

## Структура, разнообразие и относительное положение популяций ели на северном пределе ареала

*С.П. Арефьев, д.б.н., М.Н. Казанцева, к.б.н., ФГБУН ИПОС СО РАН; ФГБОУ ВО Тюменский ГУ; П.П. Попов, д.б.н., ФГБУН ИПОС СО РАН*

Северная граница ареала елей европейской *Picea abies* (L.) Karst. и сибирской *P. obovata* Ledeb., образующих широкую зону интрогрессивной гибридизации, проходит большей частью выше Северного полярного круга [1]. В данном случае под окраиной (пределом) ареала мы имеем в виду более или менее узкую полосу на широте Северного полярного круга. Считается, что на севере, начиная от Норвегии и до восточной окраины ареала,

распространена ель сибирская. Но ещё с XIX в. известно, что в северных районах Норвегии, Финляндии и на Кольском полуострове встречаются деревья, которые отличаются от ели сибирской несколько угловатой или овально-вытянутой формой их верхнего края [2]. На востоке, от Туруханска до Верхоянска, таких особей нет [3].

**Цель исследования** – изучение фенотипической структуры, разнообразия по частоте фенотипов относительного положения популяций ели на северном пределе ареала путём их сопоставления с эталонными популяциями елей европейской и сибирской по показателям формы семенных чешуй.

**Материал и методы исследования.** Объективным приёмом оценки формы семенных чешуй ели можно считать определение коэффициентов сужения (*coefficient of narrowing* –  $C_n$ ) и вытянутости (*coefficient of projection* –  $C_p$ ) их верхней части [4]. Для их расчёта исходные измерения с точностью 0,1 мм проводили на проекциях семенных чешуй из средней части шишек с помощью микроскопа, подключаемого к компьютеру. Коэффициент  $C_n$  определяется отношением ширины чешуи ( $d$ ) на 0,1 наибольшей её величины ( $D$ ) от верхнего края к ней же, обычно в процентах:  $C_n = d : D \times 100$ , коэффициент  $C_p$  – отношением расстояния от верхнего края ( $h$ ) до положения наибольшей ширины ( $D$ ) к ней же:  $C_p = h : D \times 100$ . Параметр 0,1  $D$  принимается в результате подбора показателя, который подходил бы к чешуйкам разной формы.

В ареале елей выделяются 9 районов распространения популяций разных фенотипов [5]: *P.e.*, *P.eem.*, *P.em.*, *P.emm.*, *P.m.*, *P.mms.*, *P.ms.*, *P.mss.*, *P.s.*, различающихся в среднем на 10% показателя  $C_n-C_p$  (-50, -40, -30, -20, -10, 0, 10, 20, 30% соответственно). Такая же градация принимается и для фенотипов особей в популяциях (*e*, *eem*, *em*, *emm*, *m*, *mms*, *ms*, *mss*, *s*). Подразделение особей любой популяционной выборки по таким классам представляет собой вариационный ряд, обработка которого сводится к определению частоты фенотипов и внутривариационного разнообразия по частоте фенотипов [6]. Показатель разнообразия определяется как квадрат суммы подкоренных значений частот фенотипов:  $M = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_n})^2$ , где  $M$  – показатель разнообразия,  $p_1, p_2 - p_n$  –

частоты фенотипов в долях единицы. Определяли отклонение изучаемых популяций по величине квадрата дистанции Махаланобиса (*Squared Mahalanobis Distances* – SMD) от эталонных популяций елей европейской (*evr.*) из Закарпатья и сибирской (*sib.*) из Восточной Сибири [4] и относительное расстояние (положение) популяций елей на общей шкале изменчивости (*Root 1*) с помощью дискриминантного анализа [7].

Исходным материалом послужили популяционные выборки еловых шишек в 13 пунктах от Мончегорска в Мурманской области до Игарки в Красноярском крае, большая часть пунктов находится на широте 66–67° (табл. 1). Для сравнения фенотипической структуры популяций ели на севере приведены данные для популяций ели европейской с Украинских Карпат (г. Рахов, Ивано-Франковск), ели сибирской из Восточной Сибири (Олекминск, Бодайбо) и популяций промежуточной формы елей европейской и сибирской в районе пос. Реболы в Карелии и г. Шарья в Костромской области.

