

УДК 630*165.1:630*165.5

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШЕК И ФОРМЫ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В СИБИРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА¹

© 2019 г. М. Н. Казанцева^{a, b}, С. П. Арефьев^{a, b}, П. П. Попов^{a, *}

^aИнститут проблем освоения Севера Тюменского НЦ СО РАН
Россия, 625003, Тюмень, ул. Малыгина, 86

^bТюменский государственный университет
Россия, 625003, Тюмень, ул. Володарского, 6

*E-mail: iposporov@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2017 г.

После доработки 05.03.2018 г.

Принята к публикации 05.06.2018 г.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) на территории Сибири в современный период характеризуется некоторыми особенностями: у нее сравнительно короткие шишки; показатели формы семенных чешуй существенно отличаются от ели европейской и популяций ели сибирской в европейской части ареала. Внутрипопуляционная (индивидуальная) изменчивость длины шишек несколько больше, чем географическая изменчивость, величина коэффициента сужения (C_n) значительно больше, а коэффициента вытянутости верхней части семенных чешуй (C_p) меньше, чем у ели европейской. Географическая изменчивость их очень низкая (около 4%), а внутрипопуляционная изменчивость в 2.5–3 раза выше. На всей территории региона показатель C_n больше показателя C_p , а разность их, как комплексного показателя признака, в среднем равна 25% при довольно высокой внутрипопуляционной изменчивости и почти вдвое меньшей географической. Отрицательная корреляция показателей C_n и C_p в пределах популяций среднего уровня (–0.328–0.694) прямолинейная. Сходство (корреляция) в географической изменчивости средних показателей длины шишек и формы семенных чешуй почти того же уровня. Результаты исследования могут быть полезны для решения вопросов популяционно-географической дифференциации ели сибирской с точки зрения лесоводства.

Ключевые слова: ель сибирская, длина шишек, форма семенных чешуй, изменчивость, Сибирь.

DOI: 10.1134/S0024114819020037

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) за Уралом распространена до Охотского побережья (Атлас ..., 1973; Соколов и др., 1977). При этом леса, образованные этим видом, составляют в структуре лесного фонда сравнительно небольшую часть (Цепляев, 1961) и распространены крайне неравномерно (Атлас ..., 1973). В лесоводческом отношении ель сибирская в сибирской части ареала до сих пор изучена значительно меньше, чем близкая к ней ель европейская. Это обусловлено, прежде всего, обширностью территории и труднодоступностью участков. В.Н. Сукачев (1938) отмечал крайнюю желательность изучения ели сибирской и высказывал предположение, что при более детальном ее исследовании, вероятно, при-

дется выделить географические расы, различающиеся не менее, чем ели европейская и сибирская.

Давно сложилось мнение, что ель сибирская мало отличается от ели европейской по многим признакам, и ряд ботаников, вслед за Ф.А. Теплоуховым (Теплоухов, 1868; Теплоухов, 1872), рассматривают их в качестве одного вида — ели обыкновенной (Schmidt-Vogt, 1977). По имеющимся данным ель в Сибири в значительной степени отличается от ели европейской по параметрам морфологических, физиологических (Попов, 1999), генетических признаков (Кравченко и др., 2008, 2013; Гончаренко, Падутов, 2001), структуре хромосомного аппарата (Круклис, 1971; Муратова, Владимирова, 2001). Наиболее существенные отличия этих двух видов заключаются в форме семенных чешуй и длине шишек, давно используемых в качестве диагностических признаков. В ботанической и лесоводческой литературе обычно

¹ Работа выполнена в рамках реализации плана НИР Тюменского НЦ СО РАН на 2018–2020 гг.

