

А.А.Муканова, П.П.Попов

## ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА ТЕРРИТОРИИ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

*В популяциях ели сибирской на территории Тюменской области имеется сравнительно (с елью европейской) невысокая изменчивость особей по форме семенных чешуй — признаку высокой генетической детерминации. Она обусловлена как влиянием генома ели европейской, так и различиями условий произрастания по географическим районам.*

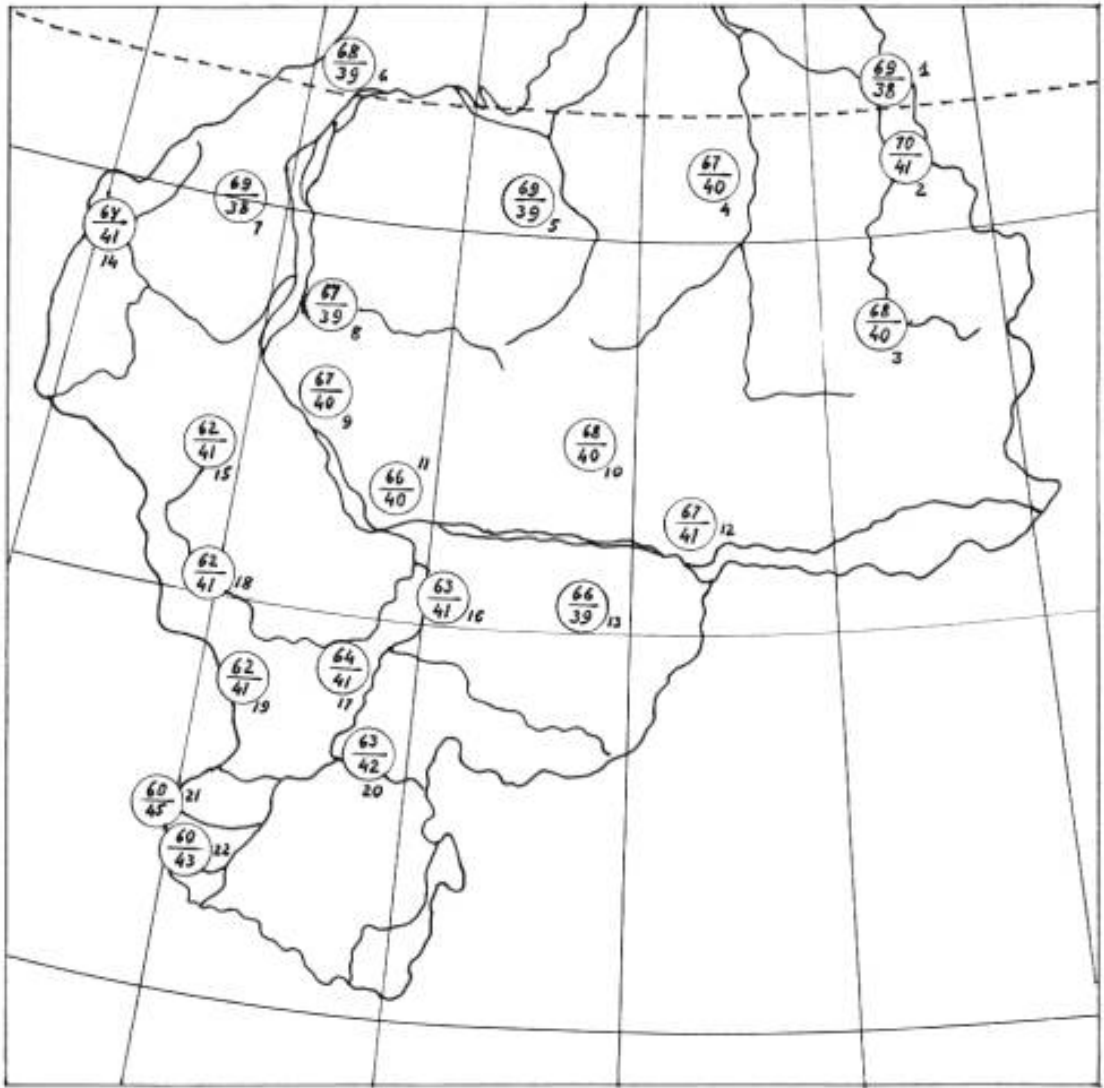
Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) на территории Тюменской области является одним из главных и наиболее ценных лесообразователей. Но многие вопросы ее биологии до сих пор практически не изучены. Лишь в последний период при общем исследовании ели на территории СССР и России были опубликованы некоторые сведения об изменчивости ели сибирской, в том числе и в Тюменской области [Правдин, 1975; Морозов, 1976]. При этом выявлена географическая неоднородность (изменчивость) ее популяций [Попов, 1987]. Анализ структуры популяций ели на территории Тюменской области и составляет основную цель работы.