**Результаты исследования.** Промежуточные, или гибридные, формы (особи) елей европейской и сибирской, известны с 50–60-х гг. XIX в. [2, 8, 9].

Л.В. Орлова и А.А. Егоров [10] считают, что древостой северотаёжных редкостойных ельников Мурманской области образованы преимущественно *P. obovata*, и практически по всей области встречается близкая к ней форма *P. fennica* (5–30%). Но уже в южной части Кандалакшского района доля первого таксона составляет 50, второго 30–35%, в количестве 15–20% встречается промежуточная

1. Структура, разнообразие и относительное положение популяций ели по северной окраине ареала в сравнении с популяциями ели с Карпат (Рахов, Ивано-Франковск), из Восточной Сибири (Олекминск, Бодайбо) и промежуточной формы (Реболы, Шарья)

Пункт	Градус с.ш. - в.д.	n	ПФСЧ			Частота фенотипов, %			SMD		M
			$C_n$	$C_p$	$C_n-C_p$	1-3	4-6	7-9	evr-med	sib-med	
Мончегорск	68-32	117	56	48	8	-	37	63	52,41	4,52	5,50
Апатиты	67-33	124	55	44	11	2	26	72	47,54	4,37	6,06
Умба	67-34	71	58	44	14	-	15	85	73,22	3,10	4,16
Средний	66-34	220	55	45	10	1	29	70	45,43	3,67	5,82
Усть-Цильма	66-52	190	68	40	28	-	3	97	103,5	0,07	3,03
Печора	65-57	122	67	40	27	-	1	99	103,6	0,08	2,96
Лабытнанги	67-66	195	68	39	29	-	2	98	93,13	0,13	3,10
Полуй	66-68	488	70	41	29	-	1	99	95,83	0,39	2,71
Надым	65-72	117	69	39	30	-	-	100	113,9	0,32	2,24
Красноселькуп	66-82	100	69	39	30	-	-	100	116,1	0,23	2,69
Самбург	67-78	260	70	40	30	-	-	100	127,9	0,66	2,26
Тазовский	67-79	190	69	40	29	-	-	100	124,4	0,23	2,30
Игарка	67-86	210	69	41	28	-	-	100	116,2	0,37	2,35
Рахов	48-24	370	24	81	-57	100	-	-	0,00	117,4	1,88
Ивано-Франковск	49-24	100	25	80	-55	99	1	-	0,25	99,22	2,39
Реболы	64-31	252	42	55	-13	19	71	10	19,50	19,16	5,99
Шарья	58-45	200	44	52	-8	13	64	23	26,74	22,60	6,92
Олекминск, Бодайбо	60-120	275	41	67	26	-	-	100	117,4	0,00	2,86

Примечание: n – число особей в выборках; ПФСЧ – показатели формы семенных чешуй:  $C_n$  – коэффициент сужения;  $C_p$  – коэффициент вытянутости семенных чешуй в процентах; 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; SMD – квадрат дистанции Махаланобиса анализируемых популяций (med) от ели европейской (evr-med) и от ели сибирской (sib-med)

форма *P. fennica*. Отмеченные результаты получены визуально-описательным методом. Проведённая нами объективная оценка формы семенных чешуй показала, что на всём изучаемом пространстве изменчивость средних показателей  $C_n$  и  $C_p$  сравнительно небольшая (55–70 и 39–48% соответственно), коэффициент вариации составляет 11 и 10% (табл. 2). Изменчивость разности этих коэффициентов ( $C_n - C_p$ ) значительно больше (8–30%) при коэффициенте вариации, равном 38%. По показателям  $C_n$ ,  $C_p$  и  $C_n - C_p$  заметно выделяются популяции из первых четырёх пунктов (Мончегорск, Апатиты, Умба, о. Средний), все остальные

популяции по этим признакам близки. Далее на восток от Туруханска до Верхоянска популяции ели по форме чешуй практически не отличаются друг от друга [3].

