



УДК 630*165.1:630*165.5

DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

П.П. Попов, д-р биол. наук, гл. науч. сотр.; *ResearcherID:* [I-7762-2018](https://orcid.org/0000-0002-0987-7402),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0987-7402>

М.Н. Казанцева, канд. биол. наук, вед. науч. сотр.; *ResearcherID:* [I-7753-2018](https://orcid.org/0000-0002-1227-6720),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1227-6720>

С.П. Арефьев, д-р биол. наук, гл. науч. сотр.; *ResearcherID:* [I-7761-2018](https://orcid.org/0000-0002-8621-9884),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8621-9884>

Институт проблем освоения Севера ФИЦ ТюмНЦ СО РАН, ул. Малыгина, д. 86, а/я 2774,
г. Тюмень, Россия, 625003; e-mail: iposporov@mail.ru

Аннотация. На севере европейской части России сформировались популяции ели с признаками, популяционно-географическая изменчивость которых исследована недостаточно. Цель работы – изучение на основе биометрических показателей фенотипической структуры, географической дифференциации и относительного положения (к ели европейской и сибирской) популяций ели, располагающихся к северу от 60-й параллели. Ель здесь характеризуется значительным популяционно-географическим разнообразием: средняя длина шишек в популяциях находится в пределах 44...85 мм, коэффициент сужения верхней части семенных чешуй (C_n) – 36...68, коэффициент вытянутости (C_p) – 40...60, их разность ($C_n - C_p$) от –23 до +28 %. Коэффициенты географической вариации равны 15, 18, 12, 61 % соответственно. По величине показателя $C_n - C_p$ выделяются 6 групп популяций из 9 (I–IX), существующих на всей территории востока Европы и Сибири, исключая первые три группы. В группах IV, V, VI отмечается наибольшая частота (61, 72, 55 %) промежуточных фенотипов особей (*f.emm.*, *f.m.*, *f.mms.*), в группах VII, VIII, IX – наибольшая частота (71, 86, 98 %) фенотипов ели сибирской (*f.ms.*, *f.mss.*, *f.s.*). Существенно изменяется длина шишек по группам популяций: в первых она составляет в среднем 70...80 мм, во вторых – 50...60 мм. Группы популяций IV, V, VI представляют промежуточную форму елей европейской и сибирской и распространены к юго-западу от условной линии между реками Пинега и Мезень к Сыктывкару; группы VII, VIII, IX – ель сибирскую, занимая территорию к северо-востоку от указанной линии: Архангельскую область, территорию Республики Коми, Мурманской области и самую северную часть Карелии. Популяций, представляющих ель европейскую по изучаемым признакам, в регионе нет. Полученные результаты могут быть использованы при разработке дифференцированных приемов лесоводства на Европейском Севере России.

Для цитирования: Попов П.П., Казанцева М.Н., Арефьев С.П. Фенотипическая структура популяций ели на Европейском Севере России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 9–20. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20

Финансирование: Работа выполнена в рамках госзадания: проект № ААА-А-17-117050400146-5 НИР ТюмНЦ СО РАН.

Ключевые слова: ель, фенотип, структура популяции, изменчивость, Европейский Север, Россия.

Введение

Изучение биологических признаков и систематики ели на севере европейской части ее ареала издавна привлекало внимание исследователей [7, 8, 11, 16, 17, 23, 24, 35]. Биологические особенности этого вида здесь во многом обусловлены характером расселения в послеледниковое время [2, 10, 21] двух заметно различающихся елей: европейской *Picea abies* (L.) Karst. и сибирской *P. obovata* Ledeb. [21, 25, 30, 31]. Под влиянием естественно-исторических причин, почвенно-климатических факторов и природной гибридизации образовалось значительное индивидуальное (внутрипопуляционное) и межпопуляционное (географическое) разнообразие ели, сформировавшейся в этом регионе. Имеющиеся сведения о фенотипической структуре ели на Европейском Севере в значительной мере субъективны, поскольку получены по большей части на основе визуальной оценки главного диагностического признака елей европейской и сибирской – формы верхней части семенных чешуй [7, 8, 17, 21].

Характер взаимного расположения популяций разных групп в регионе изучен недостаточно, что создает определенные проблемы, прежде всего, для лесного хозяйства [14, 15]. Цель исследования – изучение фенотипической структуры, географической дифференциации, положения популяций ели Европейского Севера России относительно европейской и сибирской на основе данных об изменчивости основных систематических признаков, определяемых метрическим путем.

