.em.*) из района г. Обнинска Калужской обл., группу «гибридных популяций ели с признаками ближе к сибирской» — выборка шишек (*P.ms.*) из окрестностей г. Сыктывкара (Республика Коми).

Обработка материалов выполнена с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998] по коэффициентам сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) семенных чешуй [Попов, 1999a]. Этот признак (форма семенных чешуй) обладает высокой наследуемостью [Попов, 1997; Гашева, 2004], поэтому «для чистоты опыта» кажется излишним включать в дискриминантный анализ другие признаки, как правило, значительной экологической лабильности.

Относительное фенотипическое положение анализируемых популяций оценивали по дистанции (к квадрату дистанции) Махаланобиса (SMD). Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния (Scatterplot of canonical scores) и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1 (Plot histogram for root 1), получаемых при дискриминантном анализе. Количество деревьев в выборках достаточно велико, поэтому все полученные результаты статистически высоко достоверны.

Показатели формы семенных чешуй ( $C_n$  и  $C_p$ ) и их изменчивость в анализируемых популяциях (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) различаются [Попов, 2012a]. Во внутривидовой изменчивости показателя  $C_n$  наибольшее значение превосходит наименьшее в 2.3–2.8 раза и только для формы *P.s.* оно меньше (1.5). Для показателя  $C_p$  отношение наибольшего значения к наименьшему равно 1.8–2, а в популяциях *P.e.* и *P.s.* оно составляет 1.6.

Относительное положение особей на диаграммах рассеяния дается программой дискриминантного анализа при трех и более выборках. При двух выборках, например *P.e.* и *P.s.*, программа выдает только гистограмму распределения особей по Root 1. Это распределение отражает положение особей в выборке относительно другого вида и поэтому представляет большой интерес для

анализа. Распределение особей двух крайних елей (*P.e.* и *P.s.*) характеризуется весьма значительной дистанцией между ними (рис. 4). Среднее значение показателя Root 1 для *P.e.* равно  $-4.62$ , для *P.s.*  $+6.20$  при коэффициентах внутривнутрипопуляционной вариации 22.6 и 15.6 % соответственно.

В сочетаниях с промежуточными вариантами популяций (*P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*) показатель Root 1 для *P.e.* и *P.s.* значительно меньше, т.е. полигоны последних существенно сближаются. Распределение особей варианта *P.m.* занимает почти строго промежуточное положение. Значение Root 1 составляет 0.47, т.е. близко к центру на данной шкале. Коэффициент его вариации (34.6 %) значительно больше, чем в популяциях «чистых» (т.е. без генетического влияния другого вида) елей европейской (*P.e.*) и сибирской (*P.s.*). Среднее значение Root 1 для *P.e.* в этом случае равно  $-3.77$ , для *P.s.*  $+4.64$ .

Общий полигон рассеяния особей всех пяти выборок показывает один сплошной массив, но на кривых распределения четко видна их дифференциация. Причем хорошо выражено отделение промежуточных популяций (*P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*) от крайних (*P.e.* и *P.s.*). Среднее значение Root 1 для *P.e.* здесь равно  $-3.52$ , для *P.s.*  $+3.79$ , для группы *P.m.* оно близко к нулю (0.30); для *P.em.* ( $-1.24$ ) и *P.ms.* (1.77), естественно, находится в промежутке между группой *P.m.* и «крайними» елями (*P.e.* и *P.s.*). Разность значений признака в популяциях

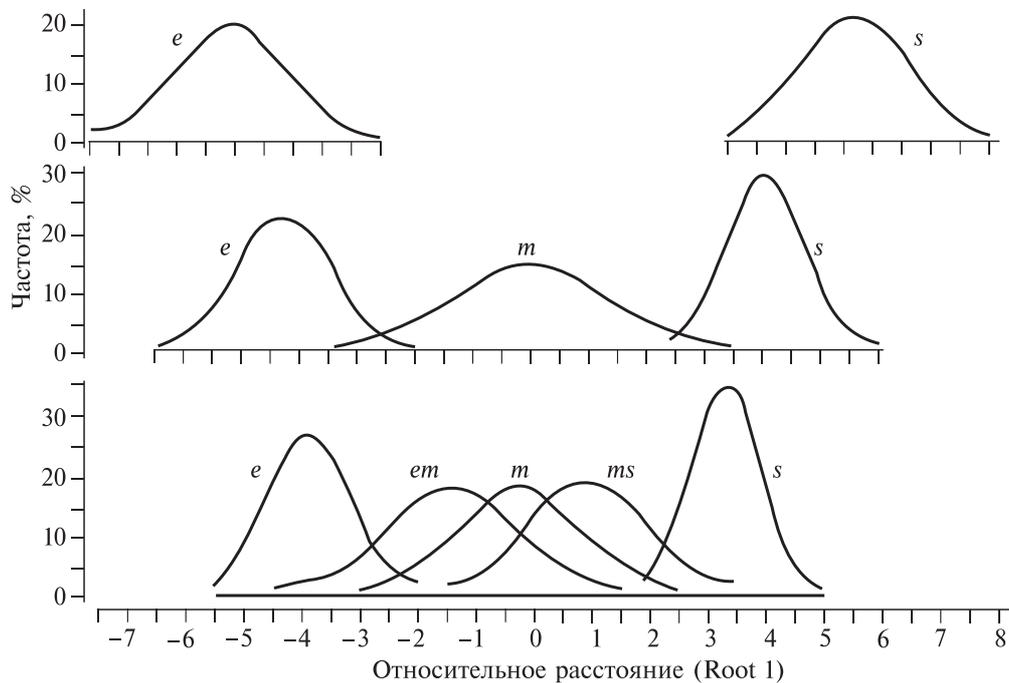


Рис. 4. Распределение особей фенотипов ели европейской (*e*), гибридной формы ели европейской (*em*), промежуточной формы (*m*), гибридной формы ели сибирской (*ms*) и ели сибирской (*s*) в «эталонных» популяциях на общей шкале относительных расстояний Root 1.

*P.e.* и *P.em.* равна 2.28, *P.ms.* и *P.s.* — 2.02; между *P.em.* и *P.m.* — 0.94 (1.24–0.30), *P.m.* и *P.ms.* — 1.47 (1.77–0.30). Здесь помимо достаточно хорошо выраженной симметрии популяций (по данному признаку) видно и явное «отделение» крайних елей от промежуточных. Последние отличаются и большим коэффициентом вариации, что может свидетельствовать о влиянии интрогрессивной гибридизации на формирование их структуры.

В соответствии с различиями анализируемых популяций по показателям формы семенных чешуй и относительного положения особей на диаграммах рассеяния (Root 1) существенно изменяется и фенотипическая структура. Выборки *P.e.* и *P.s.* при любой градации практически полностью состоят из особей соответствующих форм (фенотипов). В популяции группы *P.m.* при 2-классной градации особей фенотипов *e* оказалось 59, а фенотипов *s* — 41 %. Такое различие в частоте фенотипов здесь кажется удивительным при равенстве значений SMD (19.34 и 19.12) по средним показателям формы семенных чешуй.

При 3-классной градации особей фенотипа *m* было 87, а фенотипов *e* и *s* — 6 и 7 %, при 5-классной — особей фенотипов *m* — 62, *em* и *ms* — 13 и 21 % соответственно. Особи фенотипов *e* и *s* в составе популяций встречаются единично (1–3 %). Структура популяций *P.em.* и *P.ms.* оказывается промежуточной между *P.e.* и *P.m.*, с одной стороны, и *P.m.*, *P.s.* — с другой. При 3- и 5-классной градации их структура представляет собой почти зеркальное отражение друг друга. Причем крайних (противоположных) фенотипов в их составе нет.

Анализируемые популяции различаются и по размеру квадрата дистанции Махаланобиса. При 2-классной градации величина SMD очень большая (117.44), что вполне естественно, поскольку полигоны распределения особей не только не перекрываются, но и отстоят друг от друга на большой дистанции, т.е. между крайними популяциями елей европейской и сибирской имеется весьма значительное расхождение (*hiatus*). Положение популяции *P.m.* относительно елей европейской и сибирской практически строго промежуточное, поскольку величина SMD почти одинакова (19.34 и 19.12). Между *P.e.* и *P.s.* в этом случае она равна 71.02.

При 5-классной градации сохраняется аналогичная динамика показателя SMD. Дистанции популяции *P.m.* от «крайних елей» также близки (15.88 и 14.18), а дистанция популяций *P.em.* и *P.ms.* от *P.e.* и *P.s.* равна 28.86 и 26.25 соответственно. Особенно невелика дистанция, и при том почти равная, популяций *P.em.* и *P.ms.* от популяции *P.m.* (2.58 и 2.23). Дистанция между *P.em.* и *P.ms.* довольно значительная (9.12). Между «крайними елями» (*P.e.* и *P.s.*) дистанция еще меньше (53.81), чем при 3-классной градации. Сравнивая значения SMD между группами, можно видеть, что группы *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.* образуют достаточно обособленную совокупность от крайних елей, представляя собой действительно промежуточную форму елей европейской и сибирской.

В классифицирующих функциях (табл. 2) приведены показатели для отнесения популяции (или особи) к тому или иному «виду» ели. Исходные значения  $C_n$  и  $C_p$  в данном случае берутся в долях единицы. Таким образом, изученные типы популяций (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) существенно различаются по биометрическим показателям формы семенных чешуй — основному систематическому признаку елей европейской и сибирской, относительному положению

Таблица 2

Функции классификации для определения «видов» ели по показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй

Варьирующий признак	Градация									
	2-классная		3-классная			5-классная				
	$e_s$ p = 0.57	$s_s$ p = 0.43	$e_s$ p = 0.41	$m_s$ p = 0.28	$s_s$ p = 0.31	$e_s$ p = 0.29	$em_s$ p = 0.12	$m_s$ p = 0.20	$ms_s$ p = 0.17	$s_s$ p = 0.22
$C_n$	247.4	464.3	193.4	229.1	300.4	191.9	203.8	211.4	228.7	264.6
$C_p$	260.3	198.5	271.8	220.5	208.4	277.7	248.9	229.0	220.4	220.8
Constant	-135.4	-196.3	-133.9	-111.1	-144.1	-136.5	-119.7	-110.1	-113.9	-135.0

в одной системе координат (по Root 1 и Root 2), фенотипической структуре и размеру квадрата дистанции Махаланобиса. Почти симметрично равное положение популяций относительно друг друга позволяет использовать их для дискриминантного анализа в качестве эталонных при 2-, 3- или 5-кратной градации признака [Попов, 2012a].

### 1.3. Классификация деревьев по форме семенных чешуй в промежуточных популяциях ели с помощью дискриминантного анализа

Форма семенных чешуй елей европейской и сибирской характеризуются большой индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивостью, что дало основание многим авторам классифицировать его визуально-описательным путем. Основными формами или типами особей по степени уменьшения заостренности верхней части чешуй считаются: *acuminata*, *europaea*, *fennica*, *obovata*, или с дополнением промежуточных форм между ними [Парфенов, 1964; Ронис, 1972; Этверк, 1974; Татаринов, 1987; и др.]. При этом все исследователи отмечали большую вариацию признака и условность выделения форм или типов чешуй. Кроме того, однотипные чешуйки оказываются неодинаковыми по своим параметрам в разных частях ареала [Бакшаева, 1962; Этверк, 1974; Правдин, 1975; и др.]. В результате субъективной оценки формы семенных чешуй нередко получались разные данные по структуре популяций в одних и тех же районах. Вместе с тем простота и доступность изучения структуры популяций на основе визуальной классификации формы семенных чешуй обуславливают использование такого приема до сих пор [Татаринов, 1987; Рыжова и др., 2003; Путенихин и др., 2005].

Недостатки изучения формы семенных чешуй елей европейской (главным образом) и сибирской визуально-описательным путем ощущались давно. Поэтому некоторые исследователи предпринимали попытки изучения этого признака с применением приемов метрики и математической обработки получаемых данных [Данилов, 1943; Дыренков, 1978; Бакшаева, 1962; Priehäuser, 1956; Staszkiwicz, 1976]. И хотя при этом были получены довольно интересные результаты, широкого применения используемые приемы не получили, возможно, из-за сложности необходимых измерений, большой трудоемкости и затрат времени.

1.3. Классификация деревьев по форме семенных чешуй в промежуточных популяциях

В переходной части ареалов елей европейской и сибирской, т.е. на востоке Европы [Правдин, 1975; Соколов и др., 1977; Бобров, 1978; Коропачинский, Милютин, 2006] обычно отмечается повышенное разнообразие особей ели по форме семенных чешуй, поэтому для изучения именно здесь взяли выборку из «типичного» ельника зеленомошной группы в окрестностях г. Шарья Костромской области (58° с.ш. и 45° в.д.), включающей 200 деревьев. На проекции семенных чешуй из средней части шишек средней длины определили коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части [Попов, 1996, 1999а]. Эти показатели (коэффициенты) были использованы в дискриминантном анализе. Фенотипы чешуй при 2 ( $e, s$ ), 3 ( $e, m, s$ ) и 5 ( $e, em, m, ms, s$ )-классной градации соответствуют «эталонным» популяциям [Попов, 2012а]:  $P.e.$ ,  $P.em.$ ,  $P.m.$ ,  $P.ms.$ ,  $P.s.$

Во всей совокупности особей (200 шт.) изучаемые показатели равны:  $C_n$  — 44 (25–72),  $C_p$  — 52 (35–77),  $C_n - C_p$  — -8 (-49...+28) %, коэффициент вариации — 21, 14, 37 % соответственно. Показатель SMD составляет от ели с Карпат 23.07, от ели из Восточной Сибири 14.77, т.е. в целом данная выборка несколько ближе к ели сибирской, чем к ели европейской. На это же указывает положение полигона распределения особей анализируемой популяции на шкале относительных расстояний (Root 1 и Root 2). Среднее значение показателя Root 1 для «эталонной» популяции ели европейской равно -3.67, ели сибирской — 4.30, анализируемой популяции — 0.88; трансгрессия (совмещение) кривой распределения особей с ель сибирской несколько больше, чем с елью европейской.

При разделении особей на две категории ( $e$  и  $s$ ) их оказывается почти поровну (табл. 3). Различия по  $C_n$ ,  $C_p$  довольно значительные, особенно по  $C_n - C_p$ . Вариация показателя  $C_n - C_p$  в обеих совокупностях особей высокая ( $C_v = 48$  и 50 %) и практически одинаковая. Дистанция SMD для совокупности особей фенотипа  $e$  равна 17.30 от ели с Карпат ( $P.e.$ ) и 45.42 — от ели из Восточной Сибири ( $P.s.$ ). Это значит, что совокупность особей фенотипа  $e$  значительно

Таблица 3

Показатели формы семенных чешуй ели при разных градациях фенотипов в промежуточной популяции ели европейской и сибирской (г. Шарья в Костромской области)

Фенотип	n	$C_n$			$C_p$			$C_n - C_p$		
		Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$
$e$	95	25–46	36±0.5	13	42–77	56±0.7	11	-5...-49	-20±1.0	48
$s$	105	42–72	51±0.6	12	35–62	47±0.5	11	-16...+28	4±1.0	50
$e$	7	26–35	30±1.1	10	66–77	70±1.5	6	-35...49	-40±1.8	12
$m$	159	25–54	42±1.2	16	40–70	53±0.5	11	-36...+11	-11±0.9	43
$s$	34	53–72	59±0.8	8	35–52	44±0.6	9	5–28	15±1.1	40
$e$	3	28–32	31	—	73–77	75	—	-41...-49	-44	—
$em$	16	25–40	32±1.1	14	59–70	64±0.9	5	-27...-42	-32±1.0	13
$m$	103	27–49	40±0.5	12	42–64	54±0.4	8	-31...+3	-14±0.7	48
$ms$	64	42–58	52±0.5	8	38–56	47±0.5	9	-6...+20	5±0.7	63
$s$	14	59–72	63±1.0	6	35–48	42±1.0	9	12–28	21±1.4	26
Среднее...	200	25–72	44±0.6	21	35–77	52±0.5	14	-41...+28	-8±1.1	37

ближе к ели европейской, чем к ели сибирской. Обратное положение занимает совокупность особей фенотипа *s* (SMD равно 52.27 и 11.08 соответственно). Визуально это разделение кажется довольно приблизительным, поскольку ряд чешуек можно было бы отнести (при визуальном разделении) из первой группы (*e*) во вторую (*s*), а из второй в первую.

При 3-классной градации фенотипов основная часть их (79.5 %) относится к фенотипу *m*. Частота особей фенотипов *e* и *s* равна 3.5 и 17 % соответственно. В этом случае «типичность» форм чешуй крайних вариантов (*e* и *s*) выражена значительно больше. Показатель  $C_n$  по формам *e*, *m* и *s* равен 30, 42 и 59 % соответственно, а  $C_p$  — 70, 53 и 44 %. Разность  $C_n - C_p$  равна -40, -11 и +15 %, т.е. у первых двух форм (*e* и *m*)  $C_n$  меньше, чем  $C_p$ . У особей формы *s*  $C_n > C_p$ . Коэффициент вариации разности  $C_n - C_p$  по этим формам равен 12, 43 и 40 %. Показатель SMD по формам равен: *e* — 4.25 от ели с Карпат и 72.56 от ели из Восточной Сибири; *m* — 28.43 и 28.83, *s* — 77.97 и 2.31. Таким образом, фенотипическое положение (дистанция) особей формы *m* от ели с Карпат и из Восточной Сибири оказывается практически одинаковым. В разных сочетаниях всех трех форм значение SMD оказывается следующим:

Фенотип	<i>m</i>	<i>s</i>
<i>e</i>	20.49	66.26
<i>m</i>	—	16.60

При 5-классной градации особей (рис. 5) по формам *e*, *em*, *m*, *ms*, *s* частота их оказалось равной: 1.5, 8, 51.5, 32, 7 %. Здесь видна небольшая левосторонняя асимметрия в структуре данной выборки. Крайних вариантов особей (*e* и *s*) небольшое число. В этом случае «типичность» особей крайних вариантов (*e* и *s*) выражена еще больше. Показатель  $C_n$  по формам (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) составляет 31, 32, 40, 52, 63 %; показатель  $C_p$  изменяется в обратном порядке: 75, 64, 54, 47, 42 %; по  $C_n - C_p$  — -44, -32, -14, +5, +21 %. Показатель SMD по формам равен: *e* — 3.00 и 77.35; *em* — 14.07 и 54.99; *m* — 27.46 и 28.92; *ms* — 52.72 и 11.10; *s* — 88.10 и 0.71. Отсюда видно, что особи форм *e* и *em* значительно ближе к ели с Карпат, чем к ели из Восточной Сибири и, напротив, формы *ms* и *s* ближе к «типичной» или «чистой» ели сибирской, чем к ели европейской (с Карпат). Особи формы *m* и в этом случае занимают промежуточное или среднее положение. Чем меньше особей крайних форм (*e* и *s*) оказывается в выборке, тем ближе они по своим параметрам к «эталонным» елям европейской и сибирской соответственно. В разных сочетаниях всех пяти форм SMD равна:

Фенотип	<i>em</i>	<i>m</i>	<i>ms</i>	<i>s</i>
<i>e</i>	12.45	16.72	25.39	46.47
<i>em</i>	—	0.45	2.85	15.51
<i>m</i>	—	—	1.04	10.80
<i>ms</i>	—	—	—	5.58

По значению SMD можно заключить, что между формами *em*, *m*, *ms* дистанция (0.45 и 1.04) очень мала по сравнению с другими смежными формами. Они образуют, по существу, одну группу промежуточных особей. Дистанция между

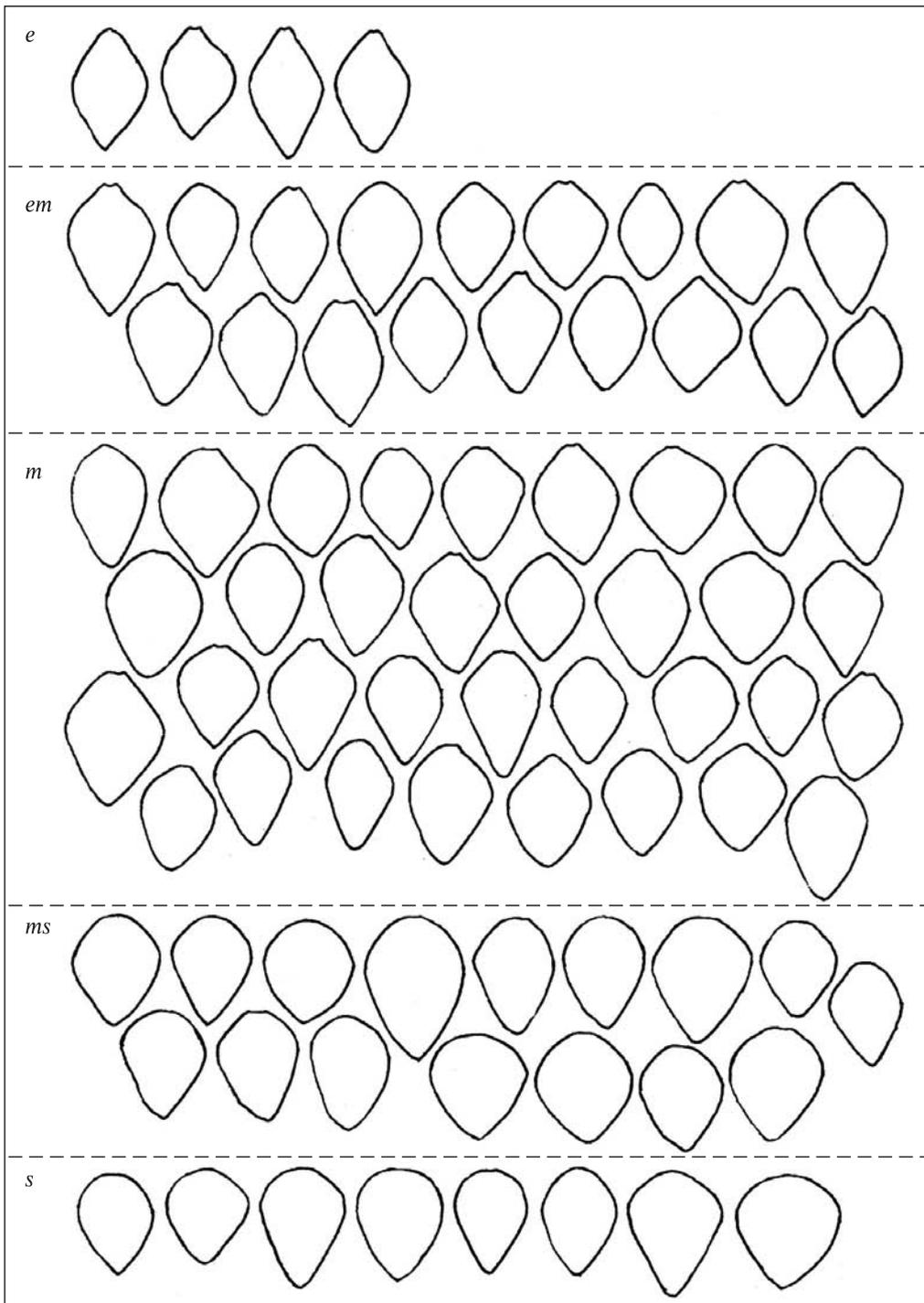


Рис. 5. Форма семенных чешуй ели разных фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) в промежуточной популяции елей европейской и сибирской на востоке Европы.

формами *e* и *em* (12.45), с одной стороны, и формами *ms* и *s* (5.58) — с другой значительно больше. Таким образом, образуются три совокупности особей форм: 1) *e*, 2) *em*, *t*, *ms*, 3) *s*. Это хорошо просматривается и на приведенных контурах чешуй (рис. 5). С помощью дискриминантного анализа можно объективно разделить любую выборку на то или иное число форм (фенотипов), но и в их пределах оказывается значительное разнообразие особей, которое трудно идентифицировать визуально-описательным путем.

#### 1.4. Изменчивость фенотипов в промежуточных популяциях елей на востоке Европы

На востоке Европы ели европейская и сибирская образуют обширный и практически непрерывный ареал. В западных районах его, как считается, распространены популяции ели европейской, в восточных — ели сибирской [Атлас..., 1973; Правдин, 1975; Соколов и др., 1977; Бобров, 1978]. На большой территории, располагающейся в общем направлении с северо-запада (территория Карелии, Финляндии и всего Скандинавского полуострова) на юго-восток до р. Кама, ареалы этих елей как бы совмещаются. Здесь распространены популяции гибридного происхождения [Данилов, 1943; Бобров, 1974; Правдин, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006; Pravdin, Rostovtsev, 1979], как правило, с промежуточными параметрами многих признаков [Правдин, 1975; Попов, 19996; Гончаренко, Падутов, 2001].

Фенотипическую структуру популяций ели по форме семенных чешуй на востоке Европы изучали многие исследователи обычно визуально-описательным путем оценки признака [Панин, 1957; Голубец, 1960, 1968; Парфенов, 1970; Юркевич и др., 1971; Ронис, 1972; Этверк, 1974; Правдин, 1975; Чертовской, 1978; Татаринков, 1987; Путенихин и др., 2005]. Особи с большей угловатостью или заостренностью верхней части семенной чешуи относили к фенотипу (а нередко к «виду») ели европейской, с округлостью верхней части чешуй — к фенотипу («виду») ели сибирской. А поскольку между этими крайними фенотипами имеется большой диапазон изменчивости признака, то выделяли некоторое число промежуточных форм. В соответствии с принимаемой градацией фенотипов изучали фенотипическую структуру популяций.

Многие авторы приводили фотографии шишек или семенных чешуй, или контуры верхней части чешуй [Данилов, 1943; Панин, 1957; Бакшаева, 1970; Этверк, 1974; Правдин, 1975; Шутяев, 2007; и др.]. При сравнении таких рисунков нередко оказываются большие различия форм чешуй в интерпретации разных авторов, хотя при определении тех или форм обычно ссылались на кого-либо из предшественников. Возможно поэтому нередко получались практически несопоставимые результаты изучения фенотипической структуры популяций даже в одних районах [Правдин, 1975]. Некоторые из авторов определяли длину, ширину и угол заостренности верхней части чешуй выделяемых ими форм. При этом исследователи не задавались вопросом, каковы эти параметры чешуй в разных географических популяциях. Цель нашей работы — определение показателей формы семенных чешуй разных фенотипов в разных

1.4. Изменчивость фенотипов в промежуточных популяциях елей на востоке Европы

географических популяциях ели на востоке Европы с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа [Попов, 2013в].

Для характеристики формы семенных чешуй использовали коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части, а также их разности ( $C_n - C_p$ ). При определении фенотипов и структуры популяций использовался дискриминантный анализ [Боровиков, 1998] по коэффициентам  $C_n$  и  $C_p$ . В качестве эталонных использовались типы популяций [Попов, 2012а]  $P.e.$ ,  $P.em.$ ,  $P.m.$ ,  $P.ms.$ ,  $P.s.$  и соответствующие фенотипы особей ( $e$ ,  $em$ ,  $m$ ,  $ms$ ,  $s$ ). В каждой выборке определяли частоту фенотипов и их показатели ( $C_n$ ,  $C_p$  и  $C_n - C_p$ ).

Сбор исходных материалов проведен в специально выбранных географических пунктах. Популяции в районах г. Друскининкай (Литва) и г. Рига (Латвия) близки к «эталонной» ели европейской ( $P.e.$ ), в районах г. Истра и г. Хотьково (Московская обл.) — к форме  $P.em.$  Популяции в районах пунктов пос. Реболы (Карелия), Ровдино (Архангельская обл.) близки к «типичным» промежуточным или средним между елями европейской и сибирской ( $P.m.$ ). Популяции в районах г. Кирова, пос. Карпогоры (Архангельская обл.) и г. Сыктывкар (Республика Коми) близки к форме  $P.ms.$  Выборка из района г. Чусового (Пермский край) хотя и относится к данному фенотипу, но еще ближе к «эталонной» ели сибирской.

Показатели фенотипов по форме семенных чешуй в «эталонных» популяциях ( $P.e.$ ,  $P.em.$ ,  $P.m.$ ,  $P.ms.$ ,  $P.s.$ ), естественно, имеют весьма существенные различия (см. табл. 4). Они различаются и по средним показателям, и по уровню внутривариационной вариации. Причем вариация показателей формы семенных чешуй в популяциях «чистых» (т.е. без взаимного генетического влияния) елей европейской ( $P.e.$ ) и сибирской ( $P.s.$ ) заметно ниже, чем в остальных. Данные табл. 4 используются для сопоставления показателей формы семенных чешуй внутривариационных фенотипов.

Фенотипическая структура анализируемых популяций характеризуется рядом особенностей (см. табл. 5). Популяции в районах Друскининкай и Рига не содержат особей фенотипов  $ms$  и  $s$ , в Истре и Хотьково нет особей только фенотипа  $s$ . В популяциях в районах Реболы и Ровдино имеются особи всех фенотипов, в районах Кирова, Карпогор и Сыктывкара нет особей фенотипа  $e$ , Чусового — особей фенотипов  $e$  и  $em$ . Другие фенотипы во всех анализируемых популяциях присутствуют в разных соотношениях. Отсюда видно, что популя-

Таблица 4

Средние показатели формы семенных чешуй в «эталонных» популяциях ели разных фенотипических групп, %

Группа популяций	Ближайший пункт сбора шишек ели	n	$C_n$			$C_p$			$C_n - C_p$		
			Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$
$P.e.$	Рахов	370	13–36	24±0.2	17	61–99	81±0.4	9	–28...–81	–57±0.5	17
$P.em.$	Обнинск	150	7–50	35±0.5	18	48–92	66±0.7	12	–1...–69	–31±1.0	42
$P.m.$	Реболы	252	26–67	42±0.5	19	39–74	55±0.4	12	–55...+24	–13±0.8	25
$P.ms.$	Сыктывкар	210	28–72	51±0.6	9	36–66	48±0.5	14	–34...+36	3±1.0	40
$P.s.$	Бодайбо и Олекминск	275	54–81	67±0.2	6	31–50	41±0.2	9	7–44	26±0.4	25

ции в пунктах Друскининкай, Рига, Истра, Хотьково по фенотипической структуре обратно противоположны последним четырем (Чусовой, Сыктывкар, Карпогоры, Киров). Популяции в районах Реболы и Ровдино являются промежуточными между указанными группами.

Показатели формы семенных чешуй и их изменчивость по фенотипам оказались во многом неожиданными. Во-первых, все они (показатели) обладают определенной изменчивостью, и в некоторых случаях (по  $C_n$  и  $C_n-C_p$ ) — довольно значительной. Во-вторых, амплитуда (Limit) изменчивости показателей формы чешуй одних и тех же фенотипов в разных популяциях почти одинакова. Средние значения показателей формы семенных чешуй одних и тех же фенотипов в разных популяциях также практически одинаковы.

«Внутрифенотипная» изменчивость показателей формы семенных чешуй различна. Наименьшей изменчивостью характеризуется показатель  $C_p$  ( $C_v = 3-10\%$ ), несколько больше изменчивость показателя  $C_n$  ( $C_v = 5-17\%$ ). Еще большей изменчивостью ( $C_v = 15-60\%$ ), обладает показатель  $C_n-C_p$ . Интересно, что изменчивость этого показателя для фенотипа  $t$  в популяциях разных географических районов различна. Коэффициент вариации для первых 5 пунктов равен 29, 35, 36, 40, 44 (в среднем около 37), в следующих 5 пунктах — 53, 47, 53, 53, 47 (в среднем около 51)%. Почти такие же различия имеются и по фенотипу  $ms$ . Хотя таких особей в районах Друскининкай и Рига нет, а в районах Истра, Хотьково, Реболы их очень мало (2, 6 и 3% соответственно). Повышенная изменчивость фенотипов  $t$  и « $t$ » по показателю  $C_n-C_p$  в районах Ровдино, Кирова, Сыктывкара, Чусового, возможно, обусловлена тем, что именно здесь в современный период наиболее интенсивно идут процессы интрогрессии сформировавшихся в предшествующий период потомков елей европейской и сибирской.

В каком же соотношении по своим показателям находятся внутрипопуляционные фенотипы с «географическими» межпопуляционными? Сопоставляя данные табл. 5 и табл. 4, можно увидеть значительное сходство, прежде всего,

Таблица 5

Показатели формы семенных чешуй разных фенотипов в промежуточных популяциях елей европейской и сибирской на востоке Европы, %

Фено-тип особи	$n$		$C_n$			$C_p$			$C_n-C_p$		
	шт.	%	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Друскининкай (54° с.ш., 24° в.д.)											
$e$	57	48	17-40	27±0.6	17	68-93	77±0.7	7	-35...-76	-50±1.0	15
$em$	42	36	21-41	32±0.6	14	61-73	66±0.5	5	-24...-45	-34±0.7	14
$t$	19	16	30-46	39±1.2	14	51-64	59±0.8	6	-6...-28	-20±1.3	29
$ms$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$s$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Рига (57° с.ш., 24° в.д.)											
$e$	50	45	18-36	27±0.7	17	68-94	77±0.7	7	-38...-74	-50±1.1	16
$em$	40	36	20-47	30±0.8	17	59-71	66±0.5	5	-22...-46	-36±0.7	14
$t$	22	19	29-46	36±1.1	14	48-61	56±0.8	7	-4...-30	-20±1.5	35
$ms$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$s$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1.4. Изменчивость фенотипов в промежуточных популяциях елей на востоке Европы

Продолжение табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Истра (56° с.ш., 36° в.д.)											
<i>e</i>	24	13	20-34	26±0.7	14	70-93	79±1.5	9	-42...-68	-53±1.7	16
<i>em</i>	53	29	23-45	34±0.6	13	62-73	66±0.4	4	-23...-42	-32±0.7	15
<i>m</i>	100	56	21-50	38±0.5	13	45-64	56±0.4	7	-1...-35	-18±0.7	36
<i>ms</i>	3	2	48-53	50	—	50-61	54	—	-8-0	-4	—
<i>s</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хотьково (57° с.ш., 38° в.д.)											
<i>e</i>	33	17	17-38	27±0.8	18	63-92	77±1.1	8	-38...-71	-50±1.5	18
<i>em</i>	67	34	23-46	32±0.7	17	59-73	66±0.4	5	-21...-43	-34±0.6	16
<i>m</i>	84	43	26-49	38±0.6	13	42-65	56±0.5	8	-3...-31	-18±0.8	40
<i>ms</i>	12	6	45-56	50±0.8	5	45-57	52±1.0	7	-6-0	-2±0.6	25
<i>s</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Реболы (63° с.ш., 31° в.д.)											
<i>e</i>	4	2	23-31	27	—	69-74	72	—	-41...-51	-45	—
<i>em</i>	32	13	23-48	34±1.0	17	61-74	66±0.8	5	-23...-51	-32±0.8	17
<i>m</i>	156	62	29-50	40±0.6	13	42-64	55±0.3	8	-33...0	-15±0.6	44
<i>ms</i>	52	20	44-58	52±0.4	6	39-60	50±0.6	9	-6...+16	2±0.7	61
<i>s</i>	8	3	59-67	62±1.1	5	39-54	48±1.8	10	5-24	14±2.6	53
Ровдино (62° с.ш., 42° в.д.)											
<i>e</i>	3	1	25-27	27	—	69-74	71	—	-43...-47	-45	—
<i>em</i>	10	5	26-43	31±1.6	17	62-65	64±0.6	3	-22...-39	-33±1.5	15
<i>m</i>	140	60	26-51	40±0.4	11	38-64	53±0.4	9	-28...+1	-13±0.6	53
<i>ms</i>	73	31	45-58	52±0.4	7	40-53	47±0.4	7	-6...+18	5±0.6	65
<i>s</i>	8	3	59-67	63±1.1	5	40-46	43±0.8	5	15-27	20±2.6	22
Киров (57.5° с.ш., 49° в.д.)											
<i>e</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>em</i>	16	5	29-43	34±1.2	14	61-72	66±0.8	5	-24...-41	-32±1.1	14
<i>m</i>	157	51	28-51	40±0.4	12	43-64	55±0.4	8	-1...-30	-15±0.6	47
<i>ms</i>	114	37	44-58	52±0.3	7	39-56	47±0.4	8	-6...+19	5±0.5	27
<i>s</i>	23	7	59-73	62±0.7	6	38-58	44±1.0	10	6-32	18±1.2	33
Карпогоры (64° с.ш., 45° в.д.)											
<i>e</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>em</i>	4	2	23-44	33	—	63-68	65	—	-24...-40	-32	—
<i>m</i>	84	33	27-48	40±0.5	12	42-62	53±0.5	8	-27...0	-13±0.8	53
<i>ms</i>	107	43	46-58	52±0.4	7	35-57	46±0.4	9	-6...+20	6±0.6	49
<i>s</i>	55	22	59-73	63±0.5	6	34-51	41±0.5	10	11-38	22±0.9	30
Сыктывкар (62° с.ш., 51° в.д.)											
<i>e</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>em</i>	6	5	30-39	34±1.2	9	60-66	63±0.8	3	-25...-34	-29±1.2	10
<i>m</i>	58	28	27-50	41±0.6	11	43-65	54±0.4	10	-2...-32	-13±0.9	53
<i>ms</i>	87	41	44-58	52±0.3	6	38-58	47±0.4	8	-6...+18	5±0.6	56
<i>s</i>	59	28	59-72	63±0.8	6	33-55	43±0.6	11	9-36	20±0.5	33
Чусовой (58° с.ш., 58° в.д.)											
<i>e</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>em</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>m</i>	39	13	35-48	42±0.6	7	41-57	49±0.5	7	-14...0	-7±0.5	47
<i>ms</i>	166	55	43-58	55±0.3	7	34-55	45±0.3	9	-6...+21	8±0.5	45
<i>s</i>	95	32	59-69	62±0.3	4	33-51	42±0.4	9	9-31	20±0.5	25

по средним показателям, но имеются и некоторые различия. Характерен несколько меньший уровень «внутрифенотипной» вариации показателей по сравнению с внутривидовой (в «эталонных» популяциях). Это вполне естественно, поскольку все «эталонные» популяции содержат и некоторое число фенотипов, отличающихся от «среднего». Значительное сходство показателей внутривидовых фенотипов с межвидовыми обусловлено использованием «эталонов» на основе метрических параметров для всех анализируемых популяций.

### 1.5. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях елей

Длина шишек и форма семенных чешуй обычно указываются в ботанической характеристике видов рода *Picea* A. Dietr., поскольку наиболее важными таксономическими признаками ели являются особенности репродуктивных органов и в первую очередь размеры шишек и форма семенных чешуй [Голубец, 1960]. Такого же мнения придерживались С.А. Мамаев [1972], Г. Шмидт-Фогт [Schmidt-Vogt, 1972], Л.Ф. Правдин [1975]. Изменчивость шишек и формы семенных (шишечных) чешуй в большей степени обусловлена генетическими факторами [Попов, 1997; Holubčik, 1973; Khalil, 1974]. Н. Schmidt-Vogt [1972] указал, что наилучшими признаками при изучении внутривидовой изменчивости ели обыкновенной (т.е. европейской и сибирской) являются длина шишек и тип семенной чешуи, ее линейные параметры и соотношение.

Давно известны межвидовые различия елей европейской и сибирской по длине шишек и форме семенных чешуй. В научной и справочной литературе указывается, что у первой длина шишек около 10 см и более, а форма семенных чешуй близка к ромбовидной, с угловато вытянутой верхней частью и неправильной зубчатостью верхнего края. У второй длина шишек в среднем 6–8 см, форма семенных чешуй обратнойцевидная, по верхнему краю закругленная. На обширных пространствах сплошного ареала елей европейской и сибирской, прежде всего на востоке Европы, в популяциях наблюдается большое разнообразие этих признаков. Цель работы — изучить соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй на внутривидовом уровне методом корреляционного анализа.

В ряде работ есть указание, что «внутри популяций» длина шишек у ели европейской больше, чем у ели сибирской, т.е. шишки с угловато-вытянутой (заостренной) формой и неправильно зубренным верхним краем чешуй имеют большую длину, чем шишки с округлой формой и ровным краем чешуй. Но еще Э. Вольф [1925] писал, что «у весьма многочисленных форм этой переходной ели шишечные чешуи, в общем, более округлы, чем чешуи типичной *P. excelsa*, но, впрочем, весьма варьируют не в зависимости от величины шишки. Встречаются формы с маленькими шишками (50 мм длины), чешуи которых зазубрены. Другие формы, наоборот, имеют крупные шишки (90–100 мм длины) с почти цельнокрайними округлыми чешуями» (с. 92). В дальнейшем авторы пытались «увязать» длину шишек с формой семенных чешуй. Вероятно, одним из первых был А.В. Альбенский [1930]. Выделив в окрестностях Перми

(в радиусе 100 км) шесть форм чешуй (А, В, С, D, Е, F), он привел данные по соответствующей длине шишек, мм: 78 (71–88), 63 (51–90), 70 (48–99), 81 (64–98), 74 (55–93), 85 (58–120). Число обследованных шишек составило 4, 38, 27, 9, 15, 61 шт. соответственно. Для некоторых форм их, как видно, очень мало, при этом самые короткие шишки (63 мм) оказались у «чистой» *P. excelsa* Link., а самые длинные (85 мм) — у «типичной» *P. obovata* Ledeb.

М.А. Голубец [1960] в ряде районов Украины определил существенное увеличение длины шишек «тупочешуйчатой» ели по сравнению с «острочешуйчатой». По данным Г.Л. Тышкевич [1962], в Карпатах шишки с округлой формой семенных чешуй на 33 % длиннее, чем с вытянутой. В.И. Бакшаева [1962] на территории Карелии, а В.Г. Чертовской [1978] «в популяциях» ели Архангельской и Вологодской областей и Республики Коми «обнаружили» большую длину шишек у ели европейской по сравнению с елью сибирской. По данным В.И. Бакшаевой [1970], средняя длина шишек по формам *lata*, *transversa*, *acuminata*, *triloba* составила 8.16, 7.22, 7.66, 7.71 см соответственно. Различие между смежными формами несущественно. Однако она делает вывод о наибольшем преимуществе по длине шишек (и по другим признакам) формы *triloba* и *lata*.

И.Э. Этверк [1974], выделив на территории Эстонии пять форм семенной чешуи ели европейской: А (*acuminata*), В (*acuminata-europaea*), С (*europaea*), F (*europaea-obovata*), D (*obovata*), определил достоверно разную длину их шишек — 9.79, 9.48, 9.65, 10.04, 9.33 мм соответственно. Отношение наибольшего показателя к наименьшему смежных форм здесь равно 1.03, 1.02, 1.04, 1.08, а влияние формы чешуй на длину шишек составляет всего 8 %. При этом он [Этверк, 1974] сделал вывод, что «в Эстонии у каждой формы семенной чешуи имеется своя характерная средняя длина шишек» (с. 11). Подобные «преимущества» тех или иных форм ели по длине шишек можно найти и в работах других авторов. Такие противоречивые данные по соотношению длины шишек и формы семенных чешуй в пределах популяций получены при визуальной оценке главного систематического признака (формы семенных чешуй) елей европейской и сибирской.

В данной работе проводится корреляционный анализ [Гашев, 1998] длины шишек и комплексного показателя ( $C_n - C_p$ ), характеризующего форму семенных чешуй [Попов, 1999а]. Расчет корреляционного отношения и коэффициента корреляции указанных показателей выполнен в популяционных выборках в разных районах сплошного ареала елей европейской и сибирской от Украинских Карпат, Восточной Прибалтики, Норвегии на западе до р. Енисей (г. Игарка на севере Красноярского края) и р. Витим (Витимский биосферный заповедник в Иркутской области) на востоке.

При биометрическом способе изучения формы семенных чешуй и длины шишек в пределах популяций оказывается, что между ними практически нет связи, в том числе и в популяциях на Карпатах, в Карелии, Прибалтике, Архангельской обл. и в Республике Коми, где отмечалась такая связь. Корреляционное отношение в большинстве случаев небольшое (0.2–0.4), хотя и статистически достоверное из-за малой ошибки среднего значения в связи с большим числом особей в выборках [Попов, 2012в]. Коэффициент корреляции очень

низкий и недостоверный. Таким образом, между формой семенных чешуй и длиной шишек существует очень слабая нелинейная связь, обусловленная или каким-то избирательным сочетанием особей при внутривидовых скрещиваниях, или, что представляется более вероятным, групповым расположением потомств материнских деревьев, возможно, оказывающим некоторое влияние на структуру популяций [Малеев, 1986]. На межвидовом уровне «связь» средних показателей длины шишек и формы семенных чешуй очень тесная. Коэффициент корреляции составляет 0.9 [Попов, 2011а], т.е. имеется большое сходство в географической (межвидовой) изменчивости этих признаков.

Чем же обусловлено наличие связи между длиной шишек и формой семенных чешуй в пределах популяций? Можно предположить следующее. Например, М.А. Голубец [1960] указал, что «в естественных насаждениях (в Карпатах) преобладает ель с удлиненными, заостренными, зубчатыми семенными чешуями... Шишки с тупыми чешуями (сходные с var. *obtusata* Pasz.) встречаются только в искусственно созданных ельниках. Это свидетельствует о том, что ель с тупыми чешуями — завозная, а не естественного карпатского происхождения» (с. 686). То же отметила и Г.Л. Тышкевич [1962]. Из этого можно предположить, что именно эта завозная ель (из Австрии, Германии, Чехословакии, Восточной Пруссии) и характеризуется более крупными шишками, чем местная «острочешуйчатая». Об этом же свидетельствуют и преимущества в росте ее семенного потомства [Голубец, 1960]. И.Э. Этверк [1974] не указал, каким образом получены исходные образцы шишек по формам ели: то ли они отражают индивидуальную изменчивость деревьев в популяциях, то ли взяты из смешанной партии, например производственной заготовки, или просто в виде сплошного сбора. Последнее представляется наиболее вероятным, учитывая очень большое число измеренных шишек с выделенными формами чешуй.

Различия в длине шишек разных форм ели, по данным других авторов, можно объяснить методическими ошибками, при которых межвидовые параметры признаков использовались при определении различий особей в пределах популяций. Но в популяциях, особенно гибридной зоны, встречаются особи с длиной шишек около 10 см (иногда и более), но с округлой формой чешуй, и относятся они (с учетом длины шишек) к форме ели европейской. Отмечаются особи с очень мелкими шишками, но с четко выраженной угловатой формой чешуй, они относятся (на том же основании) к форме ели сибирской. Ошибочность такого методического приема состоит в том, что оценка форм ели проводилась визуальным путем по двум признакам, практически не связанным друг с другом. Определенное влияние на такой подход в исследованиях оказало сложившееся мнение о совместном произрастании елей европейской (обыкновенной) и сибирской, высказанное еще Ф.К. Арнольдом: «Западная и южная граница этого вида ели (имеется в виду ель сибирская) могут быть приблизительно обозначены, если провести черту от г. Архангельска к месту соединения Камы и Вятки, оттуда к Уралу, несколько южнее Уфы. Но в тех же местах не исчезает и обыкновенная ель, которая растет там иногда рядом с сибирской» (с. 354). Тогда это считалось вполне нормальным, поскольку представлений о популя-

циях и популяционной структуре видов [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Грант, 1984, 1991; Яблоков, 1987] еще не существовало.

До сих пор считается, что ареал ели европейской простирается на востоке примерно до р. Кама, ареал ели сибирской на западе — до Онежского озера [Соколов и др., 1977], т.е. в перекрывающейся обширной части их ареалов произрастают оба вида — ель европейская и ель сибирская. Это не так, поскольку в Прикамье нет популяций ели европейской, а в Прионежье нет популяций ели сибирской [Правдин, 1975]. Отдельные особи в таких популяциях действительно имеют большое сходство по форме семенных чешуй, иногда и по длине шишек, с особями другого вида, но они являются членами именно этих популяций и естественно не могут относиться к другому виду. Характер распределения разных признаков ели в этой общей части ареалов (елей европейской и сибирской) практически во всех случаях непрерывный, близкий к нормальному [Дыренков, 1978]. Это как раз и указывает на относительно свободное смешение генофонда особей и соответствующее проявление его в фенотипической внутривидовой изменчивости [Завадский, 1968]. Здесь распространены популяции, как справедливо отметили Л.Ф. Правдин [1975] и С.А. Дыренков [1978], одновидовые, которые, естественно, не могут включать особи разных видов. По причине «совместного» произрастания елей европейской и сибирской и выявляли соответствующие различия в длине шишек в пределах популяций. В популяциях ели европейской и сибирской практически нет связи между формой семенных чешуй и длиной шишек. Несмотря на сложившееся мнение (в ряде случаев), следует признать отсутствие связи длины шишек и формы семенных чешуй в пределах популяций елей европейской и сибирской. Это необходимо учитывать при изучении их популяционной изменчивости [Попов, 2012в].

### **1.6. Сходство в географической изменчивости формы семенных чешуй и генетических признаков в сплошном ареале елей**

Форма семенных чешуй елей европейской и сибирской характеризуется большой популяционно-географической изменчивостью. Показатели  $C_n$  и  $C_p$ , отражающие особенности этого признака во внутривидовой изменчивости, как правило, характеризуются статистически нормальным распределением [Попов, 1999а]. Крайние варианты популяций, например с Карпат и из Восточной Сибири, в распределениях особей по  $C_n$  и  $C_p$  не перекрываются, т.е. трансгрессии нет [Попов, 2005, 2012а]. Форма чешуй этих елей в большой степени дифференцирована не только в морфологическом, но и генетическом отношении и поэтому она соответствует понятию «фен» (phene) [Яблоков, 1987].

Следует иметь в виду, что не имеющий приспособительного значения признак (форма семенных чешуй) связан с определенными свойствами соответствующего наследственного типа. Любой морфологический признак представляет собой лишь часть поля действия тех или иных наследственных задатков. Отсюда следует, что морфологические признаки, не имеющие адаптивного значения, в той или иной степени связаны с другими, более жизненно важными

ми признаками. На генетическом уровне это явление В. Грант [1984] обозначил как сцепление M–V, т.е. сцепление «морфологических генов» с «генами жизнеспособности». Имеется ряд работ по разным видам ели, в разных районах, в результате которых выявлена тесная корреляция фенотипической и генетической структуры популяций [Путенихин, Кармышева, 1991; Янбаев и др., 1997; Lundkvist, Rudin, 1977; Nienstaedt, 1985; Yet, Arnot, 1986]. Можно предположить, что и на межпопуляционном уровне такие «связи» имеются.

Визуально сопоставляя на картах-схемах географическую изменчивость популяций ели в европейско-сибирской части ареала по форме семенных чешуй [Попов, 2005] с генетической изменчивостью по некоторым аллелям [Гончаренко, Падутов, 2001], можно видеть определенное сходство. Поэтому в данном случае предпринимается попытка изучения характера и степени сходства частоты аллелей  $Gpi^{0.80}$  (GPI — фермент глюкозофосфатизомеразы) и  $Gdh^{0.75}$  (GDH — фермент глутаматдегидрогеназы) [Гончаренко, Падутов, 2001] и формы семенных чешуй [Попов, 2005] в межпопуляционной изменчивости елей европейской и сибирской с помощью корреляционного анализа.

Несмотря на значительную разнородность генетических показателей даже для популяций, близко расположенных друг к другу, корреляционное отношение во всех случаях высокое (0.91–0.96) (табл. 6). Коэффициент корреляции также довольно высок (0.59–0.93) и во всех случаях достоверен. Коэффициент криволинейности связи Блэкмана указывает на ее прямолинейный характер (он менее 11.37). По данным Г.Г. Гончаренко и В.Е. Падутова [2001], четко прослеживается географическое изменение частоты аллеля  $Gpi^{0.80}$  с запада на восток. На территории Прибалтики и Беларуси его частота находится в пределах 3.8–16.7 %. Правда, самые низкие значения признака вызывают сомнения в их достоверности, поскольку в соседних популяциях они значительно выше. В Предуралье (пос. Ильинский) частота аллеля  $Gpi^{0.80}$  составляет 40, в районе Висимского заповедника (горная часть Среднего Урала) она равна 53.1 %. Различие составляет 13.1 %, а расстояние около 250 км, т.е. на 100 км изменение частоты признака составляет 5.24 %. Между Висимским заповедником и г. Асбест (восточный склон Урала) изменение частоты аллеля  $Gpi^{0.80}$  на 100 км составляет 1.5 %, между г. Асбест и Красноярском географическое изменение признака такое же.

Таким образом, можно принять, что в ареале ели сибирской от Урала до Красноярска изменение частоты аллеля  $Gpi^{0.80}$  практически постоянно и со-

Таблица 6

Межпопуляционная корреляция показателей формы семенных чешуй и некоторых генетических признаков ели (на основе материалов Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов [2001] и П.П. Попов [2005])

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	$t_\eta$	$R \pm S_r$	$t_r$	$Kk$
$C_n$ и $Gpi^{0.80}$	$0.963 \pm 0.0636$	15.13	$0.934 \pm 0.0839$	11.14	0.054
$C_p$ и $Gpi^{0.80}$	$0.913 \pm 0.0959$	9.52	$-0.851 \pm 0.1238$	6.87	0.110
$C_n-C_p$ и $Gpi^{0.80}$	$0.959 \pm 0.0669$	14.13	$0.900 \pm 0.1029$	8.74	0.110
$C_n$ и $Gdh^{0.75}$	$0.932 \pm 0.0852$	10.94	$0.590 \pm 0.1904$	3.10	0.522
$C_p$ и $Gdh^{0.75}$	$0.936 \pm 0.0826$	11.33	$-0.722 \pm 0.1632$	4.42	0.356
$C_n-C_p$ и $Gdh^{0.75}$	$0.933 \pm 0.0849$	10.99	$0.659 \pm 0.1772$	3.72	0.436

ставляет 1.5 % на 100 км. Корреляция между показателями формы семенных чешуй и частотой анализируемых аллелей довольно высокая, т.е. сходство в географической изменчивости анализируемых признаков большое, но хорошей аппроксимации этой зависимости ни по каким уравнениям нет. Это связано с большой межпопуляционной разнородностью генетических признаков. Просматривается лишь общая тенденция в их географической изменчивости, что и отмечают авторы [Гончаренко, Падутов, 2001]. Наибольшая степень «связи» оказывается между показателем  $C_n$  и частотой аллеля  $Gpi^{0.80}$ . Уравнение прямолинейной регрессии имеет вид

$$Y = 1.668 C_n - 38.48,$$

где  $Y$  — частота аллеля  $Gpi^{0.80}$ . Ошибка уравнения при  $P > 0.05$  равна 3.94.

Расчетная частота этого аллеля по  $C_n$  в Тюмени составляет 65, Омске — 68, Томске — 72 %. Если рассматривать изменение частоты аллелей  $Gpi^{0.80}$  и  $Gdh^{0.75}$  с запада на восток как генетическое влияние ели европейской на ель сибирскую, то можно предположить, что оно распространяется в Западной Сибири, по крайней мере, до Омска, или несколько дальше. Между Красноярском и пос. Катон-Карагай (на Алтае) изменение частоты аллеля составляет 2.06 % на 100 км. Эта величина значительно больше, чем изменение ее в долготном направлении (от Висима до Красноярска). Скорее всего, это обусловлено особенностями горной алтайской ели. У нее и показатели формы семенных чешуй заметно отличаются от показателей в других районах произрастания ели сибирской.

Географическое изменение частоты аллеля  $Gdh^{0.75}$  существенно отличается от изменения частоты аллеля  $Gpi^{0.80}$  [Гончаренко, Падутов, 2001]. В этом случае довольно четко выделяется район распространения промежуточных популяций ели по значительно большему значению признака, в среднем равному 38–39 % (26.0–47.9 %). В районе распространения ели европейской в Беларуси и Прибалтике частота аллеля находится в пределах 4.2–23.0 % (в среднем около 12 %), в районе Красноярска и Катон-Карагай — 20.5 и 20.0 % соответственно, т.е. близка к некоторым популяциям ели европейской (Эстония, юго-восточная часть Беларуси).

Изучение генетической изменчивости большого числа популяций на всем пространстве ареала елей европейской и сибирской — достаточно сложное дело и в ближайшее время вряд ли будет выполнено. Поэтому состояние изученности указанных елей по форме семенных чешуй [Попов, 1999а, 2005 и др.] дает вполне определенное представление и об их генетической дифференциации.

Итак, между показателями формы семенных чешуй и частотой аллелей  $Gpi^{0.80}$  и  $Gdh^{0.75}$  ели европейской и сибирской на большом пространстве их сплошного ареала имеется большое сходство в географической изменчивости. На территории Западной Сибири от Урала до Красноярска изменение частоты аллеля  $Gpi^{0.80}$  постоянно и составляет 1.5 % на 100 км. Это позволяет с высокой долей вероятности определить восточный предел генетического влияния ели европейской на ель сибирскую: оно распространяется до Иртыша в районе Омска, возможно, несколько дальше [Попов, Зенкова, 2009].

## ГЛАВА II

### ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ В ЕВРОПЕЙСКО-СИБИРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

#### 2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация и относительное положение популяций в сплошном ареале елей

Сплошной (непрерывный) ареал ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.) занимает большую часть Европы и Сибири. Здесь, главным образом на территории Европейской России, обозначены условные границы их ареалов [Атлас..., 1973; Соколов и др., 1977; Бобров, 1978] и гибридной зоны [Правдин, 1975], которая, по мнению Л.Ф. Правдина [Pravdin, Rostovtsev, 1979 : 96], представляет собой ареал ели финской « $C_1-C_2$  — *Picea fennica* (Regel) Kom. [by Pravdin, 1975]». Всю эту территорию Г. Шмидт-Фогт [Schmidt-Vogt, 1977] относит к северо-восточноевропейской подобласти распространения ели обыкновенной (т.е. елей европейской и сибирской). В экологическом, ботаническом, эволюционном отношениях эти ели представляют большой интерес для изучения, прежде всего потому, что на значительной территории ареалы указанных видов (по некоторым представлениям подвидов или географических рас) совмещаются. Под влиянием природно-климатических факторов и процессов естественной (интрогрессивной) гибридизации елей европейской и сибирской на востоке Европы сформировалось большое разнообразие популяций и их групп (или рас), которые более или менее постепенно изменяются в общем направлении с запада на восток. Представляет интерес изучение фенотипической структуры, географической дифференциации и относительного положения популяций в сплошном ареале елей европейской и сибирской по признакам формы семенных чешуй с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа.

По мнению Г. Шмидт-Фогта [Schmidt-Vogt, 1972], наилучшим признаком для изучения популяционной изменчивости ели обыкновенной является тип семенной (шишечной) чешуи, ее линейные параметры и их соотношение. Визуально-описательная характеристика и классификация особей по форме семенных чешуй, практикуемая некоторыми исследователями до настоящего времени, позволяет установить только то, что структура популяций очень сложная [Панин, 1957; Правдин, 1975; Морозов, 1976; Татаринев, 1987; Путенихин и др., 2001; и др.]. В данной работе форму семенных чешуй ели оценивали через коэффициенты сужения ( $C_n$ ), вытянутости ( $C_p$ ) и их разности ( $C_n - C_p$ ) [Попов, 1999а].

Структуру популяций и их относительное положение определяли с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998] по  $C_n$  и  $C_p$ . Он позволяет получить объективную информацию о количественном соотношении фенотипов в популяциях, определяет дистанцию любой популяции в виде квадрата

2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация в сплошном ареале елей

расстояния Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances — SMD) от крайних вариантов. Для дискриминантного анализа в качестве эталонных приняты следующие фенотипические варианты популяций [Попов, 2012а]: *P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*

Фенотипическую структуру популяций изучали на основе 2- (*e, s*), 3- (*e, m, s*) и 5-классной (*e, em, m, ms, s*) градации фенотипов особей, соответствующих «эталонным» популяциям. Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл (или индекс) формы семенных чешуй (при 5-классной градации) для всех изучаемых популяций. Относительное фенотипическое положение анализируемых популяций оценивали по дистанции (квадрату дистанции) Махаланобиса (SMD) от елей европейской и сибирской. Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния (Scatterplot of canonical scores) и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1 (Plot histogram for root 1), выдаваемых программой дискриминантного анализа.

Материалом для изучения послужили 120 популяционных выборок шишек ели, взятых на пространстве от Закарпатья (Украина), Беловежской пуши (Беларусь) на западе до Якутии (Республика Саха) на востоке и от Заполярья до южной границы ареала. В анализ включено также по одному сбору шишек из Норвегии (между городами Осло и Тронхейм) и Швеции (окрестности г. Лулео), а также совокупности выборок из двух районов Болгарии (Родопы, Рила). Число особей в выборках достаточно велико, поэтому все полученные результаты статистически высокодостоверны. Расположение пунктов сбора материалов более или менее равномерное на всей территории (см. рис. 1).

Средние показатели формы семенных чешуй ( $C_n$  и  $C_p$ ) по выборкам варьируют в широких пределах:  $C_n$  — от 24 до 70,  $C_p$  — от 37 до 81 % (табл. 7). Коэффициент географической (межпопуляционной) вариации этих показателей составляет 26 и 21 % соответственно. Показатель разности  $C_n - C_p$  (от -57 до +32 %) обладает довольно высокой изменчивостью. Положение полигонов особей «эталонных» популяций в сочетании с полигонами особей изучаемых популяций на общей шкале изменчивости признака (Root 1.e и Root 1.s) несколько меняется, но изменчивость средних значений небольшая ( $C_v = 10$  и 13 % соответственно). Вариация показателя (Root 1.m) для всех изучаемых популяций значительно выше ( $C_v = 45$  %). Признаки, приведенные в табл. 7, имеют большое сходство в географической изменчивости, которое характеризуется высоким уровнем корреляции (табл. 8).

Высокий уровень корреляции этих показателей в географической изменчивости обусловлен тем, что фенотипическая (формовая) структура популяций, выраженная обобщенным показателем  $I_{ss}$ , напрямую связана с показателем  $C_n - C_p$ . На

Таблица 7

Географическая изменчивость показателей формы семенных чешуй ели в европейско-сибирской части ареала

Показатель	Lim	$X \pm S_x$	$C_v$
$C_n$	24–70	$51 \pm 1.2$	26
$C_p$	37–81	$50 \pm 1.0$	21
$C_n - C_p$	-57...+32	$1 \pm 2.2$	41
$I_{ss}$	1.07–5.00	$3.76 \pm 0.10$	30
Root 1.m	-3.50...+5.93	$2.06 \pm 0.23$	45

Таблица 8

Географическая корреляция показателей формы семенных чешуй ели в европейско-сибирской части ареала

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	$t$	$R \pm S_r$	$t$
$C_n$ и $C_p$	$0.979 \pm 0.0188$	52.07	$-0.953 \pm 0.0279$	34.16
$C_n - C_p$ и Iss	$0.999 \pm 0.0447$	22.35	$0.996 \pm 0.0785$	12.69
$C_n - C_p$ и Root 1.m	$0.992 \pm 0.0118$	84.07	$0.989 \pm 0.0135$	73.26

всем пространстве изучаемой части ареала коэффициент вариации среднего показателя  $C_n - C_p$  составляет 41, а среднего балла (индекса) формы семенных чешуй — 30 %. Такие показатели вариации характеризуют весьма значительную географическую изменчивость популяций ели. Наиболее четко географическая дифференциация популяций в сплошном ареале ели европейской и сибирской выражена по разности коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй ( $C_n - C_p$ ). По этому показателю выделяется ряд районов (рис. 6, табл. 9) распространения популяций со следующими классами  $C_n - C_p$ , в основном совпадающими с географической дифференциацией по среднему индексу (баллу) формы семенных чешуй:

Район	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Класс $C_n - C_p$ , %	-55	-40	-30	-20	-10	0	10	20	30

Группы популяций по классам  $C_n - C_p$  можно обозначить в виде следующего ряда фенотипических групп: *P.e.*, *P.eem.*, *P.em.*, *P.emm.*, *P.m.*, *P.mms.*, *P.ms.*, *P.mss.*, *P.s.*, в котором видно соответствующее приближение «промежуточных» популяций (*P.eem.*, *P.emm.*, *P.mms.*, *P.mss.*) к «основным» (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*).

Популяции в районе I (группа *P.e.*) располагаются в самой западной части региона (Украинские Карпаты, западные районы Беларуси). Форма семенных чешуй в этих популяциях характеризуется наибольшими показателями (-51...-57 %) разности коэффициентов  $C_n$  и  $C_p$ . При 2-классной градации фенотипов (*e* и *s*) все особи в популяциях относятся к фенотипу ели европейской, при 3-классной градации абсолютное большинство особей (84–98 %) — к этому же фенотипу и только небольшая часть (около 7 %) — к фенотипу *m*. Особей фенотипа *s* и в этом случае нет. При 5-классной градации почти такое же большинство особей (75–93 %) относится к фенотипу *e*, 13 % — к фенотипу *em*, очень редко (2 %) и не во всех популяциях встречаются особи промежуточного фенотипа *m*. Особей других фенотипов нет. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях близок к 1 (1.07–1.30). Дистанция SMD от «эталонной» популяции ели с Карпат (0.26) наименьшая, от ели из Восточной Сибири она — наибольшая (в среднем 98.32). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся в наибольшем удалении (-3.11) от центра изменчивости (т.е. от 0). Коэффициент внутривариационной вариации этого показателя равен 32 %.

Популяции в районе II (группа *P.eem.*) располагаются на обширной территории к северо-востоку от района I до условной линии от Рижского залива,

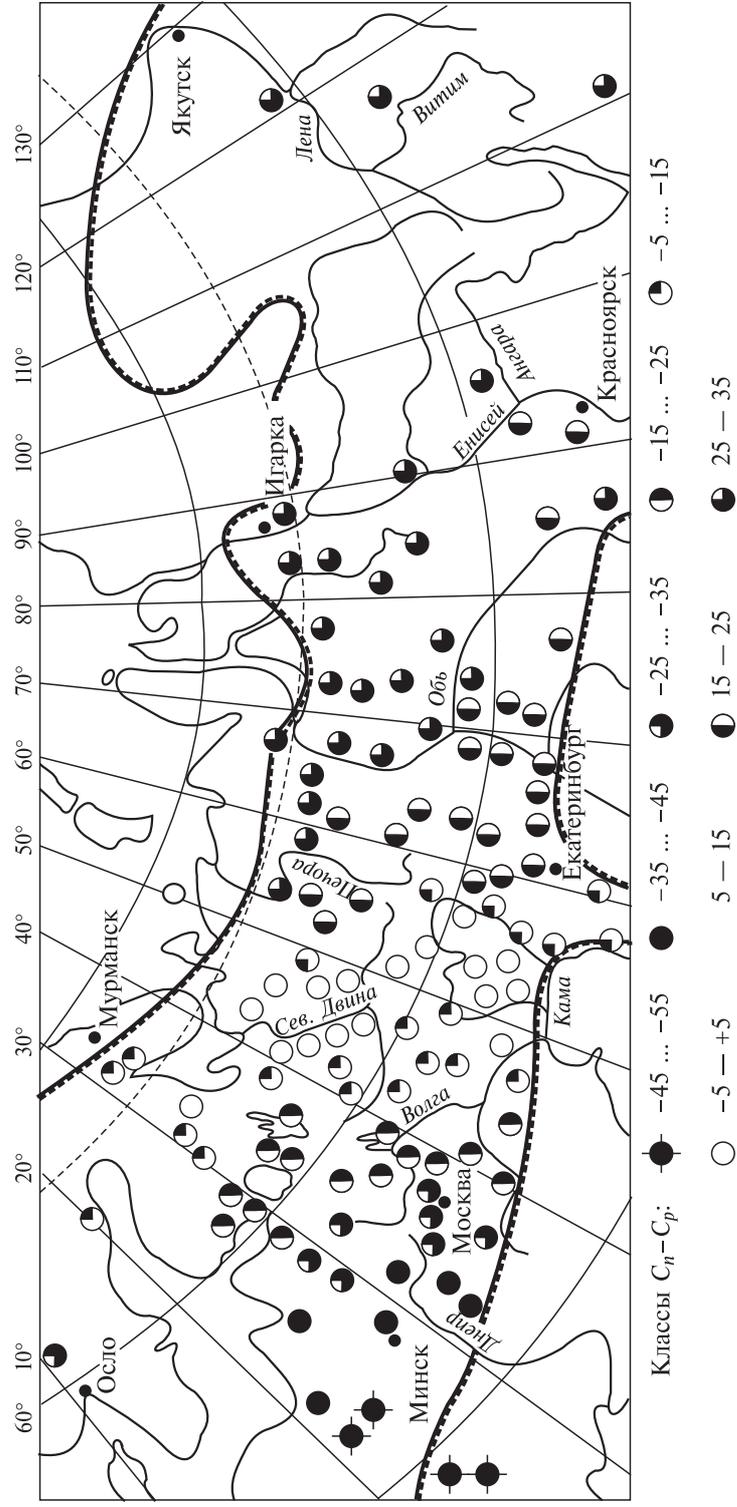


Рис. 6. Географическая изменчивость популяций по классам средних значений разности показателей ( $C_n - C_p$ ) формы семенных чешуй в сплошном ареале елей европейской и сибирской.

Таблица 9

Средние показатели формовой структуры разных групп популяций ели в европейско-сибирской части ареала

Район	Фенотипическая группа	N	n	C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>	Частота фенотипов (%) при градации										Iss	SMD		Root 1	
					2-классной		3-классной		5-классной		e	em	m	ms		s	e-m	s-m	X
e	s	e	s	e	s	e	s												
I	<i>P.e.</i>	4	841	-54	100	-	93	7	-	85	13	2	-	-	1.17	0.26	98.32	-3.11	32
II	<i>P.eem.</i>	6	945	-40	99	1	63	37	-	48	36	16	-	-	1.68	3.24	65.00	-2.00	37
III	<i>P.em.</i>	9	1292	-30	93	7	36	64	-	23	35	38	4	-	2.23	8.13	47.17	-1.15	40
IV	<i>P.emm.</i>	14	1963	-20	78	22	13	85	2	7	22	60	10	1	2.76	15.04	34.45	-0.30	40
V	<i>P.m.</i>	10	1530	-10	53	47	4	87	9	1	10	58	28	3	3.22	24.99	23.16	0.66	41
VI	<i>P.mms</i>	20	3882	0	26	74	1	67	32	-	3	37	43	17	3.74	33.51	9.57	1.62	37
VII	<i>P.ms.</i>	8	1141	10	9	91	-	38	62	-	1	12	46	41	4.27	54.34	4.73	2.83	37
VIII	<i>P.mss.</i>	18	3554	20	1	99	-	12	88	-	-	3	24	73	4.70	78.92	0.98	3.83	32
IX	<i>P.s.</i>	31	4248	27	-	100	-	1	99	-	-	-	6	94	4.94	113.0	0.19	5.10	23

к верхнему течению р. Ока. Средний показатель  $C_n-C_p$  здесь равен  $-40$  ( $-38...-42$ ) %. При 2-классной градации фенотипов практически все особи (99 %) относятся к фенотипу ели европейской. При 3-классной градации структура популяций существенно изменяется: 63 (52–70) % особей относятся к фенотипу *e*, а 37 (30–48) — к фенотипу *m*. Особей фенотипа *s* нет. При 5-классной градации около половины особей (44–54 %) относятся к фенотипу *e*, 36 (28–41) — к фенотипу *em* и 16 (14–19) % — к фенотипу *m*. Особей фенотипов *ms* и *s*, как и в популяциях группы I, нет. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 1.68 (1.64–1.77). Дистанция SMD от ели с Карпат (3.24) в 20 раз меньше, чем от ели из Восточной Сибири (65.00). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции несколько ближе к центру ( $-2.00$ ). Коэффициент вариации показателя равен 37 %.

Популяции в районе III (группа *P.em.*) располагаются относительно узкой полосой к северо-востоку от района II. В центре этой полосы находится Чудское озеро, верхнее течение р. Волги и далее район верхнего выступа течения р. Ока. Средний показатель  $C_n-C_p$  здесь равен  $-30$  ( $-25...-34$ ) %. При 2-классной градации фенотипов практически все особи (93 %) относятся к фенотипу ели европейской. При 3-классной градации соотношение фенотипов изменяется в пользу фенотипа *m* (54–82 %), особей фенотипа *e* почти вдвое меньше — 36 %. Особей фенотипа *s* здесь нет. При 5-классной градации фенотипов структура популяций оказывается несколько более выровненной: *e* — 23 (12–38), *em* — 35 (30–44), *m* — 38 (25–52), *ms* — 4 (1–7) %. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 2.23 (1.98–2.49). Дистанция SMD от ели с Карпат (8.13) почти в 6 раз меньше, чем от ели из Восточной Сибири (47.17). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции еще ближе к центру ( $-1.15$ ). Коэффициент вариации показателя равен 40 %.

## 2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация в сплошном ареале елей

Популяции в районе IV (группа *P.emm.*) располагаются широкой полосой к северо-востоку от района III. В центре этой полосы находится Ладожское озеро, далее Рыбинское водохранилище, южнее — нижняя половина р. Ока. Средний показатель  $C_n - C_p$  здесь равен  $-20$  ( $-16...-24$ ) %. При 2-классной градации 78 (65–89) % особей относятся к фенотипу ели европейской, 22 (11–35) — к фенотипу *s*. При 3-классной градации в популяциях имеются особи всех трех фенотипов с большим преобладанием (75–92 %) особей фенотипа *m*, 13 (5–22) % особей фенотипа *e*, единично (2 %) и не во всех популяциях встречаются особи фенотипа *s*. При 5-классной градации фенотипов наблюдается значительное преобладание особей промежуточного фенотипа — 60 (50–67) %, особей фенотипов *e* — 7 (1–13), *em* — 22 (15–29), *ms* — 10 (4–17), *s* — 1 (0–2) % (значительно меньше). Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 2.76 (2.56–2.92). Дистанция SMD от ели с Карпат (15.15) примерно вдвое меньше, чем от ели из Восточной Сибири (33.66). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся практически в центре ( $-0.27$ ). Коэффициент вариации показателя равен 40 %.

Популяции в районе V (групп *P.m.*) располагаются широкой полосой к северо-востоку от района IV. Условная восточная граница проходит от места несколько южнее г. Кемь (в Карелии), западнее р. Северная Двина к р. Вятка. Средний показатель  $C_n - C_p$  здесь равен  $-10$  ( $-8...-13$ ) %. При 2-классной градации в популяциях соотношение фенотипов *e* и *s* примерно равное; при 3-классной градации в популяциях, как и в группе *P.emm.*, абсолютное большинство особей (86–95 %) фенотипа *m*, частота особей фенотипов *e* и *s* составляет всего 4 и 9 % соответственно; при 5-классной — структура популяций является почти зеркально обратным отражением структуры предыдущей группы. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 3.22 (3.09–3.36). Дистанции SMD от ели с Карпат (24.99) и от ели из Восточной Сибири (23.16) почти равные. На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся близко к центру (0.68) с некоторым переходом в положительную зону. Коэффициент вариации показателя равен 41 %.

Популяции группы в районе VI (группа *P.mms.*) располагаются еще далее к северо-востоку. Этот район занимает северную часть Карелии, приречные районы Северной Двины и Пинеги, а в южной части — все междуречье Вятки и Камы. Показатель  $C_n - C_p$  близок к 0 ( $\pm 5-6$  %). При 2-классной градации 3/4 особей относятся к фенотипу *s* и 1/4 — к фенотипу *e*; при 3-классной — 2/3 особей промежуточного фенотипа, около 1/3 относятся к фенотипу *s* и очень редко (1 %) встречаются особи фенотипа *e*; при 5-классной — большая часть особей относится к фенотипам *m* (37 %) и *ms* (43 %), значительно меньше (17 %) фенотипа *s*, единично (до 3 %) встречаются особи фенотипа *em*. Особей фенотипа *e* в этих популяциях нет. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 3.74 (3.46–4.05). Дистанция SMD от ели с Карпат (33.51) в 3.5 раза больше, чем от ели из Восточной Сибири (9.57). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся в положительной зоне (1.62) и ближе к «эталонной» популяции ели сибирской. Коэффициент вариации показателя равен 37 %.

Совокупность популяций в этом районе заметно разделяется на две подгруппы условной линией вдоль Северной Двины и Вятки. К западу от нее располагаются популяции (подгруппа А), в которых  $C_n$  несколько меньше, чем показатель  $C_p$ , к востоку (подгруппа Б), наоборот,  $C_n > C_p$ . В популяциях подгрупп А и Б частота фенотипа ( $ms$ ) почти одинакова (40 и 39 %), а различия их определяются частотой особей фенотипов  $em$  и  $m$  (50 % в подгруппе А и 34 % в подгруппе Б), с одной стороны, и фенотипа  $s$  (10 и 27 % соответственно) — с другой. Такие же различия и по показателям SMD и Root 1.

Популяции в районе VII (группа *P.ms.*) располагаются еще далее к северо-востоку на весьма узкой полосе территории вдоль р. Мезень, к верхнему течению р. Вычегда и далее к западному склону Среднего и Южного Урала. По-видимому, сюда же относится большая часть популяций в Мурманской области. Здесь значение  $C_n - C_p$  (в среднем 10 %) — уже с положительным знаком, поскольку  $C_n > C_p$ . При 2-классной градации абсолютное большинство (9/10) особей относятся к фенотипу  $s$  и только около 1/10 относятся к фенотипу  $e$ . При 3-классной градации 62 (54–69) % особей относятся к фенотипу  $s$ , 38 (31–46) % — к фенотипу  $m$ . Особей фенотипа  $e$  в этих популяциях нет. При 5-классной градации преобладают фенотипы  $ms$  (46 %) и  $s$  (41 %), значительно меньше (12 %) особей фенотипа  $m$  и очень редко (1 %) встречаются особи фенотипа  $em$ , особей фенотипа  $e$  нет. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 4.27 (4.18–4.43). Дистанция SMD от ели с Карпат (54.34) почти в 12 раз больше, чем от ели из Восточной Сибири (4.73). На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся еще дальше от центра (2.83) и еще ближе к «эталонной» популяции ели сибирской. Коэффициент вариации показателя равен 37 %.

Популяции в районе VIII (группа *P.mss.*) располагаются на обширной территории в Западном Припечорье, горной части Среднего и Южного Урала и юго-западной части Западной Сибири (в пределах ареала ели). Здесь  $C_n - C_p$  равно 20 (16–23) %. При 2-классной градации практически все особи (99 %) относятся к фенотипу  $s$ ; при 3-классной — абсолютное большинство — 88 (79–95) % — особей фенотипа  $s$ , 12 % относятся к фенотипу  $ms$ , при 5-классной — почти 3/4 особей относятся к фенотипу  $s$ , значительно меньше (24 %) особей фенотипа  $ms$  и редко (до 3 %) встречаются особи фенотипа  $m$ . Особей фенотипов  $e$  и  $em$  здесь нет. Средний индекс формы чешуй в этих популяциях равен 4.70 (4.55–4.81). Дистанция SMD от ели с Карпат (78.92) очень большая, от ели из Восточной Сибири (0.98) ее практически нет. На шкале относительных расстояний Root 1 эти популяции находятся еще дальше от центра (3.83) и еще ближе к ели сибирской. Коэффициент вариации показателя равен 32 %.

Группу IX (*P.s.*) образуют все остальные популяции, располагающиеся далее на восток. При 2- и 3-классной градации все особи относятся к фенотипу  $s$  и при 5-классной градации почти все особи (94 %) относятся к этому фенотипу, около 6 % — к фенотипу  $ms$ . Средний индекс формы чешуй близок к 5 (4.94). Дистанция SMD от ели европейской (113) максимальная, от ели сибирской (0.19) ее нет. На шкале Root 1 эти популяции находятся в наибольшем удалении от центра изменчивости признака. Коэффициент вариации этого показателя (23 %) значительно меньше, чем во всех остальных группах. Такое снижение

## 2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация в сплошном ареале елей

вариации можно объяснить отсутствием влияния интрогрессии и более суровыми природно-климатическими условиями произрастания ели (сибирской), в которых заметно снижается изменчивость многих признаков [Попов, 19996].

Относительно всего изучаемого региона можно отметить следующее. Структура популяций при 2-, 3- и 5-классной градации фенотипов существенно различается (табл. 9, рис. 7). При 2-классной градации частота фенотипов *e* и *s* изменяется по районам распространения популяций от 0 до 100 %. В целом фенотипическая структура популяций в районах I–IV обратно противоположна структуре популяций в районах IX–VI. Частота фенотипов *e* и *s* в районе V примерно равная (53 и 47 % соответственно). При этом популяции в районах IV–VI заметно отделяются от популяций в районах I–III с одной (западной) и IX–VII с другой (восточной) стороны.

При 3-классной градации фенотипов особенно заметно выделяются популяции в районах I и VIII, IX с преимущественным распространением особей фенотипов *e* и *s* (93 и 99, 88 % соответственно), а также популяций в районах IV и V с почти таким же преобладанием (85 и 87 %) особей фенотипа *m*. По фенотипической структуре популяции в районах II, III и VI, VII являются переходными к группам популяций в районах I и VIII, IX соответственно.

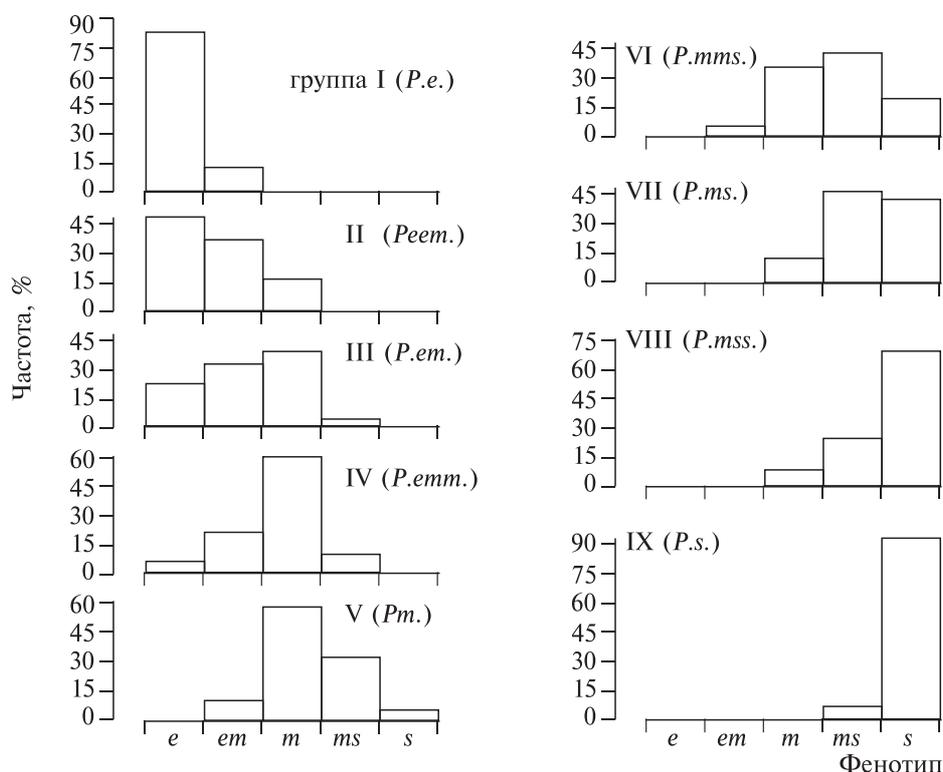


Рис. 7. Гистограммы частоты фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) в популяциях ели разных групп (I–IX).

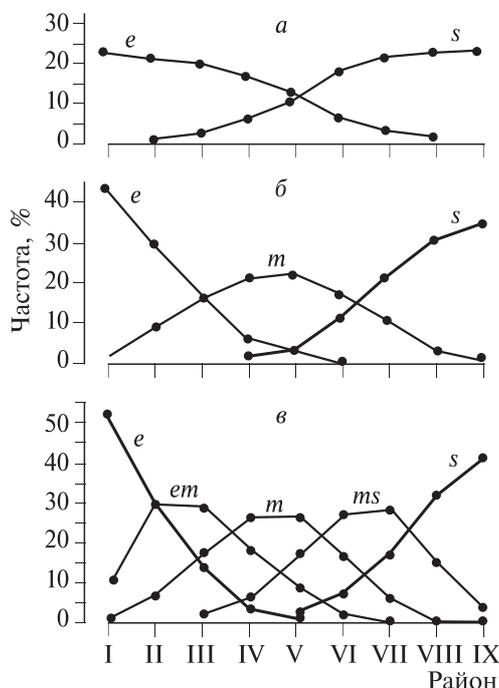


Рис. 8. Динамика изменения фенотипической структуры популяций ели разных групп (I–IX) при 2- (e, s), 3- (e, m, s) и 5-классной градации фенотипов (e, em, m, ms, s).

При 5-классной градации фенотипов наблюдается почти такая же дифференциация популяций, как и при 3-классной. Помимо крайних (районы I и VIII, IX) и промежуточных популяций в районах IV и V, в этом случае выделяются еще популяции в районах II, III и VI, VII с преимущественным распространением особей фенотипов *em* и *ms*. По среднему индексу формы семенных чешуй четко выделяются популяции в районах I (средний индекс близок к 1), II и III (индекс близок к 2), IV и V (индекс близок к 3), VI и VII (индекс близок к 4), VIII и IX (индекс близок к 5). Если принять суммарную частоту

особей того или иного фенотипа во всех районах за 100 %, то относительный характер межгрупповой дифференциации будет такой, как показан на рис. 8. Особый интерес представляют распределения по частоте фенотипов *em*, *m*, *ms* при 5-классной градации, в которых максимальная (относительная) частота особей оказывается примерно одинаковой. Причем в распределении *em* имеется хотя и не сильно выраженная положительная асимметрия, а по *ms* — отрицательная, что, возможно, обусловлено генетическим влиянием ели сибирской в первом случае и ели европейской во втором.

В географической динамике популяцией ели на европейской территории сложилась одна характерная особенность. Форма условных границ районов распространения популяций указывает на явную тенденцию некоторого «давления» в изменении формы семенных чешуй и фенотипической структуры с юго-запада на северо-восток. Такой вывод подтверждается и высказыванием Д.Н. Данилова [1943]: «Ель европейская в течение позднейшего периода неуклонно продвигается на восток. ...Все лузусы *v. medioxima* представляют собой разные стадии угасания признаков *P. obovata* и замены их из поколения в поколение более устойчивым признаком *P. excelsa*. Здесь можно отметить одно обстоятельство, которое, по-видимому, ускоряет течение этого процесса. Для всей северной территории Европейской части Союза характерно преобладание ветров западных румбов» (с. 199–200). Е.Г. Бобров [1978] отмечал, что «в эрратической области Восточной Европы идет вытеснение елового леса сибирского типа (доминант *P. obovata*) еловым лесом западноевропейского типа (доминант *P. abies*)» (с. 43).

