

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ НЕКОТОРЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЫ И В СИБИРИ

П. П. Попов^{1,*}, С. П. Арефьев^{1,2,**}, М. Н. Казанцева^{1,2}

¹Институт проблем освоения Севера Тюменского НЦ СО РАН, Россия

*e-mail: iposporov@mail.ru

²Тюменский государственный университет, Россия

**e-mail: sp_arefyev@mail.ru

Поступила: 04.06.2019. Исправлена: 12.08.2019. Принята к опубликованию: 13.08.2019.

Во многих лесных заповедниках и других особо охраняемых природных территориях (ООПТ), располагающихся на востоке Европы и в Сибири, значительное участие в составе фитоценозов принимает ель европейская (*Picea abies*) или ель сибирская (*Picea obovata*). Трудности с определением вида и внутривидового разнообразия елей возникают на ООПТ, находящихся в зоне их естественной (интрогрессивной) гибридизации. Основным диагностическим признаком этих видов елей со времен Ледебура (Ledebour) является форма верхней части семенных (шишечных) чешуй. У ели европейской она угловато-заостренная и заметно вытянутая, у ели сибирской близка к округлой и менее вытянутая. В популяциях ели на востоке Европы, сформировавшихся под влиянием интрогрессии, этот признак имеет промежуточный характер. Форма верхней части семенных чешуй ели, оставаясь постоянной в течение жизни дерева, обладает большой изменчивостью в пределах популяций и между популяциями. Изучение фенотипической структуры популяций елей выполняется до сих пор путем визуально-описательной оценки, то есть субъективно. В результате нередко получаются несопоставимые результаты даже для одних и тех же районов. Использование метрической оценки признака и выделение на этой основе фенотипов особей позволяет проводить математическую обработку результатов и получать объективные данные по структуре популяций. Целью работы является изучение фенотипического разнообразия популяций ели ООПТ на востоке Европы и в Сибири на основе метрической оценки, прежде всего формы семенных чешуй. Наиболее объективным приемом изучения этого диагностического признака можно считать определение коэффициентов сужения (coefficient of narrowing – C_n) и вытянутости (coefficient of projection – C_p) верхней части чешуи. Разность этих коэффициентов ($C_n - C_p$) более информативный показатель особенностей особей, популяций и их групп. На востоке Европы и в Сибири было выделено 9 районов распространения популяций разных групп или фенотипов: P.e., P.eem., P.em., P.emm., P.m., P.mms., P.ms., P.mss., P.s. Они характеризуются средней величиной показателя $C_n - C_p$: -50%, -40%, -30%, -20%, -10%, 0%, 10%, 20%, 30% соответственно. На основе этой градации популяций принята аналогичная градация фенотипов особей: e, eem, em, emm, m, mms, ms, mss, s. В результате изучения разнообразия популяций ели ООПТ на востоке Европы и в Сибири на основе фенотипов, выделяемых по метрическим параметрам семенных чешуй, оказалось, что все они существенно различаются по всем анализируемым признакам. В национальном парке «Беловежская пуща» и Карпатском, Центральном-Лесном, Окском заповедниках, располагающихся в пределах ареала ели европейской, наблюдается наибольшая длина шишек, наибольшая частота особей фенотипов ели европейской (60–100%), отсутствуют или очень мало промежуточных фенотипов, отсутствуют фенотипы ели сибирской. Противоположную группу по всем показателям составляют Лапландский, Висимский, Юганский, Сохондинский, Витимский заповедники, располагающиеся в пределах ареала ели сибирской. В них наблюдается преобладание (63–100%) особей фенотипов ели сибирской, отсутствуют фенотипы ели европейской. Преобладание промежуточных фенотипов ели установлено в национальном парке «Чаваш Вармане», в заповедниках «Кологривский лес», Волжско-Камском, Пинежском. Первые две ООПТ несколько ближе к ели европейской, вторые – к ели сибирской. Объективный, достаточно апробированный прием изучения фенотипического разнообразия популяций ели может быть использован и на других ООПТ.

Ключевые слова: *Picea abies*, *Picea obovata*, внутривидовое разнообразие, заповедник, национальный парк

Введение

Во многих заповедниках, национальных парках и на других особо охраняемых природных территориях (ООПТ) на востоке Европы и в Сибири одним из ведущих лесообразователей является ель. Сохранение видового и внутривидового разнообразия ели, обеспечивающего устойчивое осуществление ею функции эдификатора лесных экосистем в различных географических услови-

ях, является важной задачей работы ООПТ. На данной территории традиционно выделяется два вида ели – европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Вопрос их видовой дифференциации усложняется в районах широкого распространения гибридных форм. Например, в Лесной энциклопедии (1985) указано, что в Лапландском заповеднике «равнинные леса образованы в основном елью обыкновенной», или

