

Пётр Петрович ПОПОВ¹
Станислав Павлович АРЕФЬЕВ²
Мария Николаевна КАЗАНЦЕВА³

УДК 630*165.1:630*165.5

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ
В ЗАПОВЕДНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ,
«КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» И «БАСЕГИ»**

¹ доктор биологических наук,
главный научный сотрудник сектора Биоразнообразия
и динамики природных комплексов,
Институт проблем освоения Севера,
ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН
iprosorov@mail.ru

² доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник кафедры криософии,
Тюменский государственный университет;
заведующий сектором Биоразнообразия
и динамики природных комплексов,
Институт проблем освоения Севера,
ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН
sp_arefyev@mail.ru

³ кандидат биологических наук,
доцент кафедры экологии и генетики,
Тюменский государственный университет;
ведущий научный сотрудник сектора Биоразнообразия
и динамики природных комплексов,
Институт проблем освоения Севера,
ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН
mnkazantseva@yandex.ru

Цитирование: Попов П. П. Фенотипическая структура популяций ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес» и «Басеги» / П. П. Попов, С. П. Арефьев, М. Н. Казанцева // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2017. Том 3. № 3. С. 50-60.
DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60

Аннотация

В статье представлены результаты изучения структуры популяций ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес» и «Басеги» на основе фенотипов особей, выделяемых по параметрам фенотипов популяций.

Показано, что в заповедниках, располагающихся в европейской части России на большом расстоянии друг от друга с запада на восток, существуют большие различия в фенотипической структуре популяций ели. В Центрально-Лесном заповеднике отмечено существенное преобладание особей фенотипов ели европейской (67%), в заповеднике «Кологривский лес» преобладают особи промежуточных фенотипов (73%), в заповеднике «Басеги» — особи фенотипов ели сибирской (86%). На территории этих заповедников встречается различная доля (33, 73, 14% соответственно) особей промежуточных фенотипов ели. Результаты исследования представляют собой новую информацию о фенотипической структуре популяций ели на территории заповедников и приемах ее изучения.

Ключевые слова

Заповедники, ель, фенотипы особей, фенотипическая структура популяций.

DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60

Введение

Заповедники Центрально-Лесной (Тверская область), «Кологривский лес» (Костромская область), «Басеги» (Пермский край) располагаются в европейской части России с запада на восток на значительном (25° по долготе) и примерно равном расстоянии друг от друга. В схеме ботанико-географического районирования первый из них находится в зоне хвойно-широколиственных лесов, второй — в зоне южной тайги и третий — в поясе горных лесов средней тайги Среднего Урала. На территории заповедников преобладают еловые леса [2, 4, 5, 6, 11]. Можно предположить, что ель в них существенно различается по многим биологическим признакам, в том числе и по фенотипической структуре, в основном определяющей ее популяционно-таксономическое положение.

Цель данной работы — изучение структуры популяций ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес», «Басеги» на основе фенотипов особей, выделяемых по параметрам фенотипов популяций.

Материал и методы исследований

Изучение фенотипической структуры популяций ели по форме семенных чешуй, в большой степени обусловленной генетическими факторами [7, 12, 13], на территории заповедников проведено по опубликованной ранее методике [8, 9]. В Центрально-Лесном заповеднике сбор шишек производили на участках разных типов леса или ассоциаций [11]: ельнике сфагново-черничном, чернично-кисличном, кисличном, липняково-ясенниковом. На территории заповедника

«Кологривский лес» шишки собирали на участках ельников: кислично-черничном, кислично-липняковом, кисличном, черничном, чернично-долгомошном. В окрестностях заповедника «Басеги» аналогичные сборы производили на участках ельника кислично-черничного.