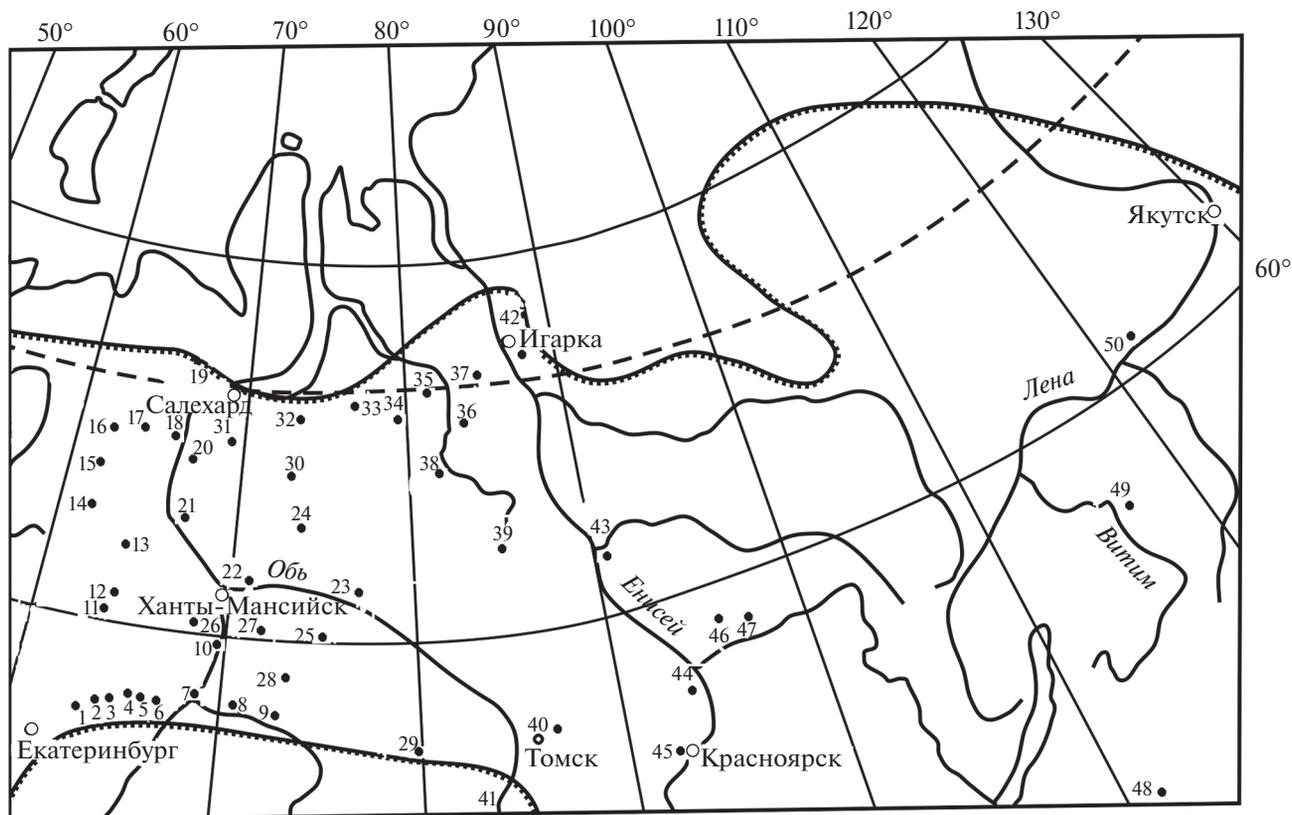


Рис. 1. Расположение пунктов (1–50) сбора материалов для изучения изменчивости ели на территории Сибири: 1 – Юшала, 2 – Тугулым, 3 – Успенское, 4 – Леваши, 5 – Велижаны, 6 – Янтык, 7 – Тобольск, 8 – Вагай, 9 – Дубровное, 10 – Уват, 11 – Куминский, 12 – Междуреченский, 13 – Зеленоборск, 14 – Усть-Манья, 15 – Саранпауль, 16 – Хулга, 17 – Овгорт, 18 – Ямгорт, 19 – Салехард и Лабитнанги, 20 – Полноват, 21 – Октябрьское, 22 – Ханты-Мансийск, 23 – Нижневартовск, 24 – Когалым, 25 – Угут, 26 – Чембакчина, 27 – Салым, 28 – Демьянка, 29 – Кыштовка, 30 – Нумто, 31 – Полуи, 32 – Надым, 33 – Новый Уренгой, 34 – Самбург, 35 – Тазовский, 36 – Красноселькуп, 37 – Сидоровск, 38 – Толька, 39 – Ратта, 40 – Томск, 41 – Горно-Алтайск, 42 – Игарка, 43 – Подкаменная Тунгуска, 44 – Енисейск, 45 – Красноярск, 46 – Бедоба, 47 – Дербина, 48 – Кыра, 49 – Бодайбо, 50 – Олекминск.

указывается, что длина шишек ели сибирской составляет 6–8 см, а форма семенных чешуй характеризуется так, как описал ее еще в 1843 г. К.Ф. Леддур (K.F. Ledebour): “шишки цилиндрические, чешуйки овальные, на конце закругленные и цельные, снаружи несколько выпуклые” (цит. по (Теплоухов, 1872; Кеппен, 1885)). Однако на таких больших пространствах, как Сибирь, возможно, ель не так однообразна, как предполагается. Несомненно, что помимо географической изменчивости ели сибирской имеется изменчивость внутривидовая, т.е. индивидуальная (Мамаев, 1972) между деревьями в пределах популяций. На необходимость дальнейшего изучения ели сибирской указал и Л.И. Милютин (2015). Целью настоящей работы является изучение индивидуальной (внутрипопуляционной) и межпопуляционной (географической) изменчивости длины шишек и формы семенных чешуй на большей части ареала ели сибирской в Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исходными материалами для изучения изменчивости ели сибирской послужили 50 популяционных выборок шишек на обширной территории – от Урала до Якутии. Большая часть их приходится на Западную Сибирь (рис. 1), где еловые леса распределены сравнительно кучно. В большинстве выборок число деревьев, с которых собраны шишки, 100 и более, а общее их число составляет около 7.7 тыс. шт. Методика сбора и обработки материалов опубликована (Попов, 1999, 2011; Попов и др., 2015а). Длину шишек определяли измерением линейкой, а форму чешуй характеризовали на их проекциях по величине коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) их верхней (наружной) части. Коэффициент C_n определяется в виде отношения ширины чешуйки (d) на 0.1 наибольшей ее величины (D) от верхнего края к D , обычно в процентах:

$$C_n = d : D \times 100 \quad (1)$$

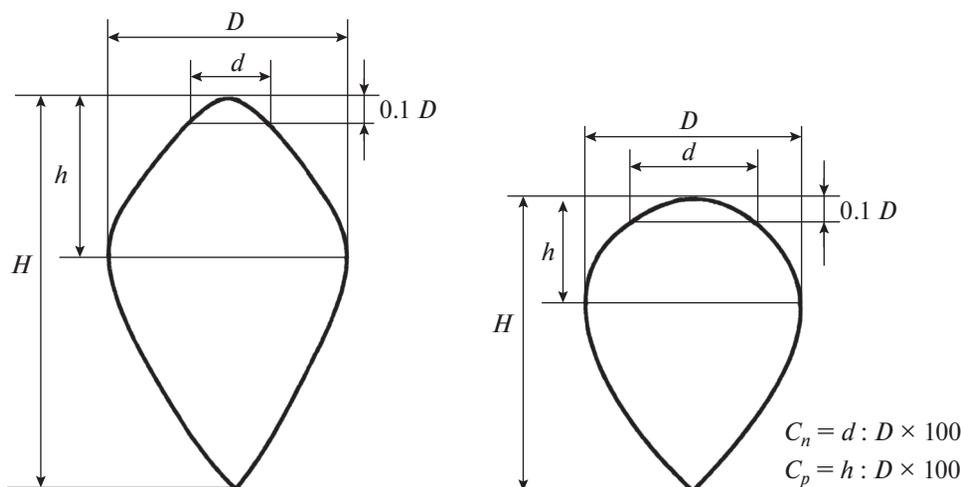


Рис. 2. Схема измерения семенных чешуй ели. H – общая высота, h – высота верхней части, D – наибольшая ширина, d – ширина на расстоянии $0.1D$ от вершины чешуйки, C_n – коэффициент сужения, C_p – коэффициент вытянутости.