елью европейской. Но большая часть литературы, начиная с 1930–1940-х гг., указывает, что на Кольском полуострове (в том числе и в Лапландском заповеднике) распространена ель сибирская, или «с примесью» ели обыкновенной (Бобров, 1971, 1978; Щербакова, 1973; Правдин, 1975; Соколов и др., 1977). По сложившимся представлениям, ель в Лапландском заповеднике далека от обыкновенной (европейской) ели. Имеются сомнения в видовом определении ели, например, в заповеднике «Кологривский лес». Помимо видовой принадлежности, фенотипическая структура популяций ели на большинстве ООПТ по основному диагностическому признаку елей европейской и сибирской (форме верхней части семенных чешуй) практически не изучена. Имеющиеся об этом сведения в некоторых заповедниках получены на основе визуальной оценки весьма изменчивого признака (Щербакова, 1973; Миняев, Конечная, 1976; Татаринов, 1987, 1989; Коренные темнохвойные леса..., 1988). При таком приеме изучения популяций ели, особенно на европейской территории, нередко получают разные результаты даже для одних и тех же районов (Правдин, 1975; Орлова, Егоров, 2010; Попов и др., 2017).

Целью работы является изучение фенотипического разнообразия популяций ели на ООПТ востока Европы и в Сибири на основе метрической оценки их основных систематических признаков.

Материал и методы

Исследования проведены на некоторых ООПТ, располагающихся в разных районах распространения елей европейской и сибирской (рис. 1).

Сбор образцов шишек ели проводили в течение 2007–2015 гг. в лесорастительных условиях, близких к оптимальным в соответствующих районах. Изменчивость и фенотипическую структуру популяций изучали по двум признакам – длине шишек и частоте фенотипов особей, выделяемых по метрическим параметрам формы верхней части семенных чешуй, поскольку она является одним из основных признаков при разделении елей европейской *Picea abies* и сибирской *P. obovata* (Terplouchoff, 1868; Теплоухов, 1872; Голубец, 1960; Бобров, 1971, 1978; Schmidt-Vogt, 1972; Правдин, 1975). Форму верхней части семенных чешуй ели определяли по величине коэффициентов сужения (coefficient of narrowing – C_n) и вытянутости (coefficient of projection – C_p) (Попов, 1999). Разность этих коэффициентов ($C_n - C_p$) является более информативным показателем особенностей особей, популяций и их групп.

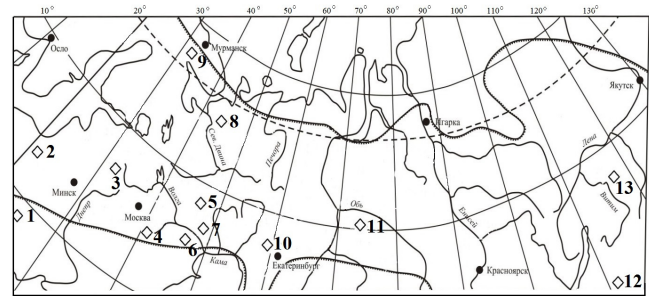


Рис. 1. Расположение ООПТ для изучения фенотипического разнообразия ели на востоке Европы и в Сибири: 1 – Карпатский биосферный заповедник; 2 – Национальный парк «Беловежская пушча»; 3 – Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник; 4 – Окский государственный природный биосферный заповедник; 5 – государственный природный заповедник «Кологривский лес»; 6 – Национальный парк «Чаваш Вармане»; 7 – Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник; 8 – Пинежский государственный природный заповедник; 9 – Лапландский государственный природный биосферный заповедник; 10 – Висимский государственный природный биосферный заповедник; 11 – Юганский государственный природный заповедник; 12 – Сохондинский государственный природный биосферный заповедник; 13 – Витимский государственный природный заповедник.

Fig. 1. The location of Protected Areas to study the phenotypic diversity of spruce in Eastern Europe and Siberia: 1 – Carpathian Biosphere Reserve; 2 – National Park «Belovezhskaya Pushcha»; 3 – Central Forest State Natural Biosphere Reserve; 4 – Oksky State Natural Biosphere Reserve; 5 – State Nature Reserve «Kologrivskiy Les»; 6 – National Park «Chavash Varmane»; 7 – Volzhsko-Kamskiy State Nature Biosphere Reserve; 8 – Pinega State Nature Reserve; 9 – Lapland State Natural Biosphere Reserve; 10 – Visimskiy State Natural Biosphere Reserve; 11 – Yuganskiy State Nature Reserve; 12 – Sokhondinskiy State Natural Biosphere Reserve; 13 – Vitimskiy State Nature Reserve.

На востоке Европы и в Сибири было выделено девять районов распространения популяций разных групп или фенотипов (Попов, 2013; Попов, 2017): Р.е., Р.е.м., Р.е.м., Р.е.мм., Р.м., Р.мм.с., Р.м.с., Р.м.с.с., Р.с. Они характеризуются средней величиной показателя $C_n - C_p$: -50%, -40%, -30%, -20%, -10%, 0%, 10%, 20%, 30% соответственно. На основе этой градации популяций принимаем аналогичную градацию фенотипов особей: е, еем, ем, емм, м, ммс, мс, мсс, с (Попов, 2017; Попов, 2018). Это наиболее объективный прием выделения фенотипов особей в популяциях. Подразделение особей любой популяционной выборки по таким классам представляет собой вариационный ряд, обработка которого в нашем случае сводится к определению частоты фенотипов

и показателя индивидуального разнообразия (Животовский, 1982) по частоте фенотипов, который определяется по формуле:

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

где M – показатель разнообразия, $p_1, p_2 \dots p_n$ – частоты фенотипов в долях единицы.