Структуру популяций изучали при 9-классной градации фенотипов особей (e, eem, em, emm, m, mms, ms, mss, s), соответствующих фенотипам популяций [8]: P.e., P.eem., P.em., P.emm., P.m., P.mms., P.ms., P.mss., P.s. с градацией показателя Сп-Ср в 10 (-50, -40, -30, -20, -10, 0, 10, 20, 30)%. Всю совокупность фенотипов особей можно разделить на три группы: первая — фенотипы особей ели европейской (e, eem, em); вторая — особи промежуточных фенотипов (emm, m, mms); третья — фенотипы особей ели сибирской (ms, mss, s). Показатель внутривидового разнообразия [3] рассчитывали по частоте фенотипов 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. Число особей в выборках достаточно велико (по 100 шт. и более), все результаты статистически высоко достоверны.

Результаты и обсуждение

В Центральном-Лесном заповеднике структура популяций, независимо от типа леса, представлена 6-ю фенотипами, 2/3 из них являются фенотипами ели европейской, 1/3 — особями промежуточных фенотипов (таблица 1). Особей фенотипов ели сибирской здесь нет. Показатель разнообразия (5,40-6,02) довольно высокий.

В заповеднике «Кологривский лес» также, независимо от типа леса, структура популяций почти на 3/4 (27% + 28% + 18%) представлена особями промежуточных фенотипов. Особей фенотипов ели европейской (1% + 3% + 14%) и сибирской (7% + 2% + 0%) значительно меньше (таблица 2). Причем особей крайнего фенотипа s (в группе сибирских фенотипов) в составе популяций нет. Показатель разнообразия (5,85-6,68) несколько выше, чем в Центральном-Лесном заповеднике. Популяции ели в заповеднике «Кологривский лес» по фенотипической структуре занимают среднее (промежуточное) положение. Как видно, они существенно отличаются от показателей на территории Центрального-Лесного заповедника.

В окрестностях заповедника «Басеги» наблюдается очень большое преобладание (31% + 38% + 17%) особей фенотипов ели сибирской, и только около 14 (10 + 4)% особей относятся к промежуточным фенотипам (mms, m). Особей других фенотипов в составе популяций нет (таблица 3). Показатель разнообразия (4,36-5,00) сравнительно небольшой и соответствует среднему уровню. Интересно, что практически такое же соотношение частот фенотипов: 86 (27 + 34 + 25)% и 14 (7 + 7)% — оказалось на территории Висимского заповедника в Свердловской области, располагающегося несколько южнее и восточнее (57° 24' с. ш. 59° 34' в. д.), чем территория заповедника «Басеги».

Таблица 1

Фенотипическая структура и показатель разнообразия популяций ели по частоте фенотипов в Центральном-Лесном заповеднике (Тверская область)

Table 1

Phenotypic structure and indicator of the diversity of spruce populations by the frequency of phenotypes in the "Tsentralno-Lesnoy" reserve (Tver Region)

№ участка	Тип леса	n	Частота фенотипов, %									M
			европейские			промежуточные			сибирские			
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	Есф-ч	118	12	19	31	26	8	4	—	—	—	5,40
2	Еч-к	114	16	23	29	21	8	3	—	—	—	5,44
3	Ек	119	24	16	28	17	9	5	1	—	—	6,02
4	Елп-ясм	141	14	20	36	18	9	2	1	—	—	5,70
Среднее	—	—	16	20	31	21	9	3	—	—	—	5,45

Примечание: (здесь и в таблицах 2-3) Есф-ч — ельник сфагново-черничный; Еч-к — ельник чернично-кисличный; Ек — ельник кисличный; Елп-ясм — ельник липняково-ясменниковый; Ек-лп — ельник кислично-липняковый; Еч — ельник черничный; Еч-дм — ельник чернично-долгомошный; n — число особей в выборке; 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