## 2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация в сплошном ареале елей

Задолго до цитируемой работы Д.Н. Данилова [1943] Ф. Федорович [1876] высказал предположение, что промежуточные формы возникают в результате «перекрестного оплодотворения», которому способствуют ветры северо-восточного и юго-западного направлений. Указанное «вытеснение», «доминирование» и соответствующая географическая динамика популяций, скорее всего, обусловлена преобладающим распространением пыльцы именно с юго-запада на северо-восток в условиях относительно постепенно изменяющейся природно-климатической обстановки.

Таким образом, в ареале елей европейской и сибирской на востоке Европы и в Сибири сложилась своеобразная географическая дифференциация популяций ели в общем направлении с юго-запада на северо-восток с большим градиентом изменения главного систематического признака — формы семенных чешуй. Групповые различия популяций весьма значительны по средним показателям формы семенных чешуй, фенотипической структуре, дистанции Махаланобиса, некоторым генетическим и многим другим биологическим и лесоводческим признакам. Географическая изменчивость популяций ели от Карпат, Беловежской пуши, Прибалтики на западе до Якутии на востоке по признакам формы семенных чешуй весьма значительная, причем между крайними группами популяций имеется полное расхождение (hiatus), как у «хороших» видов [Завадский, 1968]. Выделяемые таким образом формы (разновидности) ели различаются не только по форме семенных чешуй, но по многим другим признакам.

Интересно положение популяций ели на территории Болгарии относительно ели европейской с Карпат и ели сибирской из Восточной Сибири (см. прил., рис. 10, а, б). Выборки шишек проводились на разных высотах горных районов Родоп и Рила [Попов, Александров, 2010]. Горно-высотная дифференциация популяций по форме семенных чешуй в этих районах выражена слабо [Александров, Попов, 2009], но между районами (Родопы и Рила) они заметны. Выборки с Родоп и Рила, по существу, представляют собой две разные совокупности. В первой из них среднее значение показателя  $C_n - C_p$  равно  $-37$ , во второй  $-32$  %. В обеих совокупностях почти все особи (97 и 95 %) относятся к фенотипу *e* и только 3–5 % — к фенотипу *s* при 2-классной градации. При 3-классной градации особей фенотипа ели сибирской нет, а соотношение фенотипов *e* и *t* противоположное (обратное): 60 : 40 и 40 : 60 %. Соответственно изменяется структура совокупностей по частоте фенотипов и при 5-классной градации:

Район	Частота фенотипов, %				
	<i>e</i>	<i>em</i>	<i>t</i>	<i>ms</i>	<i>s</i>
Родопы	39	37	23	1	—
Рила	22	39	36	3	—

Средний индекс формы семенных чешуй в районе Родоп равен 1.86, в районе Рила — 2.20. Так же различаются и другие показатели (SMD.*e-t*, SMD.*s-t*, Root 1). Коэффициент вариации показателя Root 1 в обеих совокупностях равен 41 %. В целом они близки фенотипу *P.em*. (популяциям из Литвы и Латвии). Наличие такой закономерности можно объяснить сходством экологических условий (в широком смысле) формирования и генезиса популяций.

## 2.2. Кластерная дифференциация популяций в сплошном ареале елей

Сплошной ареал елей европейской и сибирской занимает обширные пространства большей части Европы и Северной Азии. Природно-климатические условия формирования популяционной структуры этих елей весьма разнообразны и постепенно изменяются с запада на восток и с юга на север или в общем направлении — с юго-запада на северо-восток. Под влиянием постепенно изменяющихся условий сформировалось большое разнообразие популяций. Географическая динамика их идет в указанном направлении изменения природно-климатических условий [Кеппен, 1885; Вольф, 1925; Сукачев, 1928, 1938; Данилов, 1943; Панин, 1957; Атлас, 1973; Правдин, 1975; Schmidt-Vogt, 1977; Pravdin, Rostotsev, 1979]. Для определения уровня и характера групповой дифференциации популяций проводится их кластерное разделение (или группировка) на основе показателей формы семенных чешуй ( $C_n$  и  $C_p$ ) по евклидовой дистанции (Euclidean distances) [Дюран, Оделл, 1977]. При этом имеется в виду, чем больше числовое значение дистанции связи, тем больше различие популяционных кластеров, тем дальше они друг от друга в общей ареальной системе видов елей европейской и сибирской [Попов, 2010б].

Кластерное разделение 120 популяционных выборок, взятых на всей территории от Украинского Закарпатья до Якутии, по показателям формы семенных чешуй представляет довольно интересную картину (рис. 9). Вся совокупность выборок разделяется на ряд кластеров, отражающих хронологию популяционной дифференциации ели (независимо от видовой принадлежности) на всем пространстве ареала от самой малой евклидовой дистанции (1) до самой высокой (63). При этом в отдельный кластер выделяется группа популяций (с дистанцией, равной 19), располагающихся от самых западных районов до условной линии Валдай, Обнинск. В этой группе на уровне дистанции, равной 4, выделяется группа популяций с Карпат (Рахов, Ивано-Франковск) и Брестской области Беларуси (Ганцевичи, Беловежская пуца).

Второй «большой» кластер — промежуточный, с дистанцией 26 включает 2 тоже сравнительно больших кластера с дистанциями 15 и 11, в них заметно выделяются еще меньшие кластеры. В один из последних (кластеров) входят популяции (дистанция 6), географически примыкающие к западным (популяциям), южной половины Карелии и располагающиеся южнее, включая Московскую область. Другую совокупность образуют популяции (дистанция 7), располагающиеся восточнее — районы Иваново, Данилов, Никольск, Коноша, Арзамас, Лулео. В указанный выше кластер (с дистанцией 11) всходят популяции из Приуралья, Архангельской области, южной и западной части Республики Коми.

Третий кластер с дистанцией, равной около 16, образуют северо-уральские и сибирские популяции ели. В него входит меньший (с дистанцией 6) с популяциями из северных районов ареала от г. Печора до г. Игарка, сюда же относятся популяции из Иркутской области, Забайкалья, Якутии. Следующую совокупность (в этом же «большом» кластере) образует кластер (с дистанцией 10) с уральскими и западносибирскими популяциями: от Екатеринбурга до Енисея.

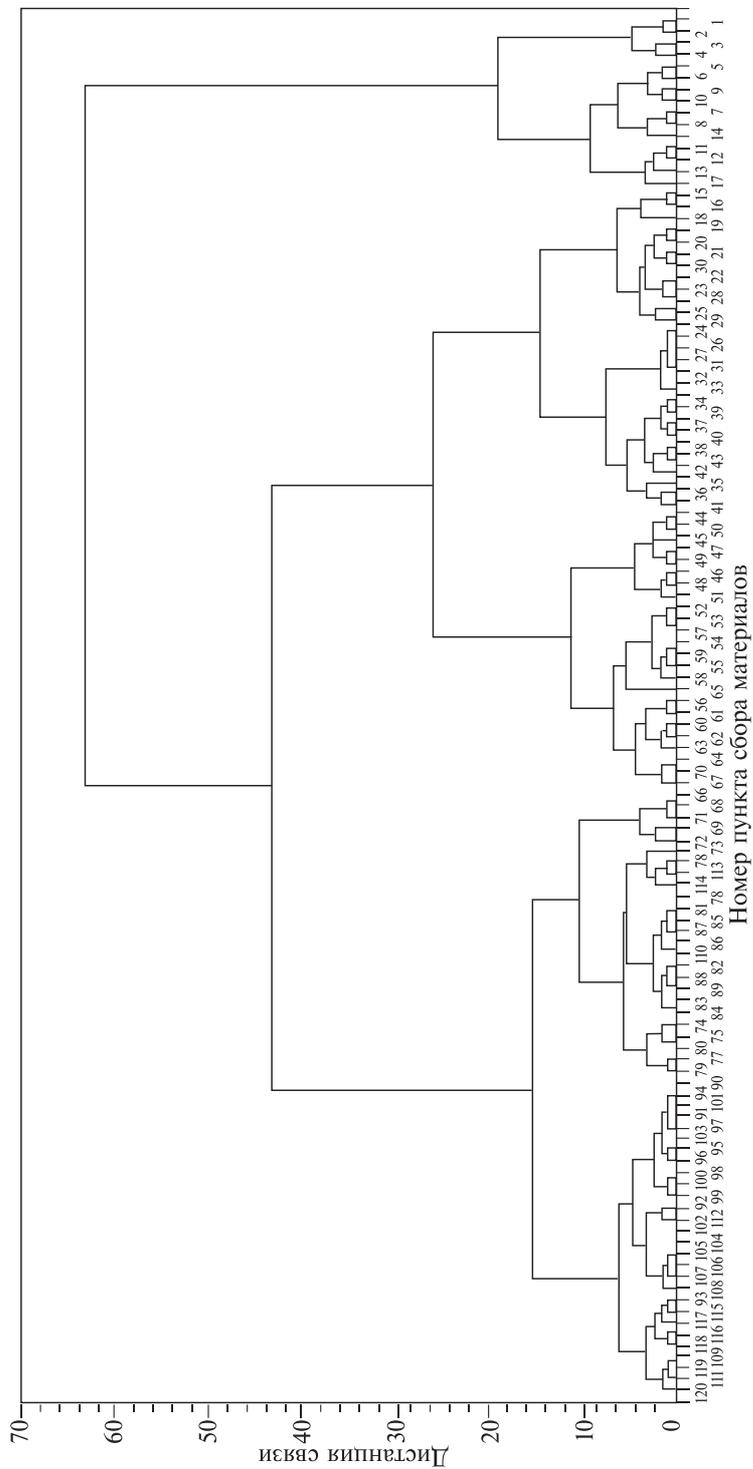


Рис. 9. Кластерная дифференциация популяций ели на всем пространстве европейско-сибирской части ареала по евклидовой дистанции на основе показателей ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй.

При кластерной группировке (или разделении) интересно то, что промежуточный кластер (дистанция 26) объединяется с кластером (дистанция 16), включающем в основном сибирские популяции на уровне дистанции, довольно большой (43), т.е. промежуточные популяции оказываются относительно ближе к сибирским. В этом случае верно предположение М.А. Голубца [1968] о том, что гибридная (переходная, промежуточная) ель ближе к сибирской, чем к европейской.

Таким образом, кластерное разделение 120 популяций в сплошном ареале елей европейской и сибирской по показателям формы семенных чешуй наблюдается от самого низшего уровня евклидовой дистанции связи до самого высокого (63 и более). В общий кластер (дистанция 63) входят по 3 кластера с дистанциями 19, 26, 16. Они, в свою очередь, объединяют «меньшие» кластеры с постепенно уменьшающейся дистанцией. Крайние кластеры образуют ели европейскую и сибирскую, средний кластер — группу промежуточных (переходных) популяций. Эти три кластера, скорее всего, соответствуют подвидам с точки зрения систематики. Кластеры более низкого уровня дифференциации могут рассматриваться в виде таксонов меньшего ранга, чем подвидовой. Кластерная группировка (разделение) популяций по форме семенных чешуй и длины шишек [Попов, 2011б] имеет большое сходство с таковой только по форме семенных чешуй.

## ГЛАВА III

### ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛЕЙ В РАЗНЫХ РЕГИОНАХ

Географическая дифференциация популяций елей европейской и сибирской в европейско-сибирской части ареала очень большая, с градацией показателя  $C_n - C_p$  в 10 % выделяется, по крайней мере, 9 больших районов распространения популяций (см. гл. II), различающихся и по многим другим признакам. Это общий характер дифференциации популяций на большей части ареала елей европейской и сибирской, но имеется дифференциация популяций в пределах относительно небольших регионов и отдельных территорий, изучение которых приведено в следующих разделах.

#### 3.1. Северо-Запад России

Ель на современной территории северо-западной части России и прилегающих районов Финляндии, Швеции, Норвегии расселилась не ранее 10 500–9000 тыс. лет назад и, как полагают, из более южных районов [Серебряков, 1936; Серебряный, 1974; Lindquist, 1948; Dagfin, 1970; Tallantire, 1972; Lang, 1994; Ravazzi, 2002]. Причем еще с XIX в. было известно, что в Норвегии, Швеции, Финляндии, на Кольском полуострове встречаются деревья, которые отличаются от елей европейской и сибирской по форме семенных чешуй [Кеппен, 1885]. Э. Регель [1883] такие формы обозначил как *P. excelsa fennica*, считая их промежуточными (формами) между елями обыкновенной и сибирской. Э. Вольф [1925] всей совокупности переходных форм дал название *Picea excelsa fennica* Regel.

Ф. Федорович [1876] высказал вполне обоснованное предположение, что такие формы возникают в результате «перекрестного оплодотворения», т.е. при естественной гибридизации елей европейской и сибирской [Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1974; Правдин, 1972; Коропачинский, Милютин, 2006]. Считается, что гибридные формы (особи) ели и популяции, состоящие из них, возникали при встречных миграциях ели европейской с запада и ели сибирской с востока. А.А. Корчагин [1968] указал вероятное место встречи этих елей — бассейн Северной Двины. Отсюда гибридная ель широко распространилась на запад и восток. Известна динамика изменения структуры популяций, включающих особи гибридной формы, и в широтном направлении [Бакшаева, 1970; Щербакова, 1973; Ильинов и др., 1998; Heikinheimo, 1920]. Большинство исследований выполнялось путем визуальной оценки и классификации формы семенных чешуй. И хотя при этом были выявлены оп-

ределенные географические закономерности в изменении структуры популяций, однако уровень и глубина подобных исследований очень мало изменились еще с XIX в. Поэтому целесообразно изучение формовой (фенотипической) структуры и географической дифференциации популяций ели в северо-западной части России (рис. 10) с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа.

Вся совокупность выборок по анализируемым показателям (табл. 10) довольно четко разделяется на три группы [Попов, 2010в]. Первую группу представляют популяции из южной части региона (районы Выборга, Сортавалы, Петрозаводска, Ладвы, Пудожя, Реболов). Здесь заметно больше длина шишек (77–85 мм), меньше коэффициент сужения (в среднем 40 %) и больше коэффициент вытянутости (в среднем 58 %) семенных чешуй. При 2-классной градации особей 3/4 их относится к фенотипу *e* и 1/4 — к фенотипу *s*. При 3-классной градации 84 % особей (в среднем) относится к фенотипу *m*, 13 — к фенотипу *e* и только 3 % — к фенотипу *s*; при 5-классной — больше особей фенотипа *m* (61 %), значительно меньше частота особей фенотипов *em* (19 %) и *ms* (13 %), особей фенотипа *e* 6 (1–13) %. Очень редко и не во всех популяциях встречаются особи фенотипа *s*. По значению SMD эти выборки значительно ближе к ели европейской с Карпат (в среднем SMD = 12.57), чем к ели сибирской из Восточной Сибири (SMD = 23.61). На скаттер-диаграмме (рис. 11) полигон распределения особей несколько больше смещается в сторону ели европейской, чем к ели сибирской. Очень близки эти выборки к «промежуточной ели» (SMD = 0.18).

Условно вторую группу популяций представляют выборки из районов Костомукши, Коноши, Обозерского, Кеми. Длина шишек здесь несколько меньше (64–80 мм), существенно изменяется и форма семенных чешуй; в целом она характеризуется меньшей заостренностью (угловатостью). Здесь коэффициент сужения в среднем составляет 46 %, а коэффициент вытянутости — 53 % при коэффициентах внутривариационной вариации 19 и 13 % соответственно. Соотношение количества фенотипов при 2-классной

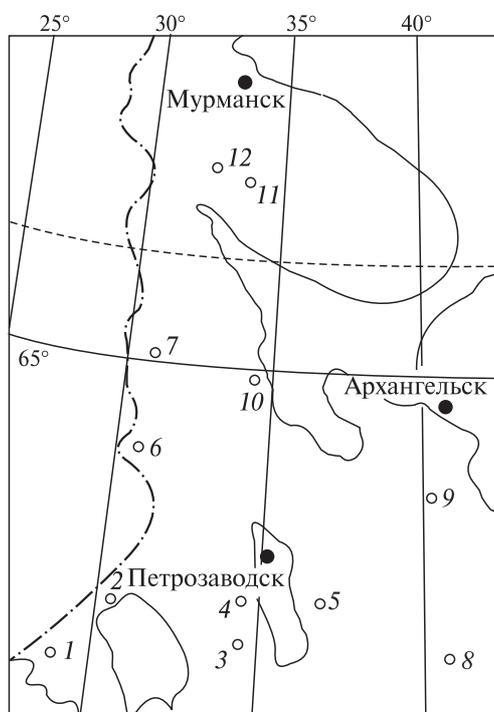
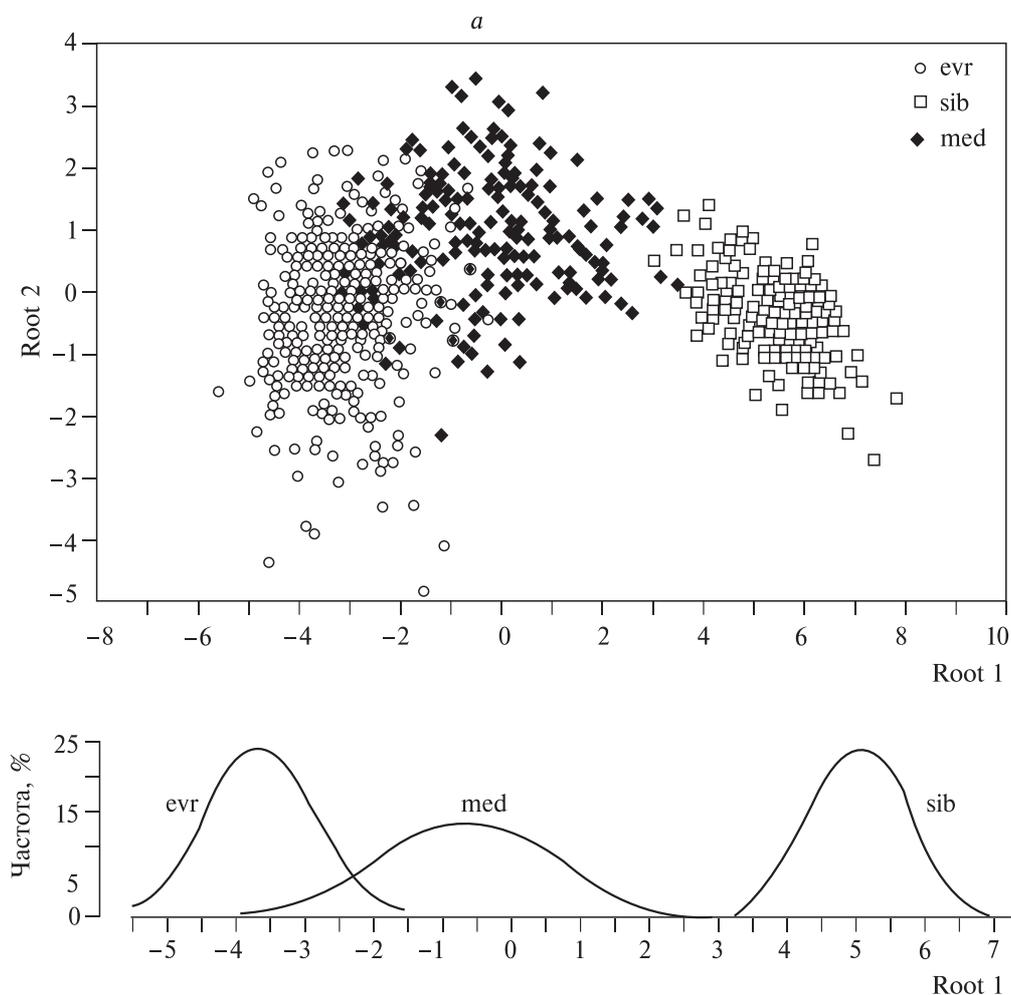


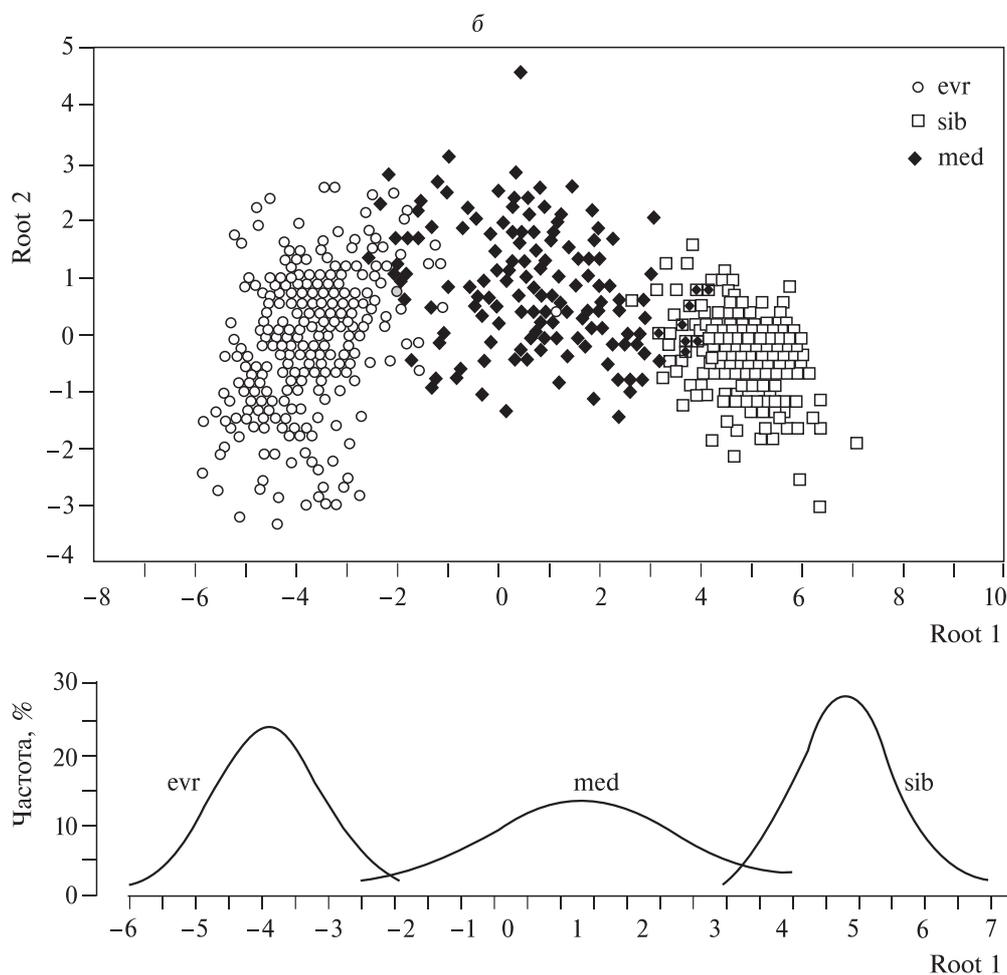
Рис. 10. Географическая изменчивость популяций ели по классам среднего индекса (балла) формы семенных чешуй на Северо-Западе России.

Пункты: 1 — Выборг, 2 — Сортавала, 3 — Ладва, 4 — Петрозаводск, 5 — Пудож, 6 — Реболы, 7 — Костомукша, 8 — Коноша, 9 — Обозерский, 10 — Кемь, 11 — Апатиты, 12 — Мончегорск.

Начало рис. 11



градации по выборкам довольно существенно меняется в сторону некоторого преобладания (58 %) особей фенотипа *s*, при 3-классной градации частота особей фенотипа *m* (80 %) почти такая же, как и в южных популяциях региона, а частота фенотипов *e* (3 %) и *s* (17 %) оказывается противоположной предыдущей группе. Существенно изменяется структура популяции и при 5-классной градации фенотипов. Здесь наибольшая частота особей фенотипов *m* (45 %) и *ms* (35 %), почти равная частота (10 и 9 %) особей фенотипов *em* и *s*, редко (1 %) встречаются особи фенотипа *e*. По значению SMD эти выборки несколько ближе к ели сибирской ( $SMD = 12.82$ ), чем к ели европейской ( $SMD = 19.01$ ). Как и популяции первой группы, они очень близки к «промежуточной» ели ( $SMD = 0.22$ ). Распределение особей из района г. Костомукша (рис. 11, б) занимает почти среднее (промежуточное) положение между полигонами распределе-



ния особей елей европейской и сибирской. В этой группе популяций выборка из района г. Кемь выделяется несколько большей близостью к ели сибирской. По-видимому, все популяции из северной части Карелии отличаются от остальных [Бакшаева, 1970; Щербакова, 1973; Ильинов и др., 1998].

Выборки из района г. Апатиты и Мончегорска (условно район III) резко отличаются от остальных по всем показателям. Здесь, на восточном берегу оз. Имандра (Апатиты), средняя длина шишек составила всего 44, а на западном берегу (Мончегорск) — 57 мм. По данным М.А. Щербаковой [1973], длина шишек здесь равна 5–6 см. Там же, на территории Лапландского заповедника (на западном берегу оз. Имандра), по данным Г.А. Новикова [1940] и Т.П. Некрасовой [1948], средняя длина шишек в 1938–1939 гг. была почти такой же (60–62 мм). Показатель  $C_n$  (56 %) превышает показатель  $C_p$  (46 %). При 2-классной градации наблюдается абсолютное преобладание особей фенотипа  $s$  (85 %) и мало фенотипа  $e$  (15 %). При 3-классной градации особи фенотипа  $e$  отсутству-

3.1. Северо-Запад России

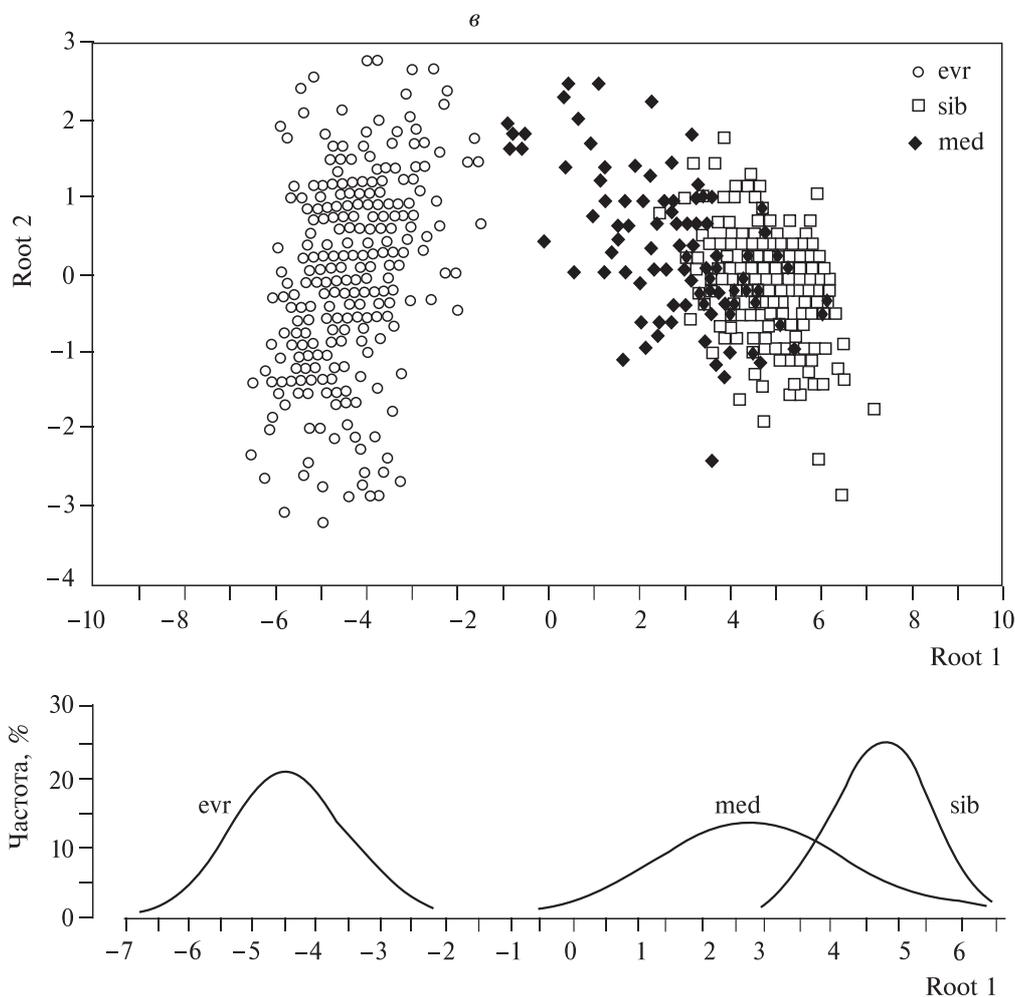


Рис. 11. Диаграмма рассеяния особей ели (*med*) из разных районов относительно «эталонных» популяций елей европейской (*evr*) и сибирской (*sib*) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Выборг (Ленинградская обл.); *б* — г. Костомукша (Карелия); *в* — г. Мончегорск (Мурманская область).

ют — они «перешли» к фенотипу *m* (39 %), а особей фенотипа *s* и в этом случае большинство (61 %). При 5-классной градации также существенно больше сдвиг в сторону преобладания особей сибирских фенотипов *s* (43 %) и *ms* (41 %), а особей фенотипов *m* 15 % и очень редко встречаются особи фенотипа *em*. Эти выборки характеризуются наименьшей дистанцией от ели сибирской ( $SMD = 4.63$ ) и наибольшей — от ели европейской ( $SMD = 32.99$ ). Причем квадрат дистанции Махаланобиса ( $SMD$ ) от «промежуточной ели» оказывается почти таким же (3.07), как от ели сибирской. Положение полигона распределения особей в этой выборке (рис. 11, *в*) приближается к распределению особей ели сибирской.

Ель на Кольском полуострове издавна интересовала исследователей, хотя изучалась она только путем визуальной оценки формы семенных чешуй. Еще Ф. Кеппен [1885] писал: «Фелльман (Fellman) свидетельствует, что на Кольском полуострове, по-видимому, везде растет такая переходная форма ели, названная В. Нюландером *Picea excelsa* var. *medioxima* W. Nyl.» (с. 277). Н.А. Буш [1933] считал, что ели европейская и сибирская растут вместе на Кольском полуострове. В.В. Никонов и Р.М. Лебедева [1976] пришли к выводу, что еловые леса Кольского полуострова формируют два вида: ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и ель финская (*P. fennica* (Reg.) Kom.). Ель финская в пределы Кольского полуострова заходит только в районе Хибин, где она встречается наряду с преобладающей здесь *P. obovata*. На остальной части полуострова распространена *P. obovata*. По данным М.А. Щербаковой [1973], в предтундровом редколесье практически все деревья (99 %) имеют шишки с округлой формой семенных чешуй (№ 1 по классификации Л.Ф. Правдина [1975]) и только 1 % деревьев имеют близкую к ней форму (№ 2). В районе Хибин 72 % особей относятся к «типичной» ели сибирской (№ 1), а 28 % также имеют близкую к ней форму, т.е. примерно фенотип *ms*. Западнее оз. Имандра структура популяции следующая: особей фенотипов № 1 и 2 — по 40 %, а фенотипа № 3 — 20. По мнению А.А. Ильинова с соавт. [2006], популяции в Мурманской обл. представлены главным образом гибридами, близкими к ели сибирской. Хотя формовая структура ели на всей территории Мурманской области еще не изучена, но имеющиеся результаты исследований разных авторов позволяют сделать вывод о ее близости к ели сибирской.

На территории Карелии ель по форме семенных чешуй изучалась В.И. Бакшаевой [1970], М.А. Щербаковой [1973], А.А. Ильиновым с соавт. [1998]. При сравнении наших данных с их результатами обнаружены весьма существенные различия. И это вполне объяснимо, поскольку основы и приемы изучения структуры популяций различны. Вместе с тем независимо от методов изучения, как и в соседней Финляндии [Heikinheimo, 1920], установлено закономерное уменьшение числа угловато-чешуйчатых форм (как бы они ни назывались в латинской транскрипции) в направлении с юга на север и соответственно увеличение округло-чешуйчатых. К тому же степень заостренности или угловатости семенных чешуй ели к северу снижается: показатель  $C_n$  увеличивается, а  $C_p$  уменьшается.

Такая географическая динамика структуры гибридных популяций свидетельствует об экологических различиях угловато-чешуйчатых и округло-чешуйчатых форм: первые больше сохраняются в лучших почвенно-климатических условиях южной части региона, вторые — в условиях северной части. Отсюда следует, что широтная динамика популяций обусловлена главным образом естественным отбором под влиянием изменяющихся природно-климатических факторов. Увеличение числа округло-чешуйчатых форм ели и большей «округлости» их к северу, в более суровых лесорастительных условиях, может указывать на то, что под действием естественного отбора в ряду поколений происходит возврат гибридов к одной из исходных форм — ели сибирской.

Таблица 10

Фенотипическая структура и относительное положение популяций ели разных групп на Северо-Западе России

Группа популяций	N	L <sub>c</sub>		C <sub>n</sub>		C <sub>p</sub>		C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>		Частота фенотипов (%) при градации										SMD					
		X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	2-классной			3-классной			5-классной				I <sub>ss</sub>	P.e.	P.s.	P.m.
												e	s	e	e	m	s	e	m	s	e				
		e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s	e	s		
I	6	80	14	40	19	58	14	-18	40	74	26	13	84	3	6	19	61	13	1	2.84	12.57	23.61	0.18		
II	4	71	14	46	19	53	13	-7	40	42	58	3	80	17	1	10	45	35	9	3.41	19.01	12.82	0.22		
III	2	51	17	56	16	46	14	10	39	15	85	—	39	61	—	1	15	41	43	4.26	32.99	4.63	3.07		

Выделяемые В.И. Бакшаевой [1970] в Карелии типы, особенно f. *acuminata*, судя по приведенным фотографиям шишек, не соответствуют общепринятым [Панин, 1957; Парфенов, 1964; Этверк, 1974; Правдин, 1975]. По ее данным, в популяциях южной половины Карелии больше 50 % особей формы *acuminata*. Но даже в более южных районах эта форма далеко не составляет большинства в популяциях [Щербакова, 1973; Этверк, 1974; Правдин, 1975; и др.]. Почти все формы, выделенные В.И. Бакшаевой [1970], могут быть отнесены к фенотипу *P. medioxima* или *P. fennica*. На всей территории Карелии больше распространены особи промежуточного фенотипа *m*. С точки зрения генетики, ель здесь характеризуется наибольшей частотой аллеля *Gdh*<sup>0.75</sup>, чем в Белорусско-Балтийском регионе, на Урале и за Уралом [Гончаренко, Падутов, 2001].

На Вепсовской возвышенности С.А. Дыренковым [1978] не выявлено биометрических различий шишек и семенных чешуй в двух ценопопуляциях ели: *Picea myrtilloso-sphagnosum* (ельник чернично-сфагновый) и *P. dryopteridoso-oxalidosum* (ельник щитовниково-кисличный). Однако при визуальной классификации особей на фенотипы *P. abies*, *P. obovata*, *P. fennica* соотношение их оказалось равным в ельнике чернично-сфагновом — 28 : 25 : 47, в ельнике щитовниково-кисличном — 41 : 16 : 43 % соответственно, т.е. в лучших лесорастительных условиях ельника щитовниково-кисличного больше фенотипов *P. abies* и меньше — *P. obovata*. Эти данные также не совпадают с приведенными (табл. 10) для первой (южной) группы популяций.

При 2-классной градации изучаемых популяций достаточно четко определяется граница перехода одних (популяций) к другим. Она проходит, примерно, от пос. Реболы (Карелия) к г. Коноша (Архангельская область). Ель, произрастающая к югу от этой границы, может рассматриваться в качестве разновидности европейской, а ель, произрастающая к северу, — как разновидность сибирской. По значительному преобладанию особей (более 3/4) промежуточного фенотипа все изучаемые популяции могут составлять отдельный таксон, например в ранге подвида ели обыкновенной (*Picea vulgaris* subsp. *medioxima*). Такое наименование вида и подвида больше отвечает смысловому содержанию термина.

### 3.2. Бассейн р. Северная Двина

Популяции ели, прилегающие к р. Северная Двина, представляют «исторический интерес» для ботаники, поскольку пойма этой реки считалась частью границы между ареалами ели европейской и ели сибирской. В книге «Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе» Ф. Кеппен [1885] отметил: «Траутфеттер предположил, что *P. obovata* разграничивается с *P. excelsa* линией, идущей от Поноя к устью Вятки» (с. 361). В списке использованной литературы им указана работа Траутфеттера 1851 г. Ф.К. Арнольд [1866, с. 353], будучи редактором перевода на русский язык книги А. Россмелера «Лес», в порядке дополнения указал, что западная граница ели сибирской может быть приблизительно обозначена, если провести черту от г. Архангельска к месту соединения Камы и Вятки, оттуда к Уралу, несколько южнее Уфы. Позднее Э. Вольф [1925] писал: «Межа, разделяющая ареалы обеих столь близко родственных пород, точно трудно определима, но приблизительно изображается прямою линией, которая соединяет Кандалакшский залив с рекою Белою Башкирской Республики» (с. 75). А.А. Корчагин [1968] указывал, что «с юго-запада (южно-европейский центр), а может быть с Карпат, пришел европейский вид — *Picea abies*, с юго-востока, с Алтая, а может быть со Среднего Урала, — сибирские виды: *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и др. Эти два растительных потока, продвигаясь по Европейскому Северу, столкнулись в бассейне Северной Двины, образовав, таким образом, две ботанико-географические провинции» (с. 31).

Указанные авторы (Траутфеттер, Арнольд, Вольф, Корчагин) одинаково обозначали границу между ареалами елей европейской и сибирской. В центре этой условной линии значительную протяженность занимает р. Северная Двина. И хотя позднее эта линия «преобразовалась» в довольно широкую полосу [Бобров, 1971; Атлас..., 1973; Правдин, 1975; Соколов и др., 1977], исследований формового разнообразия ели в Архангельской области, где протекает Северная Двина, проведено очень мало [Правдин, 1975; Чертовской, 1978]. Поэтому цель настоящей работы — изучение формового разнообразия северодвинских популяций ели и их таксономической интерпретации (определение принадлежности к ели европейской или сибирской) по форме семенных чешуй с помощью дискриминантного анализа.

Л.Ф. Правдин [1975] и В.Г. Чертовской [1978] изучали формовое разнообразие ели на территории Архангельской области по форме семенных чешуй путем визуально-описательной оценки признака. В работе Л.Ф. Правдина [1975] приведены данные только для двух пунктов (по-видимому, в районе г. Коноша и пос. Обозерский), где им определено абсолютное доминирование в популяциях особей гибридной формы с преобладанием признаков ели европейской. Более обширный в географическом плане материал привел В.Г. Чертовской [1978]. Он пришел к выводу [Чертовской, 1978], что «у западных границ Архангельской области участие ели обыкновенной в составе еловых лесов колеблется от 15–30 % на севере до 40 % на юге области. В Архангельской области удельный вес ели обыкновенной падает к северу и востоку, в междуречье рек Пинеги и Мезени ель обыкновенная уже не встречается» (с. 15). И далее, «по содержа-

нию гибридных форм выделяется бассейн р. Северная Двина, где от 30 до 60 % деревьев представлено гибридами». Таким образом, особи, различающиеся формой семенных чешуй в составе популяций, В.Г. Чертовской рассматривал в качестве видов ели обыкновенной и сибирской или их гибридов.

Материалом для нашего изучения [Попов, 2010а] послужили популяционные выборки шишек ели в ряде пунктов приречных популяций и в 2–3 пунктах к западу и к востоку от Северной Двины (рис. 12). Анализ популяционно-географической изменчивости ели проведен по форме семенных чешуй через коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части, а также их разности ( $C_n - C_p$ ) [Попов, 1999а]. Дискриминантный анализ [Боровиков, 1998] популяций проведен по двум показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. Такой методический прием позволяет сравнить весь спектр вариаций особей любой популяционной выборки (не менее чем по двум показателям) со спектром особей в крайних («эталонных») вариантах популяций (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*), указанных елей [Попов, 2012]. Средний балл или индекс формы семенных чешуй определяли для всех изучаемых популяций исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5.

Средние показатели коэффициента сужения ( $C_n$ ) семенных чешуй в северодвинских популяциях находятся в пределах 43.7–50.6 % (табл. 11). Коэффициент межпопуляционной вариации этих показателей составляет всего 5.2 %. Внутрипопуляционная вариация значительно выше ( $C_v = 17–22$  %). Наименьший показатель (43.7 %) характерен для популяций, располагающихся к западу от Северной Двины (Коноша, Ровдино), более высокими показателями (50.4–50.6 %) характеризуются восточные популяции (Усть-Пинега, Карпогоры, Горка). В остальных, в основном приречных, популяциях показатель  $C_n$  равен 46.4–48.6 %. Изменчивость средних показателей  $C_p$  еще меньше (47.5–53.8 %). Коэффициент межпопуляционной вариации составляет 3.7 %. По этому показателю заметно отличаются только три выборки, взятые к востоку от Северной Двины. Разность коэффициентов  $C_n - C_p$  является комплексным показателем, характеризующим форму семенных чешуй. Она изменяется от –10.1 до +2.9 %. Коэффициент внутрипопуляционной вариации довольно высок и

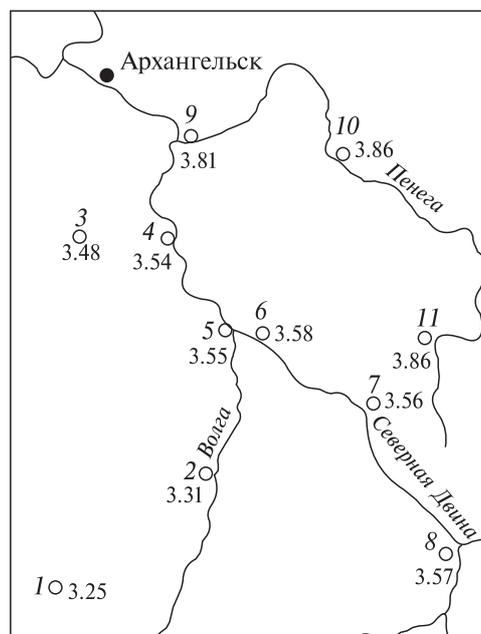


Рис. 12. Географическая изменчивость северодвинских популяций ели по среднему индексу (баллу) формы семенных чешуй. Пункт: 1 — Коноша, 2 — Ровдино, 3 — Обозерский, 4 — Емецк, 5 — Березник, 6 — Рочегда, 7 — Верхняя Тойма, 8 — Ядриха, 9 — Усть-Пинега, 10 — Карпогоры, 11 — Горка.

Таблица II  
Средние показатели формы семенных чешуй и фенотипической структуры северодвинских популяций ели разных групп

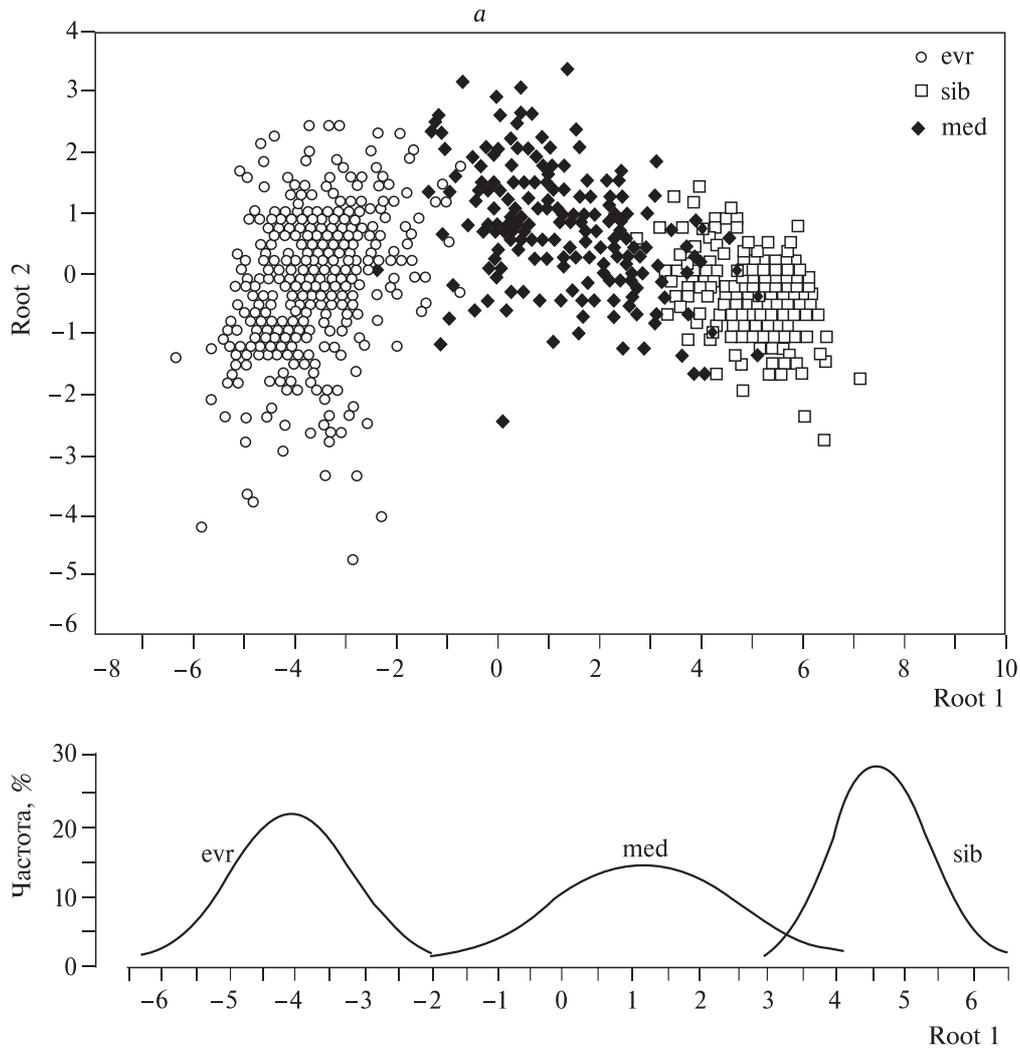
Группа популяций	N	C <sub>n</sub>		C <sub>p</sub>		C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>		Частота фенотипов (%) при градации										SMD				
		e	s	e	s	X	C <sub>v</sub>	2-классной			3-классной			5-классной				I <sub>ss</sub>	P.e.	P.em.	P.ms.	P.s.
								e	s	et	e	m	s	e	m	ms	s					
I	2	44	18	53	12	-9	39	48	52	3	87	10	1	8	56	33	2	20.06	4.38	1.65	13.15	
II	6	47	19	51	13	-4	38	36	64	1	77	22	—	4	46	38	12	22.87	5.83	0.52	8.48	
III	3	50	19	48	13	2	35	21	79	1	62	37	—	2	32	47	19	27.22	8.26	0.05	5.83	

находится в пределах 33–45 %. В трех выборках с Пинеги (Усть-Пинега, Карпогоры, Горка) C<sub>n</sub> больше, чем C<sub>p</sub>, поэтому разность (показателей) с положительным знаком (1.0–2.9 %). В остальных выборках она с отрицательным знаком, т.е. C<sub>n</sub> < C<sub>p</sub>. В западных популяциях (Коноша, Ровдино) разность C<sub>n</sub>-C<sub>p</sub> оказывается наибольшей (-10.1 и -7.6 % соответственно). Промежуточное положение занимают приречные популяции.

Фенотипическая структура популяций по форме семенных чешуй оказывается различной, но во всех выборках при 2-классной градации больше фенотипов, близких к ели сибирской (51–82 %), чем к ели европейской (18–49 %). При этом вся совокупность выборок заметно разделяется, по крайней мере, на три группы. Первую составляют выборки из районов Коноши и Ровдино (соотношение фенотипов здесь почти равное, 48 и 52 %), вторую (группу) — из приречных популяций (частота фенотипов здесь 36 и 64 %), третью — из восточных (21 и 79 %).

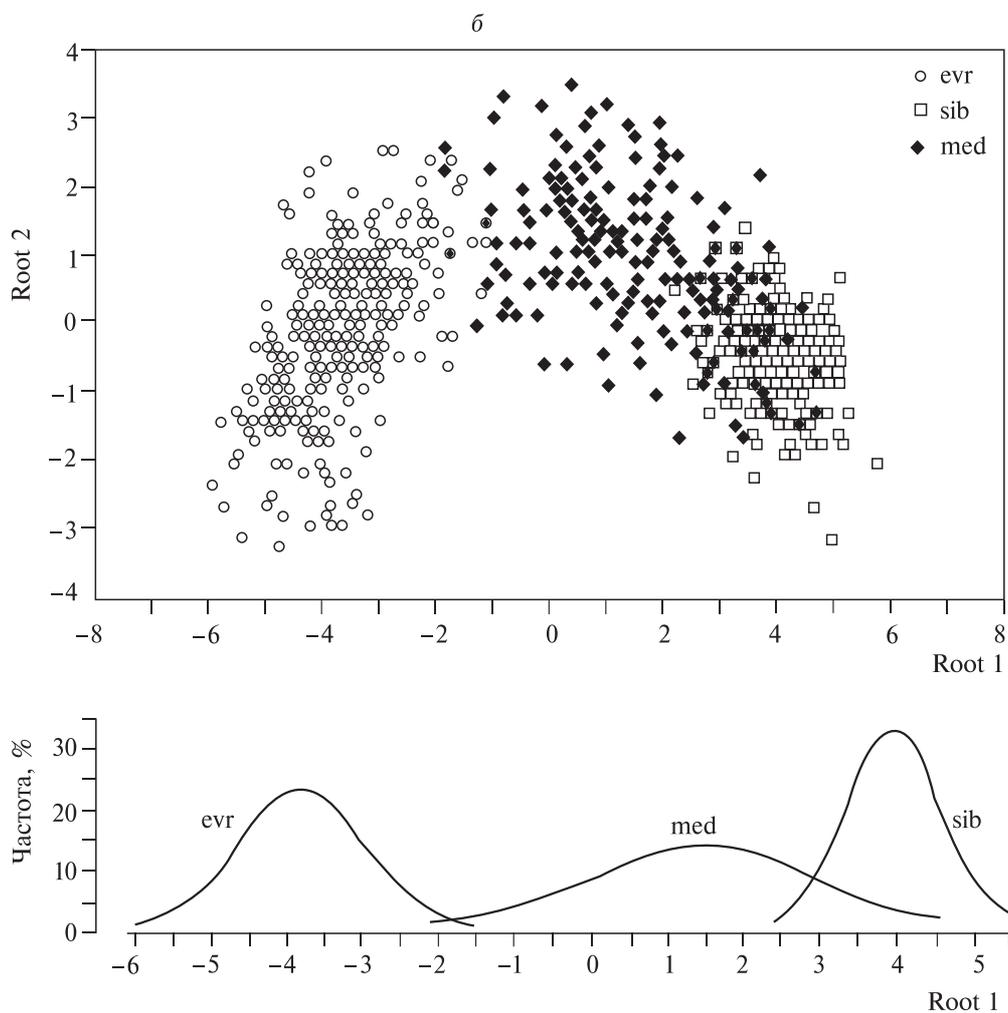
При 3-классной градации во всех популяциях оказывается преобладание особей промежуточного (m) фенотипа. В западной группе оказывается наибольшая частота их (86–88 %), в группе приречных популяциях их в среднем около 77 (69–82), в группе восточных — 59–66 %. Значительно меньше особей фенотипа ели сибирской (9–40 %) и совсем мало особей фенотипа ели европейской (от 0 до 5 %). При 5-классной градации особей фенотипа ели европейской практически нет, единично (1–7 (13) %) встречаются особи фенотипа et, особей промежуточного фенотипа — от 28 до 61 (в среднем 44) %, почти такая же частота особей фенотипа ms (31–52 %), значительно меньше (2–22 %) особей фенотипа ели сибирской (s). Средние баллы формы семенных чешуй равны 3.25 и 3.31 в западной группе популяций, 3.48–3.68 в приречных популяциях и 3.81–3.86 в восточной группе.

Среднее значение балла формы семенных чешуй в популяциях более 3 (3.25–3.86). Это указывает на то, что в целом популяции носят промежуточный характер, но ближе к ели сибирской. Дистанция Махаланобиса наименьшая от «гибридной ели с признаками ближе к сибирской» (P.ms.) и наибольшая от ели европейской из Закарпатья. Примерно одинаковое отклонение (SMD) анализируемые популяции имеют от ели сибирской (P.s.) и от «гибридной ели с признаками ближе к европейской» (P.et.).



Программа дискриминантного анализа позволяет получить полигоны распределения особей анализируемых популяций относительно «эталонных» (популяций) елей европейской и сибирской в системе координат Root 1 и Root 2. По шкале Root 1 (по горизонтали) дается распределение особей в выборке относительно другого вида, поэтому оно представляет больший интерес для анализа. Такие распределения приведены для районов пос. Обозерский (рис. 13, а), пос. Рочегда (рис. 13, б) и пос. Горка (рис. 13, в), отражающие динамику географического изменения популяций в регионе.

В табл. 12 приведены показатели по Root 1 указанных трех выборок, а для сравнения — и показатели из «эталонных» популяций *P.em.* (Обнинск)



и *P.ms.* (Сыктывкар). Средние значения Root 1 распределений елей европейской и сибирской несколько изменяются в сочетании с каждой из анализируемых выборок, но для ели европейской Root 1 составляет около  $-4$ , для ели сибирской — от  $4$  до  $5.75$ . В анализируемых популяциях показатель Root 1 увеличивается с запада на восток от  $0.87$  до  $1.66$ , а положение полигонов распределения особей изменяется от почти промежуточного до положения, близкого к полигону распределения особей ели сибирской. Коэффициент внутривнутрипопуляционной вариации показателя Root 1 для ели европейской составляет  $21-24$ , ели сибирской —  $15-16$ , для анализируемых популяций —  $31-40$  %. Такие большие различия во внутривнутрипопуляционной вариации [Мамаев, 1972] особей могут свидетельствовать в пользу гибридного происхождения [Федорович, 1876; Данилов, 1943, Бобров, 1944, 1974] северодвинских популяций.

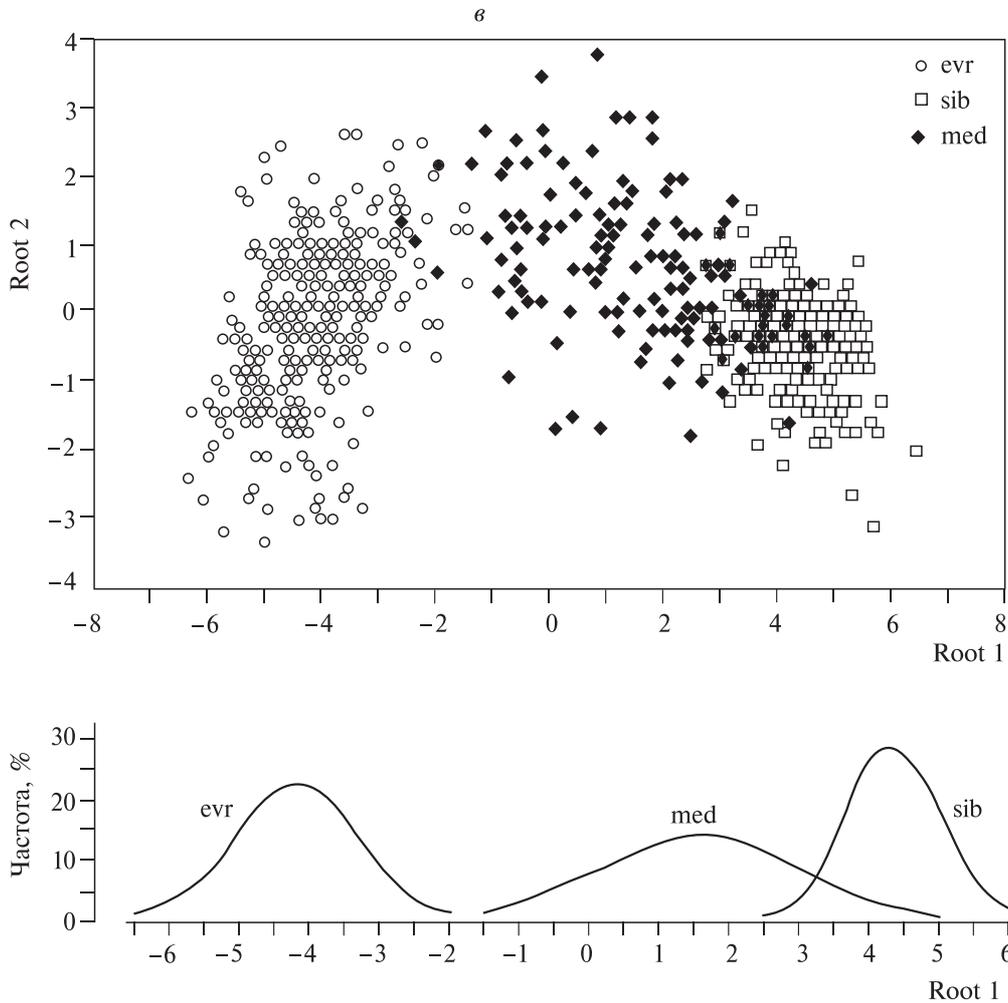


Рис. 13. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из района Архангельской области относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — пос. Обозерский; *б* — пос. Речегда; *в* — пос. Горка.

Приречные северодвинские популяции представляют собой только часть общего клина изменчивости признаков в направлении с юго-запада на северо-восток. Например, пункты Коноша, Ровдино, Верхняя Тойма, Горка и далее Кослан (пос. на р. Мезень в Республике Коми) расположены почти на прямой линии с юго-запада на северо-восток. Средний балл формы семенных чешуй ели в этих районах составляет 3.25, 3.31, 3.56, 3.86, 4.25 соответственно, т.е. оказывается вполне закономерное изменение популяций в сторону приближения их к «типичной» ели сибирской, хотя и с разной степенью в пространственном отношении.

Таблица 12

Показатель относительного положения (Root 1) популяций ели по трансекте: Ровдино — Верхняя Тойма — Горка в сравнении с популяцией в районах Обнинска и Сыктывкара

Пункт	Root 1					
	evr		med		sib	
	$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$
Обнинск	$-3.82 \pm 0.048$	24	$-1.12 \pm 0.113$	36	$5.75 \pm 0.069$	15
Ровдино	$-3.96 \pm 0.046$	22	$0.87 \pm 0.092$	32	$4.58 \pm 0.043$	16
Верхняя Тойма	$-3.61 \pm 0.044$	23	$1.20 \pm 0.110$	37	$4.06 \pm 0.039$	16
Горка	$-4.14 \pm 0.073$	21	$1.66 \pm 0.102$	31	$4.36 \pm 0.036$	16
Сыктывкар	$-3.97 \pm 0.046$	22	$1.75 \pm 0.122$	40	$4.00 \pm 0.039$	16

Приведенные материалы по структуре северодвинских популяций можно сопоставить с результатами изучения их В.Г. Чертовским [1978]. В составе ельников он выделял особи (деревья) «видов» елей обыкновенной, сибирской и их гибридов. В приречных популяциях, в основном по левобережью, судя по размеру секторов в кружках (на рис. 2 в его работе), деревьев ели обыкновенной 15–20, сибирской — 15–50, гибридной — 20–50 %. Эти данные весьма существенно отличаются от приведенных в табл. 11. Еще больше различия с результатами исследований Л.Ф. Правдина [1975]. Они обусловлены методическими особенностями работы, когда главный систематический признак форм и видов ели оценивался визуальным путем, а классы или типы чешуй выделялись на основе индивидуальной изменчивости особей внутри популяций.

В целом северодвинские популяции представляют собой промежуточную форму, но ближе к сибирской. К западу от Северной Двины в составе популяций увеличивается количество особей с заостренной формой семенных чешуй, к востоку — уменьшается. Условная граница между ареалами ели европейской и сибирской проходит несколько западнее, чем Северная Двина.

### 3.3. Республика Коми

Территория Республики Коми расположена на северо-востоке Европейской части России. Это один из наиболее лесистых районов Российской Федерации. В структуре его лесного фонда преобладают еловые леса [Цепляев, 1961; Лазарев, 1966; Атлас..., 1973; Чертовской, 1978]. В таксономическом отношении считается [Правдин, 1975; Соколов и др., 1977; Бобров, 1978], что здесь распространена ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Структура популяций, например по форме семенных чешуй — основному диагностическому признаку елей европейской и сибирской, здесь изучена недостаточно.

В районе верхнего течения р. Вычегда в составе популяции (только один пункт) примерно 1/3 особей относится к фенотипу ели сибирской, а 2/3 — к «гибридной ели с признаками ближе к сибирской» [Правдин, 1975]. По данным И.Ю. Коропачинского и Л.И. Милютина [2006], в этом же районе (в двух пунктах) особей первого фенотипа (ели сибирской) примерно 1/2 и 2/5, остальная часть популяций представлена гибридным фенотипом ближе к ели

сибирской. В.Г. Чертовской [1978] изучение форм ели в Республике Коми провел, по-видимому, только в районе пос. Троицко-Печорска (верхнее течение р. Печора) и пос. Усть-Цильмы (нижнее течение р. Печоры). По его данным, все особи здесь относятся к фенотипу ели сибирской. Предварительное обследование ели в некоторых пунктах Республики Коми и смежной территории Архангельской области [Попов, 2010а] с помощью биометрических приемов изучения формы семенных чешуй и математической обработки результатов измерений показало, что это не совсем так, поэтому мы попытались изучить структуру и географическую дифференциацию популяций ели сибирской на территории Республики Коми с помощью приемов метрики и дискриминантного анализа.

Материалом для изучения [Попов, 2013б] послужили популяционные выборки шишек ели в 9 пунктах, расположенных более или менее равномерно на большей части Республики Коми (рис. 14). Древостои фитоценозов, где производился сбор шишек, относятся к лучшим в данном районе. Анализ популяционно-географической изменчивости ели выполнен по форме семенных чешуй через коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части, а также их разности ( $C_n - C_p$ ) [Попов, 1999а]. Дискриминантный анализ [Боровиков, 1998] популяций проведен по двум показателям  $C_n$  и  $C_p$ . Такой методический прием позволяет сравнить весь спектр вариаций особей любой популяционной выборки (не менее чем по двум показателям) со спектром особей в крайних («эталонных») вариантах популяций (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) указанных елей [Попов, 2012а]. Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл или индекс формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций.

В изучаемых популяциях среднее значение  $C_n$  находится в пределах 51–68,  $C_p$  — 40–49,  $C_n - C_p$  — 3–28 %. Вся совокупность выборок четко разделяется на три группы по средним показателям формы семенных чешуй и фенотипической структуре (табл. 13). Условно I группу представляют популяции, располагающиеся в западной и юго-западной части республики (г. Сыктывкар, поселки Микунь и Кослан). Здесь наименьшие показатели  $C_n$  (51–56 %) и  $C_n - C_p$  (3–9 %) и наибольшие  $C_p$  (47–49 %). Частота особей фенотипа ели европейской (*e*) при 2-классной градации (*e* и *s*) достигает 20 (в среднем

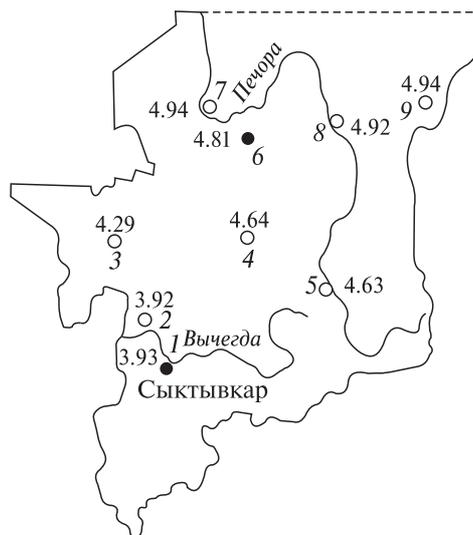


Рис. 14. Географическая изменчивость популяций ели по среднему индексу (баллу) формы семенных чешуй на территории Республики Коми.

Пункт: 1 — Сыктывкар, 2 — Микунь, 3 — Кослан, 4 — Ухта, 5 — Троицко-Печорск, 6 — Ижда, 7 — Усть-Цильма, 8 — Печора, 9 — Кожим.

Таблица 13

Средние показатели формы семенных чешуй, фенотипической структуры и относительного положения популяций ели разных групп в Республике Коми

Группа популяций	N	ПФСЧ						Частота фенотипов (%) при градации										Iss	SMD	
		C <sub>n</sub>		C <sub>p</sub>		C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>		2-классной		3-классной			5-классной						e-m	s-m
		X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	X	C <sub>v</sub>	e	s	e	m	s	e	em	m	ms	s			
I	3	53	17	48	13	5	35	16	84	—	50	50	—	2	23	44	31	4.04	78.35	6.27
II	3	63	14	43	13	20	33	4	96	—	15	85	—	—	6	19	75	4.69	87.78	0.76
III	3	67	8	40	11	27	39	—	100	—	1	99	—	—	—	6	94	4.94	107.88	0.11

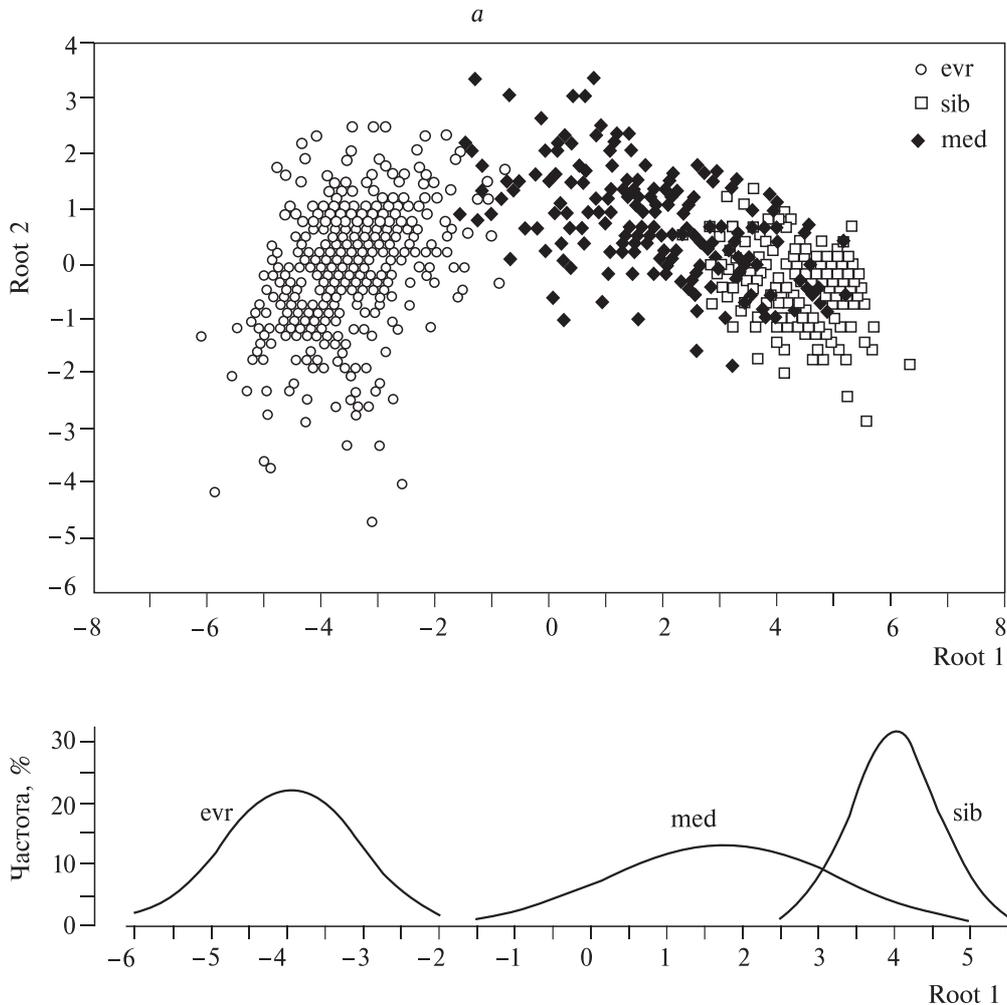
16) %. Особей фенотипа *s* в среднем 84 %. При 3-классной градации (*e*, *m*, *s*) особей фенотипа ели европейской нет, а частота особей фенотипов *m* и *s* одинакова (по 50 %). При 5-классной градации (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) наблюдается преобладание (44 %) особей фенотипа *ms*, несколько меньше частота фенотипа *s* (31 %), еще меньше фенотипа *m* (23 %) и очень мала частота (1–3 %) фенотипа *em* и так же, как при 3-классной градации, нет особей фенотипа ели европейской.

Популяции II группы распространены в центральной части Республики Коми (пос. Троицко-Печорск, г. Ухта, пос. Ижма) относительно широкой полосой в общем направлении с северо-запада на юго-восток. Здесь весьма существенно увеличиваются показатели C<sub>n</sub> (61–65 %) и C<sub>n</sub>-C<sub>p</sub> (19–22 %) и несколько уменьшается показатель C<sub>p</sub> (42–43 %). При 2-классной градации почти все особи (96 %) фенотипа *s* и очень мало (до 5–7 %) особей фенотипа *e*; при 3-классной — особей фенотипа *e* нет, примерно до 20 % особей фенотипа *m*, а наибольшая частота (81–91 %) — особей фенотипа *s*; при 5-классной — 3/4 особей относятся к фенотипу *s*, 17–20 — к фенотипу *ms* и 1–9 — к фенотипу *m*. Особей фенотипов *e* и *em* в этих популяциях нет.

Популяции III группы распространены в северной части территории (пос. Усть-Цильма, г. Печора, пос. Кожим). Здесь при 2- и 3-классной градации практически все особи (98–100 %) относятся к фенотипу ели сибирской, при 5-классной — их 92–95 % и только незначительная часть (5–8 %) относится к фенотипу *ms*. Средний балл формы семенных чешуй увеличивается от первой группы популяций к третьей, т.е. от «типичной» формы (фенотипа) *ms* (3.92–4.29) до «типичной», близкой к форме *s* (4.92–4.94). По всем показателям популяции I группы больше отличаются от популяций смежной II группы, чем группа II от группы III. Можно предположить, что популяции в западных и юго-западных районах (т.е. в группе I) больше испытывают генетическое влияние популяций ели, располагающихся западнее, чем популяции II группы и тем более группы III.

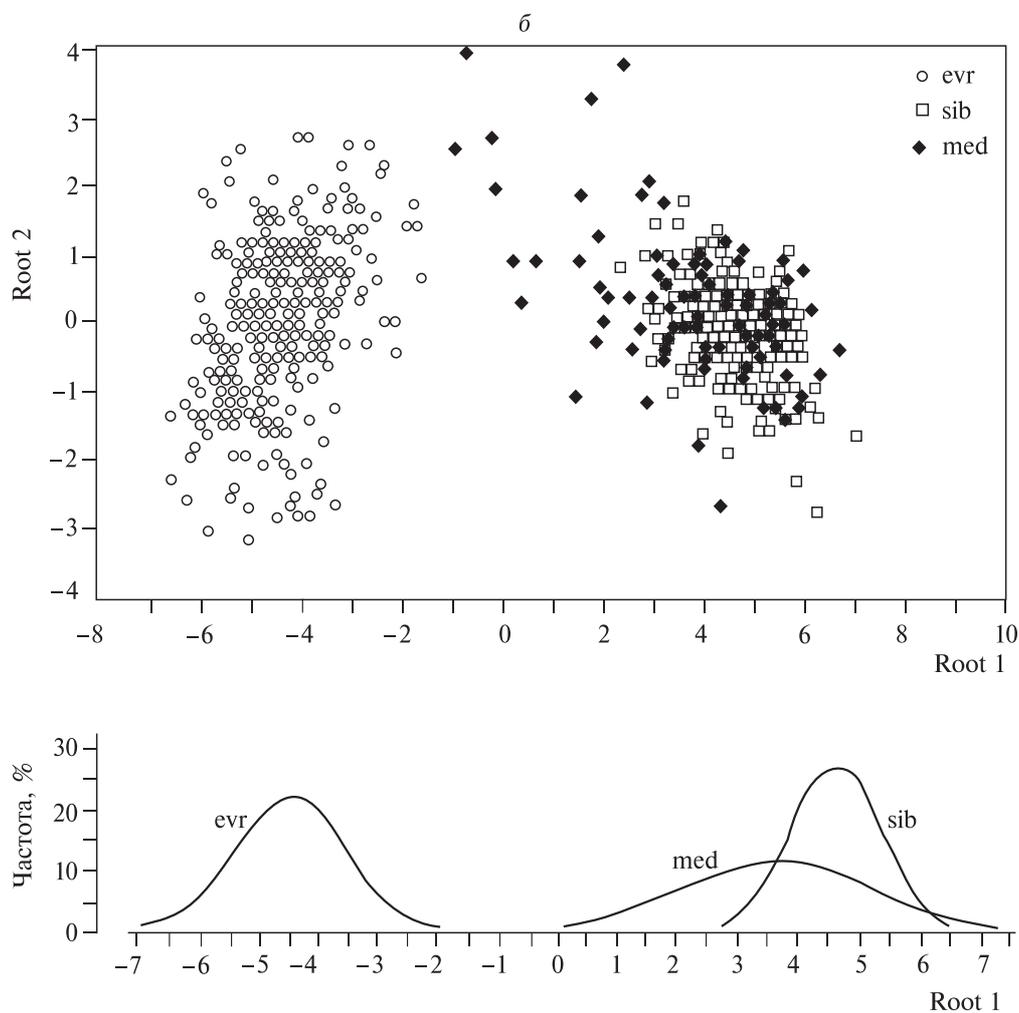
Были определены диаграммы рассеяния особей в изучаемых популяциях (*med*) относительно особей ели европейской (*evr*) и ели сибирской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и выровненные кривые распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает столбчатый график распределения всех особей в выборке, которые приведены к распределению 100 %. Такие распределения показаны для района г. Сыктыв-

Начало рис. 15



кар (рис. 15, а), г. Ухта (рис. 15, б) и г. Печора (рис. 15, в), они отражают географическую динамику популяций в регионе. По форме кривых видно, что распределение особей в анализируемых популяциях в большой степени перекрываются (трансгрессируют) с распределением особей ели сибирской и располагаются далеко от распределений особей ели европейской. Почти во всех районах наблюдается заметно выраженная отрицательная асимметрия в распределении (med) за счет присутствия некоторого числа особей, приближающихся к фенотипу ели европейской. Только в районе г. Печора и далее на восток (пос. Кожим) такого явления не наблюдается. Это также указывает на влияние популяций, располагающихся западнее.

Показатель Root 1 характеризует положение особей на одной (горизонтальной) шкале относительно другого вида ели и поэтому представляет большой



интерес для анализа. Полигон распределения особей ели европейской (evr) находится в отрицательной зоне на общей шкале Root 1 и несколько изменяется при разных сочетаниях выборок. Средние значения признака (Root 1) для evr оказываются в пределах  $-3.97...-5.56$ . Полигон особей ели сибирской (sib) располагается в положительной зоне (на шкале Root 1), средние значения Root 1 имеют положительный знак  $-4.00-5.59$ , т.е. полигоны особей этих елей располагаются примерно на одинаковом расстоянии от общего центра поля изменчивости (т.е. от 0) на шкале Root 1. Полигоны особей анализируемых популяций (med) во всех случаях ближе к полигону распределения особей ели сибирской (табл. 13), или практически полностью перекрывают его (группа III). Относительно распределения особей ели европейской анализируемые популяции располагаются на довольно большой дистанции и дают лишь наглядное представление об их фактическом положении в системе «чистых» елей европейской и сибирской.

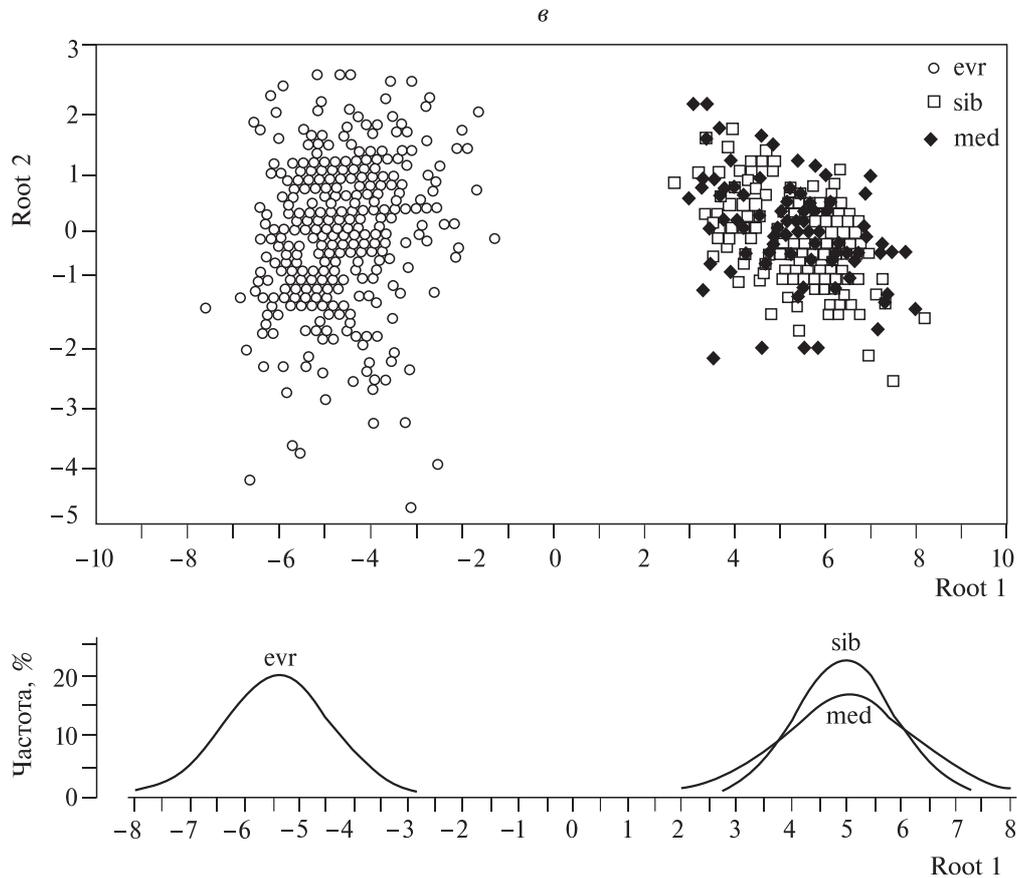


Рис. 15. Диаграмма рассеяния особей ели (*med*) из разных районов Республики Коми относительно «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и сибирской (*sib*) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Сыктывкар; *б* — г. Ухта; *в* — г. Печора.

Имеются большие различия коэффициентов вариации показателя Root 1: для ели европейской он составляет 18–22, ели сибирской — 15–19 %. В изучаемых популяциях данный показатель вдвое больше (23–34 %). Это может указывать на генетическое влияние (вероятно, затухающее) ели европейской (через комплекс промежуточных или гибридных) на структуру популяций ели сибирской в данном регионе. Значение SMD изучаемых популяций от ели европейской высоко и увеличивается от I группы к III, а от ели сибирской она уменьшается практически до ее отсутствия.

Таким образом, на территории Республики Коми выделяется, по крайней мере, три существенно различающиеся группы популяций, располагающиеся в западных и юго-западных, центральных и северных районах. В I наблюдается преобладание особей промежуточных фенотипов, во II их встречаемость достигает 20 %, в III — практически все особи представлены фенотипом ели сибирской.

### 3.4. Прикамье

Прикамье — обширная территория, включающая бассейн р. Кама и ее самого большого правого притока — р. Вятка. В структуре лесного фонда здесь преобладают еловые леса [Цепляев, 1961; Леса СССР, 1969; Атлас..., 1973; Чертовской, 1979]. В таксономическом отношении ель, произрастающая здесь, привлекает внимание ботаников со времен Ф.А. Теплоухова [Teplouhoff, 1868; 1972], выполнившего сравнительный анализ некоторых морфологических признаков ели с Алтая (описанной Ледебуром в качестве вида — *Picea obovata*), из Московской губернии (Петровско-Разумовское) и из окрестностей пос. Ильинский (Пермская губерния). По его данным, ель из Пермской губернии занимает промежуточное положение между московской и алтайской елями.

После сообщений Ф.А. Теплоухова в течение следующих 60 лет ель в Прикамье, по-видимому, специально не изучалась и только в 1930 г. А.В. Альбенский [1930], выделив в окрестностях Перми (в радиусе 100 км) 6 форм по очертанию верхней части семенных чешуй, писал: «Дальнейшее исследование местностей между Вяткой — Пермь — Свердловск позволит установить место наибольшего смещения форм, но и восточнее и западнее указанных пунктов мы вправе ожидать нахождение переходных форм, вопрос лишь об их количестве и частоте их появления» (с. 23). Позднее, в результате сравнительно немногочисленных исследований [Данилов, 1943; Карпенко, 1968; Попов, 1971; Карпенко, Андреев, 1972; Морозов, 1976; Петров, 1977; Овечкин, 1982], выполненных путем визуального описания и классификации семенных чешуй, выявлено широкое распространение промежуточных форм ели на территории Кировской области, Республики Удмуртия и Пермской области (т.е. в Прикамье). Нами изучена фенотипическая структура и дифференциации популяций ели в Прикамье с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа [Попов, 2012б].

Ель распространилась в Прикамье, как предполагают, 16–15 тыс. л.н. [Серебряков, 1936; Гитерман, 1962; Серебряный, 1974; Турков, 1981; и др.]. В поздне- и послеледниковое время площади еловых лесов здесь неоднократно то сокращались, то увеличивались в связи с климатическими изменениями [Немкова, 1976]. Гибридизация елей европейской и сибирской, по мнению Л.Ф. Правдина [1975], началась в атлантический период голоцена при встречных миграциях ели европейской с запада, а ели сибирской с востока. В литературе до сих пор отмечается предположение Е.В. Вульфа [1944] о том, что в течение ледникового периода сохранялся рефугиум ели «восточнее Костромы ближе к Уралу», возможно, в Прикамье [Гончаренко, Падутов, 2001], оказавший некоторое влияние на последствия естественной гибридизации этих елей. Но, по мнению М.А. Голубца [1968], «результаты анализа современного морфологического состава произрастающей в данном регионе ели не подтверждают возможности такого убежища» (с. 1058–1059).

Морфологические особенности ели на Европейском Севере сложились в основном под влиянием естественной гибридизации елей европейской и сибирской [Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1971, 1974, 1978; Правдин, 1972, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006], поэтому можно заключить, что именно она была причиной формирования промежуточной (гибридной) формы ели в При-

Таблица 14  
Средние показатели формы семенных чешуй, фенотипической структуры и относительного положения популяций ели разных групп в Прикамье

Группа популяций	N	$C_n$		$C_p$		$C_n - C_p$		Частота фенотипов, %					Iss	SMD с формой ели				
		X	$C_v$	X	$C_v$	X	$C_v$	e	em	m	ms	s		P.e.	P.em.	P.m.	P.ms.	P.s.
I	5	48	17	50	13	-2	42	—	3	41	46	10	3.63	24.63	6.79	1.14	0.32	7.92
II	18	52	16	49	13	3	38	—	2	27	47	24	3.93	28.75	9.19	2.45	0.12	5.11
III	5	55	15	45	12	10	36	—	—	15	46	39	4.24	35.01	12.96	4.51	0.50	3.12

камье. Этот район, по существу, является восточной частью зоны интрогрессивной гибридизации ели европейской и сибирской [Правдин, 1975; Гашева, 2004; Pravdin, Rostovtsev, 1979] и с этой точки зрения представляет большой интерес для изучения изменчивости и структуры популяций.

До 1940-х годов ель с формой семенных чешуй, отличающейся от таковой у елей европейской и сибирской, в литературе именовалась промежуточной, а не гибридной [Теплоухов, 1872; Регель, 1883; Вольф, 1925; Альбенский, 1930; Terplouhoff, 1868]. После работ Д.Н. Данилова [1943] и Е.Г. Боброва [1944] она чаще стала называться гибридной. Но задолго до указанных работ Ф. Федорович [1876] высказал предположение о возникновении промежуточных форм в результате «перекрестного оплодотворения».

Материалом для изучения послужили популяционные выборки шишек ели в 28 пунктах, более или менее равномерно располагающихся по всей территории (рис. 16). Изучение популяционно-географической изменчивости ели проведено по форме семенных чешуй через коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части [Попов, 1999a], а также их разности ( $C_n - C_p$ ). Дискриминантный анализ [Боровиков, 1998] популяций выполнен по показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. В качестве эталонных принимаются следующие фенотипы популяции [Попов, 2012a]: *P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.* Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл (или индекс) формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций.

Вся совокупность выборок четко разделяется на три группы. Группа I включает первые пять пунктов, расположенные в западной части региона (Киров, Казань, Фаленки, Афанасьев, Рудничный), группа II — большую часть пунктов (№ 6–23), III — пункты, расположенные в основном к востоку от Камы (Нырб, Чердынь, Чусовой, Щучье Озеро), сюда же относится район г. Елабуга в северо-восточной части Татарстана.