Первые три группы особей представляют фенотипы ели европейской (e, eem, em), следующие три группы промежуточные фенотипы (emm, m, mms), последние группы фенотипы ели сибирской (ms, mss, s). Такое разделение фенотипов особей обусловлено естественной в ряду поколений (интрогрессивной) гибридизацией елей европейской и сибирской (Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1971, 1974; Правдин, 1975; Lundkvist & Rudin, 1977; Lagercrantz & Ryman, 1990; Grahl-Nielsen et al., 1991; Krutovskii & Bergmann, 1995; Коропачинский, Милютин, 2006) и распространением разных групп (фенотипов) популяций (Попов, 2013). Положение популяций ели в регионе относительно «эталонных» популяций *Picea abies* из Украинского Закарпатья и *Picea obovata* из Восточной Сибири (Поров, 2012) определяли по величине квадрата дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances – SMD) на основе средних показателей C_n и C_p (Боровиков, 1998). Число особей в выборках (100 шт. и более) достаточно велико, полученные результаты статистически высоко достоверны.

Результаты и обсуждение

Анализируемые ООПТ располагаются на большом пространстве ареалов елей европейской и сибирской: от Украинского Закарпатья, западных районов Беларуси и Мурманской области до Забайкалья и северо-восточной части Иркутской области (рис. 1). Это обуславливает весьма значительную географическую изменчивость длины шишек, формы верхней части семенных чешуй, структуры популяций и внутривидового разнообразия по частоте фенотипов (табл.). Вся совокупность ООПТ четко разделяется на три группы по всем рассматриваемым показателям ели. Одну группу образуют национальный парк «Беловежская пушта», Карпатский, Центрально-Лесной и Окский заповедники, располагающиеся в ареале ели европейской. Ель здесь характеризуется большей величиной женских шишек (90–114 мм), большей

отрицательной разностью (-57%...-24%) коэффициентов сужения и вытянутости верхней части семенных чешуй ($C_n - C_p$), преобладанием (60–100%) особей фенотипов ели европейской, большей дистанцией SMD от «эталонной» популяции ели сибирской, но значительно меньшей дистанцией от «эталонной» популяции ели европейской. В Беловежской пуште и Карпатском заповеднике отсутствуют фенотипы ели сибирской и промежуточной формы (рис. 2А). Популяции ели из районов расположения этих ООПТ существенно отличаются частотой некоторых аллелей (Гончаренко, Падутов, 2001). В Центрально-Лесном и Окском заповедниках фенотипическая структура популяций отличается от первых двух: здесь около 2/3 фенотипов ели европейской и 1/3 промежуточных фенотипов. Особей фенотипов ели сибирской и здесь практически не встречается. Различия обусловлены, прежде всего, географическим положением этих ООПТ и влиянием популяций, располагающихся восточнее (Бобров, 1974; Правдин, 1975; Гончаренко, Падутов, 2001).

Противоположную группу по всем показателям образуют Лапландский, Висимский, Юганский, Сохондинский, Витимский заповедники, располагающиеся в ареале ели сибирской. Ель в них характеризуется мелкими шишками (54–70 мм), большим показателем C_n и меньшим показателем C_p , разность их (до 27%) имеет положительный знак. В составе популяций большое преобладание (63–100%) особей фенотипов ели сибирской и практически не встречаются фенотипы ели европейской и промежуточной формы (рис. 2С).

Ель в Лапландском и Висимском заповедниках, по-видимому, испытывает значительное влияние ели европейской, поскольку в составе популяций встречается до 14 и 37% промежуточных фенотипов. Показатель фенотипического разнообразия в этих двух заповедниках несколько выше, чем в Юганском, Сохондинском, Витимском заповедниках, расположенных на территории Сибири. В последних он почти такой же, как в Беловежской пуште и Карпатском заповеднике. По средним показателям формы верхней части семенных чешуй (C_n и C_p) ель в этих заповедниках очень близка (по SMD) к «эталонной» популяции ели сибирской, и очень далека от ели европейской.