Note: (here and in Tables 2-3) Есф-ч — sphagnum-bilberry; Еч-к — bilberry-wood-sour spruce forest; Ек — -ur; Елп-ясм — linden-woodruff; Ек-лп — -ur-linden; Еч — bilberry; Еч-дм — bilberry-haircap-moss spruce forest; n is the number of individuals in the sample; phenotypes of individuals: 1 — e, 2 — eem, 3 — em, 4 — emm, 5 — m, 6 — mms, 7 — ms, 8 — mss, 9 — s; M — an indicator of diversity in the frequency of phenotypes

Все показатели в заповеднике «Басеги» существенно отличаются от показателей на территории заповедника «Кологривский лес» и еще больше от показателей на территории Центрально-Лесного заповедника. Эти различия обусловлены, прежде всего, географическим положением территорий заповедников с соответствующим комплексом природно-климатических и исторических условий формирования и генезиса популяций, особенностями процессов естественной (интрогрессивной) гибридизации елей европейской и сибирской [1]. В комплексе популяционно-географических районов [8] популяции ели в Центральном-Лесном заповеднике соответствуют их группе в районе III (фенотип популяций P.em. — *Picea europaea-medioxima*), в заповеднике «Кологривский лес» — группе популяций в районе V (фенотип популяций P.m. — *Picea medioxima*), в окрестностях заповедника «Басеги» — группе популяций в районе VIII (фенотип популяций P.mss. — *Picea medioxima-sibirica-sibirica*).

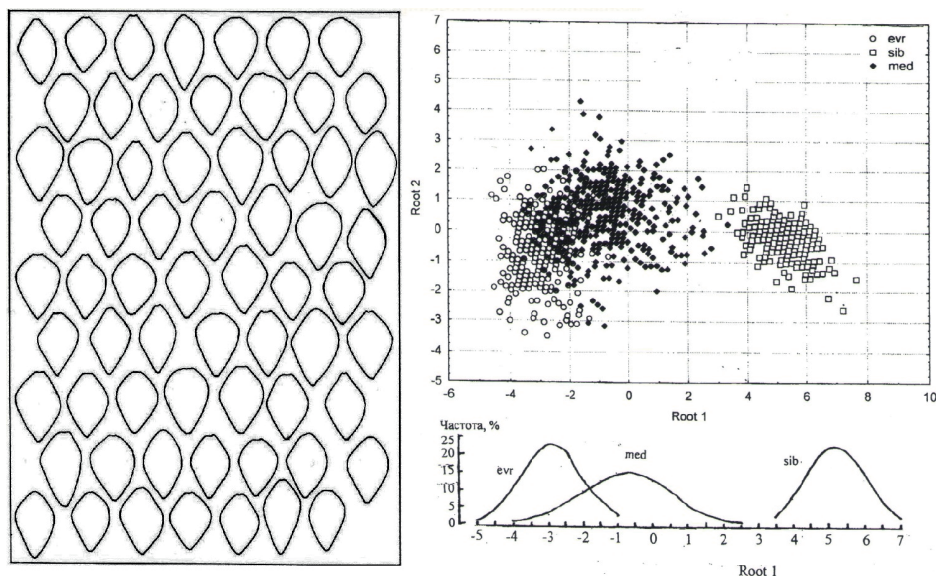


Рис. 1. Форма семенных чешуй (левая часть) и распределение особей (правая часть) ели на территории Центрально-Лесного заповедника (med) относительно распределений особей в «эталонных» популяциях елей европейской (evr) и сибирской (sib)

Fig. 1. The shape of the seed scales (left part) and the distribution of individuals (right part) on the territory of the «Tsentralno-Lesnoy» reserve (med) with respect to the distribution of individuals in the “reference” populations of European (evr) and Siberian (sib) spruce

Таблица 2

Фенотипическая структура и показатель разнообразия популяций ели по частоте фенотипов в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область)

Table 2

Phenotypic structure and indicator of the diversity of spruce populations by the frequency of phenotypes in the “Kologrivsky les” reserve (Kostroma Region)