C_p определяется отношением расстояния (h) от верхнего края до положения наибольшей ширины (D) к ней же:

$$C_p = h : D \times 100. \quad (2)$$

Исходные абсолютные размеры чешуй на их проекции (рис. 2) определяли с точностью 0.1 мм. Параметр $0.1D$ при определении коэффициента C_n используется в результате подбора, который подходил бы к чешуйкам разной формы. Отношение d и h к ширине семенных чешуй точнее характеризует форму их верхней части, чем отношение h к общей длине чешуй, которое использовалось некоторыми исследователями (Borchetti et al., 1988) при определении коэффициента вытянутости верхней (наружной) части чешуй. Разность показателей C_n и C_p или их отношение (Попов, 1999), как комплексный показатель признака полнее отражает его изменчивость. Подобный прием введен в широкую практику.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости длины шишек и показателей формы семенных чешуй использовали часть выборок (16 пунктов) из разных географических районов: южных (№№ 3, 4, 9, 29, 45, 49), северных (19, 32, 42, 50), и из средней части региона (21, 26, 40, 43, 44, 48). Для характеристики изменчивости признаков приведены два показателя: предельные, или крайние значения ($Lim.$) и коэффициент вариации (C_v). Максимальное значение длины шишек (L_c) в кроне деревьев (около 90 мм в среднем по 16 выборкам) превосходит ми-

нимальное (около 45 мм) в 2 раза (табл. 1). Средние значения коэффициента вариации составляют 11–15%. Изменчивость показателей C_n и C_p заметно меньше. Здесь максимальное значение превосходит минимальное в 1.62–1.65 раза. Коэффициент вариации показателя C_n составляет 6–14, а показателя C_p – 8–11%, т.е. вдвое меньше, чем в европейской части ареала (Попов, 1999). Изменчивость показателя C_n в юго-западной части региона несколько выше, чем на всей остальной территории. Скорее всего, это обусловлено, хотя и слабым, влиянием ели (в результате переноса пыльцы), произрастающей на Урале и в Предуралье, поскольку в западных и особенно юго-западных районах Тюменской области в составе популяций встречаются особи, которые по форме семенных чешуй могут быть отнесены к промежуточной (гибридной) форме ели европейской и сибирской. Внутрипопуляционная изменчивость комплексного показателя формы семенных чешуй ($C_n - C_p$) составляет около 30%. Дисперсионный анализ (табл. 2) показал относительно большую величину влияния (около 55%) фактора длины шишек и формы семенных чешуй и меньшую – фактора географического положения участка и взаимодействия факторов, хотя все они статистически достоверны ($F_{\phi} > F_{0.05}$).

Определенный интерес представляет изучение характера и уровня связи показателей C_n и C_p в пределах популяций. Оказалось, что корреляционное отношение и коэффициент отрицательной корреляции этих показателей во всех случаях достоверны и мало различаются по своей величине: в среднем корреляционное отно-

Таблица 1. Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели в сибирской части ареала

№ на рис. 1	n	L _c			C _n			C _p			C _n -C _p			Корреляция C _n и C _p	
		Lim	X ± S _x	C _v	Lim	X ± S _x	C _v	Lim	X ± S _x	C _v	Lim	X ± S _x	C _v	η ± S _η	R ± S _r
3	250	50-90	71 ± 0.5	11	42-75	60 ± 0.4	11	34-57	45 ± 0.3	11	-17 + 36	15 ± 0.6	32	0.560 ± 0.0526	0.525 ± 0.0541
4	235	45-90	66 ± 0.6	14	33-79	60 ± 0.6	14	33-62	43 ± 0.3	11	-20 + 45	17 ± 0.8	27	0.702 ± 0.0466	0.694 ± 0.0472
9	300	40-95	67 ± 0.5	15	39-78	63 ± 0.4	12	27-54	42 ± 0.2	11	-15 + 50	21 ± 0.5	29	0.567 ± 0.0832	0.512 ± 0.0867
19	195	35-75	51 ± 0.6	15	45-83	68 ± 0.5	10	30-55	39 ± 0.4	11	0-50	29 ± 0.7	29	0.620 ± 0.0560	0.553 ± 0.0600
21	100	50-90	66 ± 0.7	11	54-78	67 ± 0.5	8	33-50	40 ± 0.4	10	7-41	27 ± 0.8	29	0.494 ± 0.0878	0.463 ± 0.0895
26	150	43-90	64 ± 0.6	12	48-78	63 ± 0.3	11	33-54	41 ± 0.3	10	5-45	22 ± 0.8	45	0.584 ± 0.0667	0.552 ± 0.0685
29	110	45-90	68 ± 0.9	14	48-78	64 ± 0.5	9	33-51	41 ± 0.4	10	5-45	23 ± 0.8	37	0.568 ± 0.0792	0.552 ± 0.0802
32	117	43-85	61 ± 0.9	15	57-82	69 ± 0.5	7	30-48	39 ± 0.4	11	5-48	30 ± 0.8	31	0.567 ± 0.0768	0.502 ± 0.0806
40	150	50-90	65 ± 0.6	12	55-82	66 ± 0.4	7	32-53	42 ± 0.3	9	5-50	24 ± 0.6	31	0.578 ± 0.0671	0.567 ± 0.0677
42	210	35-85	62 ± 0.6	15	55-84	69 ± 0.4	8	30-53	41 ± 0.3	11	2-52	28 ± 0.6	30	0.601 ± 0.0554	0.556 ± 0.0576
43	170	50-95	64 ± 0.7	15	51-84	67 ± 0.4	8	33-57	42 ± 0.3	10	5-50	25 ± 0.7	31	0.637 ± 0.0595	0.595 ± 0.0620
44	130	50-95	67 ± 0.8	14	48-80	66 ± 0.5	8	33-57	43 ± 0.4	11	-5-42	23 ± 0.8	30	0.568 ± 0.0727	0.551 ± 0.0737
45	140	45-85	64 ± 0.7	14	51-80	64 ± 0.5	9	36-60	43 ± 0.4	11	-14 + 45	21 ± 0.8	27	0.695 ± 0.0612	0.603 ± 0.0679
48	130	35-65	54 ± 0.6	13	54-82	68 ± 0.5	8	31-50	41 ± 0.3	10	6-50	27 ± 0.7	28	0.352 ± 0.0827	0.328 ± 0.0835
49	150	45-80	62 ± 0.6	12	54-81	66 ± 0.3	7	31-50	41 ± 0.3	9	7-44	25 ± 0.5	26	0.429 ± 0.0742	0.360 ± 0.0767
50	125	50-90	66 ± 0.8	14	58-77	67 ± 0.4	6	41-48	41 ± 0.3	8	12-38	26 ± 0.7	25	0.474 ± 0.0794	0.389 ± 0.0831