Исходным материалом исследования являются 37 популяционных выборок еловых шишек (с 3760 деревьев), объединенных в 22 (выборки) по соответствующим ключевым пунктам, расположенным более или менее равномерно на всей территории области. Анализ структуры популяций производился по признаку высокой генетической детерминации (форме семенных чешуй), широко используемому в качестве систематического (признака) с 30–40-х годов XIX века до настоящего времени. Методика сбора материала, производства необходимых измерений и расчетов подробно описывалась [Попов, 1999]. При этом также определяли относительные показатели, характеризующие форму верхней (наружной) части семенных чешуй:  $C_n$  — коэффициент сужения (coefficient of narrowing),  $C_p$  — коэффициент вытянутости (coefficient of projection) и их разность ( $C_n - C_p$ ) в виде комплексного показателя признака. Математическую обработку материалов проводили принятыми в биологии методами [Зайцев, 1984]. Показатель трансгрессии рядов внутривнутрипопуляционного распределения  $C_n$  и  $C_p$  вычисляли по формуле, приведенной Г. Ф. Лакиным [1990]; индекс внутривнутрипопуляционной дивергенции ( $D_i$ ) этих же показателей определяли по формуле [Попов, 1996]:

$$D_i = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{3(\sigma_1 + \sigma_2)}$$

Средние показатели  $C_n$  и  $C_p$  по выборкам, учитывая большую протяженность ареала ели с севера на юг (рис. 1), варьируются сравнительно слабо, составляя от 60 до 70 и от 38 до 45 % соответственно (табл. 1). Показатель  $C_n - C_p$  изменяется больше, составляя от 15 до 31 %. Коэффициент географической вариации этих показателей также оказывается невысоким — 4,7; 3,9; 17,6 %, все они имеют тенденцию к изменению с севера на юг, особенно  $C_n - C_p$ . Уровень внутривнутрипопуляционной изменчивости примерно вдвое выше. Коэффициент вариации  $C_n$  находится в пределах 7–14,  $C_p$  — 10–13,  $C_n - C_p$  — 24–45 %. Вариация  $C_n$  заметно увеличивается от северных популяций к южным; по  $C_p$  и  $C_n - C_p$  такой закономерности не просматривается.

Корреляция между показателями  $C_n$  и  $C_p$  внутри популяций отрицательная, среднего уровня, коэффициент корреляции находится в пределах 0,27–0,69; в среднем по выборкам он равен 0,51. Среднее значение корреляционного отношения составило 0,55, а показатель криволинейности ( $n^2 - R^2$ ) — 0,04, т. е. меньше 0,1, что указывает на прямолинейный характер связи [Зайцев, 1984]. На межпопуляционном уровне (между выборками) корреляция в 1,5 раза выше:  $n = 0,872 \pm 0,1092$ ;  $R = -0,751 \pm 0,1475$  ( $R_{0,05} = 0,423$ ;  $R_{0,01} = 0,537$ ). Характер географической изменчивости анализируемых показателей имеет большое сходство.



**Рис. 1.** Средние показатели коэффициентов сужения (в кружке над чертой) и вытянутости (в кружке под чертой) семенных чешуй ели сибирской в Тюменской области.  
 Пункты: 1 — Сидоровск, 2 — Красноселькуп, 3 — Толька, 4 — Новый Уренгой, 5 — Надым, 6 — Салехард, 7 — Овгорт, 8 — Полноват, 9 — Октябрьский, 10 — Когалым, 11 — Ханты-Мансийск, 12 — Нижневартовск, 13 — Угут, 14 — Саранпауль, 15 — Зеленоборск, 16 — Чембакчина, 17 — Уват, 18 — Междуреченский, 19 — Куминский, 20 — Вагай, 21 — Успенка, 22 — Леваши