Средние показатели формы семенных чешуй на всей территории региона (табл. 14) [Попов, 2012б] варьируют сравнительно мало:  $C_n$  — от 46 до 57 %;  $C_p$  — от 44 до 52 %, вариация показателя  $C_n - C_p$  значительно выше (–6...+11 %). Коэффициент географической (межпопуляционной) вариации показателя  $C_n$  равен 4.8,  $C_p$  — 3.6,  $C_n - C_p$  — около 40 %. Довольно четко выражены групповые различия популяций по форме семенных чешуй. В запад-

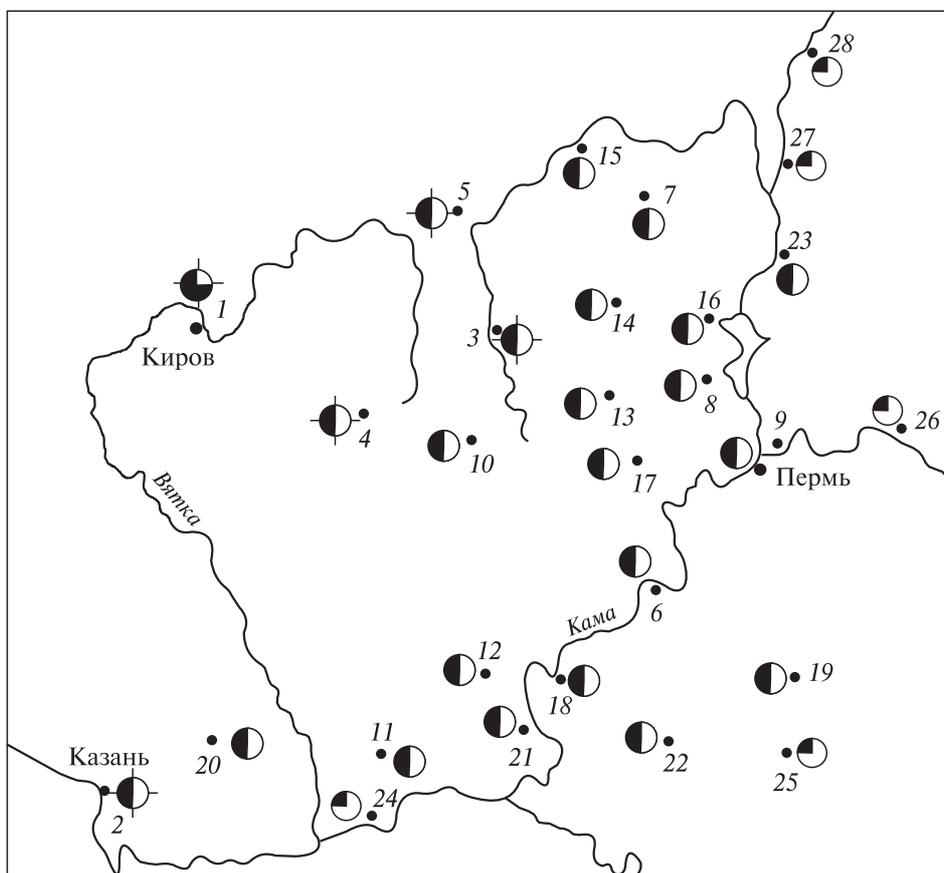


Рис. 16. Географическая изменчивость популяций ели по среднему индексу (баллу) формы семенных чешуи ели в Прикамье.

Пункт: 1 — Киров, 2 — Казань, 3 — Афанасьево, 4 — Фаленки, 5 — Рудничный, 6 — Оса, 7 — Коса, 8 — Ильинский, 9 — Пермь, 10 — Балезино, 11 — Можга, 12 — Ижевск, 13 — Сива, 14 — Кудымкар, 15 — Гайны, 16 — Майкор, 17 — Очер, 18 — Чайковский, 19 — Уинское, 20 — Сабы, 21 — Сарапул, 22 — Куеда, 23 — Березники, 24 — Елабуга, 25 — Шучье Озеро, 26 — Чусовой, 27 — Чердынь, 28 — Нырб.

ной группе популяций (I) показатель  $C_n$  составляет 48 (46–50) %, в центральной (группа II) — 52 (50–55), в восточной (группа III) — 55 (54–57) %. Показатель  $C_p$  изменяется в обратном направлении: 50 (49–52), 49 (47–50), 45 (44–47) % соответственно. Характер изменения показателя  $C_n-C_p$  такой же, как и  $C_n$ : -2 (0...-6), 3 (1–5), 10 (8–11) %. Коэффициент внутривариационной вариации показателя  $C_n$  составляет 15–17,  $C_p$  — 12–13,  $C_n-C_p$  — 36–42 %.

Фенотипическая структура популяций существенно различается по группам популяций. Особей фенотипа *e* практически нет. Частота фенотипов *et* оказывается очень малой — от отсутствия (в отдельных выборках) до 4–5 %. Частота фенотипа *t* весьма существенно изменяется по группам по-

### 3.4. Прикамье

пуляций: 41 (34–52), 27 (12–39), 15 (11–24) %. Во всей совокупности выборок она составляет 27 %. Интересно, что частота фенотипа *ms* практически не меняется по группам популяций (46, 47, 46 %). Она мало изменяется и по выборкам, поскольку коэффициент вариации составляет всего 12 %. Географическая динамика частоты фенотипа *s* имеет обратный характер по сравнению с фенотипом *m*: 10 (7–12), 24 (15–31), 39 (34–47) %. В среднем во всех выборах частота фенотипа *s* составляет 24 %.

В соответствии со структурой популяций изменяется и балл формы семенных чешуй: 3.63, 3.93, 4.24 (среднее 3.93), т.е. все анализируемые популяции ближе к фенотипу *P.ms* как по структуре, так и по средним показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. Изменчивость популяций ели в регионе по баллу формы семенных чешуй небольшая, коэффициент вариации средних значений признака составляет 5 %.

Дистанция Махаланобиса (SMD) весьма существенно изменяется и по фенотипам, и по группам популяций. Наибольшая дистанция SMD оказывается с елью европейской (*P.e.*) и примерно одного уровня, но в несколько раз меньше она с формами популяций *P.em.* и *P.s.* Дистанция с промежуточной елью *P.m.* очень мала и практически нет различий с елью фенотипа *P.ms.*, поскольку значение SMD во всех случаях менее 1.

Для 8 выборок (*med*) были определены диаграммы рассеяния особей относительно особей ели европейской (*evr*) и ели сибирской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и кривые нормального распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает столбчатый график распределения всех особей в выборке и нормальные кривые по ним, которые приведены к распределению 100 %. Такие распределения показаны для пунктов: г. Казань (рис. 17, а), пос. Афанасьево (рис. 17, б), г. Березники (рис. 17, в), отражающие географическую динамику популяций в Прикамье.

Показатель Root 1 характеризует положение особей на одной (горизонтальной) шкале относительно другого вида ели и поэтому представляет больший интерес для анализа. Полигон распределения особей ели европейской (*evr*) находится в отрицательной зоне на общей шкале Root 1, и несколько изменяется при разных сочетаниях выборок (табл. 15). Средние значения признака (Root 1)

Таблица 15

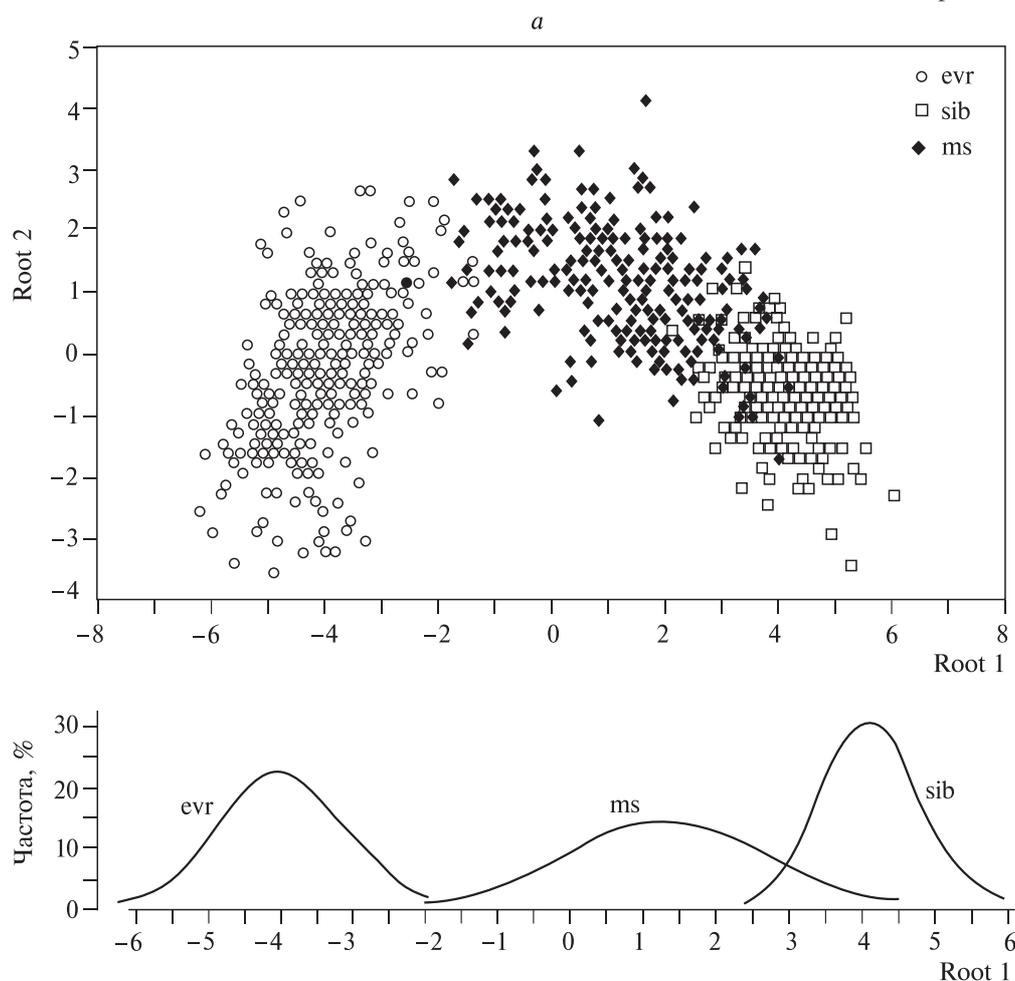
Средние показатели относительного положения популяций ели в Прикамье на общей шкале изменчивости признака (Root 1)

Пункт	Evr		Med		Sib	
	$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$
Реболы	$-3.77 \pm 0.046$	24	$0.47 \pm 0.086$	35	$4.64 \pm 0.043$	16
Киров	$-3.81 \pm 0.045$	23	$0.91 \pm 0.078$	40	$4.10 \pm 0.040$	16
Фаленки	$-4.43 \pm 0.050$	22	$1.87 \pm 0.148$	48	$5.27 \pm 0.050$	16
Сива	$-4.16 \pm 0.047$	22	$2.09 \pm 0.171$	42	$4.80 \pm 0.048$	16
Афанасьево	$-4.31 \pm 0.048$	21	$1.41 \pm 0.075$	38	$4.26 \pm 0.042$	16
Ильинской	$-4.28 \pm 0.049$	22	$2.06 \pm 0.160$	39	$5.01 \pm 0.04$	16
Майкор	$-4.27 \pm 0.047$	21	$1.97 \pm 0.100$	36	$4.31 \pm 0.043$	16
Чусовой	$-5.00 \pm 0.053$	21	$2.35 \pm 0.068$	49	$4.16 \pm 0.044$	17

для evr изменяются мало и оказываются в пределах  $-3.77...-5.00$ . Полигон особей ели сибирской (sib) располагается в положительной зоне (на шкале Root 1), средние значения Root 1 имеют положительный знак:  $4.10-5.27$ . Отсюда видно, что полигоны особей этих елей располагаются примерно на одинаковом расстоянии от общего центра поля изменчивости на шкале Root 1.

Полигоны распределения особей анализируемых популяций (med) в целом занимают промежуточное положение ( $0.91-2.35$ ), но несколько смещаются в сторону полигона ели сибирской. Такое смещение хорошо видно на кривых распределения особей на общей шкале Root 1. Распределение особей в популяции «промежуточной ели» из района пос. Реболы занимает практически центральное положение и Root 1 здесь еще ближе к нулевому значению ( $0.47$ ). Обращают на себя внимание различия коэффициентов вариации: у ели европейской он составляет 21–24 %, ели сибирской 16–17 %. Во всех популяциях

Начало рис. 17

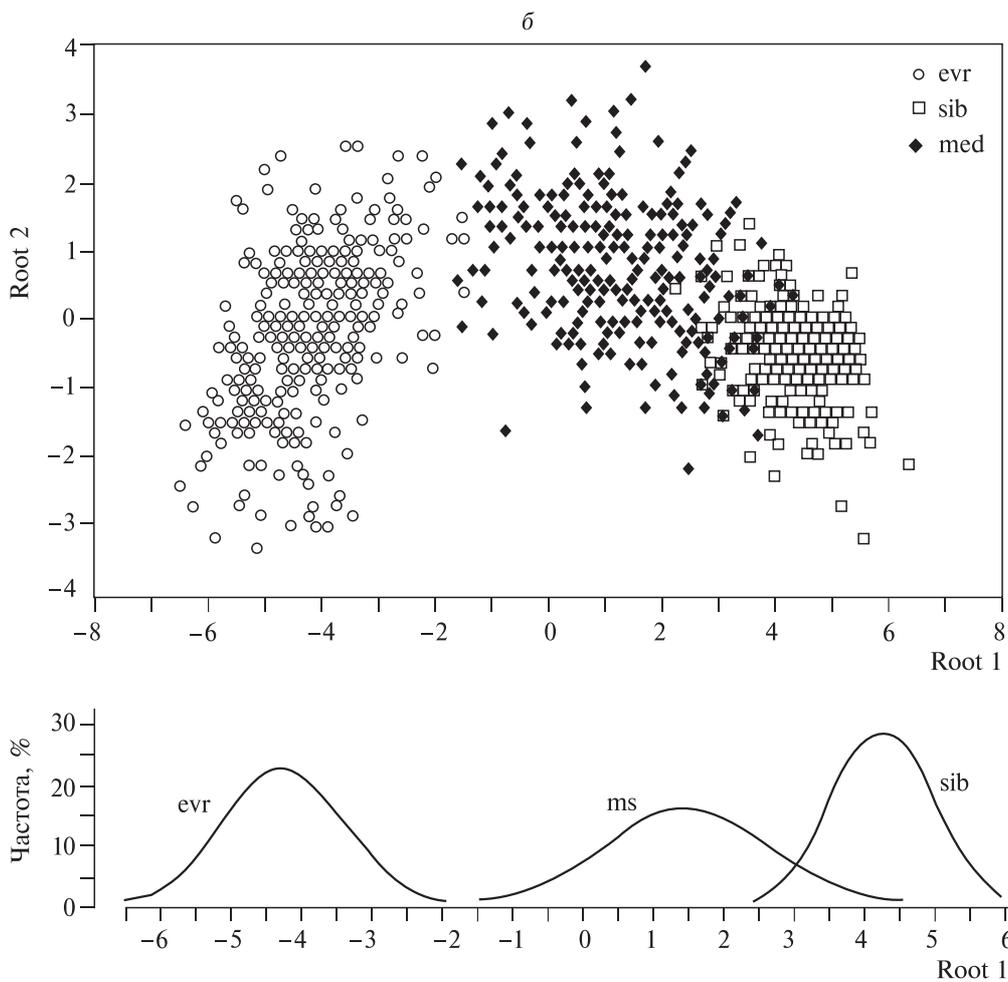


### 3.4. Прикамье

ели в изучаемом регионе (а также ели из района пос. Реболы) он значительно больше (35–49 %). Это может свидетельствовать в пользу существенного влияния естественной (интрогрессивной) гибридизации на сложившуюся структуру популяций.

Распределение особей в районе Верхней Камы (рис. 17, б) характеризуются большим сходством с другими распределениями (Майкор, Фаленки, Сива, Ильинской), несмотря на значительное расстояние между ними (около 200 км). Это указывает на сравнительно большую однородность ели (по изучаемому признаку) во всем Западном Прикамье. Интересно, что Верхнекамская возвышенность (200–300 м над ур. м.) и непосредственно прикамское понижение территории не оказывают заметного влияния на параметры формы семенных чешуй и структуру популяций произрастающей здесь ели.

В Южном Прикамье (или нижнем течении Камы) популяции ели характеризуются в целом несколько менее выраженной заостренностью семенных



чешуй и соответствующей внутренней структурой. Это хорошо видно на всем протяжении от Казани (Волжско-Камский заповедник) до поселков Куеда и Щучье Озеро (в южной части Пермского края). Причем дифференциация популяций здесь по южной границе ареала довольно большая [Попов, Тишин, 2009].

Ель в районе Казани издавна по-разному характеризовалась. Так, еще в 1867 г. академик Рупрехт [Terlouchoff, 1868] указал, что в районе Малмыжского уезда Казанской губернии нет типичной формы *Picea vulgaris* Link., но форма ее приближается к *P. obovata*, в которую почти переходила. П. Крылов [1885],

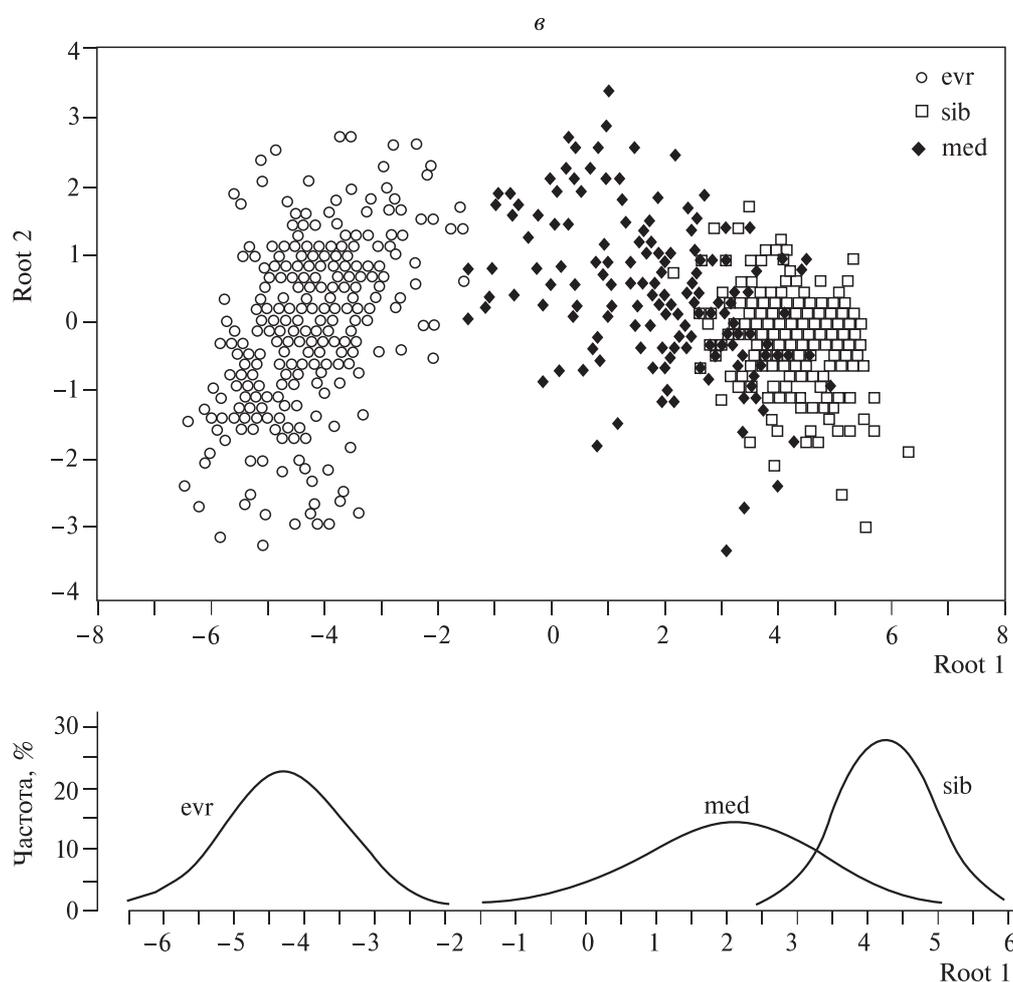


Рис. 17. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

а — Нижняя Кама (Волжско-Камский заповедник); б — Верхняя Кама (пос. Афанасьев); в — г. Березники (Пермский край).

напротив, отметил, что «*Picea obovata* Ledeb., т.е. форму ели с обратноовальными, тупыми чешуйками, мне наблюдать в Вятской губ. (т.е. примерно этот же район) не приходилось» (с. 127). В.Л. Комаров [1934] считал, что за Волгой европейская ель постепенно сменяется сибирской. Е.Г. Бобров [1944] относительно этого района, в частности, писал: «Наблюдения наши в Татарии были особенно интересны, так как здесь гибридное участие *P. obovata* можно было видеть более отчетливо, причем на востоке, в Красноборском лесничестве, оно было еще более выразительно, чем на западе, под Казанью. Тем не менее мы не видели здесь ни одного дерева, которое можно было бы с совершенной уверенностью определить как *P. obovata*» (с. 15–17). В.Н. Сукачев [1938], склоняясь рассматривать ели европейскую и сибирскую подвидами одного вида ели обыкновенной, указывал, что эти два подвида на широкой полосе между Кольским полуостровом и Южным Уралом дают особи, которые стоят ближе то к одному, то к другому из этих подвидов.

Относительно большее участие особей сибирских фенотипов (*s*, *ms*), чем европейских (*e*, *em*), в составе популяций по южной окраине ареала ели (гибридной зоны), в том числе и в Прикамье, можно объяснить их экологическими различиями. В более сухих лесорастительных условиях (по юной границе ареала), вероятно, больше выживает особей сибирских фенотипов.

С точки зрения генетики ель в Прикамье существенно отличается от ели европейской в Белорусско-Балтийском регионе и от ели (сибирской), произрастающей восточнее, например по частоте аллелей *Gpi*<sup>0.80</sup> и *Gdh*<sup>0.75</sup> [Гончаренко, Падутов, 2001]:

Пункт	Частота аллелей, %	
	<i>Gpi</i> <sup>0.80</sup>	<i>Gdh</i> <sup>0.75</sup>
Каменюки (Беловежская пуца)	10.6	6.8
Ильинский (Прикамье)	40.0	36.2
Висим (Горный Урал)	53.1	27.8
Красноярск	83.3	20.5

Так же велики отличия ели в Прикамье от «чистых» (без взаимного генетического влияния) елей европейской и сибирской и по форме семенных чешуй. Например, в Закарпатье  $C_n$  в среднем составляет 24 %,  $C_p$  — 81 %, в районе Олекминска (Якутия) — 67 и 41 % соответственно.

Сопоставляя приведенные данные с результатами исследований других авторов по разным районам региона [Данилов, 1943; Карпенко, 1968; Карпенко, Андреев, 1972; Правдин, 1975; Морозов, 1976; Петров, 1977; Овечкин, 1982], можно увидеть весьма большие различия в структуре популяций, что, в общем-то, объяснимо. Но имеются и определенные совпадения в характере изменения популяций с запада на восток и с юга на север. Причем и по нашим данным наблюдается некоторое «осибиривание» ели в южных районах Кировской области, Удмуртии [Карпенко, 1968; Карпенко, Петров, 1972; Овечкин, 1982] и Пермского края. В целом же при наличии достаточно ясно выраженного изменения популяций с запада на восток имеется некоторая вариабельность (или мозаичность) их в пределах районов. Возможно, это является особенностью территории, в которой постепенно уменьшается влияние интрогрессии на структуру популяций.

### 3.5. Урал

Первоначальное изучение фенотипических отличий ели в Предуралье связано с именем Ф.А. Теплоухова [1872; Terlouhoff, 1868], который, сравнив ель из Прикамья (пос. Ильинский) с алтайской и московской, пришел к выводу о промежуточном ее положении. Позднее А.В. Альбенский [1930] описал 6 форм ели по очертанию семенных чешуй в радиусе 100 км от г. Пермь. В дальнейшем, в результате ряда исследований, выполненных путем визуального описания и классификации семенных чешуй, уста-

новлено наличие не только «типичных» форм ели сибирской, но и промежуточных с елью европейской форм на территории, главным образом, Среднего Урала [Мамаев, Некрасов, 1968; Мамаев, Попов, 1989; Татаринцов, 1989; Путенихин и др., 2001; Гашева, 2004]. Нами изучены фенотипическая структура (по форме семенных чешуй), географическая дифференциация и относительное положение (к елям европейской и сибирской) популяций ели в центральной части Урала с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа.

В обширной промежуточной части общего ареала елей европейской и сибирской [Бобров, 1971; Правдин, 1975; Попов, 2007a] наблюдается большое разнообразие особей по форме семенных чешуй, обусловленное, как считается, процессами естественной (интрогрессивной) гиб-

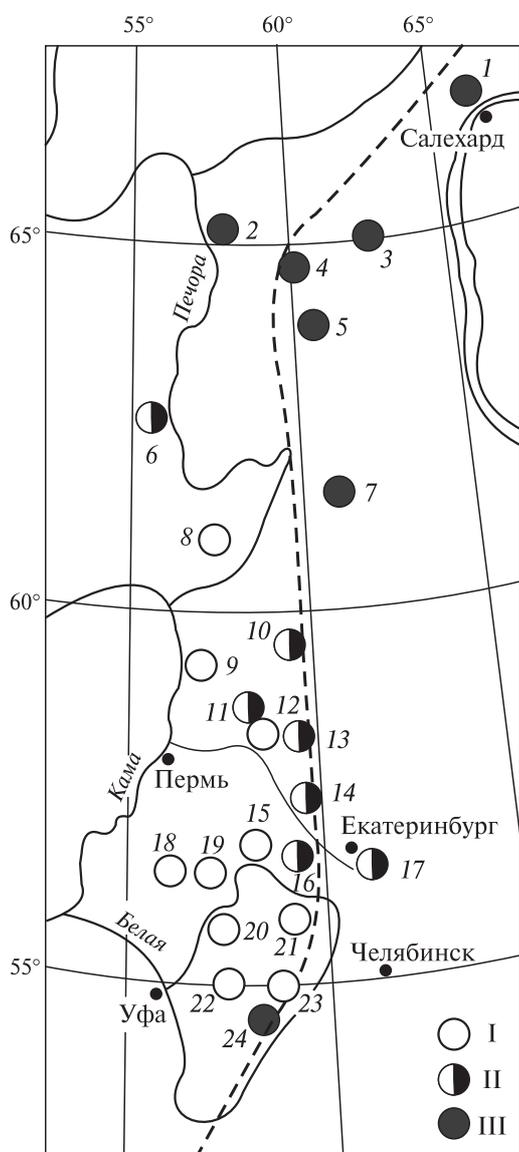


Рис. 18. Географическая дифференциация уральских популяций ели на группы (I–III) по комплексу признаков формы семенных чешуй.

Пункт: 1 — Лабитнанги, 2 — Печора и Кожим, 3 — Овгорт, 4 — Хулга, 5 — Саранпауль, 6 — Троицко-Печорск, 7 — Усть-Манья, 8 — Ныроби, 9 — Березники, 10 — Кытлым, 11 — Усьва, 12 — Чусовой, 13 — Теплая Гора, 14 — Висим, 15 — Ключевая, 16 — Дружинино, 17 — Екатеринбург, 18 — Арибашево, 19 — Аскино, 20 — Красный Ключ, 21 — Нязепетровск, 22 — Аша, 23 — Катав-Ивановск, 24 — Ирмель.

ридизации. Территория этой «промежуточной части ареала», по мнению большинства авторов, на востоке ограничивается Предуральем. Территория Урала, прежде всего его центральная часть, обычно относится к ареалу «типичной» ели сибирской. И только некоторые авторы [Мамаев, Некрасов, 1968; Путенихин и др., 2001; Гашева, 2004] отмечают наличие здесь небольшого числа особей в популяциях, которые могут относиться к промежуточным формам.

Нами изучено 24 популяционные выборки шишек ели на территории от г. Лабитнанга (66.7° с.ш.) до горы Иремель (54.5° с.ш.) общей протяженностью 1300 км, расположенной главным образом в центральной части Урала (рис. 18). Высота над уровнем моря опытных, более или менее равнинных участков находится в пределах 100–300 м, за исключением гор Косьвинский Камень (Свердловская область) и Иремель (Республика Башкортостан). Обработка материалов выполнена с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998] по коэффициентам сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) семенных чешуй [Попов, 1999a]. Этот признак (форма семенных чешуй) обладает высокой наследуемостью [Попов, 1997; Гашева, Муканова, 2003].

В качестве «эталонных» приняты следующие типы популяций [Попов, 2012a]: *P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.* Структуру популяций изучали на основе 5-классной градации фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*), соответствующих «эталонным» популяциям. Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл (индекс) формы семенных чешуй для каждой популяции. Относительное фенотипическое положение анализируемых популяций оценивали по дистанции (квадрату дистанции) Махаланобиса (SMD). Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1, получаемых при дискриминантном.

Все показатели признаков в уральских популяциях ели характеризуются различной географической (межпопуляционной) изменчивостью (табл. 16). Среднее значение  $C_n$  равно 60.1,  $C_p$  — 43.5 %. Коэффициент вариации составляет 8.4 и 6.6 % соответственно. Такого же уровня вариация (6.2 %) и среднего индекса (4.52) формы семенных чешуй (Iss), отражающего фенотипическую структуру популяций, т.е. изменчивость их для такой большой протяженности территории с севера на юг довольно слабая. Изменчивость комплексного показателя ( $C_n - C_p$ ), характеризующего форму семенных чешуй, значительно выше ( $C_v = 46$  %). Вариация показателей SMD.*e-m* (72.5) и Root 1.*m* (3.62) сравнительно высокая ( $C_v = 28$  и 23 % соответственно) и особенно велика изменчивость по-

Таблица 16

Средние показатели формы семенных чешуй, фенотипической структуры и относительного положения популяций ели разных групп на Урале

Группа	N	ПФСЧ, %			Частота фенотипов, %			Iss	SMD		Root 1	
		$C_n$	$C_p$	$C_n - C_p$	<i>m</i>	<i>ms</i>	<i>s</i>		<i>e-m</i>	<i>s-m</i>	<i>X</i>	$C_v$
I	10	55	46	9	13	50	37	4.24	55.48	5.28	2.87	36
II	7	61	44	17	5	31	64	4.59	71.13	1.87	3.69	36
III	7	66	40	26	1	12	87	4.86	98.84	0.31	4.62	28

Примечание. Фенотипы *e*, *em* в популяциях отсутствуют.

Таблица 17

## Географическая корреляция средних показателей формы семенных чешуй в уральских популяциях ели

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	$t$	$R \pm S_r$	$t$	$K_k$
$C_n-C_p$ и Iss	0.969±0.0527	18.39	0.959±0.0601	15.96	0.019
$C_n-C_p$ и SMD.e-m	0.972±0.0499	19.48	0.967±0.0544	17.78	0.010
$C_n-C_p$ и SMD.s-m	0.924±0.0814	11.35	-0.880±0.1014	8.68	0.080
$C_n-C_p$ и Root 1.m	0.968±0.0536	18.06	0.958±0.0611	15.68	0.019

казателя дистанции SMD.s-m от «эталонной» популяции ели сибирской ( $C_v = 85\%$ ). При этом показатель находится в пределах 0.02–8.75. В целом же показатели SMD.e-m и SMD.s-m отражают весьма значительную «удаленность» уральских популяций от ели европейской и значительно меньшую («удаленность») от ели сибирской. Показатели Iss, SMD.e-m, SMD.s-m и Root 1.m тесно «связаны» с показателем  $C_n-C_p$ , т.е. между ними имеется большое сходство в географической изменчивости. Корреляционное отношение находится в пределах 0.924–0.972, а коэффициент корреляции — 0.958–0.967 (табл. 17). Отрицательное значение коэффициента корреляции (–0.880) оказывается только с показателем SMD.s-m.

Вся совокупность выборок четко разделяется, по крайней мере, на три группы по среднему показателю  $C_n-C_p$ . При этом, естественно, оказываются такие же различия и по другим признакам, но особенно ясно они выражены по показателю SMD.s-m. Во всех выборках отсутствуют особи фенотипа *e* и только по 2 % особей фенотипа *em* оказалось в выборках из районов левобережья р. Кама (№ 9) и пос. Ключевая (№ 15). Частота особей фенотипа *m* в условно I группе в среднем составляет 13, во II — 5 и в III — 1 %. Такая же динамика и по частоте фенотипов *ms* и *s*. При этом в I группе заметно преобладание (50 %) особей фенотипа *ms*, а в группах II (64 %) и III (87 %) — особей фенотипа *s*. В соответствии с формовой структурой популяций изменяется и средний индекс (балл) формы семенных чешуй, по группам: I — 4.24, II — 4.59, III — 4.86. Популяции в группе I больше соответствуют фенотипу *ms*, в III — фенотипу *s*. Популяции во II группе занимают промежуточное положение. В таком же порядке изменяются популяции и по показателям SMD.e-m, SMD.s-m и Root 1.m.

Внутрипопуляционная изменчивость показателя Root 1.e ( $C_v = 22-23\%$ ) и Root 1.s ( $C_v = 15-16\%$ ) заметно ниже, чем в промежуточных популяциях. Коэффициент вариации показателя Root 1.m в группах I и II в среднем составляет 36 %, в группе III он несколько ниже (в среднем 28 %). Повышенная внутрипопуляционная изменчивость показателя Root 1.m в уральских популяциях по сравнению с «эталонными» популяциями елей европейской и сибирской может указывать на влияние интрогрессивной гибридизации указанных елей на сложившуюся здесь структуру популяций.

Популяции группы I располагаются в юго-западной части региона, группы III — в северо-восточной, группы II — в промежутке между ними, в общем направлении с северо-запада на юго-восток (рис. 18). Относительная высота расположения опытных участков (над уровнем моря) практически не влияет на ана-

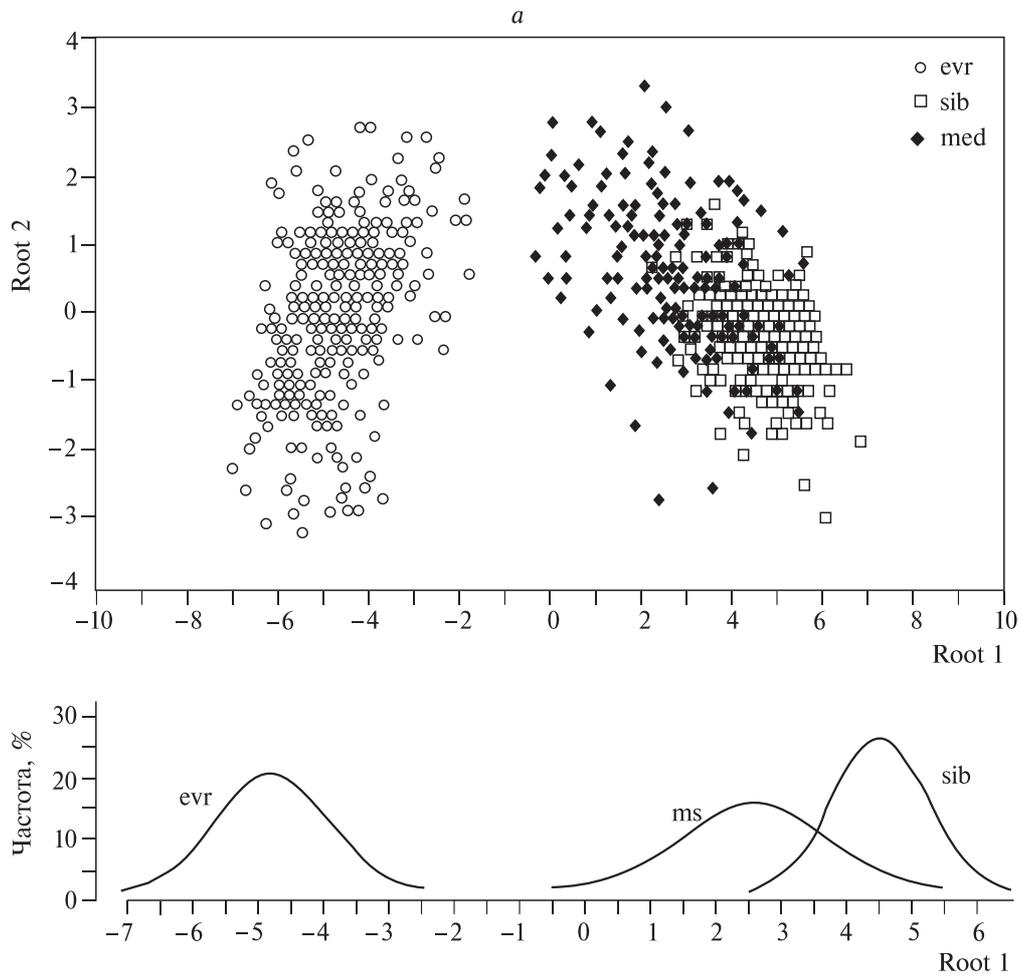
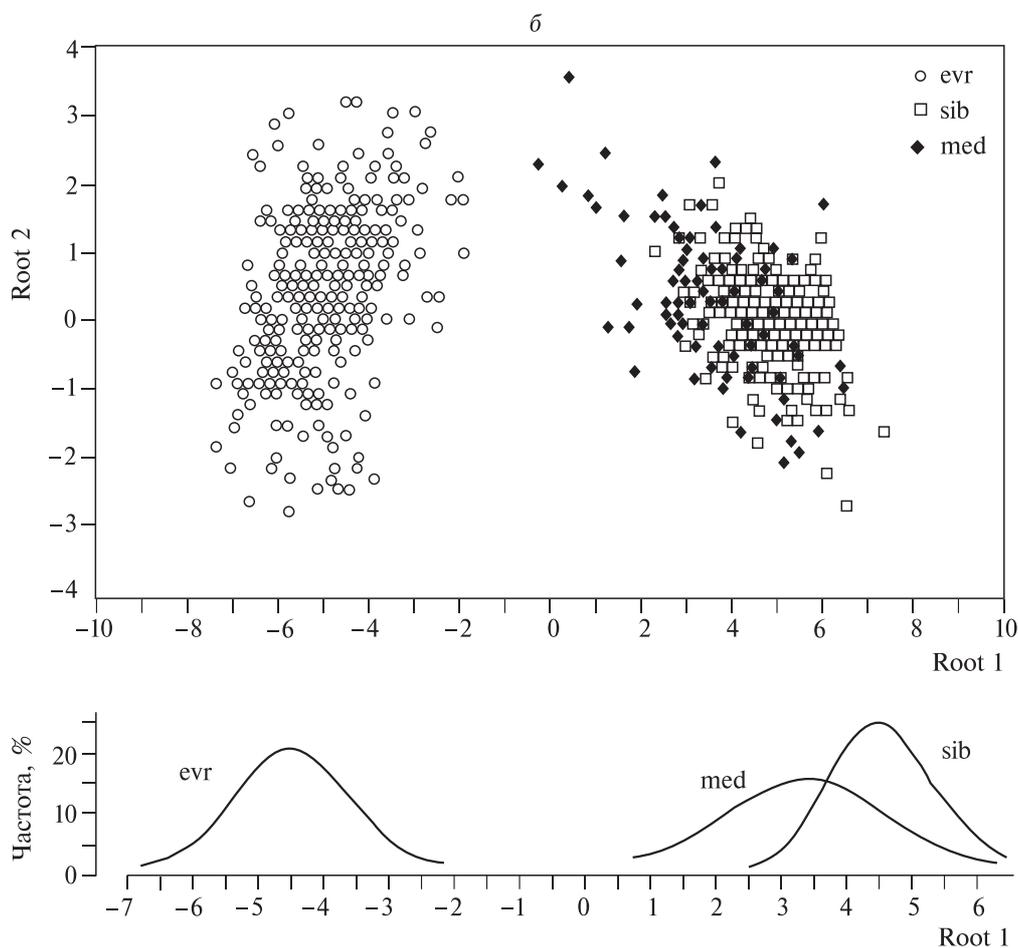


Таблица 18

Средние показатели формы семенных чешуй, фенотипической структуры и относительное положение популяций ели в зависимости от высоты над уровнем моря на Урале («Косвинский Камень». Свердловская область)

Высота над ур. м., м	n	ПФСЧ			Частота фенотипов, %		Iss	SMD		Root 1.m	
		$C_n$	$C_p$	$C_n - C_p$	ms	s		e-m	s-m	X	$C_v$
200	100	67	39	28	10	90	4.90	112.5	0.11	5.36	23
400	90	67	40	27	17	83	4.83	101.2	0.04	5.07	28
800	85	69	39	30	6	94	4.94	118.3	0.31	5.71	22
900	85	70	37	33	1	99	4.99	131.8	0.82	6.14	18

Примечание. Фенотипы e, et, t в популяциях отсутствуют.



лизируемые показатели (корреляция отсутствует). Вариация их зависит от многих других факторов, но, главным образом, от географического положения. Горно-высотное положение популяций, по-видимому, обуславливает определенные их различия (табл. 18), хотя на горе Ирмель (Башкортостан) таких различий не оказалось. Возможно, это связано с недостатком исходного материала (90, 65, 50 деревьев на высоте 850, 950, 1300 м над ур. м. соответственно). Вместе с тем в целом все показатели ели с этой горы сходны с показателями популяций из северных районов, которые и обусловили отнесение этой выборки в группу III.

С точки зрения генетики, ель на Урале существенно отличается от ели европейской, например в Белорусско-Балтийском регионе, и от ели сибирской, произрастающей восточнее, например по частоте аллелей *Gpi*<sup>0.80</sup> и *Gdh*<sup>0.75</sup> [Гончаренко, Падутов, 2001]. Имеются отличия популяций уральской ели от ели в других районах России и по многим другим признакам [Мамаев, Попов, 1989; Попов, 19996].

Для ряда выборок (*med*) были определены диаграммы рассеяния особей относительно особей «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и ели сибир-

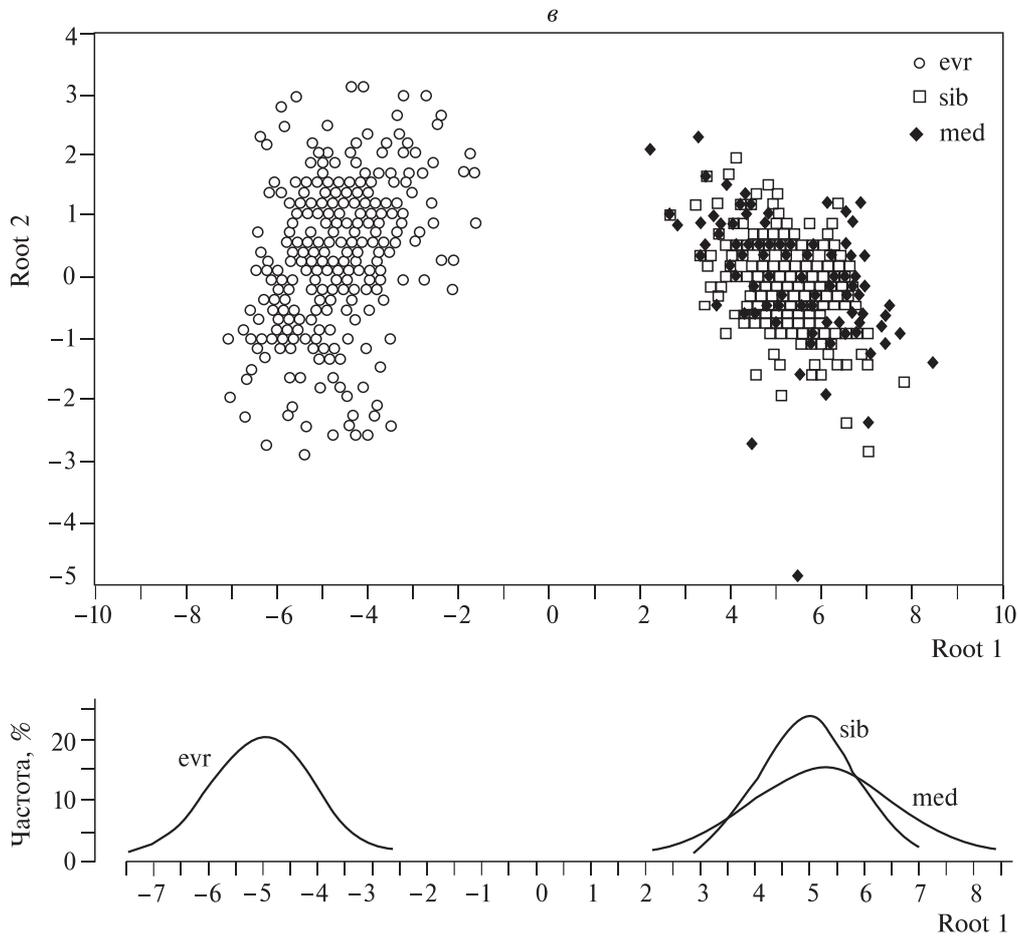


Рис. 19. Диаграмма рассеяния особей ели (*med*) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и сибирской (*sib*) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — пос. Красный Ключ (Башкортостан); *б* — пос. Кытлым (Свердловская обл.); *в* — пос. Овгорт (Ямало-Ненецкий автономный округ).

ской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и кривые нормального распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает и столбчатый график распределения всех особей (в выборке) и нормальные кривые по ним. Последние приведены к распределению 100 %. Такие распределения показаны для пунктов Красный Ключ (рис. 19, *a*), Кытлым (рис. 19, *б*), Хулга (рис. 19, *в*), представляющие разные группы популяций.

На диаграммах рассеяния и кривых распределения особей в анализируемых популяциях видно их положение относительно «эталонных» популяций. С «эталонной» популяцией ели сибирской они в большой степени перекрываются (трансгрессируют), а от ели европейской располагаются на значительной

дистанции. Часть особей полигона анализируемых популяций находится за пределами зоны трансгрессии с полигоном распределения особей ели сибирской и несколько вытянута в сторону полигона ели европейской. Она и представляет собой промежуточную форму (по данному признаку), вероятно, обусловленную влиянием генома ели европейской. На это же указывают большие различия в частоте некоторых аллелей в уральских популяциях ели по сравнению с красноярскими или алтайскими [Гончаренко, Падутов, 2001]. Причем и по форме семенных чешуй, и по частоте аллелей  $Gpi^{0.80}$  и  $Gdh^{0.75}$  видно постепенное изменение этих признаков с запада на восток. Сопоставляя приведенные данные с результатами исследований других авторов, можно увидеть весьма большие различия в структуре популяций, что, в общем-то, объяснимо.

Таким образом, уральские популяции ели и по структуре, и по характеру географической дифференциации отличаются значительным своеобразием. В южной и юго-западной части региона преобладающая часть (в среднем около 60 %) особей в популяциях имеет промежуточный фенотип, но в целом близкий к фенотипу «типичной» ели сибирской. В северо-восточной части (региона) абсолютное большинство особей (80–97 %) имеют фенотип «типичной» ели сибирской. Между этими крайними группами популяций имеется промежуточная (группа) с некоторым преобладанием (64 %) особей фенотипа «типичной» ели сибирской. Влияние генома ели европейской распространяется на большую часть уральских популяций, за исключением, вероятно, северо-восточных.

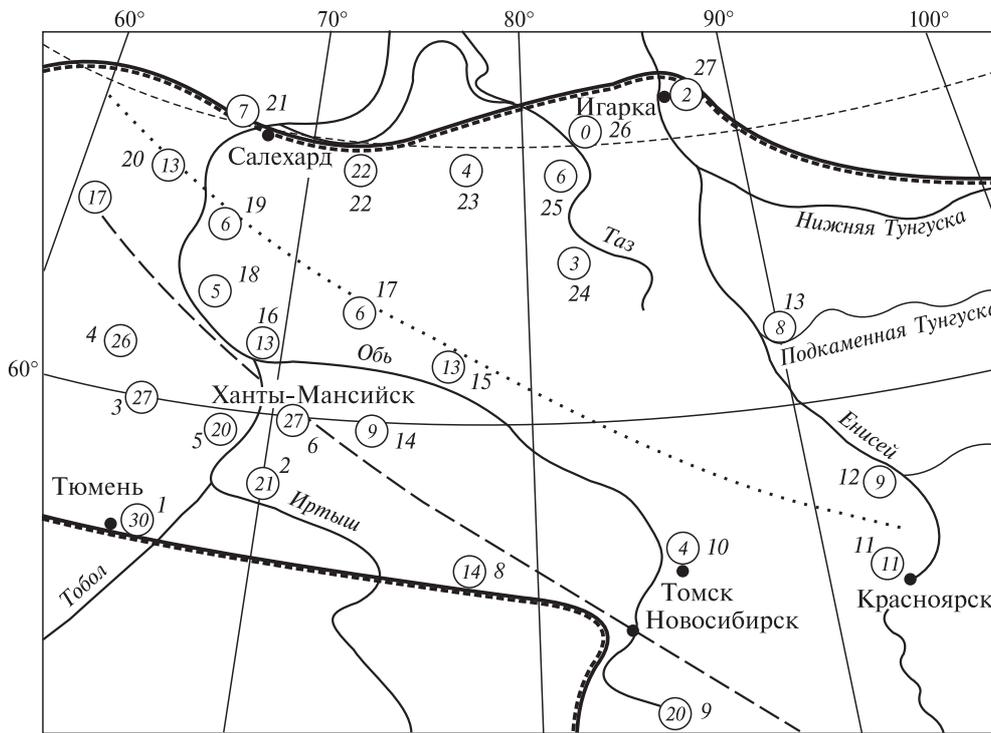
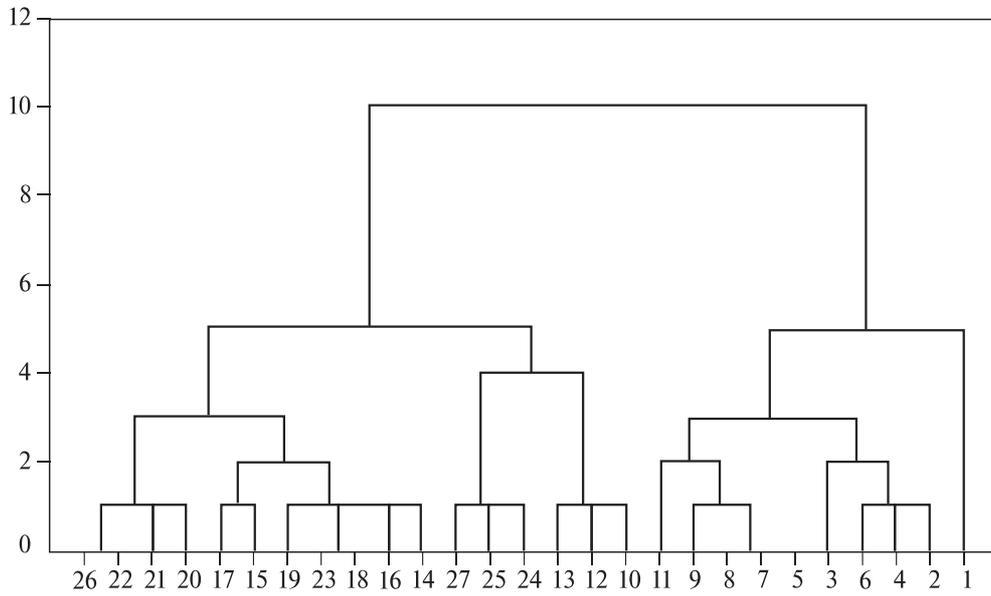
### 3.6. Западная Сибирь

Предшествующие исследования ели на территории Тюменской области позволили установить определенные различия популяций западных районов и располагающихся далее к востоку [Морозов, 1976; Попов, 1999б, 2007б]. В них встречаются особи, имеющие заметно выраженную угловатость (заостренность) семенных чешуй. Присутствие в популяциях особей с заостренной формой семенных чешуй, хотя и слабовыраженной, указывает на влияние генома ели, произрастающей западнее. Следовательно, ель здесь обладает определенными особенностями с точки зрения внутривидового популяционного разнообразия. Изучение проведено с использованием кластерного и дискриминантного анализов по двум показателям, характеризующим форму семенных чешуй ( $C_n$  и  $C_p$ ) [Попов, 1999а]. Исходными материалами послужили 27 популяционных выборок шишек, собранных на обширной территории от западных районов Тюменской области до Енисея (Красноярск — Игарка) и от Заполярья до южного предела распространения ели. Фенотипами популяций являются [Попов, 2012а]:  $P.e.$ ,  $P.em.$ ,  $P.m.$ ,  $P.ms.$ ,  $P.s.$ , на основе которых принимаются соответствующие фенотипы особей ( $e$ ,  $em$ ,  $m$ ,  $ms$ ,  $s$ ).

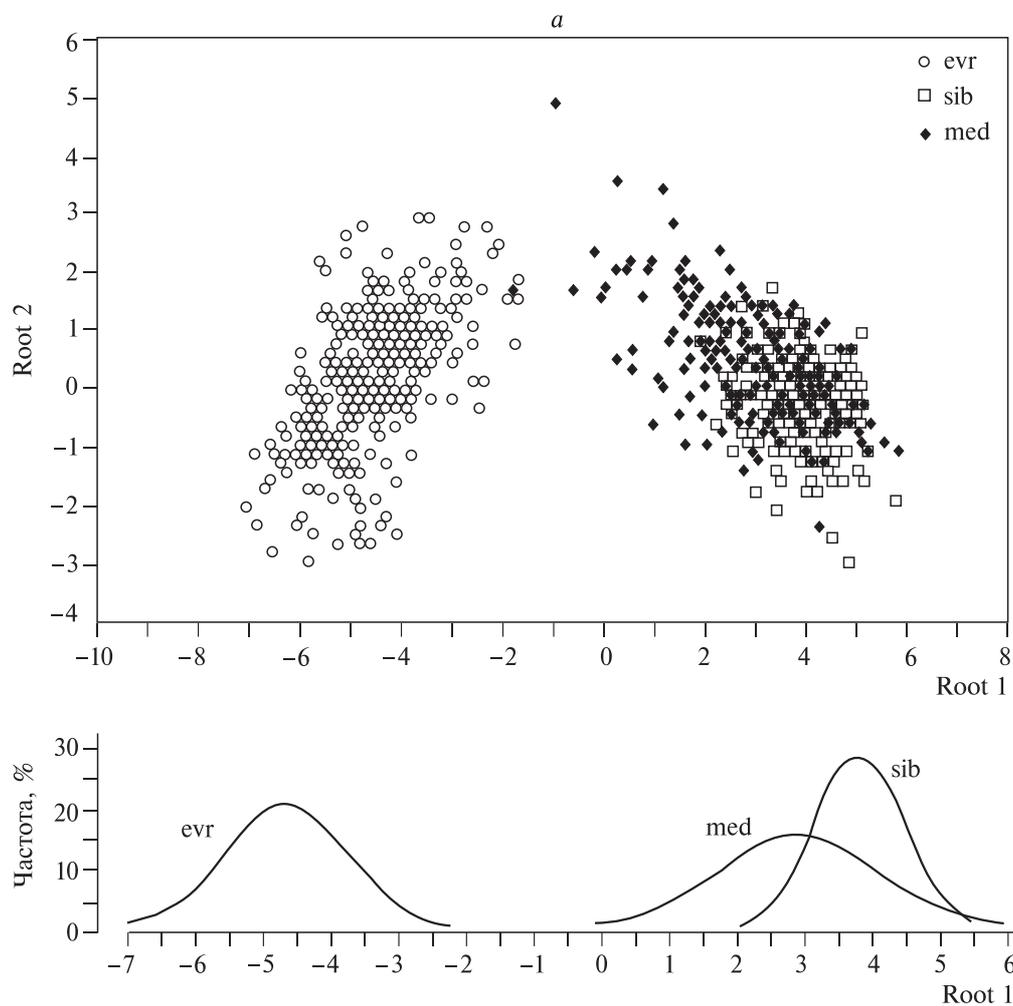
Рис. 20. Дендрограмма (Chebychev distance metric) популяций ели в Западной Сибири по средним показателям ( $C_n$ ,  $C_p$ ) формы семенных чешуй и карта-схема частот (%) особей фенотипа гибридной формы ели сибирской ( $ms$  — *medioxima-sibirica*).

Пункт: 1 — Тюмень, 2 — Вагай, 3 — Междуреченский, 4 — Зеленоборск, 5 — Уват, 6 — Чембакчино, 7 — Саранпауль, 8 — Кыштовка, 9 — Аламбай, 10 — Томск, 11 — Красноярск, 12 — Енисейск,

3.6. Западная Сибирь



13 — Подкаменная Тунгуска, 14 — Угут, 15 — Нижнеартовск, 16 — Ханты-Мансийск, 17 — Кога-  
лым, 18 — Октябрьский, 19 — Полноват, 20 — Овгорт, 21 — Салехард, 22 — Надым, 23 — Новый  
Уренгой, 24 — Толька, 25 — Красноселькуп, 26 — Сидоровск, 27 — Игарка.



На изучаемой территории при 5-классной градации фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) особей форм *e* и *em* не оказалось. Только в некоторых популяциях встречается небольшое число особей фенотипа *m*, несколько больше особей (практически во всех популяциях) фенотипа *ms*, основная часть популяций пред-

Таблица 19

Фенотипическая структура и относительное положение популяций ели разных групп в Западной Сибири

Группа популяций	N	C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>	Частота фенотипов, %			Iss	SMD		Root 1	
			<i>m</i>	<i>ms</i>	<i>s</i>		<i>e-ms</i>	<i>s-ms</i>	X	C <sub>v</sub>
I	11	21	2	21	77	4.75	83.21	0.60	4.00	30
IIa	6	25	—	10	90	4.90	105.6	0.12	4.90	25
IIb	11	28	—	5	95	4.95	116.1	0.21	5.29	22

Примечание. Особей фенотипов *e* и *em* в популяциях нет.

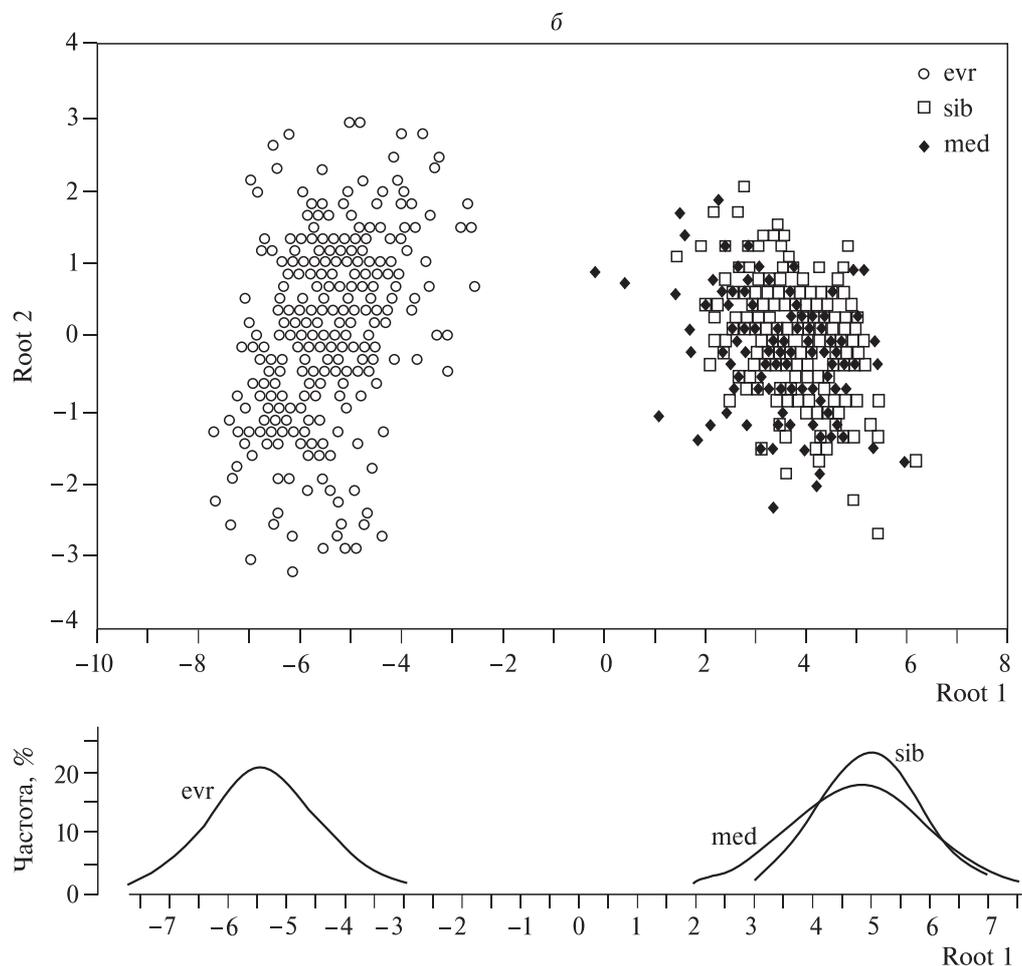


Рис. 21. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — окрестности г. Тюмень (пос. Леваша); *б* — окрестности г. Енисейск (Красноярский край).

ставлена особями фенотипа *s* (табл. 19). На основе средних показателей формы семенных чешуй ( $C_n$  и  $C_p$ ) показана кластерная дифференциация популяций ели в Западной Сибири (рис. 20). Общий кластер с дистанцией Чебышева, равной 10, разделяется на 2 с дистанцией, равной 5. Каждый из них, в свою очередь, разделяется на 2 с еще меньшей дистанцией (3–4). В первом кластере заметно отделяется выборка из окрестностей Тюмени. В целом этот кластер (группа популяций I) включает популяции в западных и южных районах региона, второй кластер объединяет все остальные популяции, которые можно разделить на две подгруппы (IIa и IIb) с меньшим различием анализируемых признаков.

Почти во всех популяциях I группы имеется небольшое число (до 5 %) особей фенотипа *t*, в других группах их нет. В I группе частота особей фенотипа *ts* наибольшая (14–30 %), в подгруппе Па она в среднем близка к 10 (4–13), в подгруппе Пб — около 5 (2–9) %. Частота особей фенотипа *s* по группам составляет в среднем 77, 90, 95 % соответственно. Средний индекс формы семенных чешуй во всех популяциях близок к 5 (4.60–5.00) при небольших различиях по группам (4.75, 4.90, 4.95). Дистанция SMD от «эталонной» популяции ели европейской очень большая и существенно различается по выделяемым совокупностям популяций (83.21, 105.6, 116.1). Заметны различия между ними и по показателю относительного расстояния на шкале Root 1 (4.00, 4.90, 5.29 соответственно). Внутрипопуляционная изменчивость этого показателя различается по группам популяций; в I группе коэффициент вариации составляет 30, во II (подгруппа Па) — около 25, в III (подгруппа Пб) около 22 %. Наибольший градиент измерения популяций по всем указанным показателям находится между группой I и подгруппой Па. Этот район расположения популяций представляет наибольший интерес для изучения генетического влияния европейской ели на ель в Западной Сибири.

Несколько неожиданным является «высокое» положение приенисейских популяций ели (Красноярск, Енисейск, устье Подкаменной Тунгуски), что, возможно, объясняется обогревающим действием большой реки (Енисей), при котором больше выживает фенотипов с несколько угловатой формой семенных чешуй. Наличие в популяциях особей фенотипа *ts* и особенно фенотипа *t* можно объяснить влиянием генома ели европейской. В данном случае такие формы, скорее всего, — результат гибридизации «чистой» ели сибирской и близкой к «типичной гибридной» ели, произрастающей в Предуралье и на Урале. Относительная численность таких фенотипов (*t* и *ts*) в популяциях может отражать степень влияния гибридизации на структуру популяций. Преобладающая часть особей относится к фенотипу *s*, как и все популяции в регионе по средним показателям  $C_n$  и  $C_p$ . Распределения особей в районах Тюмени (рис. 21, а) и Енисейска (рис. 21, б) относительно елей европейской и сибирской отражают крайние варианты популяций ели в Западной Сибири.

Фенотипическая дифференциация популяций ели в Западной Сибири в определенной степени подтверждается и генетической их изменчивостью. Например, частота аллеля  $Gpi^{0.80}$  в районе Висимского заповедника (Средний Урал) и г. Асбеста (восточная часть Среднего Урала) составляет 53.1 и 55.3 %, а в районах Красноярска — 83.3 % соответственно [Гончаренко, Падутов, 2001]. Можно предположить, что в западной части Западной Сибири частота этого аллеля будет близка к таковой на Среднем Урале или составит какое-то промежуточное значение.

Таким образом, вся ель в Западной Сибири довольно четко разделяется, по крайней мере, на две группы: юго-западные популяции, занимающие относительно небольшие пространства до Оби и Иртыша в его нижнем течении и все остальные популяции, располагающиеся к северу и к востоку от них. В целом западносибирская ель близка к «типичной» ели сибирской из Восточной Сибири.

### 3.7. Северные районы ареала

Еловые леса на Севере России распространены от Мурманской области до побережья Охотского моря [Цепляев, 1961; Леса СССР, 1969; Атлас, 1973; и др.]. И хотя продуктивность древесной массы их сравнительно небольшая, они играют важную социально-экологическую роль. Большая часть таких лесов находится в Европейской части России, несколько меньше — в Западной Сибири и значительно меньше — в восточных районах. В таксономическом отношении считается, что здесь распространена ель сибирская [Комаров, 1922; Сукачев, 1938; Правдин, 1975; Бобров, 1978; Соколов и др., 1978]. Параметры систематически важных признаков ели здесь практически не изучались [Коропачинский и др., 2012]. Такими признаками у ели сибирской (и близкой к ней ели европейской) считаются, прежде всего, длина шишек и форма семенных чешуй [Правдин, 1975; Schmidt-Vogt, 1972]. Изучение их в данном случае является основной целью работы.

Исходным материалом для изучения послужили популяционные выборки еловых шишек в 7 пунктах, расположенных от городов Мончегорска и Апатиты в Мурманской области до г. Игарка (Красноярский край). Популяционные выборки включают от 100 до 200 особей. С каждого дерева брали одну шишку среднего размера и из ее средней части вырезали «типичную» чешуйку, на проекции которой проводили необходимые измерения для определения коэффициентов сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) их верхней части, а также их разности ( $C_n - C_p$ ) [Попов, 1999a]. Измеряли длину шишек для определения среднего размера и его вариации.

В опытных выборках средняя длина шишек оказалась в пределах 44–62 мм (табл. 20). В выборке из района несколько севернее г. Апатиты на восточном берегу оз. Имандра средняя длина шишек составила всего 44 мм. На территории Лапландского заповедника (на западном берегу оз. Имандра) она составила 57 мм, а по данным Г.А. Новикова [1940] и Т.П. Некрасовой [1948], средняя длина шишек в 1938–1939 гг. была равна 60–62 мм. В районе Салехарда она составила 51, Надыма — 61, Игарки — 62 мм. На размер шишек оказывают влияние много факторов экологического характера и даже год урожая. Коэффициент внутривариационной вариации длины шишек в среднем составляет около 15 %. Средняя длина шишек небольшая и определенной географической динамики признака не просматривается [Говорин, 1992; Попов, 2011в; Коропачинский и др., 2012].

Форма семенных чешуй ели сибирской является главным морфологическим признаком, отличающим ее от ели европейской, известным еще с первой половины XIX в. Форма ее всегда характеризовалась как обратно-яйцевидная, по верхнему краю закругленная. У ели европейской она близка к ромбовидной, в верхней части — угловато-заостренная. На обширных пространствах Восточной Европы и Скандинавии широко распространены промежуточные формы, образовавшиеся в результате интрогрессивной гибридизации этих видов в послеледниковое время. Считается, что у ели сибирской наряду с небольшой длиной шишек форма семенных чешуй одно-

Таблица 20  
Показатели длины шишек, формы семенных чешуй, фенотипической структуры и относительного положения популяций ели в северных районах ареала

Пункт	Координаты, ° с.ш. - в.д.	N	L <sub>c</sub>		C <sub>n</sub>		C <sub>p</sub>		C <sub>n</sub> -C <sub>p</sub>		Частота фенотипов, %				Iss		SMD		Root L.m	
			X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	e	em	m	ms	s	e-m	s-m	X	C <sub>v</sub>	
Мончегорск	65.8-32.4	117	57±0.9	16	56±0.8	15	48±0.5	11	8±1.2	43	1	15	45	39	4.22	52.41	4.52	2.76	42	
Апатиты	65.6-33.6	124	44±0.7	19	55±0.9	18	44±0.6	15	11±1.2	35	2	15	37	46	4.27	47.54	4.37	2.69	35	
Усть-Цильма	65.5-52.2	190	50±0.5	15	68±0.4	9	40±0.4	12	28±0.7	25	—	—	5	95	4.95	103.5	0.07	4.59	25	
Салехард	66.6-66.6	195	51±0.6	16	68±0.5	10	40±0.3	11	28±0.7	29	—	—	7	93	4.93	99.54	0.13	4.50	27	
Надым	65.4-71.5	117	61±0.8	15	69±0.5	7	39±0.4	11	30±0.8	31	—	—	2	98	4.98	123.9	0.32	5.60	20	
Красноселькуп	66.0-82.2	100	53±0.8	15	69±0.6	8	39±0.4	11	30±0.8	28	—	—	6	94	4.94	116.1	0.23	5.41	21	
Игарка	67.5-86.8	210	62±0.6	15	69±0.4	8	41±0.3	11	28±0.8	30	—	—	2	98	4.98	116.2	0.37	4.82	24	

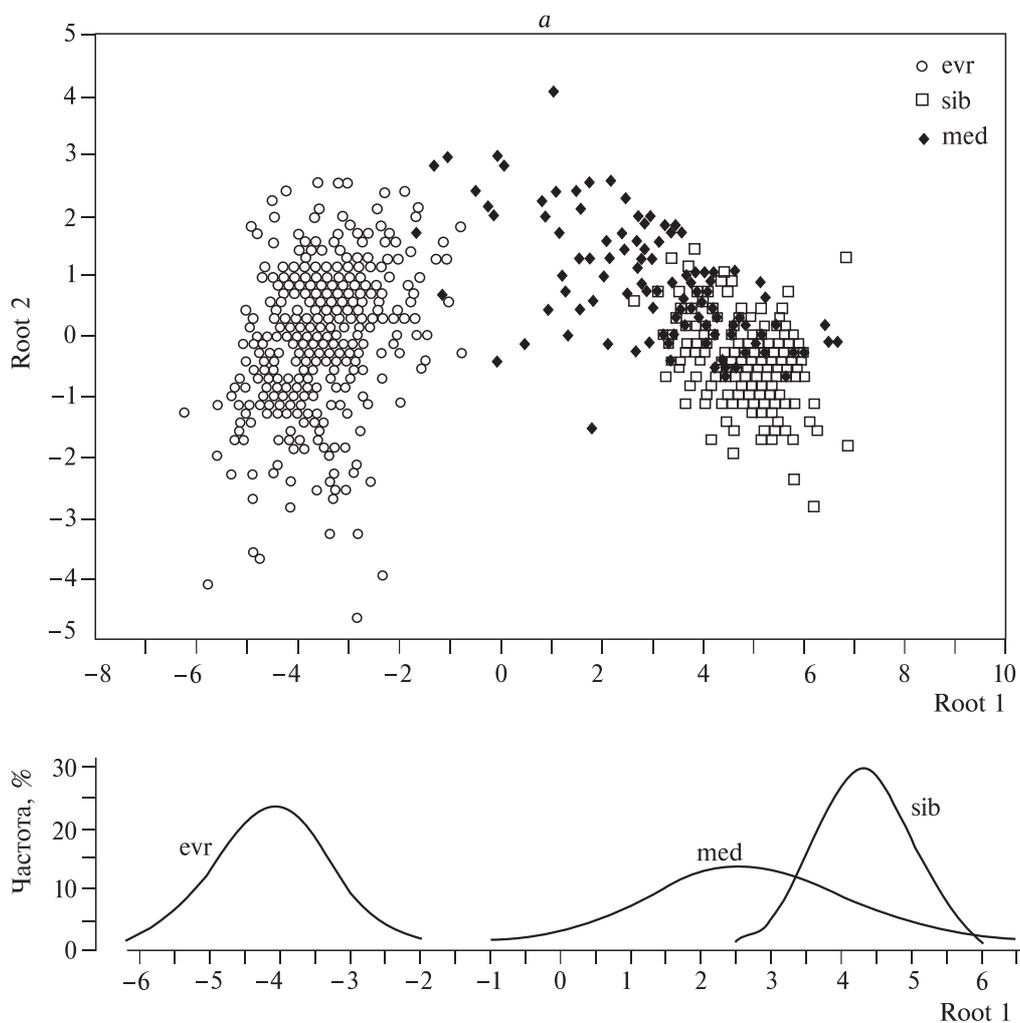
образная, и только на Урале и в Предуралье под влиянием интрогрессии она нередко принимает несколько угловатую форму.

При изучении формы семенных чешуй ели на территории региона с помощью метрических приемов оказалось, что в популяциях Мурманской области средний показатель  $C_n$  составляет 55–56,  $C_p$  — 44–48 %, а в популяциях на остальной территории — 68–69 и 39–41 % соответственно. Коэффициент внутривидовой (индивидуальной) вариации  $C_n$  находится в пределах 6–18, а  $C_p$  — 8–15 %. Коэффициенты вариации этих показателей здесь в 1.5–2 раза меньше, чем на остальной территории Европейской части России [Попов, 1999a]. Но и в пределах изучаемого региона ель неоднородна по показателю внутривидовой вариации.

Разность  $C_n - C_p$  можно рассматривать в виде комплексного показателя, характеризующего форму семенных чешуй. Среднее значение его на всем пространстве от Салехарда до Якутии изменяется очень мало (28–30 %) и только на территории Мурманской области он примерно втрое меньше (8–11 %). Внутривидовая изменчивость показателя  $C_n - C_p$  значительно больше, чем этих коэффициентов ( $C_n$  и  $C_p$ ) в отдельности. Коэффициент вариации находится в пределах 28–43 %, с заметным увеличением его на территории Мурманской области. Все показатели формы семенных чешуй ели на севере ареала находятся в обратном соотношении с показателями формы чешуй в популяциях ели европейской, где значение  $C_n$  значительно меньше, чем  $C_p$ .

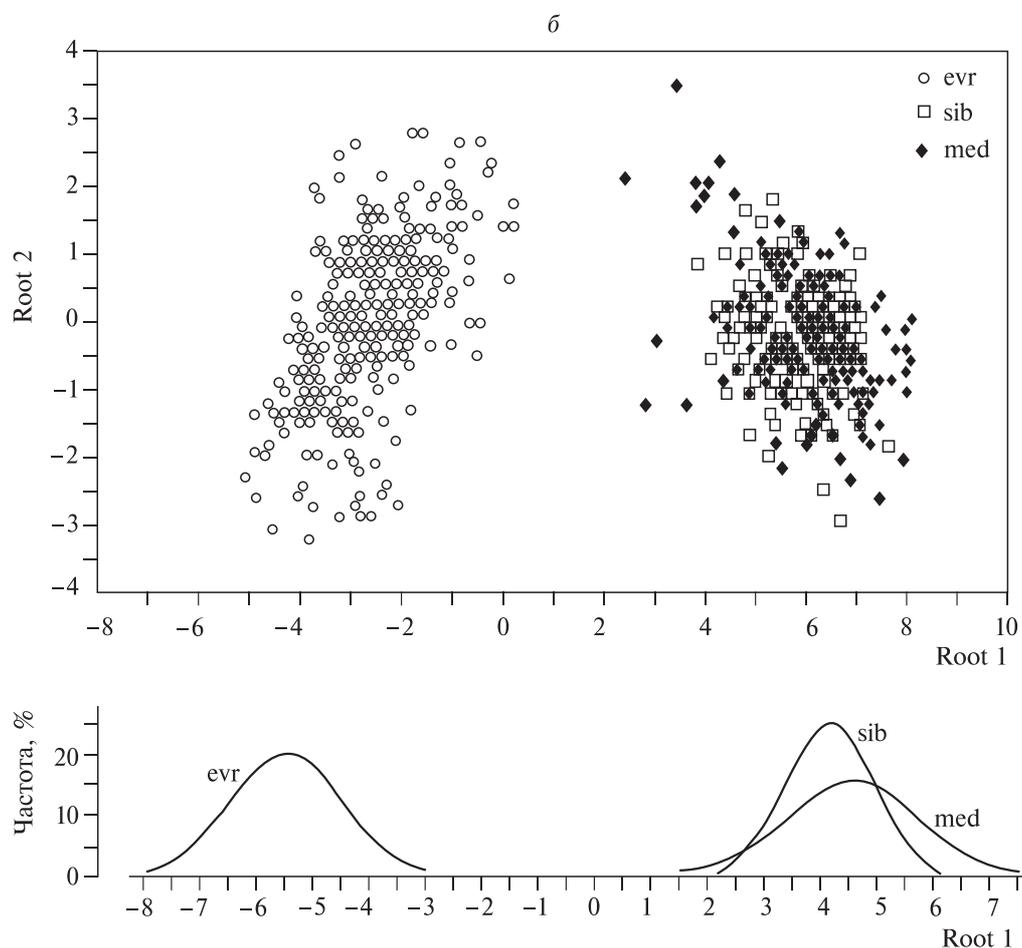
Фенотипическая структура популяций и их относительное фенотипическое положение соответствует параметрам формы семенных чешуй. Популяции ели в Мурманской области и по этим показателям существенно отличаются от всех остальных. По среднему показателю формы семенных чешуй (Iss) первые относятся к форме *P.ms.*, остальные — к форме *P.s.* Такие же различия и по показателю

Начало рис. 22



телям SMD и Root. 1. Существенное различие популяций ели из Мурманской области по форме семенных чешуй обусловлено генетическим влиянием ели европейской [Ильинов и др., 2006]. Такое постепенно ослабевающее влияние интрогрессии на популяции простирается, вероятно, только до Урала (или Салехарда), поскольку уже в районе Надыма внутривидовая изменчивость, например показателя  $C_n$ , приходит в «норму» (рис. 22, *a–в*).

Почти неизменными остаются показатели  $C_n$  и  $C_p$  по северной границе ареала ели далее на восток (от г. Туруханска до г. Верхоянска), по данным И.Ю. Коропачинского с соавт. [2012], хотя в основу их определения берутся иные параметры семенных чешуй. Например, показатель, близкий



(или аналогичный) к  $C_n$ , составляет:  $N/K = 0.90, 0.88, 0.91, 0.90$ , среднее равно  $0.90$  ( $90\%$ );  $O/K$  (показатель, аналогичный  $C_p$ ) =  $0.24, 0.23, 0.24, 0.23$ , среднее равно  $0.235$  ( $23.5\%$ ). В средней части ареала (те же авторы) соответствующие показатели равны:  $N/K$   $0.82, 0.80, 0.85, 0.84$ , среднее равно  $0.83$  ( $83\%$ );  $O/K$   $0.16, 0.16, 0.17, 0.16$ , среднее равно  $0.16$  ( $16\%$ ), т.е. форма семенных чешуй ели в северных районах более притуплена (менее заостренная), чем в средних районах.

Ель в северных районах характеризуется рядом других особенностей [Кареев, 1956; Норин, 1958; Науменко, 1964; Козубов, 1974; Андреев, 1986; Коропачинский и др., 2012]. Произрастая в экстремальных почвенных и погодноклиматических условиях, ель формирует соответствующие параметры многих признаков: меньшие размеры деревьев, хвои, шишек, семян и т.д. Здесь реже бывают семенные годы, а количество шишек и семян значительно меньше. Полнозернистость и всхожесть семян, как правило, небольшая. Древостои с низкой полнотой и бонитетом.

### 3.8. Южные районы ареала

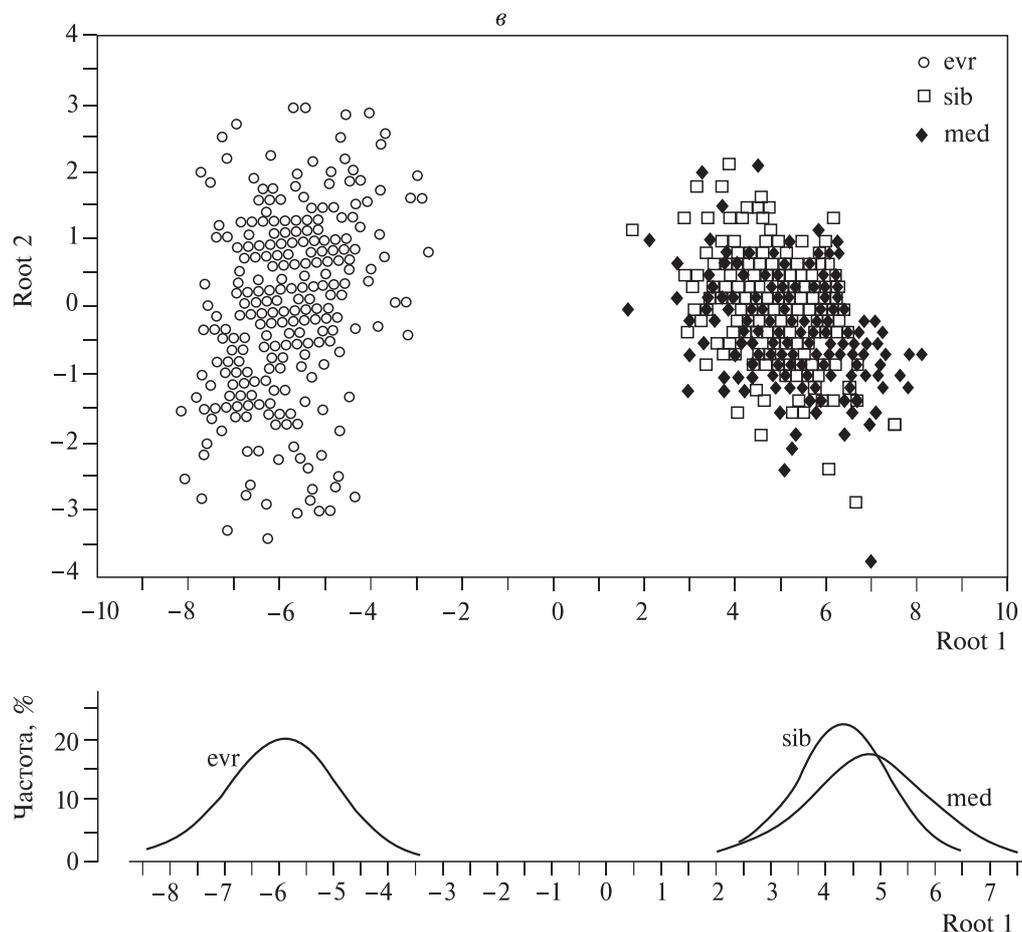


Рис. 22. Диаграмма рассеяния особей ели (*med*) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и сибирской (*sib*) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Апатиты (Мурманская область); *б* — г. Салехард (Ямало-Ненецкий автономный округ);  
*в* — г. Игарка (Красноярский край).

### 3.8. Южные районы ареала

Ели европейская и сибирская в южных районах ареала и прежде всего вдоль его границы в современный период по разным причинам имеют тенденцию к сокращению площадей, занятых достаточно полноценными, способными к самовосстановлению участками. Имеются данные об изменении формовой структуры популяций всего лишь за несколько десятилетий [Милютин, 1963]. Можно предположить, что в течение непродолжительного времени, структура популяций ели по южной границе ареала еще более изменится. А каково внутри- и межпопуляционное разнообразие ели здесь в настоящее

Таблица 21

Пункт	n	C <sub>n</sub>		C <sub>p</sub>		Частота фенотипов при градации												I <sub>ss</sub>					
		X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	X ± S <sub>x</sub>	C <sub>v</sub>	2-классной			3-классной			5-классной											
						e	s	e	m	s	e	em	m	ms	s								
																e	m		s				
Беловежская пушча	193	26±0.4	22	77±0.7	13	100	0	98	2	—	93	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.07
Унеча	200	29±0.4	20	71±0.7	14	100	0	68	32	—	54	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.64
Рязань	100	41±0.6	16	61±0.6	10	77	23	8	90	2	4	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.72
Арзамас	200	40±0.6	20	56±0.5	14	65	35	9	87	4	4	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.92
Ибреси	95	42±0.8	19	53±0.7	12	61	39	2	89	9	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.27
Казань	270	47±0.5	18	49±0.4	13	29	71	—	77	23	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.61
Можга	150	51±0.7	18	49±0.6	14	21	79	1	61	38	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.91
Красный Ключ	100	56±0.8	14	46±0.6	12	7	93	—	39	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.26
Екатеринбург	100	61±0.7	12	45±0.5	11	1	99	—	13	87	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.60
Тюмень	235	60±0.6	14	43±0.3	11	2	98	—	19	81	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.52
Кыштовка	110	64±0.5	9	41±0.4	10	—	100	—	5	95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.86

время? Ответ на этот вопрос имеет ботаническое, популяционно-экологическое, природоохранное и лесоресурсное значение.

Вдоль южной границы ареала ель часто представлена небольшими группами и даже одиночными деревьями, как правило, среди древостоев из других пород [Бобров, 1929; Порфирьев, Шаландина, 1984]. Кроме того, иногда на значительном протяжении вдоль всей условной южной границы ареала ель отсутствует. В связи с такой «мозаикой» еловых лесов изучать изменчивость ели весьма сложно, поскольку невозможно обеспечить достаточно большую популяционную выборку особей в том или ином месте, необходимую для получения достоверных результатов. Вместе с тем исследование биологических особенностей ели вдоль южной границы ареала, сложившихся к настоящему времени, представляет большой научный и лесоводческий интерес. Целью работы стало изучение формовой структуры, разнообразия и таксономической интерпретации популяций на большом протяжении от Беловежской пуши (Беларусь) до Новосибирской области.

Исходным материалом для изучения послужили образцы еловых шишек, собранных в ряде пунктов между 24 и 80° в.д. (табл. 21): № 3 — Беловежская пушча (пос. Каменюки в Беларуси)<sup>1</sup>, 6 — г. Унеча (Брянская обл.), 20 — г. Рязань (Окский заповедник), 33 — г. Арзамас (Нижегородская обл.), 40 — пос. Ибреси (Республика Чувашия), 45 — г. Казань (Волжско-Камский заповедник), 55 — г. Можга (Республика Удмуртия), 68 — пос. Красный Ключ (Республика Башкортостан), 77 — Екатеринбург (пос. Шувакиш), 79 — г. Тюмень (пос. Леваши), 110 — пос. Кыштовка в Новосибирской области [Попов, Тишин, 2008]. По су-

<sup>1</sup> См. рис. 1, табл. 1.

шествующему ареальному разделению [Соколов и др., 1977], первые семь пунктов располагаются в пределах ареала ели европейской, остальные четыре — в ареале ели сибирской. Некоторые из указанных сборов шишек (№ 6, 20, 68, 77, 79, 110) проведены на южном пределе распространения ели, другие (№ 3, 33, 40, 45, 55) — в районах, близких к указанному пределу.

В каждой выборке число особей от 100 и более, но в некоторых районах Среднего Поволжья участки еловых древостоев небольшие (или малое участие ели в составе других пород). Собрать по 100 шишек (по одной с каждого дерева) в них, как правило, невозможно, поэтому пришлось объединить малые выборки (иногда по 10–20 шт.) с учетом места их сбора. В каждой выборке шишек определялись их длина, форма семенных чешуй через коэффициенты сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) верхней части [Попов, 1999а]. Два последних показателя ( $C_n$  и  $C_p$ ) использовались в дискриминантном анализе [Боровиков, 1998] выборок. В качестве эталонных приняты типы популяций [Попов, 2012а]: *P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.* и соответствующие фенотипы особей: *e*, *em*, *m*, *ms*, *s*. Структуру популяций изучали с помощью дискриминантного анализа при 2- (*e* и *s*), 3- (*e*, *m*, *s*) и 5-классной (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) градации фенотипов.