Примечание. Здесь и в табл. 3-4: n – число деревьев в выборке; L_c – длина шишек, мм; C_n – коэффициент сужения и C_p – коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй, %; Lim – крайние значения в выборке, X ± S_x – среднее значение и его ошибка, C_v – коэффициент вариации; η ± S_η – корреляционное отношение и его ошибка, R ± S_r – коэффициент корреляции и его ошибка.

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа популяционно-географической изменчивости показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала

Дисперсия	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F_{Φ}	$F_{0.05}$
Общая	20655	159	—	—	—
Фактор А	11340	1	11340	218.20	3.94
Фактор В	956	7	136.57	2.63	2.10
АВ	875	7	125.07	2.41	2.10
Остаток	7484	144	51.97	—	—

Примечание. Факторы: А – длина шишек (L_c) и форма семенных чешуй (C_n-C_p); В – участки (выборки); F_{Φ} – коэффициент достоверности, $F_{0.05}$ – табличная 5% значимость.

Таблица 3. Географическая изменчивость средних показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели в сибирской части ареала

Признак	Показатель						
	Lim	$X \pm S_x$	C_v	$A \pm S_a$	t	$E \pm S_e$	t
L_c	50–71	64 ± 0.7	7.9	-0.893 ± 0.330	2.71	0.442 ± 0.622	0.71
C_n	60–70	66 ± 0.4	4.7	-0.315 ± 0.328	0.96	-1.295 ± 0.623	2.08
C_p	39–45	41 ± 0.2	3.7	0.606 ± 0.329	1.84	-0.241 ± 0.618	0.39
C_n-C_p	15–31	25 ± 0.6	17.0	-0.476 ± 0.428	1.45	-0.817 ± 0.624	1.31

Примечание. $A \pm S_a$ – показатель асимметрии и его ошибка, $E \pm S_e$ – показатель эксцесса и его ошибка, t – показатель достоверности ($t_{0.05} = 2.01$). Остальные обозначения см. табл. 1.

шение равно 0.562, а коэффициент корреляции составляет -0.519 . Близость числовых значений этих коэффициентов указывает на прямолинейность связи, поскольку величина коэффициента криволинейности связи недостоверна ($\eta^2-R^2 = 0.046 < 0.1$). Таким образом, чем больше коэффициент сужения чешуй (C_n), тем меньше “вытянутость” их верхней части (C_p), и наоборот. Поскольку корреляция показателей только среднего уровня, имеются отклонения от этой закономерности. В целом же уровень и характер связи показателей C_n и C_p такой же, как в популяциях ели на европейской части ареала (Попов, 2005). Связь показателей формы семенных чешуй с длиной шишек в пределах популяций отсутствует (Попов, 2012).

Географическая изменчивость средних показателей длины шишек (рис. 3) и формы семенных чешуй (C_n , C_p , C_n-C_p) определена по всем 50 выборкам. С точки зрения общей географической изменчивости признака елей европейской и си-

бирской эти шишки ближе к мелким (Попов, 2011):

Средины классов								
длины шишек, мм:	50	53	56	59	62	65	68	71
Число выборок, шт.:	2	1	2	5	8	15	10	7

В большей части выборок (42 шт.) длина шишек составляет 60–71 мм и только в 8 выборках она равна 50–59 мм. Во всем ряду выборок среднее значение их 64.2 ± 0.71 мм, коэффициент вариации – 7.9%, медиана – 65 мм, коэффициент асимметрии -0.893 ± 0.3298 при $t = 2.71$; коэффициент эксцесса -0.442 ± 0.6225 при $t = 0.71$ (табл. 3). Наименьшая длина шишек характерна для популяций, располагающихся в основном вдоль Северного полярного круга. Вся остальная территория занята популяциями ели с длиной шишек, равной 60–70 мм.

Примерно в тех же пределах изменчивость признака определена Г.М. Говориным (1992) в бассейне Енисея. Аналогичные оценки длины