№ участка	Тип леса	n	Частота фенотипов, %									M
			европейские			промежуточные			сибирские			
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	Ек-ч	233	1	2	6	26	36	18	9	2	—	6,06
2	Ек-лп	52	2	2	25	17	27	21	6	—	—	5,85
3	Ек	196	1	7	12	26	26	17	9	2	—	6,86
4	Еч	100	1	2	9	35	27	19	5	2	—	6,02
5	Еч-дм	158	1	3	17	31	25	13	8	2	—	6,39
Среднее			1	3	14	27	28	18	7	2	—	6,38

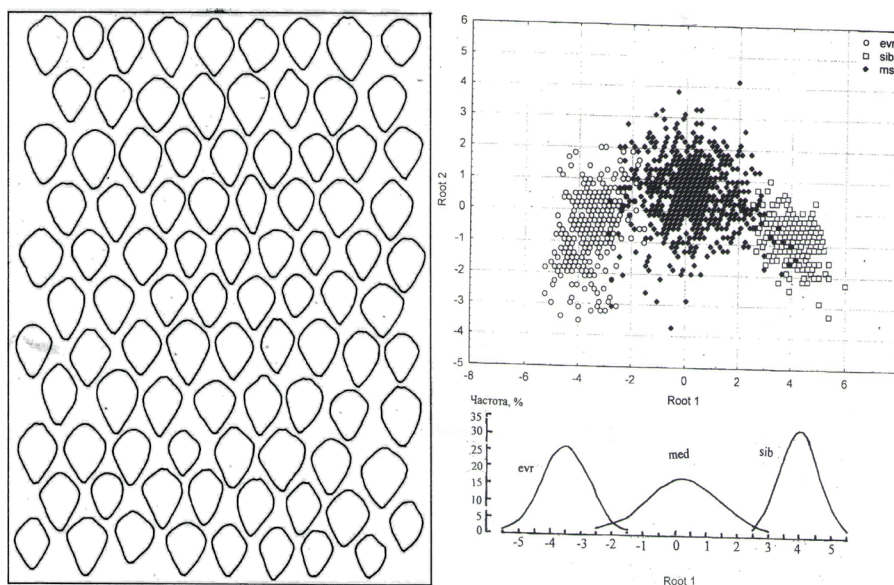


Рис. 2. Форма семенных чешуй (левая часть) и распределение особей (правая часть) ели на территории заповедника «Кологривский лес» (med) относительно распределений особей в «эталонных» популяциях елей европейской (evr) и сибирской (sib)

Fig. 2. The shape of the seed scales (left part) and the distribution of individuals (right part) on the territory of the “Kologrivsky les” reserve (med) relative to the distribution of individuals in the “reference” populations of European (evr) and Siberian (sib) spruce

Таблица 3

Фенотипическая структура и показатель разнообразия популяций ели в окрестностях заповедника «Басеги» (Пермский край)

Table 3

Phenotypic structure and diversity indicator of spruce populations in the vicinity of the “Basegi” reserve (Perm region)

№ участка	Населенный пункт	Частота фенотипов, %									M
		европейские			промежуточные			сибирские			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	Юбилейный	—	—	—	—	5	9	32	37	17	4,45
2	Баская	—	—	—	—	3	12	38	32	15	4,36
3	Теплая гора	—	—	1	1	2	10	24	44	18	5,00
Среднее		—	—	—	—	4	10	31	38	17	4,60

Примечание: во всех пунктах — ельник кислично-черничный (Ек-ч); во всех выборках по 100 особей

Note: in all the points — the wood-sour-bilberry spruce forest (Ек-ч); in all samples of 100 individuals