Таблица. Фенотипическая структура популяций ели в некоторых ООПТ на востоке Европы и в Сибири
Table. Phenotypic structure of spruce populations in some Protected Areas in Eastern Europe and Siberia

№ на рис. 1	ООПТ	n	L _c	C _n -C _p	Частота фенотипов, %									M	Σ			SMD	
					1	2	3	4	5	6	7	8	9		1-3	4-6	7-9	evr-med	sib-med
Популяции ели европейской																			
1	Карпатский заповедник	370	91	-57	90	8	2	-	-	-	-	-	-	1.88	100	-	-	0.00	117.4
2	Национальный парк «Беловежская Пуща»	193	114	-51	71	15	12	2	-	-	-	-	-	2.95	98	2	-	0.36	85.05
3	Центрально-Лесной заповедник	492	108	-30	16	19	31	21	9	3	1	-	-	5.88	67	33	1	5.97	36.34
4	Окский заповедник	100	90	-24	9	11	30	26	9	3	2	-	-	5.31	60	38	2	9.89	45.30
Популяции промежуточной формы																			
5	Заповедник «Кологривский лес»	739	80	-13	1	3	14	27	28	15	10	2	-	6.46	18	70	12	22.29	24.85
6	Национальный парк «Чаваш Вармане»	195	77	-12	-	3	12	33	25	19	7	1	-	5.73	15	77	8	24.94	30.90
7	Волжско-Камский заповедник	270	77	-2	-	-	6	13	20	27	23	10	1	6.09	6	60	34	29.70	11.52
8	Пинежский заповедник	200	68	1	-	1	2	8	19	24	29	10	7	6.60	3	51	46	34.15	7.58
Популяции ели сибирской																			
9	Лапландский заповедник	117	57	8	-	-	-	6	9	22	29	26	8	5.50	-	37	63	54.41	4.52
10	Висимский заповедник	100	64	16	-	-	-	-	7	7	27	34	25	4.54	-	14	86	71.75	1.98
11	Юганский заповедник	110	70	27	-	-	-	-	2	5	26	67	2.87	-	2	98	106.0	0.08	
12	Сохондинский заповедник	130	54	27	-	-	-	-	-	4	28	68	2.41	-	-	100	116.9	0.15	
13	Витимский заповедник	150	61	27	-	-	-	-	-	6	39	55	2.60	-	-	100	117.4	0.00	

Примечание: n – число особей в выборках, L_c – длина шишек, C_n-C_p – разность коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) верхней части семенных чешуй, фенотипы особей: 1 – e, 2 – eem, 3 – em, 4 – emm, 5 – m, 6 – mms, 7 – ms, 8 – mss, 9 – s, M – показатель разнообразия по частоте фенотипов, Σ – знак суммы частот фенотипов, SMD (Squared Mahalanobis Distances) – квадрат дистанции Махаланобиса анализируемых популяций (med) от «эталонных» популяций ели европейской (evr) из Украинского Закарпатья и ели сибирской (sib) из Восточной Сибири.

Note: n – number of individuals in the samples, L_c – length of the cones, C_n-C_p – difference between the coefficients of narrowing (C_n) and projection (C_p) of the upper part of the seed scales, the phenotypes of individuals: 1 – e, 2 – eem, 3 – em, 4 – emm, 5 – m, 6 – mms, 7 – ms, 8 – mss, 9 – s, M – indicator of frequency variation of phenotypes, Σ – sign of the sum of frequencies of phenotypes, SMD – square of the Mahalanobis distance of the analysed populations (med) from the «reference» populations of European spruce (evr) from Ukrainian Transcarpathia and Siberian spruce (sib) from Eastern Siberia.

Национальный парк «Чаваш Вармане» (Чувашская Республика) и заповедники «Кологривский лес» (Костромская область), Волжско-Камский (Татарстан), Пинежский (Архангельская область) были выделены в отдельную группу, прежде всего, по фенотипической структуре популяций и преобладанию в них промежуточных фенотипов (рис. 2В). Они существенно отличаются от двух других групп ООПТ и по другим показателям. Ель имеет здесь среднюю длину шишек 70–80 мм, промежуточные показатели формы верхней части семенных чешуй, бóльший показатель внутривидового разнообразия. В этой группе наблюдаются заметные различия между заповедником «Кологривский лес», национальным парком «Чаваш Вармане» и Волжско-Камским и Пинежским заповедниками по показателям формы верхней части семенных чешуй (C_n-C_p), частоте фенотипов. В первых двух ООПТ частота промежуточных фенотипов составляет соответственно 70% и 77%, во вторых соответственно – 60% и 51%. Соответственно изменяется соотношение частоты по другим фенотипам. По показателям SMD эти ООПТ также существенно различаются. Ель в национальном парке «Чаваш Вармане» и заповеднике «Кологривский лес» и по величине evr-med и sib-med несколько ближе к ели европейской. В Волжско-Камском и Пинежском заповедниках особи ближе к ели сибирской по этим показателям.

В соответствии со структурой популяций изменяется и показатель разнообразия по частоте фенотипов (Pорov, 2017). В ООПТ из промежу-

точной группы он имеет наибольшую величину (5.73–6.60). В Карпатском заповеднике, национальном парке «Беловежская пуща» и в заповедниках, располагающихся в сибирской части ареала ели (Юганский, Сохондинский, Витимский), он характеризуется наименьшей величиной (2–3). Окский, Лапландский и Висимский заповедники образуют промежуточную или переходную группы по этому показателю.