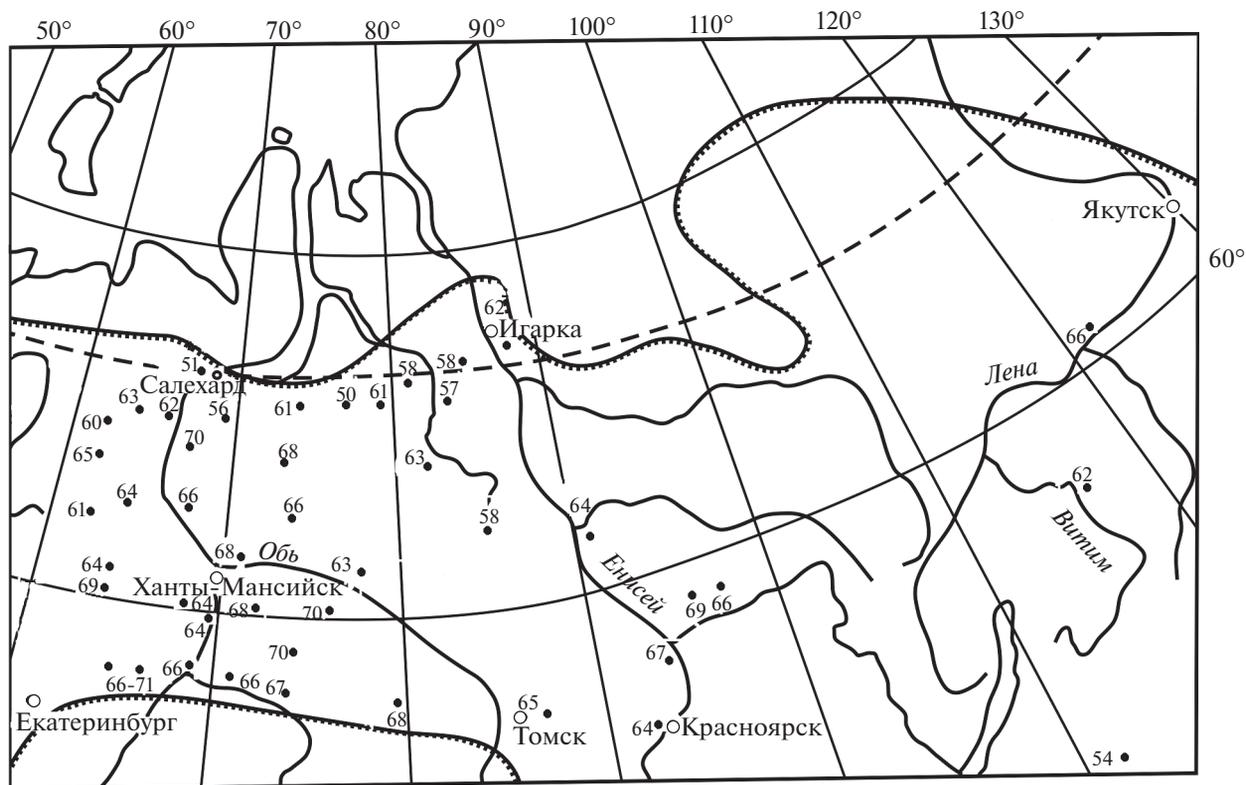


Рис. 3. Географическая изменчивость средней длины шишек ели на территории Сибири в пунктах сбора материала (см. рис. 1).

шишек ели на восточном пределе ареала ели сибирской даны в работах А.М. Науменко (1964), С.А. Андреева (1986), О.Н. Арбузовой (1994). На северном пределе распространения ели в Восточной Сибири (от Туруханска до Верхоянска) средняя длина шишек равна 50–51 мм, а в центральной части ареала (Алтай, Томск, Иркутская область, Бурятия) она оказалась значительно больше (76–79 мм), чем в других районах Сибири (Коропачинский и др., 2012). В целом же нет четкой зависимости изменения средней длины шишек в направлении север–юг, как на европейской части ареала (Попов, Александров, 2010; Попов, 2011). Шишки длиной 60–70 мм в относительно благоприятных условиях произрастания ели содержат примерно 80–100 полных семян (Попов, 1996). Но на северном пределе распространения ели в Сибири шишки (несколько меньшей длины) на большей части деревьев содержат пустые семена, а полные характеризуются пониженной и очень низкой всхожестью (Норин, 1958; Попов и др., 2015в; Арефьев и др., 2016).

Среднее значение показателя C_n равно 66 (60–70), показателя C_p – 41 (39–45), их разности ($C_n - C_p$) – 25 (15–31%). В популяциях ели европейской показатель C_n (25–40%) больше показателя

C_p (70–80%), а их разность (–55...–40%) имеет отрицательный знак (Попов, 2005). Соответствующие коэффициенты географической (межпопуляционной) вариации составляет 4.7, 3.7, 17.0%. Для всей территории бывшего СССР эти показатели равны 26, 20.5, 40%. Характер распределений анализируемых признаков в целом близок к нормальному. Здесь наблюдается достоверная отрицательная величина эксцесса (-1.295 ± 0.623 ; $t = 2.08$) только по показателю C_n , поскольку во всем ряду не оказалось ни одной выборки с величиной признака, равной 65%, разделяющей ряд на две примерно равные части. Но это явление, скорее всего, случайное. Отсутствие достаточно четких отклонений величины эксцесса по анализируемым признакам (L_c , C_n , C_p , $C_n - C_p$) от нормального распределения свидетельствует об относительно большой географической однородности популяций ели в регионе. Хотя величина достоверных различий средних значений в выборках составляет по длине шишек около 2 мм, по показателям формы семенных чешуй – 2%. Достоверные различия некоторых выборок по длине шишек и форме семенных чешуй, вероятно, обусловлены особенностями популяций, связанными

Таблица 4. Географическая корреляция средних показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели в сибирской части ареала

Коррелирующие признаки	$\eta \pm S_\eta$	t_η	$R \pm S_r$	t_r	K_k
C_n и C_p	0.726 ± 0.0993	7.31	-0.693 ± 0.1040	6.66	0.046
C_n и L_c	0.544 ± 0.1212	4.49	-0.525 ± 0.1228	4.27	0.020
C_p и L_c	0.448 ± 0.1290	3.47	$+0.426 \pm 0.1306$	3.26	0.019
$C_n - C_p$ и L_c	0.543 ± 0.1212	4.48	-0.530 ± 0.1224	4.33	0.015

Примечание. K_k – показатель криволинейности связи ($\eta^2 - R^2$). Остальные обозначения см. табл. 1.

ми со значительным расстоянием между участками их расположения.