Полигоны распределения особей по  $S_n$  и  $S_p$  в популяциях имеют различную степень совмещения или перекрытия (рис. 2). Она может быть охарактеризована или показателем трансгрессии ( $T$ ), или индексом дивергенции ( $Di$ ). Показатель трансгрессии в выборках изменяется в широких пределах от 0 до 79 %. К северу от широтного отрезка Оби (Ханты-Мансийск — Нижневартовск) трансгрессия рядов практически отсутствует и определяется показателем от 2–1 % до 0. В популяциях, находящихся к западу от Оби — Иртыша, она составляет от 14 до 38 % и в среднем близка к 25 %. В двух выборках в районе Тюмени (пос. Успенка, Леваши) показатель трансгрессии равен 79 %. Аналогичным образом изменяется и дивергенция: в районах к востоку и к северу от Оби индекс  $Di$  изменяется от 0,860 до 1,237, т. е. расхождение рядов полное или очень близкое к нему. На территории от района Саранпауля — Березово до Куминского и Вагая — Дубровного  $Di$  составляет 0,58–0,71. В районе Тюмени величина индекса дивергенции  $S_n$  и  $S_p$  равна 0,352 (Успенка) и 0,422 (Леваши).

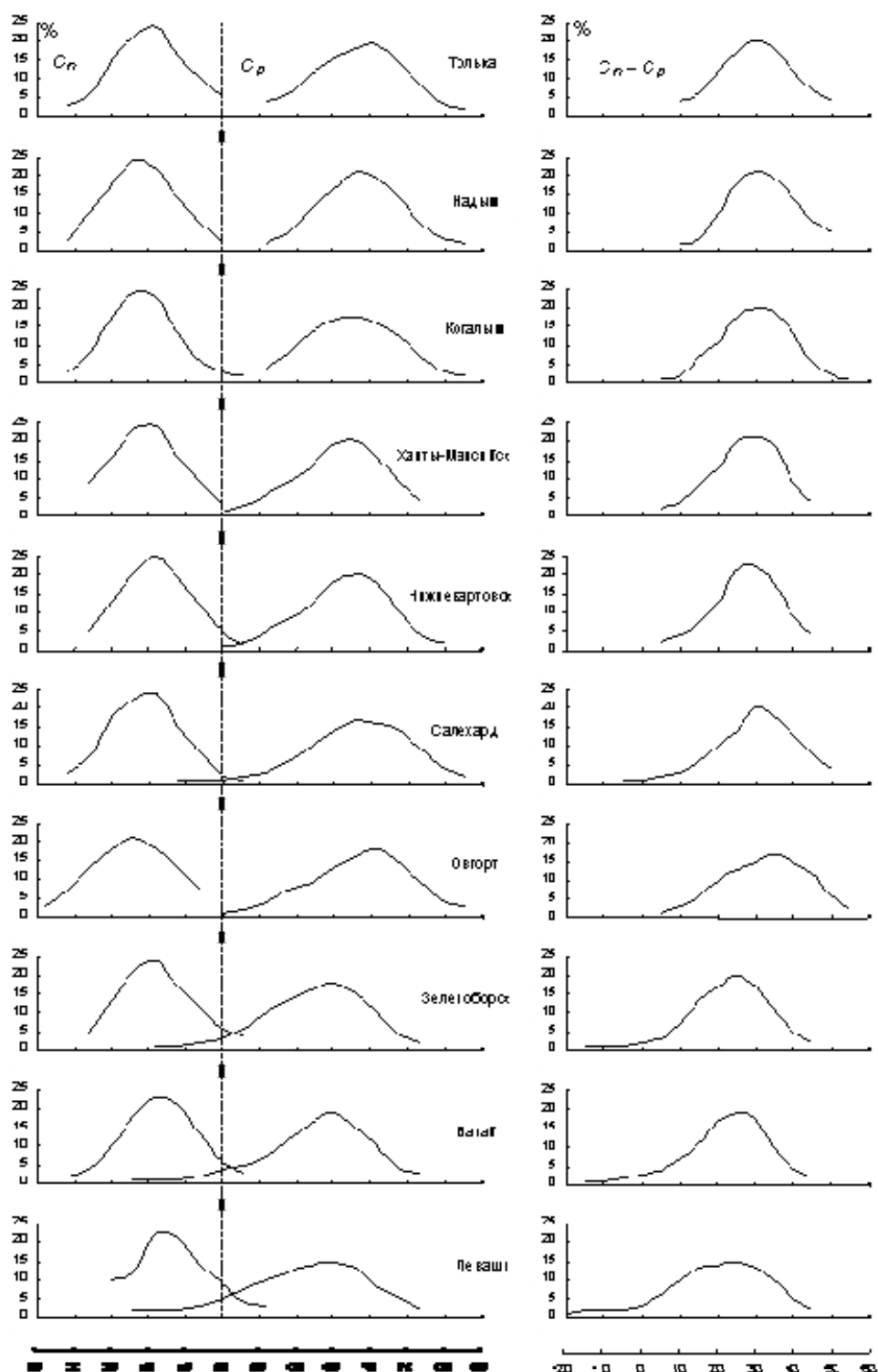
**Средние показатели, вариация и корреляция параметров формы семенных чешуй ели в разных районах Тюменской области**