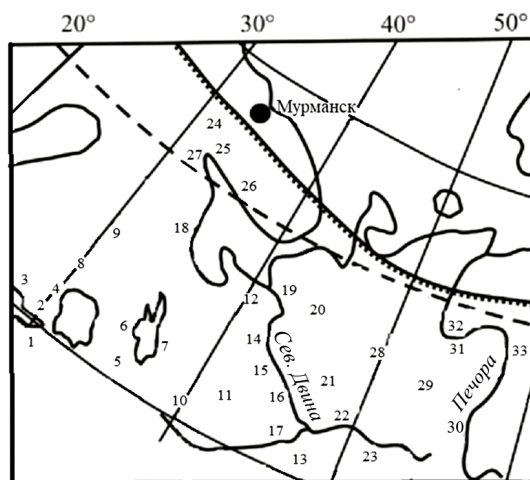
Объекты и методы исследования

Район исследования располагается к северу от 60-й параллели и от западной границы России до р. Печоры на востоке. Протяженность территории с юго-запада (Лисино, Рошино (Линдуловская роща), Выборг) до северо-востока (г. Печора) составляет почти 1 500 км. Исходный материал собирался в течение ряда лет (2012–2017 гг.) в оптимальных лесорастительных условиях (разнотравные и зеленомошные группы типов леса) соответствующего района с 5 327 деревьев в 33 располагающихся относительно равномерно на всей территории пунктах: 1 – Лисино; 2 – Рошино; 3 – Выборг; 4 – Сортавала; 5 – Ладва; 6 – Петрозаводск; 7 – Пудож; 8 – Реболы; 9 – Костомукша; 10 – Коноша; 11 – Ровдино; 12 – Обозерский; 13 – Великий Устюг; 14 – Березник; 15 – Рочегда; 16 – Верхняя Тойма; 17 – Ядриха; 18 – Кемь; 19 – Усть-Пинега; 20 – Карпогоры; 21 – Горка; 22 – Микунь; 23 – Сыктывкар; 24 – Мончегорск; 25 – Апатиты; 26 – Умба; 27 – Средний; 28 – Кослан; 29 – Ухта; 30 – Троицко-Печорск; 31 – Ижма; 32 – Усть-Цильма; 33 – Печора (рис. 1).

Под каждым деревом брали 1 шишку средней длины, неповрежденную и пригодную для обработки. Площадь пробы определяли количеством деревьев (шишек) ели – не менее 100 шт. по методике, опубликованной ранее [9, 20]. Фенотипическую структуру популяций и их географическую дифференциацию изучали по двум признакам – частоте фенотипов особей, выделяемых по метрическим параметрам верхней части семенных чешуй, и длине шишек, – которые являются основными при ботанической характеристике елей европейской и сибирской и их внутривидовых форм [32–34].

Рис. 1. Расположение пунктов сбора материалов для изучения изменчивости ели на севере европейской части России

Fig. 1. Location of collection points for the study of spruce variability in the north of European Russia



Форму семенных чешуй ели характеризовали по строению их верхней части с использованием коэффициентов сужения (*coefficient of narrowing* – C_n) и вытянутости (*coefficient of projection* – C_p) [18]. Разность этих коэффициентов ($C_n - C_p$) – более информативный показатель индивидуальных особенностей ели, на основе которого выделяются фенотипы особей, популяций и их группы. Структуру популяций изучали по частоте фенотипов (*f – fenotip*) особей, различающихся в среднем на 10 % показателя разности коэффициентов $C_n - C_p$ и соответствующих 9 группам (I–IX) популяций на востоке Европы и в Сибири [18, 28]:

$C_n - C_p, \%$	-50	-40	-30	-20	-10	0	10	20	30
Фенотип особи	<i>f.e</i>	<i>f.eem</i>	<i>f.em</i>	<i>f.emm</i>	<i>f.m</i>	<i>f.mms</i>	<i>f.ms</i>	<i>f.mss</i>	<i>f.s</i>
Условный индекс фенотипа	1	2	3	4	5	6	7	8	9

Наименование их обусловлено степенью влияния генотипа ели европейской (*e – europaea*), сибирской (*s – sibirica*) и промежуточной формы (*m – medioxima*) [18, 21].

Первые три группы фенотипов характерны для ели европейской (*evr: f.e; f.eem; f.em*), три следующие представляют собой промежуточные варианты елей европейской и сибирской (*med: f.emm; f.m; f.mms*), последние три характеризуют ель сибирскую (*sib: f.ms; f.mss; f.s*). Такая дифференциация фенотипов отражает процессы интрогрессивной гибридизации европейской и сибирской елей и распространения разных групп (фенотипов) популяций [12, 21, 26]. Положение популяций ели в регионе оценивали относительно «эталонных» популяций ели европейской из Украинского Закарпатья и сибирской из Восточной Сибири [27] по величине квадрата дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distaces – SMD) на основе средних показателей C_n и C_p [1, 3, 4].

Результаты исследования и их обсуждение

В пределах региона наблюдается значительная изменчивость изученных показателей: средняя длина шишек составляет 44...85 мм (см. таблицу), коэффициент географической (межпопуляционной) вариации – 15 %.