Степень сходства в географической изменчивости анализируемых показателей на сибирской части ареала характеризуется средним уровнем их прямолинейной корреляции (табл. 4). Например, уравнения связи среднего показателя длины шишек и комплексного показателя формы семенных чешуй ($C_n - C_p$) имеют вид:

$$L_c = -0.633C_n - C_p + 79.84, \quad (3)$$

$$C_n - C_p = -0.443L_c + 53.18. \quad (4)$$

Ошибка уравнений 1.17. Расчетные значения признаков составляют примерно следующие величины, которые в целом соответствуют показателям их географической изменчивости:

$C_n - C_p$	15	18	21	24	27	30		
L_c	70	68	67	65	63	61		
L_c	50	53	56	59	62	65	68	70
$C_n - C_p$	31	30	29	27	26	24	23	22

Корреляция эмпирических и расчетных величин L_c ($\eta = 0.670 \pm 0.1071$; $R = 0.537 \pm 0.1217$) и $C_n - C_p$ ($\eta = 0.550 \pm 0.1205$; $R = 0.546 \pm 0.1209$) имеет тот же уровень. Корреляция по L_c достоверно отличается от прямолинейной.

В связи со слабой географической зависимостью анализируемых признаков не обнаруживается и их достаточно четкой соответствующей динамики. Только по показателю $C_n - C_p$ при градации в 5–6% (15–20; 21–25; 26–30%) видна достаточно ясная картина его географического изменения в Западной Сибири (Попов и др., 2015б). В данном случае популяции с меньшими показателями $C_n - C_p$ располагается также в самой юго-западной части региона, с наибольшими – в северной. Сюда же относятся выборки из райо-

на Горно-Алтайска ($C_n - C_p = 30\%$) и Забайкалья ($C_n - C_p = 27\%$). Вся остальная территория занята популяциями с промежуточными значениями этого показателя (21–25%).

Поскольку в географической изменчивости длины шишек и показателей формы семенных чешуй наблюдается большое сходство, то попробуем разделить всю совокупность популяций на группы по классам формы семенных чешуй и длины шишек. При этом установлено, что в группе популяций с наибольшей заостренностью (угловатостью) чешуй оказываются только “крупные” шишки (64 мм и более). В группе с несколько меньшей угловатостью чешуй – преимущественно такие же шишки и только в двух выборках шишки класса меньшей длины. Группа популяций ели с наибольшей притупленностью семенных чешуй (26% и более) “содержит” популяции со всеми классами шишек. Средние показатели длины шишек по классам формы семенных чешуй ($C_n - C_p$) в значительной степени отражают особенности географической дифференциации популяций ели на территории Сибири. Группы популяций со средней и большой величиной показателя $C_n - C_p$ несколько ближе друг к другу, чем группы со средней и меньшей величиной шишек.

Особенности географической изменчивости и дифференциации популяций ели в Сибири можно объяснить отчасти условиями произрастания и характером ее расселения в прошлом. Такой характер распространения вида, скорее всего, остаточный от предшествующего периода, когда он был распространен более широко. Ель, произрастающая часто на небольших участках, иногда среди заболоченных пространств, “эволюционирует” как бы сама в себе без внешнего притока генов и формирует из поколения в поколение признаки почти одинаковых параметров, часто отличающихся от европейских популяций ели (Schmidt-Vogt, 1977; Borchetti et al., 1988).

Заключение. Ель сибирская на большей части Сибири в современный период имеет сравнительно короткие шишки (50–70, иногда до 80 мм), во внутривидовой изменчивости амплитуда признака несколько больше (45–90 мм). Географическая изменчивость средних значений коэффициента сужения (C_n) небольшая и находится в пределах 60–70%, коэффициента вытянутости чешуй – 39–45%. Показатель разности их в среднем составляет около 25% при довольно высокой внутривидовой изменчивости и значительно меньшей – географической. Результаты исследования могут быть полезны для решения вопросов популяционно-географической дифференциации ели сибирской с точки зрения лесоводства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев С.А. Ель сибирская в верховьях р. Гилюй // Лесоведение. 1986. № 2. С. 80–86.
- Арбузова О.Н. *Picea* и *Larix* (Pinaceae) в плейстоценовых флорах района реки Берелех (Бассейн реки Колымы) // Ботанический журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 1–10.
- Арефьев С.П., Казанцева М.Н., Попов П.П. Некоторые особенности в изменчивости семян ели сибирской в северных районах ареала (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Вестник Тюменского гос. университета. Экология и природопользование. 2016. Т. 2. № 4. С. 96–107.
- Атлас лесов СССР. М.: ГУГК, 1973. 222 с.
- Говорин Г.М. Изменчивость ели сибирской в бассейне Енисея // Лесоведение. 1992. № 5. С. 56–60.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: Институт леса Национальной АН Беларуси, 2001. 197 с.
- Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб.: Типография Императорской Академии наук, 1885. 634 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 // Сибирский экологический журн. 2012. № 2. С. 175–184.
- Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Милютин Л.И. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 45–53.
- Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Эжарт А.К. Генетический полиморфизм ели сибирской *Picea obovata* (Pinaceae) в азиатской части ареала // Вестник Северо-Восточного НЦ ДВО РАН. 2013. № 2. С. 74–85.
- Круклис М.В. Кариологические особенности *Picea obovata* Ledeb. // Лесоведение. 1971. № 2. С. 76–84.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
- Милютин Л.И. О таксономическом статусе и внутривидовой изменчивости ели сибирской (*Picea obovata*) // Ботанический журн. 2015. Т. 100. № 1. С. 33–38.
- Муратова Е.Н., Владимирова О.С. Добавочные хромосомы кариотипа ели сибирской *P. obovata* // Цитология и генетика. 2001. № 4. С. 38–44.
- Науменко А.М. *Picea obovata* Ledeb. на крайнем северо-восточном пределе своего ареала // Ботанический журн. 1964. Т. 49. № 7. С. 1008–1013.
- 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.
- Попов П.П. Предварительная оценка выхода семян из шишек ели // Лесное хозяйство. 1996. № 6. С. 35–36.
- Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.
- Попов П.П. Ель европейская и сибирская: Структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- Попов П.П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // Лесоведение. 2011. № 5. С. 54–60.
- Попов П.П. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 6. С. 729–734.
- 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., Александров А., Недкова Е. Географическая изменчивость и фенотипическая структура популяций ели обыкновенной по форме семенных чешуй // Наука за гората (Forest science). 2015a. Кн. 2. С. 1–15.
- Попов П.П., Арефьев С.П., Гашева Н.А., Казанцева М.Н. Географическая изменчивость и фенотипическая структура популяций *Picea obovata* (Pinaceae) в Западной Сибири // Ботанический журн. 2015b. Т. 100. № 9. С. 927–938.
- Попов П.П., Арефьев С.П., Гашева Н.А., Казанцева М.Н. Качество семян *Picea obovata* (Pinaceae) на северной границе ареала (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Растительные ресурсы. 2015в. Т. 51. № 4. С. 512–519.
- Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. 163 с.
- Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с.
- Теплоухов Ф.А. Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесной журн. 1872. Вып. 6. С. 86–91.
- Цепляев В.П. Леса СССР. М.: Сельхозиздат, 1961. 216 с.
- Borchetti M., Giannini R. and Menozzi P. Geographic Variation in Cones of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Silvae genetica. 1988. V. 37. № 5–6. P. 178–184.
- Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Waldgesellschaften. Hamburg; Berlin: Paul Parey, 1977. V. 1. 647 с.
- Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1868. V. 41. № 3. С. 244–252.