№ пункта	n	Коэффициент сужения $C_n$		Коэффициент вытянутости $C_p$		$C_n - C_p$		$C_n$ и $C_p$		
		$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$	$X \pm S_x$	$C_v$	$R \pm S_r$	$Di$	$T$
1	40	69±0,7	7	38±0,6	10	31±1,2	24	-0,52±0,139	1,24	0,00
2	165	70±0,4	8	41±0,4	12	29±0,7	30	-0,29±0,097	0,93	0,48
3	220	68±0,4	9	40±0,3	11	28±0,6	32	-0,46±0,089	0,91	0,73
4	100	67±0,5	7	40±0,3	8	27±0,7	30	-0,54±0,085	0,99	0,16
5	117	69±0,5	8	39±0,4	11	30±0,8	31	-0,50±0,081	1,05	0,05
6	195	68±0,5	10	39±0,3	11	29±0,7	30	-0,55±0,060	0,84	2,76
7	285	69±0,4	10	38±0,3	13	31±0,6	34	-0,68±0,074	0,87	1,93
8	100	67±0,5	8	39±0,4	11	28±0,8	30	-0,52±0,086	0,97	0,22
9	100	67±0,5	8	40±0,4	10	27±0,8	29	-0,46±0,089	0,97	0,22
10	110	68±0,5	8	40±0,4	12	28±0,8	31	-0,45±0,086	0,89	1,01
11	200	66±0,4	9	40±0,3	10	26±0,6	32	-0,42±0,091	0,88	1,34
12	200	67±0,4	8	41±0,3	10	26±0,6	31	-0,27±0,097	0,85	1,85
13	110	66±0,6	9	39±0,4	11	27±0,9	35	-0,60±0,077	0,86	1,77
14	178	64±0,5	10	41±0,3	11	23±0,7	36	-0,54±0,090	0,68	17,41
15	212	62±0,5	11	41±0,3	11	21±0,7	27	-0,45±0,092	0,67	30,27
16	150	63±0,6	11	41±0,3	10	22±0,8	45	-0,55±0,069	0,66	24,52
17	100	64±0,7	10	41±0,5	12	23±1,0	31	-0,48±0,089	0,64	21,23
18	250	62±0,4	11	41±0,3	10	21±0,6	34	-0,58±0,072	0,65	24,13
19	130	62±0,4	11	40±0,2	10	22±0,5	41	-0,45±0,079	0,71	14,22
20	400	63±0,4	12	42±0,2	11	21±0,5	29	-0,51±0,087	0,58	38,10
21	165	60±0,6	13	45±0,4	13	15±1,0	34	-0,64±0,060	0,35	79,23
22	235	60±0,6	14	43±0,3	11	17±0,8	34	-0,69±0,047	0,42	78,67

**Примечание.** Пункты: 1 — Сидоровск, 2 — Красноселькуп, 3 — Толька, 4 — Новый Уренгой, 5 — Надым, 6 — Салехард, 7 — Овгорт, 8 — Полноват, 9 — Октябрьский, 10 — Когалым, 11 — Ханты-Мансийск, 12 — Нижневартовск, 13 — Угут, 14 — Саранпауль, 15 — Зеленоборск, 16 — Чембакчина, 17 — Уват, 18 — Междуреченский, 19 — Куминский, 20 — Вагай, 21 — Успенка (Тюмень), 22 — Леваши (Тюмень); n — число особей в выборке,  $C_n$ ,  $C_p$  — показатели формы семенных чешуй,  $X \pm S_x$  — среднее значение и его ошибка,  $C_v$  — коэффициент вариации,  $R \pm S_r$  — коэффициент корреляции и его ошибка,  $Di$  — индекс дивергенции,  $T$  — показатель трансгрессии.

