

Структура и географическая дифференциация популяций ели в Предуралье

П.П. Попов, д.б.н., ФГБУН ИПРОС СО РАН

Ели европейская, или обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.), и сибирская (*P. obovata* Ledeb.) в видовом статусе известны в науке после описания последней Ледебуrom (Ledebour) по образцам с Алтая в 1840-х гг. [1]. Основным диагностическим признаком их различия до сих пор считается форма семенных чешуй [2], в большой степени обусловленная генетическими факторами [3]. Этот признак в течение всей жизни дерева остаётся постоянным. У ели европейской форма чешуй приближается к ромбовидной с угловатой (заострённой) верхней частью, у ели сибирской она характеризуется как обратнойцевидная с округлым верхним краем. Различия наблюдаются не только по видам, но и по популяциям и деревьям в пределах популяций. На межпопуляционном уровне существует тесная корреляция показателей формы чешуй со многими другими биологическими и лесоводческими признаками [4].

В результате естественной (интрогрессивной) гибридизации елей европейской и сибирской,

главным образом на востоке Европы, образовалась обширная зона распространения особей и популяций с большим разнообразием промежуточных форм по многим признакам, и в первую очередь по форме семенных чешуй [2]. Промежуточные формы-особи встречаются не только в центральной части Европейской России, но и восточнее, по крайней мере до Предуралья [1, 5, 6] – восточной границы гибридной зоны [2].

Цель работы – изучение структуры и географической дифференциации популяций ели в Предуралье на основе 9-классной градации фенотипов особей и популяций, выделяемых метрическим путём. Анализ популяций при такой градации фенотипов в этом регионе выполняется впервые.

Материал и методы исследования. Объективным приёмом (а не визуально-описательным, нередко используемым до сих пор) оценки формы семенных чешуй елей можно считать определение коэффициентов сужения (coefficient of narrowing – C_n) и вытянутости (coefficient of projection – C_p) их верхней части [7]. Исходные измерения для расчёта этих коэффициентов на проекции семенных

чешуй, взятых из средней части средних по длине шишек, производили при большом увеличении (2–3 проекции на весь экран монитора) с помощью микроскопа, подключаемого к компьютеру. Эту же операцию можно выполнить с помощью штативной измерительной лупы при 10-кратном увеличении с точностью 0,1 мм.

Коэффициент C_n определяется в виде отношения ширины чешуйки (d) на 0,1 наибольшей её величины (D) от верхнего края к ней же, обычно в процентах: $C_n = d : D \times 100$; коэффициент C_p определяется отношением расстояния от верхнего края (h) до положения наибольшей ширины (D) к ней же: $C_p = h : D \times 100$. На обширных пространствах ареала елей выделяются 9 районов распространения популяций разных фенотипов: *P.e.* (*Picea europaea*), *P.eem.* (*P. europaea-europaea-medioxima*), *P.em.* (*P. europaea-medioxima*), *P.emm.* (*P. europaea-medioxima-medioxima*), *P.m.* (*P. medioxima*), *P.mms.* (*P. medioxima-medioxima-sibirica*), *P.ms.* (*P. medioxima-sibirica*), *P.mss.* (*P. medioxima-sibirica-sibirica*), *P.s.* (*P. sibirica*), различающихся в среднем на 10% показателя C_n-C_p : -50, -40, -30, -20, -10, 0, 10, 20, 30% соответственно [8]. Такую градацию принимаем и для определения фенотипов особей в популяциях:

Фенотип особи ели	e	eem	em	emm	m	mms	ms	mss	s
Условный индекс	1	2	3	4	5	6	7	8	9

Первые три группы особей (*e*, *eem*, *em*) можно считать фенотипами особей ели европейской, следующие три группы (*emm*, *m*, *mms*) – промежуточными фенотипами особей елей европейской и сибирской, последние три группы (*ms*, *mss*, *s*) – фенотипами особей ели сибирской. Такое разделение фенотипов особей в популяциях соответствует параметрам формы семенных чешуй, обусловленных, как предполагается, влиянием естественной гибридизации елей европейской и сибирской и положению соответствующих фенотипов популяций в пространстве ареала [8, 9].

Подразделение особей любой популяционной выборки по таким фенотипическим классам представляет собой вариационный ряд. Его обработка в нашем случае сводится к определению частоты фенотипов, среднего индекса фенотипа (I_f), показателя внутривидового разнообразия [10] по частоте фенотипов. Показатель разнообразия (M) определяется как квадрат суммы подкоренных значений частот фенотипов:

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

где M – показатель разнообразия;

$p_1, p_2 \dots p_n$ – частоты фенотипов в долях единицы.

Исследование проведено на обширной территории (55–67° с.ш. 48–58° в.д.) Пермского края,

республик Коми, Удмуртии, Башкортостан. Один образец шишек собран в окрестностях г. Кирова (пос. Чухломинский). Сбор шишек производили в древостоях IV–VI классов возраста, большей частью с преобладанием ели в лесорастительных условиях, близких к лучшим в соответствующих районах. Число особей в выборках (по 100 шт. и более) достаточно велико (4282 дерева в 22 выборках). Все показатели статистически высоко достоверны.