Средние показатели длины шишек, формы семенных чешуи, структуры и относительного положения популяций ели на севере европейской части России

Пункты	n	L _c	C _n - C _p	Частота фенотипов, %									Σ			SMD		
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	1-3	4-6	7-9	евр-med	sib-med	
<i>Группа популяций IV (C_n - C_p = -15... -24%)</i>																		
Лисино	76	81	-23	9	9	20	38	13	7	4	-	-	-	38	58	4	14,55	43,32
Рошино	120	80	-23	4	14	22	38	19	3	-	-	-	40	60	-	14,53	43,75	
Выборг	208	85	-22	8	11	27	23	20	8	3	-	-	46	51	3	11,25	33,40	
Сортавала	164	81	-17	4	4	23	27	23	13	5	1	-	31	63	6	16,72	28,04	
Ладва	175	80	-18	1	10	21	26	29	7	4	2	-	32	62	6	16,62	29,64	
Петрозаводск	100	77	-20	6	12	24	24	20	5	8	1	-	42	49	9	14,26	31,81	
Пудож	123	77	-18	4	6	21	17	37	13	2	-	-	31	67	2	17,73	35,44	
Среднее	-	80	-20	5	9	23	28	23	8	4	-	-	37	59	4	15,09	35,06	
<i>Группа популяций V (C_n - C_p = -6... -14%)</i>																		
Реболы	252	78	-13	-	6	13	30	27	14	9	1	-	19	71	10	19,50	19,16	
Костомукша	167	73	-10	-	6	10	17	32	20	10	10	5	16	69	25	23,13	13,44	
Коноша	130	80	-10	-	3	13	22	26	23	11	2	-	16	71	13	25,09	20,97	
Ровдино	235	81	-8	-	2	5	23	27	26	13	3	1	7	76	17	26,08	17,58	
Обозерский	220	64	-6	-	1	8	20	28	26	12	4	1	9	74	17	13,98	13,98	
Великий Устюг	100	79	-8	-	2	11	20	16	33	13	5	-	13	69	18	28,13	20,14	
Среднее	-	76	-9	-	3	10	22	26	23	11	4	1	13	71	16	22,65	17,55	
<i>Группа популяций VI (C_n - C_p = -5... +5%)</i>																		
Березник	135	79	-5	-	1	7	13	35	16	21	5	2	8	64	28	30,42	14,70	
Рочегда	220	76	-5	-	2	5	11	26	18	19	15	4	7	55	38	28,78	8,58	
Верхняя Тойма	350	82	-4	-	1	8	17	23	23	16	9	3	9	63	28	25,60	10,90	
Ядриха	107	77	-3	-	1	9	13	19	29	21	7	1	10	61	29	32,32	14,42	

Кемь	160	67	-2	-	1	8	16	19	24	17	12	3	9	59	32	27,91	9,97
Усть-Пинега	200	68	1	-	1	2	8	24	19	29	10	7	3	51	46	34,15	7,58
Карпогоры	250	63	2	-	1	2	11	17	20	25	16	8	3	48	49	31,78	6,46
Горка	200	73	1	-	1	2	11	14	31	25	13	3	3	56	41	34,53	8,58
Микунь	100	63	3	-	1	3	7	18	20	30	14	7	4	45	51	40,46	7,71
Сыктывкар	210	73	4	-	-	5	9	15	22	22	20	7	5	46	49	33,53	6,51
<i>Среднее</i>	-	72	-1	-	1	5	12	21	22	23	12	4	6	55	39	31,95	9,54
<i>Группа популяций VII ($C_n - C_p = 6...14\%$)</i>																	
Мончегорск	117	57	8	-	-	-	6	9	22	29	26	8	-	37	63	52,41	4,52
Апатиты	124	44	12	-	-	2	5	9	12	23	34	15	2	26	72	47,53	4,37
Умба	72	59	15	-	-	-	-	1	14	36	35	14	-	15	85	73,22	3,10
Средний	220	69	10	-	-	1	3	7	18	33	25	13	1	28	71	45,43	3,67
Кослан	100	69	8	-	-	1	4	7	22	36	19	11	1	33	66	56,10	2,94
<i>Среднее</i>	-	60	11	-	-	1	3	7	18	31	28	12	1	28	71	54,94	3,72
<i>Группа популяций VIII ($C_n - C_p = 15...24\%$)</i>																	
Ухта	100	65	19	-	-	-	1	8	8	13	32	38	-	17	83	68,86	0,86
Троицко-Печорск	80	65	19	-	-	-	5	4	9	11	35	36	-	18	82	69,67	1,21
Ижма	200	58	22	-	-	-	-	1	6	14	39	40	-	7	93	86,74	0,20
<i>Среднее</i>	-	62	20	-	-	-	2	4	8	13	35	38	-	14	86	75,09	0,76
<i>Группа популяций IX ($C_n - C_p = 25...34\%$)</i>																	
Усть-Цильма	190	50	28	-	-	-	-	1	2	3	24	70	-	3	97	103,5	0,08
Печора	122	54	27	-	-	-	-	-	1	9	29	61	-	1	99	110,3	0,02
<i>Среднее</i>	-	52	28	-	-	-	-	-	2	6	26	66	-	2	98	106,9	0,06

Примечание. № и название пункта соответствуют рис. 1. n – число особей; L_c – длина шишек, мм; \sum – сумма частот фенотипов по группам; SMD – квадрат дистанции Махаланобиса.