Показатели трансгрессии и дивергенции почти одинаково отражают внутривидовое соотношение показателей формы семенных чешуй, хотя и характеризуют разные параметры: первый — степень перекрытия рядов, второй — различие средних с учетом внутривидовой вариации. Корреляционное отношение между ними в данной совокупности выборок равно  $0,993 \pm 0,0267$ , коэффициент корреляции —  $-0,879 \pm 0,1066$ ,  $\eta^2 - R^2$  —  $0,213$ . Связь отличается от прямолинейной. Оба показателя в данном случае указывают на уровень или степень влияния генома ели, произрастающей в районах, расположенных к западу от Тюменской области [Попов, 2000]. Влияние это выражается в том, что в популяциях имеется некоторое количество особей с большей заостренностью или суженностью чешуй. Это обуславливает отрицательную асимметрию рядов распределения особей по  $C_n$  и, естественно, по  $C_n - C_p$ .

Наиболее информативным из двух показателей формы семенных чешуй —  $C_n$  и  $C_p$  является первый. Параметры структуры некоторых популяций ели в разных районах области по  $C_n$  приведены в табл. 2. Здесь на основе статистических показателей ( $X$  и  $\sigma$ ) рассчитана норма признака [Зайцев, 1984], определены эмпирические и теоретические пределы лимитов (крайние варианты особей) и показатели асимметрии рядов распределения. Пределы нормы признака ( $C_n$ ) и лимитов связаны с величиной его среднего значения и внутривидовой вариации. В северных районах норма находится в пределах от 60–64 до 72–75 %, в западных и южных — от 52–55 до 69–70 %, соответственно, лимиты: эмпирические от 47–57 до 80–87 и от 27–44 до 75–80 %; теоретические — от 45–51 до 86–92 и от 30–38 до 86–91 %.



**Рис. 2.** Распределение особей по показателям формы семенных чешуй ( $C_n$ ,  $C_p$ ,  $C_n - C_p$ ) в различных популяциях ели сибирской в Тюменской области

Показатель асимметрии изменяется от 0 до 0,78. В целом асимметрия рядов распределения особей по  $C_n$  сильнее выражена в популяциях южных районов области. Имеются здесь и весьма неожиданные отклонения от этой закономерности. Например, вполне достоверной и достаточно высокой оказалась асимметрия в выборках из районов Салехарда, Нижневартовска, Ханты-Мансийска. В Нижневартовском районе показатели асимметрии были рассчитаны для двух участков и оказались близки друг другу. В Ханты-Мансийском районе показатель асимметрии (-0,326) не достигает достоверной величины (0,335), хотя число наблюдений довольно велико ( $n = 200$ ). Почти такое же значение показателя асимметрии (-0,316) было в выборке из популяции в

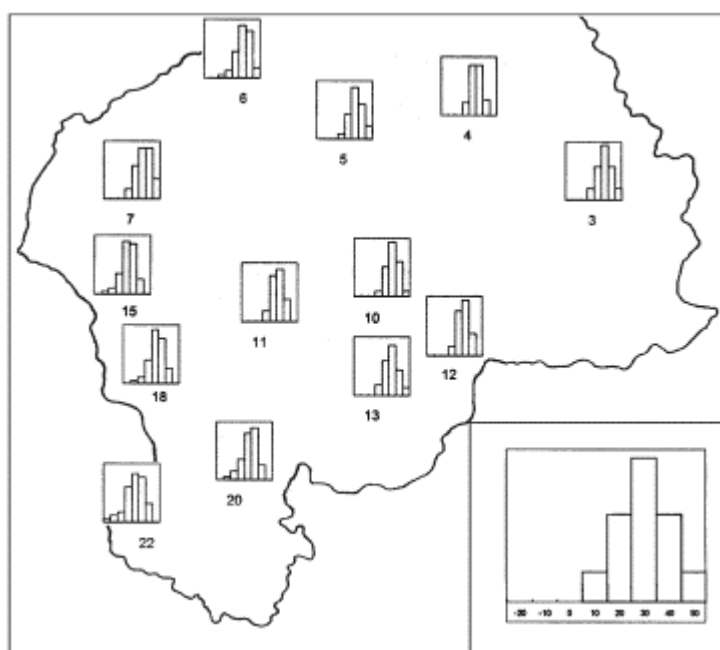
районе Овгорта — Ямгорта (по р. Сыня), но оно получилось достоверным, потому что число наблюдений (особей) здесь больше.