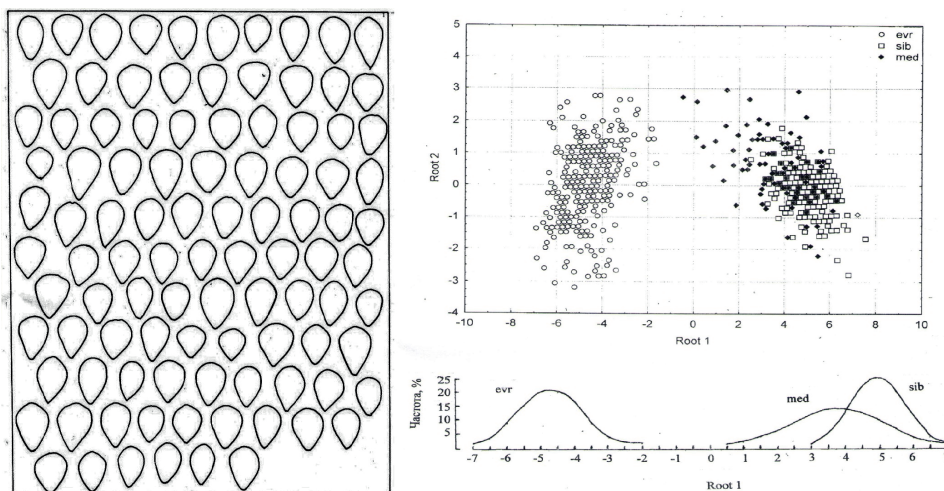


Рис. 3. Форма семенных чешуй (левая часть) и распределение особей (правая часть) ели на территории заповедника «Басеги» (med) относительно распределений особей в «эталонных» популяциях елей европейской (evr) и сибирской (sib)

Fig. 3. The shape of the seed scales (left part) and the distribution of individuals (right part) on the territory of the “Bacegi” reserve (med) relative to the distribution of individuals in the “reference” populations of European (evr) and Siberian (sib) spruce

Результаты исследования можно бы сопоставить только с данными В. В. Татарина [10] по Центрально-Лесному заповеднику, хотя они практически несопоставимы, поскольку оценка формы семенных чешуй Татаринным выполнялась визуально-описательным путем. Большим различием является также исходная единица анализа структуры популяций. В наших исследованиях — это одна шишка с каждого дерева при сплошном сборе, в работе Татарина — все шишки на площадках в 1 кв. м, располагающихся по диагонали пробной площади. Достаточно четких данных по структуре популяций В. В. Татарин не получил, считая полученные результаты предварительными. По мнению Н. А. Миняева и Г. Ю. Конечной [6], на территории заповедника распространена ель европейская с примесью ели финской. С точки зрения фенотипической структуры это, в общем-то, верно. Частота особей фенотипов ели европейской здесь составляет 67%, а особей промежуточных фенотипов — 33%.

Заключение

Фенотипическая структура популяций ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес», «Басеги» характеризуется большими различиями, обусловленными в основном их географическим местоположением. В популяциях каждого из них имеется значительная, но различная доля (33, 73, 14%) особей промежуточных фенотипов. В Центрально-Лесном заповеднике наблюдается существенное преобладание фенотипов особей ели европейской (67%),

в заповеднике «Кологривский лес» заметно большое преобладание особей промежуточных фенотипов (73%), в «Басеги» — еще большее преобладание (86%) фенотипов особей ели сибирской.