Средние показатели формы семенных чешуй имеют следующие значения: $C_n - 36-68$; $C_p - 40-60$; $C_n - C_p$ – от -23 до $+28$ %. Коэффициент вариации – 18, 12, 61 % соответственно. Средние показатели C_n (49 %) и C_p (50 %) почти равны, но крайние варианты их разности ($-23...+28$ %) сильно отличаются (рис. 2), поэтому и коэффициент вариации очень большой. Велика изменчивость и показателя отклонения SMD анализируемых популяций от «эталонных» популяций елей европейской (14,26...110,30) и сибирской (43,75...0,02).

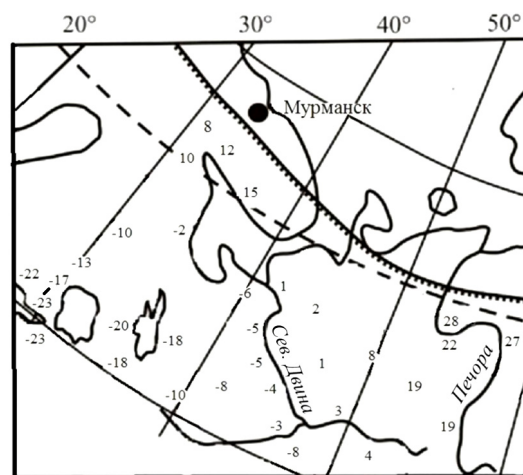


Рис. 2. Географическая изменчивость средних показателей разности коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй ($C_n - C_p$) ели на севере европейской части России

Fig. 2. Geographical variability of the mean values of the difference of seed scale contraction and elongation coefficients ($C_n - C_p$) of spruce in the north of European Russia

Значение показателя $C_n - C_p$ в регионе находится в пределах от -23 до $+28$ %, что соответствует принятой градации групп популяций в районах: IV ($C_n - C_p = -15...-24$ %); V ($C_n - C_p = -6...-14$ %); VI ($C_n - C_p = -5...5$ %); VII ($C_n - C_p = 6...14$ %); VIII ($C_n - C_p = 15...24$ %); IX ($C_n - C_p = 25...34$ %) – и групп фенотипов особей (*med* и *sib*), поэтому принимаем эту градацию для анализа популяций.

По средней длине шишек ели вся совокупность популяций заметно разделяется на две большие группы: IV, V, VI (их длина около 70...80 мм) и VII, VIII, IX (50...60 мм). Значительными оказываются различия групп популяций по частоте фенотипов особей (рис. 3) и по величине SMD. Группы VIII и IX по показателю SMD близки к ели из Восточной Сибири [27].

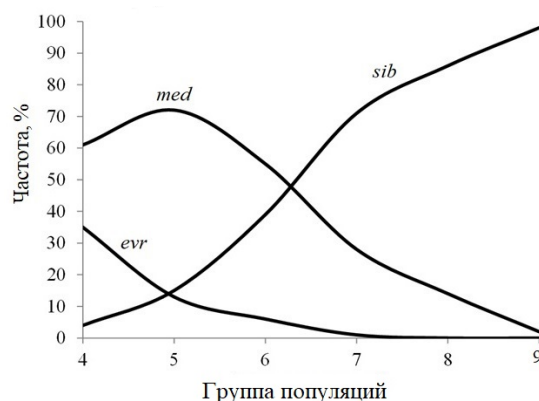


Рис. 3. Изменчивость частоты особей фенотипов ели европейской (*evr*), сибирской (*sib*) и промежуточной формы (*med*) на севере европейской части России

Fig. 3. Variability in the frequency of individuals of Norway spruce (*evr*), Siberian spruce (*sib*), and intermediate form (*med*) phenotypes in the north of European Russia

В группах IV, V, VI отмечается значительное преобладание особей промежуточных фенотипов (в среднем 59, 72, 55 % соответственно), при этом доля фенотипов ели европейской по группам (от IV к VI) уменьшается, а ели сибирской почти зеркально увеличивается. В группах популяций VII, VIII, IX – значительное преобладание особей фенотипов ели сибирской (71, 86, 98 %) при резком снижении частоты особей промежуточных фенотипов. Деревьев фенотипов ели европейской здесь практически нет. Однако при визуальной оценке формы семенных чешуй в южной части Карелии и в западных районах Архангельской области некоторые авторы выделяли до 50 % и более форм, относящихся к ели европейской [7, 17]. По преобладанию соответствующих фенотипов группы IV, V, VI представляют промежуточную форму елей европейской и сибирской, а группы VII, VIII, IX – ель сибирскую [19]. По величине SMD группа IV несколько ближе к «эталонной» популяции ели европейской, чем сибирской, все остальные группы ближе к последней.