В порядке обсуждения приведенных результатов можно отметить следующее. Поскольку все ООПТ находятся на большом расстоянии друг от друга, прежде всего, с запада на восток, то, естественно, что у елей в них проявляются большие различия по рассмотренным фенотипическим признакам. Средняя длина шишек в крайних западных ООПТ наибольшая, а в крайних восточных наименьшая. Показатели C_n и C_p также имеют противоположную динамику изменения. В первых показатель C_n меньше показателя C_p, во вторых, напротив, показатель C_n больше показателя C_p. Поэтому и разность их (-57 ... -24% и +27%) сильно различается. Этим объясняются различия ООПТ по фенотипической структуре популяций ели, которые обусловлены как географическим положением популяций, так и влиянием естественной (интрогрессивной) гибридизацией елей европейской и сибирской (Данилов, 1943; Бобров, 1974; Коропачинский, 1992; Коропачинский, Милютин, 2006). Это влияние обусловило образование большого количества особей промежуточного фенотипа (Правдин, 1975; Попов, 2018).

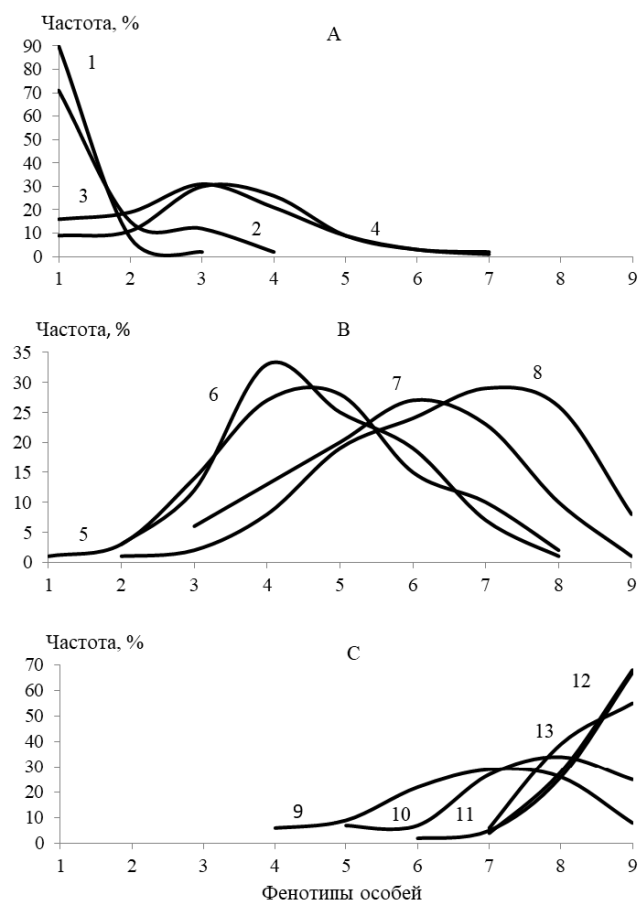


Рис. 2. Изменение структуры популяций ели по частоте фенотипов на ООПТ А: Карпатский заповедник (1), национальный парк «Беловежская пушча» (2), Центрально-Лесной заповедник (3), Окский заповедник (4). В: заповедник «Кологривский лес» (5), национальный парк «Чаваш Вармане» (6), Волжско-Камский заповедник (7), Пинежский заповедник (8). С: Лапландский заповедник (9), Висимский заповедник (10), Юганский заповедник (11), Сохондинский заповедник (12), Витимский заповедник (13).

Fig. 2. Changes in the structure of spruce populations in terms of phenotype frequency in Protected Areas. A: Carpathian Biosphere Reserve (1), National Park «Belovezhskaya Pushcha» (2), Central Forest State Natural Biosphere Reserve (3), Oksky State Natural Biosphere Reserve (4). B: State Nature Reserve «Kologrivskiy Les» (5), National Park «Chavash Varmane» (6), Volzhsko-Kamskiy State Nature Biosphere Reserve (7), Pinega State Nature Reserve (8). C: Lapland State Natural Biosphere Reserve (9), Visimskiy State Natural Biosphere Reserve (10), Yuganskiy State Nature Reserve (11), Sokhondinskiy State Natural Biosphere Reserve (12), Vitimskiy State Nature Reserve (13).

При сравнении приведенных результатов исследования с опубликованными данными ряда авторов (Щербакова, 1973; Миняев, Конечная, 1976; Татаринов, 1987, 1989) видны как некоторые совпадения, так и очень большие различия, что вполне объяснимо исходя из методических приемов исследований. В данном случае, не говоря о различиях приемов выделения фенотипов особей, можно указать и на различия в сборе исходных ма-

териалов: у Татаринова (1987) это периодический сбор шишек по диагонали участка, у нас – сбор по одной шишке с каждого дерева на участке.