Результаты исследования дают представление о фенотипической структуре популяций ели на территории заповедников и приемах ее изучения, представляют собой новую информацию об особенностях ели на их территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr / Е. Г. Бобров // Труды института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60-66.
2. Воронов Г. А. Заповедник «Басеги» / Г. А. Воронов, В. Ф. Никулин, В. А. Акимов, С. В. Баландин // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. М.: Мысль, 1988. Ч. I. С. 248-264.
3. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л. А. Животовский. Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-45.
4. Колесников Б. П. Леса Пермской области / Б. П. Колесников, А. П. Шиманюк // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Том 4. С. 5-63.
5. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). М.: Наука, 1988. 220 с.
6. Миняев Н. А. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника / Н. А. Миняев, Г. Ю. Конечная. Л.: Наука, 1976. 104 с.
7. Попов П. П. Форма семенных чешуй в полусибсовом потомстве ели / П. П. Попов // Лесоведение. 1997. № 6. С. 54-57.
8. Попов П. П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы / П. П. Попов // Ботанический журнал. 2013. Том 98. № 11. С. 1384-1402.
9. Попов П. П. Структура и географическая дифференциация популяций ели в Предуралье / П. П. Попов // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2016. № 5 (61). С. 39-42.
10. Татаринцов В. В. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины / В. В. Татаринцов // Ботанический журнал. 1987. Том 72. № 2. С. 229-238.
11. Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 318 с.
12. Khalil M. A. K. Genetics of Cone Morphology in White Spruce (*Picea glauca*) / M. A. K. Khalil // Canadian Journal of Botany. 1974. Vol. 52. No 1. Pp. 15-21. DOI: 10.1139/b74-004
13. Khalil M. A. K. Genetics of Cone Morphology of Black Spruce (*Picea mariana* Mill. B.S.P.) in Newfoundland, Canada / M. A. K. Khalil // Silvae genetica. 1984. Vol. 33. No 4-5. Pp. 101-109.

Pyotr P. POPOV¹

Stanislav P. AREFIEV²

Mariya N. KAZANTSEVA²

**PHENOTYPIC STRUCTURE OF SPRUCE POPULATIONS
IN THE RESERVES “TSENTRALNO-LESNOY”,
“KOLOGRIVSKIY LES” AND “BASEGI”**

¹ Dr. Sci (Biol.), Chief Researcher,
Sector of Bio-Diversity and Dynamics of Natural Complexes,
Institute of the Problems of Northern Development,
Federal Research Center
Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS
ipospopov@mail.ru

² Dr. Sci (Biol.), Leading Researcher,
Department of Cryosophy, University of Tyumen;
Head of Sector of Bio-Diversity and Dynamics
of Natural Complexes, Institute of the Problems
of Northern development, Federal Research Center
Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS
sp_arefyev@mail.ru

² Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor,
Department of Ecology and Genetics, University of Tyumen;
Leading Researcher, Sector of Bio-Diversity and Dynamics
of Natural Complexes, Institute of the Problems
of Northern Development, Federal Research Center
Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS
mnkazantseva@yandex.ru

Abstract

The spruce forests of the “Tsentralno-Lesnoy”, “Kologrivsky les”, and “Bassegi” nature reserves are represented by typical spruce associations of the Russian Plain in its eastern

Citation: Popov P. P., Arefiev S. P., Kazantseva M. N. 2017. “Phenotypic Structure of Spruce Populations in the Reserves ‘Tsentralno-Lesnoy’, ‘Kologrivskiy les’ and ‘Bassegi’”. Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology, vol. 3, no 3, pp. 50-60.

DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60

part. The study of these forests is very important in terms of mold diversity. Such study in the territory of the “Tsentralno-Lesnoy” reserve was carried out in the late 1980s through visual assessment and does not meet modern requirements. On the territory of other reserves such studies were not conducted at all.

The article presents the results of studying the structure of spruce populations in the reserves using a metric and well-tested technique for assessing the shape of seed scales (this feature is largely due to genetic factors). The variability of this feature was studied on a large experimental material by collecting cones with 100 or more trees on each plot, in different types of forest.

In the reserves “Tsentralno-Lesnoy”, “Kologrivsky les” and “Basegi”, located at a great distance from each other from west to east, there are great differences in the phenotypic structure of spruce populations. In the “Tsentralno-Lesnoy” reserve there was a significant predominance of phenotypic specimens of European spruce (67%), individuals of intermediate phenotypes (73%) prevail in the “Kologrivsky les” reserve, and individuals of the Siberian spruce phenotype (86%) prevail in the “Basegi” reserve. On the territory of these reserves, there is a different proportion (33, 73, 14%, respectively) of individuals of intermediate spruce phenotypes.

The results of the study are new information on the phenotypic structure of spruce populations in the reserves and methods of its study.