В соответствии со структурой популяций изменяется показатель их разнообразия по частоте фенотипов при их 9-классной градации [28]:

Группы популяций	Показатель разнообразия
IV	6,14 (5,15–6,89)
V	6,20 (5,99–6,38)
VI	6,71 (6,44–7,04)
VII	5,45 (4,16–6,06)
VIII	4,61 (3,90–5,05)
IX	3,00 (2,96–3,03)

В группах IV, V, VI этот показатель заметно выше и характеризуется высоким уровнем разнообразия, а в группах VIII и IX ниже и соответствует низкому и среднему уровню [28], группа VII занимает промежуточное положение, ее показатель близок к среднему для всей совокупности популяций.

Существенными различия популяций ели оказываются не только по форме семенных чешуй, но и по другим признакам [6, 13, 22]. Например, по данным Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутова [5], на территории Карелии и западных районов Архангельской области частота аллеля $Gri^{0,80}$ (28...40 %) оказывается значительно больше, чем на территории Беларуси и Прибалтики (популяции ели европейской), но значительно меньше, чем в популяциях ели сибирской (Красноярск, Алтай). Частота аллеля $Gdh^{0,75}$ в первых оказывается наибольшей (35...46 %), что указывает на некоторую обособленность ели в этом районе и ее существенные отличия от деревьев, произрастающих в других географических областях.

В анализируемой совокупности популяционных выборок между средней величиной показателя $C_n - C_p$ и длиной шишек обнаруживается большое сходство в географической изменчивости, характеризующееся высоким уровнем корреляции: корреляционное отношение – $0,851 \pm 0,0943$, коэффициент отрицательной корреляции – $-0,827 \pm 0,101$. Рассчитанная по уравнению $L_c = -0,587(C_n - C_p) + 70$ длина шишек в зависимости от средней величины $C_n - C_p$ оказывается достаточно близкой к эмпирической (фактической):

$C_n - C_p, \%$	-23	-20	-15	-10	-5	0	5	10	15	20	25	28
Длина шишек, мм	84	82	79	76	73	70	67	64	61	58	55	54

Отсюда видно, что с изменением показателя $C_n - C_p$ на 5 % средняя длина шишек изменяется на 3 мм, что имеет определенное лесоводческое значение, поскольку с ней связано количество и качество семян, влияющие на рост молодых растений. Изучение популяционно-географической ели в том или ином регионе по признаку высокой генетической детерминации (форме семенных чешуй) имеет научное и практическое значение [13, 21, 32].

Популяционно-географическая изменчивость ели на Европейском Севере России обусловлена не только предшествующими процессами интрогрессии елей, но и изменением основных климатических факторов, с которыми напрямую связаны средние показатели длины шишек и семенных чешуй [21, 28, 29]. Температура января от Карельского перешейка до восточного берега Онежского озера и Белого моря составляет $-8...-12$ °С, к востоку, до верхней половины Мезени, $-12...-16$ °С, еще дальше к востоку $-16...-20$ °С. Изотерма июля, равная $+16$ °С, проходит (примерно) от пос. Реболы к пос. Карпогоры и далее к г. Сыктывкару. К северо-востоку от нее температура понижается до $+12$ °С, к юго-западу повышается до $+20$ °С. Почвы на всей территории региона подзолистые (в разной степени). Приведенные данные отчасти совпадают с результатами исследований ряда авторов [7, 8, 17, 21], но имеются и существенные несовпадения, что обусловлено использованием разных методических приемов.

Заключение

Ель на севере европейской части России характеризуется большим разнообразием частоты фенотипов особей, длины шишек и формы семенных чешуй (описывали, используя величину разности коэффициентов сужения и вытянутости). Четко выделяются 6 групп популяций (IV, V, VI, VII, VIII, IX) из 9 (I–IX), характерных для всей территории востока Европы и Сибири. В группах IV, V, VI отмечается наибольшая частота особей промежуточных фенотипов, они представляют промежуточную форму елей европейской и сибирской и располагаются в юго-западной части региона, включая районы Северной Двины, Пинеги. В распространенных к северо-востоку от условной линии «р. Пинега – р. Мезень – г. Сыктывкар» в Архангельской области, на территории Республики Коми, Мурманской области и самой северной части Республики Карелия группах VII–IX – значительное преобладание фенотипов ели сибирской. Популяций, соответствующих ели европейской по изучаемым признакам, здесь нет.