Individual and Geographic Variability of Cones and Seed Scale Forms of Siberian Spruce in the Siberian Part of the Range

M. N. Kazantseva^{1,2}, S. P. Aref'ev^{1,2}, and P. P. Popov^{1,*}

¹*Institute of the Problems of Northern Development, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Malygina st. 86, Tyumen, 625026, Russia*

²*University of Tyumen
Volodarskogo st. 6, Tyumen, 625003, Russia*

*E-mail: ipospopov@mail.ru

Received 25 December 2017

Revised 5 March 2018

Accepted 5 June 2018

Recent features of Siberian pine (*Picea obovata* Ledeb.) in Siberia included relatively short cones, and seed scale form-factors distinct from the population in European part of the range and Norway spruce. Intrapopulation (individual) variability of length of the cones was somewhat higher than the geographic variability. Contraction factor of cones (C_n) was significantly larger and elongation factor of terminal parts of seed scale (C_p) were lower than those of Norway spruce. Geographic variability of the coefficients was very low (around 4%). However, the intrapopulation variability was 2.5–3 times higher. C_n exceeded C_p across most of the study area. Their difference, an integral indicator of character was 25% on average, with relatively high intrapopulation variability and twice as low geographical variability. C_n and C_p negatively linearly correlated within a population, with coefficients of $-0.328\dots-0.694$. Average length of cones and seed scale form-factors correlated likewise across geographical variants. The new data could be applied in silvicultural differentiation of Siberian spruce.

Keywords: *Siberian spruce, length of cones, cone scales' form-factor, variability, Siberia.*

Acknowledgements: This study was performed in the framework of the planned research efforts of Tyumen Research Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences for 2018–20.

REFERENCES

- Andreev S.A., El' sibirskaya v verkhov'yakh r. Gilyui (Siberian spruce in Upper Gilyuy), *Lesovedenie*, 1986, No. 2, pp. 80–85.
- Arbuzova O.N., *Picea* i *Larix* (*Pinaceae*) v pleistotsenovykh florakh raiona reki Berelekh (Bassin reki Kolymy) (*Picea* and *Larix* (*Pinaceae*) in the Pliocene and Pleistocene floras of the Berelekh river region (Kolyma river basin)), *Botanicheskii zhurnal*, 1994, Vol. 79, No. 5, pp. 1–10.
- Aref'ev S.P., Kazantseva M.N., Popov P.P., Nekotorye osobennosti v izmenchivosti semyan eli sibirskoi v severnykh raionakh areala (Yamalo-Nenetskii avtonomnyi okrug) (Some features in the variability of Siberian spruce seeds in the northern regions of habitat (Yamalo-Nenets Autonomous District)), *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie*, 2016, Vol. 2, No. 4, pp. 96–107.
- Atlas lesov SSSR, (Atlas of forests of the USSR), Moscow: GUGK, 1973, 222 p.
- Borghetti M., Giannini R., Menozzi P., Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), *Silvae genetica*, 1988, Vol. 37, No. 5–6, pp. 178–184.
- Goncharenko G.G., Padutov V.E., *Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika elei Palearktiki* (Population and evolution genetics of the spruce in the Palearctic), Gomel: Izd-vo IL NANB, 2001, 197 p.
- Govorin G.M., *Izmenchivost' eli sibirskoi v basseine Eniseya* (Variability of Siberian spruce in Yenisey basin), *Lesovedenie*, 1992, No. 5, pp. 56–60.
- Keppen F.P., *Geograficheskoe rasprostranenie khvoynykh derev'ev v Evropeiskoi Rossii i na Kavkaze* (Geographical patterns of coniferous trees in European part of Russia and in Caucasus), Saint-Petersburg: Tipografiya Imperatorskoi Akademii nauk, 1885, 634 p.
- Koropachinskii I.Y., Potemkin O.N., Rudikovskii A.V., Kuznetsova E.V., Polymorphism and structure of populations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at the northern limits of the species distribution, *Contemporary problems of ecology*, 2012, Vol. 5, No. 2, pp. 127–135.
- Kravchenko A.N., Larionova A.Y., Ekart A.K., Geneticheskii polimorfizm populyatsii eli sibirskoi *Picea obovata* (*Pinaceae*) v aziatskoi chasti areala (Genetic polymorphism of Siberian spruce *Picea obovata* (*Pinaceae*) populations in the Asian part of habitat), *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2013, No. 2, pp. 74–85.
- Kravchenko A.N., Larionova A.Y., Milyutin L.I., Genetic polymorphism of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in Middle Siberia, *Russian Journal of Genetics*, 2008, Vol. 44, No. 1, pp. 35–43.
- Krukliis M.V., Kariologicheskie osobennosti *Picea obovata* Ledeb. (Karyological features of *Picea obovata* Ledeb.), *Lesovedenie*, 1971, No. 2, pp. 75–84.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere semeistva Pinaceae na Urale)* (The forms of intraspecific variation of woody plants (case study of *Pinaceae* family in Urals)), Moscow: Nauka, 1972, 284 p.
- Milyutin L.I., O taksonomicheskom statuse i vnutrividovoi izmenchivosti eli sibirskoi (*Picea obovata*) (On the taxonomic status and intraspecific variability of Siberian spruce