Заключение

Установлены большие различия внутривидового разнообразия ели на ООПТ востока Европы и Сибири по особенностям фенотипов, выделяемых на основе метрических показателей формы верхней части семенных чешуй – главного диагностического признака елей европейской и сибирской. В национальном парке «Беловежская пушча», Карпатском, Центрально-Лесном, Окском заповедниках, расположенных в пределах ареала ели европейской, наблюдается наибольшая длина шишек, наибольшая частота особей фенотипов ели европейской, отсутствуют или очень незначительно представлены промежуточные фенотипы, отсутствуют фенотипы ели сибирской. Противоположную группу по всем показателям составляют Лапландский, Висимский, Юганский, Сохондинской, Витимский заповедники, располагающиеся в ареале ели сибирской. Промежуточную группу, составляют национальный парк «Чаваш Вармане», заповедники «Кологривский лес», Волжско-Камский, Пинежский. В первых двух ель несколько ближе к ели европейской, в остальных – к сибирской. Используемый, достаточно апробированный прием изучения фенотипического разнообразия популяций ели, может быть использован и на других ООПТ.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания: проект № АААА-А17-117050400146-5 НИР Тюменского научного центра СО РАН.

Литература

- Бобров Е.Г. 1944. Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формообразования) // Советская ботаника. №2. С. 3–20.
- Бобров Е.Г. 1971. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. Вып. 7. С. 5–40.
- Бобров Е.Г. 1974. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 90. С. 60–66.
- Бобров Е.Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. 188 с.

- Боровиков В.П. 1998. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс. 267 с.
- Голубец М.А. 1960. Два подвида *Picea excelsa* Link. и вопрос об их ареалах // Ботанический журнал. Т. 45(5). С. 684–694.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. 2001. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: ИЛ НАНБ. 197 с.
- Данилов Д.Н. 1943. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботанический журнал. Т. 28(5). С. 191–202.
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–45
- Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). М.: Наука, 1988. 220 с.
- Коропачинский И.Ю. 1992. Ботанико-географические и лесоводственные аспекты естественной гибридизации древесных растений // Лесоведение. №2. С. 3–10.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. 2006. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео. 223 с.
- Лесная энциклопедия. Т. 1. М.: Советская энциклопедия, 1985. 563 с.
- Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. 1976. Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л.: Наука. 104 с.
- Орлова Л.В., Егоров А.А. 2010. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Rtgel) Kom., Pinaceae) // Новости систематики высших растений. Т. 42. С. 5–23.
- Попов П.П. 1999. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири. // Лесоведение. №1. С. 68–73.
- Попов П.П. 2013. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботанический журнал. Т. 98(11). С. 1384–1402.
- Попов П.П. 2018. Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сибирский лесной журнал. №4. С. 13–19. DOI: 10.15372/SJFS20180402
- Попов П.П., Арефьев С.П., Казанцева М.Н. 2017. Фенотипическая структура популяций ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес» и «Басеги» // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. Т. 3(3). С. 50–60. DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60
- Правдин Л.Ф. 1975. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука. 200 с.
- Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А. 1977. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. 163 с.
- Теплоухов Ф.А. 1872. Известия о деятельности Лесного общества // Лесной журнал. Вып. 6. С. 86–91.
- Татаринов В.В. 1987. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Ботанический журнал. Т. 72(2). С. 229–238.
- Татаринов В.В. 1989. Структура популяций ели в лесах Среднего Урала // Популяционные исследования растений в заповедниках. М.: Наука. С. 130–142.
- Щербакова М.А. 1973. Генэкология ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в разных лесорастительных районах: Автореферат дис. канд. биол. наук. Красноярск. 26 с.
- Grahl-Nielsen O., Mjaavatten O., Øvstedal D.O. 1991 A chemometric comparison between *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae) in Norway // Nordic Journal of Botany. Vol. 11(6). P. 613–618. DOI: 10.1111/j.1756-1051.1991.tb01271.x
- Krutovskii K.V., Bergmann F. 1995. Introgressive hybridization and phylogenetic-relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci // Heredity. Vol. 74(5). P. 464–480. DOI: 10.1038/hdy.1995.67
- Lagercrantz U., Ryman N. 1990. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation // Evolution. Vol. 44(1). P. 38–53. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1990.tb04278.x
- Lundkvist K., Rudin D. 1977. Genetic variation in eleven populations of *Picea abies* as determined by isozyme analysis // Hereditas. Vol. 85(1). P. 67–73. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1977.tb00951.x
- Popov P.P. 2012. Reference Populations for Discriminant Analysis in the Continuous Range of Norway and Siberian Spruces // Russian Journal of Ecology. Vol. 43(1). P. 13–18. DOI: 10.1134/S1067413612010092
- Popov P.P. 2017. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes // Russian Journal of Ecology. Vol. 48(5). P. 403–408. DOI: 10.1134/S1067413617050101
- Schmidt-Vogt H. 1972. Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Der gegenwärtige Stand der Forschung zur morphologischen Variabilität der Fichte – gesetzmäßigkeiten und Theorien // Allgemeine Forst und Jagdzeitung. Vol. 143(11). P. 221–240.
- Teplouchoff T. 1868. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb. // Bulletin de la Societe imperial des naturalistes de Moscou. Vol. 41(3). P. 244–252.