В соответствии с этими показателями изменяется и структура популяций елей. При этом весь ряд фенотипов особей можно разделить на три группы: *e*, *eet*, *em* – европейские, *emm*, *m*, *mms* – промежуточные, *ms*, *mss*, *s* – сибирские. Такое разделение особей и популяций соответствует положению их в пространстве ареала елей [5] и параметрам формы семенных чешуй с точки зрения интрогрессивной гибридизации елей европейской

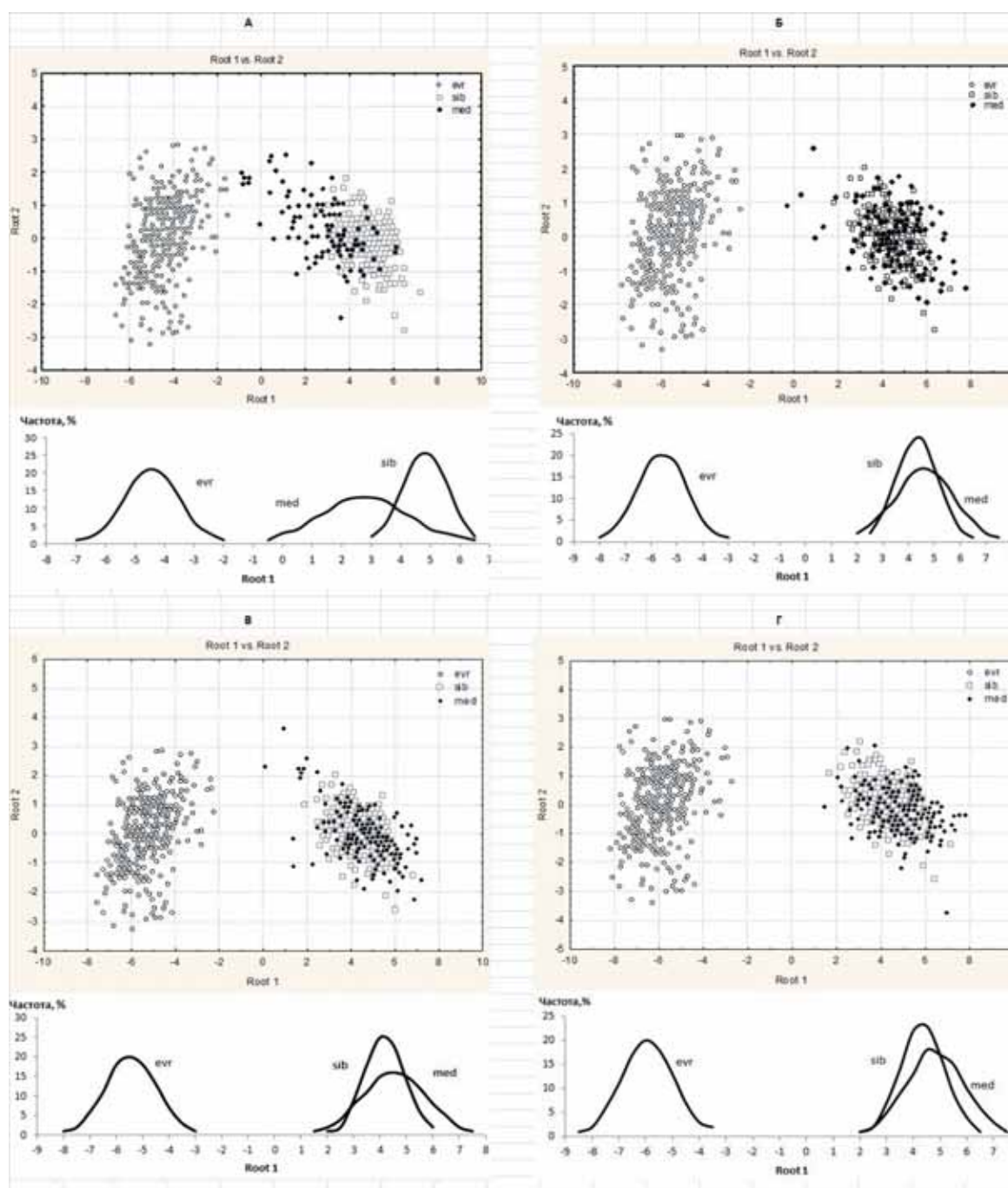


Рис. – Диаграмма рассеяния особей из районов г. Мончегорска (А), пос. Усть-Цильмы (Б), г. Салехарда (В), г. Игарки (Г) и распределение особей на шкале относительных расстояний Root 1