Показатели, определяющие форму семенных чешуй, имеют большое сходство в географической изменчивости и с другими биологическими признаками ели, что может быть использовано для обоснования выделяемых внутривидовых форм и лесоводственной практики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с. [Borovikov V.P. *Popular Introduction to STATISTICA*. Moscow, Komp'yuterPress Publ., 1998. 267 p.].

2. Волкова П.А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье:

автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2015. 42 с. [Volkova P.A. *Using Molecular Genetic Data to Analyze Migration Routes of Vascular Plants in Eastern Europe in the Late Glacial Period*: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs. Moscow, 2015. 42 p.].

3. *Гашев С.Н.* Программа для ЭВМ «STATAN–2011». Свидетельство о регистрации RUS 2011615336 от 26.04.2011. [Gashev S.N. *Computer Program “STATAN–2011”*. Certificate of Registration RF, no. 2011615336, 2011].

4. *Гашева Н.А.* Опыт применения кластерного и дискриминантного анализа при описании структуры популяций ели по форме семенных чешуй // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2001. № 2. С. 113–116. [Gasheva N.A. Experience with Cluster and Discriminant Analysis When Describing the Structure of Spruce Populations by the Form of Seed Scales. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*, 2001, no. 2, pp. 113–116].

5. *Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е.* Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2001. 197 с. [Goncharenko G.G., Padutov V.E. *Population and Evolutionary Genetics of Spruces of the Palearctic*. Gomel, NASB Institut of Forest Publ., 2001. 197 p.].

6. *Захарова К.В., Сейц К.С.* Внутрипопуляционная фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) в контрастных экологических условиях // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 6. С. 709–738. [Zakharova K.V., Seits K.S. The Intrapopulation Phenotypic Diversity of the *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) Hybrid Populations in Contrast Environmental Conditions. *Botanicheskii Zhurnal*, 2011, vol. 96, no. 6, pp. 709–738].

7. *Ильинов А.А., Харин В.Н., Тренин В.В.* Популяционная структура ели финской *Picea×fennica* (Regel) в Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 12–24. [Il'inov A.A., Kharin V.N., Trenin V.V. Population Structure of Finnish Spruce *Picea×fennica* (Regel) in Karelia. *Scientific Foundations of Tree Breeding in the North*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 1998, pp. 12–24].

8. *Ильинов А.А., Политов Д.В., Исаева Л.Г., Данилова Е.В.* Фенотипическая и генетическая структура популяций ели финской в условиях промышленного загрязнения в Мурманской области // Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова Тянь-Шанского): материалы междунар. конф., 10–12 октября 2006 г. Ч. 1. / Институт проблем промышленной экологии Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2006. С. 73–75. [Il'inov A.A., Politov D.V., Isayeva L.G., Danilova E.V. Phenotypic and Genetic Structure of Finnish Spruce Populations in Industrially Polluted Areas of the Murmansk Region. *Modern Ecological Problems of the North (to the Centenary of the O.I. Semenov-Tyan-Shanskiy Birthday): Proceedings of the International Conference, October 10–12, 2006, Part 1*. Apatity, KSC RAS Publ., 2006, pp. 73–75].

9. *Казанцева М.Н., Арефьев С.П., Попов П.П.* Индивидуальная и географическая изменчивость шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // Лесоведение. 2019. № 3. С. 198–207. [Kazantseva M.N., Aref'ev S.P., Popov P.P. Individual and Geographic Variability of Cones and Seed Scale Forms of Siberian Spruce in the Siberian Part of the Range. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2019, no 3, pp. 198–207]. DOI: [10.1134/S0024114819020037](https://doi.org/10.1134/S0024114819020037)

10. *Кожаринов А.В., Борисов П.В., Горшкова И.И.* Палеоареал ели европейской (*Picea abies* (Karst.) L.) на территории Восточной Европы за последние 13500 лет // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2010. № 1. С. 71–82. [Kozharinov A.V., Borisov P.V., Gorshkova I.I. Paleohabit of Norway Spruce (*Picea abies* (Karst.) L.) in the Territory of Eastern Europe within the Latest 13.500 years. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*, 2010, no. 1, pp. 71–82].

11. *Комарова А.М.* Качество семян ели в зоне интрогрессивной гибридизации: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Архангельск, 2011. 19 с. [Komarova A.M. *The Qual-*

ity of Spruce Seeds in the Zone of Introgressive Hybridization: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs. Arkhangelsk, 2011. 19 p.].

12. *Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И.* Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с. [Koropachinskiy I.Yu., Milyutin L.I. *Natural Hybridization in Woody Plants*. Novosibirsk, Geo Publ., 2006. 223 p.].

13. *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 // Сиб. экол. журн. 2012. № 2. С. 175–184. [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. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology], 2012, no. 2, pp. 175–184].