Во всем ряду популяций в направлении с запада на восток наблюдается вполне определенная динамика по всем изученным признакам (табл. 21). Средняя длина шишек уменьшается от 100–114 до 65–68 мм. Самые крупные шишки в популяциях западных районов. На пространстве ареала от Рязанской области до Урала (Красный Ключ) средняя длина шишек составляет 75–90 мм, от Урала (Екатеринбург) до Новосибирской области (Кыштовка) — 65–74 мм. По данным А.В. Москвитина [1959], в лесостепной зоне Мордовии длина шишек у боровой ели колеблется от 8 до 12 см (в среднем 9.5 см), у низинной ели — от 4.5 до 7.5 см (в среднем 5.9 см). Коэффициент вариации длины шишек не имеет географически закономерного изменения и находится в пределах 12–17 (в среднем 14) %. Значение  $C_n$  изменяется с запада на восток от 26 до 64,  $C_p$  — от 77 до 41 % в том же направлении. Коэффициент вариации этих показателей имеет тенденцию к уменьшению с запада на восток.

Изменяется и формовая структура популяций. При 2-классной градации в районе Беловежской пуши и Унеча все особи относятся к фенотипу *e*, а в Новосибирской области — к фенотипу *s*. На территории Окского заповедника особей фенотипа *e* 77, а фенотипа *s* — 23 %. Выборки из районов Арзамаса и Ибреси оказались сходными, особей фенотипа *e* здесь 63–65, а фенотипа *s* 35–37 %. Выборки из районов Казани и Можги сходны по структуре и противоположны выборке из района Окского заповедника. В районах, расположенных далее на восток, имеется абсолютное преобладание (93–100 %) особей фенотипа *s*.

При 3-классной градации фенотипов структура популяций существенно изменяется. В крайних пунктах исследования (Беловежская пуша и Кыштовка) наблюдается абсолютное преобладание особей фенотипа *e* и *s* (98 и 95 %), а особей фенотипа *m* — только 2 и 5 % соответственно. В юго-западной части Брянской области (Унеча) частота особей фенотипа *e* составляет 68, фенотипа *m* — 32 %. Особей фенотипа *s* при 3-классной градации, как и в Беловежской пуше, не оказалось. В выборках из районов Окского заповедника, Арзамаса, Ибреси, Волжско-Камского заповедника имеется абсолютное преобладание

(90, 87, 89, 77 %) особей фенотипа *m*; особей фенотипа *e* — 8, 9, 2, 0 %; фенотипа *s* — 2, 4, 9, 23 % соответственно. Таким образом, большинство особей фенотипов *e* и *s* при 2-классной градации «перешли» в категорию *m* при 3-классной градации. В юго-западной части Удмуртии (Можга) 61 % особей относятся к фенотипу *m*, 38 — к фенотипу *s* и очень мало (1 %) — к фенотипу *e*. На западном склоне Среднего Урала (Красный Ключ) наблюдается обратное соотношение частоты фенотипов *m* и *s* — 39 и 61 %. В окрестностях Екатеринбургa, Тюмени, Кыштовки имеется абсолютное преобладание (87, 81, 95 %) особей фенотипа *s* и соответственно меньше особей фенотипа *m* (13, 19, 5 %). Особей фенотипа *e* начиная от восточной части Татарстана (Елабуга) и далее на восток практически не встречается.

При 5-классной градации особей в выборках имеется аналогичная географическая динамика их структуры, как при 2-классной и 3-классной градации. Только здесь еще выделяются особи промежуточных фенотипов *em* и *ms*. В выборке из Беловежской пуши 93 особей фенотипа *e* и 7 % — фенотипа *em*. Особей других фенотипов здесь нет. В районе г. Унеча 54 % особей относится к фенотипу *e*, 28 — к фенотипу *em* и 18 — к фенотипу *m*. Других фенотипов и здесь не оказалось. В районах Окского заповедника, Арзамаса, Ибреси большая часть особей (58, 63, 60 % соответственно) относится к фенотипу *m*, значительно меньше — к фенотипам *e*, *em*, *ms* и *s*.

Следующую совокупность по фенотипической структуре образуют выборки из районов Казани, Можги и Красного Ключа. Здесь 50 % особей фенотипа *ms*, по 11–40 и 7–37 % особей фенотипов *m* и *s* соответственно. Особей фенотипа *e* нет и редко (до 2–3 %) встречаются особи фенотипа *em*. Выборки из районов Екатеринбургa, Тюмени образуют отдельную совокупность, в которой особей фенотипа *s* 63–65, *ms* — 29–30, *m* — 5–7 %. Особей фенотипов *em* и *e* здесь практически нет. Выборка с территории Новосибирской области оказывается еще более «сибирской». Здесь абсолютное преобладание (86 %) особей фенотипа *s* и близкого к нему фенотипа *ms* (14 %).

По средним показателям формы семенных чешуй, внутривидовой вариации и структуры изучаемые выборки (Екатеринбург, Тюмень, Кыштовка)

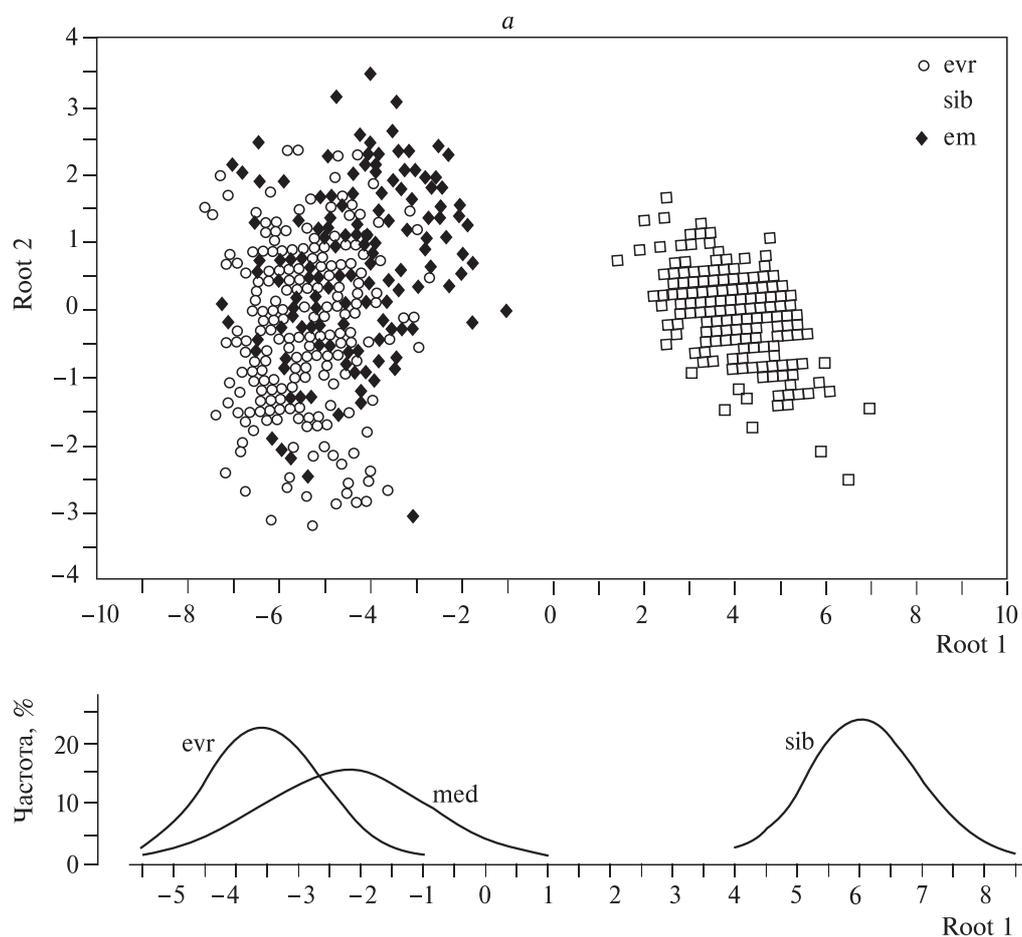
не достигают крайних значений, свойственных ели из Восточной Сибири (Витим, Олекма). Оценка популяций по средним показателям формы семенных чешуй ( $C_n$ ,  $C_p$ ) показала, что они относятся к той же категории фенотипа, который численно преобладает в популяции. Например, при 2-классной градации выборка из Волжско-Камского заповедника относится к фенотипу *P.s.*, при 3-классной — к фенотипу *P.m.*, при 5-классной — к фенотипу *P.ms.*, т.е. эта популяция в целом ближе к ели сибирской, но она существенно

Таблица 22

Показатели относительного положения популяций ели в южных районах ареала

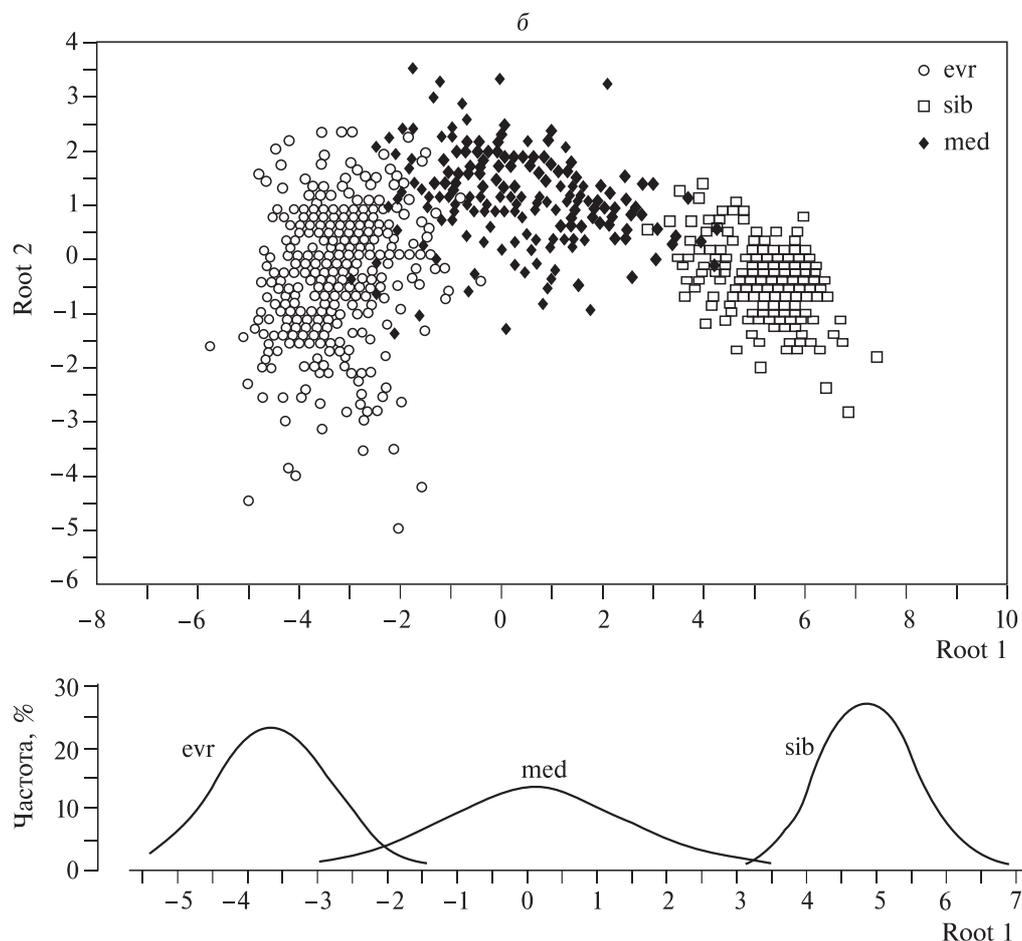
Пункт	SMD от		Root 1	
	evr	sib	X	C <sub>v</sub>
Беловежская пуша	0.36	85.05	-2.81	34
Унеча	2.12	70.13	-2.20	35
Рязань	13.12	37.27	-0.53	37
Арзамас	16.07	25.04	+0.07	42
Ибреси	25.70	26.70	+0.59	40
Казань	29.70	11.52	+1.27	37
Можга	35.45	8.11	+1.82	32
Красный Ключ	58.73	4.87	+3.03	42
Екатеринбург	73.80	1.56	+3.80	36
Тюмень	58.43	1.13	+2.93	32
Кыштовка	101.0	0.27	+4.78	24

Начало рис. 23



отличается и от ели из Восточной Сибири. Ее можно отнести к «гибридной ели с признаками сибирской» [Правдин, 1975] или к «гибридно-сибирскому комплексу промежуточных популяций» [Попов, 2005], или к гибридной форме ели сибирской (см. материал в гл. IV).

Фенотипическое положение всех рассматриваемых популяций можно определить (или уточнить) по дистанции Махаланобиса и полигону распределения особей относительно «эталонных» популяций (Root 1). Показатель SMD для выборок из Беловежской пуши, района Унечи, Рязани, Арзамаса от ели с Карпат меньше, чем от ели из Восточной Сибири (табл. 22). Выборка из Чувашии (Ибреси) находится практически на одинаковом положении от елей европейской и сибирской, поскольку значения SMD почти одинаковы (25.70 и 26.70). Все остальные популяции, расположенные к востоку, ближе к ели сибирской, естественно, с разной степенью приближения к ней (рис. 23, а-в).



Показатель Root 1 отражает расположение особей (и соответственно их вариацию) относительно ели европейской и сибирской. Статистическая обработка такого распределения позволяет определить пределы и уровень варьирования, а также среднее значение признака. Для «эталонных» популяций ели европейской (Рахов) и ели сибирской (Олекма, Витим) средние значения Root 1 равны  $-4.65$  и  $+6.27$ , коэффициенты вариации —  $23.7$  и  $15.3$  % соответственно. Все особи имеют один знак — минус или плюс, в зависимости от расположения полигона. От Беловежской пуши до Тюмени внутривидовая вариация особей по Root 1 существенно выше, чем в популяциях ели с Карпат и из Восточной Сибири. И только в районе Кыштовки коэффициент вариации такой же, как в «эталонной» популяции ели европейской, но значительно меньше, чем в «эталонной» популяции ели сибирской.

Это тем более удивительно, что обычно на окраинах ареалов растений отмечается пониженная изменчивость особей. Не заметно снижения и генетической изменчивости в южных районах ареала ели европейской и сибирской,

3.8. Южные районы ареала

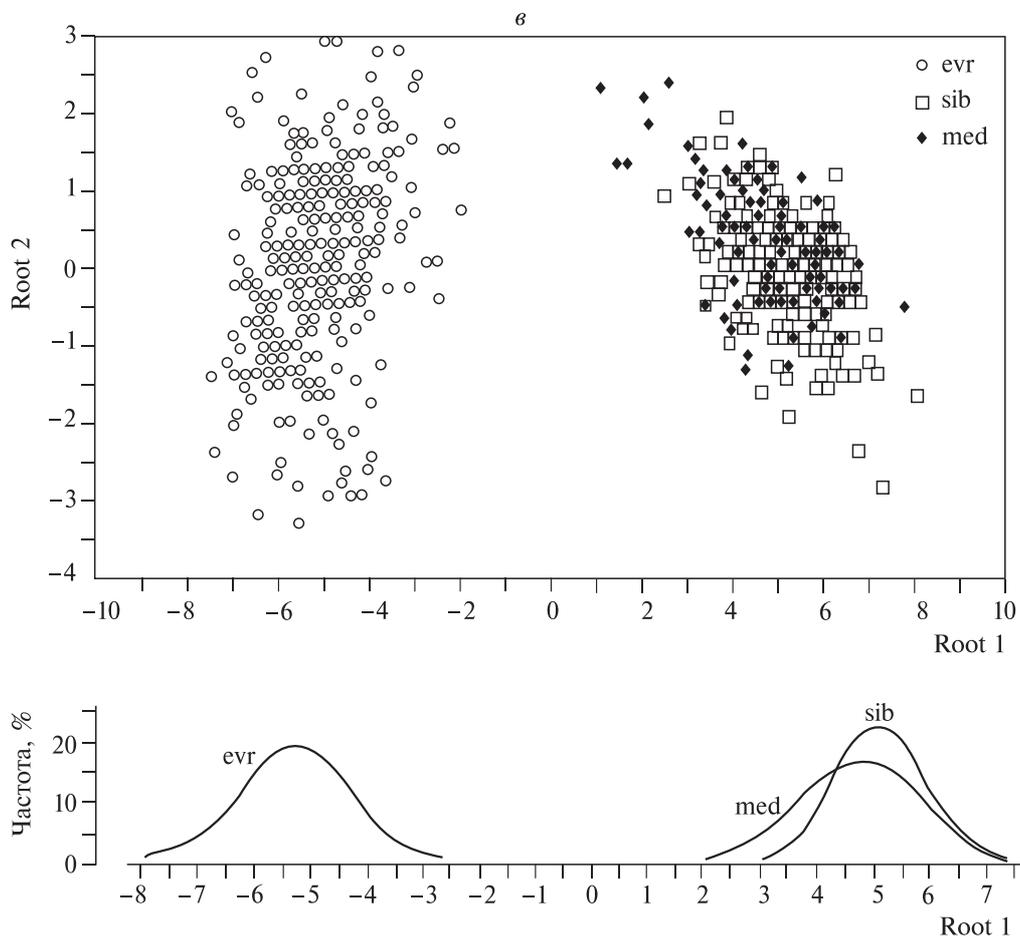


Рис. 23. Диаграмма рассеяния особей ели (*med*) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и сибирской (*sib*) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Унеча (Брянская область); *b* — г. Арзамас (Нижегородская область); *в* — пос. Кыштовка (Новосибирская область).

например по частоте аллеля *Gdh*<sup>0.75</sup> [Гончаренко, Падутов, 2001], а на Южном Урале и в Башкирском Предуралье отмечается даже повышенная фенотипическая изменчивость ели сибирской по сравнению с генотипической [Путенихин и др., 2005].

Повышенная изменчивость показателей Root 1 и внутривидового разнообразия фенотипов в промежуточных популяциях (Рязань — Красный Ключ) может указывать на то, что на современной южной границе ареала ели экстремальных условий для ее произрастания не наблюдается, ее естественный предел распространения, вызванный природно-климатическими факторами, определяется, скорее всего, факторами антропогенного характера. Эколого-

физиологические особенности ели обуславливают успешный рост ее во многих скверах и парках более южных районов страны [Капер, 1954] и даже в географических культурах за пределами ареала, например в Липецкой области [Шутяев, 1995].

Европейская ель в районе Беловежской пуши и Брянской области представляет собой типичную форму этого вида [Милютин, 1963; Юркевич и др., 1971; Правдин, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006]. В 1944 г. Е.Г. Бобров отметил, что «типичная европейская ель населяет западные области Союза». Ель в районе Окского заповедника находится на самом южном пределе распространения. Здесь она весьма существенно отличается от ели, произрастающей западнее, и больше соответствует фенотипу (или расе) *P.em.*, т.е. представляет собой «гибридную ель с признаками европейской» [Правдин, 1975] или «гибридно-европейский комплекс промежуточных популяций» [Попов, 2005], или гибридную форму ели европейской. В возрасте репродукции ель имеет хорошие вид и состояние.

## ГЛАВА IV

### ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ГИБРИДНЫХ ФОРМ ЕЛИ НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЫ

Результаты изучения разнообразия формы семенных чешуй в популяциях ели в разных районах европейской части ареала обычно интерпретируются с точки зрения внутривидовой систематики. Причем нередко внутривидовые вариации особей по форме семенных чешуй считают видами ели европейской, сибирской или гибридной, что в принципе неправильно [Завадский, 1968; Правдин, 1975; Грант, 1984; и др.]. Популяции и их региональные группы образуют расы [Коржинский, 1893; Комаров, 1944; Завадский, 1968; Айала, 1984], которые могут рассматриваться в том или ином таксономическом ранге. Если ели европейскую и сибирскую рассматривать в качестве видов, то к ним, в данном случае, относятся популяции в районах I (*P.e.*) и VIII, IX (*P.s.*) соответственно (гл. II). Популяции в районах II и III образуют гибридную форму (разновидность) ели европейской (*P.em.*). Популяции в районах VI и VII — гибридную форму (разновидность) ели сибирской (*P.ms.*). Популяции в районах IV и V образуют промежуточную форму (разновидность) ели европейской и сибирской (*P.m.*), которые в наибольшей степени соответствуют наименованию *var. medioxima*.

С учетом естественной (интрогрессивной) гибридизации елей европейской и сибирской [Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1974; Правдин, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006] промежуточную группу популяций (*P.m.*) можно рассматривать как гибридную форму групп *P.e.* и *P.s.* ( $P.m. = P.e. \times P.s.$ ), представляющие ели европейскую и сибирскую соответственно. Группы *P.em.* и *P.ms.* — как гибридные формы *P.e.* и *P.m.* ( $P.em. = P.e. \times P.m.$ ) с одной (западной) стороны и *P.m.* и *P.s.* ( $P.ms. = P.m. \times P.s.$ ) — с другой (восточной).

Структура групп популяций (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *ms.*, *P.s.*) на основе 5-классной градации фенотипов особей (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*) представляет собой, по существу, матрицу формовой (фенотипической) изменчивости ели на востоке Европы (табл. 23). В группах *P.e.* и *P.s.* 3/4 особей соответствуют фенотипам *e* и *s*, 1/5 — ближайшим к ним фенотипам *em* и *ms* и примерно по 5 % — фенотипу *m*. Группы *P.em.* и *P.ms.* по структуре противоположны друг другу. В них наблюдается существенное преобладание особей трех крайних фенотипов

Таблица 23

**Усредненная формовая структура популяций ели разных фенотипических групп на востоке Европы**

Группа популяций	N	Частота фенотипов, %					Iss
		<i>e</i>	<i>em</i>	<i>m</i>	<i>ms</i>	<i>s</i>	
<i>P.e.</i>	6	74	20	6	—	—	1.32
<i>P.em.</i>	9	36	35	27	2	—	1.95
<i>P.m.</i>	30	4	15	58	20	3	3.03
<i>P.ms.</i>	23	—	2	25	45	28	3.99
<i>P.s.</i>	7	—	—	4	19	77	4.61

типов *e* (36 %), *em* (35), *m* (27 %) в группе *P.em.* и фенотипов *s* (28 %), *ms* (45 %), *m* (25 %) в группе *P.ms.* и только единично (3–4 %) встречаются особи фенотипа *ms* в группе *P.em.* и фенотипа *em* в группе *P.ms.* В группе *P.m.* с разной частотой встречаются особи всех фенотипов, со значительным преобладанием (около 60 %) особей фенотипа *m*. Средний индекс (балл) формы семенных чешуй по группам (1.32–4.61) близок к принятой градации (1–5). Во всех группах популяций наблюдается большая изменчивость частоты особей разных фенотипов, особенно крайних вариантов (фенотипов). Структура популяций на такой обширной территории при значительной вариации частоты особей разных фенотипов с выделением только пяти фенотипических групп оказывается весьма усредненной (приблизительной), поэтому целесообразно более детальное (дробное) изучение этих групп по соответствующим регионам.

#### 4.1. Гибридная форма ели европейской

Ареал ели европейской занимает обширные пространства на территории Европы [Бобров, 1971; Правдин, 1975; Schmidt-Vogt, 1977; Schmidt, 2002a; и др.] Большой район на востоке Европы заселен, как считается, популяциями гибридного происхождения елей европейской и сибирской [Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1974; Правдин, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006]. Главным морфологическим признаком, указывающим на гибридное происхождение ели здесь, является форма семенных (шишечных) чешуй [Регель, 1883; Вольф, 1925; Данилов, 1943; Правдин, 1975]. Этот признак в большей степени обусловлен генетическими факторами, т.е. обладает высокой наследуемостью [Попов, 1997; Гашева, 2004; Holubčik, 1973; Khalil, 1974, 1984]. Форма семенных чешуй широко используется при изучении внутривидовой изменчивости ели европейской [Данилов, 1943; Панин, 1957; Голубец, 1960, 1968; Юркевич и др., 1971; Ронис, 1972; Этверк, 1974; Татаринев, 1987; Щербаков, Мельник, 1999; Семаков и др., 2004; Мельник и др., 2004; Prieħäusser, 1956].

В результате проведенных исследований установлено, что на территории, главным образом Восточной Европы, сформировались популяции с большим разнообразием особей, различающихся по форме семенных чешуй и другим признакам. В общем направлении с запада на восток в популяциях форма семенных чешуй изменяется от «типичной» для ели европейской до «типичной» для ели сибирской. К востоку от района распространения «чистой» ели европейской, т.е. без генетического влияния ели сибирской, сформировались популяции, близкие к ней, но все же отличающиеся, прежде всего, формой семенных чешуй. Такие популяции образуют, по существу, гибридную форму ели европейской, а Л.Ф. Правдин [1975] назвал их гибридными популяциями с признаками ближе к ели европейской. Нами изучено их распространение, фенотипическая структура и положение относительно елей европейской и сибирской с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа [Попов, 2012д].

Структуру популяций в районах распространения гибридной формы ели европейской (*P.em.*) исследовали на основе 5-классной градации фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*), соответствующих «эталонным» популяциям (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) [Попов, 2012а]. Исходя из следующих условных баллов [Правдин,

#### 4.1. Гибридная форма ели европейской

1975]:  $e$  — 1,  $em$  — 2,  $m$  — 3,  $ms$  — 4,  $s$  — 5, определяли средний балл (или индекс) формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций. Обработку материалов проводили с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998] по коэффициентам сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) семенных чешуй [Попов, 1999a]. Относительное фенотипическое положение популяций оценивали по дистанции (квадрату дистанции) Махаланобиса (SMD). Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1, получаемых при дискриминантном анализе.

Группа популяций (рис. 24, 1–15), соответствующая фенотипу («эталону») *P.em.*, выделена с помощью дискриминантного анализа по средним показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. Фенотипическая структура популяций этой группы отличается определенным своеобразием. В составе этих популяций нет особей фенотипа ели сибирской ( $s$ ), частота особей фенотипа  $ms$  составляет 2 (0–7), фенотипа  $m$  — 31 (14–55),  $em$  — 35 (28–44),  $e$  — 32 (10–54) %. Для сравнения, в популяциях «типичной» ели европейской частота особей таких же фенотипов ( $e$ ,  $em$ ,  $m$ ) иная: Рахов — 93, 7, 0; Ивано-Франковск (Украина) — 90, 9, 1; Беловежская пушта (Беларусь) — 75, 20, 5; Ганцевичи (Беларусь) — 82, 16, 2 % соответственно. Как видно, в этих популяциях наблюдается абсолютное преобладание (75–93 %) особей фенотипа ели европейской, мало особей фенотипа  $em$ ,

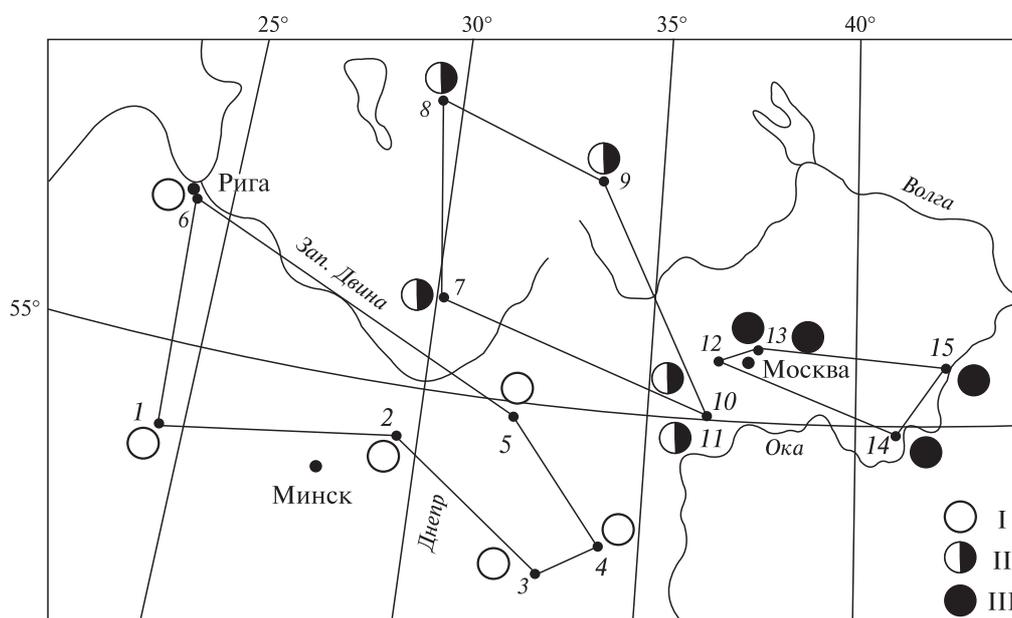


Рис. 24. Географическое расположение популяций разных групп (I–III) гибридной формы ели европейской по комплексу признаков формы семенных чешуй.

Пункт: 1 — Друскининкай, 2 — Толочин, 3 — Унеча, 4 — Брянск, 5 — Смоленск, 6 — Рига, 7 — Новосokolники, 8 — Струги Красные, 9 — Валдай, 10 — Обнинск, 11 — Поречье, 12 — Истра, 13 — Хотьково, 14 — Рязань, 15 — Муром.

Таблица 24  
Средние показатели фенотипической структуры и относительного положения популяций разных групп гибридной формы ели европейской

Группа популяций	N	Частота фенотипов, %						Iss	SMD		Root L.m
		e	em	t	ms	s	e-em		s-em		
I	6	47 (44-54)	36 (28-41)	17 (14-19)	0 (0-2)	—	1.70 (1.64-1.77)	3.29 (2.34-3.65)	65.23 (52.64-72.10)	-2.02	
II	5	31 (28-38)	36 (33-44)	30 (23-36)	3 (1-7)	—	2.05 (1.91-2.16)	6.45 (5.49-7.89)	51.03 (44.83-59.93)	-1.36	
III	5	13 (10-17)	34 (30-37)	49 (43-55)	4 (2-6)	0 (0-2)	2.45 (2.38-2.49)	10.41 (8.03-12.02)	44.65 (38.26-55.45)	-0.96	

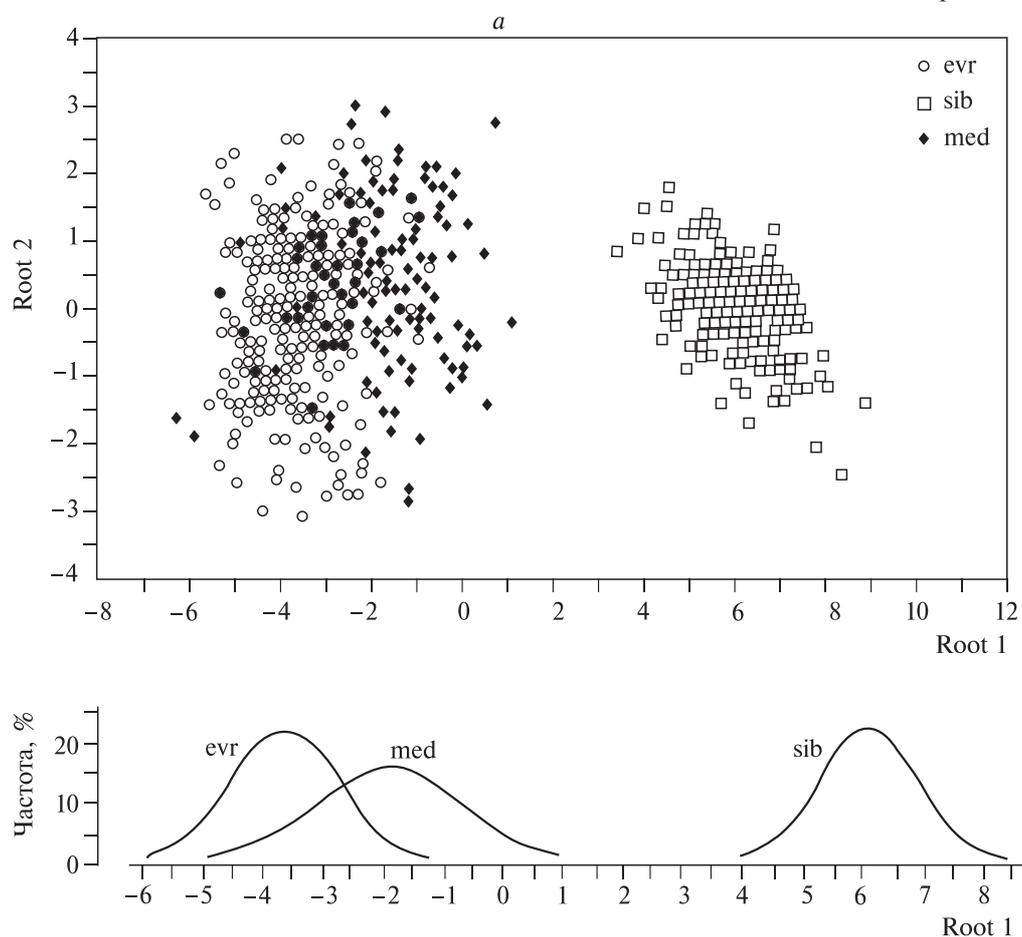
частота фенотипа *t* представлена единичными экземплярами, особей других фенотипов нет. Таким образом, между изучаемыми популяциями и популяциями «типичной» ели европейской имеется большой интервал (разрыв) по фенотипической структуре.

Географическая изменчивость частоты особей фенотипа *em* в этих популяциях оказалась наименьшей ( $C_v = 11\%$ ). Средний балл формы семенных чешуй близок к 2 (1.64-2.49), коэффициент межпопуляционной вариации составляет 16%. Дистанция SMD от «эталонной» популяции ели европейской (2.34-12.02) значительно меньше, чем от ели сибирской (38.26-72.10). Эти показатели характеризуются сравнительно большой географической изменчивостью.

Вся совокупность популяций заметно разделяется на три группы по фенотипической структуре, среднему баллу формы семенных чешуй, дистанции SMD (табл. 24). Условно первую группу составляют популяции в юго-западной части региона. В составе популяций здесь заметно преобладание (в среднем 47%) особей фенотипа ели европейской, меньше частота (36%) особей фенотипа *em*, особей фенотипа *t* только 17%. Особей других фенотипов здесь нет. Средний балл формы чешуй в популяциях этой группы равен 1.70, а дистанция SMD.e-em — 3.29, SMD.s-em — 65.23.

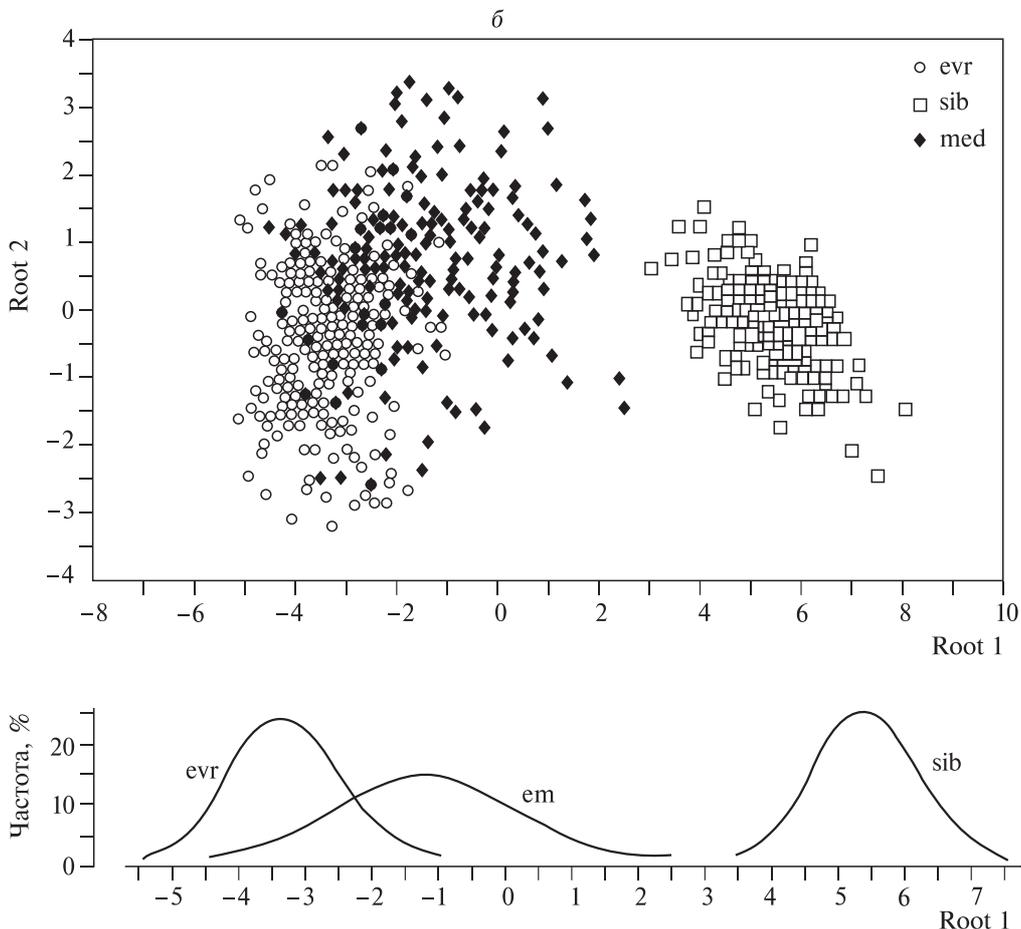
Популяции второй группы занимают центральную часть региона. Здесь несколько больше частота (36%) особей фенотипа *em*, частота особей фенотипов *e* и *t* практически одинакова (31 и 30%), очень мало (1-7%) особей фенотипа *ms*. Средний балл формы чешуй здесь равен 2. Дистанция (SMD.e-em) от ели европейской (6.45) увеличивается, но все же во много раз меньше, чем (SMD.s-em) от ели сибирской (51.03).

Группу III образуют популяции в районах г. Истра и Хотьково Московской области, Окского биосферного заповедника (Рязанская область), юго-восточной части Владимирской области (г. Муром). Сюда же относится выборка из Норвегии (между городами Осло и Тронхейм, но несколько ближе к последнему), т.е. в целом эти популяции располагаются к северо-востоку от популяций группы II. В этой группе популяций наибольшая частота (49%) особей фенотипа *t*, заметно меньше частота (34%) фенотипа *em*, еще меньше частота (13%) особей фенотипа ели европейской и так же, как во II группе, мало (2-6%) особей фенотипа *ms*. Средний балл формы чешуй равен 2.45. Дистанция SMD.e-em (10.41) также значительно меньше, чем SMD.s-em (44.65).



Фенотипические структуры групп I и III представляют собой практически зеркальное отражение. Популяции группы II представляют собой промежуточную форму в данной совокупности. Частота особей фенотипа *em* в среднем по группам почти одинакова (34–36 %), а различия групп определяются в основном частотой особей фенотипа *e*, с одной стороны, и частотой особей фенотипов *t* и *ms* — с другой.

Другим признаком, характеризующим положение популяций на общей шкале изменчивости, является показатель Root 1. Распределение особей по шкале Root 1 дается с учетом положения особей другого вида, поэтому оно представляет больший интерес для анализа. Показатель Root 1 для «эталонных» популяций елей европейской и сибирской в сочетании с другими (популяциями) хотя и изменяется, но незначительно. Коэффициент вариации составляет всего 6 и 5 % соответственно. Географическая изменчивость показателя Root 1 для анализируемых популяций (–0.78...–2.32) значительно больше ( $C_v = 35\%$ ).



Полигоны распределения особей на шкале Root 1 в популяциях I группы характеризуются показателем  $-2.02$  ( $-1.55...-2.32$ ), II группы —  $-1.36$  ( $-1.12...-1.71$ ), III —  $-0.96$  ( $-0.78...-1.23$ ).

Для популяции ели из Беловежской пуши этот показатель равен  $-2.96$ , а для «эталонной» популяции ели европейской (в этом случае) —  $-3.52$ . Отсюда видно, что отличие анализируемых популяций от «смежной» беловежской популяции значительно больше, чем беловежской от «эталонной». Средний балл формы семенных чешуй в популяциях в большей степени отражает фенотипическую структуру и относительное положение популяций, поскольку имеется большое сходство в географической изменчивости с показателями Root 1 и SMD.

Для всех популяций (выборок) группы *P.em.* были определены диаграммы рассеяния особей (*med*) относительно особей «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и ели сибирской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и кривые нормального распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает и столбчатый график распределения всех особей (в выборке) и нормальные кривые по ним. Послед-

4.1. Гибридная форма ели европейской

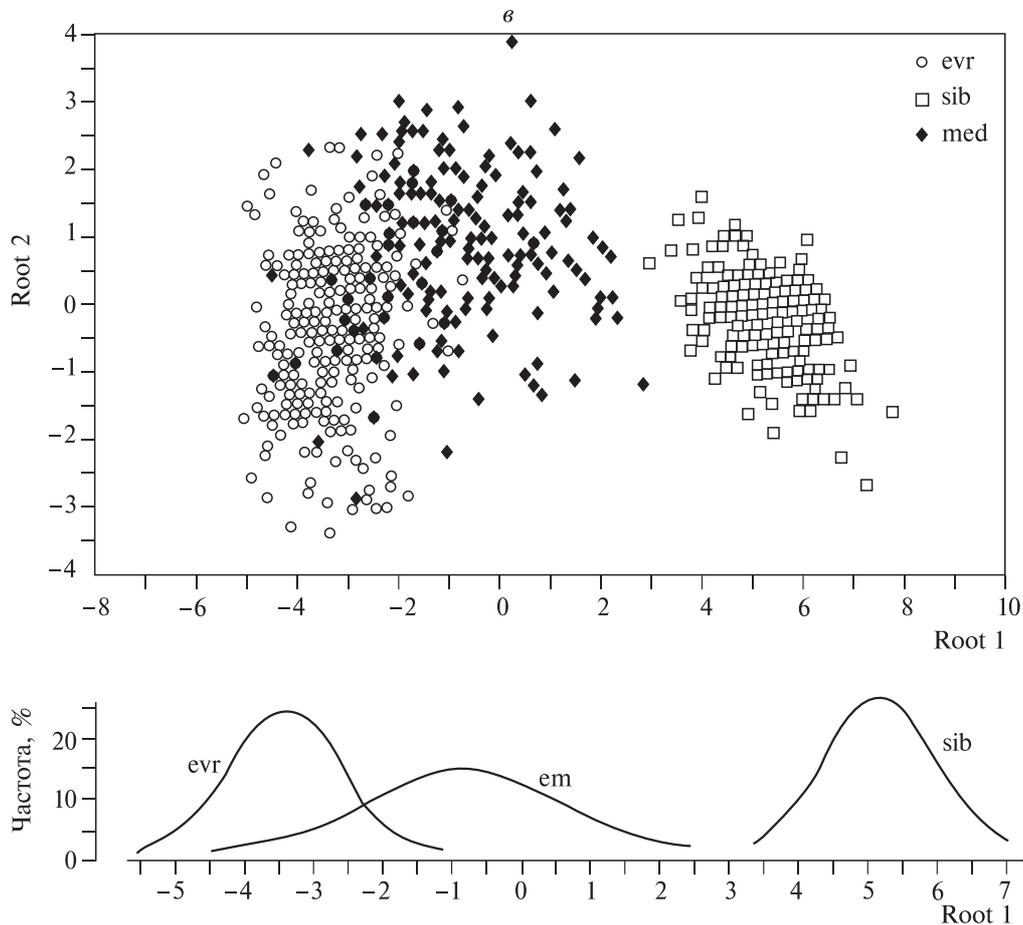


Рис. 25. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Брянск (Брянская область); *б* — г. Струги Красные (Псковская область); *в* — г. Хотьково (Московская область).

ние приведены к распределению 100 %. Здесь показаны такие распределения по пунктам г. Брянск (рис. 25, *a*), г. Струги Красные (рис. 25, *б*), г. Хотьково (рис. 25, *в*), отражающие общий характер географической динамики популяций. Полигоны и кривые распределения особей, прежде всего, относительно «эталонной» популяции ели европейской сравнительно однотипны, хотя и наблюдается некоторое изменение их с запада на восток и на север.

Одной из особенностей изучаемых популяций является большая изменчивость особей по показателю Root 1 по сравнению с популяциями елей европейской и сибирской; коэффициент вариации равен 41 (37–45), 24–25 и 15 % соответственно. Это может указывать на существенное генетическое влияние ели

сибирской (через комплекс промежуточных, располагающихся восточнее) на структуру изучаемых популяций, поскольку отмечается повышенная изменчивость и некоторых генетических признаков в гибридных популяциях елей европейской и сибирской [Гончаренко, Падутов, 2001]. В целом все популяции анализируемой совокупности, естественно, ближе к «типичной» ели европейской, чем к ели сибирской.

Интересно, что по результатам визуальной оценки формы чешуй на основе внутривидовой изменчивости средний балл (формы чешуй) на территории Эстонии [Этвек, 1974], Латвии [Ронис, 1972], среднечешуйчатого «холмистого экотипа» [Novacek, 1977] оказался равным 2.7, т.е. ближе к форме *P.m.*, чем к форме *P.em.* Это вполне возможно, поскольку при визуальной оценке формы чешуй структура популяций существенно отличается от оценки ее на основе «эталонных» популяций, предусмотренных дискриминантным анализом.

Популяции группы *P.em.* отличаются не только по форме семенных чешуй, но и по многим другим признакам. Здесь средняя длина шишек находится в пределах 85–100 мм [Попов, 2011а], масса 1000 шт. семян — 5–5.5 (6) г [Попов, 2006], относительная высота семенного потомства составляет 113–138 % [Попов, 2007в]. В этих популяциях несколько повышена частота аллеля *Gpi*<sup>0.80</sup> [Гончаренко, Падутов, 2001]. С таксономической точки зрения изучаемая совокупность популяций представляет собой гибридную форму (или разновидность) ели европейской или географическую расу в ее пределах.

## 4.2. Гибридная форма ели сибирской

Ареал ели сибирской на европейской территории занимает ее северо-восточную часть, включая все Предуралье и западный склон Урала [Соколов и др., 1977; Бобров, 1978; Чертовской, 1979]. Здесь он составляет западную часть общего ареала этого вида. Считается, что ель сибирская в этой части ареала постепенно «переходит» в ель европейскую, с которой образует гибридные популяции с промежуточными параметрами многих признаков [Правдин, 1975; Попов, 1999б, 2005; Гончаренко, Падутов, 2001].

Ель, произрастающая здесь, во многом отличается от ели в Западной и Восточной Сибири, прежде всего, по форме семенных чешуй [Попов, 1999б, 2005]. Такие популяции образуют, по существу, гибридную форму ели сибирской, а Л.Ф. Правдин [1975] назвал их гибридными популяциями с признаками, близкими к ели сибирской. Изучение их распространения, фенотипической структуры и положения относительно елей европейской и сибирской с использованием приемов метрики и дискриминантного анализа является целью данной работы.

Л.Ф. Правдин [1975] в пределах сплошного ареала «ели европейской и ели сибирской в СССР» выделил зону распространения гибридных популяций примерно от Валдая на западе до Предуралья на востоке. По его мнению, в восточных районах этой зоны распространены гибридные популяции с преобладанием признаков ели сибирской. Несколько позднее всю эту зону он [Pravdin, Rostovtsev, 1979] обозначил как ареал ели финской. Д.Н. Данилов [1943], изучая изменчивость формы семенных чешуй ели по условной линии от Тверской

Таблица 25

Средние показатели фенотипической структуры и относительного положения популяций разных групп гибридной формы ели сибирской

Группа популяций	N	Частота фенотипов, %					Iss	SMD		Root 1 $\chi$ (Lim)
		e	em	m	ms	s		e-ms	s-ms	
I	8	—	4 (1-7)	48 (40-53)	38 (34-50)	10 (7-15)	3,54 (3,41-3,61)	27,58 (25,60-30,46)	12,01 (8,58-14,70)	1,22 (0,91-1,43)
II	12	—	2 (0-4)	31 (22-39)	44 (39-52)	23 (13-30)	3,88 (3,70-4,05)	37,04 (31,78-41,53)	7,91 (5,41-11,24)	1,87 (1,41-2,16)
III	8	—	1 (0-2)	12 (8-15)	46 (37-52)	41 (35-51)	4,26 (4,18-4,43)	54,34 (47,54-59,93)	4,73 (3,23-6,57)	2,83 (2,35-3,20)

Примечание. Приведены средние значения по группам и пределы варьирования признака по популяциям.

области до пос. Нырб на северо-востоке Пермского края, обнаружил уменьшение заострения семенных чешуй с запада на восток. По его данным, популяции в Тверской и Вологодской областях ближе к ели европейской, а в Кировской области (Халтуринский, Фаленский районы) — к ели сибирской. В районе пос. Нырб популяции практически соответствуют «типичной» ели сибирской, поскольку почти полностью (90 %) состоят из особей фенотипа ели сибирской. Эти результаты получены при оценке угла заострения чешуй с помощью угломерного шаблона с градацией 30° [Данилов, 1943], т.е. с большой долей субъективности, поскольку округлая форма чешуй (у многих особей, встречающихся здесь) не измеряется размером угла.

Структуру популяций гибридной формы ели сибирской изучали на основе 5-классной градации фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*), соответствующие «эталонным» (*P.e.*, *P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) популяциям [Попов, 2012a]. Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл (или индекс) формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций. Обработку материалов выполняли с помощью дискриминантного анализа по коэффициентам сужения ( $C_n$ ) и вытянутости ( $C_p$ ) семенных чешуй [Попов, 1999a]. Относительное фенотипическое положение популяций оценивали по дистанции (квадрату дистанции) Махаланобиса (SMD). Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1, получаемых при дискриминантном анализе.

Группа популяций (рис. 26, 1–28), соответствующая фенотипу («эталону») *P.ms.*, выделена по средним показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. Район распространения этих популяций занимает сравнительно широкую полосу территории, которая простирается от Мурманской области до Южного Предуралья. Фенотипическая структура популяций этой группы отличается определенным своеобразием (табл. 25). В составе их нет особей фенотипа ели европейской (*e*), частота особей фенотипа *em* составляет всего 2 (0–8), фенотипа *m* — 25 (8–40), *ms* — 45 (37–55), *s* — 28 (7–51) %.

Для сравнения, в популяциях ели сибирской, например в районе г. Печора, частота особей фенотипа *ms* составляет 7, фенотипа *s* — 93, г. Салехард — 7 и 93, г. Ханты-Мансийск — 13 и 87, г. Томск — 4 и 96 % соот-

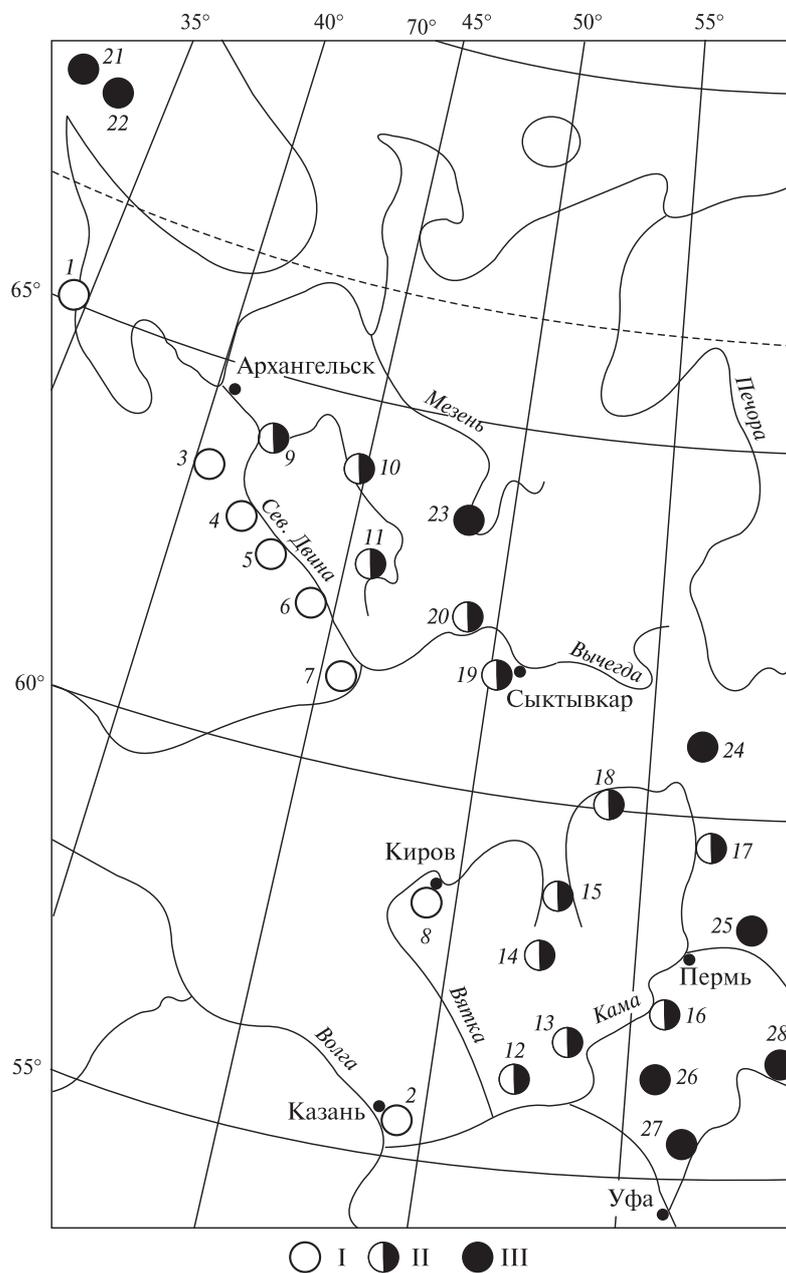


Рис. 26. Географическое расположение популяций разных групп (I–III) гибридной формы ели сибирской по комплексу признаков формы семенных чешуй.

Пункт: 1 — Кемь, 2 — Казань, 3 — Обозерский, 4 — Березник, 5 — Рочегда, 6 — Верхняя Тойма, 7 — Ядриха, 8 — Киров, 9 — Усть-Пинега, 10 — Карпогоры, 11 — Горка, 12 — Можга, 13 — Ижевск, 14 — Балезино, 15 — Афанасьево, 16 — Оса, 17 — Березники, 18 — Гайны, 19 — Сыктывкар, 20 — Микунь, 21 — Апатиты, 22 — Мончегорск, 23 — Кослан, 24 — Нырб, 25 — Чусовой, 26 — Арибашево, 27 — Красный Ключ, 28 — Нязепетровск.

ветственно. Особей других фенотипов нет. Таким образом, между изучаемыми популяциями и популяциями, располагающимися восточнее, имеется заметный интервал.

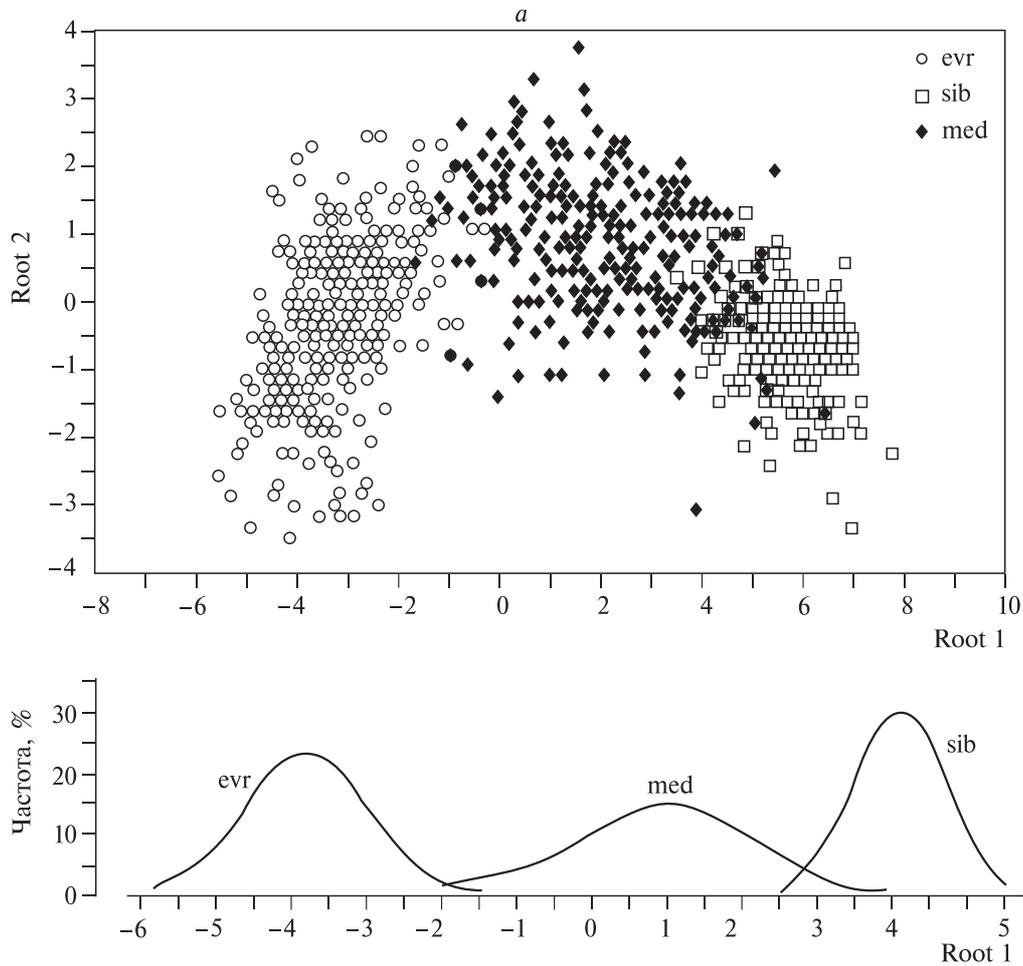
Географическая изменчивость частоты особей фенотипа *ms* в изучаемых популяциях оказалась наименьшей ( $C_v = 11\%$ ). Средний индекс формы семенных чешуй близок к 4 (3.41–4.43). Показатель относительного расстояния на общей шкале изменчивости Root 1 изменяется от 0.91 до 3.20 при коэффициенте географической вариации 26%. Полигон распределения особей в «эталонной» популяции ели европейской располагается в отрицательной зоне, показатель Root 1.e находится в пределах –3.77...–4.94. Полигон распределения особей в «эталонной» популяции ели сибирской располагается в положительной зоне, показатель Root 1.s — в пределах 4.12–5.02. Все анализируемые популяции оказываются значительно ближе к «эталонным» популяции ели сибирской, чем к ели европейской. Аналогично положение популяций и по значениям SMD.

Анализируемая совокупность популяций довольно заметно разделяется на три группы по фенотипической структуре, среднему значению индекса формы семенных чешуй, по Root 1 и дистанции SMD. В составе популяций группы I заметно преобладание (48%) особей фенотипа *m*, несколько меньше особей фенотипа *ms* (38%) и значительно меньше особей фенотипов *s* (10%) и *em* (4%). Средний индекс формы семенных чешуй (3.54) находится в промежулке между формами *m* и *ms*. По показателю SMD эти популяции ближе к «эталонной» популяции ели сибирской, чем к ели европейской. На шкале относительных расстояний (Root 1) эти популяции находятся на значительной дистанции от центра поля изменчивости (т.е. от 0). Популяции этой группы располагаются в виде очень узкой полосы, вытянутой с северо-запада на юго-восток: г. Кемь (в Карелии), далее районы вдоль левого берега Северной Двины и, по-видимому, в районах, прилегающих к р. Вятка с запада, включая территорию Волжско-Камского биосферного заповедника (Республика Татарстан).

В составе популяций группы II заметно преобладание особей фенотипа *ms* (44%), значительна и частота особей фенотипов *m* (31%) и *s* (23%) и только единично (около 2%) встречаются особи фенотипа *em*. Средний индекс (3.88) близок к форме *ms*. По показателям SMD и Root 1 эти популяции еще дальше от ели европейской и еще ближе к ели сибирской. Популяции этой группы занимают, по-видимому, несколько более широкую полосу в общем направлении с северо-запада на юго-восток: приречные районы Пинеги, район в среднем течении р. Вычегда, и далее все пространство между Вяткой и Камой.

В популяциях группы III наблюдается преобладание особей фенотипов *ms* (46%) и *s* (41%), значительно меньше особей фенотипа *m* (12%). Очень редко и не во всех популяциях встречаются особи фенотипа *em*. Средний индекс формы семенных чешуй равен 4.26 (4.18–4.43), т.е. в целом он соответствует фенотипу *ms* и несколько приближается к фенотипу *s*. Все популяции этой группы значительно ближе к ели сибирской, чем к европейской по показателю SMD (4.73 и 54.34 соответственно). На общей шкале относительных расстояний (Root 1) популяции этой группы еще дальше от центра поля изменчивости, чем популяции других групп. Популяции этой группы занимают также неширокую

Начало рис. 27

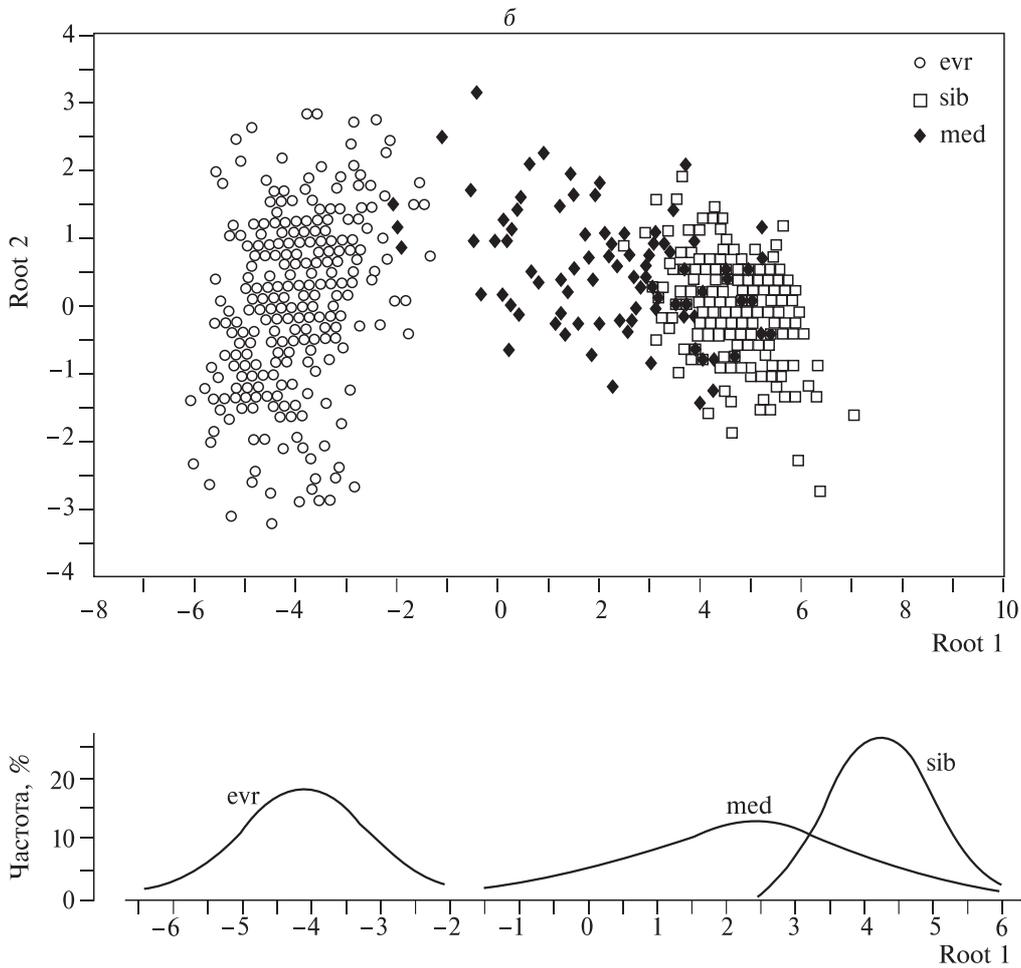


полосу с северо-запада на юго-восток: Кольский полуостров, далее районы вдоль р. Мезень, по-видимому, район верхнего течения р. Вычегда, районы к востоку от Камы, западный склон Среднего и Южного Урала.

Популяции групп I и III представляют собой практически зеркально-обратное отражение друг друга по фенотипической структуре. Причем группа I приближается к популяциям, располагающимся западнее, а группа III — к популяциям «типичной» ели сибирской. Популяции группы II представляют собой промежуточную форму в данной совокупности.

Интересным показателем является положение анализируемых популяций относительно «эталонных» популяций елей европейской и сибирской на общей шкале расстояний Root 1. Распределение особей по шкале Root 1 дается с учетом положения особей другого «вида», поэтому оно представляет больший интерес для анализа. Для ряда выборок, из разных районов распространения по-

#### 4.2. Гибридная форма ели сибирской



пуляций группы *P.ms.* были определены диаграммы рассеяния особей (*med*) относительно особей «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и ели сибирской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и кривые нормального распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает и столбчатый график распределения всех особей (в выборке) и нормальные кривые по ним, которые приведены к распределению 100 %. Такие распределения показаны только по пунктам г. Киров (рис. 27, а), пос. Гайны (рис. 27, б), пос. Ныроб (рис. 27, в), отражающие географическую динамику популяций. Характер распределения особей в полигонах и кривые их распределения, прежде всего, относительно «эталонной» популяции ели сибирской сравнительно однотипны, хотя и наблюдается некоторое изменение их с запада на восток и на север.

Популяции группы *P.ms.* отличаются не только по форме семенных чешуй, но и по многим другим признакам. Здесь средняя длина шишек близка к 70

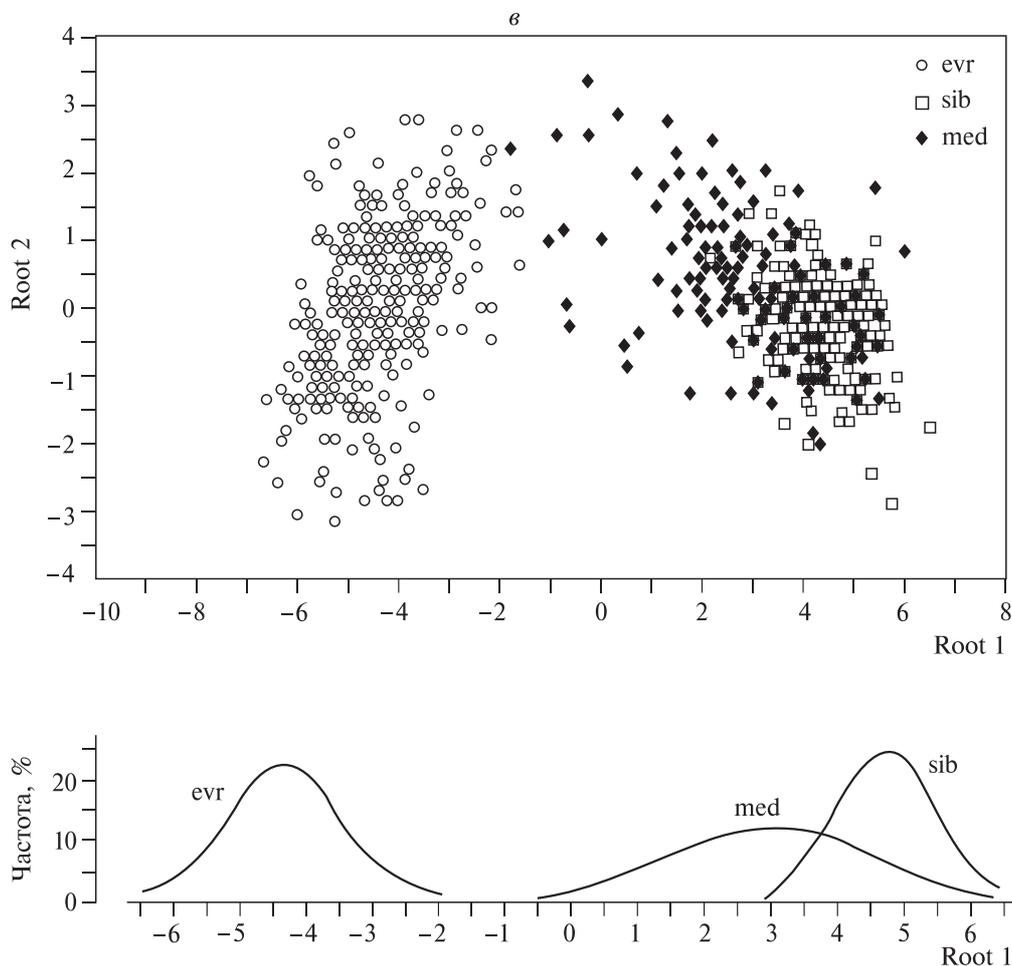


Рис. 27. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

а — г. Киров (Кировская область); б — пос. Гайны (Пермский край); в — пос. Ныроб (Пермский край).

(65–75) мм [Попов, 2011а], масса 1000 шт. семян находится в пределах 4.5–5 г [Попов, 2006], относительная высота семенного потомства в северных районах составляет 75–80, в южных — 100–110 % [Попов, 2007в]. Имеются различия этих популяций и по некоторым генетическим признакам [Гончаренко, Падутов, 2001]. Например, частота аллеля  $Gpi^{0.80}$  здесь составляет 40–50, на территории Беларуси в среднем около 10, а в районе Красноярска — 83 %. Частота аллеля  $Gdh^{0.75}$  равна 28–48, 10–20 и 20.5 % соответственно.

Что же представляет собой «гибридная форма ели сибирской» с таксономической точки зрения? Первым попытался ответить на такой вопрос Д.Н. Да-

нилов [1943]: «Типы с индикатором III, представляющие формы, более близкие к типичному выражению *P. excelsa*, мы предлагаем назвать *P. excelsa* Link var. *medioxima* 1. *directianguli*, а типы с индикатором IV, более близкие к *P. obovata*, назвать *P. excelsa* Link var. *medioxima* 1. *angulo obtuso*... Характеристики типов чешуй переходных форм представляют собой различные комбинации признаков, типичных как *P. excelsa*, так и для *P. obovata*» (с. 136). Хотя Д.Н. Данилов предложил латинские названия только типам семенных чешуй, но фактически они (типы чешуй) представляют различные популяции в пределах разновидности (var. *medioxima*) подвидов ели обыкновенной (по предложению В.Н. Сукачева [1938]). Изучаемая совокупность популяций, названная здесь как гибридная форма ели сибирской, по существу, таковой и является, или географической расой в пределах ели сибирской. Популяции этой группы (т.е. гибридной формы ели сибирской) отличаются от популяций, расположенных к западу и к востоку, по целому ряду признаков. Условная западная граница распространения гибридной формы ели сибирской проходит по линии от северной части Карелии (г. Кемь), Онежской губы, по левобережью р. Северная Двина к нижней половине р. Вятка. Восточная граница — г. Мончегорск, Апатиты, р. Мезень, верхнее течение р. Вычегда, пос. Ныроб (в северо-восточной части Пермского края), западный склон Среднего и Южного Урала.

#### 4.3. Промежуточные (гибридные) популяции елей европейской и сибирской

В результате сравнительно многочисленных исследований установлено, что на территории, главным образом Восточной Европы, сформировались популяции с большим разнообразием особей, различающихся прежде всего формой семенных чешуй. В общем направлении с запада на восток в популяциях форма семенных чешуй изменяется от «типичной» для ели европейской до «типичной» для ели сибирской. Л.Ф. Правдин [1975; Pravdin, Rostotsev, 1979] в пределах сплошного ареала «ели европейской и ели сибирской в СССР» выделил зону распространения гибридных популяций. В западных районах этой зоны распространены, как он указал, гибридные популяции с преобладанием признаков ели европейской, а в восточных — гибридные популяции с преобладанием признаков ели сибирской. В центральной части этой зоны должны располагаться и действительно располагаются популяции с промежуточными (средними) параметрами признаков. Исследование структуры таких популяций и относительного положения с помощью дискриминантного анализа является целью работы.

Структуру популяций в районах распространения промежуточной формы ели изучали на основе 5-классной градации фенотипов (*e*, *em*, *m*, *ms*, *s*), соответствующих «эталонным» популяциям (*P.em.*, *P.m.*, *P.ms.*, *P.s.*) [Попов, 2012a]. Исходя из следующих условных баллов [Правдин, 1975]: *e* — 1, *em* — 2, *m* — 3, *ms* — 4, *s* — 5, определяли средний балл (или индекс) формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций. Обработку материалов производили с помощью дискриминантного анализа [Боровиков, 1998] по коэффициентам сужения ( $C_n$ )

и вытянутости ( $C_p$ ) семенных чешуй [Попов, 1999a]. Относительное фенотипическое положение популяций оценивали по квадрату дистанции Махаланобиса (SMD). Расположение особей в одной системе координат (Root 1 и Root 2) характеризовалось на диаграмме рассеяния и кривых нормального распределения на основе гистограмм по Root 1, выдаваемых программой дискриминантного анализа.

Совокупность популяций (рис. 28, 1–25), соответствующая фенотипу («эталону») *P.m.*, выделена с помощью дискриминантного анализа по средним показателям ( $C_n$  и  $C_p$ ) формы семенных чешуй. В составе большинства популяций встречаются особи всех фенотипов, но частота их различна (табл. 26). Во всех популяциях она наибольшая (в среднем около 60 %) у промежуточного фенотипа *m*, значительно меньше у фенотипов *em* и *ms* (в среднем по 17 %), невысокая (а в некоторых популяциях совсем нет) у особей фенотипов *e* и *s*, причем вариация средних значений частоты особей фенотипа *m* наименьшая ( $C_v = 12$  %). Вариация смежных фенотипов (*em* и *ms*) значительно выше. Средний балл формы семенных чешуй, естественно, близок к 3

(2.49–3.36) и вариация его небольшая ( $C_v = 10$  %). Дистанция SMD от «эталонной» популяции ели европейской в среднем равна 18.92, от ели сибирской — 30.26, т.е. в целом большая часть анализируемых популяций несколько ближе к ели европейской, чем к сибирской. По этим показателям имеется географическая изменчивость среднего уровня ( $C_v = 17$  и 29 % соответственно).

Анализируемая совокупность популяций довольно четко разделяется на три группы по всем показателям. Эти группы располагаются в виде узких полос в общем направлении с се-

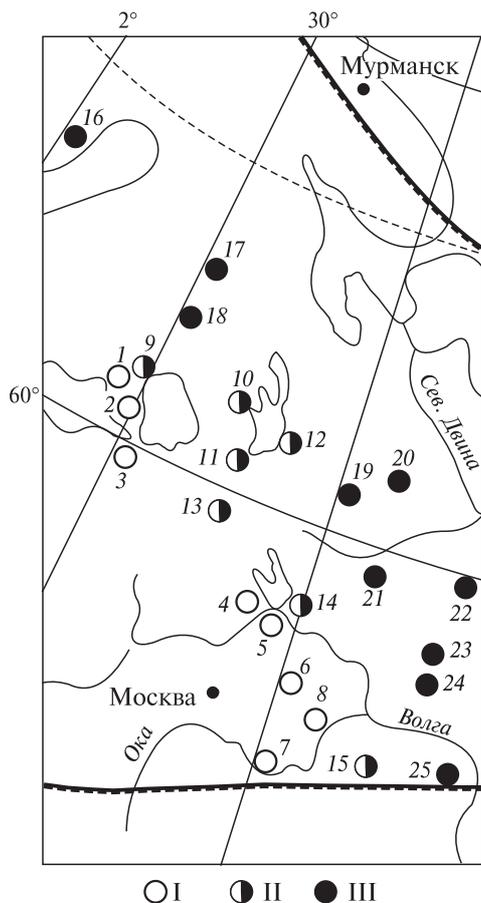


Рис. 28. Географическое расположение популяций разных групп (I–III) промежуточной формы ели европейской и сибирской по комплексу признаков формы семенных чешуй.

Пункт: 1 — Выборг, 2 — Рошино (Линдуловская роща), 3 — Лисино, 4 — Сонково, 5 — Борок, 6 — Иваново, 7 — Рязань, 8 — Муром, 9 — Сортавала, 10 — Петрозаводск, 11 — Ладва, 12 — Пудож, 13 — Чагода, 14 — Данилов, 15 — Арзамас, 16 — Лулео (Швеция), 17 — Костомукша, 18 — Реболы, 19 — Коноша, 20 — Ровдино, 21 — Солигалич, 22 — Никольск, 23 — Шарья, 24 — Шаранга, 25 — Ибреси.

Таблица 26  
Средние показатели фенотипической структуры и относительного положения популяций разных групп промежуточной формы ели европейской и ели сибирской

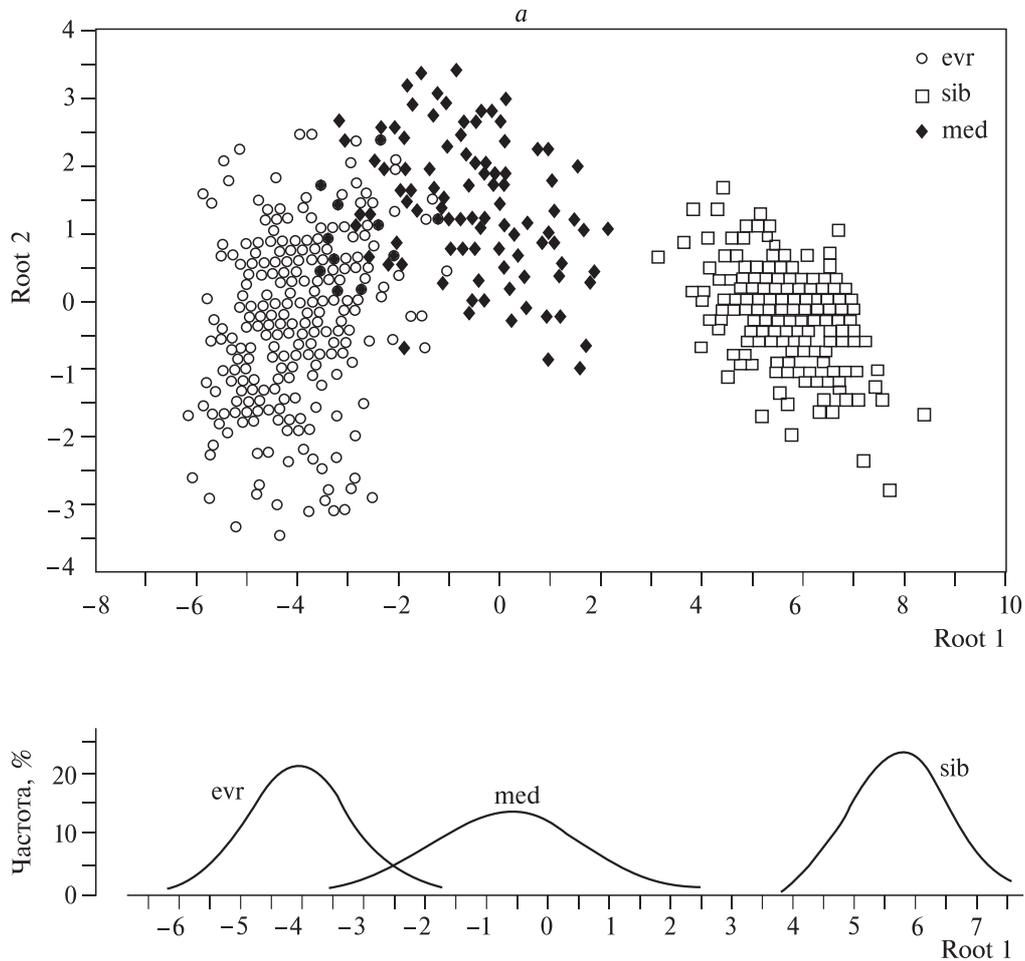
Группа популяций	N	Частота фенотипов, %						Iss	SMD		Root 1, m
		e	em	m	ms	s	e-m		s-m		
I	7	10 (5-15)	25 (20-35)	55 (47-66)	8 (4-15)	1 (0-2)	2.64 (2.49-2.65)	13.35 (11.25-15.08)	37.31 (25.35-44.75)	-0.50	
II	8	5 (1-7)	20 (15-29)	63 (58-67)	11 (5-17)	1 (0-2)	2.83 (2.71-2.94)	16.13 (13.12-17.73)	32.98 (25.04-45.50)	-0.14	
III	10	1 (0-1)	9 (4-15)	59 (51-74)	28 (17-35)	3 (-7)	3.23 (3.09-3.36)	25.05 (19.50-27.88)	22.86 (17.44-32.24)	0.66	

веро-запада на юго-восток. Частота особей фенотипа *t* в группах I, II и III почти одинакова (55, 63 и 59 % соответственно). Различия групп в основном обусловлены частотой особей фенотипов *e* и *em*, с одной стороны, и *ms*, *s* — с другой. Соответственно изменяется и средний балл формы семенных чешуй: 2.64, 2.83, 3.23. Показатель SMD от ели европейской (13.35, 16.13, 25.05) изменяется в таком же порядке, от ели сибирской он имеет обратную динамику: 37.31, 32.98, 22.86. Дистанция SMD популяций I и II групп от ели европейской (*e-m*) значительно меньше, чем от ели сибирской (*s-m*). Дистанция SMD популяций III группы от «эталонной» популяции ели сибирской (22.86) несколько меньше, чем от ели европейской (25.05), хотя различие невелико.

Интересным показателем является положение анализируемых популяций относительно «эталонных» популяций елей европейской и сибирской на общей шкале расстояний Root 1. Вся совокупность популяций на шкале относительных расстояний Root 1, m занимает положение, близкое к нулевому значению (0.062) при очень большой межпопуляционной (географической) изменчивости ( $C_v = 66\%$ ). Положение «эталонных» популяций елей европейской и сибирской в сочетании с промежуточными (популяциями) меняется незначительно. Полигоны распределения особей на шкале Root 1 в популяциях I группы характеризуются показателем, равным -0.50, II группы — -0.14, III — +0.66. Популяции I группы приближаются к популяциям, располагающимся западнее (к гибридной форме ели европейской), III группы — к популяциям, располагающимся восточнее (к гибридной форме ели сибирской).

Для всех популяций группы *P.m.* определены диаграммы рассеяния особей (*med*) относительно особей «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и ели сибирской (*sib*) в одной системе координат (Root 1 и Root 2) и кривые нормального распределения на основе гистограмм по Root 1. Программа дискриминантного анализа выдает и столбчатый график распределения всех особей (в выборке) и нормальные кривые по ним. Последние приведены к распределению 100 %. Такие распределения показаны по пунктам г. Рошино (рис. 29, а), г. Данилов (рис. 29, б), г. Коноша и Никольск (рис. 29, в), отражающие общий характер географической динамики популяций. Полигоны и кривые

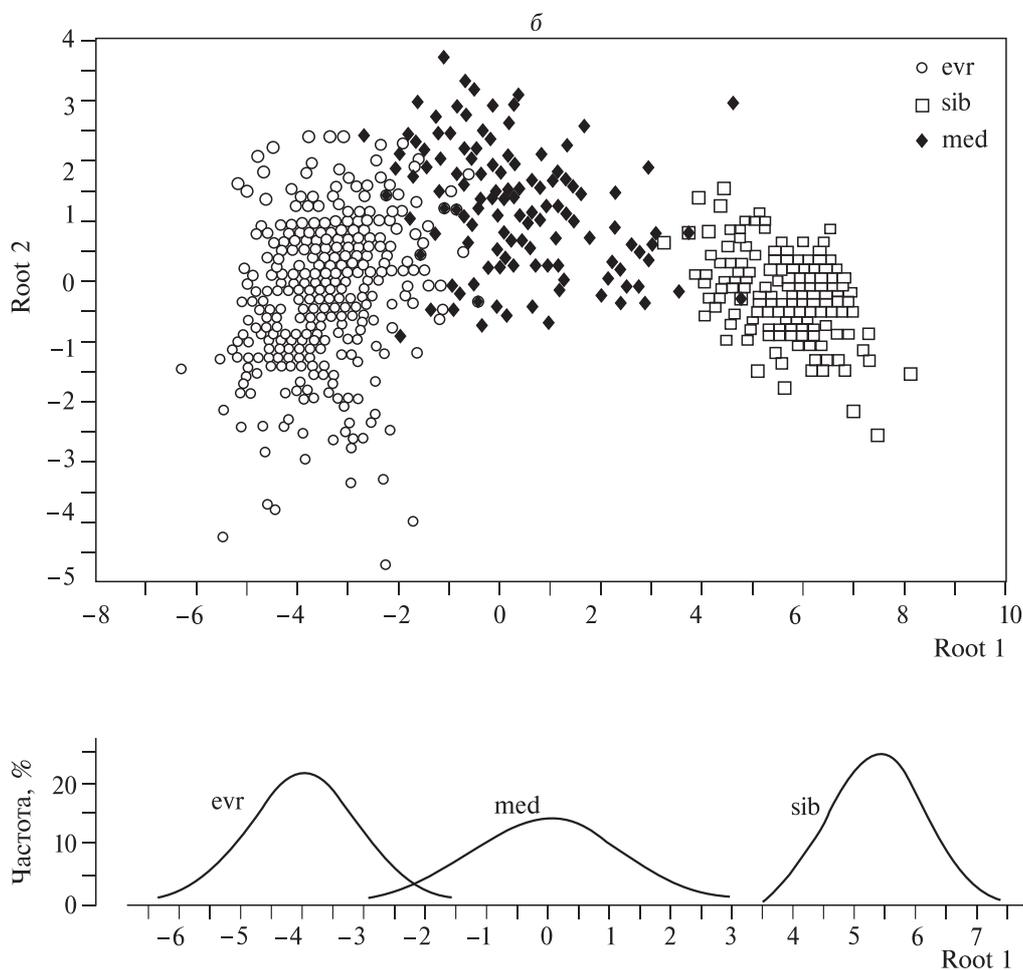
Начало рис. 29



распределения особей, прежде всего относительно «эталонных» популяций елей европейской и сибирской, сравнительно однотипны, хотя и наблюдается некоторое изменение их с запада на восток.