References

- Bobrov E.G. 1944. On Specific Features of the Flora of an Erratic Region (One of Pathways in the Development of Forms). *Sovetskaya Botanika* 2: 3–20. [In Russian]
- Bobrov E.G. 1971. History and systematic of genus *Picea* A. Dietr. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* 7: 5–40. [In Russian]
- Bobrov E.G. 1974. Introgressive hybridisation in the genus *Picea* A. Dietr. *Proceedings of Institute of Plant and Animal Ecology of AS USSR* 90: 60–66. [In Russian]

- Bobrov E.G. 1978. *Forest-forming Conifer Species in the Soviet Union*. Leningrad: Nauka. 188 p. [In Russian]
- Borovikov V.P. 1998. *A popular introduction to STATISTICA*. Moscow: ComputerPress. 267 p. [In Russian]
- Danilov D.N. 1943. Variability of the seed scales *Picea excelsa*. *Botanicheskii Zhurnal* 28(5): 191–202. [In Russian]
- Forest Encyclopedia. Vol. 1. Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya, 1985. 563 p. [In Russian]
- Golubets M.A. 1960. Two subspecies of *Picea excelsa* Link. and the question of their ranges. *Botanicheskii Zhurnal* 45(5): 684–694. [In Russian]
- Goncharenko G.G., Padutov V.E. 2011. *Population and evolutionary genetics of Palearctic spruce*. Gomel: Belarus. 197 p. [In Belarus]
- Grahl-Nielsen O., Mjaavatten O., Øvstedal D.O. 1991 A chemometric comparison between *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae) in Norway. *Nordic Journal of Botany* 11(6): 613–618. DOI: 10.1111/j.1756-1051.1991.tb01271.x
- Indigenous dark-coniferous forests of the southern taiga (reserve area «Kologrivsky les»). Moscow: Nauka, 1982. 220 p. [In Russian]
- Koropachinskiy I.Yu. 1992. Botanic-geographical aspect natural hybridisation of woody plants. *Lesovedenie* 2: 3–10. [In Russian]
- Koropachinsky I.Yu., Milyutin L.I. 2006. *Natural hybridisation of woody plants*. Novosibirsk: Geo. 223 p. [In Russian]
- Krutovskii K.V., Bergmann F. 1995. Introgressive hybridization and phylogenetic-relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci. *Heredity* 74(5): 464–480. DOI: 10.1038/hdy.1995.6
- Lagercrantz U., Ryman N. 1990. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44(1): 38–53. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1990.tb04278.x
- Lundkvist K., Rudin D. 1977. Genetic variation in eleven populations of *Picea abies* as determined by isozyme analysis. *Hereditas* 85(1): 67–73. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1977.tb00951.x
- Minyaev N.A., Konechnaya G.Yu. 1976. *Flora of the Central Forest State Reserve*. Leningrad: Nauka. 104 p. [In Russian]
- Orlova L.V., Egorov A.A. 2010. To systematics and geographical distribution of Finnish spruce (*Picea fennica* (Rtgel) Kom., Pinaceae). *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* 42: 5–23. [In Russian]
- Popov P.P. 1999. Geographic variation in the form of spruce seed scales in Eastern Europe and Western Siberia. *Lesovedenie* 1: 68–73. [In Russian]
- Popov P.P. 2012. Reference Populations for Discriminant Analysis in the Continuous Range of Norway and Siberian Spruces. *Russian Journal of Ecology* 43(1): 13–18. DOI: 10.1134/S1067413612010092
- Popov P.P. 2013. The phenotypic structure of the populations *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae) in the eastern of Europe. *Botanicheskii Zhurnal* 98(11): 1384–1402. [In Russian]
- Popov P.P. 2017. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes. *Russian Journal of Ecology* 48(5): 403–408. DOI: 10.1134/S1067413617050101
- Popov P.P. 2017. The distribution of individuals of intermediate form in the populations of Norway and Siberian spruces. *Siberian Journal of Forest Science* 4: 13–19. DOI: 10.15372/SJFS20180402 [In Russian]
- Popov P.P., Arefyev S.P., Kazantseva M.N. 2017. Phenotypic structure of spruce populations in the reserves «Tsentralno-lesnoy», «Kologrivskiy les» and «Basegi». *Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology* 3(3): 50–60. DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60 [In Russian]
- Pravdin L.F. 1975. *Norway Spruce and Siberian Spruce in the Soviet Union*. Moscow: Nauka. 200 p. [In Russian]
- Shcherbakova M.A. 1973. *The Spruce Genetics and Ecology of Picea abies (L.) Karst. in different forest areas*. PhD Thesis Abstract. Krasnoyarsk. 26 p. [In Russian]
- Schmidt-Vogt H. 1972. Studien zur morphologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Der gegenwärtige Stand der Forschung zur morphologischen Variabilität der Fichte – gesetzmässigkeiten und Theorien. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 143(11): 221–240.
- Sokolov S.Ya., Svyazeva O.S., Kubli V.A. 1977. *The Ranges of trees and shrubs of the USSR*. Leningrad: Nauka. 163 p. [In Russian]
- Tatarinov V.V. 1987. Comparative analysis of the phenotypic variability populations of spruce in the communities of spruce forest in the central part of Russian Plains. *Botanicheskii Zhurnal* 72(2): 229–238. [In Russian]
- Tatarinov V.V. 1989. The structure of spruce populations in the forests of the Middle Urals. In: *Population studies of plants in nature reserves*. Moscow: Nauka. P. 130–142. [In Russian]
- Teplouchoff T. 1868. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte – *Picea obovata* Ledeb. *Bulletin de la Societe imperial des naturalistes de Moscou* 41(3): 244–252.
- Teploukhov F.A. 1872. News of the activities of the Forest Society. *Lesnoy Zhurnal* 6: 86–91. [In Russian]
- Zhivotovskiy L.A. 1982. Parameters of population variability by polymorphic features. In: *Phenetics of populations*. Moscow: Nauka. P. 38–45. [In Russian]