- (*Picea obovata*)), *Botanicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 100, No. 1, pp. 33–38.
- Muratova E.N., Vladimirova O.S., Dobavochnye khromosomy kariotipa eli sibirskoi *P. obovata* (Additional chromosomes in the karyotin of Siberian spruce *P. obovata*), *Tsitologiya i genetika*, 2001, Vol. 35, No. 4, pp. 38–44.
- Naumenko A.M., *Picea obovata* Ledeb. na krainem severovostochnom predele svoego areala (*Picea obovata* Ledeb. on the northeastern limit), *Botanicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 49, No. 7, pp. 1008–1013.
- Norin B.N., K poznaniyu semennogo i vegetativnogo vozobnovleniya drevesnykh porod v lesotundre (Understanding seed and vegetative recovery of tree species in forest-tundra), In: *Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie (Vegetation of High Arctic: the exploration)* Moscow–Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1958, Vol. 3, pp. 154–244 (303 p.).
- Popov P., Alexandrov A., Nedkova E., Geograficheskaya izmenchivost' i fenotipicheskaya struktura populyatsii eli obyknovЕННОй по форме семённых чешуи (Geographic variability and phenotype structure of common spruce populations according to shape of cone scales), *Nauka za gorata (Forest science)*, 2015, Vol. 51, No. 2, pp. 1–15.
- Popov P.P., *El' evropeiskaya i sibirskaya: Struktura, intergradatsiya i differentsiatsiya populyatsionnykh sistem* (European and Siberian spruce: structure, intergradation and differentiation of population systems), Novosibirsk: Nauka, 2005, 231 p.
- Popov P.P., *El' na vostoке Evropy i v Zapadnoi Sibiri: Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' i ee lesovodstvennoe znachenie* (Spruce in Eastern Europe and West Siberia: silvicultural value of population and geographical variability), Novosibirsk: Nauka, 1999, 169 p.
- Popov P.P., Populyatsionno-geograficheskaya izmenchivost' shishek eli evropeiskoi i sibirskoi (Population-geographical variability of Norway spruce and Siberian spruce cones), *Lesovedenie*, 2011, No. 5, pp. 54–60.
- Popov P.P., Predvaritel'naya otsenka vykhoda semyan iz shishek eli (Forecast of seed efficiency of pine cones), *Lesnoe khozyaistvo*, 1996, No. 6, pp. 35–36.
- Popov P.P., Sootnoshenie pokazatelei dliny shishek i formy semennykh cheshui v populyatsiyakh *Piceae abies* i *P. obovata* (*Pinaceae*) (Correlation of indexes of cone length and seed scale shape in populations of *Picea abies* and *P. obovata* (*Pinaceae*)), *Botanicheskii zhurnal*, 2012, Vol. 97, No. 6, pp. 729–734.
- Popov P.P., Aleksandrov A.K., Izmenchivost' dliny shishek i formy semennykh cheshui eli evropeiskoi v zavisimosti ot geograficheskoi shirotы (Variability of cone length and seed scale shape in Norway spruce related to geographical latitude), *Lesovedenie*, 2010, No. 4, pp. 66–73.
- Popov P.P., Aref'ev S.P., Gasheva N.A., Kazantseva M.N., Geograficheskaya izmenchivost' i fenotipicheskaya struktura populyatsii *Picea obovata* (*Pinaceae*) v Zapadnoi Sibiri (Geographic variability and phenotypic structure of *Picea obovata* (*Pinaceae*) populations in the Western Siberia), *Botanicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 100, No. 9, pp. 927–938.
- Popov P.P., Aref'ev S.P., Gasheva N.A., Kazantseva M.N., Kachestvo semyan *Picea obovata* (*Pinaceae*) na severnoi granitse areala (Yamalo-Nenetskiy avtonomnyi okrug), *Rastitel'nye resursy*, 2015, Vol. 51, No. 4, pp. 512–519.
- Schmidt-Vogt H., Die Fichte. Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften, Hamburg – Berlin: Paul Parey, 1977, Vol. 1, 647 p.
- Sokolov S.Y., Svyazeva O.S., Kubli V.A., *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR. Tissovye-kirkazonovye* (Ranges of tress and shrubs in the USSR. Taxaceae – Aristolochiaceae), Leningrad: Nauka, 1977, Vol. 1, 163 p.
- Sukachev V.N., *Dendrologiya s osnovami lesnoi geobotaniki* (Dendrology with the basics of forest geobotany), Moscow, Leningrad: Goslestekhzdat, 1938, 574 p.
- Teplouchoff T., Ein Beitrag zur Kenntniss der Sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb., *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 1868, Vol. 41, No. 3, pp. 244–252.
- Teploukhov F.A., Izvestiya o deyatel'nosti Lesnogo obshchestva (Soobshchenie o kollektcii elovykh shishek v Lesnom otdele Politekhnikheskoi vystavki) (Bulletin of the Forest Society actions (Report on the spruce cones collection at the Forest Department of the Polytechnic exposition)), *Lesnoi zhurnal*, 1872, No. 6, pp. 86–91.
- Tseplyaev V.P., *Lesa SSSR: Khozyaistvennaya kharakteristika* (Forests of the USSR: Economic character), Moscow: Sel'khozgiz, 1961, 456 p.