Keywords

Reserves, spruce, phenotypes of individuals, phenotypic structure of populations.

DOI: 10.21684/2411-7927-2017-3-3-50-60

REFERENCES

1. Bobrov E. G. 1974. “Introgressivnaya gibridizatsiya v rode *Picea* A. Dietr.” [Introgressive Hybridization in the Genus *Picea* A. Dietr.]. Proceedings of Institute of Plant and Animal Ecology of the USSR Academy of Sciences, vol. 90, pp. 60-66.
2. Voronov G. A., Nikulin V. F., Akimov V. A., Balandin S. V. 1988. “Zapovednik ‘Basegi’” [“Basegi” Reserve]. In: Zapovedniki SSSR. Zapovedniki evropeyskoy chasti RSFSR [Reserves of the USSR. Reserves of the European Part of the RSFSR], part 1, pp. 248-264. Moscow: Mysl.
3. Zhivotovsky L. A. 1982. “Pokazateli populyatsionnoy izmenchivosti po polimorfnyim priznakam” [Parameters of Population Variability by Polymorphic Features]. In: Fenetika populyatsiy [Fenetics of Populations], pp. 38-45. Moscow: Nauka.
4. Kolesnikov B. P., Shimanyuk A. P. 1969. “Lesa Permskoy oblasti” [Forests of the Perm Region]. In: Lesa SSSR [Forests of the USSR], vol. 4. Moscow: Nauka.
5. Nauka. 1988. Korennye temnohvoynye lesa yuzhnoy taygi (rezrvat “Kologrivskiy les”) [Indigenous Dark Coniferous Forests of the Southern Taiga (Reserve “Kologrivskiy les”). Moscow: Nauka.
6. Minyaev N. A., Konechnaya G. Yu. 1976. “Flora Tsentralno-Lesnogo gosydarstvennogo zapovednika” [Flora of the Central Forest State Reserve]. Leningrad: Nauka.

7. Popov P. P. 1997. "Forma semennyh cheshuy v polysibsovom potomstve eli" [The Shape of Seed Scales in the Half-Sibling Progeny of Spruce]. *Lesovedenie*, no 6, pp. 54-57.
8. Popov P. P. 2013. "Fenotipicheskaya populyatsiya *Picea abies* i *P. obovata* (Pinaceae) na vostoke Evropy" [The Phenotypic Structure of Populations *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae) in the East of Europe]. *Botanicheskiy zhurnal*, vol. 98, no 11, pp. 1384-1402.
9. Popov P. P. 2016. "Struktura i geograficheskaya differentsiatsiya populyatsiy eli v Predyrale" [The Structure and Geographical Differentiation of Spruce Populations in the Urals]. *Izvestiya of the Orenburg State Agrarian University*, no 5 (61), pp. 39-42.
10. Tatarinov V. V. 1987. "Sravnitelnyy analiz fenotipicheskoy izmenchivosti populyatsiy eli v soobshchestvah elovykh lesov tsentralnoy chasti Russkoy ravniny" [Comparative Analysis of Phenotypic Variability Populations of Spruce in the Communities of Spruce Forests in the Central Part of the Russian Plains]. *Botanicheskiy zhurnal*, vol. 72, no 2, pp. 229-238.
11. Nauka. 1983. "Faktory regulyatsii ekosistem elovykh lesov" [Factors of Regulation of Spruce Ecosystems]. Leningrad: Nauka.
12. Khalil M. A. K. 1974. "Genetics of Cone Morphology in White Spruce (*Picea glauca*)". *Canadian Journal of Botany*, vol. 52, no 1, pp. 15-21. DOI: 10.1139/b74-004
13. Khalil M. A. K. 1984. "Genetics of cone morphology of black spruce (*Picea mariana* Mill. B.S.P.) in Newfoundland, Canada". *Silvae genetica*, vol. 33, no 4-5, pp. 101-109.