Одной из особенностей изучаемых популяций является большая изменчивость особей по показателю Root 1 по сравнению с популяциями ели европейской и сибирской. Это может указывать на существенное генетическое влияние интрогрессивной гибридной дифференциации елей европейской (через ее гибридную форму) и сибирской (через ее гибридную форму) на структуру изучаемых популяций, поскольку в них отмечается повышенная изменчивость и некоторых генетических признаков [Гончаренко, Падутов, 2001]. В целом же все популяции анализируемой совокупности занимают промежуточное положение между елями европейской и сибирской. Средний балл формы семенных чешуй в популяциях в большой степени отражает фенотипическую структуру и относительное

#### 4.3. Промежуточные (гибридные) популяции елей европейской и сибирской



положение популяций, поскольку имеется большое сходство в географической изменчивости с показателями Root 1 и SMD.

Популяции группы *P.m.* различаются не только по форме семенных чешуй, но и по многим другим признакам. Средняя длина шишек здесь находится в пределах 75–85 мм [Попов, 2011а], масса 1000 шт. семян 5–5.5 г [Попов, 2006], относительная высота семенного потомства 90–115 % [Попов, 2007в].

Совокупность популяций промежуточной формы елей европейской и сибирской занимает довольно большой ареал в центральной части Восточно-Европейской равнины. Условная западная граница распространения этих популяций проходит от Карельского перешейка к Рыбинскому водохранилищу, г. Иваново и далее к г. Муром в Владимирской обл., восточная граница — от северной части Карелии (г. Кемь), далее по левобережью Северной Двины и Вятке.

К какой же ели (европейской или сибирской) относятся популяции при равенстве показателей SMD? Эти популяции в одинаковой мере близки к елям

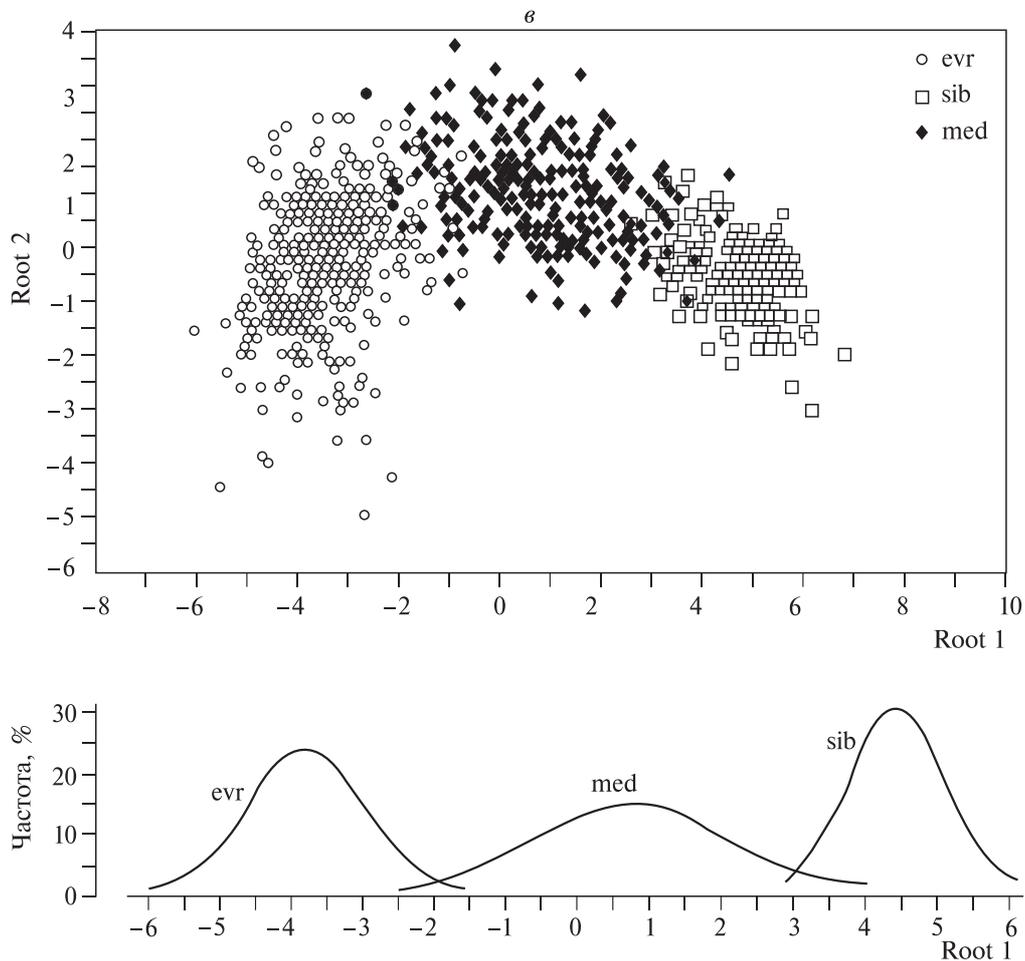


Рис. 29. Диаграмма рассеяния особей ели (med) из разных районов относительно «эталонных» популяций ели европейской (evr) и сибирской (sib) и распределение особей на одной шкале относительных расстояний Root 1.

*a* — г. Рошино (Ленинградская область); *б* — г. Данилов (Ярославская область); *в* — г. Никольск (Вологодская область).

европейской и сибирской только в среднем, а каждая из них в той или иной степени «ближе» к ели европейской или к ели сибирской. С таксономической точки зрения изучаемая совокупность популяций представляет собой промежуточную, переходную (гибридную) форму (или разновидность) елей европейской и сибирской.

**ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
НЕКОТОРЫХ ЛЕСОВОДСТВЕННО-БИОЛОГИЧЕСКИХ  
ПРИЗНАКОВ В СПЛОШНОМ АРЕАЛЕ  
ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ**

**5.1. Географическая изменчивость ели в семенном потомстве**

Влияние наследственных различий в семенном потомстве древесных растений изучается с 40-х годов XVIII в. [Спурр, Барнес, 1984], и особенно широко такие опыты стали практиковаться с середины XIX в. [Ромедер, Шенбах, 1962; Weisgerber et al., 1976, 1977]. На основе полученных результатов разрабатывались рекомендации по лесосеменному районированию, использованию в лесоводстве лучших вариантов популяций и географических рас [Райт, 1978; Этверк, 1982; Уварова и др., 1984; Улисова, 1986; Милютин, Терентьев, 1999; и др.].

Первый опыт в России с семенами ели обыкновенной из Прибалтики и ели сибирской из Пермской губернии провел Ф. Федорович [1876, 1880] в питомнике под г. Казанью в течение 5 лет. При этом были выявлены большие различия в сроках появления всходов, числе семядолей, высоте сеянцев в возрасте 1–5 лет. В дальнейшем таких опытов с семенами разного происхождения было заложено много [Пальцев и др., 1995]. Так, на основе результатов опытов 1968 г., заложенных по инициативе и под руководством Центральной и зональных лесосеменных станций, были разработаны предложения по лесосеменному районированию ели в Европейской части России [Правдин, Ростовцев, 1980].

Анализ роста и состояния 15-летних географических культур ели за пределами естественного распространения (в Липецкой области) выполнила А.М. Шутяева [1995]. В них средняя высота по вариантам происхождений составляет от 126 см (семена из Мончегорского лесхоза Мурманской области) до 473 см (семена из Тосненского лесхоза Ленинградской области). Большее значение превосходит меньшее почти в 3.8 раза. Коэффициент вариации средних значений высоты 44 потомств популяций ели в этом случае равен 23 %. По средней высоте потомств наблюдается довольно четкая географическая дифференциация исходных популяций. Район наибольшей высоты потомств (115 % и более по отношению к средней) располагается к западу от условной линии между Ладожским озером и верхним течением р. Ока. Район популяций несколько большей (101–115 %) высоты потомства (чем средняя высота) располагается далее к северо-востоку, примерно до условной границы от южной части Онежского озера к Верхнекамской возвышенности и далее на Южный Урал. К северу и востоку от него располагаются популяции, потомства которых обладают пониженной энергией роста (85–100 %), еще далее к северу — популяции с резким уменьшением относительной высоты потомства (до 36–58 %).

Для изучения изменчивости и географической дифференциации популяций в семенном потомстве анализировали признаки 2-летних сеянцев (в теплице с пленочным покрытием), представляющих 47 пунктов происхождения семян от Украинского Закарпатья и Калининградской области до р. Лена [Попов, 2007в]. Средняя высота сеянцев из Великобычковского лесхоза Закарпатской области Украины (259 мм) превосходит среднюю высоту сеянцев из Намского лесхоза в Якутии (70 мм) в 3.7 раза.

Наибольшей географической изменчивостью характеризуются число боковых побегов ( $C_v = 50 \%$ ) и отношение массы древесины стволика к массе древесины боковых побегов ( $C_v = 67 \%$ ), наименьшей — содержание сухого вещества в хвое ( $C_v = 7 \%$ ), толщина стволика у корневой шейки ( $C_v = 10 \%$ ), отношение массы древесины к массе хвои ( $C_v = 12 \%$ ), число хвоинок на единице длины главного побега ( $C_v = 14 \%$ ) и средняя длина хвоинки ( $C_v = 16 \%$ ). Умеренная изменчивость свойственна показателям высоты сеянцев ( $C_v = 25 \%$ ), длины главного побега ( $C_v = 28 \%$ ) и отношения массы надземной части к массе корней ( $C_v = 30 \%$ ). Характер и уровень взаимосвязи признаков определяли по корреляционному отношению и коэффициенту корреляции.

Между всеми указанными признаками имеется достоверная тесная связь [Попов, 2007в]. Например, корреляционное отношение ( $0.88 \pm 0.07$ ) и коэффициент корреляции ( $-0.85 \pm 0.08$ ) между средней длиной хвоинки и числом их на единице длины главного побега оказались весьма высокими, т.е. чем длиннее хвоя у сеянцев, тем меньшее число хвоинок приходится на единицу длины побега и наоборот. Таким образом, потомства популяций представляют собой скоррелированные системы, отражающие особенности «провениенций». Поэтому имеет смысл произвести разделение популяций по признаку высоты семенного потомства. В основу разделения положено стандартное отклонение 42 мм. Градация признака произведена, начиная от среднего значения (166 мм). При этом выделяется пять групп, или классов, высоты потомств:

Классы высоты, мм	Класс относительной высоты, %
82 (61–103)	50 (36–63)
124 (103–145)	75 (63–88)
166 (145–187)	100 (88–113)
208 (187–230)	125 (113–138)
250 (230–271)	150 (138–163)

Крайними вариантами здесь оказываются потомства, исходные популяции которых находятся в самых западных и самых северо-восточных районах (рис. 30). У первых — наибольшие показатели высоты, длины главного побега, длины хвои и отношения массы надземной части к массе корней. Эта группа отличается наиболее низкими значениями числа хвоинок на единице длины главного побега, содержания сухого вещества в хвое, отношения массы древесины к массе хвои, массы древесины стволика и массы боковых побегов. Потомства самых северных и восточных популяций характеризуются противоположным соотношением указанных признаков. Другие группы популяций зани-

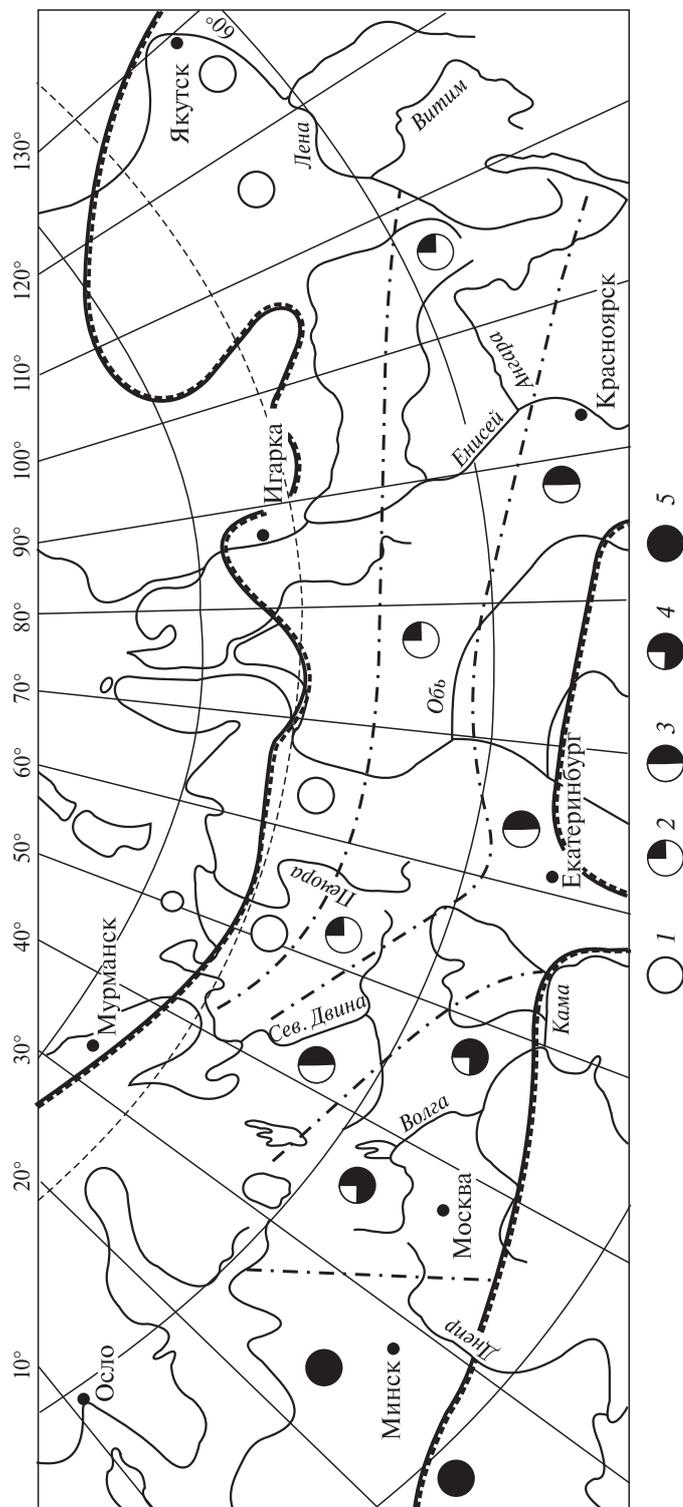


Рис. 30. Географическая дифференциация популяций ели в европейско-сибирской части ареала по классам относительной высоты семенного потомства (1–5). Пояснение в тексте.

мают промежуточное положение по всем признакам, относительно постепенно изменяясь в общем направлении с юго-запада на северо-восток.

Приведенные данные во многом совпадают с географической дифференциацией популяций по показателям высоты 15-летних географических культур, растущих в Липецкой области [Шутяев, 1995], 8-летних культур в Ленинградской области [Уварова и др., 1984]. Хотя далеко не вся территория в равной степени охвачена изучением, но общий характер географической дифференциации популяций просматривается достаточно четко.

## 5.2. Влияние условий роста на морфогенез семян елей различного географического происхождения

Условия роста древесных растений во многом определяют фенотипический облик особи и популяции в целом. Изучение экологической изменчивости [Мамаев, 1972] в экспериментальных условиях имеет большое значение для познания биологических особенностей видов, их внутривидовой дифференциации [Синская, 1963]. Исследованиям древесных растений в направлении, условно называемом «генотип — среда» («genotype — environment»), уделяется большое внимание [Савич, 1970; Родин и др., 1975; Robak, Magnesen, 1970; Ging, Bagley, 1977; Owino, 1977; Owino, Zobel, 1977]. Теоретическая сторона исследований этого направления отражена в ряде работ [Одум, 1975; Leding, 1969; Squillace, 1969; Burden, 1977]. Такие исследования помогают определить тип морфогенеза [Синнот, 1963], пластичность и стабильность генотипа [Литун, 1980], поскольку «реакция организма на данные факторы среды всегда специфична и эта специфика определяется наследственными свойствами организма» [Шмальгаузен, 1946, с. 19].

Реакции семенного потомства елей европейской и сибирской на различные условия роста практически не изучены, если не считать особенности выращивания семян и географических культур (посадок) в разных регионах страны. Исследование географических культур обычно проводится только для разработки лесосеменного районирования, т.е. регламентации пространственного перемещения лесных семян для лесовосстановления. Нами изучены закономерности реакции 2-летних семян ели из разных географических районов восточноевропейской части ареала при выращивании их в теплице и открытом грунте [Попов, 2009a].

Для опыта использованы стандартные семена ели с европейской части ареала, полученные через зональные лесосеменные станции из следующих пунктов: 1 — Вилякский (Латвия), 2 — Кандалакшский (Мурманская область), 3 — Мостовской (Тверская область), 4 — Шахунский (Нижегородская область), 5 — Можгинский (Удмуртия), 6 — Большесосновский, 7 — Октябрьский (Пермский край), 8 — Карпогорский (Архангельская область) и 9 — Ухтинский (Республика Коми). Пункты 1 и 3 располагаются в ареале ели европейской, 2, 4 и 5 — ели гибридной, или финской (*P. × fennica* (Regel) Kom.) [Pravdin, Rostovtsev, 1979], а 6–9 — ели сибирской [Соколов и др., 1977]. Разделение это довольно условное, кроме, пожалуй, первого (1) и последнего (9) пунктов.

## 5.2. Влияние условий роста на морфогенез сеянцев елей различного происхождения

Посев семян в 5-кратной повторности при рендомизированном (случайном) размещении вариантов [Доспехов, 1985] проводился в пленочной теплице и открытом грунте (далее в питомнике) Бисертского лесхоза Свердловской области. В теплице сеянцы выращивались на песчано-торфяном субстрате при почти ежедневном поливе, в питомнике — на тяжелой суглинистой почве в условиях естественного увлажнения. Температура в теплице была на 3–5° выше, чем в питомнике. В течение всего срока выращивания проводились обычные агротехнические уходы за посевами. По окончании второго вегетационного периода из каждой повторности всех вариантов взяли образцы сеянцев (по 100 шт.) для лабораторного исследования. У этих сеянцев определяли высоту ( $H$ , см), толщину стволика у корневой шейки ( $D$ , мм), длину хвои (хвоинок) на главном побеге ( $L$ , мм), число боковых побегов длиной 1 см и более ( $N$ , шт.). Определяли общую массу в абсолютно сухом состоянии 10 самых крупных растений (суммарно) в каждом варианте ( $W.s.$ , г) и по частям: надземной части ( $W.t.$ , г), корней ( $W.r.$ , г), хвои ( $W.n.$ , г) и древесины в надземной части ( $W.w.$ , г). Рассчитывали соотношения параметров сеянцев.

Биометрические показатели сеянцев зависят как от условий роста, так и от географического происхождения семян. Наибольшими абсолютными показателями характеризуются сеянцы из Латвии, наименьшими — из Республики Коми, остальные варианты занимают промежуточное положение. В теплице средняя высота сеянцев из Латвии (15.3 см) выше, чем из Республики Коми (6.6 см), в 2.3, а в открытом грунте — в 1.05 раза; по длине хвои соответствующие показатели равны 1.12 и 1.02 раза, по числу боковых побегов — 7.7 и 2.7 раза. Общая географическая дифференциация происхождений соответствует уже известной дифференциации, выявленной в достаточно многочисленных опытах с географическими посевами и культурами. «Тепличные» сеянцы по своим параметрам во всех случаях превосходят сеянцы из питомника.

Внутрипопуляционная изменчивость [Мамаев, 1972] морфологических признаков «тепличных» сеянцев характеризуется следующими средними коэффициентами вариации: высота — 28, толщина стволика — 17, число боковых побегов — 81, длина хвои — 13.5 %. Те же признаки в условиях питомника характеризуются показателями: 11, 11, 77, 13.5 % соответственно. За исключением длины хвои, изменчивость признаков сеянцев в открытом грунте несколько ниже, чем в теплице. Это можно объяснить большей элиминацией (отмиранием) ослабленных всходов в более жестких условиях питомника, а также «выравнивающим» действием последних. Такая закономерность имеется и в природных популяциях.

Изменчивость показателей массы сеянцев в основном соответствует изменчивости средних (по вариантам) высот растений. Здесь наблюдается та же закономерность: увеличение массы сеянцев из теплицы и в потомстве западных популяций ели. По общей массе сеянцы из Латвии в теплице (11.364 г) превосходят сеянцы из Республики Коми (3.623 г) в 3.1, в питомнике — в 1.4 раза; по массе надземной части соответствующие показатели равны 3.6 и 1.5 раза, по массе корней — 1.9 и 1.2 раза, по массе хвои — 3.9 и 2.0 раза.

С точки зрения экологической изменчивости интересен анализ соотношения признаков в теплице и в питомнике (табл. 27). В среднем высота сеянцев

Таблица 27

Коэффициент отношения параметров 2-летних сеянцев ели в теплице к параметрам сеянцев из открытого грунта

Участок	<i>H</i>	<i>D</i>	<i>L</i>	<i>N</i>	<i>W<sub>s</sub></i>	<i>W<sub>t</sub></i>	<i>W<sub>r</sub></i>	<i>W<sub>n</sub></i>
Вилякский	3.3	2.4	1.5	5.6	9.0	10.6	5.1	9.3
Кандалакшский	3.0	2.7	1.6	4.8	9.0	10.4	5.8	8.8
Мостовской	3.0	2.2	1.4	3.3	5.2	7.4	5.0	7.1
Шахунский	2.7	1.9	1.4	2.9	6.0	6.7	4.3	5.9
Можгинский	2.8	2.3	1.5	2.9	6.0	6.9	4.0	6.1
Большесосновский	2.6	2.0	1.5	3.3	5.8	6.7	3.7	5.6
Октябрьский	2.9	2.3	1.7	4.2	5.9	7.0	3.7	5.7
Карпогорский	2.3	2.2	1.5	2.7	6.7	7.8	4.7	6.4
Ухтинский	1.5	1.6	1.4	2.0	4.1	4.5	3.3	4.7
В среднем...	2.6	2.2	1.5	3.5	6.4	7.7	4.4	6.6

Примечание. *H* — высота сеянцев, *D* — толщина стволика, *L* — длина хвоинки, *N* — число боковых побегов, *W<sub>s</sub>* — общая масса сеянца, *W<sub>t</sub>* — масса надземной части сеянца, *W<sub>r</sub>* — масса корней, *W<sub>n</sub>* — масса хвои.

в теплице превосходит ее в питомнике в 2.6 раза; по диаметру стволика различия несколько меньше — 2.2 (1.6–2.7), по длине хвои — еще меньше (1.4–1.6). Большие различия имеются по числу боковых побегов, при среднем значении 3.5, в потомстве ели из Вилякского участка оно составляет 5.6, а из Ухтинского — 2.0. Различия в потомстве западных популяций ели в теплице и в открытом грунте больше, чем северных и восточных.

Отношение общей массы находится в пределах 2.8 (Республика Коми) и 9.0 (Латвия). В теплице в среднем этот показатель выше, чем в открытом грунте, в 6.4 раза. Примерно то же отмечается по надземной массе (4.5–10.6; среднее 7.7). Географическая динамика отношения «теплица/питомник» для массы хвои сходна с динамикой отношения общей массы (4.7–9.3; среднее 6.5). Отношение масс корней в среднем равно 4.4; однако в потомстве из Латвии (5.1) оно в 1.5 раза больше, чем из Ухты (3.3).

Соотношение массы частей и органов сеянцев в теплице и в питомнике характеризуется различными показателями. В теплице отношение массы надземной части к массе корней изменяется от 5.06 (Латвия) до 2.72 (Ухта) и в среднем по всем вариантам составляет 3.90, т.е. масса надземной части почти в 4 раза больше, чем масса корней, причем у северных и восточных происхождений это отношение близко к 3. Аналогичный коэффициент в открытом грунте находится в пределах 2–3, а в среднем он составляет 2.3, т.е. близок к оптимальному [Родин и др., 1975]. В этом случае различия в массе надземной части и массе корней существенно меньше, чем в теплице.

Известно [Одум, 1975; Миронов, 1977], что с ухудшением условий роста у растений увеличивается относительная масса корней. В условиях открытого грунта относительная масса корней увеличивается больше в потомстве северных и восточных популяций, чем в потомстве западных и южных. У сеянцев из популяций северных и восточных районов формируется более сбалансированное (с меньшими различиями) соотношение их частей.

Отношение массы древесины в надземной части сеянцев к массе хвои в среднем по происхождениям составляет в теплице 0.81, в потомстве ели из

### 5.3. Популяционно-географическая изменчивость числа семядолей в сплошном ареале елей

Латвии оно равно 0.63, из района Ухты — 0.79, а в некоторых других местах происхождения достигает 0.90. В открытом питомнике отношение в среднем равно 0.60, с колебаниями по происхождениям — 0.42–0.87.

Относительная масса корней в общей массе растения в теплице составляет в среднем 21 %. В открытом питомнике она несколько больше (30 %). При этом довольно четко выражена географическая динамика показателей. В потомстве ели из Республики Коми эти показатели равны 27 и 33 % соответственно, из Латвии — 16 и 29 %. Масса хвои в общей массе растения составляет в среднем 44 % (в теплице и в питомнике). В потомстве из Латвии этот показатель равен 51 и 50 %, а из Республики Коми — 41 и 36 % соответственно. Различия весьма существенны, и они вполне закономерны, учитывая географическую динамику соотношения показателей общей массы сеянца и массы хвои.

Сеянцы ели различного географического происхождения, выращиваемые в теплице на песчано-торфяном субстрате и в питомнике на тяжелой суглинистой почве, по-разному реагируют на изменение почвенных условий. По степени реакции признаки распределяются в следующем порядке: длина хвои (в 1.5 раза), толщина стволика (2.2), высота растений (2.6), число боковых побегов (3.5), масса корней (4.5), масса хвои и общая масса (6.5 и 6.4), масса надземной части (7.7). Наибольшую реакцию на изменение почвенных условий проявляет семенное потомство ели европейской из Латвии (в 1.5–10.6 раза в зависимости от признака), наименьшую — ели сибирской из Республики Коми (в 1.4–4.7 раза). Потомства других происхождений обнаруживают промежуточную динамику изменения признаков в направлении запад — восток. В целом потомства северных и восточных популяций ели (сибирской) в меньшей степени реагируют на ухудшение почвенных условий роста, чем потомства западных популяций (ели европейской).

### 5.3. Популяционно-географическая изменчивость числа семядолей в сплошном ареале елей европейской и сибирской

Семядоли у всходов играют важную роль на ранних этапах жизни растений [Серебряков, 1952; Гэлстон и др., 1983]. Число их используется при ботанической характеристике видов рода *Picea* A. Dietr. и других хвойных [Сукачев, 1928; Бобров, 1978; Крюссман, 1986], а лесоводы связывают с ним различия в росте деревьев и другие хозяйственно полезные признаки [Гавришь, 1938; Жариков, Попов, 1974; Проказин и др., 1975; Высоцкий и др., 1994; Schütt et al., 1969; Masching, 1971; Schütt, 1973; Sorensen, Franklin, 1977]. Число семядолей у всходов ели европейской стали изучать давно. Например, еще В.В. Григорьев [1865] в «Руководстве к ботанике» указал, что у ели европейской чаще бывает 9 семядолей. А. Росмеслер [1866] отметил, что «семенной всход ели является с 6–9 семенными иглами». Позднее вопрос о числе семядолей у ели специально изучался многими исследователями [Федорович, 1876, 1880; Чжан Ши Цзюй, 1969; Хохрин, 1974; Уварова и др., 1978; Шутяев, 1979; Пааль, 1989; Куракин, 1990; Видякин, 2009].

Некоторые исследования числа семядолей у всходов ели носят региональный характер [Федорович, 1876, 1880; Пааль, 1989; Видякин, 2009], иногда с

учетом формового разнообразия [Чжан Ши Цзюй, 1969], или приводятся средние показатели для больших зонально-географических территорий [Хохрин, 1974; Шутяев, 1979; Куракин, 1990; и др.]. Практически все они не дают ясного представления о характере географической изменчивости признака по конкретным пунктам распространения еловых популяций на всем пространстве ареала елей европейской и сибирской. В большинстве исследований не обнаружено существенных различий в числе семядолей по районам распространения популяций или они очень малы. Нами изучено число семядолей на большей части ареала елей европейской и сибирской от Германии, Австрии, Чехии, Словакии и Польши на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке.

Материалом для нашего исследования послужило большое количество всходов из семян в отдельных шишках, с отдельных деревьев, семян производственной заготовки из многих лесхозов (лесничеств), полученных главным образом через зональные лесосеменные станции [Попов, 2013а]. Семена проращивались при комнатной температуре в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Число семядолей у всходов учитывали по мере их полного развертывания, т.е. на 10–15-й день от начала прорастания. Для выявления связи числа семядолей с массой семян последние перед закладкой на проращивание взвешивали на торсионных весах ВТ-500 с точностью 1 мг.

Количество семядолей у всходов выражается целым числом, но этот признак анализируется как полигенный [Фолкнер, 1986]. При подсчете числа семядолей иногда обнаруживаются всходы, имеющие 2 сросшиеся или 1–2 недоразвитые семядоли в числе других, нормальных. Природа как бы «указывает» на непрерывную изменчивость признака. Характер распределения всходов по числу семядолей близок к нормальному, поэтому правомерна обработка таких рядов методами вариационной статистики, как при непрерывной изменчивости признака [Зайцев, 1984]. При анализе материалов наблюдений (числа семядолей) использовали и опубликованные данные других авторов.

Первое сравнительное изучение числа семядолей у всходов (проростков) из смешанных партий семян ели европейской из Прибалтики и ели сибирской из Пермской губернии в питомнике под Казанью провел Ф. Федорович [1876, 1880]. Он установил, что в потомстве ели европейской бывает 6–12 семядолей с преобладанием всходов с 8 и 9 семядолями, у ели сибирской — 5–9 шт. с преобладанием всходов с 6 и 7 семядолями. По данным В.П. Гаврицы [1938], в потомстве 4 деревьев ели европейской число семядолей равно 6.89 (4–9), 7.48 (5–10), 8.11 (5–11), 8.52 (6–11) шт.

При проращивании семян с 3 деревьев ели европейской из Родопского лесного массива в Болгарии число семядолей оказалось равным 8.21 (6–10), 8.08 (6–10), 7.78 (6–10) при коэффициентах вариации 12, 11 и 10 % соответственно. Характер изменчивости числа семядолей в потомстве деревьев ели сибирской такой же, как и в потомстве ели европейской [Попов, 2013а]. Общий размах числа семядолей у всходов составляет 5 классов: 4–5–6–7–8, 5–6–7–8–9, 6–7–8–9–10 шт., а распределение признака в пределах потомств соответствует нормальному. В анализируемых совокупностях имеются мало-, средне- и многосемядольные потомства, а в потомствах — особи (всходы) с малым, средним и большим числом семядолей. Коэффициент вариации средних

значений числа семядолей по потомствам деревьев вдвое меньше (5–7 %), чем внутри потомств.

Ранг деревьев по числу семядолей в погодичной репродукции, по-видимому, сохраняется, если судить по данным для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Например, рассчитанный нами по материалам В.Я. Попова и В.М. Жарикова [1974] коэффициент корреляции числа семядолей у одних и тех же деревьев сосны обыкновенной из семян урожая 1965 и 1966 гг. оказался равным  $0.96 \pm 0.084$ . Это значит, что одни деревья постоянно образуют семена, зародыши которых имеют большее число семядолей, другие — меньшее.

На основании своих исследований Б.Н. Куракин [1990] пришел к заключению, что проростки, которые появились позднее (на 15-й день), имеют меньшее число семядолей, чем те, которые появились ранее (на 7-й день). В наших специальных учетах, проведенных на большом исходном материале, таких различий не оказалось.

Определенный интерес представляет сравнение числа семядолей у проростков из семян свежей заготовки и старой, т.е. лежалых. Анализ этого признака в потомстве 20 деревьев (Красновишерский участок в Пермском крае) сразу после заготовки семян и через 10 лет хранения (в пакетах из плотной ткани при температуре окружающего воздуха в не отапливаемом помещении) показал, что различий практически нет. По семьям (семена с отдельных деревьев) имеются некоторые колебания, что, возможно, связано с небольшим количеством проростков (по 30–40 шт.) из старых семян. Среднее число семядолей из семян свежей заготовки оказалось равным  $6.620 \pm 0.103$ , лежалых —  $6.605 \pm 0.092$ . Коэффициент корреляции средних значений числа семядолей из свежих и старых семян равен  $0.82 \pm 0.136$ . Таким образом, потеря всхожести при длительном хранении семян не связана с набором числа семядолей.

Заметно выражена географическая изменчивость среднего числа семядолей у всходов из смешанных партий семян. К востоку от условной линии р. Северная Двина — р. Вятка среднее число семядолей в большинстве популяций составляет 6–7 шт., в южных районах ареала ели в Западной Сибири повышается до 7.5 шт., к западу от указанной линии (примерно до 30-го меридиана) находится в пределах 7.1–7.6 шт., в Восточной Прибалтике, на территории Беларуси и Украины повышается до 7.5–8 (8.5) шт. Рассчитанное по материалам Б.Н. Куракина [1990] среднее число семядолей для Польши составило 7.86 (по испытаниям 20 образцов «климатипов» семян), Восточной Германии — 8.20 (6 образцов), Чехии и Словакии — 8.43 (32 образца), Австрии — 8.60 (33 образца) шт. Таким образом, наблюдается довольно четкая географическая изменчивость популяций по классам среднего числа семядолей: 6–6.5, 6.5–7 (7.5), 7–7.5, 7.5–8, 8–8.5 (8.6) шт. (рис. 31). Распределение всходов по средним значениям признака, близким к указанным классам, приведено в табл. 28.

Минимальное число семядолей (когда таких всходов не менее 1 %) 4–5 шт. Причем практически во всех популяционных выборках имеется небольшое число (1–10 %) всходов с 5 семядолями. Примерно в 1/4 части выборок 1–2 % всходов имеют по 4 семядоли. Во всех выборках имеются всходы (3–7 %) с 9 семядолями. Примерно в 1/4 части выборок бывает небольшое число

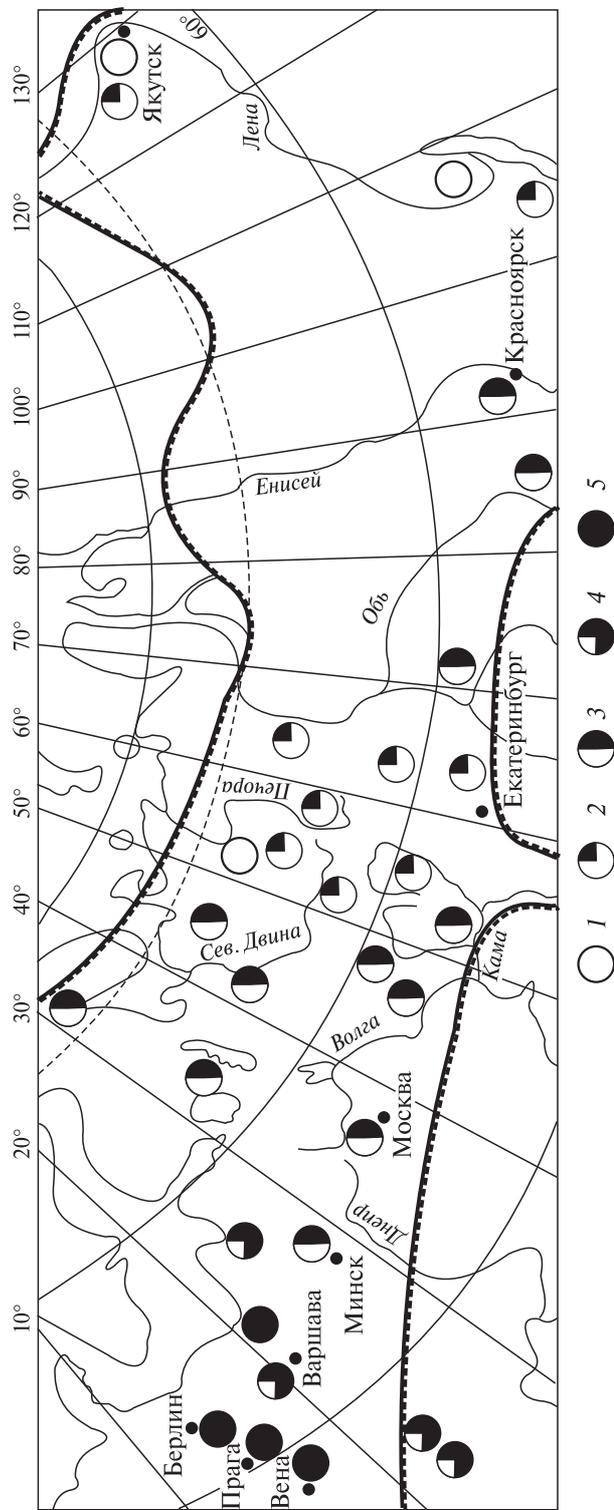


Рис. 31. Географическая дифференциация популяций ели в европейско-сибирской части ареала по классам среднего числа семян (1-5).

1 — 6-6.5 шт.; 2 — 6.5-7 (7.5); 3 — 7-7.5; 4 — 7.5-8; 5 — 8-8.5 (8.6) шт.

Таблица 28

## Распределение всходов по числу семядолей разных классов среднего значения признака

Число всходов	Распределение всходов (%) по числу семядолей								Среднее	
	4	5	6	7	8	9	10	11	X	C <sub>v</sub>
340	2	20	44	27	6	1	—	—	6.18	15
425	1	11	38	39	9	2	—	—	6.50	14
631	—	2	27	44	23	4	—	—	7.00	13
190	—	—	12	36	40	12	—	—	7.52	12
171	—	—	4	24	44	26	2	—	7.98	11
321	—	1	3	9	37	33	15	2	8.50	13

Примечание. Классы среднего числа семядолей: 6, 6.5, 7, 7.5, 8, 8.5 шт.

(1–4 %) всходов с 10 семядолями. Только при среднем значении признака, равном 8.5, количество 10-семядольных всходов составило 15 %, а всходов с 11 семядолями — 2 %. Независимо от видовой принадлежности популяции, в трех средних классах сосредоточено 85–95, а в двух — 70–80 % всходов. Среднее статистическое значение признака зависит от количества всходов с тем или иным числом семядолей.

Географическая изменчивость признака небольшая, различие между максимальным средним числом семядолей 8.60 [Куракин, 1990] и минимальным 6.06 [Уварова и др., 1978] составляет 2.54 шт. Само по себе число небольшое, но их отношение равно  $8.60 : 6.06 = 1.42$ , хотя для такой большой территории не так уж много. Коэффициент вариации среднего числа семядолей по 34 пунктам (включая данные по Польше, Германии, Чехии и Словакии, Австрии) составляет всего 8 %; по материалам Н.И. Уваровой с соавт. [1978] для Европейско-Уральского региона он еще меньше (6.55 %).

Согласно литературным данным [Гаврись, 1938; Проказин и др., 1975; Sorensen, Franklin, 1977], у некоторых хвойных число семядолей связано с абсолютной массой семян. Можно предполагать такую связь и у ели. Изучение нами этой закономерности показало, что при проращивании семян с одного дерева ели влияние их массы на число семядолей выражено слабо. Имеется лишь тенденция такой связи, характеризующаяся коэффициентом корреляции 0.15–0.20, редко 0.30. Почти такого же порядка теснота связи признаков при проращивании смешанных семян из партии производственной заготовки. Связь числа семядолей с массой отдельного семени в такой совокупности (161 проросток) характеризуется следующими показателями: корреляционное отношение равно  $0.340 \pm 0.0746$  ( $t = 4.56$ ), коэффициент корреляции —  $0.323 \pm 0.0750$  ( $t = 4.31$ ). Связь прямолинейная ( $K_k = 0.01 < 0.10$ ). По потомствам разных деревьев ели зависимость числа семядолей заметно выше. Коэффициент корреляции находится в пределах 0.42–0.66.

При изучении изменчивости числа семядолей следует отметить следующее обстоятельство. Существует, как видно, общее изменение признака с запада на восток (или с востока на запад), но и в пределах отдельных районов, на относительно недалеко расположенных участках (лесхозы, лесничества), среднее число семядолей достоверно различается (с разницей до 0.5 шт.). Например, по данным А.И. Видякина [2009], на большей части Кировской области среднее

число семядолей у ели находится в пределах 7.4–7.5, а в южных районах — 7.74–7.75 шт. По нашим данным, полученным ранее, в 9 лесхозах Кировской области среднее число семядолей было в пределах 6.73–7.58 шт. Наибольшее их число отмечено на территории Оричевского (7.58 шт.) и Кильмезьского (7.33 шт.) лесхозов, расположенных в западной и южной части области соответственно. Такие различия в числе семядолей можно объяснить в основном экологической лабильностью абсолютной массы семян, которая зависит от многих факторов, в том числе года урожая [Тольский, 1927; Молчанов, 1967].

Имеются работы, установившие значимые корреляции между количеством семядолей и ростом сеянцев в первые годы жизни. При этом констатируется, что многосемядольные особи растут быстрее малосемядольных. Такой феномен, вероятно, обусловлен повышенной массой хлоропластов в большем числе семядолей. А поскольку семядоли в начальный период жизни играют роль листового аппарата, то больший его объем способствует лучшему росту многосемядольных особей. По нашим данным, коэффициент корреляции высоты 2-летних сеянцев с числом семядолей в потомстве 50 деревьев ели сибирской равен  $0.352 \pm 0.025$ , для географических популяций (от Прибалтики до Якутии) он выше ( $0.653 \pm 0.092$ ). Наличие связи числа семядолей и размеров молодых растений вполне возможно, поскольку число семядолей связано с массой семян, влияющей на рост сеянцев в начальный период их жизни [см. обзор: Ромедер, Шенбах, 1962].

Таким образом, на основе разностороннего изучения на большом исходном материале установлено [Попов, 2013а], что число семядолей елей европейской и сибирской варьирует у всходов из семян в разных шишках, с разных деревьев и смешанных партий семян. Пределы варьирования — от 4–5 до 9–11 (12) семядолей — и их количество на среднем уровне корреляции связано с абсолютной массой семян. Среднее число семядолей в популяциях изменяется от 8–8.5 до 6–6.5 шт. с запада на восток (от Австрии, Германии до Якутии). Число семядолей связано положительной корреляцией с абсолютной массой семян и ростом сеянцев в первые годы жизни.

#### **5.4. Популяционно-географическая изменчивость длины шишек в сплошном ареале елей европейской и сибирской**

Особенностям шишек и семян хвойных пород большое внимание уделялось в дендрологической и лесоводческой литературе, начиная с самых ранних изданий в России [Фокель, 1766; Краткая Российская дендрология, 1796]. Одним из главных показателей, характеризующих биологические признаки елей европейской, сибирской и их промежуточной или гибридной формы, является длина шишек (макростробилов). Она легко определяется, тесно связана с их толщиной и массой [Мамаев, Попов, 1989], а также с числом содержащихся в них семян [Тольский, 1927; Молчанов, 1967; Anderson, 1965]. Но этот признак обладает высокой экологической лабильностью [Мамаев, 1972], поэтому изучение его географической изменчивости довольно сложно. Практически вся литература по изменчивости шишек ели носит региональный характер [Бакшаева, 1970; Юркевич и др., 1971; Этверк, 1974; Потылев, 1978; Чертовской, 1978; Гово-

рин, 1992; и др.]. Иногда этот признак изучался по трансектам значительной протяженности с севера на юг [Щербакова, 1973] или с запада на восток [Морозов, 1976]. Нами изучена популяционно-географическая изменчивость длины шишек в сплошном ареале елей европейской и сибирской от Украинских Карпат на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке и от северной границы ареала до южной. В наших материалах выборки включают, как правило, от 100 шишек и более, а общее их число составляет более 19.4 тыс. шт. в 115 выборках. При этом мы стремились к равномерному распределению пунктов сбора шишек по всей территории от Закарпатья до Якутии и от Заполярья до южной границы ареала [Попов, 2011а].

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

Д.Н. Данилов [1943], изучая форму семенных чешуй у *Picea excelsa*, привел данные по длине шишек ели из Октябрьского района Тверской (в те годы Калининской) области (8.53 см), Харовского района Вологодской области (7.54 см), Халтуринского и Фаленского районов Кировской области (7.00 и 6.81 см), в районе пос. Ныроб на северо-востоке Пермского края (5.7 см). Средняя длина шишек в Архангельской области, по данным Н.П. Пастуховой [1967], оказалась в пределах 6.7–7.8 см. Длину шишек ели, равную 10 см, в Смоленской области определил В.Г. Потылев [1978]. На большом протяжении от Мурманской до Брянской области длина шишек изменяется от 5.6 до 9.8 см [Щербакова, 1973]. В бассейне Енисея средняя длина шишек в популяциях составляет 60–65 мм, и только в некоторых районах она увеличивается до 70–73 мм [Говорин, 1992]. В Татранской области Словакии средняя длина шишек варьирует от 7–8 до 12–13 см [Holubčík, 1971]. По данным Л.Ф. Правдина [1975], длина шишек у ели европейской равна  $100 \pm 10$ , сибирской —  $62 \pm 10$ , гибридной —  $85 \pm 6.5$  мм. В целом показатели длины шишек ели даже для одних и тех же районов, по данным разных авторов, весьма разнообразны и обнаруживают географическое изменение признака лишь в самом общем виде.

Исследования разных авторов показали, что длина шишек ели варьирует в пределах кроны, между деревьями, ценоотическими и географическими популяциями. Известна тенденция увеличения средней длины шишек с севера на юг, с востока на запад, от верхних поясов гор к нижним, от худших лесорастительных условий к лучшим [Тольский, 1927; Правдин, 1936; Молчанов, 1950, 1967; Мамаев, Попов, 1989]. На размер шишек влияет много факторов экологического характера. Кроме того, получаемый при исследованиях показатель длины шишек зависит от методики сбора образца. Например, средняя их длина в смешанной партии производственной заготовки, как правило, на 5–7 % меньше средних значений для деревьев из той же популяции, потому что раз-

меры шишек находятся в отрицательной корреляции ( $R = -0.4-0.5$ ) с их числом на деревьях [Попов, 1978]. В партиях производственной заготовки доля мелких шишек оказывается несколько больше.

Длина шишек ели на деревьях изменяется по годам урожая. Так, у 26 деревьев из Правдинского лесничества Ханты-Мансийского лесхоза в 1986 г. длина шишек была  $68.4 \pm 1.28$  мм, а в 1987 г. —  $63.3 \pm 1.10$  мм. Различие хотя и небольшое (5 мм), но достоверное ( $t_f = 3.02$ ;  $t_{0.05} = 2.06$ ). Ранг деревьев по длине шишек в погодичной репродукции сохраняется ( $R = 0.835 \pm 0.1123$ ). Уровень внутрикрупной и внутривидовой (индивидуальной) изменчивости признака, по мнению С.А. Мамаева [1972], одинаков. Л.Ф. Правдин [1975], не приводя никаких цифровых данных, отметил, что изменчивость размеров шишек и семенных чешуй в кроне одного дерева выражена меньше, чем между разными деревьями той же популяции. По нашим данным, коэффициент вариации длины шишек в пределах кроны (измерено по 100 шишек с каждого дерева) в 1.3–1.6 раза меньше, чем между деревьями [Попов, 19996].

Во всей совокупности выборок средняя длина шишек варьирует от 44 до 114 мм. В целом довольно ясно выражено уменьшение длины шишек с юго-запада на северо-восток от 100–114 до 50–60 мм. Популяционное разнообразие ели по длине шишек довольно большое, и в связи с этим можно принять любую более или менее дробную их градацию. Но более целесообразной (прежде всего для практических целей) будет укрупненная классификация шишек, в соответствии с которой выделяются три категории: мелкие шишки — 5–6 см и менее, средние — 7–8 см и крупные — 9–10 см и более. По северной окраине ареала ели в Восточной Европе и на значительных пространствах северной части Сибири средняя длина шишек в популяциях обычно не превышает 60–65, а чаще близка к 50 мм и менее. На Европейской части России, примерно от условной линии между Ладожским озером, Рыбинским водохранилищем, Окским биосферным заповедником (Рязанская область) и далее на восток, распространены популяции со средней длиной шишек 7–8 см (6.5–8.4 см). К западу от указанной границы длина шишек в популяциях увеличивается до 9–10 (от 8.5) см и более (рис. 32).

По данным некоторых исследователей [Голубец, 1960, 1978; Тышкевич, 1962], в Карпатах длина шишек увеличивается до 13 см. Такая же средняя длина шишек ели (13 см) оказалась (данные автора) и в Барском районе Винницкой области (вероятно, культуры, поскольку в естественный ареал ели эта территория не входит). Как отметили М.А. Голубец [1960] и Г.Л. Тышкевич [1962], культуры ели на территории Украины раньше создавались большей частью из семян, привозимых из Австрии, Германии, Польши, где длина шишек ели в разных популяциях составляет 110–160 мм [Теплоухов, 1872; Priedhäusser, 1958; Schmidt-Vogt, 1972]. Наименьший показатель длины шишек ели (44 мм) в образце с восточного берега оз. Имандра (Апатиты), скорее всего, «случайный», обусловленный особенностями участка (ельник багульниковый, редкостойный). По данным других авторов, длина шишек, например на территории Лапландского заповедника, составляет 5–6 см [Новиков, 1940; Некрасова, 1948; Щербакова, 1973].

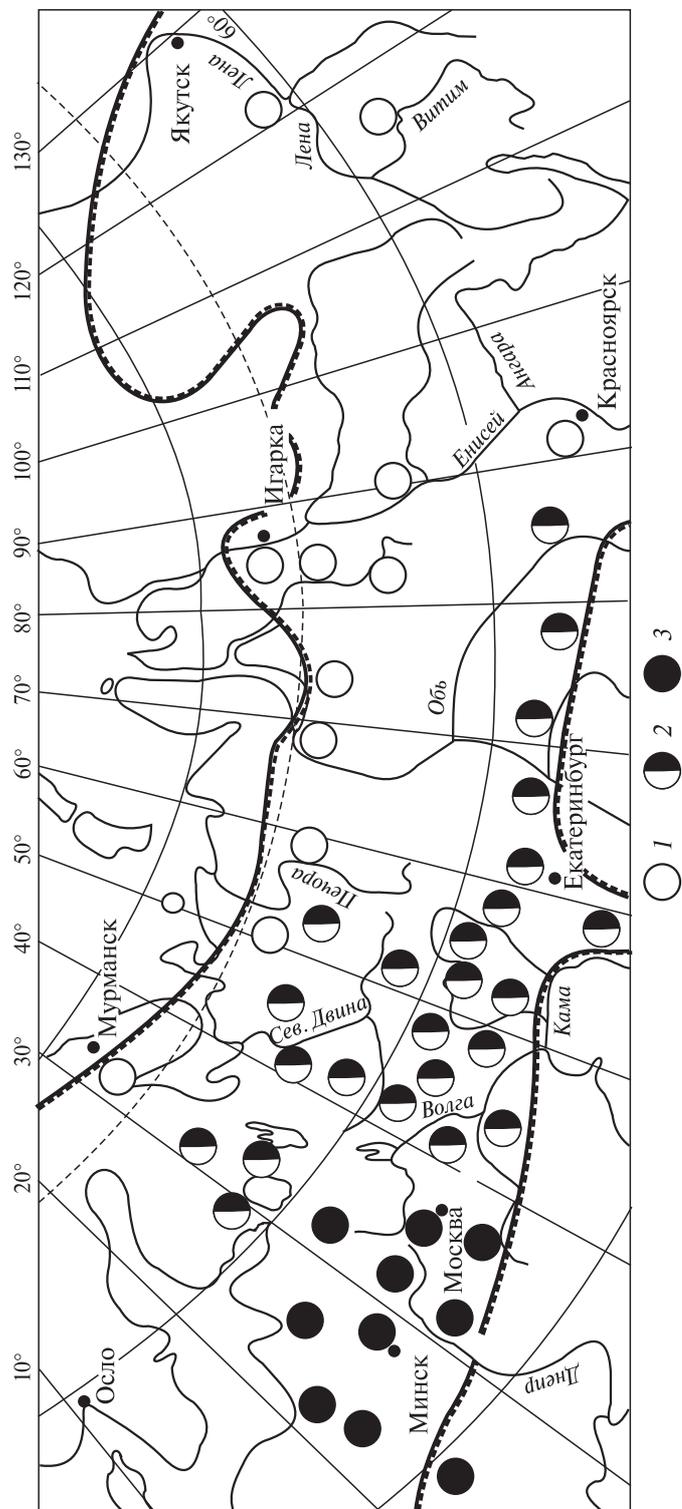


Рис. 32. Географическая дифференциация популяций ели в европейско-сибирской части ареала по классам длины шишек (1–3).  
 1 — <math>< 5-6 \text{ см}</math>; 2 — <math>7-8 \text{ см}</math>; 3 — <math>> 9-10 \text{ см}</math>.

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

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

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

С суммарным значением градуса северной широты и восточной долготы связь показателя средней длины шишек оказывается достаточно тесной и прямолинейной ( $\eta^2 - R^2 < 0.1$ ):

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

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

В некоторых работах есть указание, что «внутри популяций» длина шишек у ели европейской больше, чем у ели сибирской [Бакшаева, 1970; Чертовской, 1978]. По данным Г.Л. Тышкевич [1962], в Карпатах длина шишек с вытянутой, заостренной, формой семенных чешуй на 33 % меньше, чем с тупоугольной. Еще в 1925 г. Э. Вольф отмечал, что такой связи практически нет. Однако многие авторы пытались «увязать» длину шишек с формой семенных чешуй. Вероятно, одним из первых был А.В. Альбенский [1930]. Выделив в окрестностях Перми (в радиусе 100 км) шесть форм чешуй, он пришел к выводу, что самые короткие шишки (63 мм) оказались у «чистой» *P. excelsa* Link., а самые длинные (85 мм) — у «типичной» *P. obovata* Ledeb.

При биометрическом способе изучения формы семенных чешуй в пределах популяций ели оказывается, что длина шишек практически не связана с этим признаком. Корреляционное отношение статистически достоверно, хотя и небольшое. Коэффициент корреляции бывает очень низким и недостоверным. Таким образом, между формой семенных чешуй и длиной шишек существует очень слабая нелинейная связь, возможно, обусловленная групповым расположением потомств материнских деревьев и оказывающим некоторое влияние на структуру популяций [Малеев, 1986].

Между средней длиной шишек ( $L_c$ ) в популяциях и средними показателями формы семенных чешуй ( $C_n$ ,  $C_p$ ,  $C_n - C_p$ ) [Попов, 1999] имеется большое сходство в географической изменчивости, которое характеризуется высоким уровнем корреляции:

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

«Связь» здесь тесная и прямолинейная. Уравнения регрессии следующие:

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

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

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

Поскольку имеется тесная географическая (но не морфогенетическая) корреляция показателей длины шишек (экологически лабильный признак) и формы семенных чешуй (экологически стабильный признак), то первый с достаточным приближением можно рассчитать, например по  $C_p$  и  $(C_n - C_p)$  как более «тесно связанные» с длиной шишек:

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

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

При изменении показателя  $C_p$  на 5 % средняя длина шишек в популяциях изменяется на 5.64 мм, а при изменении показателя  $C_n - C_p$  на 10 % — почти на 5 (4.96) мм. По показателям формы семенных чешуй ( $C_p$  и  $C_n - C_p$ ) можно определить расчетную длину шишек по видам ели. Показатель  $C_p$  для ели европейской составляет примерно от 65 % и более [Попов, 1999а], а длина шишек — от 91 мм и более; для ели сибирской  $C_p$  — от 45 % и менее, длина шишек — от 68.5 мм и менее. Показатель  $C_p$  в промежуточных популяциях находится в пределах 45–65 %, а длина шишек — 68.5–91 мм. В целом же можно отметить, что дифференциация популяций по длине шишек не очень совпадает с видовыми ареалами елей европейской и сибирской [Соколов и др., 1977]. Если в ареале ели европейской преобладают популяции с крупными шишками, то в ареалах елей сибирской и финской («промежуточной») широко распространены популяции и со средней и малой их длиной.

Географическая изменчивость средней длины шишек на таком огромном пространстве довольно высокая. Коэффициент вариации составляет 17 % при среднем значении признака в совокупности всех выборок, равном 74 мм. На европейской части ареала ели имеются популяции со всеми классами длины шишек. На Урале и в Сибири наблюдается вариация шишек от минимальных значений до 65–75 мм и только на отдельных участках в разные годы она может достигать 80 мм. Наличие популяций со средней длиной шишек 7, 6, 5 см и менее на севере Европы, на территории Урала и Сибири, т.е. в относительно суровых почвенно-климатических условиях, а с длиной шишек 8, 9, 10 см и более

в западной части ареала, в относительно благоприятных почвенно-климатических условиях, указывает, что формирование соответствующих генотипов через естественный отбор находится под влиянием именно этих факторов.

Межвидовые различия елей европейской и сибирской по длине шишек известны давно, но определялись они по отдельным выборкам в соответствующих ареалах. Сопоставляя приведенные здесь данные с опубликованными другими авторами [Молчанов, 1967; Юркевич и др., 1971; Правдин, 1975; Чертовской, 1978], можно увидеть как совпадение, так и существенные различия, которые обусловлены главным образом большой зависимостью размеров шишек от многих факторов.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ель обыкновенная: европейская (*P. abies*, *P. europaea*) и сибирская (*P. obovata*, *P. sibirica*) — образует весьма обширный практически непрерывный ареал от западных отрогов Альп на западе до Охотского побережья на востоке. Еловые леса и другие леса с участием ели имеются во многих государствах Европы и Северной Азии. Большая часть еловых лесов (включая леса с участием ели) находится на территории России. Изучение биологии ели здесь проводится с середины XVIII в., но до 70-х годов XX столетия оно состояло главным образом в изучении разных признаков по отдельным географическим районам.

К настоящему времени во многом изучена прежде всего географическая дифференциация популяций ели от западных границ Украины, Беларуси, государств Восточной Прибалтики до р. Лена на востоке. При этом выявлено большое сходство в географической изменчивости многих признаков: длины шишек, формы семенных чешуй, массы семян, некоторых генетических признаков, разных признаков семенного потомства и т.д., что позволяет достаточно обоснованно провести разделение ареала на районы расположения различных групп популяций. По признаку формы семенных чешуй четко выделяется, по крайней мере, девять больших районов распространения существенно различающихся популяций, которые относительно постепенно изменяются в общем направлении с юго-запада от Карпат, Беловежской пуши к среднему и нижнему течению рек Обь, Иртыш на территории Западной Сибири.

Наряду с географической дифференциацией популяций в пределах большей части ареала елей европейской и сибирской изучена дифференциация популяций и по отдельным регионам: Северо-Запад, Архангельская область, Республика Коми, Прикамье, Урал, Западная Сибирь, северные и южные районы ареала. Выделены (по соответствующим районам) популяции «гибридной формы ели европейской», «гибридной формы ели сибирской», «промежуточной (гибридной) формы». Выделяемые группы популяций по районам различаются не только по форме семенных чешуй, но и по многим другим признакам. С учетом масштаба выделяемых групп популяций им может быть присвоен тот или иной внутривидовой таксономический ранг. Сложившаяся к настоящему времени географическая дифференциация популяций ели на всем пространстве изученной части ареала елей европейской и сибирской, включая популяции их промежуточной формы, может быть использована для решения вопросов эволюции, ботаники, популяционной экологии, лесоводства.

---

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Айала Ф.** Введение в популяционную и эволюционную генетику. — М.: Мир, 1984. — 230 с.
- Александров А., Попов П.** Фенотипическое положение ели в Рило-Родопском районе Болгарии в видовом комплексе ели европейской и сибирской // Наука за гората. Forest science. — 2009. — № 2. — С. 3–19.
- Альбенский А.В.** Пермские ели (К вопросу о формах елей) // Материалы по изучению Камского Приуралья. — Пермь: Пермс. о-во краеведения, 1930. — Вып. 2. — С. 22–23.
- Андреев С.А.** Ель сибирская в верховьях р. Гилюй // Лесоведение. — 1986. — № 2. — С. 80–86.
- Арнольд Ф.К.** О сибирской ели // А. Россмеслер «Лес». — СПб., 1866. — С. 353–354.
- Атлас лесов СССР.** — М.: ГУГК, 1973. — 222 с.
- Бакшаева В.И.** Изменчивость видов ели в Карелии // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 28–39.
- Бакшаева В.И.** Перспективы селекции ели в Карелии // Лесоведение. — 1970. — № 1. — С. 38–45.
- Бобров Е.Г.** Очерк растительности Юго-Западного Приуралья // Изв. ГБС. — 1929. — Т. 28, вып. 1–2. — С. 41–74.
- Бобров Е.Г.** Об особенности флоры эрратической области (один из путей формообразования) // Сов. ботаника. — 1944. — № 2. — С. 3–20.
- Бобров Е.Г.** История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высш. раст. — 1971. — Вып. 7. — С. 5–40.
- Бобров Е.Г.** Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та ЭриЖ УНЦ АН СССР. — Свердловск, 1974. — Вып. 90. — С. 60–66.
- Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. — Л.: Наука, 1978. — 188 с.
- Боровиков В.П.** Популярное введение в программу STATISTICA. — М.: Компьютер-Пресс, 1998. — 267 с.
- Буш Н.А.** Ботанико-географический очерк Европейской части СССР. — Л.: Изд-во АН СССР, 1933. — 171 с.
- Видякин А.И.** Географическая изменчивость количества семян ели в Кировской области // Аграр. вестн. Урала. — 2009. — № 3 (57). — С. 87–89.
- Вольф Э.** Хвойные деревья и кустарники Европейской и Азиатской части СССР. — Л.: Ленингр. лесн. ин-т, 1925. — 173 с.
- Высоцкий А.А., Золотарева С.В., Воробьев Г.В.** Смолопродуктивность и рост разносемядольного потомства деревьев сосны обыкновенной // Лесоведение. — 1994. — № 1. — С. 78–88.

- Вульф Е.В.** Историческая география растений (история флоры земного шара). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 546 с.
- Гавришь В.П.** Многоформность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели // Лесн. хоз-во. — 1938. — № 1. — С. 78–88.
- Гашев С.Н.** Статистический анализ для биологов (Пакет программ «STATAN»). — Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 1998. — 51 с.
- Гашева Н.А.** Структура популяций ели сибирской, определяемая по радикальным признакам в разных эколого-географических условиях Среднего Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Тюмень: ТюмГУ, 2004. — 24 с.
- Гашева Н.А., Муканова А.А.** Структура изменчивости радикальных признаков ели сибирской // Сборник науч. тр. Естественные науки. Сургутский государственный университет ХМАО. — 2003. — Вып. 12. — С. 31–40.
- Гитерман Р.Е.** Стратиграфическое значение спорово-пыльцевых спектров четвертичных отложений в низовьях р. Чусовой // Краткие сообщения Ин-та археологии АН СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — Вып. 2. — С. 18–23.
- Говорин Г.М.** Изменчивость ели сибирской в бассейне Енисея // Лесоведение. — 1992. — № 5. — С. 56–60.
- Голубец М.А.** Два подвида *Picea excelsa* Link. и вопрос об их ареалах // Ботан. журн. — 1960. — Т. 45, № 5. — С. 684–694.
- Голубец М.А.** Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов // Ботан. журн. — 1968. — Т. 63, № 3. — С. 1048–1062.
- Голубец М.А.** Ельники Украинских Карпат. — Киев: Наук. думка, 1978. — 264 с.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е.** Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. — Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. — 197 с.
- Грант В.** Эволюция организмов. — М.: Мир, 1980. — 407 с.
- Грант В.** Видообразование у растений. — М.: Мир, 1984. — 528 с.
- Грант В.** Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. — М.: Мир, 1991. — 488 с.
- Григорьев В.В.** Руководство к ботанике. — 4-е изд.: в 2 ч. — М.: Издание братьев Салаевых, 1865. — 560 с.
- Данилов Д.Н.** Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботан. журн. — 1943. — Т. 28, № 5. — С. 191–202.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов путем естественного отбора. — 2-е изд., доп. — СПб.: Наука, 2001. — 568 с.
- Доспехов Б.А.** Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
- Дыренков С.А.** Изменчивость некоторых морфологических признаков в гибридных популяциях ели — *Picea abies* (L.) Karst. × *Picea obovata* Ledeb. на Вепсовской возвышенности // Ботан. журн. — 1978. — Т. 63, № 2. — С. 191–205.
- Дюран Б., Оделл П.** Кластерный анализ: пер. с англ. — М., 1977. — 128 с.
- Жариков В.М., Попов В.Я.** Рост и развитие разносемядольного потомства сосны обыкновенной // Вопросы лесокультурного дела на Европейском Севере. — Архангельск: АЛТИ, 1974. — С. 15–26.
- Завадский К.М.** Вид и видообразование. — Л.: Наука, 1968. — 405 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 424 с.
- Ильинов А.А.** Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea × fennica* (Regel) Kom. в Карелии: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — СПб., 1998. — 25 с.

- Ильинов А.А., Харин В.Н., Тренин В.В.** Популяционная структура ели финской *Picea × fennica* Regel в Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. — Петрозаводск: КНЦ РАН, 1998. — С. 12–24.
- Ильинов А.А., Политов Д.В., Исаева Л.Г., Данилова Е.В.** Фенотипическая и генетическая структура популяций ели финской в условиях промышленного загрязнения в Мурманской области // Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова Тянь-Шанского): материалы междунар. конф. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2006. — С. 73–75.
- Каппер О.Г.** Хвойные породы: Лесоводственная характеристика. — М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. — 303 с.
- Кареев Г.И.** Краткая эколого-биологическая характеристика древесных пород лесотундры востока Европейской части СССР // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 61–69.
- Карпенко А.С.** Формы елей в Удмуртии // Ботан. журн. — 1968. — Т. 53, № 2. — С. 259–263.
- Карпенко А.С., Андреев М.П.** Формы елей в Кировской области // Ботан. журн. — 1972. — Т. 57, № 5. — С. 470–480.
- Кеппен Ф.** Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. — СПб., 1885. — 634 с.
- Козубов Г.М.** Биология плодоношения хвойных на Севере. — Л.: Наука, 1974. — 134 с.
- Комаров В.Л.** Краткий очерк растительности Сибири // Материалы для изучения естественных производительных сил России. — Пг., 1922. — 99 с.
- Комаров В.Л.** Класс хвойные (Coniferales) // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. — Т. 1. — С. 130–195.
- Комаров В.Л.** Учение о виде у растений. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 245 с.
- Коржинский С.И.** Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношении // Изв. Том. ун-та. — 1893. — Кн. 5. — С. 81–299.
- Коропачинский И.Ю.** Ботанико-географические и лесоводственные аспекты естественной гибридизации древесных растений // Лесоведение. — 1992. — № 2. — С. 3–10.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И.** Естественная гибридизация древесных растений. — Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2006. — 223 с.
- 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 // Сиб. экол. журн. — 2012. — № 2. — С. 175–184.
- Корчагин А.А.** Современная динамика лесной растительности на Европейском Севере // Лесоведение. — 1968. — № 3. — С. 30–35.
- Краткая** Российская дендрология (Ель). — Воронеж, 1798. — С. 32–33.
- Круклис М.В.** Кариологические особенности *Picea obovata* Ledeb. // Лесоведение. — 1971. — № 2. — С. 76–84.
- Круклис М.В., Милютин Л.И.** Лиственница Чекановского. — М.: Наука, 1977. — 211 с.
- Крылов П.** К флоре Вятской губернии. — Казань, 1885. — 129 с. — (Тр. О-ва естествоиспытателей при Императ. Казан. ун-те; Т. 14, вып. 1).
- Куракин Б.Н.** Изменчивость числа семян у проростков ели разного географического происхождения // Лесн. хоз-во. — 1990. — № 1. — С. 39–40.
- Крюссман Г.** Хвойные породы. — М.: Лесн. пром-сть, 1986. — 255 с.
- Лазарев Н.А.** Леса Коми АССР // Леса СССР. — Т. 1. — М.: Наука, 1966. — С. 197–217.
- Лаухин С.А., Попов П.П.** Современная и позднеплейстоценовая ель в Восточной Сибири // Лесоведение. — 2006. — № 3. — С. 61–64.
- Леса СССР.** — М.: Изд-во АН СССР, 1966–1969. — Т. 1, 2, 4.

- Литун П.П.** Взаимодействие генотип — среда в генетических и селекционных исследованиях и способы его изучения // Проблема отбора и оценки селекционного материала. — Киев: Наук. думка, 1980. — С. 63–92.
- Малеев К.И.** О возможности изолированного существования семей в ценопопуляциях *Picea abies* × *Picea obovata* // Ботан. журн. — 1986. — Т. 71, № 7. — С. 892–903.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). — М.: Наука, 1972. — 284 с.
- Мамаев С.А., Некрасов М.С.** Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала // Тр. Ин-та ЭриЖ УНЦ АН СССР. — 1968. — Вып. 60. — С. 55–70.
- Мамаев С.А., Попов П.П.** Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). — М.: Наука, 1989. — 104 с.
- Мельник П.Г., Рубанская Ол.В., Прощая А.В.** Изменчивость формы семенных чешуй и популяционно-географическая структура ареала ели в Центральной и Восточной Европе // Леса Евразии — Восточные Карпаты: материалы IV Междунар. конф. молодых ученых, посвященной акад. П.С. Погребняку. — М.: МГУЛ, 2004. — С. 169–171.
- Милютин Л.И.** Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Красноярск, 1963. — 20 с.
- Милютин Л.И.** Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов на примере лиственниц сибирской и даурской: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Красноярск, 1983. — 45 с.
- Милютин Л.И., Терентьев В.И.** Географические культуры ели в Красноярском крае // Лесоведение. — 1999. — № 4. — С. 16–22.
- Миронов В.В.** Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. — М.: Лесн. пром-сть, 1977. — 229 с.
- Молчанов А.А.** Плодоношение ели в связи с типами леса // Бюл. МОИП. — 1950. — Т. 50 (4). — С. 95–108.
- Молчанов А.А.** География плодоношения главнейших древесных пород. — М.: Наука, 1967. — 103 с.
- Морозов Г.П.** Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. — 1976. — № 5. — С. 22–29.
- Москвитин А.В.** Ель в лесостепной зоне Мордовии. — Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1959. — 47 с.
- Муратова Е.Н.** Хромосомные числа растений: Pinaceae (*Picea* — *Pinus*) // Ботан. журн. — 2011. — Т. 96, № 10. — С. 1389–1404.
- Муратова Е.Н., Круклис М.В.** Хромосомные числа голосеменных растений. — Новосибирск: Наука, 1988. — 118 с.
- Науменко А.М.** *Picea obovata* Ledeb. на крайнем северо-восточном пределе своего ареала // Ботан. журн. — 1964. — Т. 49, № 7. — С. 1008–1013.
- Некрасова Т.П.** Репродукция ели на Кольском Севере // Ботан. журн. — 1948. — Т. 33, № 2. — С. 239–248.
- Немкова В.К.** История растительности Предуралья за поздне- и послеледниковое время // Актуальные вопросы современной геохронологии. — М.: Наука, 1976. — С. 259–275.
- Никонов В.В., Лебедева Р.М.** Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. — Мурманск: Апатиты, 1976. — С. 53–64.
- Новиков Г.А.** Плодоношение ели на Кольском полуострове // Изв. ВГО. — 1940. — Т. 72, № 3. — С. 403–405.

- Норин Б.Н.** К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — С. 154–244.
- Овечкин С.М.** Интрогрессивная гибридизация ели европейской и сибирской в Кировской области и Удмуртской АССР // Лесоведение. — 1982. — № 5. — С. 12–17.
- Одум Ю.** Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Орлова Л.В., Егоров А.А.** К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // Новости систематики высш. раст. — 2010. — Т. 42. — С. 5–23.
- Пааль Х.** Число семян у сосны и ели в Эстонской ССР // Лесоводственные исследования. — Таллин, 1989. — С. 39–51.
- Пальцев А.М., Мерзленко М.Д., Мельник П.Г.** Опыт географических культур ели в зоне смешанных лесов: обзорная информация. — М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. — 36 с.
- Панин В.А.** Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР // Молодые лесоводы — 40-летию Великого Октября. — М.: НТО сельск. и лесн. хоз-ва, 1957. — С. 48–58.
- Парфенов В.И.** Новые для флоры Белоруссии биологические формы ели обыкновенной // Докл. АН БССР. — 1964. — Т. 8, № 3. — С. 188–191.
- Парфенов В.И.** О внутривидовой систематике *Picea abies* (L.) Karst. // Новости систематики высш. раст. — 1970. — Т. 8. — С. 4–11.
- Пастухова Н.П.** Плодоношение сосны и ели в лесах Архангельской области // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. — М.: Наука, 1967. — С. 87–100.
- Петров А.П.** Лесоводственно-биологические особенности ели в Кировской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Свердловск, 1977. — 19 с.
- Попов В.Я., Жариков В.М.** Изменчивость потомства сосны обыкновенной по числу семян в разные репродуктивные годы // Вопросы лесокультурного дела на Европейском Севере. — Архангельск: Ин-т леса и лесохимии, 1974. — С. 4–14.
- Попов П.П.** Формы ели в лесах Прикамья // Лесн. журн. — 1971. — № 3. — С. 9–13.
- Попов П.П.** Семеношение ели сибирской на Урале // Лесн. хоз-во. — 1978. — № 12. — С. 35–37.
- Попов П.П.** Популяционная структура ели сибирской в зоне интрогрессивной гибридизации с елью европейской // Лесоведение. — 1991. — № 5. — С. 26–32.
- Попов П.П.** Влияние интрогрессивной гибридизации елей европейской и сибирской на структуру и дифференциацию популяций // Экология. — 1992. — № 5. — С. 10–17.
- Попов П.П.** Гибридная ель на северо-востоке Европы // Лесоведение. — 1996. — № 2. — С. 62–72.
- Попов П.П.** Форма семенных чешуй в полусибсовом потомстве ели // Лесоведение. — 1997. — № 6. — С. 63–66.
- Попов П.П.** Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. — 1999а. — № 1. — С. 68–73.
- Попов П.П.** Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. — Новосибирск: Наука, 1999б. — 169 с.
- Попов П.П.** Структура и дифференциация популяций ели на востоке Европы и в Западной Сибири // Экология. — 2003. — № 1. — С. 30–36.
- Попов П.П.** Ель европейская и сибирская: Структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. — Новосибирск: Наука, 2005. — 231 с.
- Попов П.П.** Популяционно-географическая изменчивость семян ели // Лесн. хоз-во. — 2006. — № 5. — С. 25–26.

- Попов П.П.** Формовая структура и таксономическая принадлежность промежуточных популяций ели европейской и сибирской // Лесоведение. — 2007а. — № 4. — С. 59–67.
- Попов П.П.** Популяционно-географическая дифференциация ели в Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. — 2007б. — Вып. 24, № 2–3. — С. 267–272.
- Попов П.П.** Изменчивость некоторых морфометрических показателей и фитомассы двулетних сеянцев *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) разного географического происхождения // Растит. ресурсы. — 2007в. — Т. 43, № 4. — С. 32–41.
- Попов П.П.** Морфогенез сеянцев ели европейской и сибирской различного географического происхождения // Лесоведение. — 2009а. — № 1. — С. 59–63.
- Попов П.П.** Популяционно-расовая дифференциация *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) // Ботан. журн. — 2009б. — Т. 94, № 9. — С. 1317–1334.
- Попов П.П.** Фенотипическое разнообразие семенных чешуй северодвинских популяций ели и их таксономическая интерпретация // Ботан. журн. — 2010а. — Т. 95, № 5. — С. 647–656.
- Попов П.П.** Кластерное разделение популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) по признакам формы семенных чешуй и его таксономическая интерпретация // Ботан. журн. — 2010б. — Т. 95, № 12. — С. 1743–1755.
- Попов П.П.** Формовая структура и географическая дифференциация популяций ели на Северо-Западе России // Экология. — 2010в. — № 5. — С. 336–343.
- Попов П.П.** Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // Лесоведение. — 2011а. — № 5. — С. 54–60.
- Попов П.П.** Структура и дифференциация популяций ели на востоке Европы по показателям формы семенных чешуй и длины шишек // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2011б. — № 12. — С. 81–91.
- Попов П.П.** Некоторые биологические особенности ели в условиях мерзлотной зоны России // Проблемы изучения лесов мерзлотной зоны. — Якутск, 2011в. — С. 158–163.
- Попов П.П.** «Эталонные» популяции для дискриминантного анализа в сплошном ареале ели европейской и сибирской // Экология. — 2012а. — № 1. — С. 16–21.
- Попов П.П.** Фенотипическая структура и таксономическая интерпретация популяций ели в Прикамье // Ботан. журн. — 2012б. — Т. 97, № 1. — С. 30–44.
- Попов П.П.** Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) // Ботан. журн. — 2012в. — Т. 97, № 6. — С. 729–734.
- Попов П.П.** Гибридная форма ели европейской // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Материалы междунар. науч. конф. — Тверь, 2012. — С. 131–134.
- Попов П.П.** Популяционно-географическая изменчивость числа семядолей у всходов ели европейской и сибирской // Лесоведение. — 2013а. — № 1. — С. 9–15.
- Попов П.П.** Структура и дифференциация популяций ели на территории Республики Коми // Экология. — 2013б. — № 2.
- Попов П.П.** Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботан. журн. — 2013в. — Т. 98, № 11. — С. 1384–1402.
- Попов П.П., Александров А.Х.** Изменчивость длины шишек и формы семенных чешуй ели европейской в зависимости от географической широты // Лесоведение. — 2010. — № 4. — С. 66–73.
- Попов П.П., Зенкова Е.Л.** Сходство в географической изменчивости ели по фенетическим и генетическим признакам // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2009. — № 10. — С. 126–132.

- Попов П.П., Лаухин С.А.** Плейстоценовая ель в Западной Сибири // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — Тюмень: ИПОС СО РАН, 2004. — Вып. 5. — С. 86–92.
- Попов П.П., Тишин Д.В.** Формовая структура и таксономическая идентификация популяций ели по южной границе ареала // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2008. — № 9. — С. 86–98.
- Порфирьев В.С., Шаландина В.Т.** О динамике распространения ели на ее южной границе в Татарской АССР // Биологические науки. — 1984. — № 3. — С. 78–82.
- Потылев В.Г.** Изменчивость шишек и семян в популяциях ели Смоленской области // Лесная геоботаника и биология древесных растений. — Тула, 1978. — Вып. 4. — С. 83–85.
- Правдин Л.Ф.** Закономерности в плодоношении древостоев // Исследования по лесоводству. — М.; Л.: Гослестехиздат, 1936. — С. 173–202.
- Правдин Л.Ф.** Интрогрессивная гибридизация ели европейской (*Picea abies* (L.) Karsten) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledebour) // Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР. — М.: Лесн. пром-сть, 1972. — С. 325–328.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. — М.: Наука, 1975. — 176 с.
- Правдин Л.Ф., Ростовцев С.А.** Влияние происхождения семян ели обыкновенной на рост культур из них // Лесоведение. — 1980. — № 6. — С. 3–10.
- Проказин Е.П., Ключарева Л.Н., Кузина Л.А.** Вес 1000 штук семян и число семядолей у проростков как диагностические признаки деревьев сосны обыкновенной // Сб. науч. тр. ВНИИЛМ. — 1975. — С. 243–250.
- Путенихин В.П., Кармышева Н.И.** Интрогрессивная гибридизация ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. — 1991. — № 1. — С. 44–53.
- Путенихин В.П., Шигапов З.Х., Фарукшина Г.Г.** Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). — М.: Наука, 2005. — 180 с.
- Райт Дж. В.** Введение в лесную генетику. — М.: Лесн. пром-сть, 1978. — 470 с.
- Регель Э.** Русская дендрология. — Вып. 1: Хвойные. — СПб., 1883. — 2-е изд. — 68 с.
- Родин А.Р., Грибков В.В., Кузин П.Н.** Оптимальное соотношение надземной биомассы и корневых систем посадочного материала хвойных пород // Защитное лесоразведение и лесные культуры. — Воронеж: Изд-во ВГУ, 1975. — С. 27–33.
- Ромедер Э., Шенбах Г.** Генетика и селекция лесных пород. — М.: Сельхозиздат, 1962. — 268 с.
- Ронис Э.Я.** Селекция ели // Лесная селекция. — М.: Лесн. пром-сть, 1972. — С. 28–43.
- Россмеслер Э.** Лес. — СПб., 1866. — Кн. 2: Естественная история лесных деревьев. — С. 262–589.
- Рыжова Н.В., Шутов В.В., Корнев И.А., Мальшев В.А., Лебедев О.Ю.** Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области // Лесоведение. — 2003. — № 5. — С. 61–71.
- Савич Г.В.** Развитие корневых систем и надземных частей у разных экотипов сосны *Pinus silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew // Лесоведение. — 1970. — № 2. — С. 104–106.
- Санников С.Н., Петрова И.В.** Дифференциация популяций сосны обыкновенной. — Екатеринбург: УрО РАН, 2003. — 247 с.
- Семаков В.В., Стрелков А.З., Мельник П.Г.** Лесоводственная экскурсия в Беловежскую пущу. — М., 2004. — 72 с.
- Серебряков И.Г.** Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 391 с.

- Серебряков К.К.** История растительного мира СССР. — Л.: Облиздат, 1936. — 180 с.
- Серебряный Л.Р.** Миграция ели на востоке и севере Европы в поздне- и послеледниковое время // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода. — М.: Наука, 1974. — № 41. — С. 13–23.
- Синская Е.Н.** Проблема популяций у высших растений (О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений). — Л.: Сельхозиздат, 1963. — 123 с.
- Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А.** Ареалы деревьев и кустарников СССР. — Л.: Наука, 1977. — 163 с.
- Спурр С.Г., Барнес Б.В.** Лесная экология. — М.: Лесн. пром-сть, 1984. — 480 с.
- Сукачев В.Н.** Лесные породы: их систематика и фитосоциология. — М.: Нов. деревня, 1928. — 80 с.
- Сукачев В.Н.** Дендрология с основами лесной геоботаники. — Л.: Гослестехиздат, 1938. — 576 с.
- Татаринов В.В.** Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Ботан. журн. — 1987. — Т. 72, № 2. — С. 229–238.
- Татаринов В.В.** Структура популяций ели в лесах Среднего Урала // Популяционные исследования растений в заповедниках. — М.: Наука, 1989. — С. 130–142.
- Теплоухов Ф.А.** Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесн. журн. — 1872. — Вып. 6. — С. 86–91.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.
- Тольский А.П.** Частное лесоводство. Ч. 1: Лесное семеноведение. — Л.: Изд. журн. «Лесн. хоз-во, лесопромышленность и топливо», 1927. — 260 с.
- Турков В.Г.** Многовековая ритмика природной среды и динамика лесного биогеоэкологического покрова среднеуральского низкогорья в антропогене // Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–39.
- Тышкевич Г.Л.** Еловые леса советских Карпат. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 174 с.
- Уварова Н.И., Филиппова Л.Н., Марисая Г.К.** О проявлении географической изменчивости у семян сосны и ели при испытании в Ленинградской области // Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1978. — С. 51–60.
- Уварова Н.И., Филиппова Л.Н., Марисая Г.К.** Рост и сезонное развитие ели в географических культурах // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1984. — С. 64–75.
- Улисова Н.В.** Рост и сохранность географических культур ели в Вологодской области / Вопросы искусственного лесовосстановления на Европейском Севере. — Архангельск: Ин-т леса и лесохим., 1986. — С. 66–72.
- Федорович Ф.** Новые наблюдения над сибирской елью (*Picea obovata* Ledeb.) // Лесн. журн. — 1876. — Вып. 1. — С. 15–26.
- Федорович Ф.** Еще о сибирской ели // Лесн. журн. — 1880. — Вып. 6–7. — С. 472–474.
- Фокель.** Глава 27. О ели // Описание естественного состояния растущих в северных российских странах лесов с различными примечаниями и наставлениями как оные разводить. — СПб.: Гос. Адмиралтейств-коллегия, 1766. — С. 337–352.
- Фолкнер Д.С.** Введение в генетику количественных признаков. — М.: Агропромиздат, 1986. — 486 с.

- Хохрин А.В.** Полиморфизм и изомерия ели по числу семядолей и филлотаксису // Лесная геоботаника и биология древесных растений. — Брянск, 1974. — Вып. 2. — С. 152–154.
- Цепляев В.П.** Леса СССР. — М.: Сельхозиздат, 1961. — 216 с.
- Чжан Ши Цзюй.** Варьирование числа семядолей у всходов ели в связи с ее географическим происхождением и формовым разнообразием // Лесоведение. — 1969. — № 2. — С. 79–81.
- Чертовской В.Г.** Еловые леса Европейской части СССР. — М.: Лесн. пром-сть, 1978. — 176 с.
- Шмальгаузен И.И.** Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. — 396 с.
- Шутяев А.М.** Изменчивость числа семядолей у всходов сосны и ели // Лесоведение. — 1979. — № 3. — С. 56–62.
- Шутяев А.М.** Географические культуры ели в Центральном Черноземье // Лесоведение. — 1995. — № 3. — С. 8–17.
- Шутяев А.М.** Изменчивость шишек и семенных чешуй ели в географических культурах // Лесоведение. — 2007. — № 5. — С. 60–68.
- Щербаков А.С., Мельник П.Г.** Морфологические особенности беловежской ели в географической изменчивости семенных чешуй на территории Белоруссии // Беловежская пуша на рубеже третьего тысячелетия: материалы науч.-практ. конф., посвящ. 60-летию со дня образования Гос. заповедника «Беловежская пуша». — Минск, 1999. — С. 186–188.
- Щербакова М.А.** Генэкология ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в разных лесорастительных районах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1973. — 26 с.
- Этверк И.Э.** Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. — Таллин: АН ЭССР, 1974. — 131 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И.** Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). — Минск: Наука и техника, 1971. — 351 с.
- Яблоков А.В.** Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.
- Янбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М.** Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 9. — С. 1244–1249.
- Anderson E.** Cone end seed studies in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Stud. Forest. Suec. — 1965. — N 23. — P. 15–25.
- Burden R.D.** Genetic correlation as a concept for staging genotype-environment interaction in forest tree breeding // Silvae genet. — 1977. — Vol. 26, N 5–6. — P. 168–175.
- Dagfin M.** The post-glacial immigration of *Picea abies* into Fennoscandia // Bot. notis. — 1970. — Vol. 123, N 1. — P. 61–66.
- Heikinheimo O.** Über die Fichtenformen und ihren forstwirtschaftlichen Wert // Comm. ex Inst. quaest. forest. Ed. 2. — Helsinki, 1920. — S. 1–102.
- Holubčik M.** Dedičnost rozmerov šišíek a výhy semena smreka obyčajného (*Picea abies* Karst.) // Čas. Slezsk. muz. — 1973. — N 1. — S. 77–87.
- Khalil M.A.K.** Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // Canad. J. Bot. — 1974. — Vol. 52, N 1. — P. 15–21.
- Khalil M.A.K.** Genetics of cone morphology of Black spruce (*Picea mariana* Mill. B.S.P.) in Newfoundland, Canada // Silvae genet. — 1984. — Vol. 33, N 4/5. — P. 101–109.
- Lang G.** Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. — Jena; Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1994. — 462 s.