Результаты исследования. Наиболее информативным показателем дифференциации особей и популяций является разность коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй (C_n-C_p). В Предуралье популяции ели характеризуются значительными различиями по указанным признакам (табл.). Географическая изменчивость показателя C_n-C_p оказывается в пределах от -6 до +27–28% (коэффициент вариации равен 64%). Частота фенотипов ели европейской очень мала и в среднем составляет 2% (от нуля до 9). Частота промежуточных фенотипов особей значительно больше (в среднем 37%) при весьма значительной вариации частоты показателя (1–64%), фенотипов особей ели сибирской около 60%. Коэффициент географической (межпопуляционной) вариации равен 107; 52; 35% соответственно. По показателям среднего индекса фенотипа (I_f) и разнообразия (M) географическая изменчивость значительно меньше, коэффициент вариации их составляет 12,7 и 19,2% соответственно.

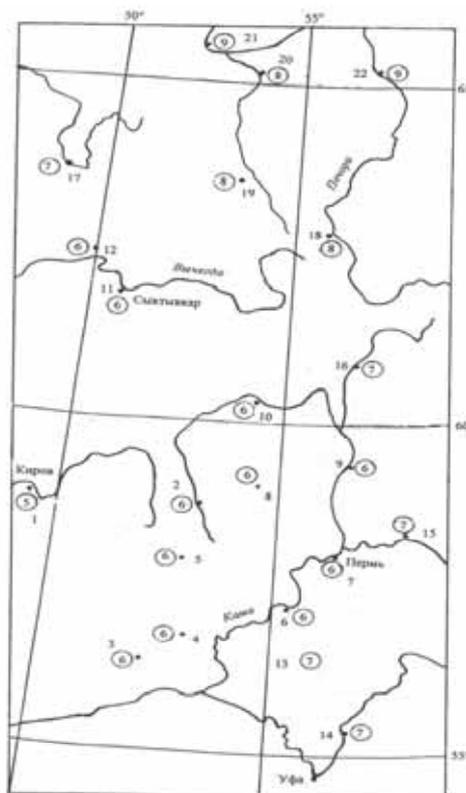


Рис. – Географическая изменчивость среднего индекса фенотипа (в кружках) популяций ели в Предуралье. Цифры рядом с кружками – номера пунктов сбора исходных материалов.

Структура и разнообразие по фенотипам популяций ели в Предуралье

№ на рисунке	Пункт	n	C _n -C _p	Частота фенотипов, %									Σ			I _f	M
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	1-3	4-6	7-9		
1	Киров	310	-6	-	1	8	20	24	20	21	6	-	9	64	27	5.41	6.10
2	Афанасьево	300	0	-	-	3	10	23	27	28	7	2	3	60	37	5.96	5.87
3	Можга	150	2	-	-	4	8	17	24	31	13	3	4	49	47	6.21	6.13
4	Ижевск	150	3	-	1	3	5	19	27	25	15	5	4	51	45	6.28	6.57
5	Балезино	100	2	-	1	3	9	21	27	18	16	5	4	57	39	6.13	6.75
6	Оса	100	1	-	-	1	9	28	17	35	6	4	1	54	45	6.10	5.65
7	Пермь	100	2	-	-	1	8	24	26	26	13	2	1	58	41	6.15	5.73
8	Кудымкар	200	3	-	-	2	7	17	28	30	12	4	2	52	46	6.29	5.96
9	Березники	400	5	-	-	2	5	15	26	29	18	5	2	46	52	6.49	6.00
10	Гайны	100	4	-	-	3	9	18	20	20	20	10	3	47	50	6.45	6.53
11	Сыктывкар	210	4	-	-	5	9	15	22	22	20	7	5	46	49	6.35	6.56
12	Микунь	100	3	-	1	3	7	18	20	30	14	7	4	45	51	6.34	6.74
13	Арибашево	200	8	-	-	1	1	10	26	33	21	8	1	37	62	6.84	5.48
14	Красный Ключ	200	10	-	-	-	1	8	16	41	24	10	-	25	75	7.09	5.09
15	Чусовой	700	11	-	-	1	1	9	18	35	25	11	1	28	71	7.04	5.51
16	Ныроб	170	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	20	79	7.29	5.51
17	Кослан	100	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	33	66	6.89	5.77
18	Троицко-Печорск	80	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	82	7.75	5.05
19	Ухта	100	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	83	7.81	4.88
20	Ижма	200	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	93	8.11	3.90
21	Усть-Цильма	190	28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	97	8.60	3.03
22	Печора	122	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	99	8.50	2.96

Примечание: n – число особей в выборке; C_n-C_p – разность коэффициентов сужения и вытянутости верхней части семенных чешуй; фенотипы: 1 – e, 2 – eem, 3 – em, 4 – emm, 5 – m, 6 – mms, 7 – ms, 8 – mss, 9 – s; Σ – знак суммы частот фенотипов; I_f – средний индекс фенотипа; M – показатель разнообразия по частоте фенотипов.