и сибирской [1]. Во всех обследованных нами популяциях с разной частотой (63–100%) встречаются три фенотипа особей ели сибирской – *ms*, *mss*, *s*. На отрезке от Надыма до Игарки присутствуют только эти фенотипы, от Усть-Цильмы до р. Полуй (66° с.ш. 68° в.д.) изредка встречаются особи промежуточных фенотипов (1–2%), близких к фенотипам ели сибирской. В популяциях ели из районов Мончегорска, Апатитов, Умбы, о. Среднего (Кандалакшский залив) особи промежуточных фенотипов *emm*, *m*, *mms* встречаются со значительной частотой (15–37%). В выборках из окрестностей г. Апатитов и с о. Среднего по 1–2% особей относятся к фенотипу *em* ели европейской.

Структуру популяций и их различия по районам хорошо отражает показатель разнообразия по частоте фенотипов особей. По его величине вся совокупность популяций разделяется на две группы: в первой из них (Мончегорск, Апатиты, Умба, о. Средний) он составляет 4–6, в остальных – 2–3. Для популяций из Усть-Цильмы, Печоры, Салехарда, с Полуя показатель составляет около 3, для других он близок к 2. Коэффициент географической вариации этого показателя довольно высок и составляет около 40%. Между средними показателями формы семенных чешуй и структурой популяций наблюдается большая зависимость. Например, корреляционное отношение средних показателей  $C_n - C_p$  и частоты особей фенотипа *s* составляет 0,98, а коэффициент корреляции – 0,97. Практически таков же уровень связи с показателем разнообразия популяций по частоте фенотипов особей (0,98 и 0,96 соответственно).

По величине дистанции Махаланобиса (SMD) северные популяции ели существенно отличаются от эталонной популяции ели европейской (45,4–127,9), при этом они близки к эталонной популяции ели сибирской из Восточной Сибири (0,07–4,52). По близости к европейскому эталону заметно вы-

деляются две группы северных популяций: первая с SMD до 100 (от Мончегорска до Полуя), вторая с SMD, равным 100 и более (восточнее Полуя). Относительно эталонной популяции ели сибирской также выделяются две группы северных популяций: с SMD 3,10–4,52 (Мончегорск, Апатиты, Умба, о. Средний) и прочие с SMD значительно менее 1 (0,07–0,66), которые практически не отличаются от ели из Восточной Сибири.

На общей шкале (Root 1) северные популяции значительно ближе к эталонной популяции ели сибирской, чем к ели европейской (рис.). Популяции из пунктов Красноселькуп, Самбург, Тазовский, Игарка оказываются более сибирскими, чем остальные, поскольку находятся в экстремальных для вида экологических условиях. Судя по характеру распределения фенотипов особей, величине показателя их разнообразия и дистанции Махаланобиса, слабое влияние генома ели европейской, по-видимому, простирается до р. Полуя (68° в.д.), поскольку уже в районе Надыма и далее на восток оно не прослеживается.

Северные популяции ели (особенно из района Надым – Игарка) по большинству показателей являются противоположностью популяциям ели с Украинских Карпат. Сходство между ними отмечается только по величине показателя разнообразия, поскольку в них присутствуют по три крайних фенотипа (сибирский и европейский соответственно).

Приведённые результаты изучения структуры популяций ели по Мурманской области (табл.) только в малой степени совпадают с результатами других авторов. Это вполне естественно, поскольку использованы разные по точности способы оценки формы чешуй. По остальной части рассмотренного предела распространения ели данных для сравнения до сих пор не было.