- Leding F.** Genotype-environment interaction in controlled environment: the physiological basis differential response // Proceedings of the working group on quantitative genetic. Section 22 IUFRO. Relay August 18–19. — 1969. — P. 90–100.
- Lindquist B.** The main varieties of *Picea abies* (L.) Karst. in Europe with a contribution to the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation // Acta horti berg. — 1948. — Vol. 14, N 7.
- Lundkvist K., Rudin D.** Genetic variation in eleven populations of *Picea abies* as determined by isozyme analysis // Hereditas. — 1977. — Vol. 85, N 1. — P. 67–73.
- Ging Cn. Cn., Bagley W.T.** Variation in Rooting Capability of *Populus deltoids* // Silvae genet. — 1977. — Vol. 26, N 5–6. — P. 204–207.
- Masching E.** Die variation der Kotilidonensahl bei einig *Pinus contorta* — Herkünften // Silvae genet. — 1971. — Bd 20, N 1–2. — S. 10–14.
- Nienstaedt H.** Inheritance and correlation of frost injury, growth, flowering, and cone characteristics in white spruce (*Picea lauca* Moench Voss) // Canad. J. Forest. Res. — 1985. — Vol. 15, N 3. — P. 498–504.
- Novacek Fr.** Morfologie sisek stredomoravskeho chlumniho ekotypu smrku ztepileho (*Picea abies* (L.) Karst.) // Acta. Univ. Palack. Olomuc. Fac. rerum natural. — 1977. — N 55. — S. 63–79.
- Owino F.** Genotype × environment interaction and Genotypic stability in loblolly pine. II. Genotypic stability comparisons // Silvae genet. — 1977. — Vol. 26, N 1. — P. 21–26.
- Owino F. and Zobel B.** Genotype × environment interaction and Genotypic stability in loblolly pine. I. General introduction and description of the experiment // Silvae genet. — 1977. — Vol. 26, N 1. — P. 18–21.
- Pravdin L.F., Rostotsev S.A.** Norway spruce provenance experiments in the USSR // IUFRO Norway spruce meeting. — Buharest, 1979. — P. 85–99.
- Priehäusser G.** Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen // Forestgen. und Forstpflanzenzücht. — 1956. — Bd 5, H. 1. — S. 14–22.
- Priehäusser G.** Die Fichten-Varitionen und Kombinationen des Bayer. Waldes nach phänotypischen mit Bestimmungsschlüssel. // Forstwiss. — 1958. — Cbl. 77. — S. 151–171.
- Ravazzi C.** Late Quaternary history of spruce in southern Europe // Rev. Palaeobot. and Pallynol. — 2002. — N 120. — P. 131–177.
- Robak H., Magnesen S.** Contribution to the knowledge of the ecology of growth termination in spruce seedlings of Norwegian and General European provenances // Silvae genet. — 1970. — Vol. 19, N 5–6. — P. 188–191.
- Schütt P.** Austriebszeit, Höhenwachstum und Nadellänge. Selektionaversuche mit nordischen Keifern // Forstwiss. Cbl. — 1973. — Bd 89, N 1. — S. 14–20.
- Shütt P., Neuman P., Schuk H.J.** Zur quantitativen Morphologie von Koniferen-Sämlingen. Methodische Beiträge zur individuellen Frühdiagnose bei Forstpflanzen // Forstwiss. Cbl. — 1969. — Bd 88, H. 3. — S. 133–149.
- Squillace A.E.** Genotype — environment interaction in forest trees // Proceedings of the working group on quantitative genetic. Section 22: IUFRO. Relay August 18–19. — 1969. — P. 49–61.
- Schmidt P.A.** *Picea abies* (L.) H. Karst. // Enzyklopedie der Holzgewachse. Erg. I. fg. — 2002a. — Bd 28, N 7. — S 1–18.
- Schmidt P.A.** *Picea obovata* Ledeb. // Enzyklopedie der Holzgewachse. Erg. I. fg. — 2002b. — Bd 30, N 12. — S 1–13.

- Schmidt-Vogt H.** Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Der gegenwärtige Stand der Forschung zur morphologischen Variabilität der Fichte — gesetzmässigkeiten und Theorien // Allg. Forst.- und Jagdzeitung. — 1972. — Bd 143, N 11. — S. 221–240.
- Schmidt-Vogt H.** Die Fichte. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. — Hamburg; Berlin: Paul Parey, 1977. — Bd 1. — 647 S.
- Sorensen F.C., Franklin J.F.** Influence of year of cone collection on seed weight and cotyledon number in *Abies procera* // Sylvae genet. — 1977. — Vol. 7, N 26. — P. 41–43.
- Staszkiwicz J.** Zmianosc szyszek swierka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karpatach // Fragm. florist. et geobot. — 1976. — T. 22, N 1–2. — S. 35–42.
- Tallantire P.A.** Spread of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in fennoscandia and possible climatic implication // Nature. — 1972. — Vol. 236, N 5341. — P. 64–65.
- Teplouchoff Th.** Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte — *Picea obovata* Ledeb. // Bull. Imp. Natural, Moscou. — 1868. — Bd 41, H. 3. — S. 244–252.
- Weisgerber H., Dietze W., Kleinschmidt J. et al.** Ergebnisse des internationalen Fichten — Provenienzversuches 1962. — T. 1: Phänologische Beobachtungen und Höhenwachstum bei zur ersten Freilandaufnahme; T. 2: Weitere Entwicklung bis zum Alter 13 // Allgem. Fors.- und Jagdztg. — 1976. — Bd 147. — S. 227–235; 1977. — Bd 148. — S. 217–226.
- Yet F.C., Arnott J.T.** Electrophoretical and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca*, and their hibrids // Canad. J. Forest. Res. — 1986. — Vol. 16, N 3. — P. 791–798.

---

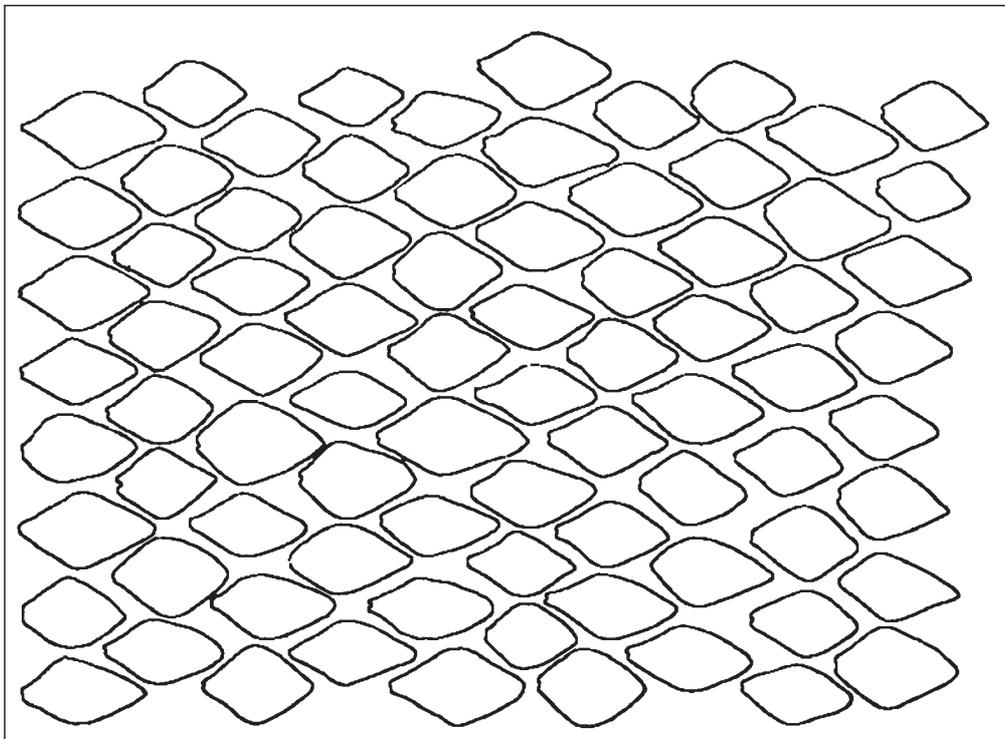
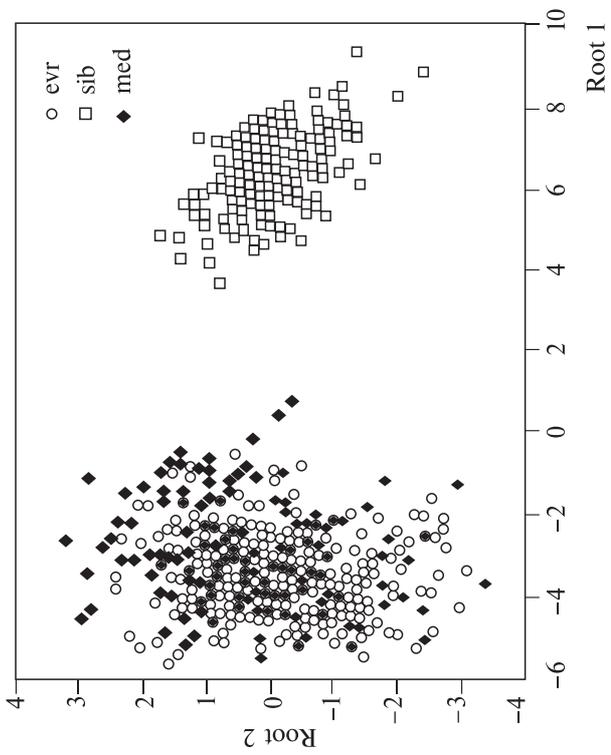
# ПРИЛОЖЕНИЕ

В приложении на рисунках показаны проекции формы семенных чешуй и полигон распределения особей конкретной популяции (med) относительно распределения особей в «эталонных» популяциях ели европейской (evr) и сибирской (sib).

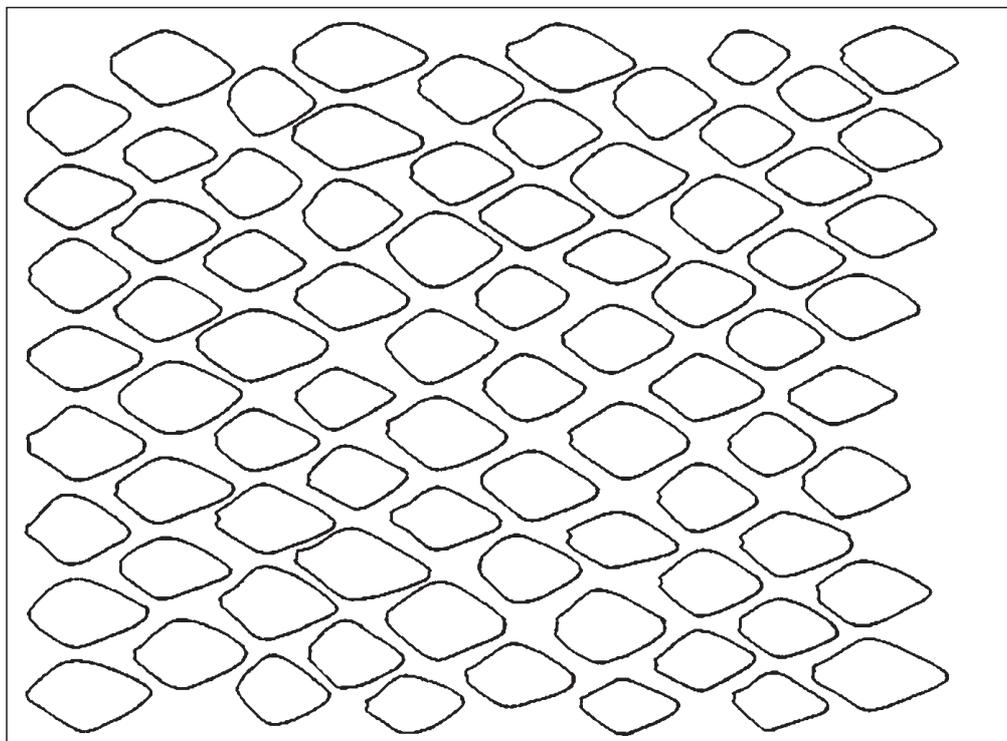
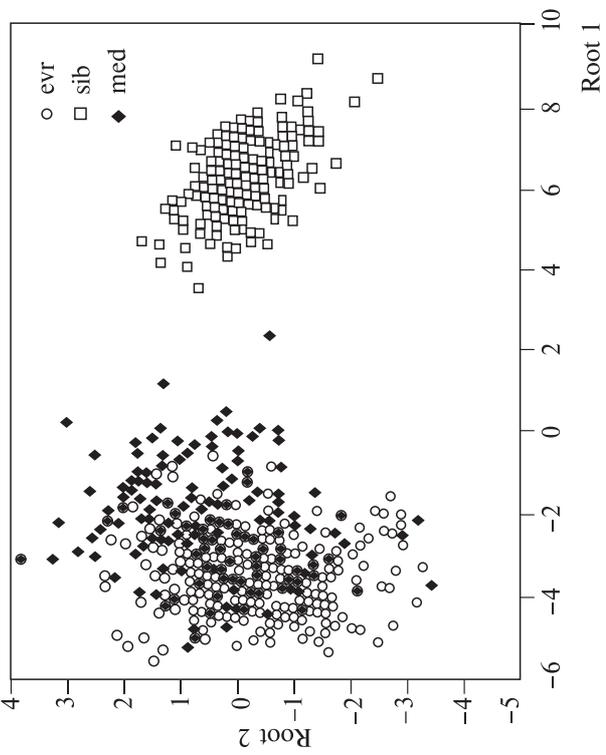
В подписях к рисункам приводятся следующие обозначения: П. — приложение, далее номер пункта согласно рис. 1, его наименование и местонахождение — субъект Российской Федерации или государства.

В порядке дополнения приведены рисунки с номерами и буквенными индексами, не указанными на рис. 1 и в табл. 1.

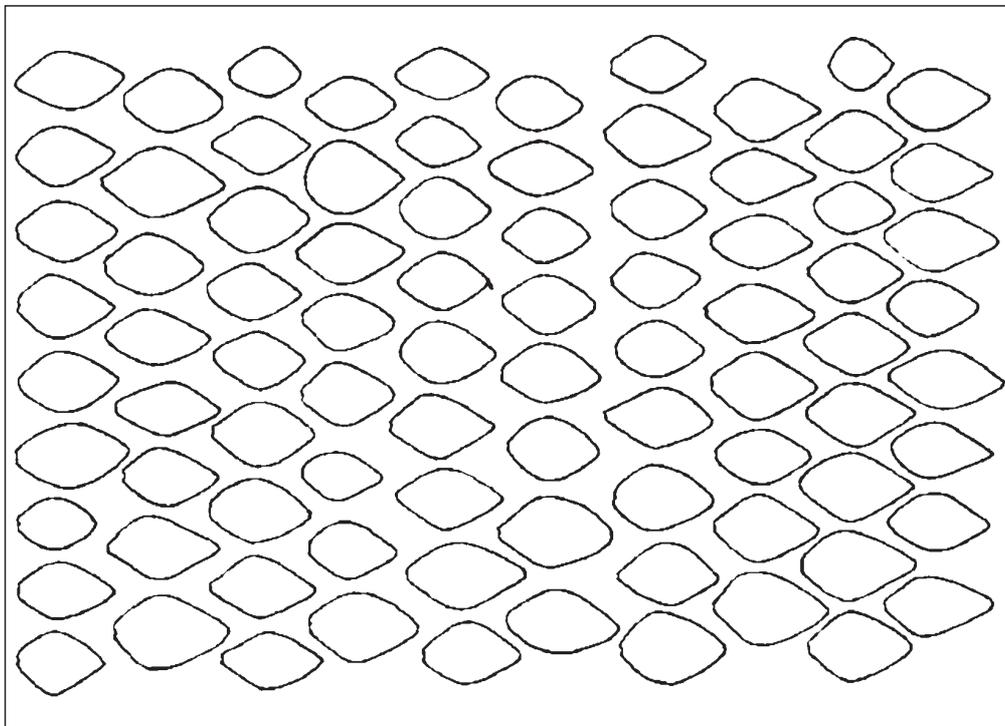
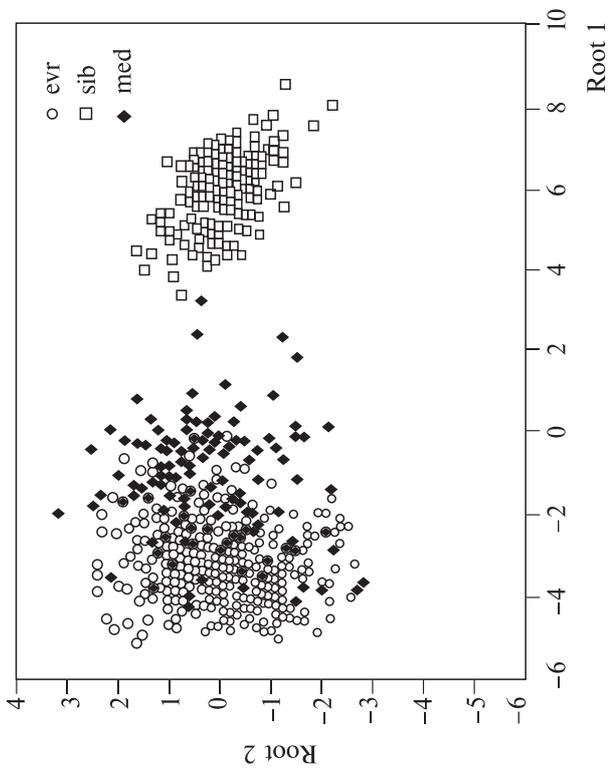




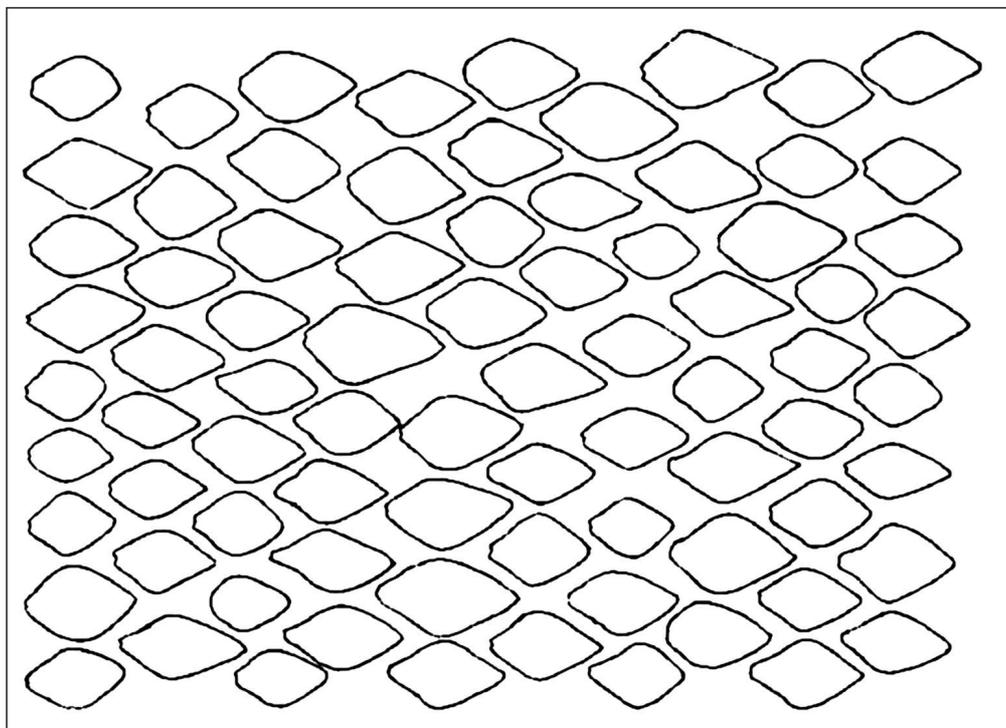
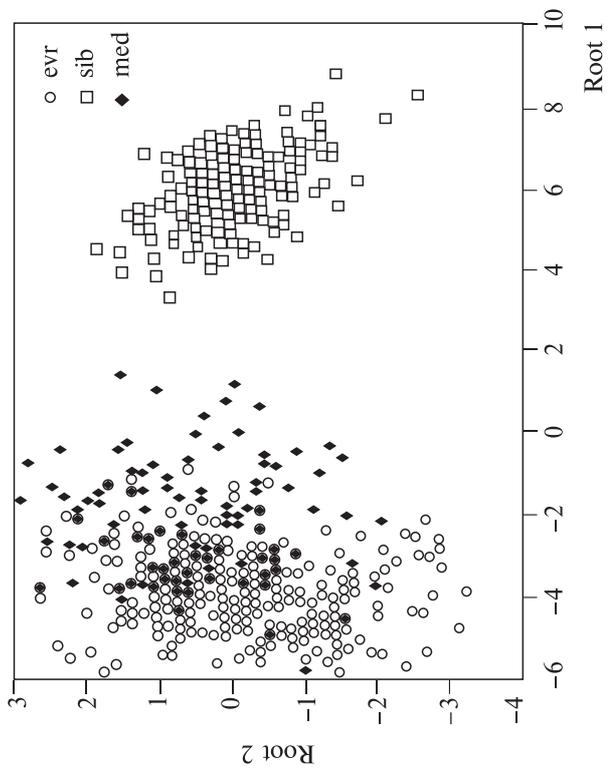
П. 3. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в Беловежской пуше (Беларусь).



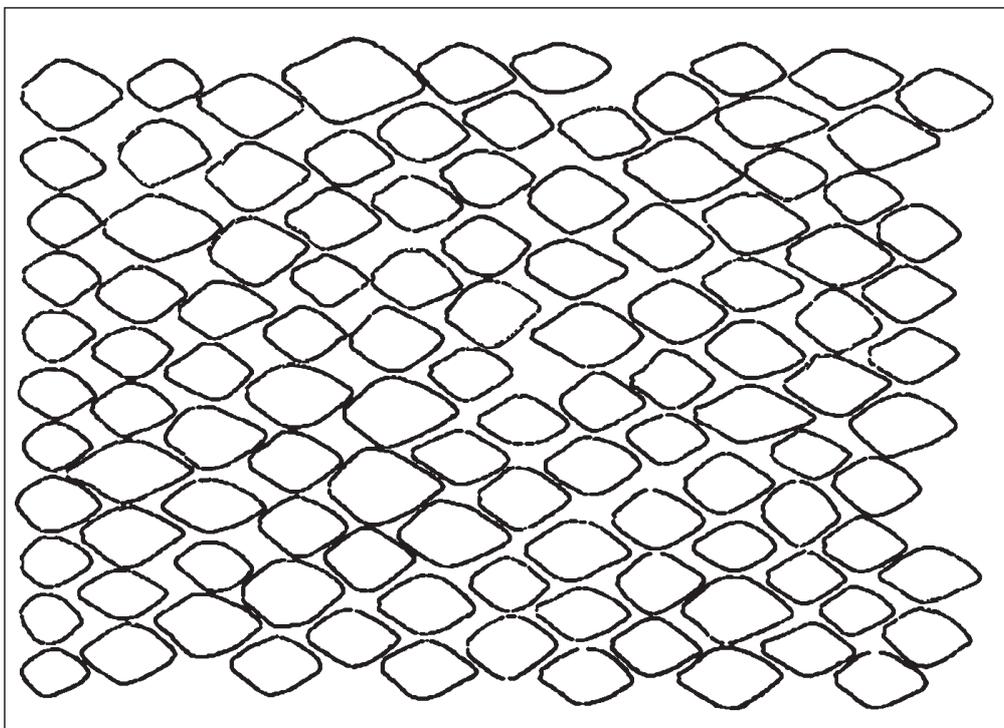
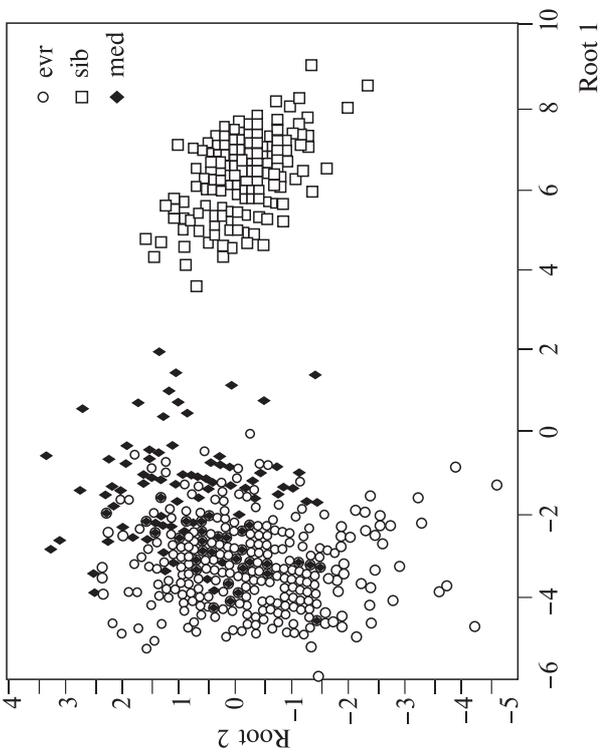
П. 5. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Толочин (Беларусь).



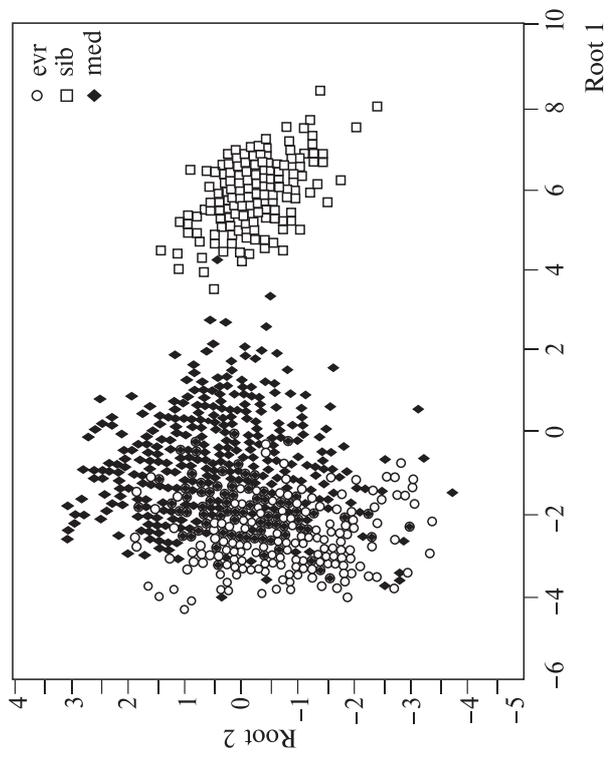
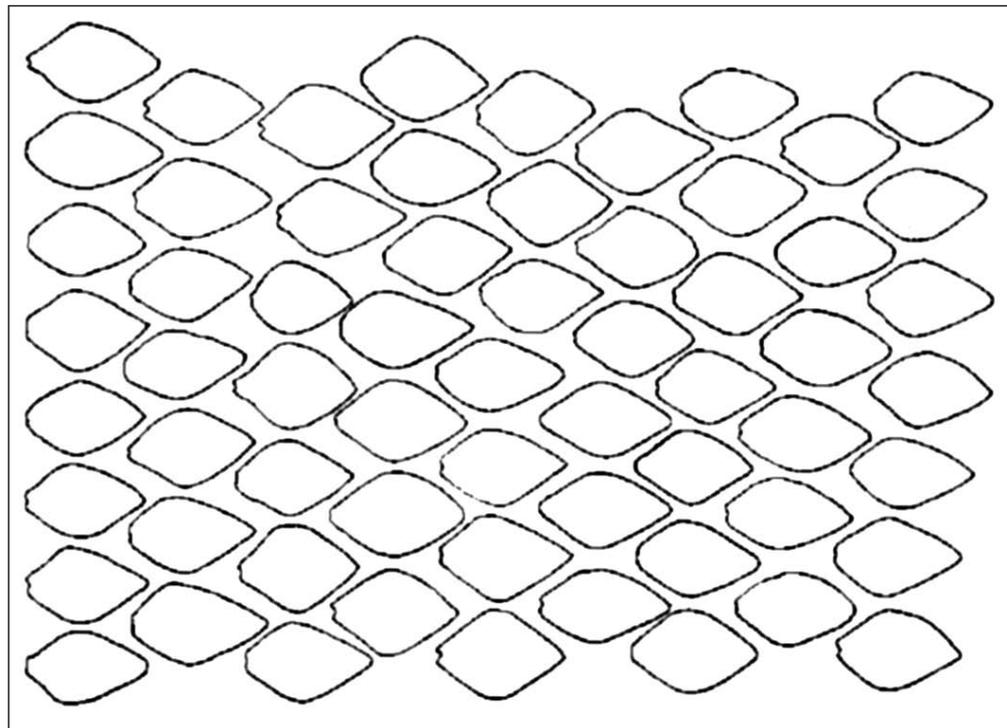
П. 8. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Смоленска (Ярцево).



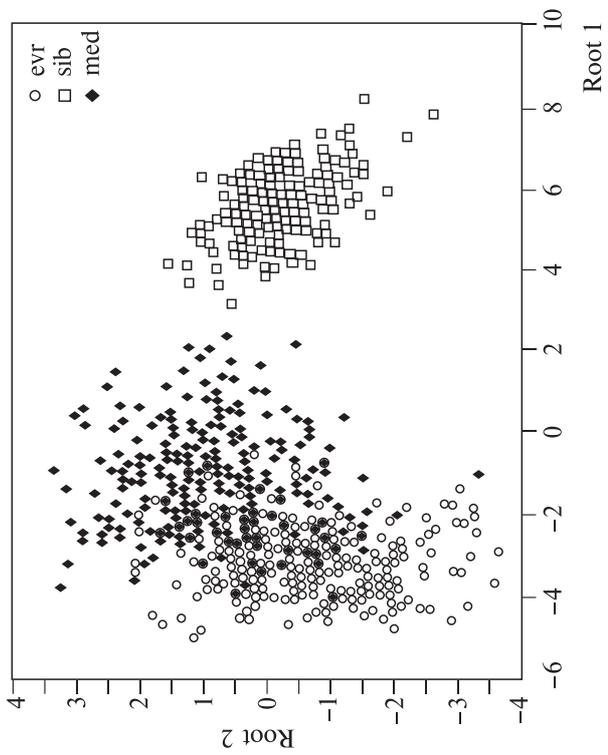
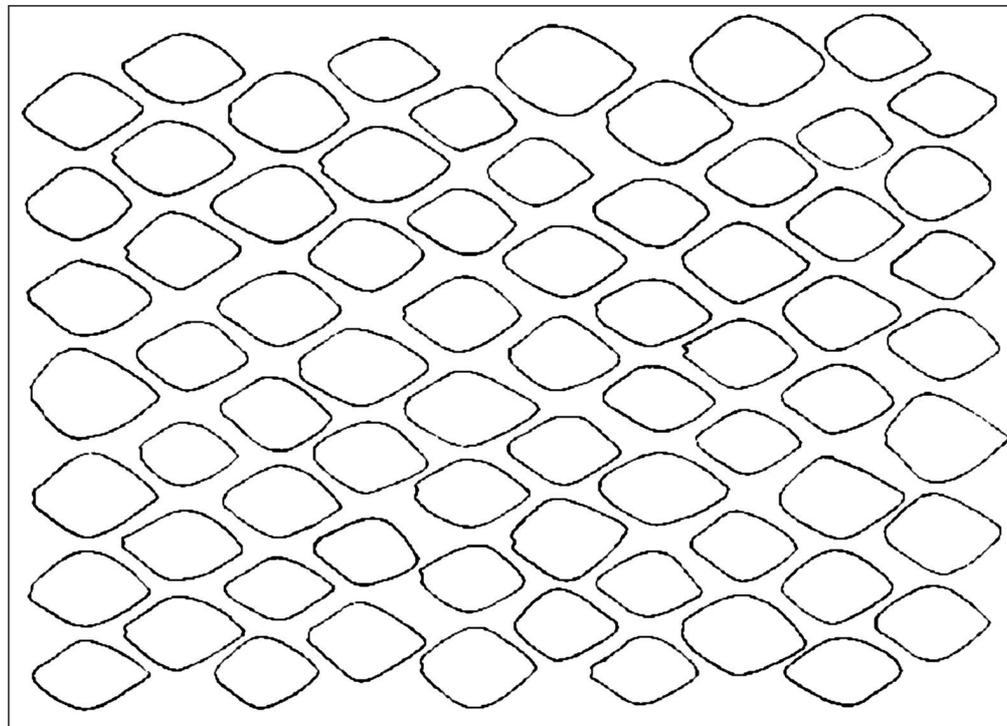
П. 9. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Друскининкай (Литва).



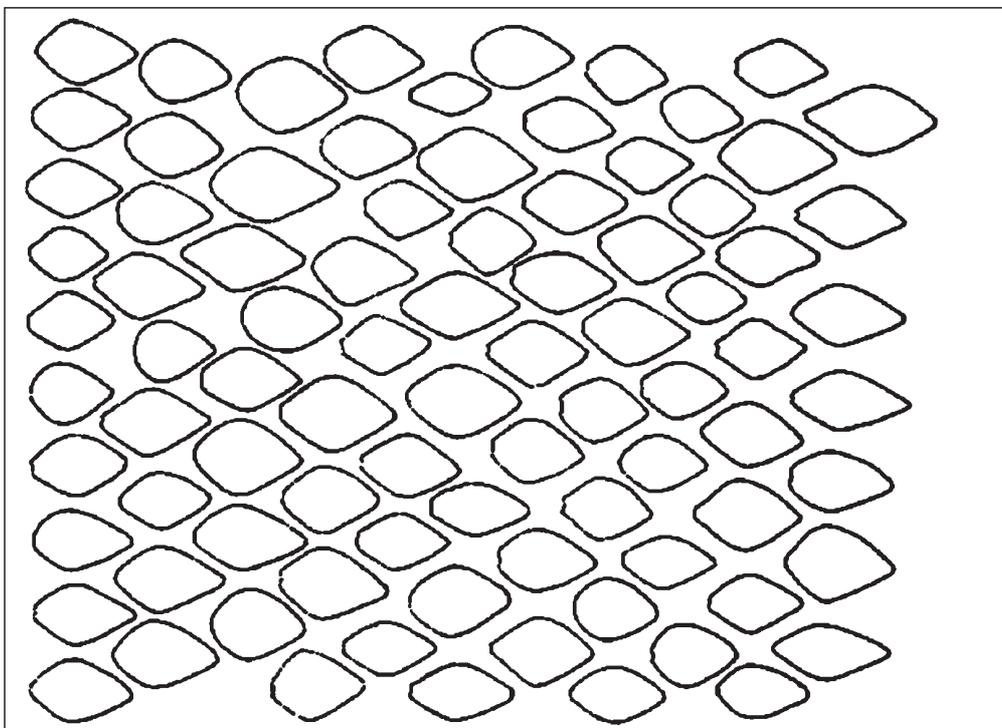
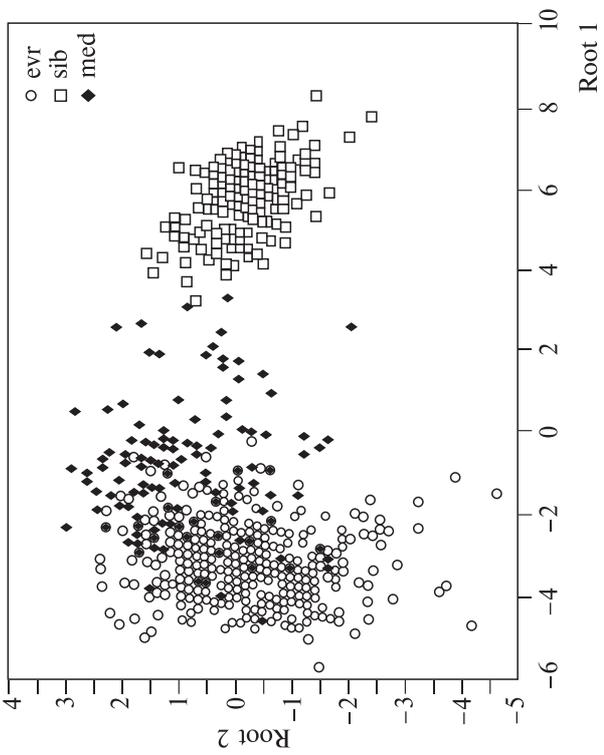
П. 10. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Риги (Латвия).



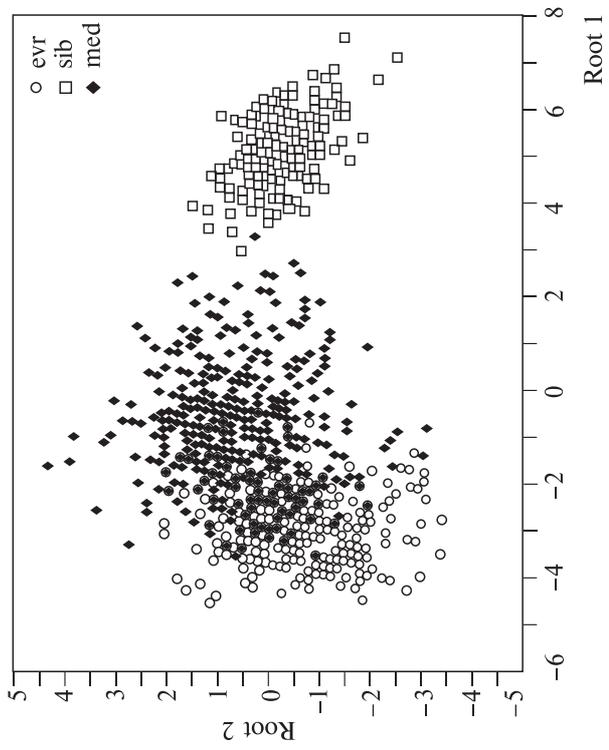
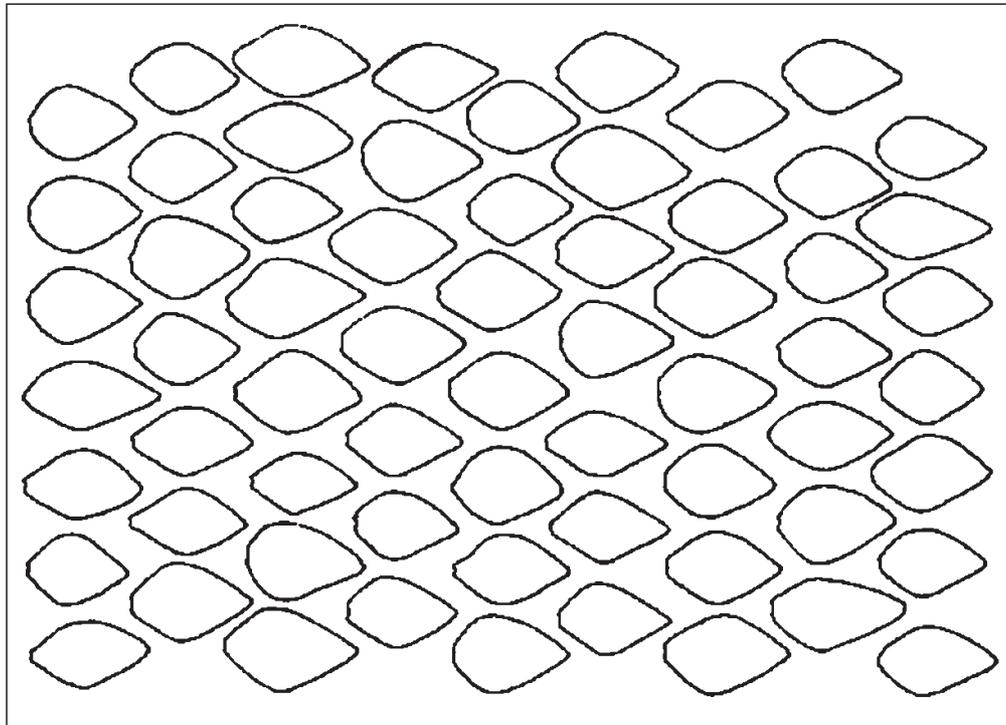
П. 10а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в Родопах (Болгария).



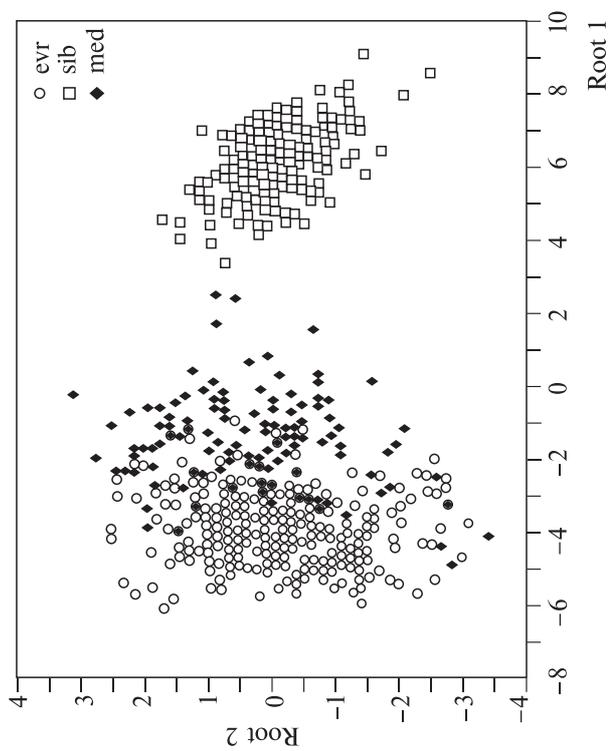
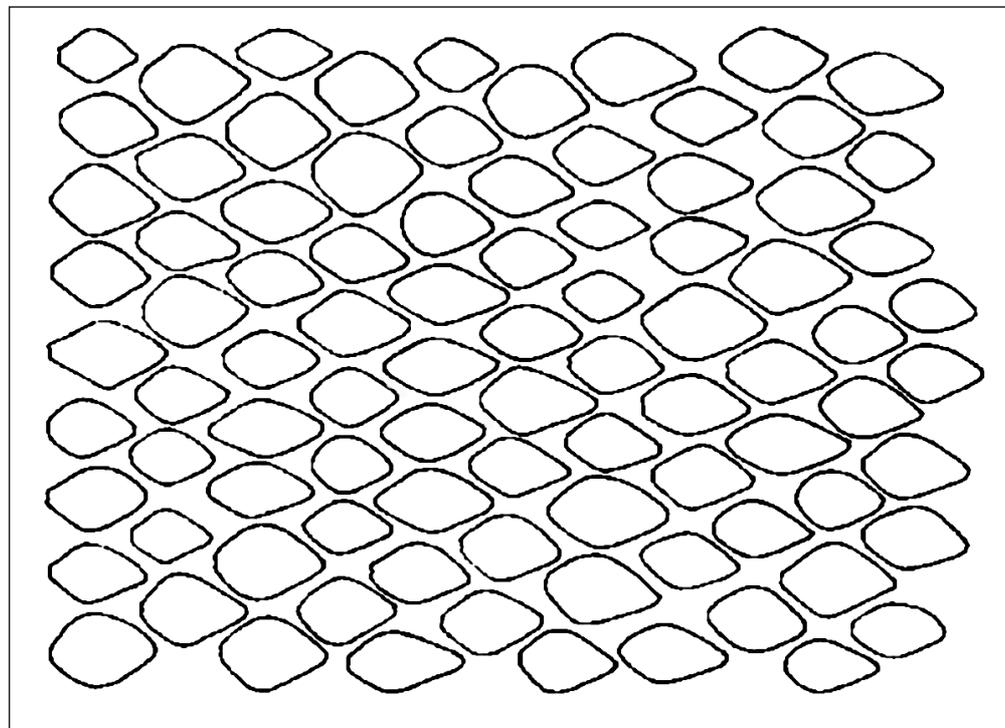
П. 106. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе Рила (Болгария).



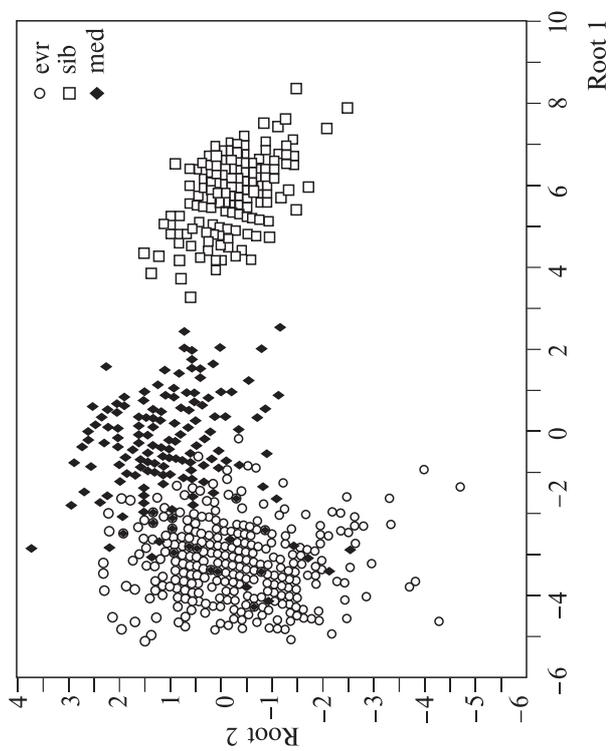
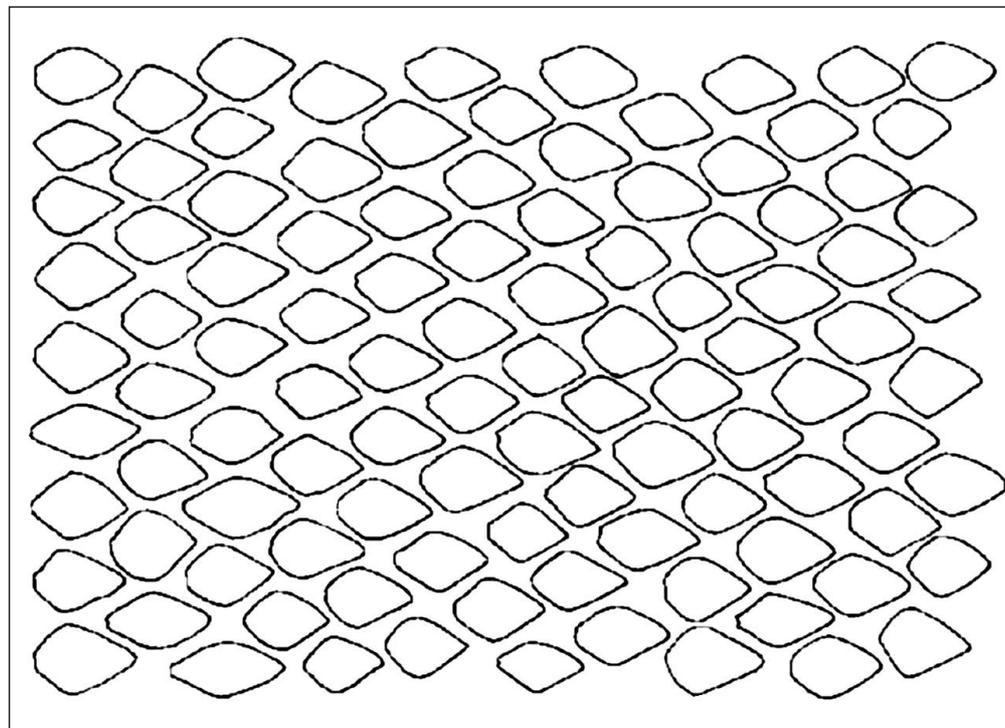
П. 13. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Валдай (Новгородская область).



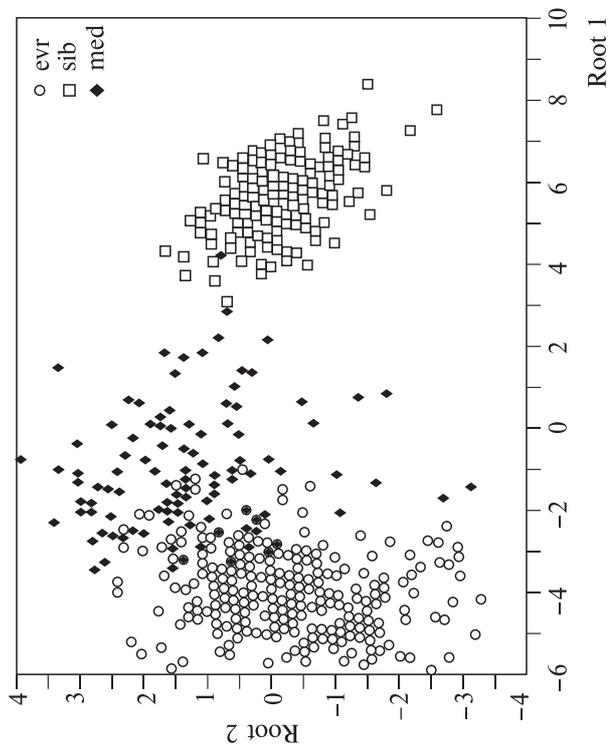
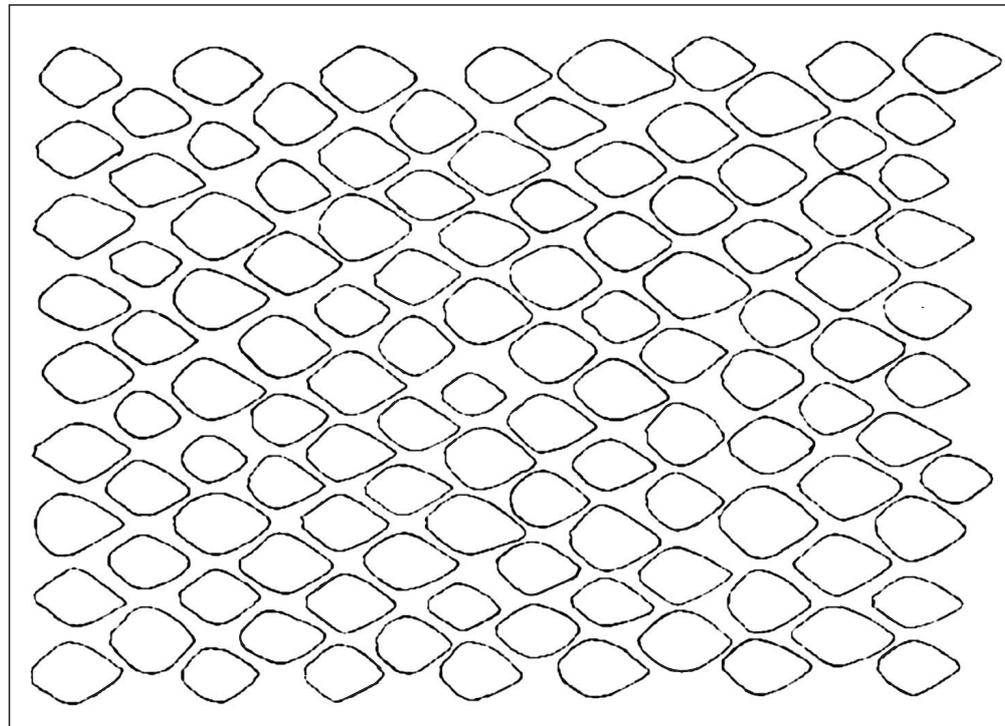
П. 13а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) на территории Центрально-Лесного заповедника (Тверская область).



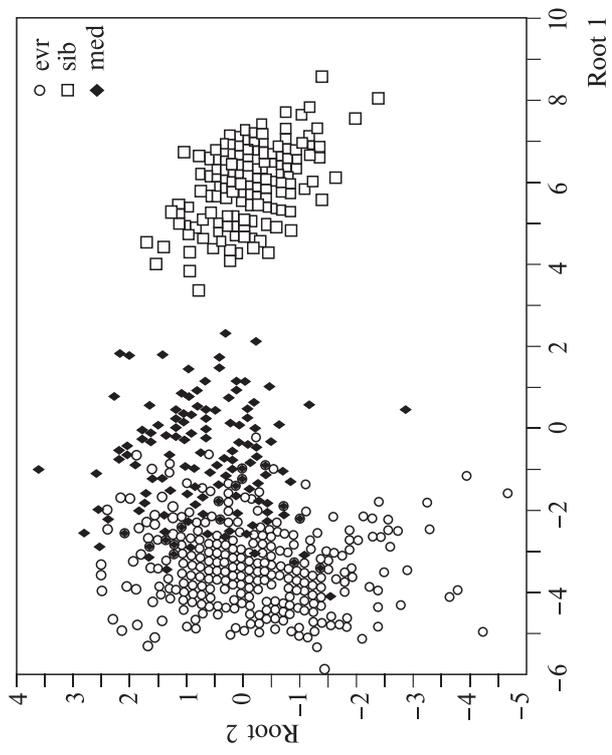
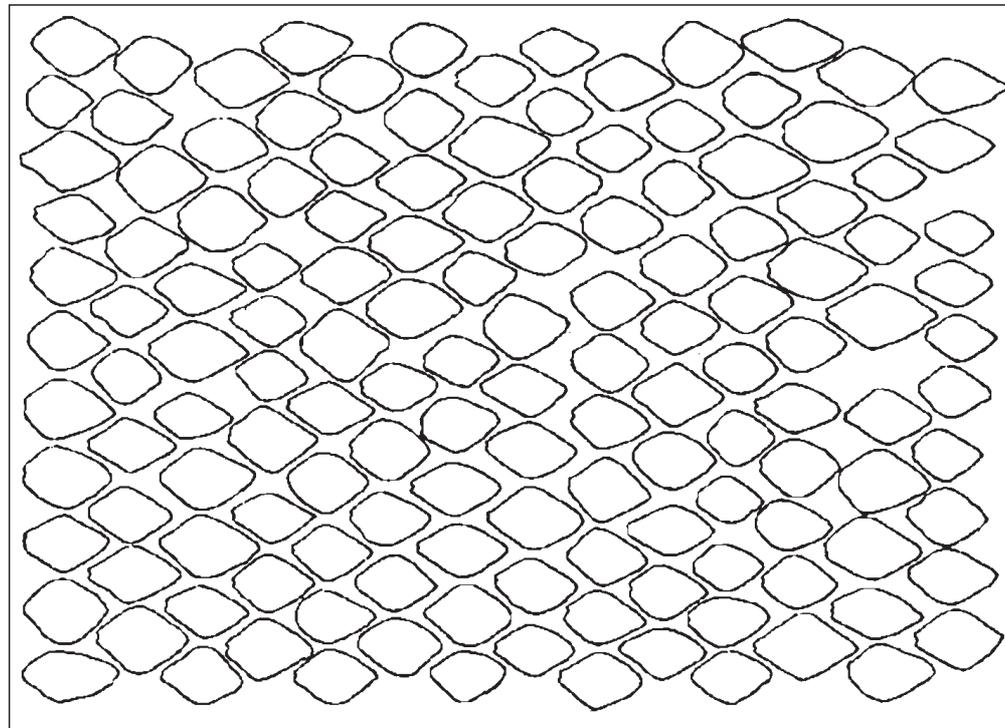
П. 14. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе пос. Поречье (Московская область).



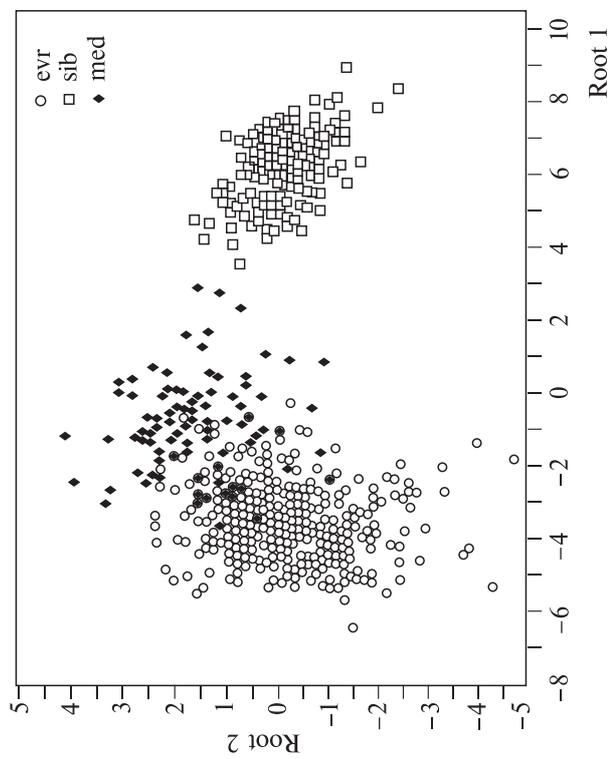
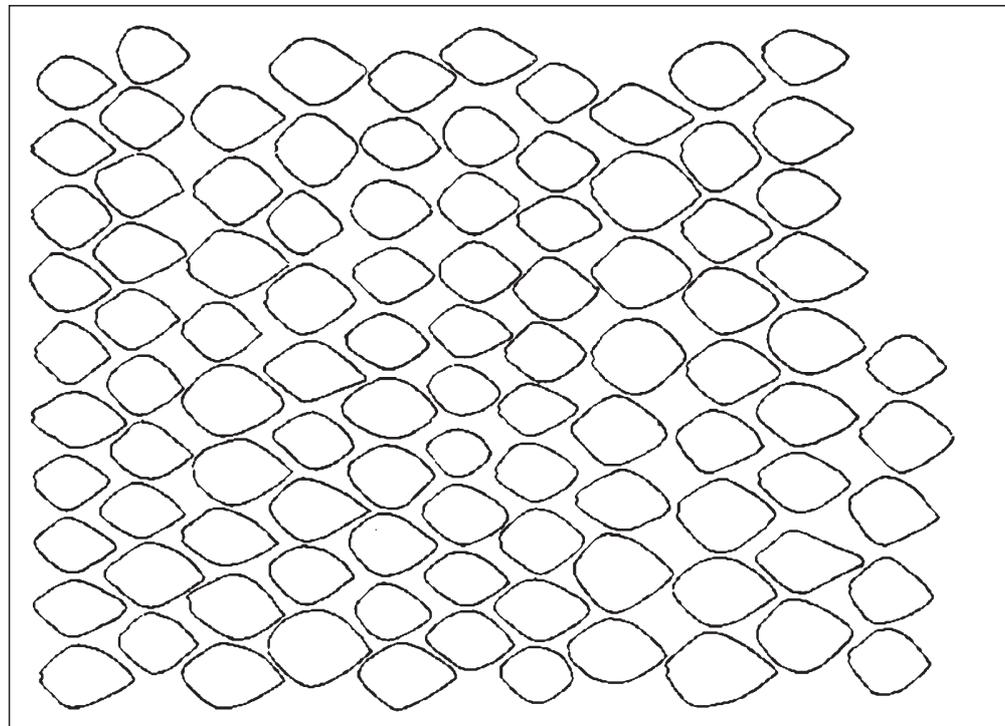
П. 15. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Истра (Холщевики), Московская область.



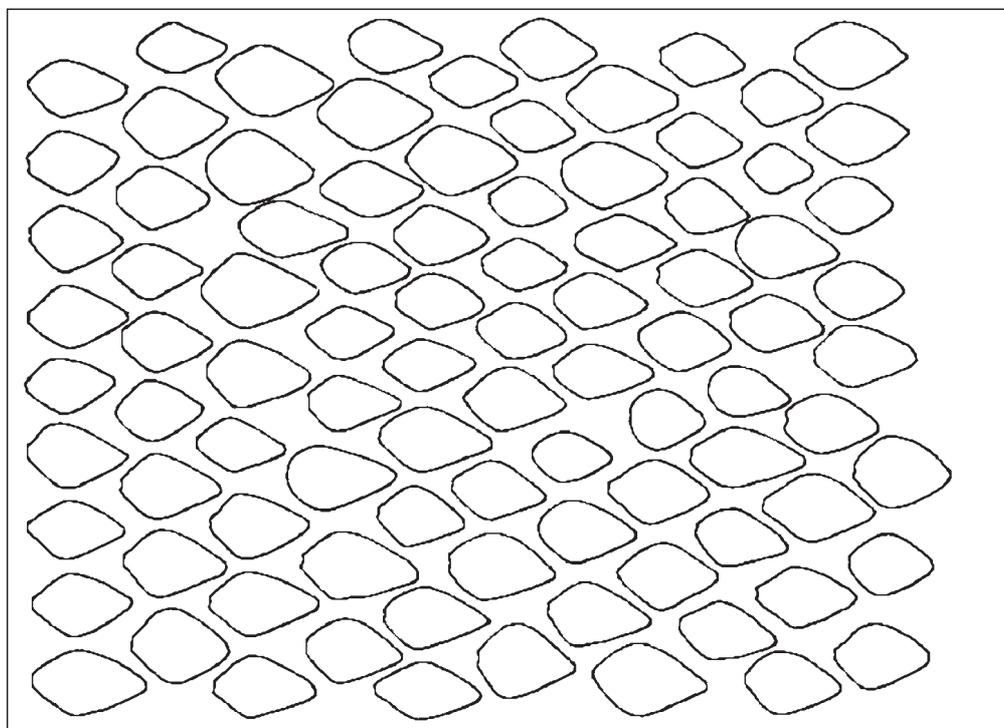
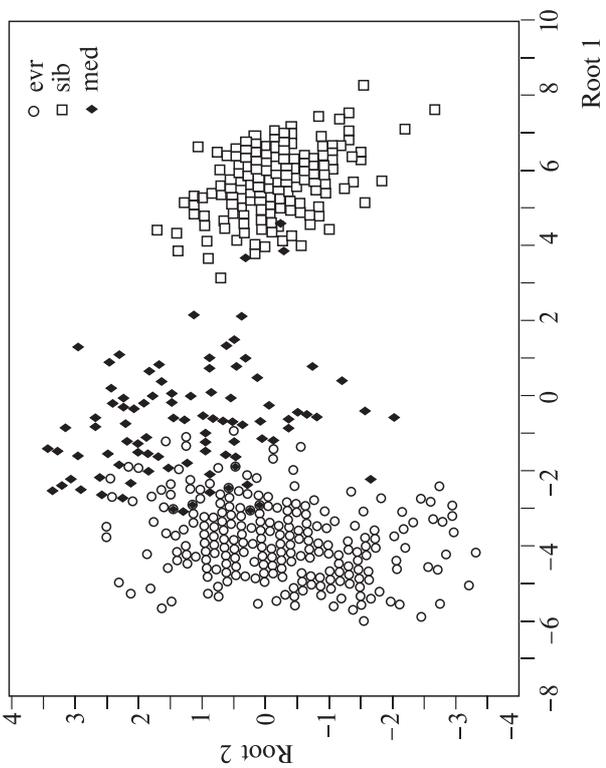
П. 16а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Радищево (Московская область).



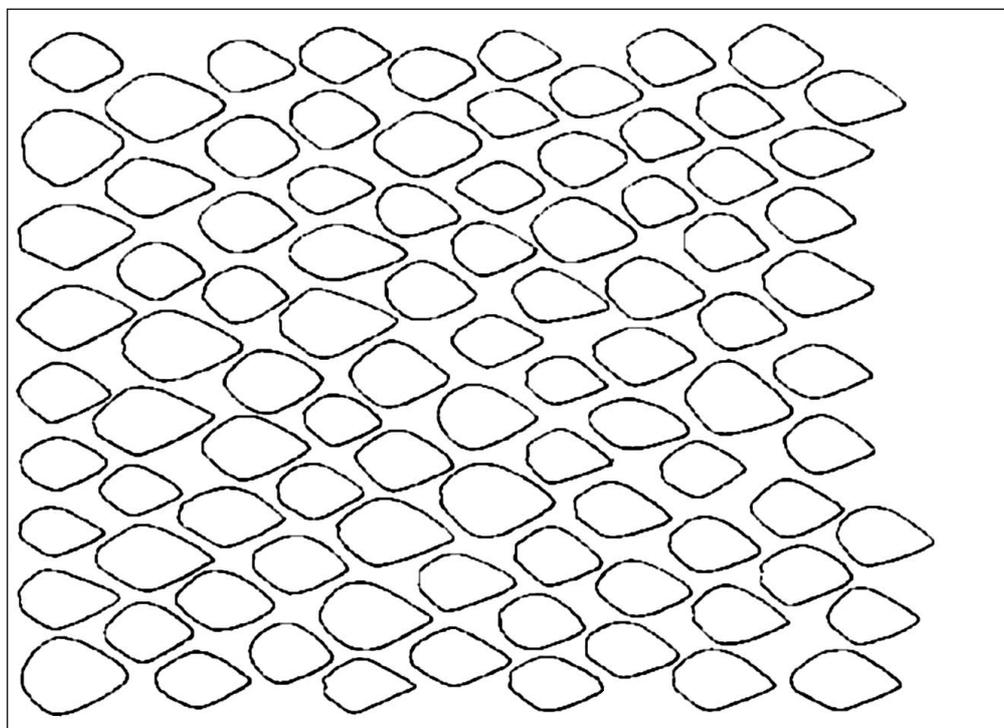
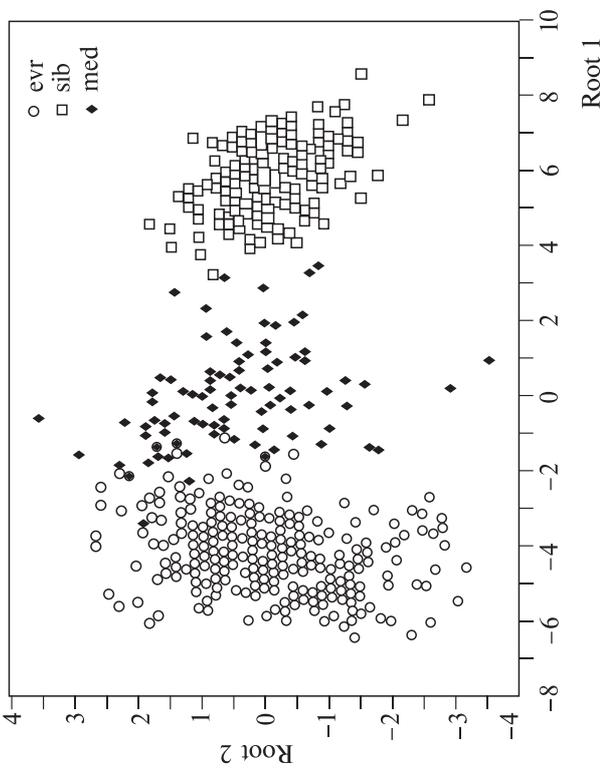
П. 17. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Обнинска (Калужская область).



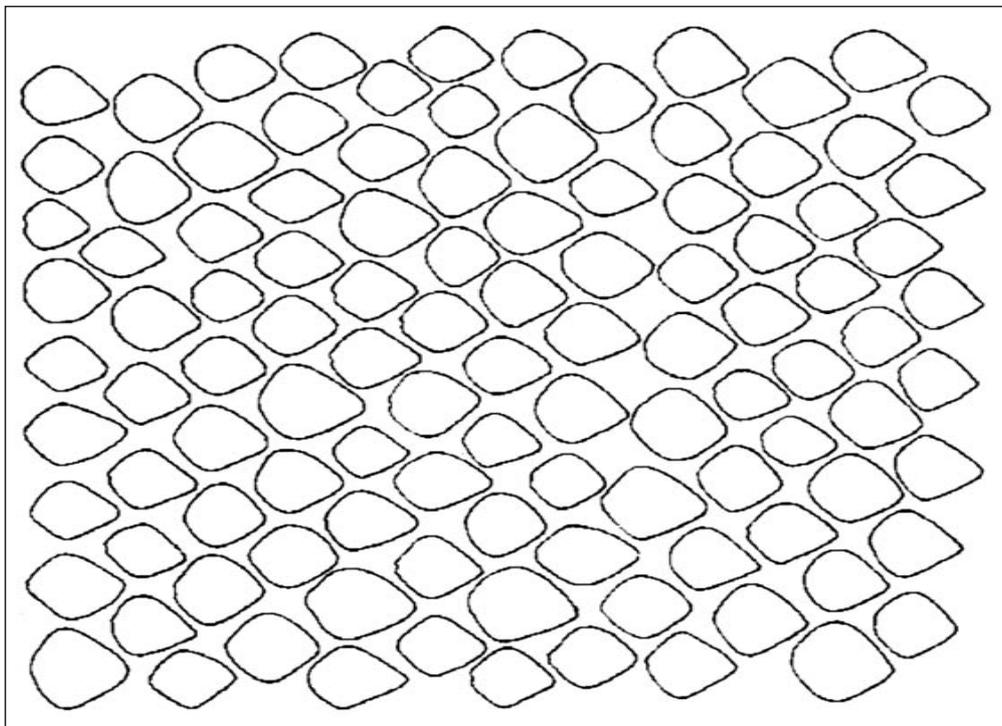
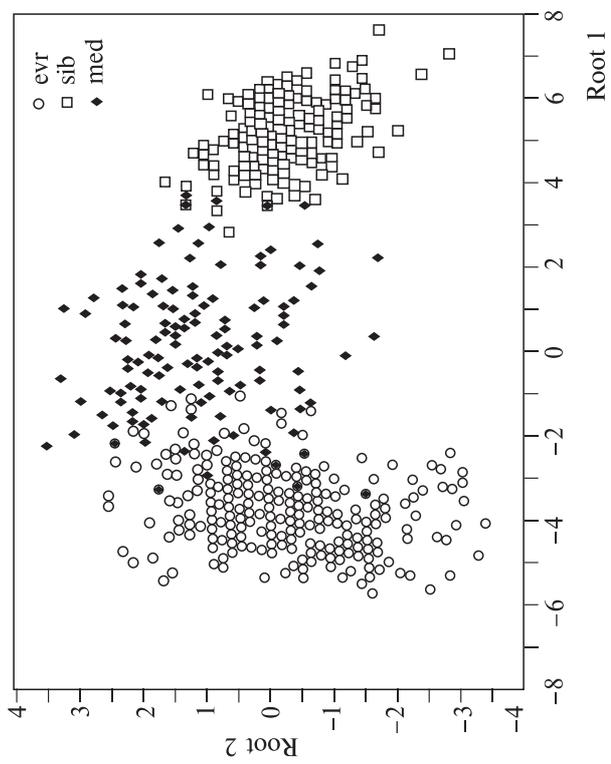
П. 18. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Тронхейм (Норвегия).



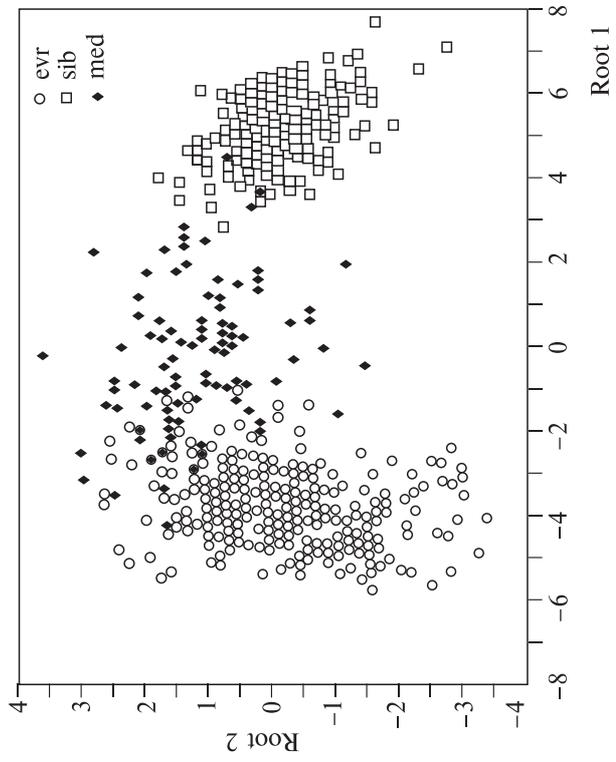
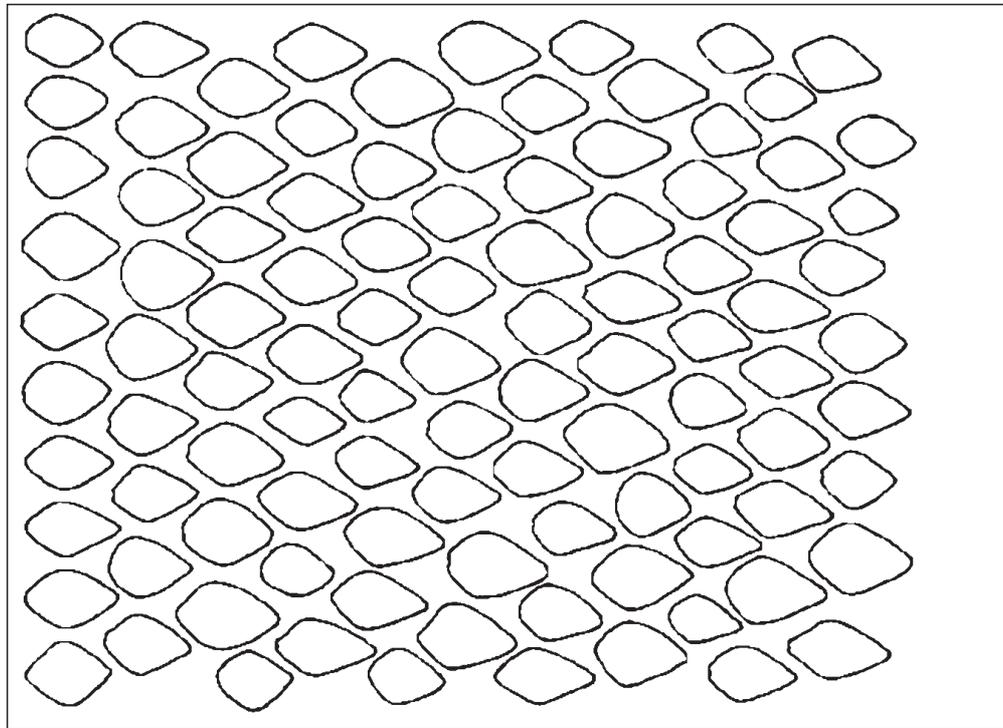
П. 19. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в районе г. Муром (Владимирская область).



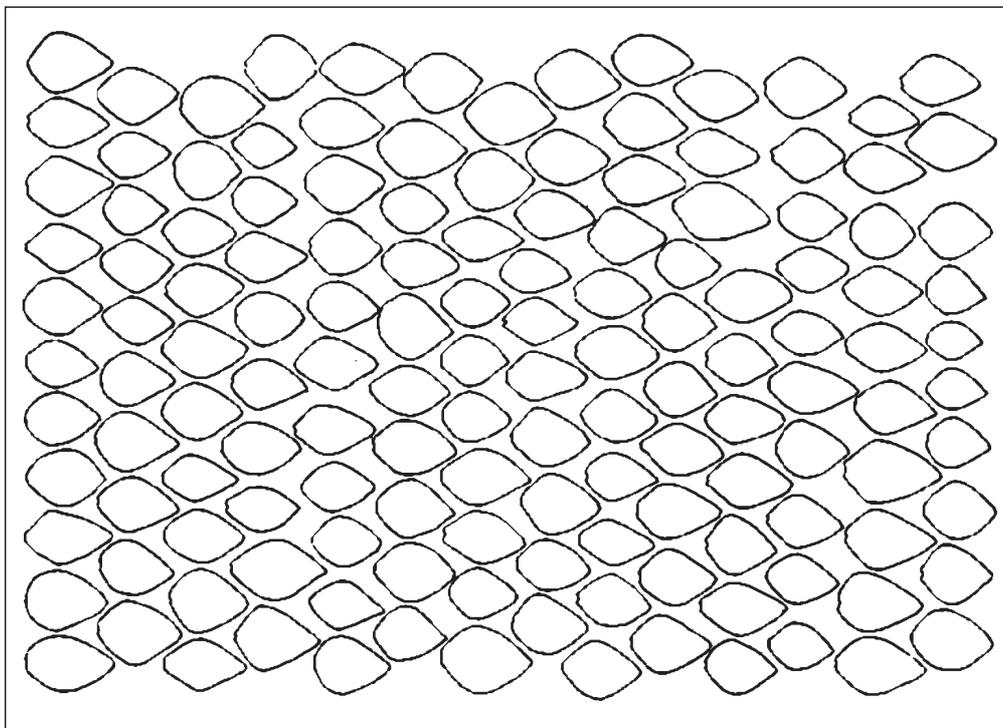
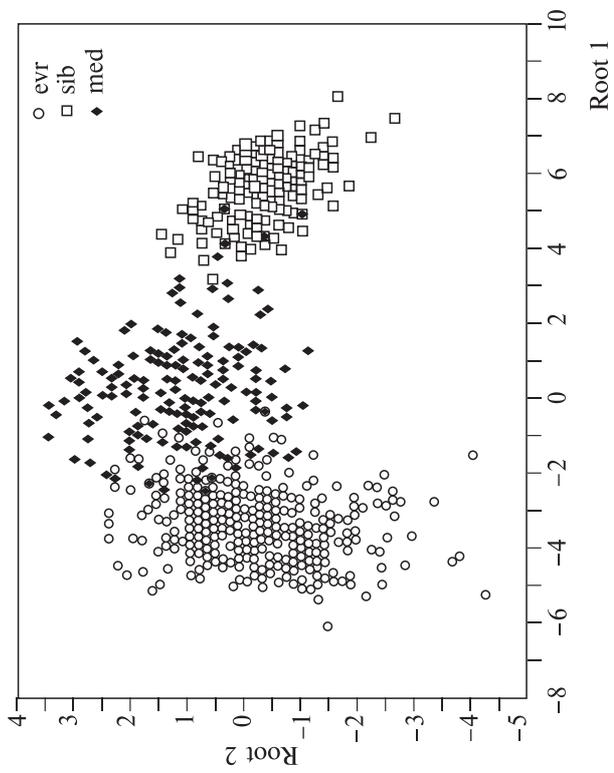
П. 20. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в Окском заповеднике (Рязанская область).



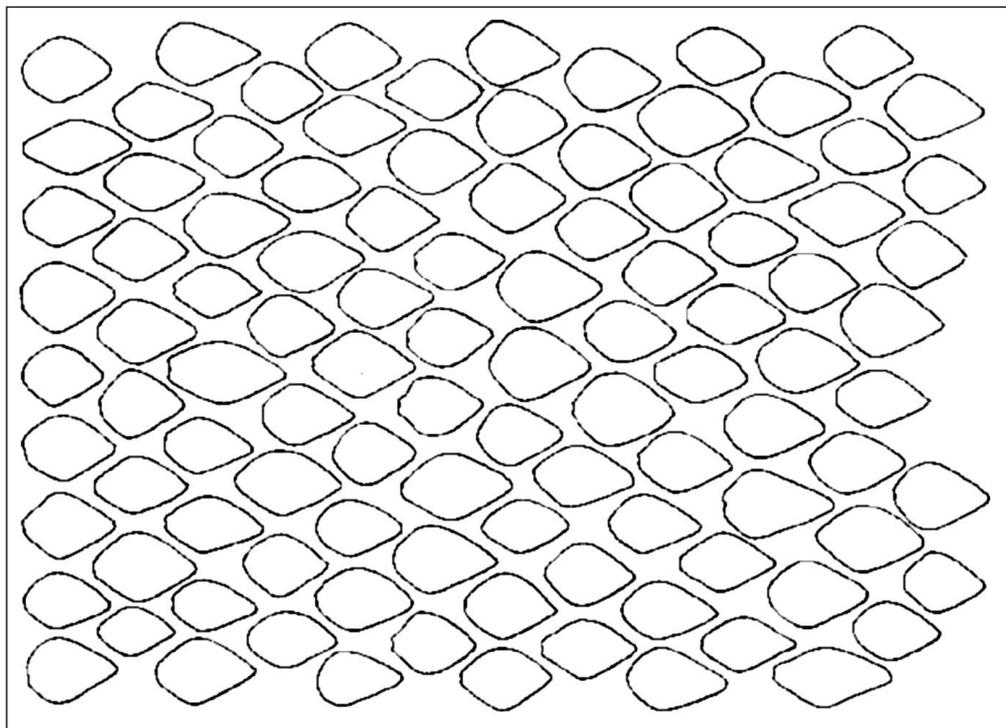
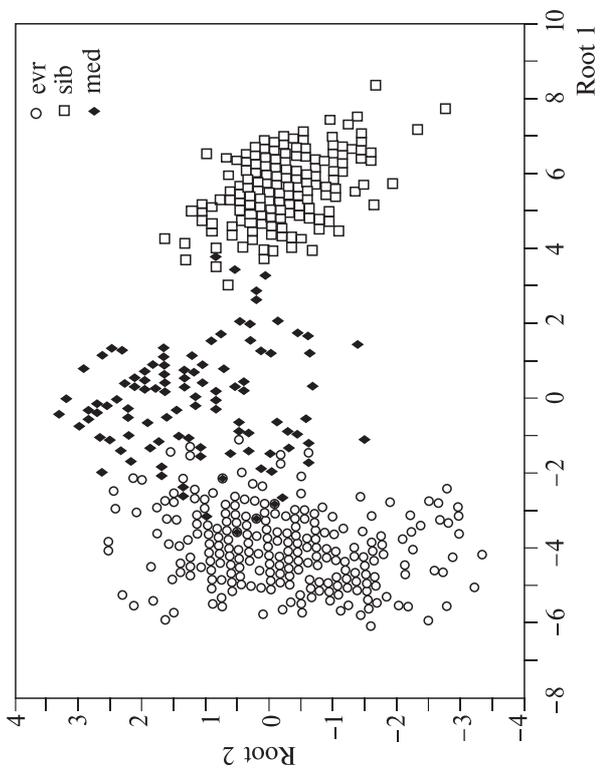
П. 24. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Сортавала (Карелия).



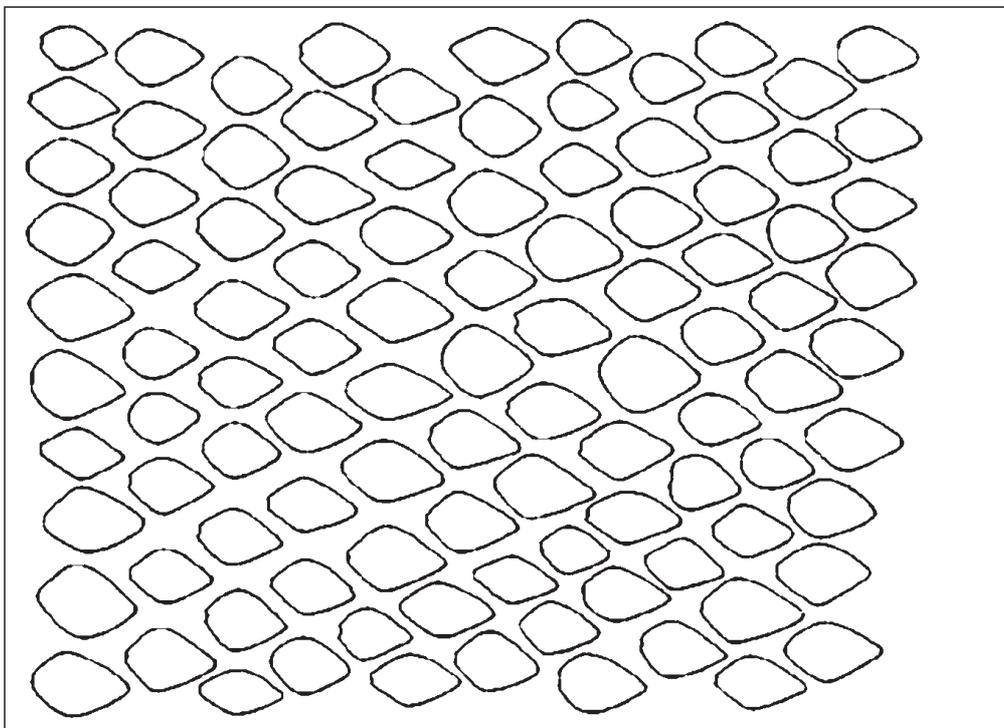
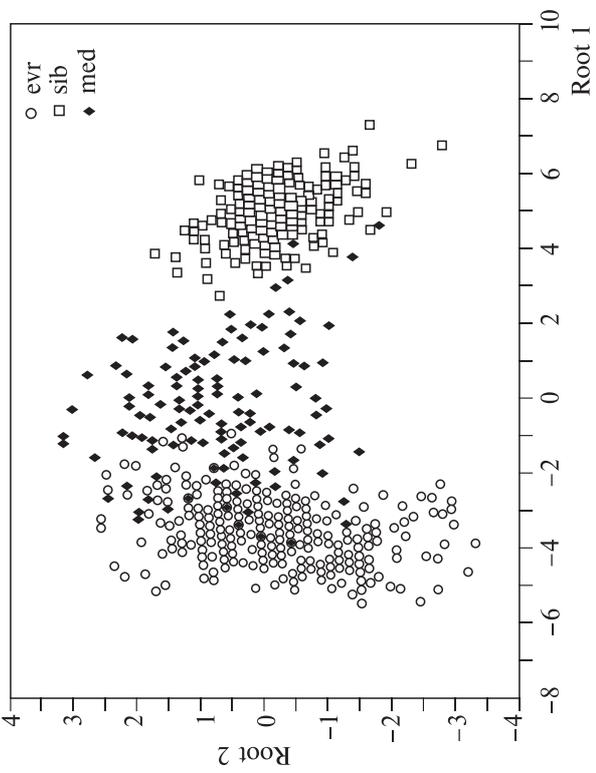
П. 25. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Петрозаводска (Карелия).