В географической изменчивости анализируемых показателей оказывается большое сходство, достоверное на самом высоком уровне значимости. При этом отрицательная корреляция показателя C_n-C_p оказывается с частотой фенотипов особей ели европейской, промежуточной формы, разнообразия по фенотипам и положительная корреляция с частотой фенотипов ели сибирской и величиной среднего индекса фенотипа. Т.е. чем больше средняя величина показателя C_n-C_p, (и больше форма чешуй приближается к типичной для ели сибирской), тем меньше в популяциях фенотипов особей ели европейской, промежуточной формы, уменьшается и внутривидовое разнообразие. Но при этом увеличивается частота фенотипов особей ели сибирской и величина среднего индекса фенотипа.

По анализируемым показателям вся совокупность популяций разделяется, по крайней мере, на четыре группы (рис., табл.). Условно первую группу представляют популяции (№ 1–12), в которых показатель C_n-C_p находится в пределах -6...+5%. В этих популяциях наблюдается значительное преобладание (до 60–64%) особей промежуточных фенотипов, несколько меньше частота (в среднем 44%) фенотипов особей ели сибирской. Здесь единично (до 5%) встречаются фенотипы особей ели европейской (в основном фенотип em). Величина среднего индекса фенотипа составляет 5,41–6,49. В этих популяциях наибольший показатель (M) разнообразия (6,10–6,74). Распространены популяции этой группы к западу от р. Камы, к северу, по-видимому, до среднего течения Вычегды и далее к северо-западу до верхнего течения р. Мезени.

Вторую группу представляют популяции (№ 13–17), располагающиеся узкой полосой к востоку от р. Камы, занимают также район р. Вишеры и Колвы, верхнего течения р. Вычегды и Мезени. Среднее значение показателя C_n-C_p здесь равно 10%. В этих популяциях около 70% особей фенотипов ели сибирской, 29% особей промежуточных фенотипов и очень редко (до 1%) встречаются особи, относящиеся к фенотипу ели европейской (em). Средний индекс фенотипа близок к 7, а показатель разнообразия к 5–6.

Третью группу представляют популяции в районе пос. Троицко-Печорск, г. Ухты и пос. Ижма (№ 18–20) на территории Республики Коми. Средний показатель C_n-C_p здесь составляет около 20% (19–22). В этих популяциях 82–93% особей фенотипов ели сибирской и 7–18% – фенотипов особей промежуточной формы. Фенотипов ели европейской здесь нет. Средний индекс фенотипа близок к 8, а показатель разнообразия составляет 4–5.

В самой северной части региона (пос. Усть-Цильма, г. Печора на территории Республики Коми) располагаются популяции (№ 21, 22), практически не отличающиеся от типичной популяции ели сибирской из Восточной Сибири. Средний показатель C_n-C_p здесь равен 27–28%, почти все особи (97–99%) фенотипов ели сибирской и очень мало особей, относящихся к промежуточным фенотипам. Средний индекс фенотипа равен 8,5–8,6 и наименьший показатель разнообразия (около 3). Эти популяции находятся в наибольшем удалении от ели европейской и наибольшей приближении к ели сибирской.

Согласно предлагаемой градации [8] популяции первой группы здесь соответствуют фенотипу *P.mms.* (группа VI), второй – фенотипу *P.ms.* (группа VII), третьей – фенотипу *P.mss.* (группа VIII), четвёртой – фенотипу *P.s.* (группа IX). На всём пространстве общего ареала елей европейской и сибирской оказывается большое сходство в географической (межпопуляционной) изменчивости формы семенных чешуй с биологическими и лесоводческими признаками [4]. Это может быть использовано для разработки дифференцированных (по районам) руководств по выращиванию еловых насаждений и повышения их продуктивности.

Вывод. Еловые популяции в Предуралье характеризуются значительной географической изменчивостью показателей формы семенных чешуй, структуры популяций по фенотипам, разнообразия. На территории региона выделяется четыре группы фенотипов популяций: *P.mms.*, *P.ms.*, *P.mss.*, *P.s.* в разной степени приближения к типичной популяции ели сибирской (из Восточной Сибири) и соответствующего удаления от типичной популяции ели европейской (с Украинских Карпат). Разнообразие

ели в регионе может быть использовано в лесном хозяйстве, например для выделения и сохранения популяционного генофонда.

Литература

1. Теплоухов Ф.А. Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесной журнал. 1872. Вып. 6. С. 86–91.
2. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
3. Попов П.П. Форма семенных чешуй в полусибирском постве ели // Лесоведение. 1997. № 6. С. 54–57.
4. Попов П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
5. Альбенский А.В. Пермские ели (К вопросу о формах елей) // Материалы по изучению Камского Приуралья. Пермь, 1930. Вып. 2. С. 22–23.
6. Данилов Д.Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботанический журнал. 1943. Т. 28. № 5. С. 191–202.
7. Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
8. Попов П.П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на Востоке Европы // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 11. С. 1384–1402.
9. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60–66.
10. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–45.