**Выводы.** Ель на северном пределе ареала по фенотипической структуре популяций характе-

2. Средние показатели формы семенных чешуй, структуры и фенотипического разнообразия популяций разных групп в общем ареале елей европейской и сибирской

Группа популяций	Фенотип популяций	N	n	ПФСЧ			Частота фенотипов, %									M	
				$C_n$	$C_p$	$C_n - C_p$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Lim	X
I	<i>P.e.</i>	4	841	25	79	-54	80	13	6	1	–	–	–	–	–	1,88–2,99	2,56
II	<i>P.eem.</i>	6	945	30	70	-40	37	27	24	10	2	–	–	–	–	3,78–4,82	4,31
III	<i>P.em.</i>	10	1790	34	64	-30	14	21	29	23	9	3	1	–	–	4,89–6,31	5,87
IV	<i>P.emm.</i>	14	1963	38	58	-20	4	9	22	30	22	8	4	1	–	5,15–6,89	6,60
V	<i>P.m.</i>	12	2466	53	43	-10	–	3	12	24	28	20	10	3	–	5,30–6,92	5,96
VI	<i>P.mms.</i>	22	4435	50	50	0	–	1	4	11	21	23	24	12	4	5,87–7,04	6,41
VII	<i>P.ms.</i>	10	1903	55	45	10	–	–	1	2	8	18	32	27	12	5,15–6,06	5,40
VIII	<i>P.mss.</i>	19	3032	62	42	20	–	–	–	1	2	6	19	36	36	2,93–5,05	4,50
IX	<i>P.s.</i>	30	4742	67	40	27	–	–	–	–	–	1	7	29	63	1,93–3,70	2,89

Примечание: фенотипы популяций: *P.e.* – *Picea europaea*; *P.eem.* – *Picea europaea-europaea-medioxima*; *P.em.* – *Picea europaea-medioxima*; *P.emm.* – *Picea europaea-medioxima-medioxima*; *P.m.* – *Picea medioxima*; *P.mms.* – *Picea medioxima-medioxima-sibirica*; *P.ms.* – *Picea medioxima-sibirica*; *P.mss.* – *Picea medioxima-sibirica-sibirica*; *P.s.* – *Picea sibirica*; N – число выборок; n – число особей; ПФСЧ – показатели формы семенных чешуй;  $C_n$  – коэффициент сужения (coefficient of narrowing);  $C_p$  – коэффициент сужения (coefficient of projection) 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; Lim – крайние значения; X – среднее значение признака

ризуется сравнительно небольшим внутривидовым и географическим разнообразием. Можно предполагать, что слабое влияние генома ели европейской простирается до 68° в.д., далее на восток его нет. Ель на северной окраине ареала значительно ближе к ели сибирской из Восточной Сибири, чем к ели европейской с Украинских Карпат. Результаты исследования могут быть полезны для решения вопросов популяционно-таксономического разнообразия ели европейской и сибирской в северных районах ареала и лесоводства, что приобретает дополнительную значимость в условиях современного смещения северной границы лесной зоны.

### Литература

1. 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.
2. Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885. 634 с.
3. Коропачинский И.Ю. Полиморфизм и структура популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на северном пределе распространения вида / И.Ю. Коропачинский, О.Н. Потемкин, А.В. Рудиковский, Е.В. Кузнецова // Сибирский экологический журнал. 2012. № 2. С. 175–184.
4. Попов П.П. «Эталонные» популяции для дискриминантного анализа в сплошном ареале елей европейской и сибирской // Экология. 2012. № 1. С. 16–21.
5. Попов П.П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 11. С. 1384–1402.
6. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–45.
7. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
8. Попов П.П. Структура и географическая дифференциация популяций ели в Предуралье // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2016. № 5 (61). С. 39–42.
9. Регель Э. Русская дендрология. 2-е изд. Вып. 1: Хвойные. СПб., 1883. 68 с.
10. Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // Новости систематики и высших растений. 2010. Т. 42. С. 5–23.