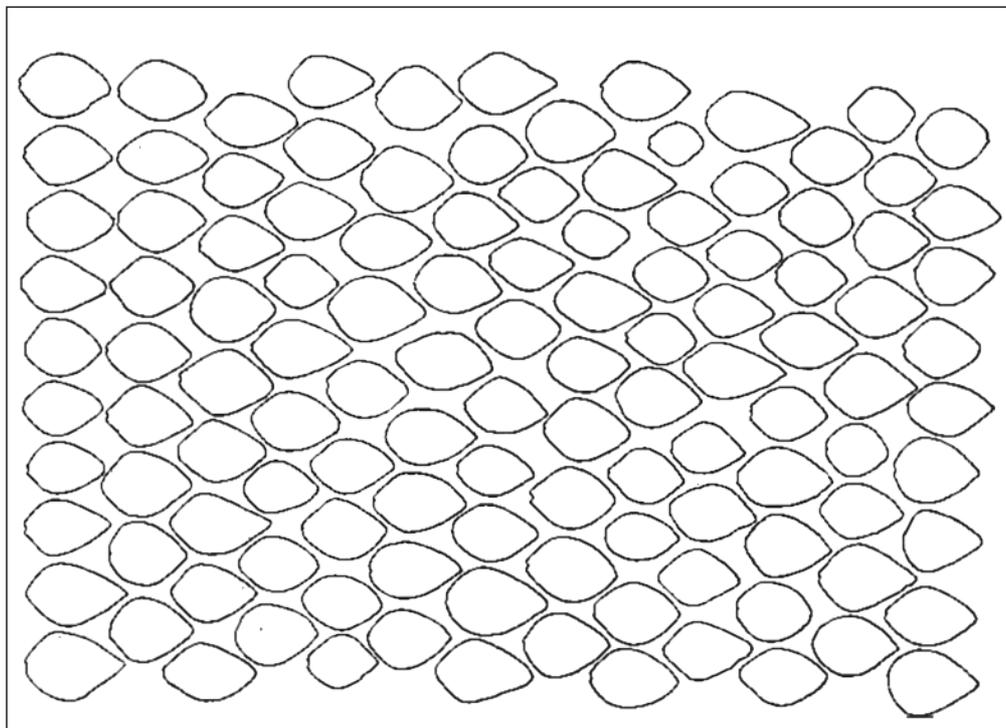
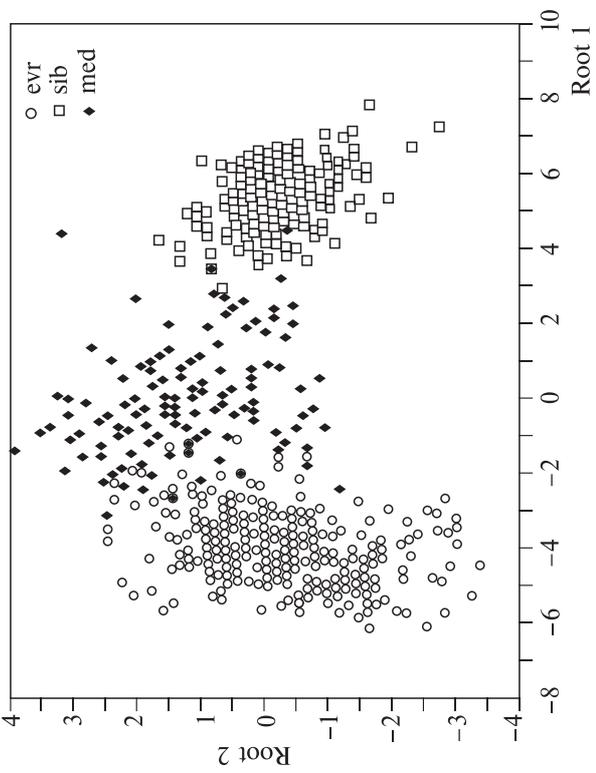
П. 26. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Ладва (Карелия).



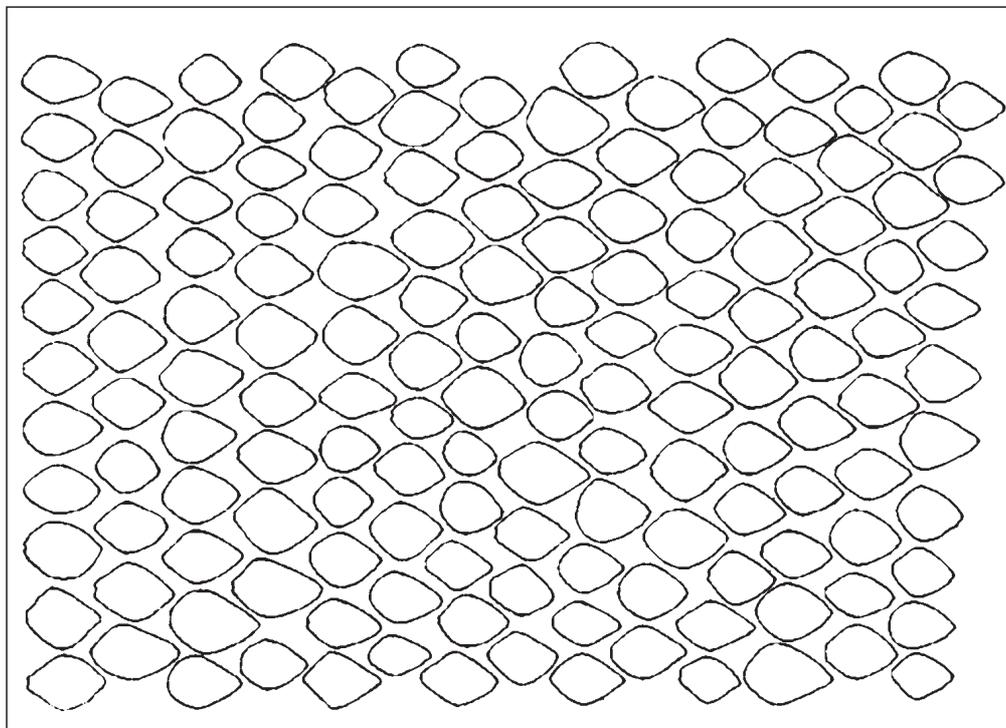
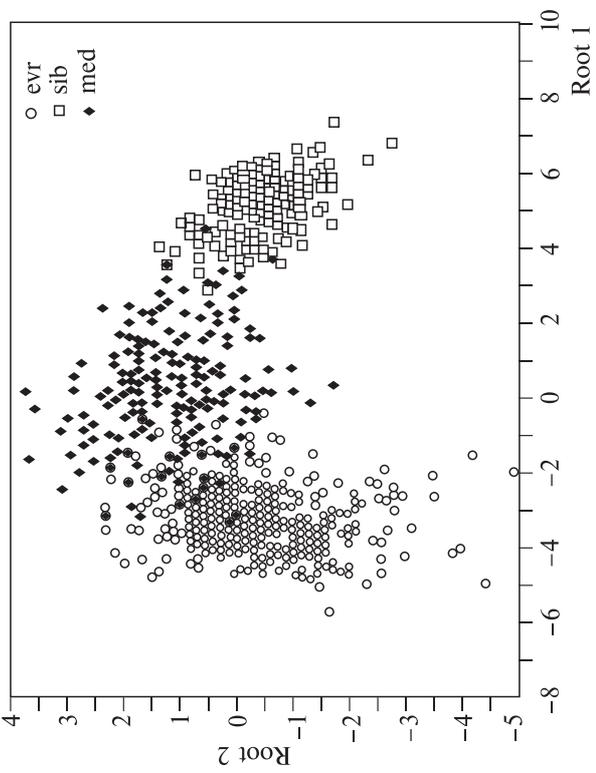
П. 27. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Пудож (Карелия).



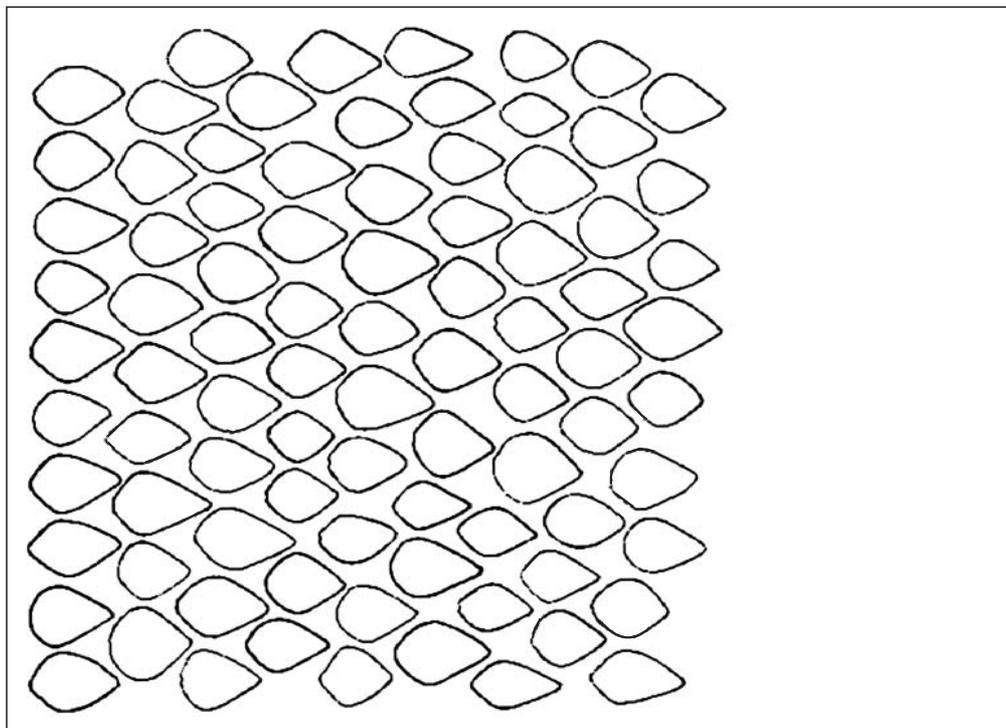
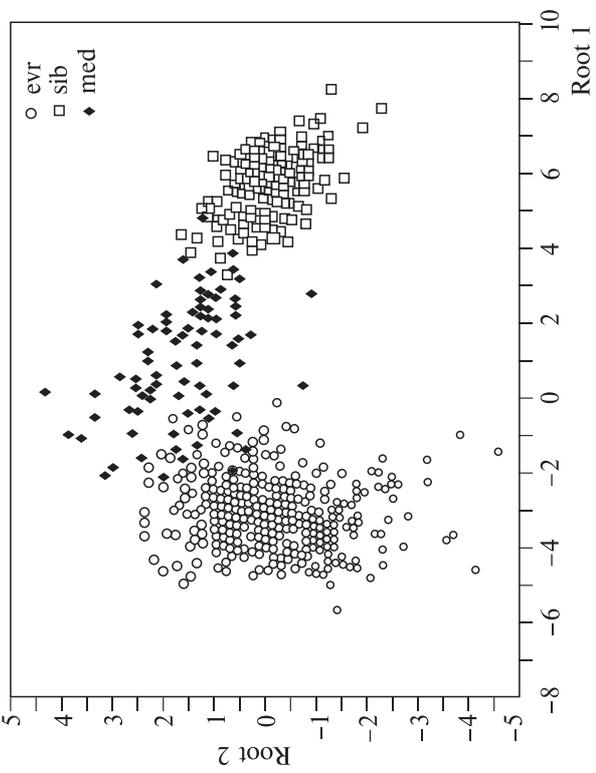
П. 29. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Сонково (Тверская область).



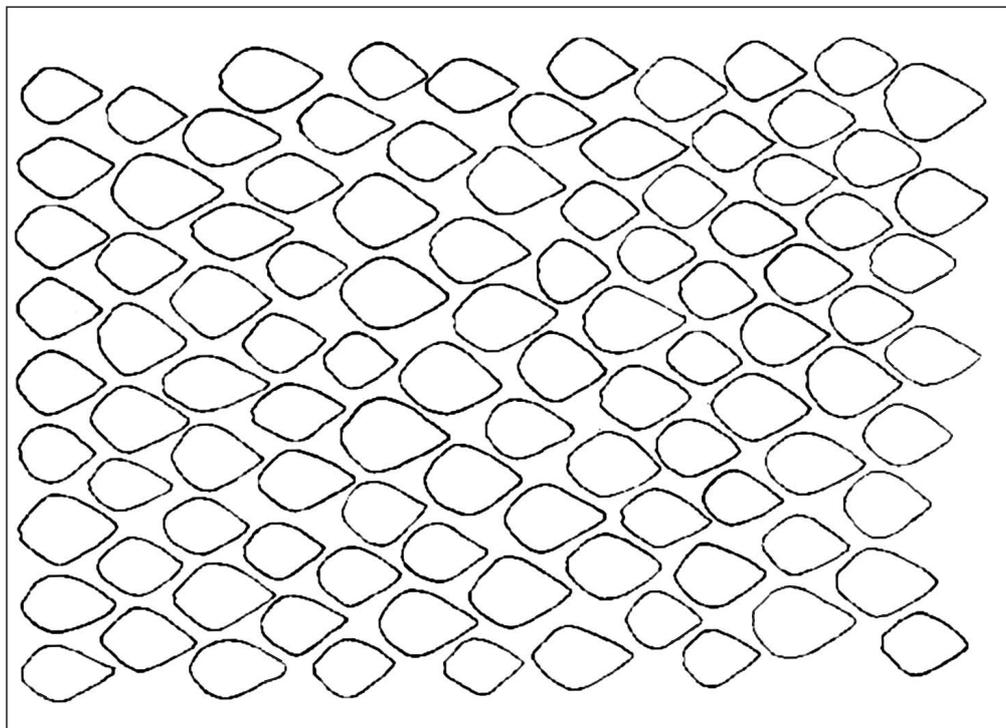
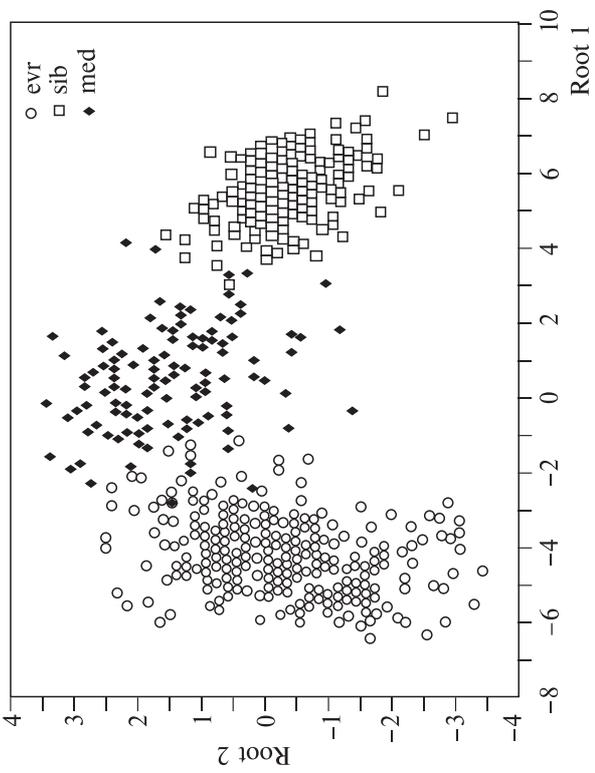
П. 31. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Данилова (Ярославская область).



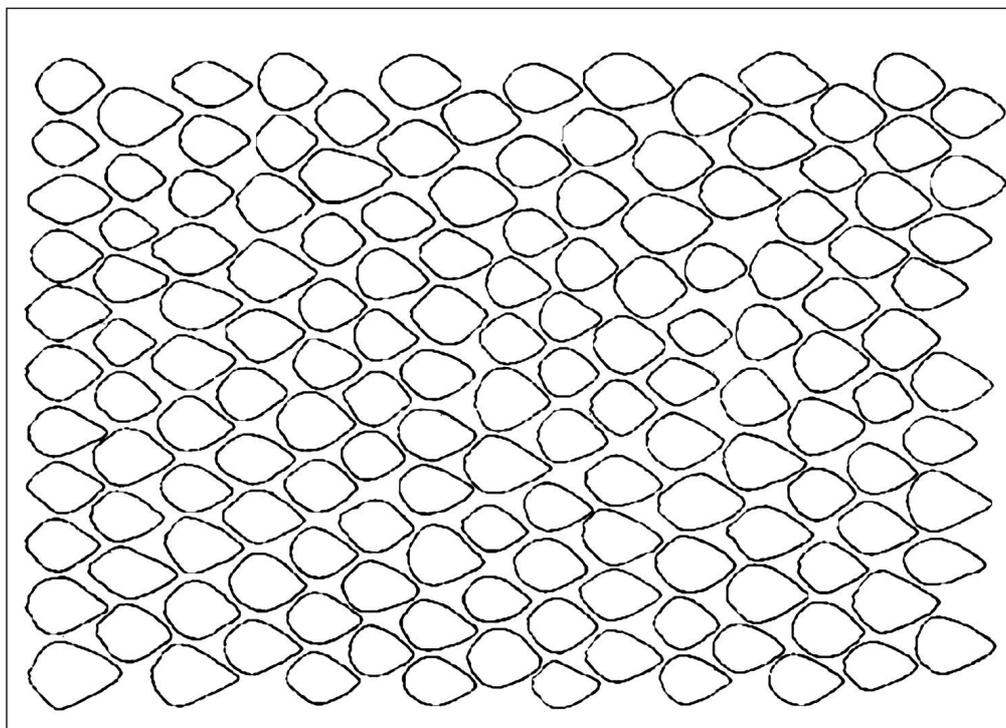
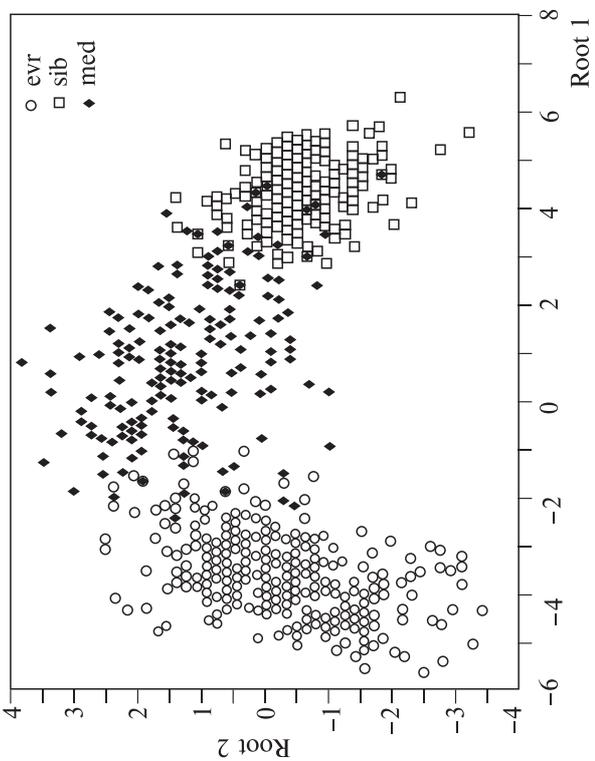
П. 32. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Иваново (Ивановская область).



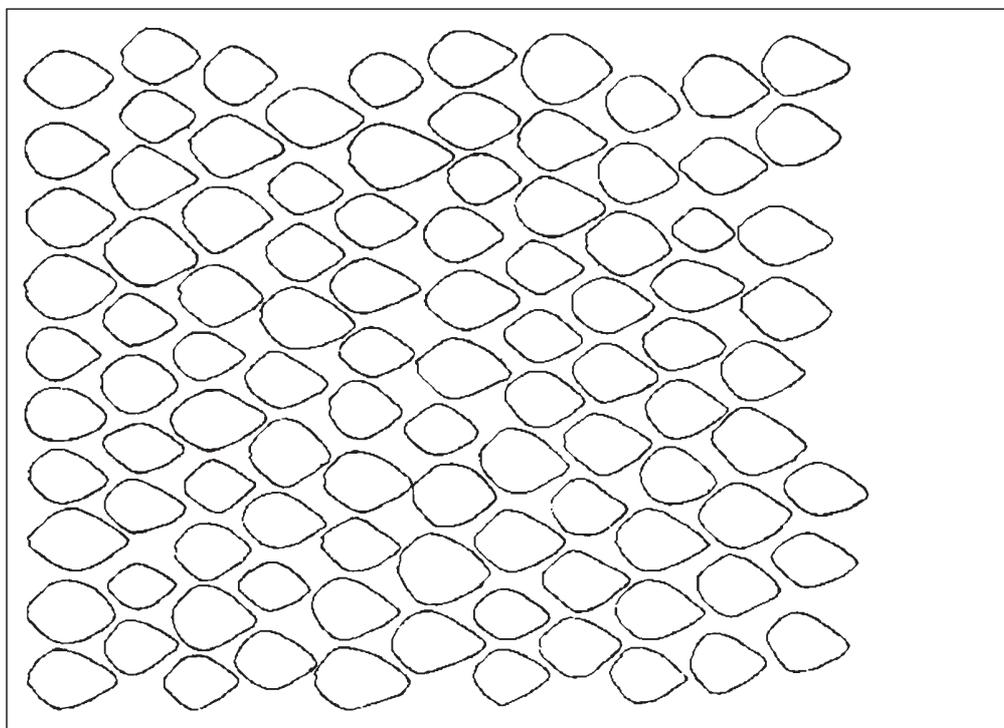
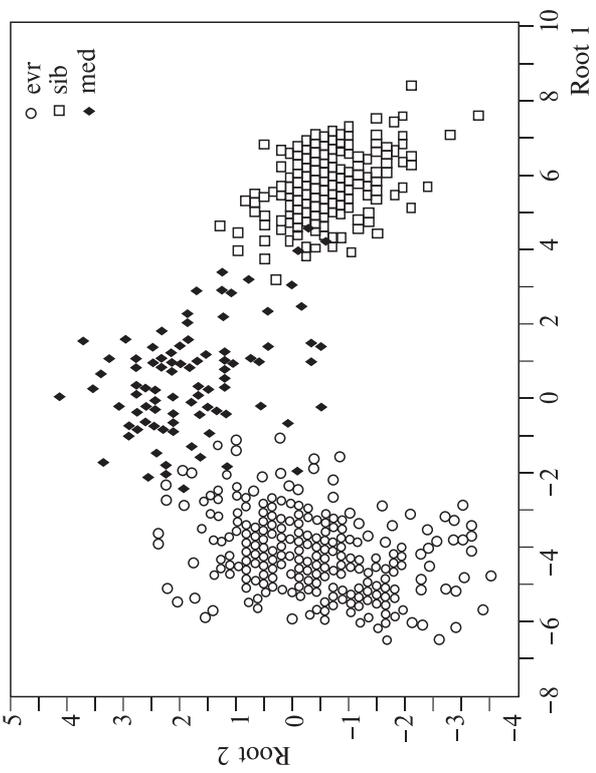
П. 34. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Лулео (Швеция).



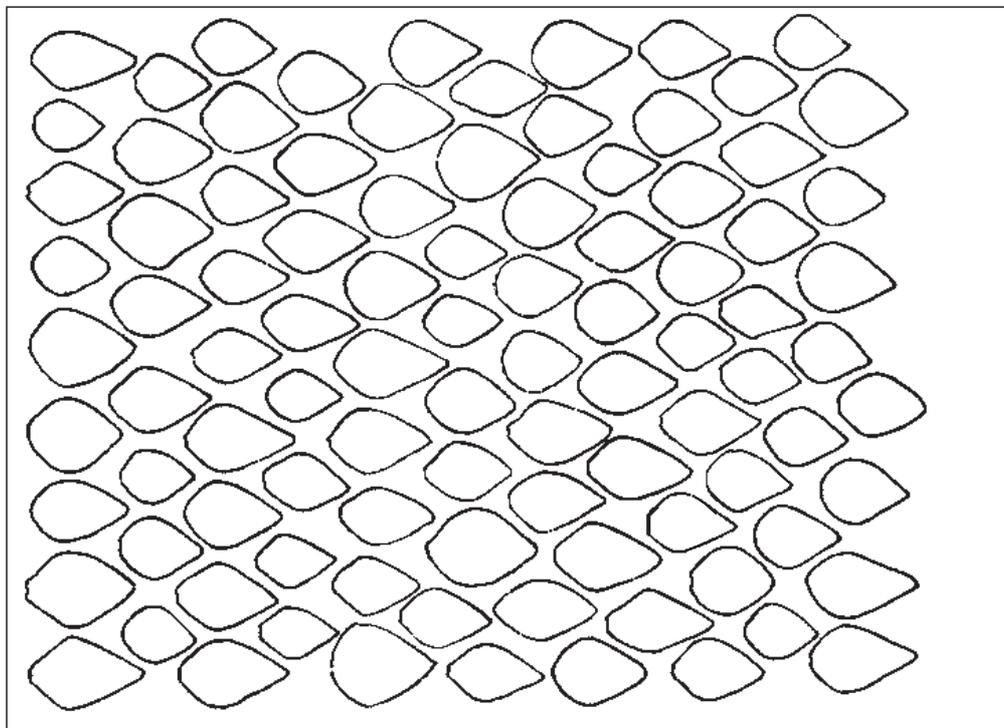
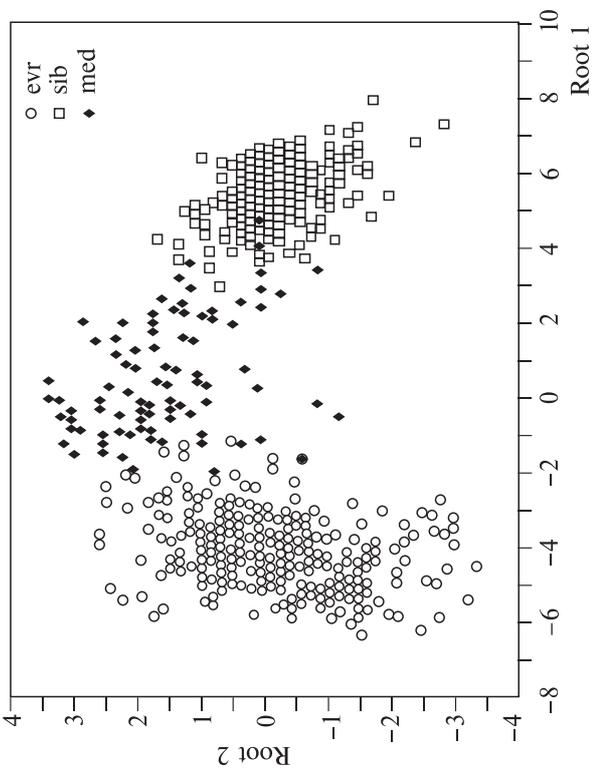
П. 37. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Солигалича (Костромская область).



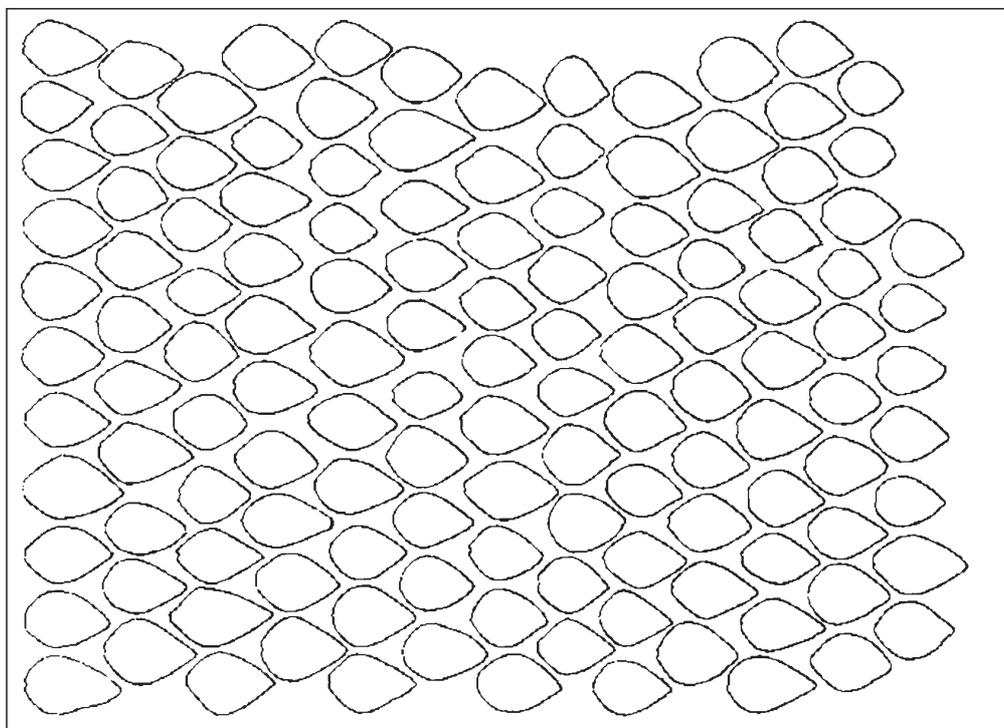
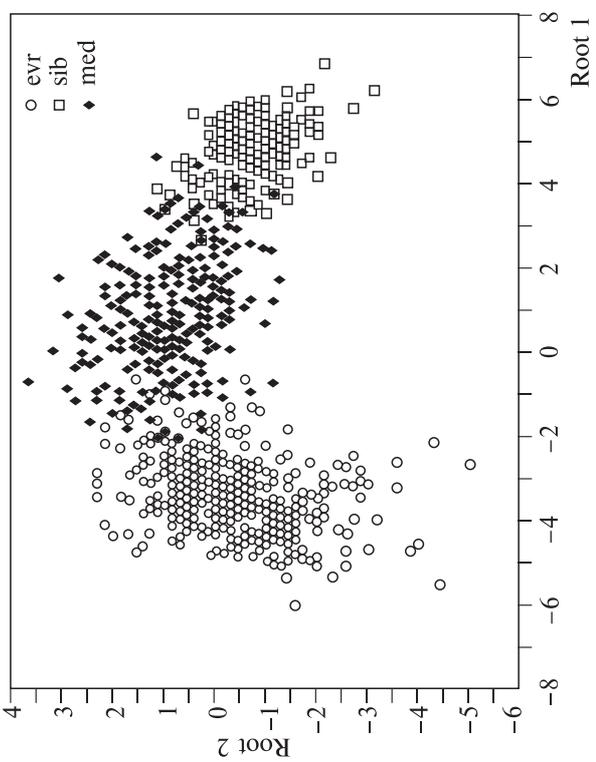
П. 38. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Шарья (Костромская область).



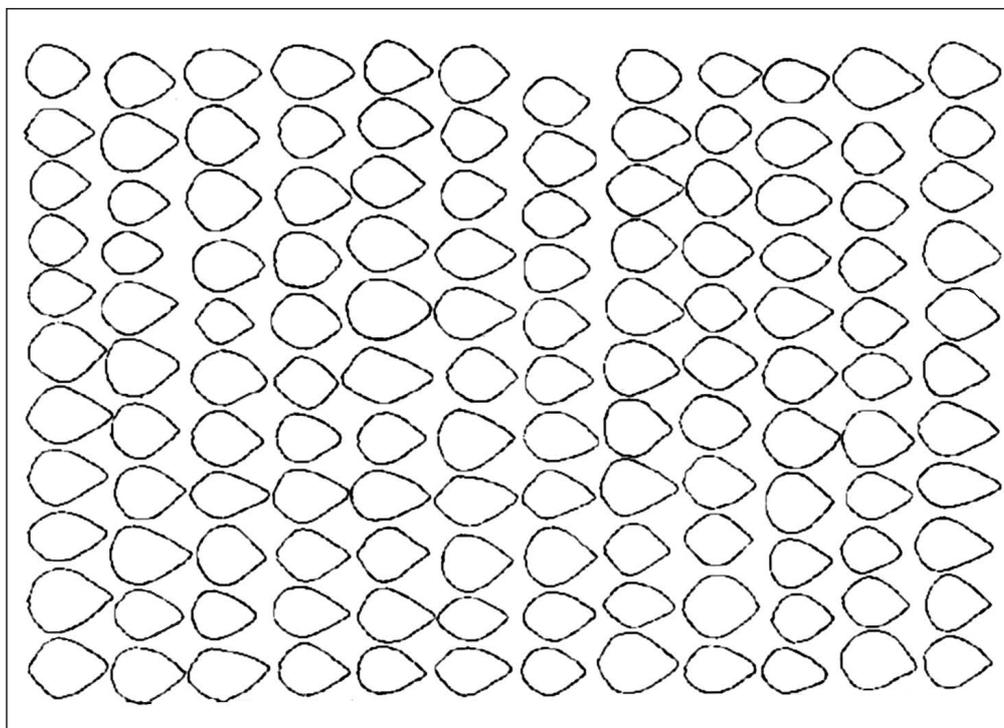
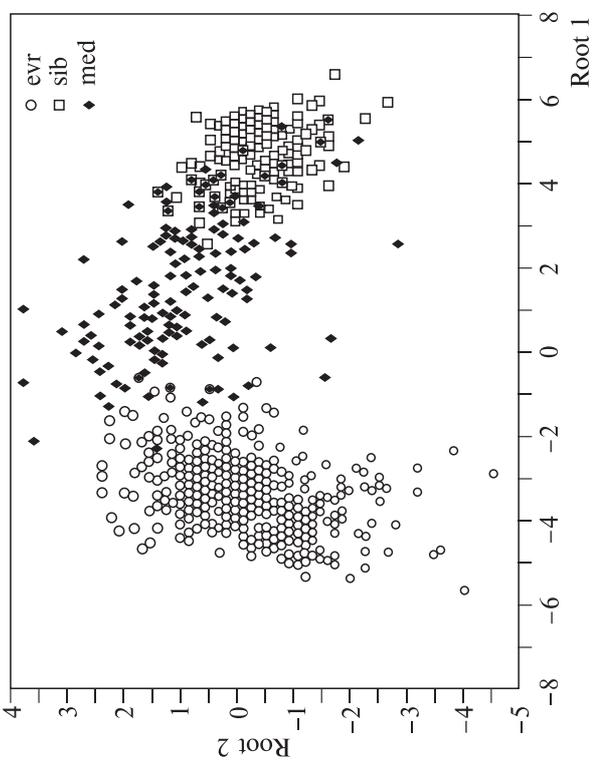
П. 39. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Шаранга (Нижегородская область).



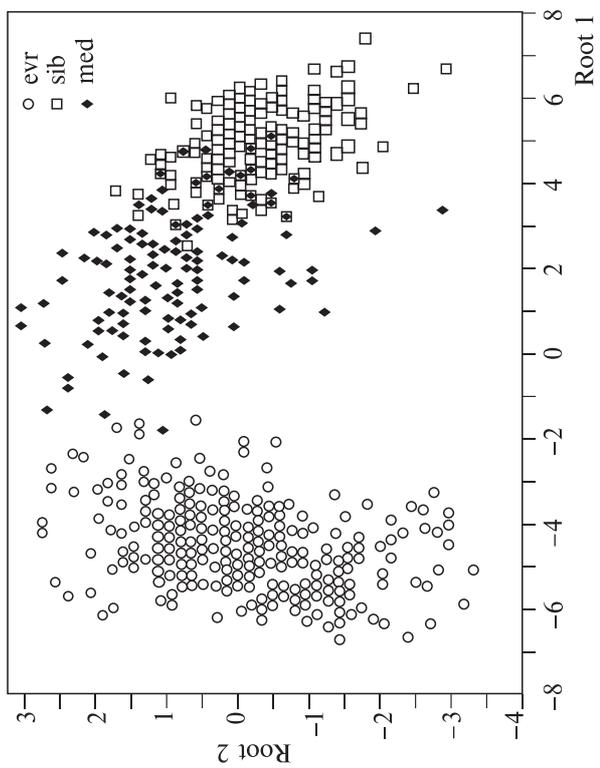
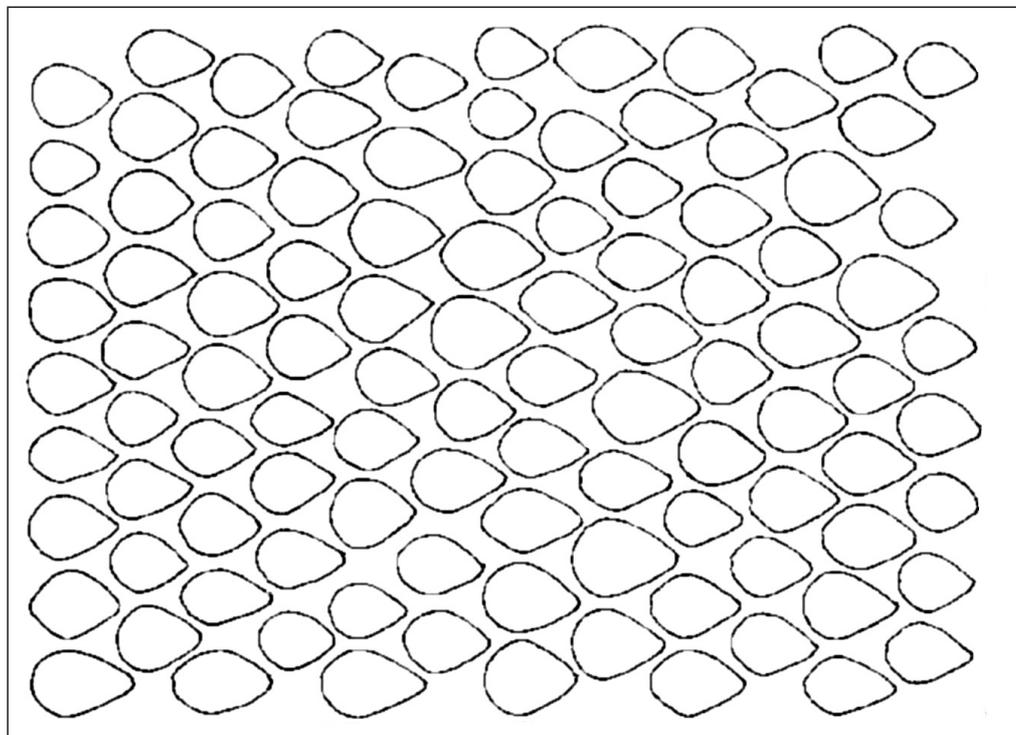
П. 40. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Ибреси (Чувашия).



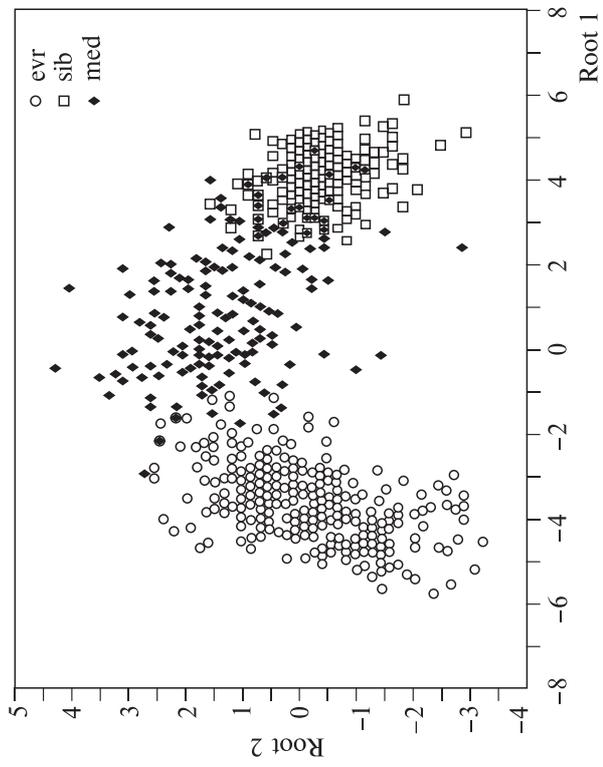
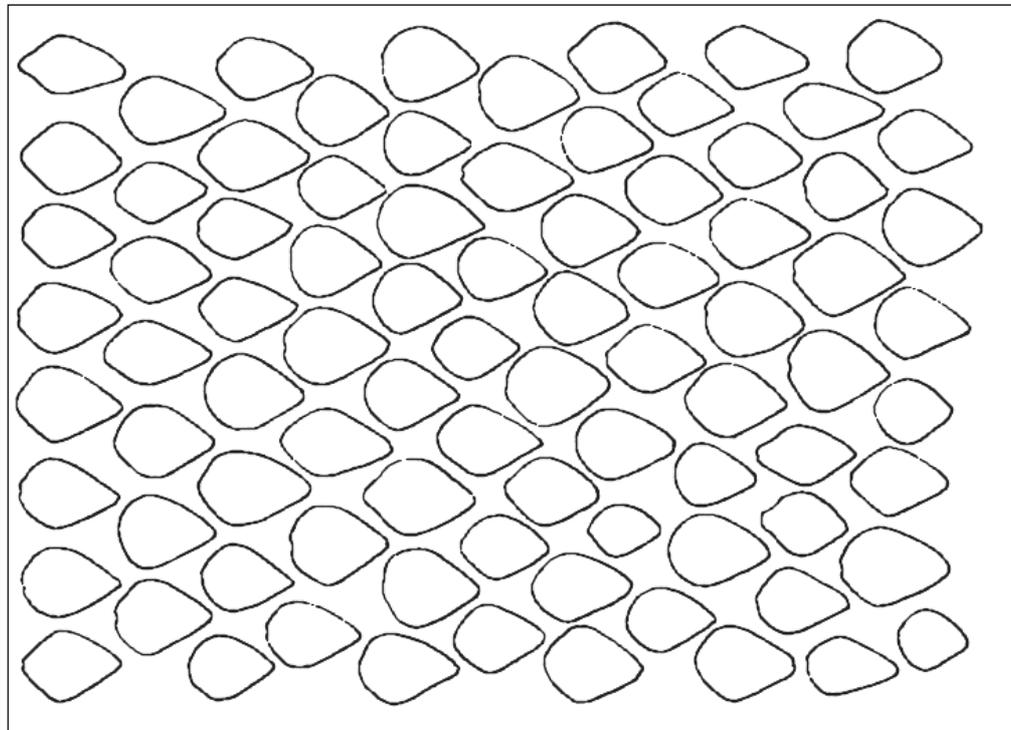
П. 41. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Коноша (Архангельская область).



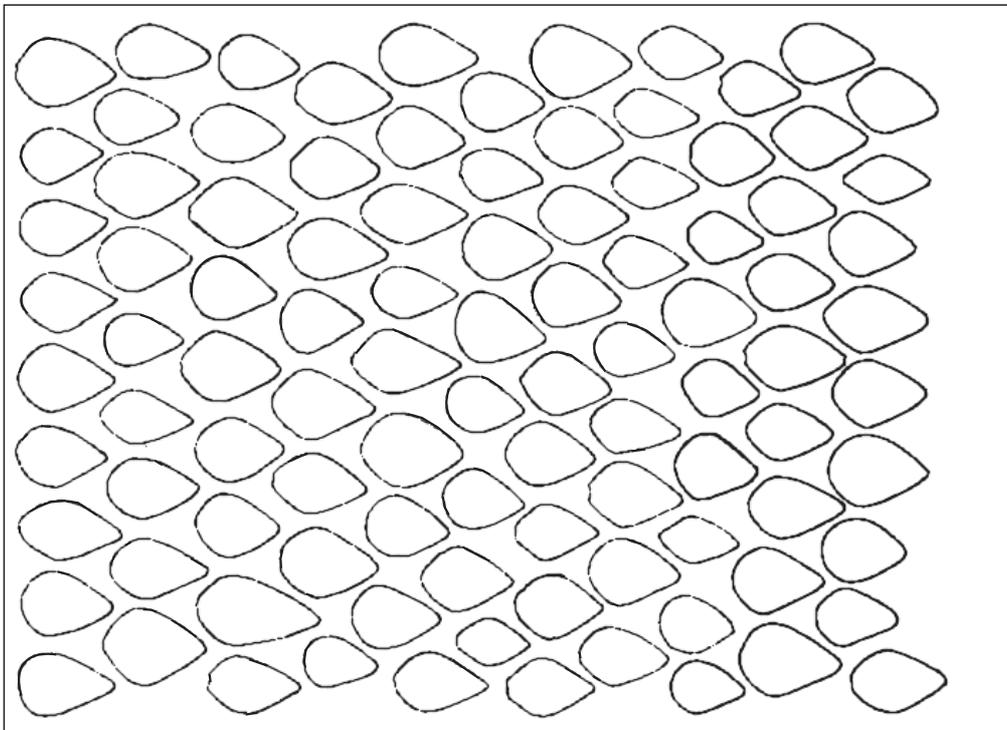
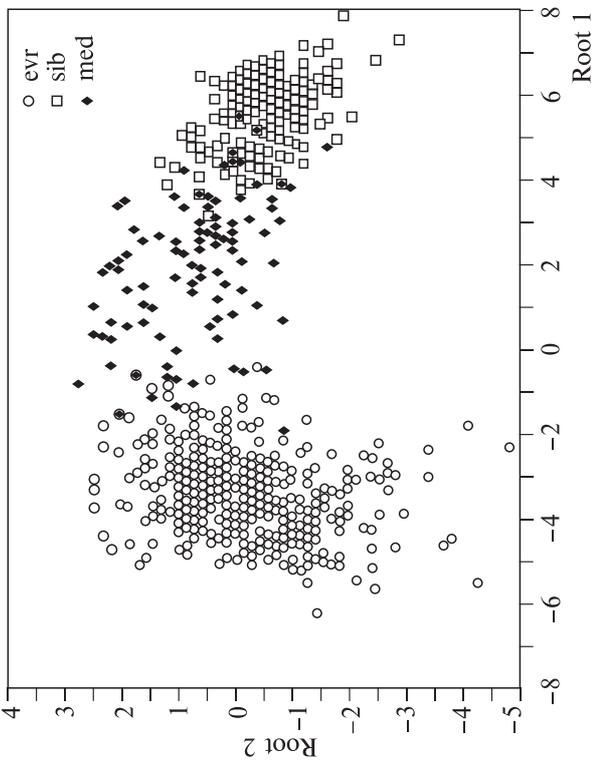
П. 44. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Кемь (Карелия).



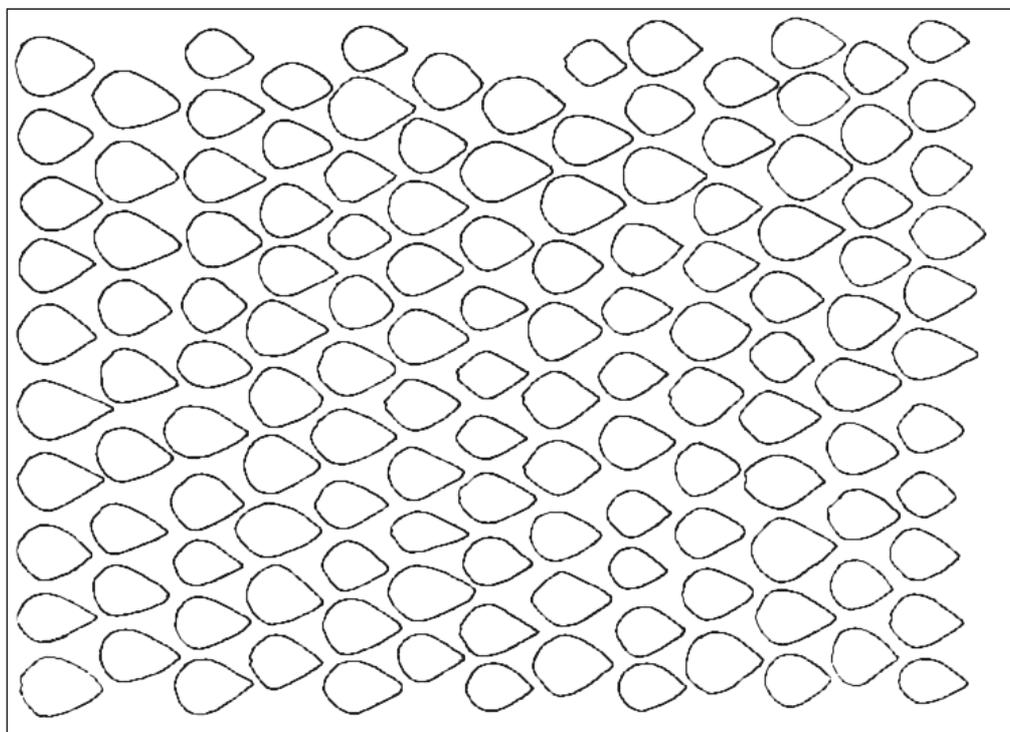
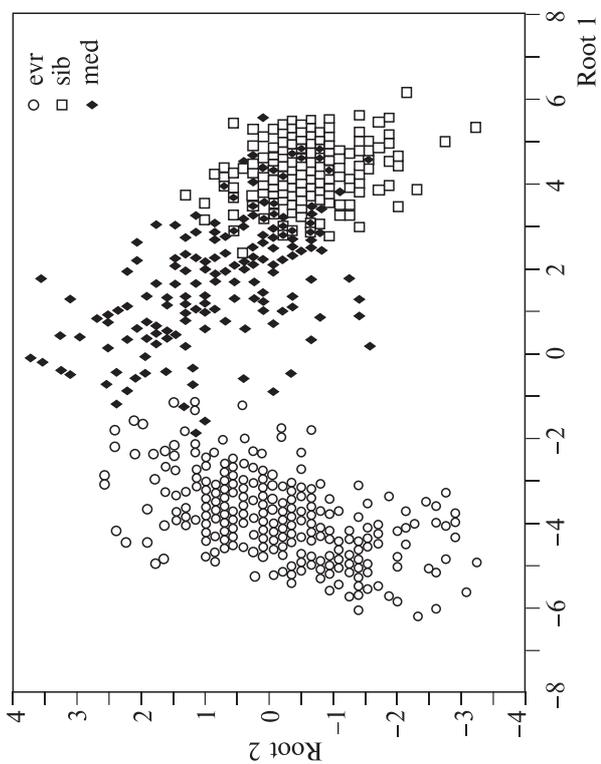
П. 45а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Кундыш (Республика Марий-Эл).



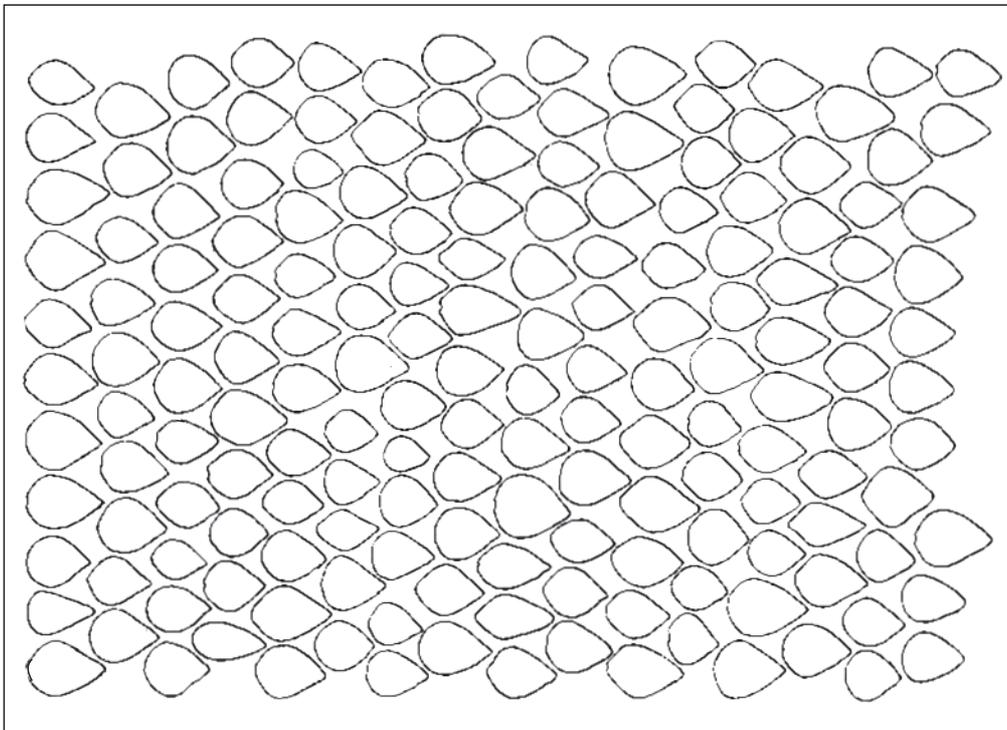
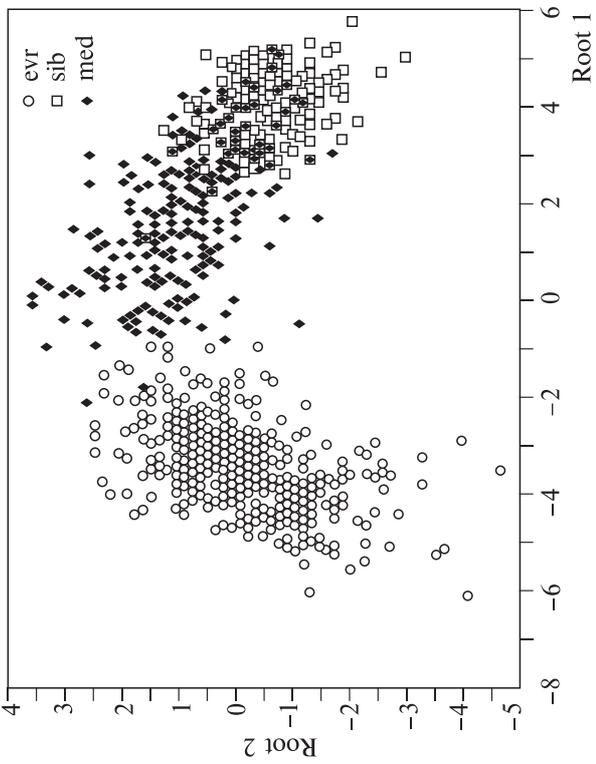
П. 49. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Верхняя Тойма (Архангельская область).



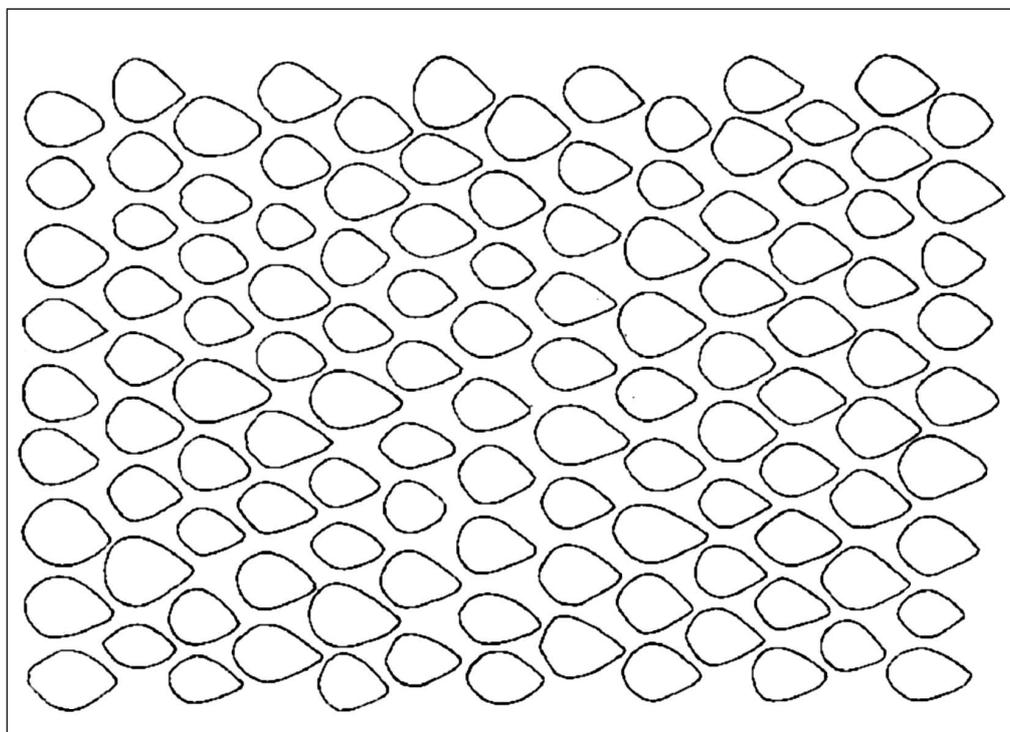
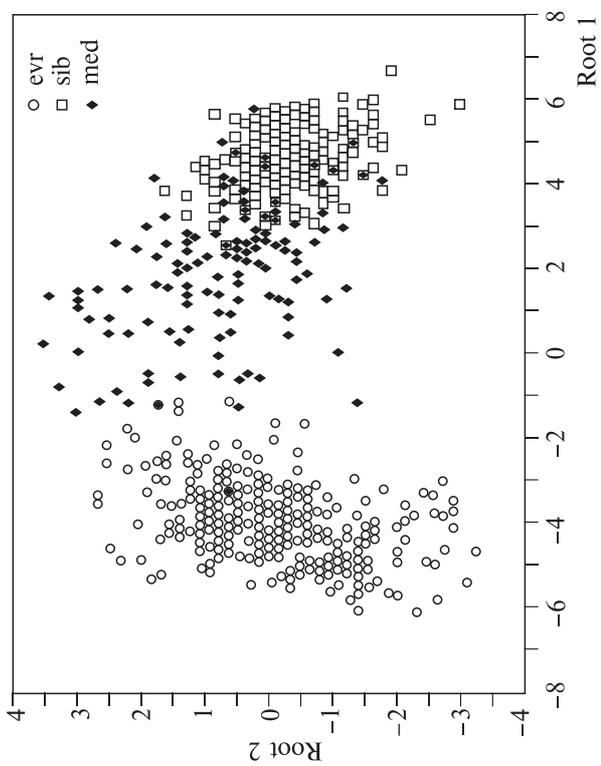
П. 50. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Ядриха (Архангельская область).



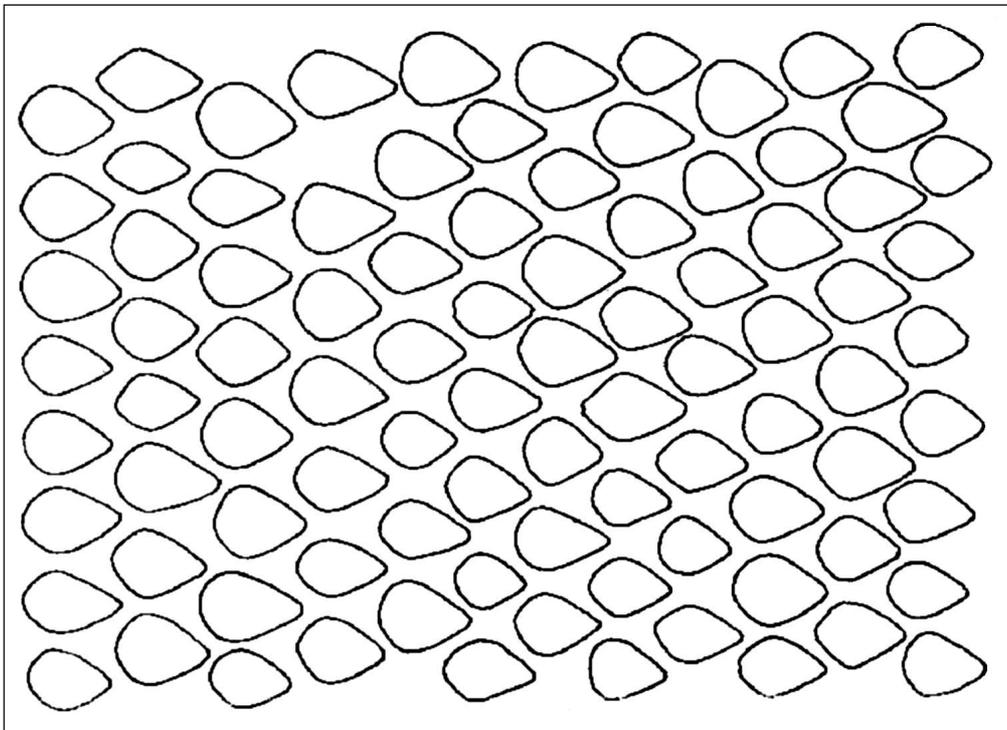
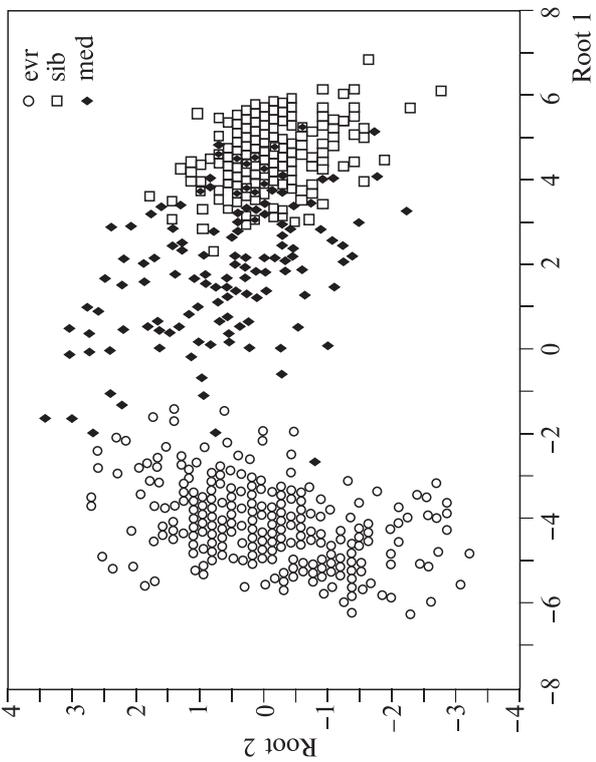
П. 52. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Усть-Пинега (Архангельская область).



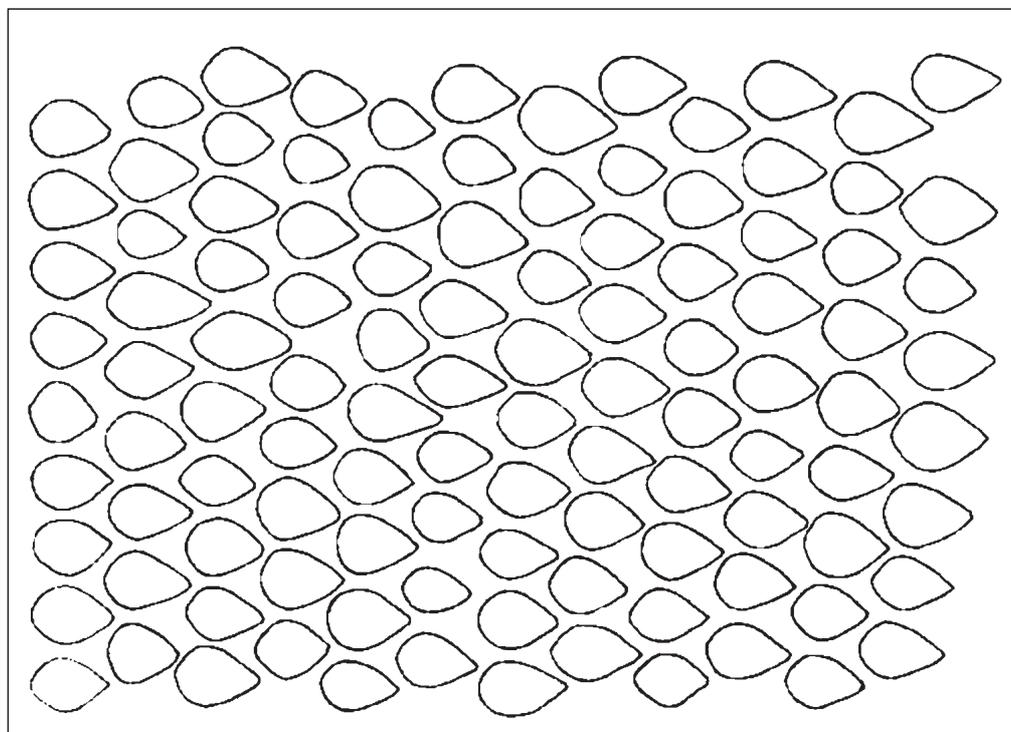
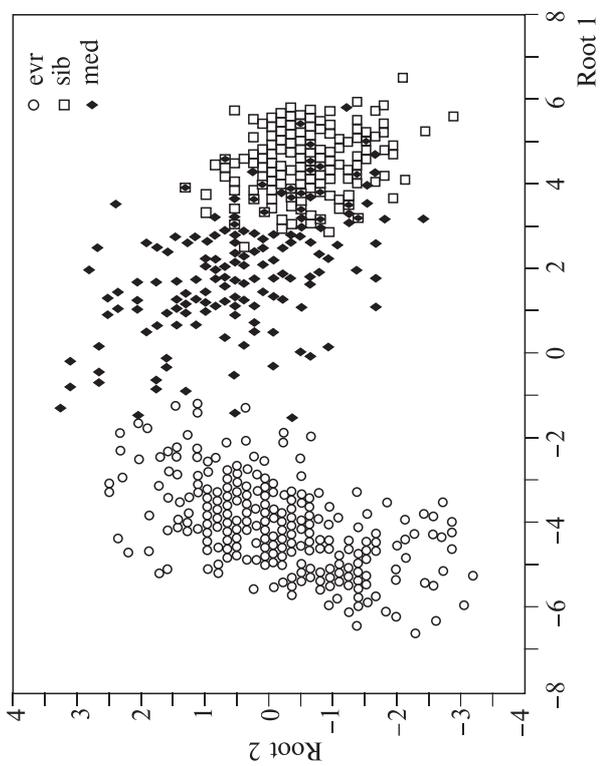
П. 53. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Каргогоры (Архангельская область).



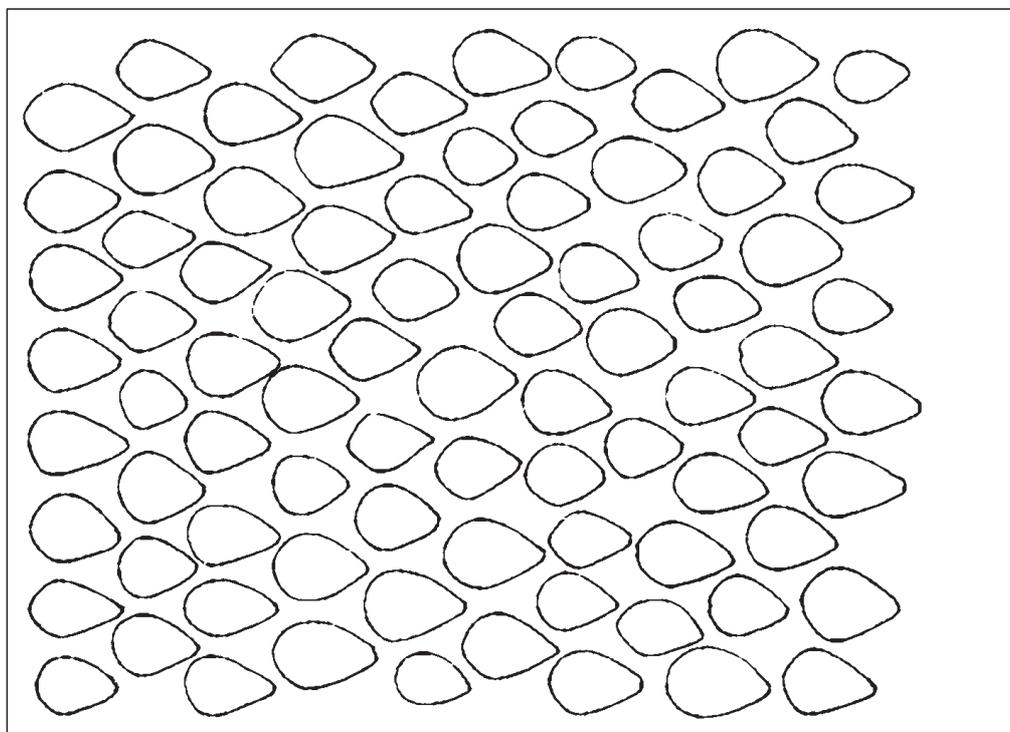
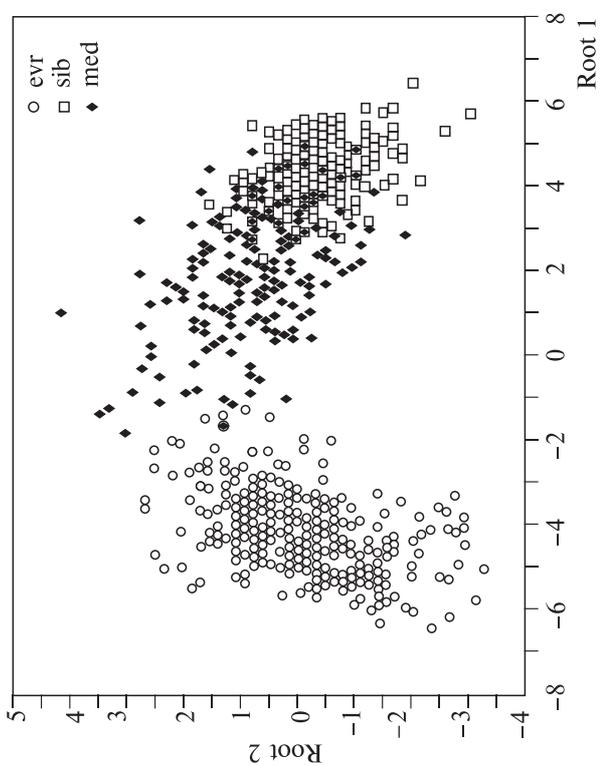
П. 55. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Можга (Удмуртия).



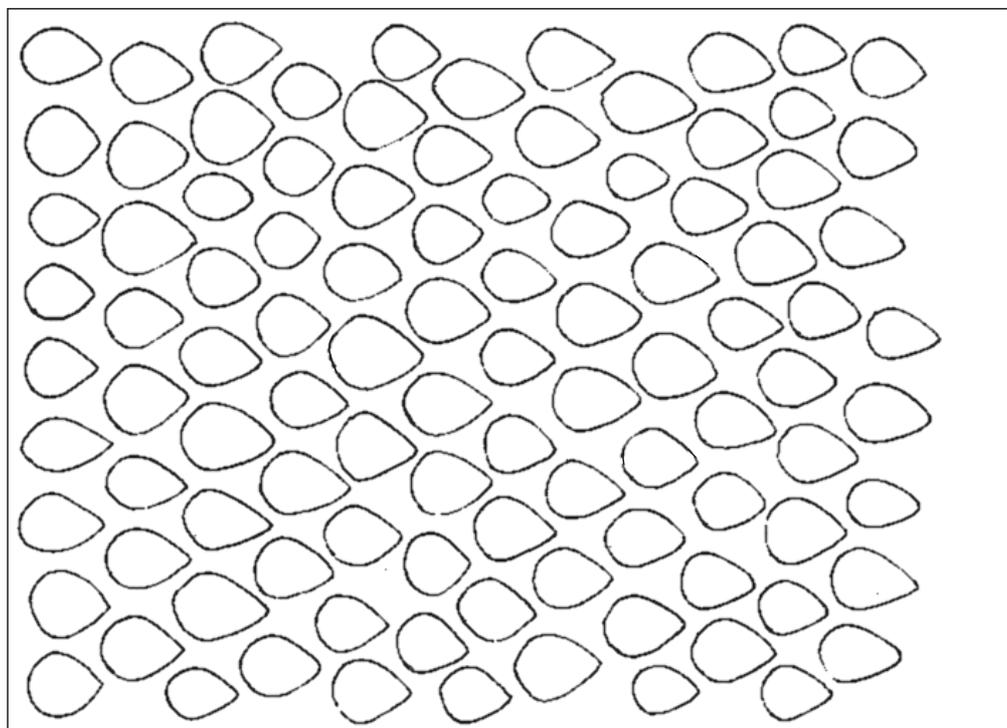
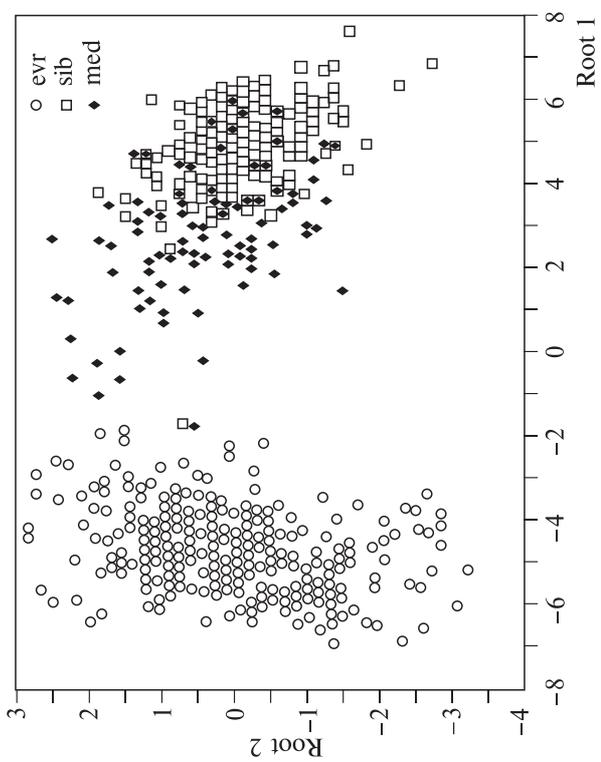
П. 56. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Ижевска (Удмуртия).



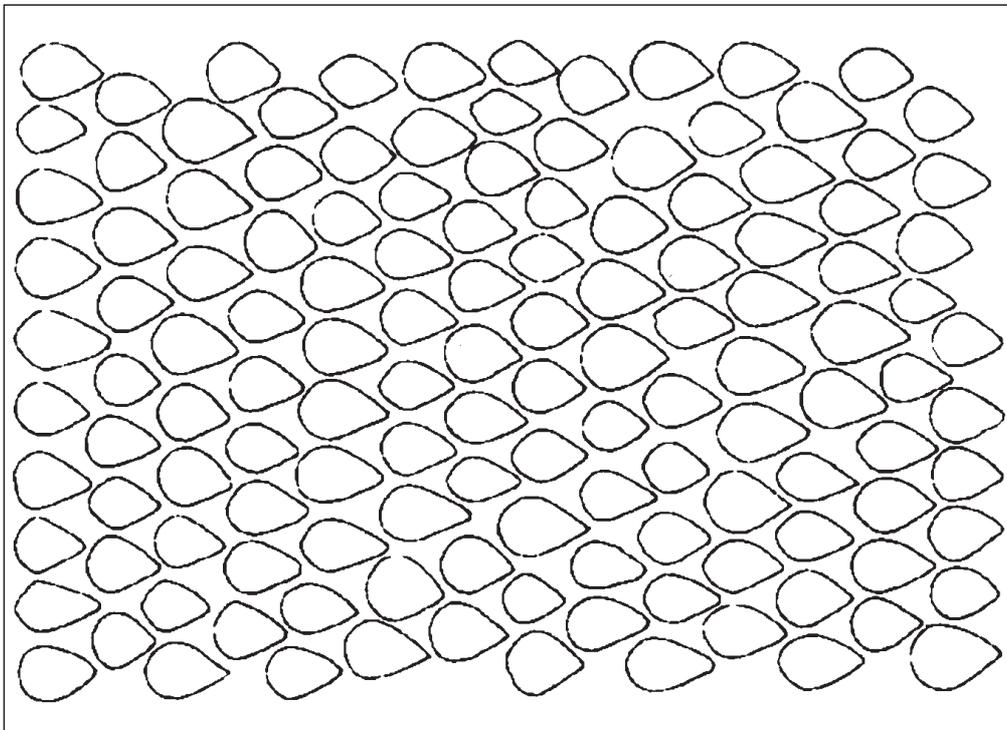
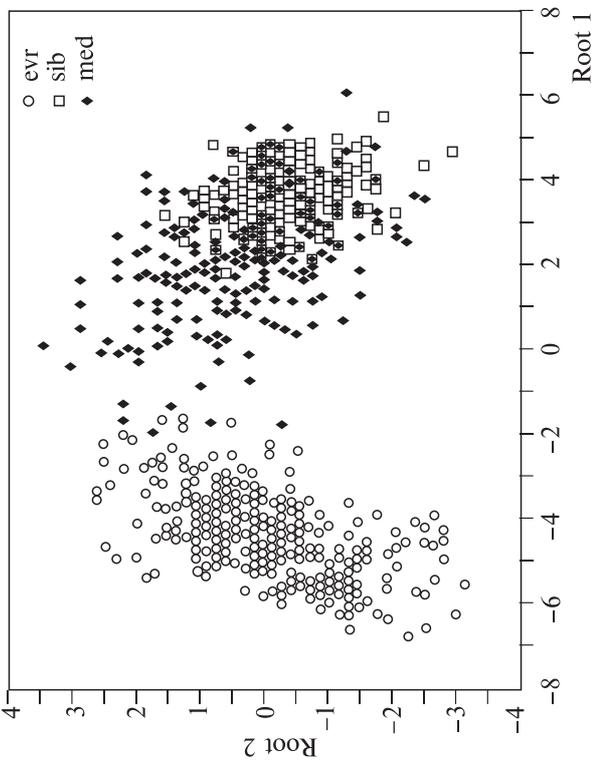
П. 58а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Кульмакар (Пермский край).



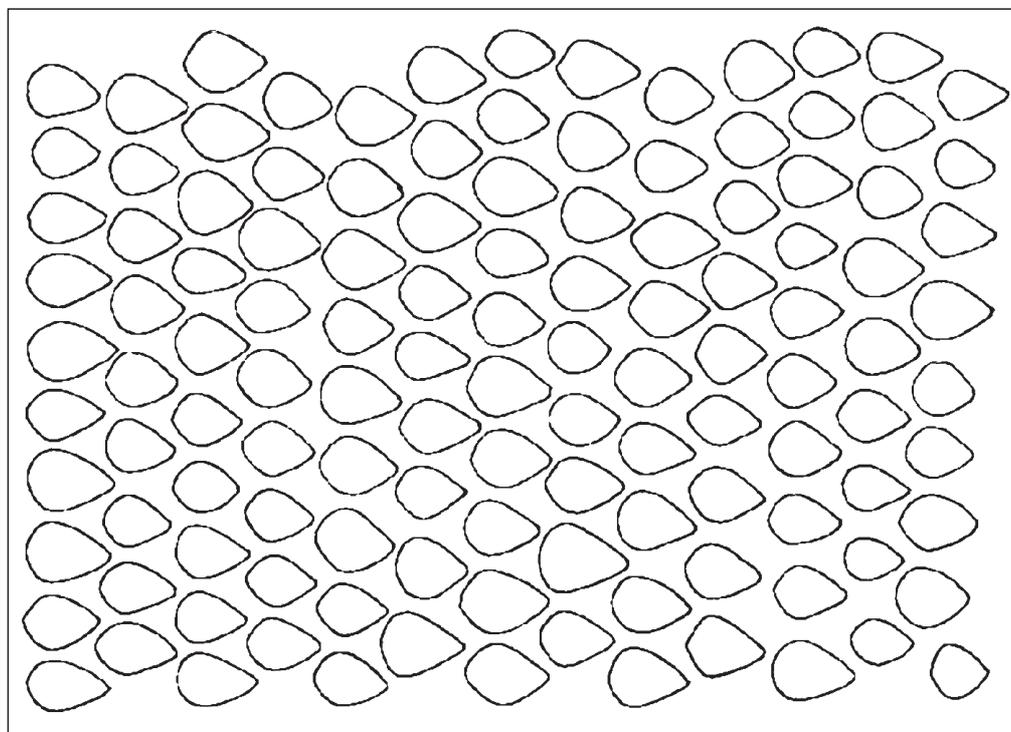
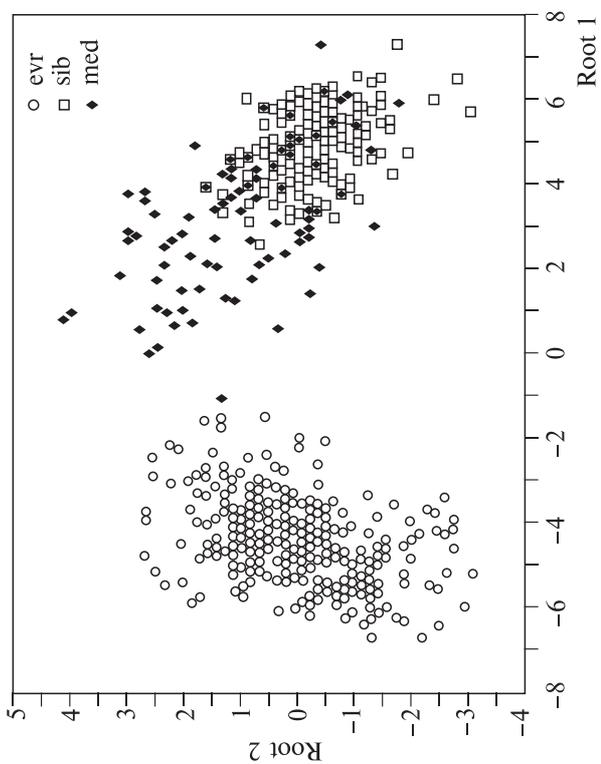
П. 586. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Майкор (Пермский край).



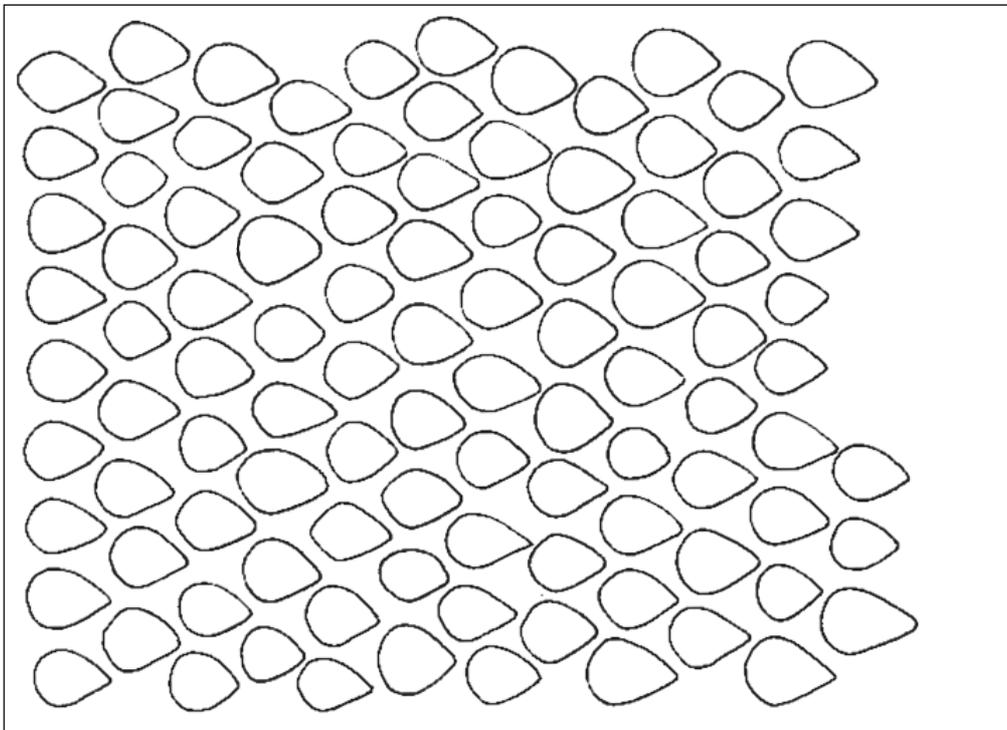
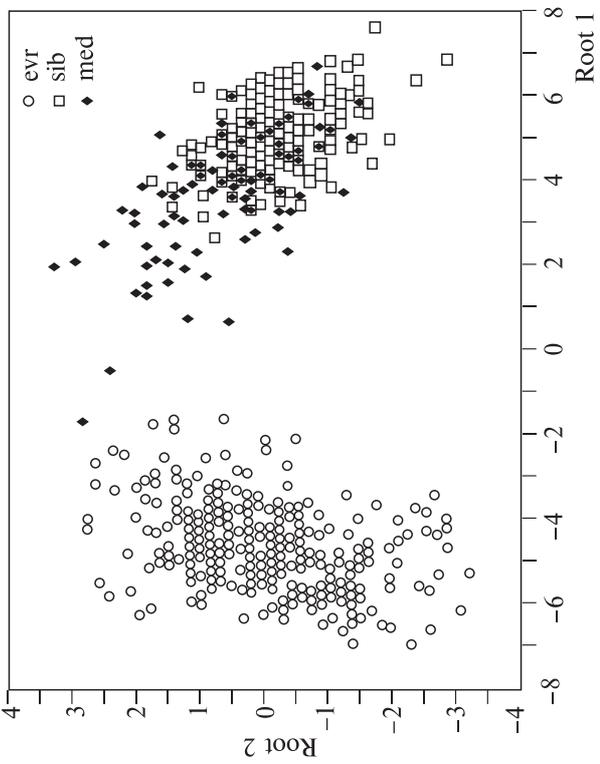
П. 64. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Кослан (Республика Коми).



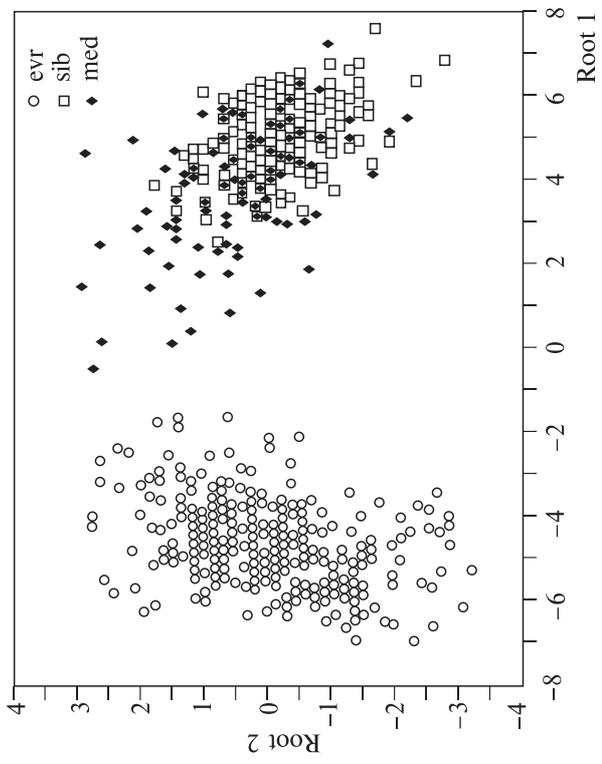
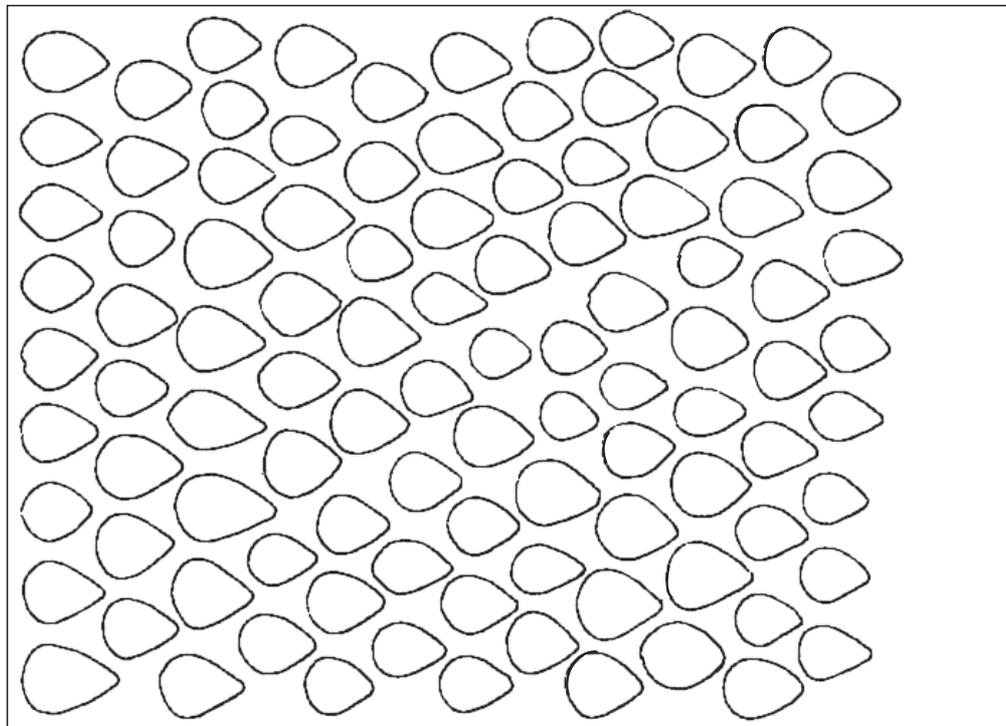
П. бб. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Чусового (Пермский край).