14. *Мамаев С.А., Махнев А.К.* Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 5. С. 3–10. [Mamayev S.A., Makhnev A.K. Problems of Biological Diversity and Its Maintenance in Forest Ecosystems. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1996, no. 5, pp. 3–10].

15. *Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнев А.К.* О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3–9. [Mamayev S.A., Semerikov L.F., Makhnev A.K. On the Population Approach in Forest Science. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1988, no. 1, pp. 3–9].

16. *Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Юдина О.А.* Морфологическая изменчивость ели в географических культурах Архангельской области // Лесоведение. 2009. № 2. С. 28–34. [Nakvasina E.N., Prozherina N.A., Yudina O.A. Morphological Variability of Spruce in Provenance Trials of Arkhangelsk Region. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2009, no. 2, pp. 28–34].

17. *Орлова Л.В., Егоров А.А.* К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // Новости систематики высших растений. 2010. Т. 42. С. 5–23. [Orlova L.V., Egorov A.A. To the Systematics and Geographical Distribution of Finnish Spruce (*Picea fennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*). *Novosti sistematiki vysshikh rastenii* [Novitates Systematicae Plantarum Vascularium], 2010, vol. 42, pp. 5–23].

18. *Попов П.П.* Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) на востоке Европы // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 11. С. 1384–1402. [Popov P.P. Phenotypic Structure of *Picea abies* and *P. obovata* Populations (*Pinaceae*) in the Eastern Europe. *Botanicheskii Zhurnal*, 2013, vol. 98, no. 11, pp. 1384–1402].

19. *Попов П.П.* Распространение популяции промежуточной формы елей европейской и сибирской в российской части ареала // Лесхоз. информ. 2020. № 1. С. 69–75. [Popov P.P. Distribution of Intermediate Populations of the European and Siberian Spruces in the Russian Part of the Area. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya* [Forestry information], 2020, no. 1, pp. 69–75]. DOI: [10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07](https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07)

20. *Попов П.П., Арефьев С.П., Казанцева М.Н.* Фенотипическая структура популяций ели некоторых особо охраняемых природных территорий на востоке Европы и в Сибири // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 4. С. 26–33. [Popov P.P., Arefyev S.P., Kazantseva M.N. Phenotypic Diversity of Spruce Populations in Some Protected Areal in Eastern Europe and Siberia. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Research], 2019, vol. 4, no. 4, pp. 26–33. DOI: [10.24189/ncr.2019.060](https://doi.org/10.24189/ncr.2019.060)

21. *Правдин Л.Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с. [Pravdin L.F. *Norway Spruce and Siberian Spruce in the USSR*. Moscow, Nauka Publ., 1975. 178 p.].

22. *Рыжова Н.В., Шутков В.В., Корнев И.А., Малышев В.А., Лебедев О.Ю.* Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области // Лесоведение. 2003.

№ 5. С. 61–64. [Ryzhova N.V., Shutov V.V., Korenev I.A., Malyshev V.A., Lebedev O.Yu. Morphology of Cones and Productivity of Spruce in Kostroma Oblast. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2003, no. 5, pp. 61–64].

23. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208–214. [Tarkhanov S.N. Population Variability of Finnish Spruce from the Seed Scale Forms in Northern Arkhangelsk Oblast. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2019, no. 3, pp. 208–214]. DOI: [10.1134/S0024114819020116](https://doi.org/10.1134/S0024114819020116)

24. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А. Изменчивость морфоструктурных признаков ели разного возраста в условиях севера Архангельской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 2. С. 56–66. [Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A. Variability of Morphostructural Features of Uneven-Aged Spruce in the North of Arkhangelsk Region. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2019, no. 2, pp. 56–66]. DOI: [10.17238/issn0536-1036.2019.2.56](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.2.56), URL: http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/ff3/56_66.pdf

25. *Biology and Ecology of Norway Spruce*. Ed. by M.G. Tjoelker, A. Boratynski, W. Bugala. Netherlands, Springer, 2007. 474 p. DOI: [10.1007/978-1-4020-4841-8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4841-8)

26. Krutovskii K.V., Bergmann F. Introgressive Hybridization and Phylogenetic Relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., Spruce Species Studied by Isozyme Loci. *Heredity*, 1995, vol. 74, iss. 5, pp. 464–480. DOI: [10.1038/hdy.1995.67](https://doi.org/10.1038/hdy.1995.67)

27. Popov P.P. Reference Populations for Discriminant Analysis in the Continuous Range of Norway and Siberian Spruces. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, iss. 1, pp. 13–18. DOI: [10.1134/S1067413612010092](https://doi.org/10.1134/S1067413612010092)

28. Popov P.P. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, iss. 5, pp. 403–408. DOI: [10.1134/S1067413617050101](https://doi.org/10.1134/S1067413617050101)

29. Ravazzi C. Late Quaternary History of Spruce in Southern Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2002, vol. 120, iss. 1-2, pp. 131–177. DOI: [10.1016/S0034-6667\(01\)00149-X](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00149-X)

30. Schmidt P.A. *Picea abies* (L.) H. Karst. *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Erg. I. fig. 2002, vol. 28, no. 7, pp. 1–18.