Таблица 2

**Амплитуда внутривидового варьирования коэффициента сужения семенных чешуй ели в разных районах Тюменской области**

№ пункта	$X \pm \sigma_x$	Норма: от $X - \sigma$ до $X + \sigma$	Лимиты		Асимметрия	
			Эмпирические	теоретические $x - 3,5\sigma$ — $x + 3,5\sigma$	$X_{as} \pm S_{as}$	$t_{as}$
2	69,8±5,59	64–75	54–86	50–89	0,03±0,188	0,16
3	68,6±5,95	63–75	54–87	51–86	0,21±0,163	1,31
5	69,0±5,22	64–74	57–82	51–87	0,12±0,222	0,53
6	68,2±6,91	61–75	43–83	44–92	-0,72±0,173	-4,17
7	68,6±6,74	62–75	51–85	45–92	-0,32±0,144	-2,20
10	67,7±5,81	62–73	55–84	47–88	0,12±0,222	0,54
11	65,8±5,84	60–72	47–83	45–86	-0,33±0,171	-1,90
12	66,7±5,66	61–72	51–80	47–86	-0,51±0,171	-3,00
15	62,4±6,92	55–69	39–80	38–87	-0,61±0,166	-3,68
18	62,0±6,73	55–69	44–78	38–86	-0,28±0,153	-0,80
20	62,6±7,33	55–70	37–81	37–88	-0,78±0,122	-6,41
22	60,4±8,74	52–69	27–75	30–91	-0,76±0,158	-4,80

**Примечание.** Нумерация пунктов приведена в примечании к табл. 1.  $X_{as,0,05}$  при:  $n = 100$  — 0,47;  $n = 200$  — 0,335;  $n = 250$  — 0,30;  $n = 400$  — 0,24.  $t_{0,05} = 1,96$ ;  $t_{0,01} = 2,58$ .



**Рис. 3.** Структура популяций ели сибирской в Тюменской области по классам показателя разности коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй ( $C_n - C_p$ ).

Пункты: 3 — Толька, 4 — Новый Уренгой, 5 — Надым, 6 — Салехард, 7 — Овгорт, 10 — Когалым, 11 — Ханты-Мансийск, 12 — Нижневартовск, 13 — Угут, 15 — Зеленоборск, 18 — Междуреченский, 20 — Вагай, 22 — Леваши

Наличие достоверной, хотя и сравнительно слабой асимметрии рядов распределения особей по степени суженности верхней части семенных чешуй, свидетельствует о повышенном влиянии определенного фактора в процессе формирования популяций. Таким фактором является интрогрессивная гибридизация елей европейской и сибирской на северо-востоке Европы [Правдин, 1972; Бобров, 1974]. На территории Тюменской области «наблюдается» ее затухание или прекращение [Морозов, 1976; Попов, 1996]. Последнее, вероятно, ограничивает количество переносимой пыльцы ели из восточно-европейских и уральских популяций за Урал, т. е. на территорию Тюменской области. Другим ограничивающим фактором распространения особей с

большей заостренностью семенных чешуй может быть их повышенная летальность на ювенильном возрастном этапе. Но это теоретическое предположение, поскольку сформировавшиеся деревья с большей заостренностью семенных чешуй по внешнему виду не имеют отклонений, влияющих на их жизнеспособность.

Полигоны распределения особей по  $C_n - C_p$  (рис. 3) показывают два ясно выраженных типа популяций по их внутренней структуре. В северных районах области структура популяций характеризуется показателями, близкими к нормальному распределению, т. е. асимметрия и эксцесс, как правило, не имеют достоверных отклонений. В западных и южных районах в большинстве случаев имеется статистически достоверная асимметрия (как и по  $C_n$ ), хорошо заметная и на единой шкале изменчивости признака. Общий размах изменчивости показателя  $C_n - C_p$  находится в классах от -20 до +55 %. В популяциях из северных районов эти пределы составляют от +5...+10 до +45...+55 %, из южных и западных — от -20...0 до +45...+50 %. При укрупненных классах, например через 10 %, начиная от 0, все выборки входят в 8 классов: -20, -10, 0, +10, +20, +30, +40, +50. По ним отчетливо видны различия в структуре популяций в разных районах области. Естественный отбор формирует популяционную структуру вида (*Picea obovata* Ledeb.) в соответствии с экологическими условиями его существования.