PHENOTYPIC DIVERSITY OF SPRUCE POPULATIONS IN SOME PROTECTED AREAS IN EASTERN EUROPE AND SIBERIA

Petr P. Popov^{1,*}, Stanislav P. Arefyev^{1,2,**}, Maria N. Kazantseva^{1,2}

¹*Institute of Problems of Development of the North of the Siberian Branch of the RAS, Russia*

**e-mail: ipospopov@mail.ru*

²*Tyumen State University, Russia*

***e-mail: sp_arefyev@mail.ru*

In many Protected Areas of Eastern Europe and Siberia, the European spruce (*Picea abies*) or Siberian spruce (*Picea obovata*) plays a significant role in plant communities. Difficulties in determining the specific and intraspecific diversity of spruce in Protected Areas occur in the zone of natural (introgressive) hybridisation of spruce. Since the time of Ledebour's studies, the main diagnostic feature of these spruce species is the shape of the upper part of seed (cone) scales. The European spruce has an angularly acuminate and noticeably elongated cone scale, while the cone scale of the Siberian spruce has a close to rounded form and it is less elongated. In East-European spruce populations, formed under introgression influence, this trait has an intermediate character. The shape of the upper part of spruce seed scales remains constant throughout the whole tree life. And it is characterised by a high variability within populations and between different populations. Nowadays, the study of the phenotypic diversity of the spruce populations is performed using visual descriptive assessment, i.e. subjectively. Consequently, disparate results are often obtained even for the same study areas. The applying of metric assessment of a trait and the consequent distinguishing of the phenotypes of individuals allow to perform mathematical processing of the results and to obtain objective data about the population structure. We aimed to study the phenotypic diversity of spruce in Protected Areas in Eastern Europe and Siberia on the basis of metric assessment primarily of the shape of seed scales. The determination of the coefficient of narrowing (C_n) and coefficient of projection (C_p) of the upper part of seed scale can be considered as the most objective method to study this diagnostic trait. The difference between these coefficients ($C_n - C_p$) is a more informative indicator to characterise properties of individuals, populations and their groups. In Eastern Europe and Siberia, we distinguished nine areas of distribution of different population groups (or phenotypes): P.e., P.eem., P.em., P.emm., P.m., P.mms., P.ms., P.mss., P.s. They are characterised by an average value of the $C_n - C_p$ indicator: -50%, -40%, -30%, -20%, -10%, 0%, 10%, 20%, 30%, respectively. On the basis of this gradation in populations, we adopted a similar gradation of individuals' phenotypes: e, eem, em, emm, m, mms, ms, mss, s. On the basis of study of the spruce population diversity in Protected Areas in Eastern Europe and Siberia, considering phenotypes identified by the metric traits of seed scales, we found that all of them significantly differed in terms of all analysed traits. In the National Park «Belovezhskaya Pushcha», Carpathian Biosphere Reserve, Central Forest State Natural Biosphere Reserve, and Oksky State Natural Biosphere Reserve (European range of spruce), we found the highest cone length, highest phenotype frequency of European spruce individuals (60–100%). In these Protected Areas, there are no or very few intermediate phenotypes, and no Siberian spruce phenotypes. The Lapland State Natural Biosphere Reserve, Visimskiy State Natural Biosphere Reserve, Yuganskiy State Nature Reserve, Sokhondinskiy State Natural Biosphere Reserve, and Vitimskiy State Nature Reserve formed the opposite group according to all indicators studied. These Protected Areas are located within the range of the Siberian spruce. They are characterised by predomination (63–100%) of phenotypes of Siberian spruce individuals, while there are no European spruce phenotypes. We established the predominance of intermediate spruce phenotypes in the State Nature Reserve «Kologrivskiy Les», National Park «Chavash Varmane», Volzhsko-Kamskiy State Nature Biosphere Reserve, and Pinega State Nature Reserve. Of them, the first two Protected Areas are a bit closer to European spruce phenotypes, while the second two Protected Areas are characterised by similarity to the Siberian spruce phenotypes. The objective, sufficiently tested method to study the spruce population phenotypic diversity can also be used in other Protected Areas.

Key words: national park, nature reserve, phenotypic diversity, *Picea abies*, *Picea obovata*