31. Schmidt P.A. *Picea obovata* Ledeb. *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Erg. I. fig. 2002, vol. 30, no. 12, pp. 1–13.

32. Schmidt-Vogt H. 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*, 1972, vol. 143, no. 11, pp. 221–240.

33. Staszkiwicz J. Zmienność kształtu szyszek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karpatach [Variability of Cones of *Picea abies* (Karst.) in Carpathian]. *Fragmenta floristica et Geobotanica*, 1976, vol. 22, no. 1-2, pp. 35–42.

34. Staszkiwicz J. The variability of the cones of *Picea abies* (L.) Karst. in Bosnia and Herzegovina. *Zbornik Radova Akademija nauka i umjetnosti. Bosne i Hercegovine*, 1983, vol. 72, no. 21, pp. 221–229.

35. Tollefsrud M.M., Kissling R., Gugeril F., Johnsen Ø., Skråppa T., Cheddadi R., van der Knaap W.O., Latalowa M., Terhürne-Berson R., Litt T., Geburek T., Brochmann C., Sperisen C. Genetic Consequences of Glacial Survival and Postglacial Colonization in Norway Spruce: Combined Analysis of Mitochondrial DNA and Fossil Pollen. *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, iss. 18, pp. 4134–4150. DOI: [10.1111/j.1365-294x.2008.03893.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2008.03893.x)

**PHENOTYPIC STRUCTURE OF SPRUCE POPULATIONS
IN THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA**

Petr P. Popov, Doctor of Biology, Chief Research Scientist; ResearcherID: [I-7762-2018](https://orcid.org/0000-0002-0987-7402),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0987-7402>

Mariya N. Kazantseva, Candidate of Biology, Leading Research Scientist; ResearcherID: [I-7753-2018](https://orcid.org/0000-0002-1227-6720),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1227-6720>

Stanislav P. Arefyev, Doctor of Biology, Chief Research Scientist; ResearcherID: [I-7761-2018](https://orcid.org/0000-0002-8621-9884),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8621-9884>

Institute of the Problems of Northern Development, Tyumen Scientific Centre SB RAS,
ul. Malygina, 86, a/ya 2774, Tyumen, 625003, Russian Federation; e-mail: ipospopov@mail.ru

Abstract. Spruce populations in the north of the European part of Russia have formed with traits, the population-geographic variability of which has not been sufficiently studied. The research purpose is to study on the basis of biometric parameters the phenotypic structure and geographic differentiation of spruce populations located north of the 60th parallel, as well as their relative position to European and Siberian spruces. Spruce is characterized here by a significant population-geographical diversity. The average length of cones in populations is within 44–85 mm, the coefficient of narrowing of the upper part of seed scales (C_n) is 36–68, elongation coefficient (C_p) is 40–60 %, and their difference ($C_n - C_p$) is from –23 to +28 %. The coefficients of geographical variation are 15, 18, 12, and 61 %, respectively. By the value of the $C_n - C_p$ index, 6 groups of populations out of 9 (I–IX) existing throughout the east of Europe and Siberia are distinguished, excluding the first three groups. There are intermediate phenotypes of individuals (*f.emm.*, *f.m.*, *f.mms.*) in groups IV, V and VI with the highest frequency (61, 72, 55 %), in groups VII, VIII and IX the highest frequency (71, 86, 98 %) is among Siberian spruce phenotypes (*f.ms.*, *f.mss.*, *f.s.*). The length of the cones varies significantly in the population groups: 70–80 mm on average in the first; 50–60 mm on average in the second. Population groups IV, V and VI represent an intermediate form of European and Siberian spruces and are distributed southwest of the conditional line between the rivers Pinega and Mezen to Syktyvkar. Groups VII, VIII and IX represent Siberian spruce and occupy the territory northeast of the specified line: the Arkhangelsk region, the territory of the Komi Republic, the Murmansk region and the northernmost part of Karelia. There are no populations representing European spruce in the region according to the studied characteristics. The results obtained can be used in the development of differentiated methods of forestry in the European North of Russia.

For citation: Popov P.P., Kazantseva M.N., Arefyev S.P. Phenotypic Structure of Spruce Populations in the European North of Russia. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2021, no. 2, pp. 9–20. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-9-20

Funding: The research was carried out within the framework of the state assignment. Research work of the Tyumen Scientific Centre SB RAS, project No. AAAA-A17-117050400146-5.

Keywords: spruce, phenotype, structure of population, variability, European North, Russia.

*Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов
The author declare that there is no conflict of interest*

Поступила 24.12.19 / Received on December 24, 2019