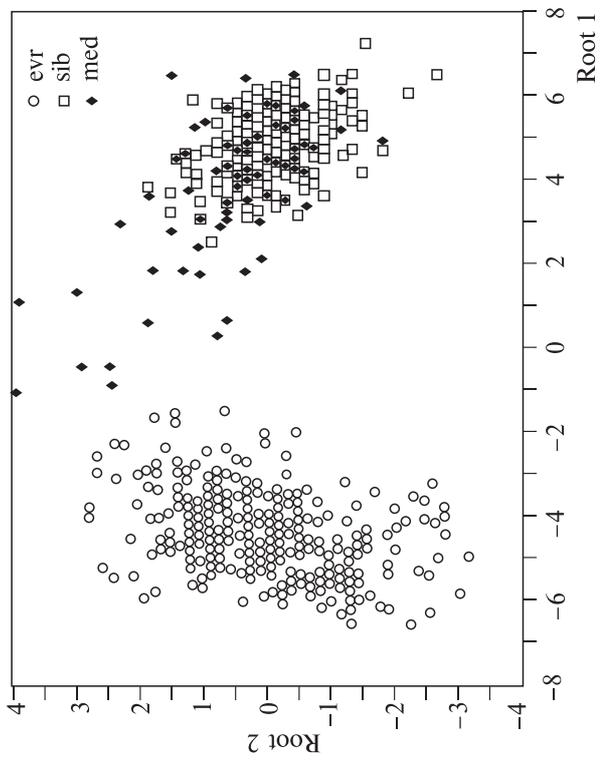
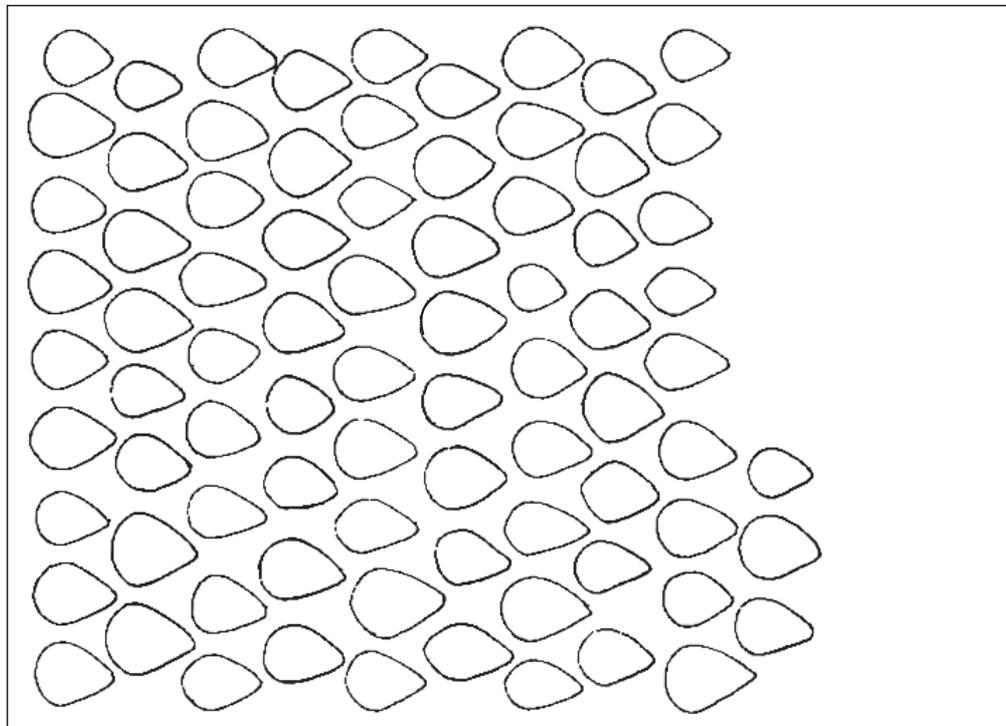
П. 69. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Нязепетровска (Челябинская область).



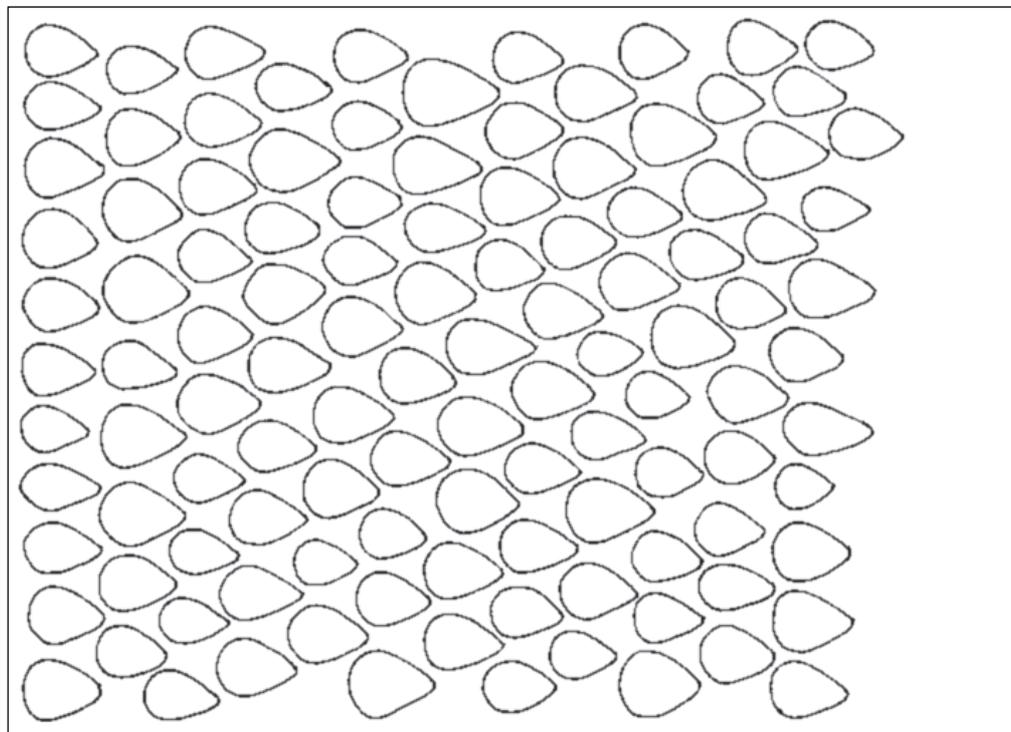
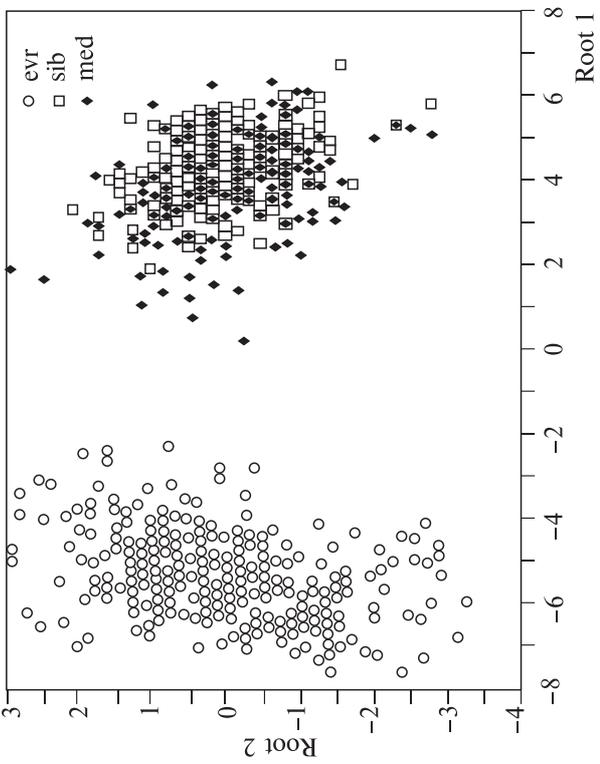
П. 72. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Теплая Гора (Пермский край).



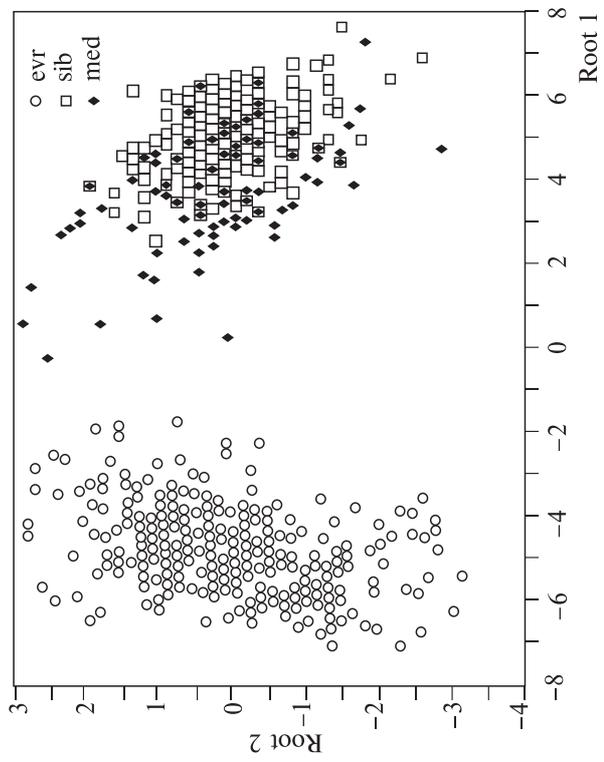
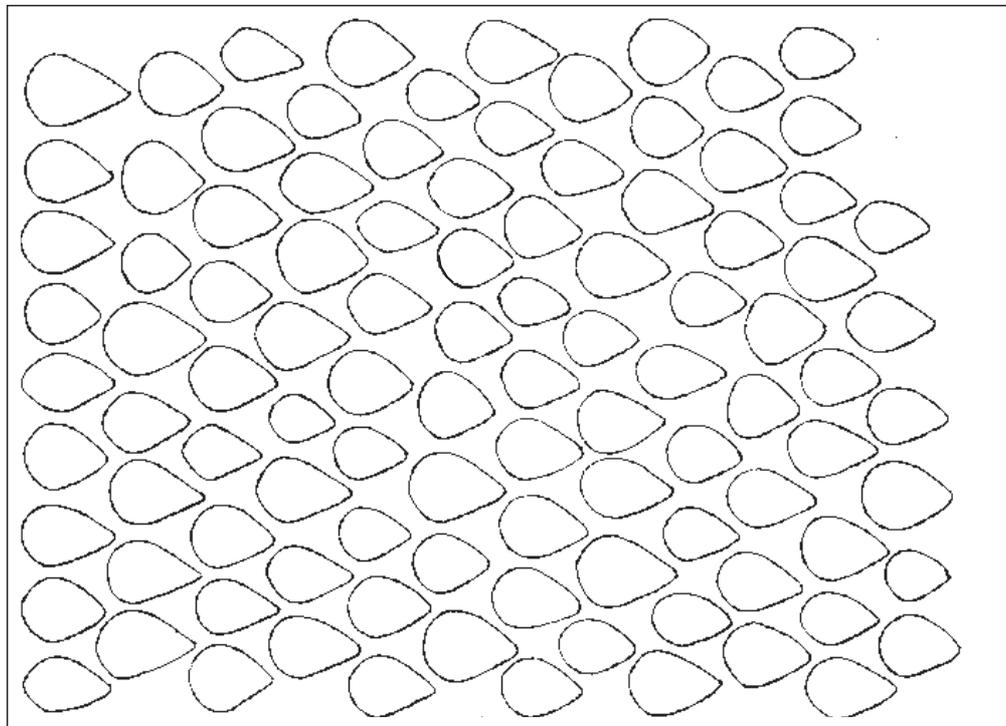
П. 72а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в Висимском заповеднике (Свердловская область).



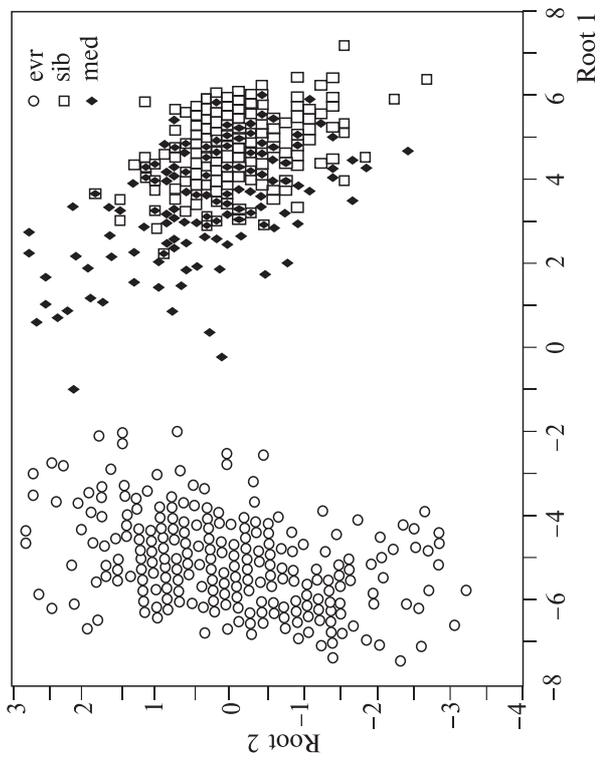
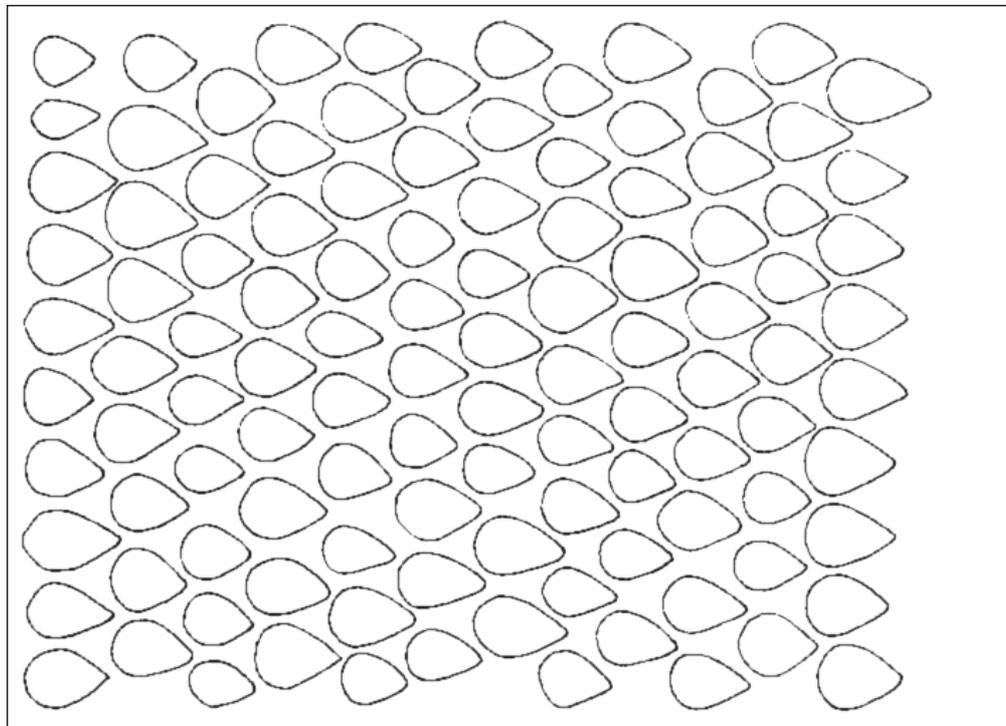
П. 74. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Троицко-Печорск (Республика Коми).



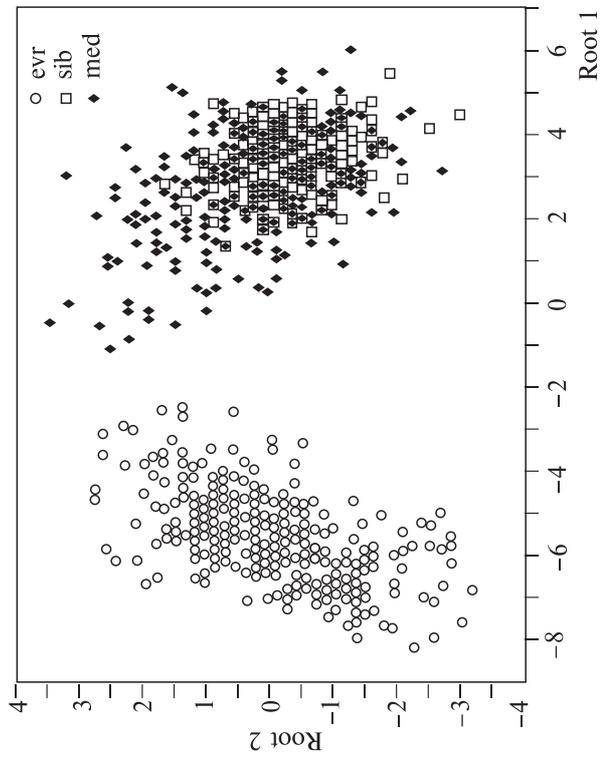
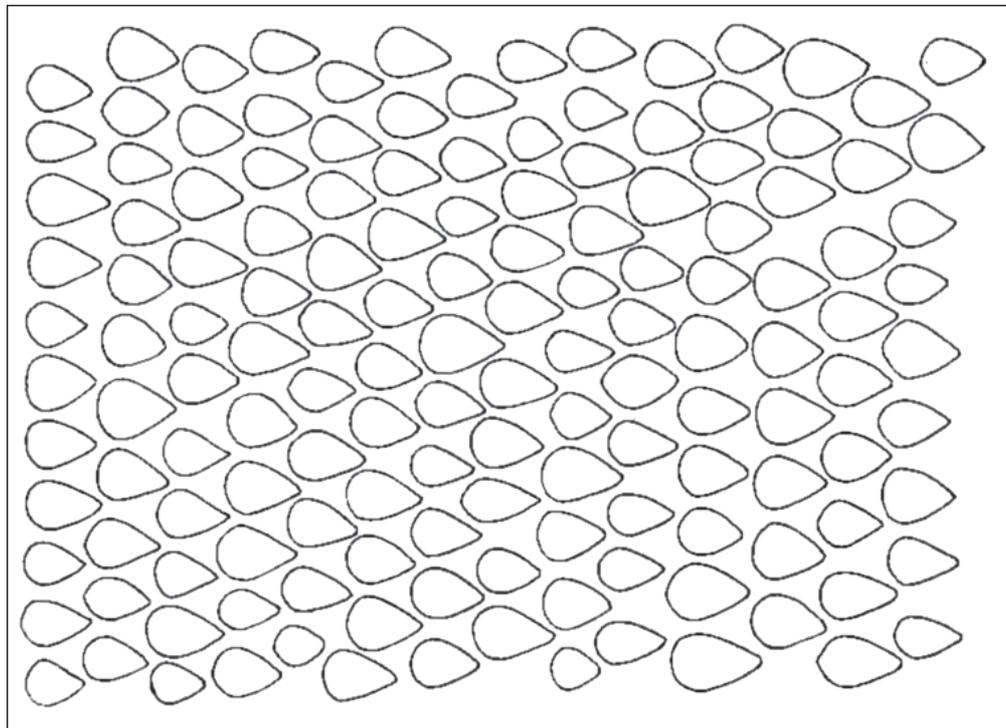
П. 76. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Ижма (Республика Коми).



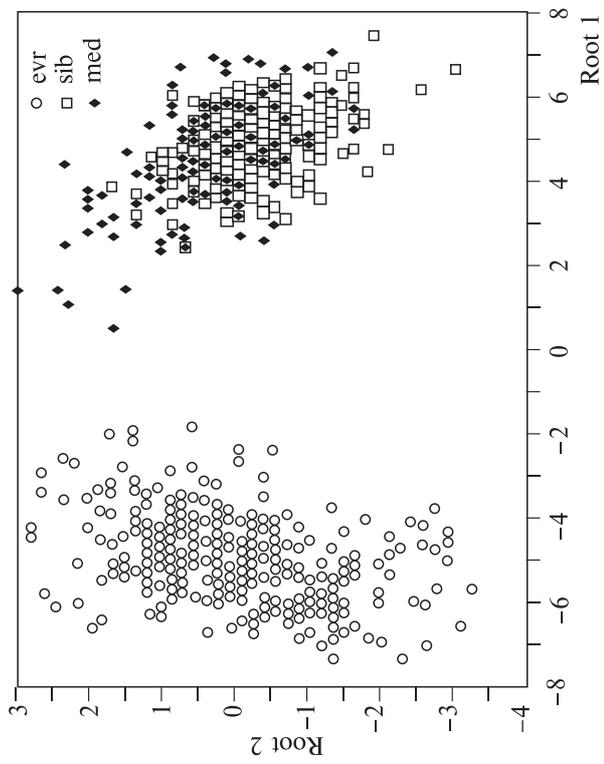
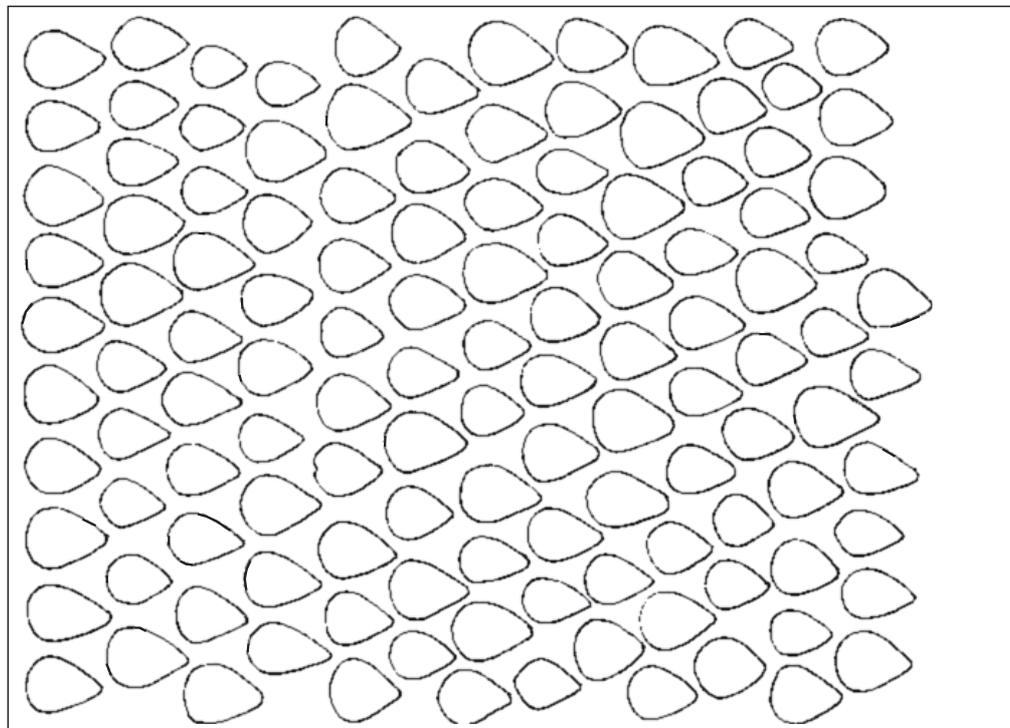
П. 77. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Екатеринбург (Свердловская область).



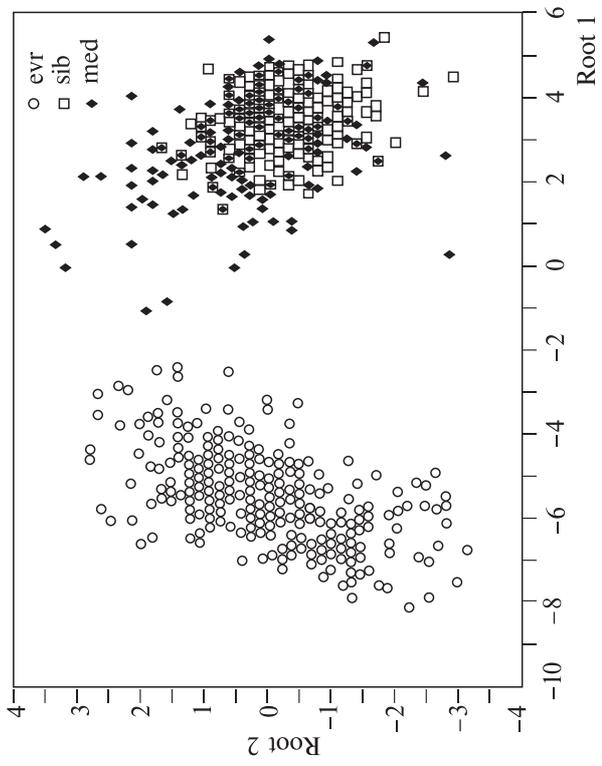
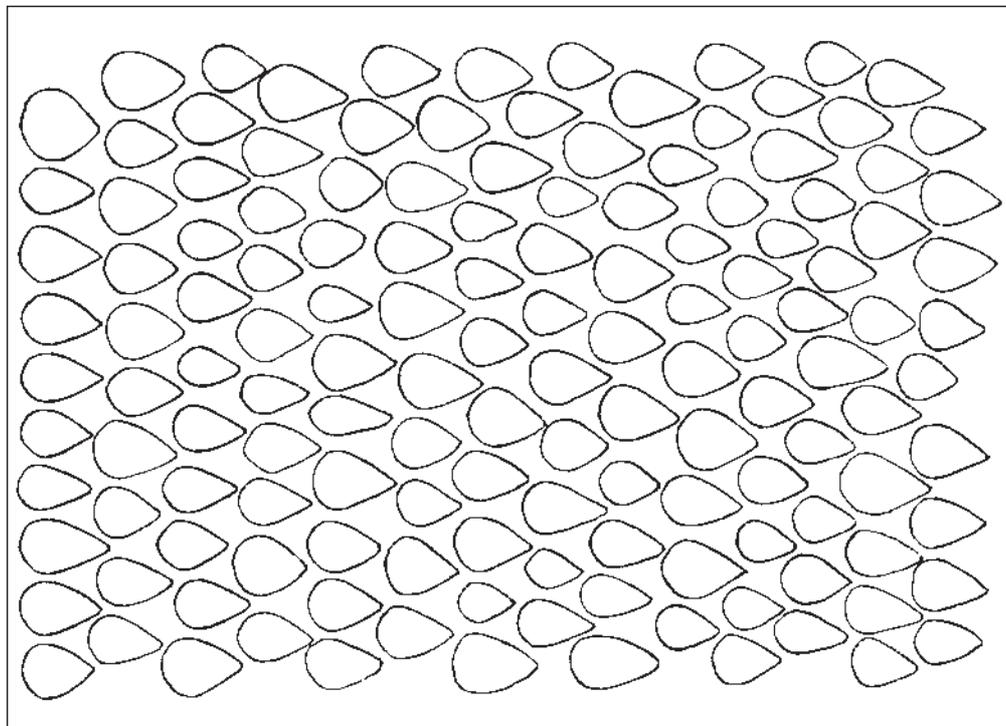
П. 79а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Тюмени (Велижаны) (Тюменская область).



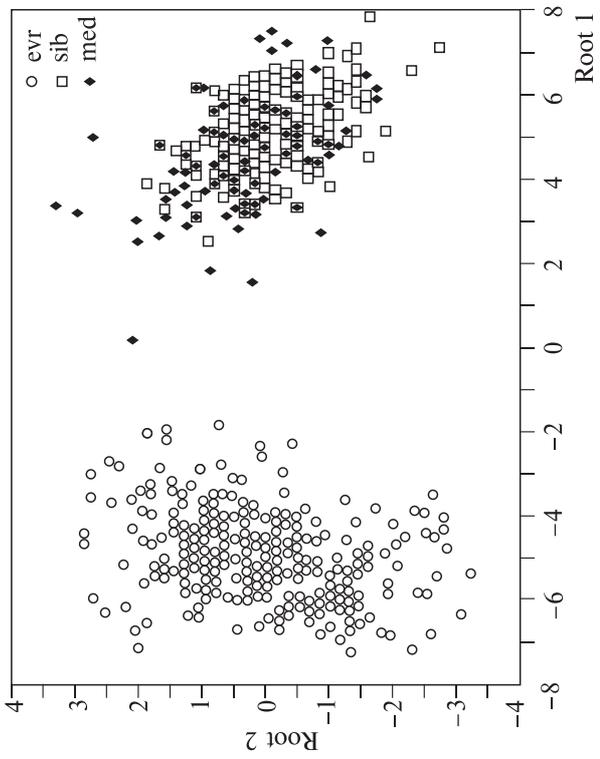
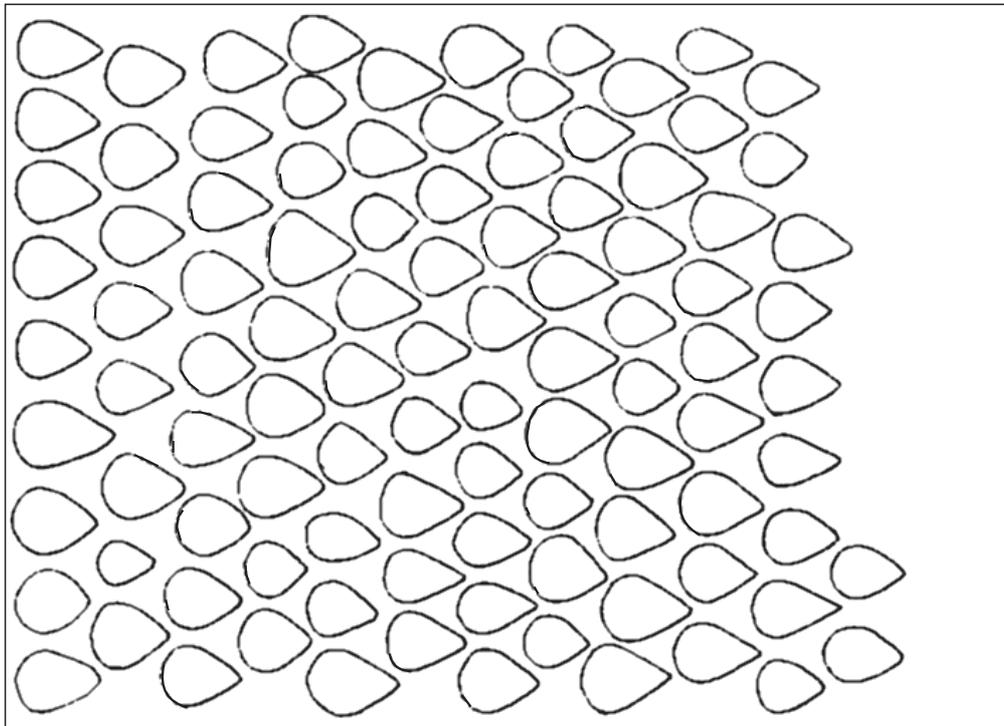
П. 81. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Вагай (Тюменская область).



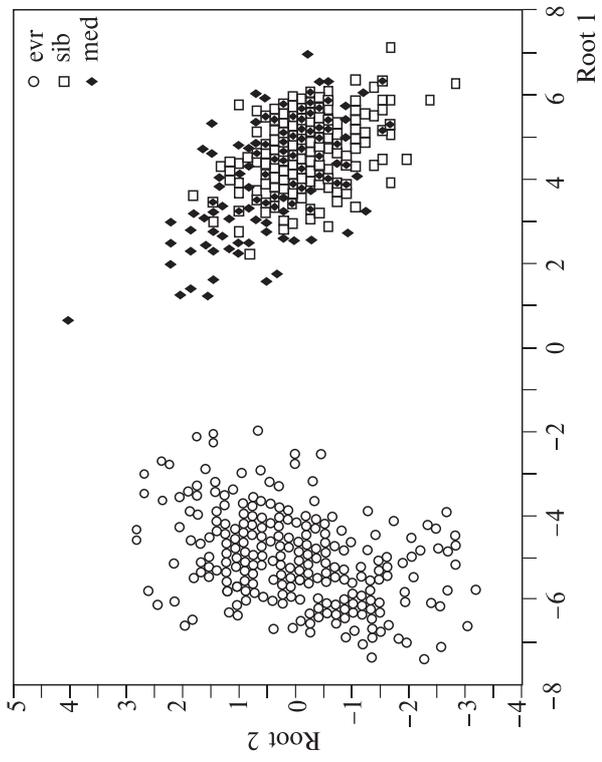
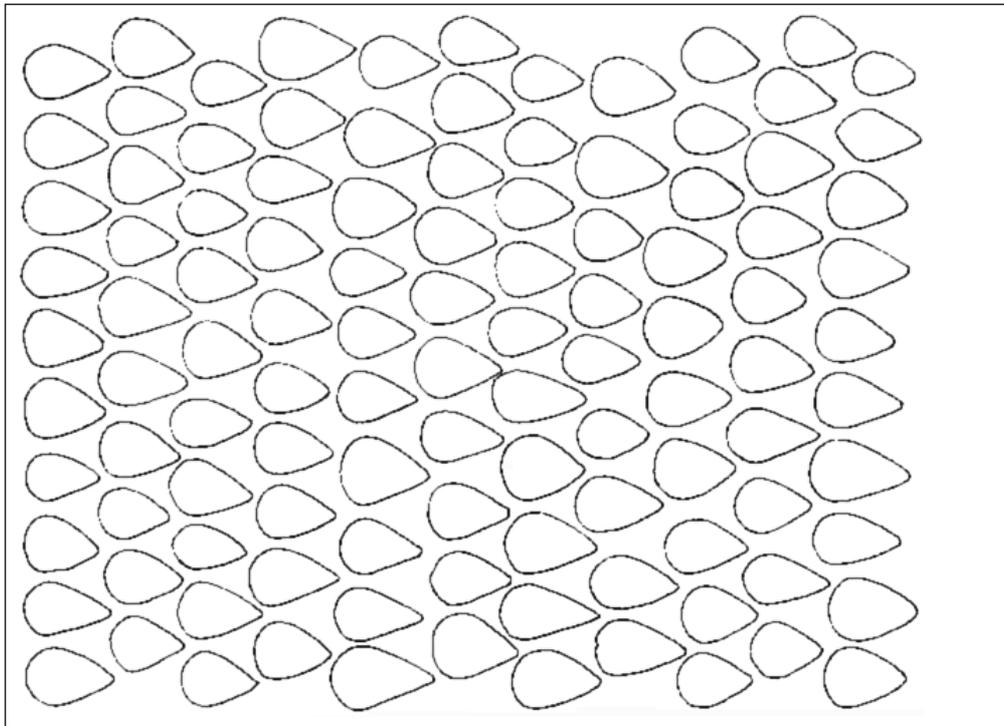
П. 83. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Междуреченский (Ханты-Мансийский автономный округ).



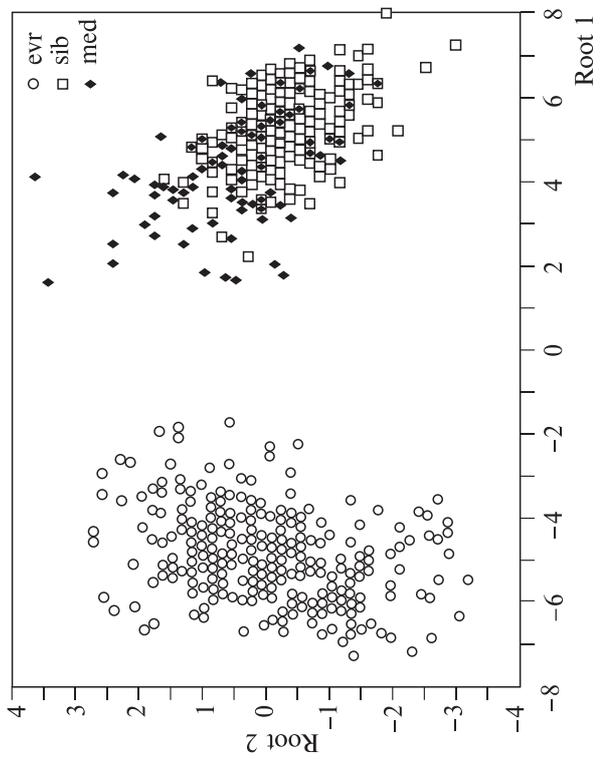
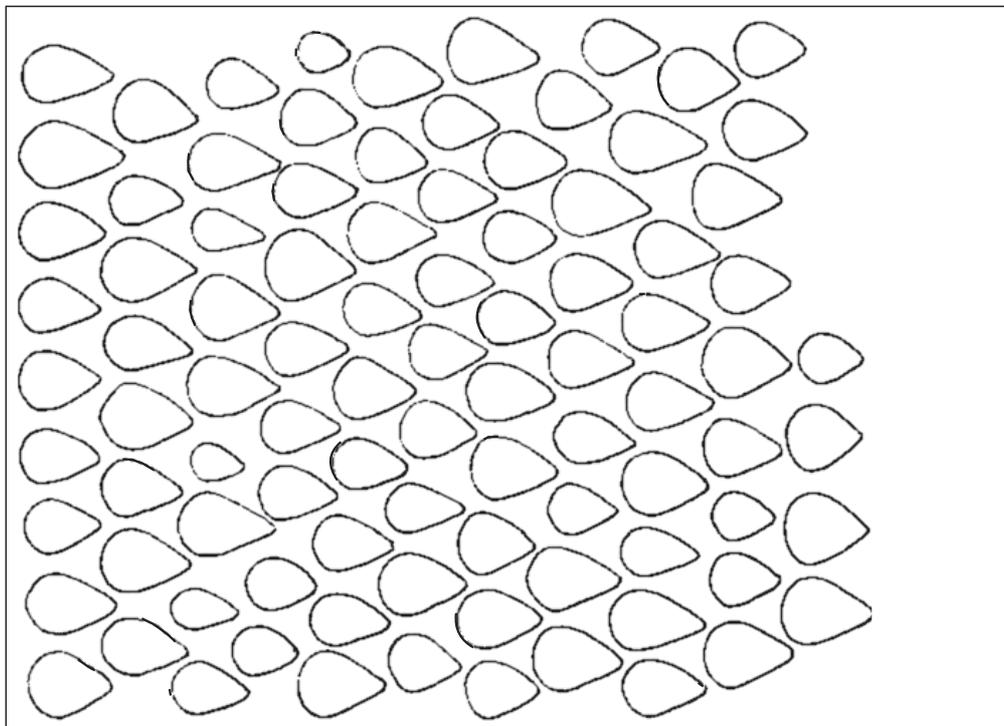
П. 84. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Зеленоборск (Ханты-Мансийский автономный округ).



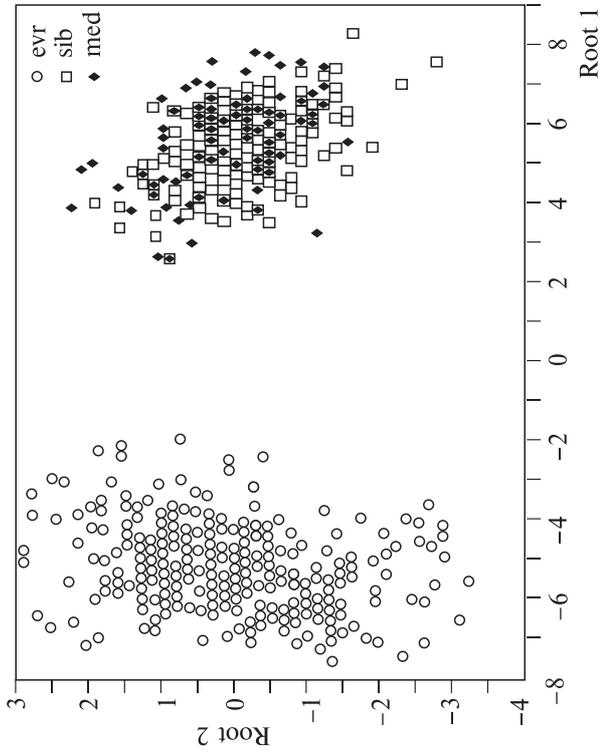
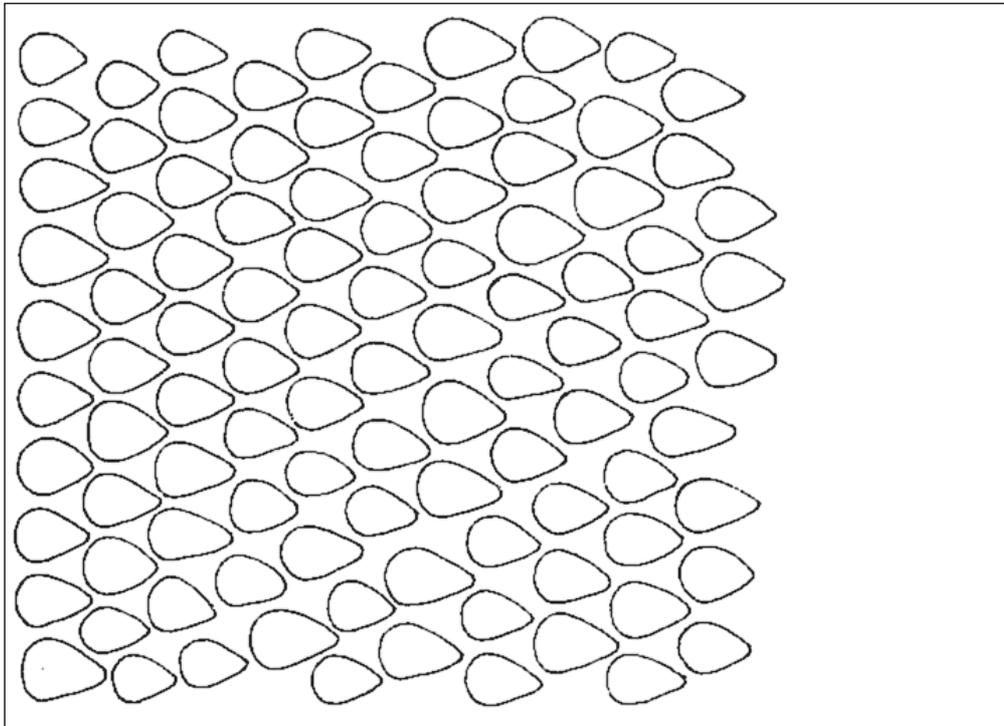
П. 87. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Уват (Тюменская область).



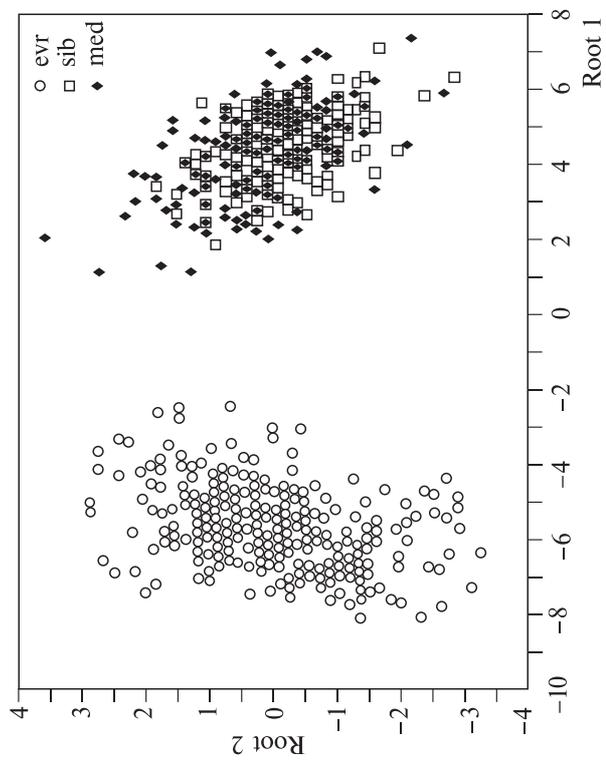
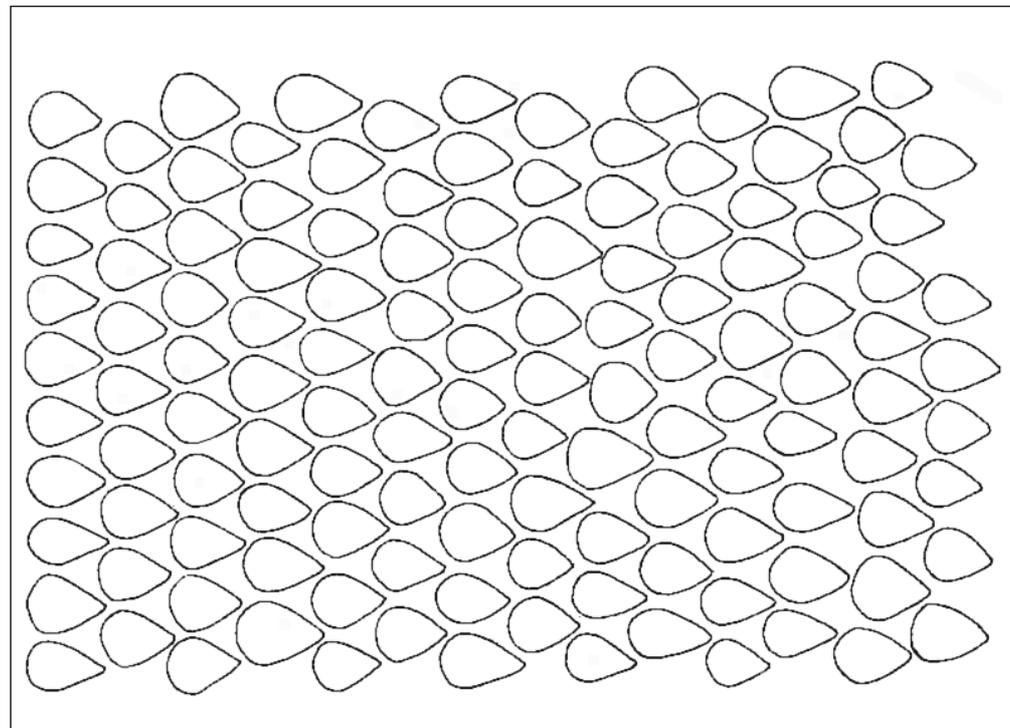
П. 88. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях д. Чембакчина (Ханты-Мансийский автономный округ).



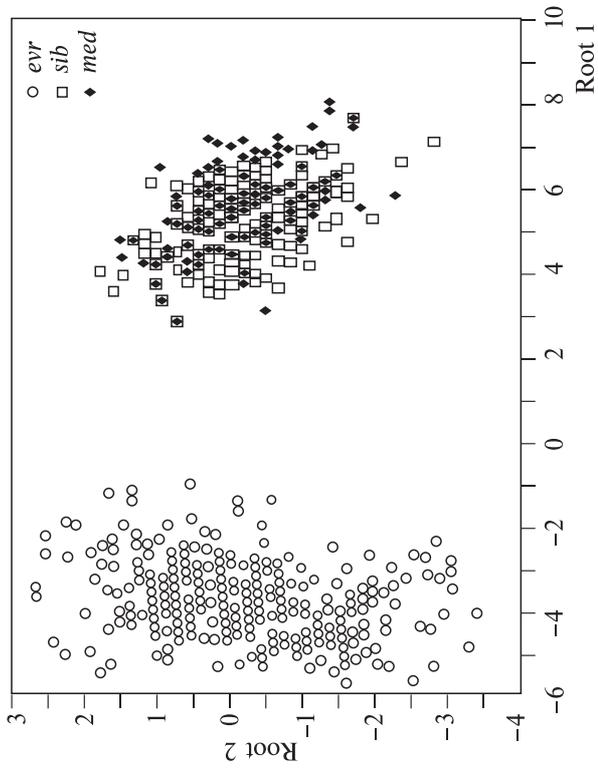
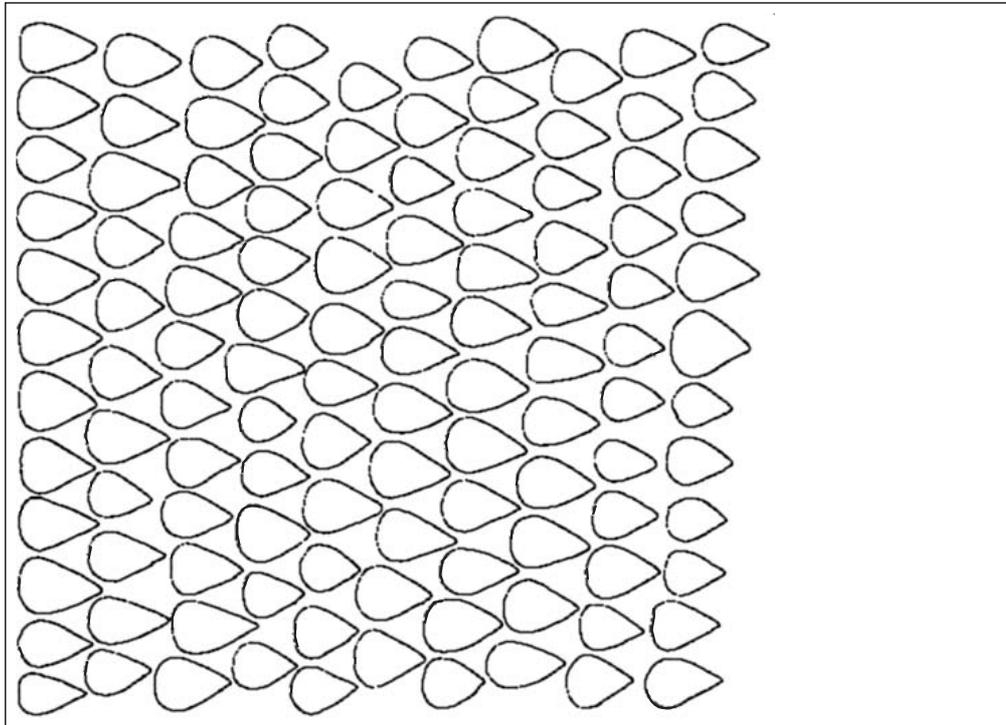
П. 89. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Салым (Ханты-Мансийский автономный округ).



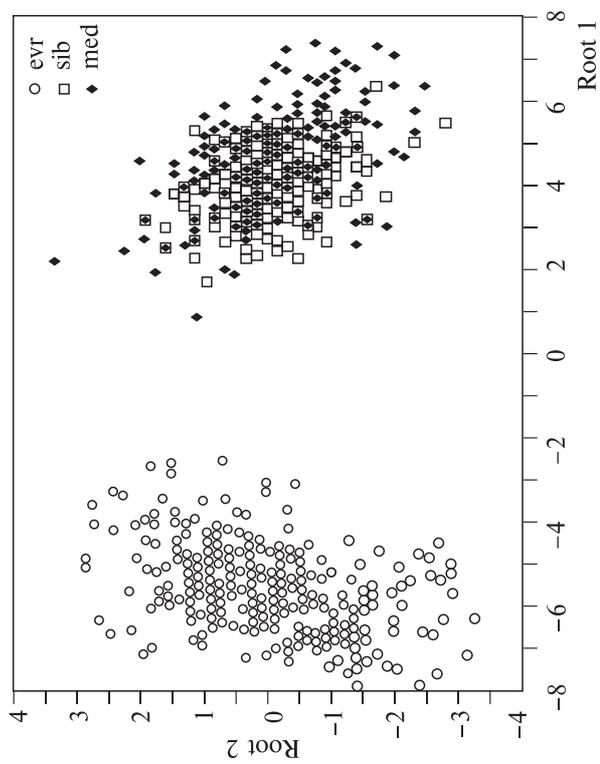
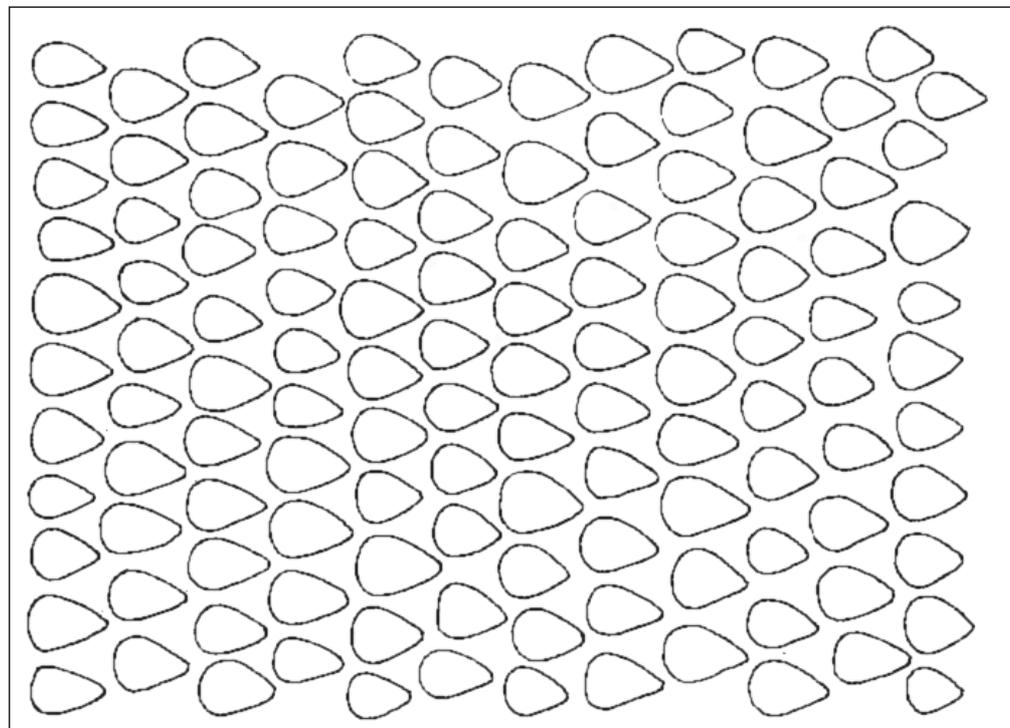
П. 96. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Полноват (Ханты-Мансийский автономный округ).



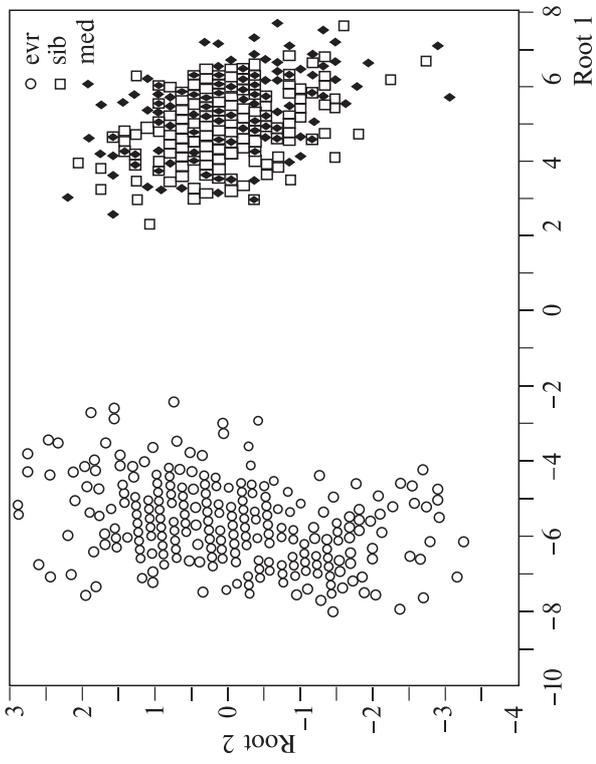
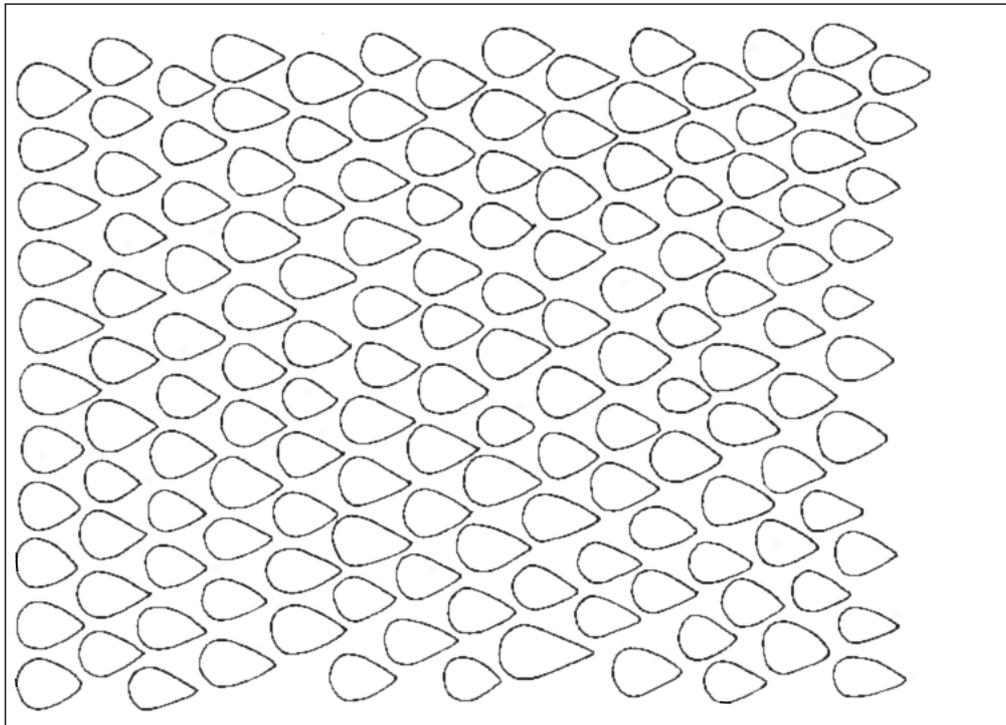
П. 98. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Нялинское (Ханты-Мансийский автономный округ).



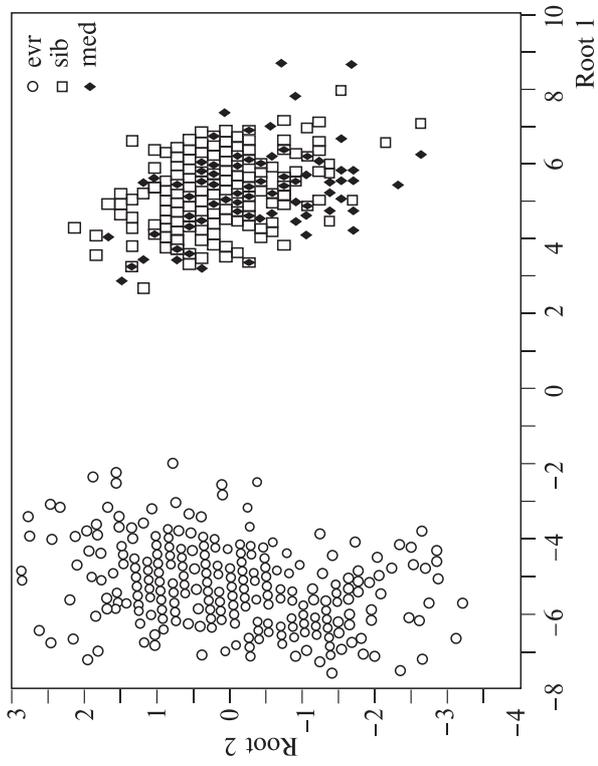
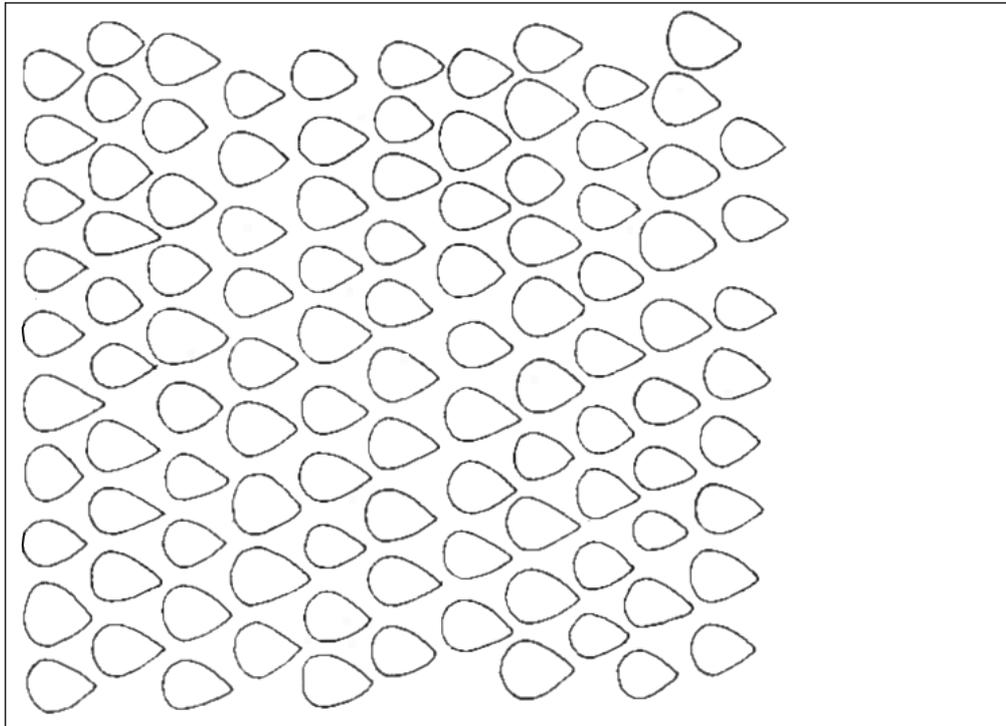
П. 102. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (*med*) в окрестностях г. Надым (Ямало-Ненецкий автономный округ).



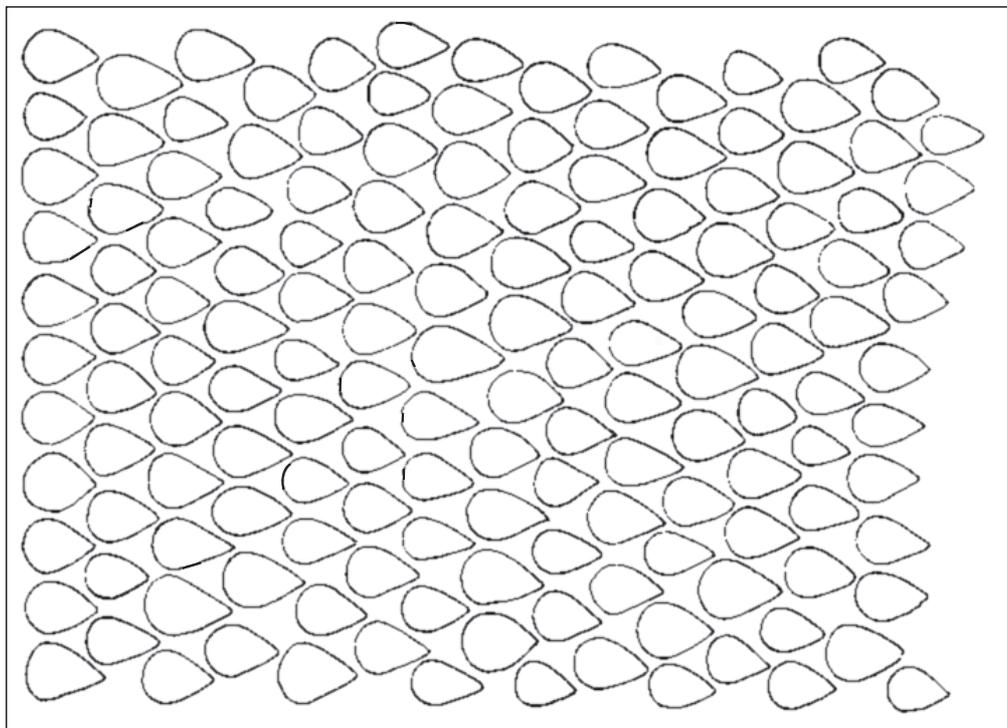
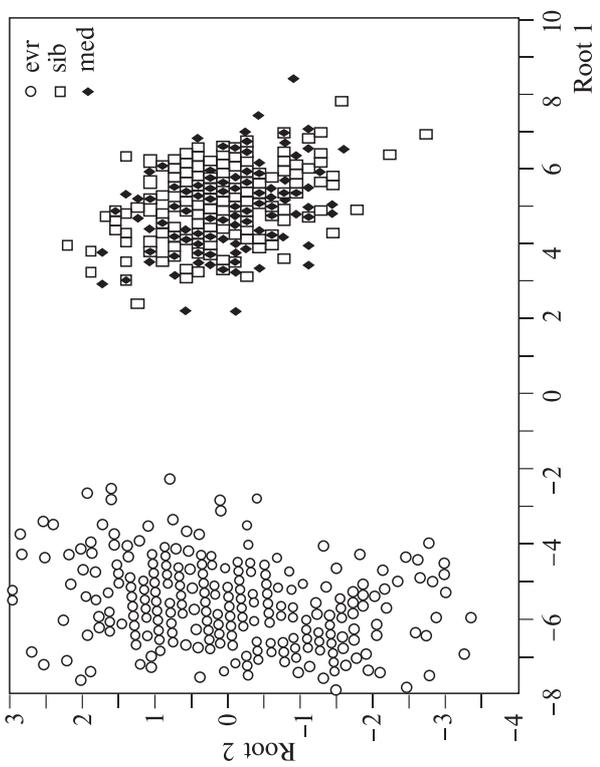
П. 102а. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в нижнем течении р. Полуи. Ямало-Ненецкий автономный округ.



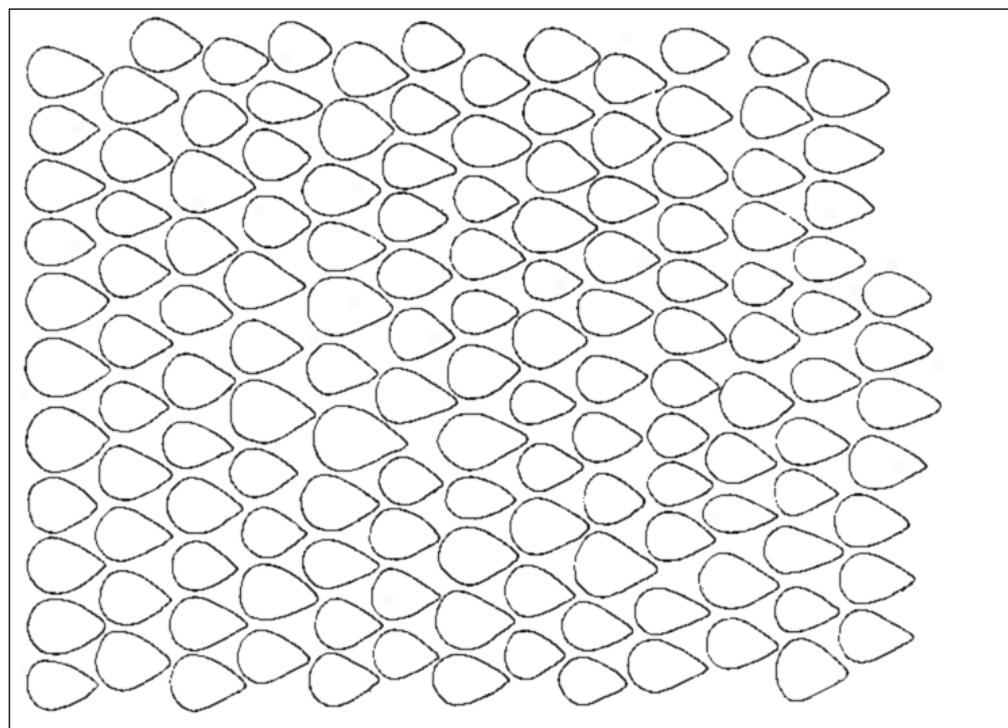
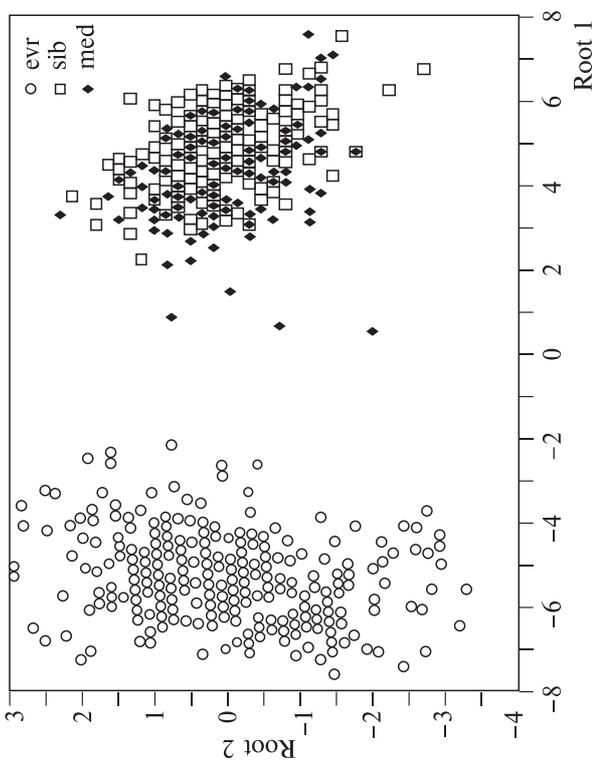
П. 106. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Рагга (Ямало-Ненецкий автономный округ).



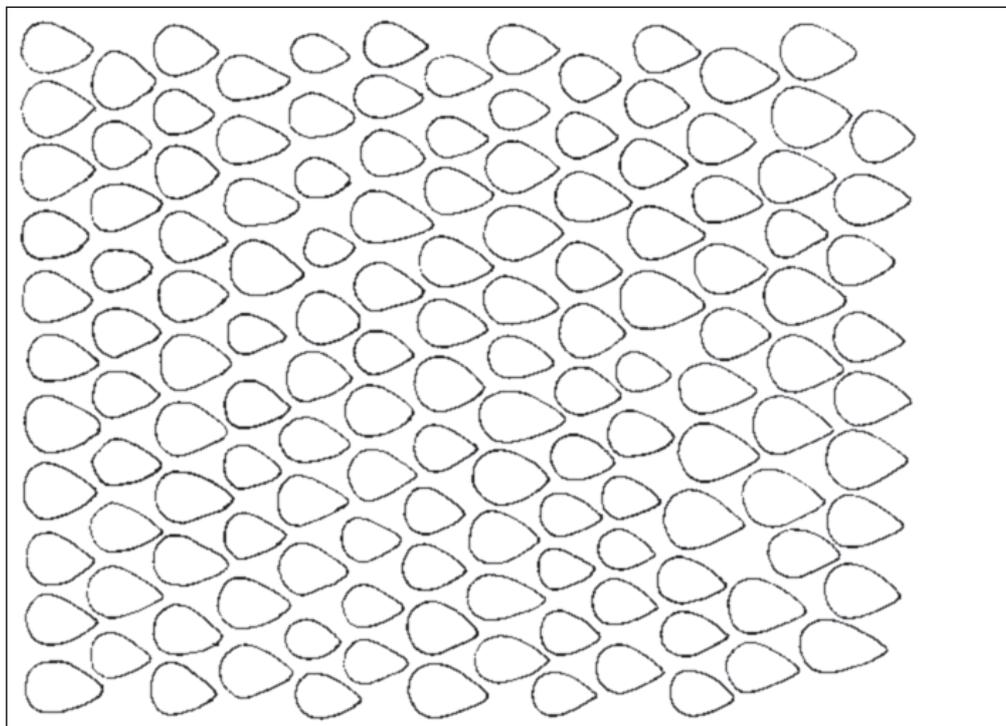
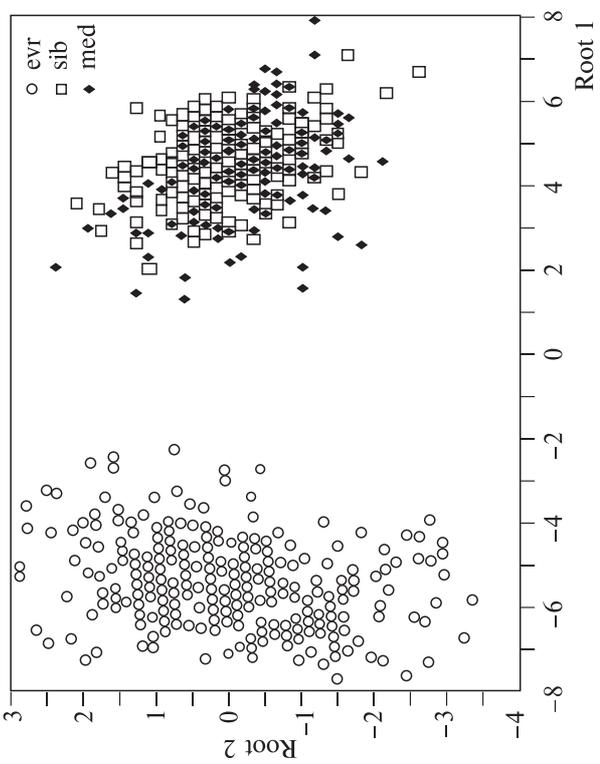
П. 107. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Красноселькуп (Ямало-Ненецкий автономный округ).



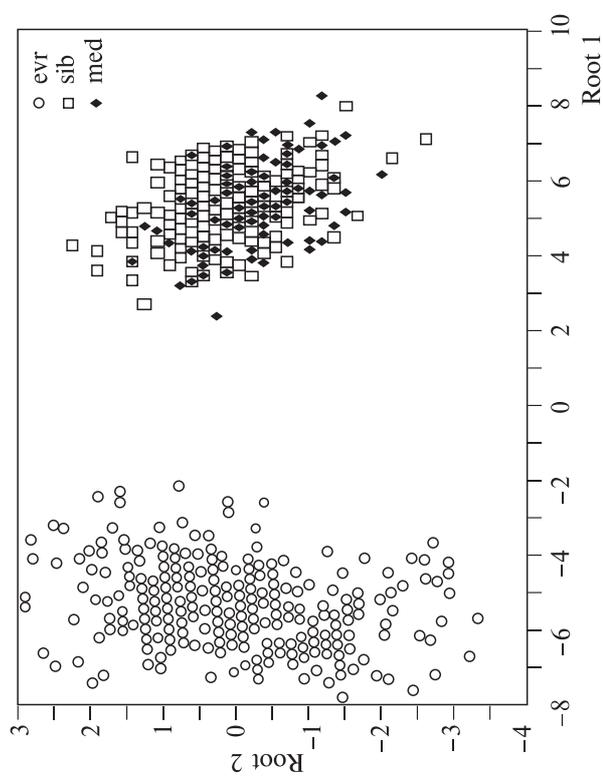
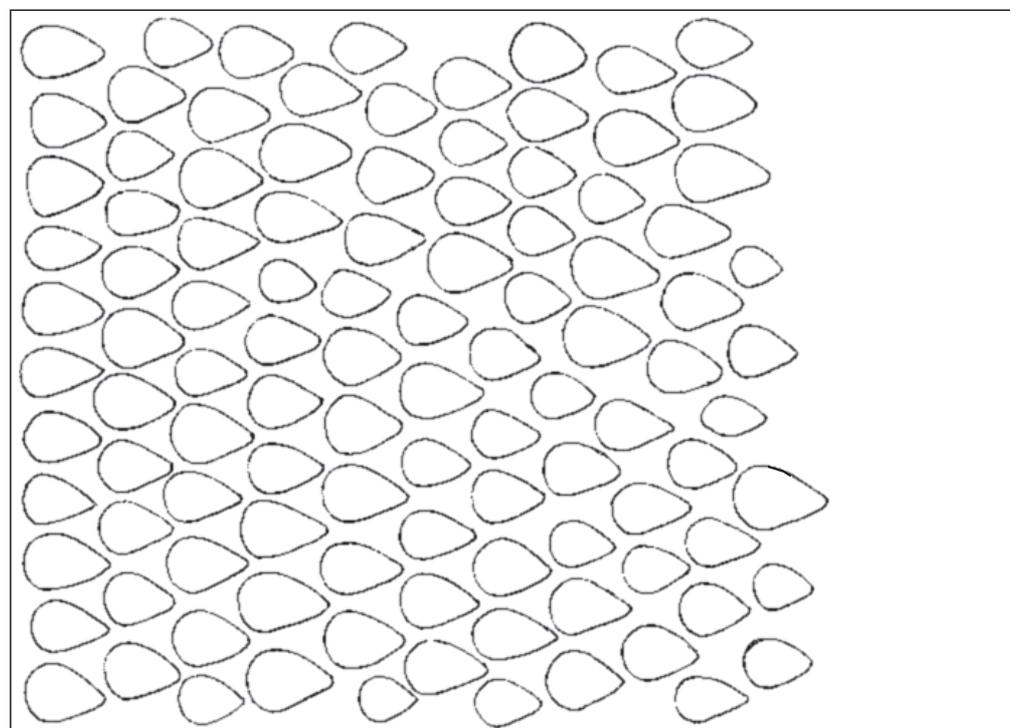
П. 111. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Гомска (Томская область).



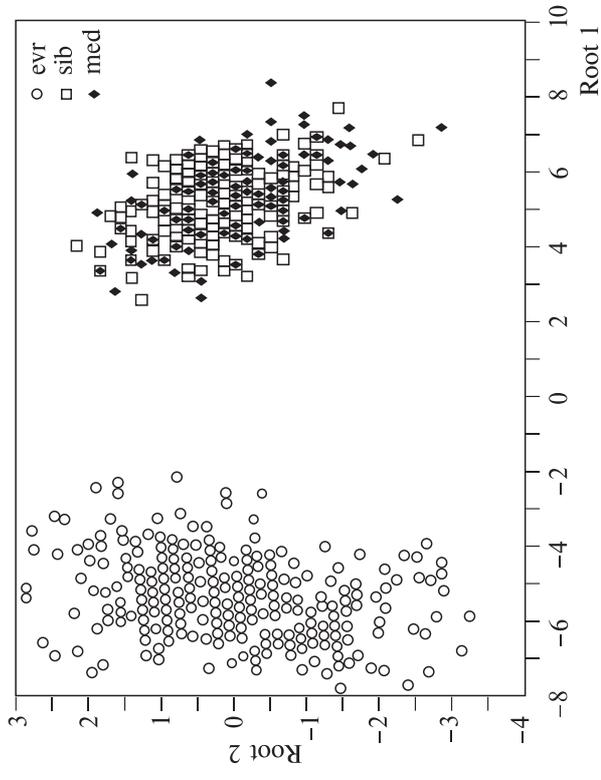
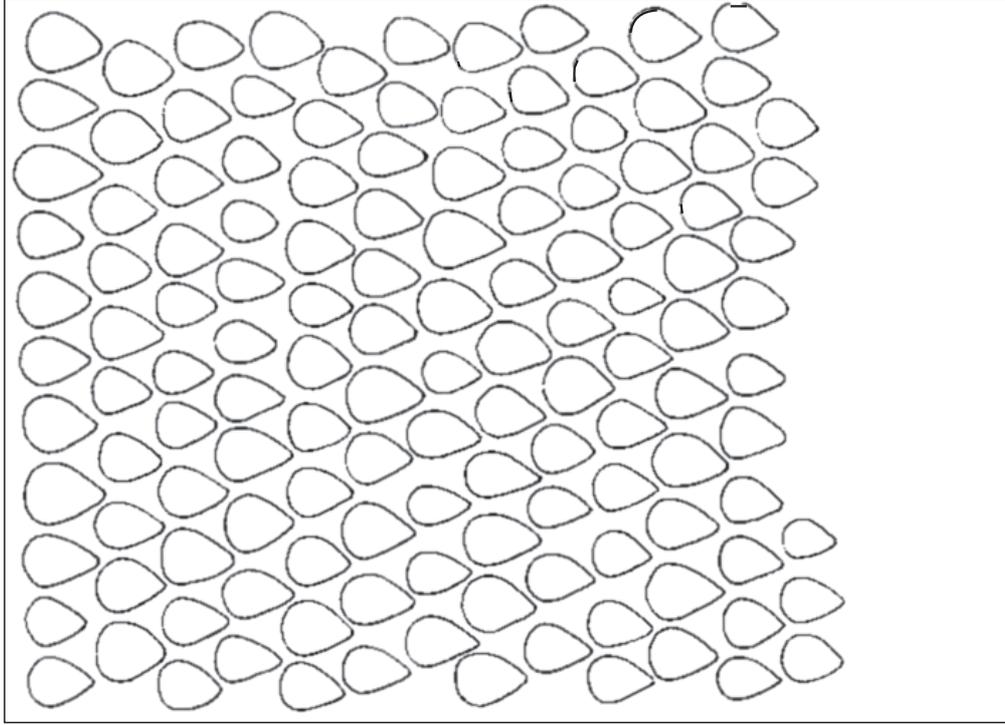
П. 113. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях г. Красноярска (Красноярский край).



П. 115. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Подкаменная Тунгуска (Красноярский край).



П. 117. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в окрестностях пос. Раздолинск (Бедоба) (Красноярский край).



П. 118. Форма семенных чешуй и относительное положение ели (med) в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край).

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> . . . . .	3
<b>ВВЕДЕНИЕ. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА — ЕЛЬ ЕВРОПЕЙСКАЯ, СИБИРСКАЯ, ФИНСКАЯ</b> . . . . .	4
<b>ГЛАВА I</b>	
<b>К МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО (ФОРМОВОГО) РАЗНООБРАЗИЯ ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ, СИБИРСКОЙ И ИХ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ ПОПУЛЯЦИИ</b> . . . . .	9
1.1. Территория исследования, форма семенных чешуй елей . . . . .	9
1.2. «Эталонные» популяции для дискриминантного анализа в сплошном ареале елей . . . . .	16
1.3. Классификация деревьев по форме семенных чешуй в промежуточных популяциях ели с помощью дискриминантного анализа . . . . .	20
1.4. Изменчивость фенотипов в промежуточных популяциях елей на востоке Европы . . . . .	24
1.5. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях елей . . . . .	28
1.6. Сходство в географической изменчивости формы семенных чешуй и генетических признаков в сплошном ареале елей . . . . .	31
<b>ГЛАВА II</b>	
<b>ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ В ЕВРОПЕЙСКО-СИБИРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА</b> . . . . .	34
2.1. Фенотипическая структура, географическая дифференциация и относительное положение популяций в сплошном ареале елей . . . . .	34
2.2. Кластерная дифференциация популяций в сплошном ареале елей . . . . .	44
<b>ГЛАВА III</b>	
<b>ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛЕЙ В РАЗНЫХ РЕГИОНАХ</b> . . . . .	47
3.1. Северо-Запад России . . . . .	47
3.2. Бассейн р. Северная Двина . . . . .	54
3.3. Республика Коми . . . . .	60
3.4. Прикамье . . . . .	66
3.5. Урал . . . . .	74
3.6. Западная Сибирь . . . . .	80
3.7. Северные районы ареала . . . . .	85
3.8. Южные районы ареала . . . . .	89

<b>ГЛАВА IV</b>	
<b>ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ГИБРИДНЫХ ФОРМ ЕЛИ НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЫ . . . . .</b>	<b>97</b>
4.1. Гибридная форма ели европейской . . . . .	98
4.2. Гибридная форма ели сибирской . . . . .	104
4.3. Промежуточные (гибридные) популяции елей европейской и сибирской	111
<b>ГЛАВА V</b>	
<b>ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ЛЕСОВОДСТВЕННО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СПЛОШНОМ АРЕАЛЕ ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ . . . . .</b>	<b>117</b>
5.1. Географическая изменчивость ели в семенном потомстве . . . . .	117
5.2. Влияние условий роста на морфогенез сеянцев елей различного географического происхождения . . . . .	120
5.3. Популяционно-географическая изменчивость числа семядолей в сплошном ареале елей европейской и сибирской . . . . .	123
5.4. Популяционно-географическая изменчивость длины шишек в сплошном ареале елей европейской и сибирской . . . . .	128
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .</b>	<b>135</b>
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК . . . . .</b>	<b>136</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ . . . . .</b>	<b>147</b>

Научное издание

**Попов** Петр Петрович

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РЕГИОНАЛЬНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
ЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ**

Редактор *Т.А. Никитина*

Художественный редактор *Л.В. Матвеева*

Художник *Н.А. Горбунова*

Технический редактор *Н.М. Остроумова*

Корректоры *И.Л. Мальшева, Л.А. Анкушева*

Оператор электронной верстки *Р.Г. Усова*

---

Сдано в набор 12.09.14. Подписано в печать 01.12.14. Бумага ВХИ. Формат 70×100 1/16. Офсетная печать.  
Гарнитура Times ET. Усл. печ. л. 17,4. Уч.-изд. л. 15,5. Тираж 300 экз. Заказ № 4.12/14-015.

---

Сибирская издательская фирма «Наука» РАН. 630007, Новосибирск, ул. Коммунистическая, 1.  
ООО «Печатный дом — Новосибирск». 630084, Новосибирск, ул. Лазарева, 33/1.

ISBN 978-5-02-019172-3