Семенные чешуи ели европейской характеризуются величиной  $C_n$  меньшей, чем  $C_p$  [Попов, 1999], а у ели сибирской, как видно,  $C_n$  значительно больше, чем  $C_p$ . Разность  $C_n - C_p$  оказывается с отрицательным знаком у первой и с положительным у второй. Промежуточное положение, когда  $C_n$  и  $C_p$  равны (по 50 %), а разность их близка к 0, занимают популяции, находящиеся в узкой полосе от северной части Карелии, вдоль Северной Двины к верхнему течению Вятки и Камы [Попов, 1999]. К западу от этой условной линии распространены популяции ели европейской, к востоку — ели сибирской. На территории Тюменской области только в некоторых районах небольшая часть особей по морфотипу может быть отнесена к ели европейской. В районе Тюмени их 11–15 %, в районах Вагая, Куминского, Междуреченского 4–5 %, в районах Салехарда, Саранпауля, Зеленоборска, Нижнего Прииртышья (Уват — Ханты-Мансийск) — 1–3 %. В остальных районах их практически нет. Во всех популяциях имеется абсолютное (или полное) преобладание особей, морфотипа сибирской ели. Однако эта однородность, издавна отмечаемая исследователями, относительна. Коэффициент внутривидовой вариации [Мамаев, 1972]  $C_n$  и  $C_p$  в среднем составляет 10 %; он вдвое ниже, чем в популяциях ели на Восточно-Европейской равнине [Попов, 1999]. Пониженную внутривидовую изменчивость ели на территории области по изучаемому признаку (форме семенных чешуй) можно объяснить довольно жесткими условиями произрастания. Естественный отбор существенно сузил амплитуду фенотипического разнообразия особей, составляющих популяции. Еще ниже здесь степень географического разнообразия популяций и это несмотря на 1400-километровую протяженность ареала с юго-запада на северо-восток области (Тюмень — Сидоровск).

По особенностям структуры популяций ели в области могут быть выделены различные группы: с наибольшим влиянием генома ели европейской (южная окраина ареала); меньшим влиянием и отсутствием такового. Популяции последнего типа располагаются в основном севернее Сибирских Увалов. К ним же относятся и популяции, расположенные южнее, до 60-й параллели к востоку от Иртыша, в них, вероятно, имеется лишь очень слабое влияние интрогрессии. С несколько большим влиянием генов уральской ели оказываются популяции, располагающиеся к западу от Оби — Иртыша. Приведенные материалы могут быть полезны в решении вопросов внутривидовой структуры, систематики, разнообразия ели сибирской, выделения и сохранения генофонда.

## Литература

- Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та ЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. Вып. 90. С. 60–66.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 289 с.
- Морозов Г. П. Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. 1976. № 5. С. 22–29.
- Попов П. П. Изменчивость генеративных органов ели сибирской в Тюменской области // Лесоведение. 1987. № 3. С. 27–32.
- Попов П. П. Интерградация популяционных систем ели сибирской в западной части ареала // Биоразнообразие Западной Сибири — результаты исследований. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1996. С. 51–64.
- Попов П. П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
- Попов П. П. Оценка влияния интрогрессивной гибридизации елей европейской и сибирской на структуру популяций // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. Вып. 1. С. 102–105.

Правдин Л. Ф. Интрогрессивная гибридизация ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) 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.

ИПОС СО РАН,  
г. Тюмень

A. A. Mukanova, P. P. Popov

PHENOTYPIC STRUCTURE OF SIBERIAN SPRUCE POPULATIONS  
ON THE TERRITORY OF TYUMEN OBLAST

In comparison with common spruce, Siberian spruce populations on the territory of Tyumen Oblast are distinguished by a comparatively low mutability of individuals with respect to shape of seed scales — a feature of high genetic determination. It is caused both by influence of common spruce genome as well as by different growing conditions across geographical regions.