Санкт-Петербургский государственный университет

***НАЛЕТОВ* Павел Анатольевич**

**Выпускная квалификационная работа**

***Географическая изменчивость популяций ели на северо-западе Европейской части России***

Уровень образования: бакалавриат

Направление: *05.03.02 «География»*

Основная образовательная программа: *CB.5019.2016 «География»*

Профиль: «Биогеография и география почв»

Научный руководитель:

заведующей кафедрой

биогеографии и охраны природы,

кандидат биологических наук, доцент

Егоров Александр Анатольевич

Реценцент:

научный сотрудник БИН РАН,

кандидат биологических наук

Орлова Лариса Владимировна

Санкт-Петербург

2020

**Оглавление**

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 1.  2.  2.1.  2.2.  2.3.  2.4.  2.5.  2.6.  2.7.  2.8.  2.9.  2.10.  2.11. | | Введение  Основная часть работы  История формирования ареалов видов ели на Северо-Западе европейской части современной России  Методы изучения популяционно-географической изменчивости ели, используемые разными исследователями  Ботанические описания таксонов ели комплекса *Picea abies*-*P. obovata*  Материалы и методы моего исследования  Характеристики популяции ели окрестностей Санкт-Петербурга  Географическая изменчивость длины шишки  Географическая изменчивость длины и ширины семенных чешуй  Географическая изменчивость количественных показателей формы семенных чешуй  Географическая изменчивость формовой структуры популяций ели  Некоторые другие аспекты географической изменчивости ели  Экологические различия между таксонами ели  Заключение  Список использованной литературы | | | |  | Стр.  3  6  6  6  10  13  15  18  19  20  21  25  26  30  31 |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |
|  |  | |  |  |

**1. Введение**

Род ель (*Picea*) характеризуется высокой полиморфностью [24]. В Евразии выделяют большое количество внутривидовых таксонов ели. Л.Ф. Правдин [24] приводит утверждение В. Н. Сукачёва (1928, стр. 58) о том, что на небольшом участке ельника можно найти целый ряд генотипов ели, что обусловливает значительное разнообразие формы, цвета и других свойств органов.

Ель – одна из немногих древесных пород, широко распространённых в таёжной зоне на Северо-Западе европейской части России. Она является одним из основных лесообразователей таёжных темнохвойных лесов. Также ель может произрастать в древостоях, где доминируют другие породы.

Большинство современных отечественных систематиков считают, что на территории Северо-З в природных древостоях род ель (Picea) представлен, как минимум, двумя самостоятельными видами: ель европейская (Picea abies (L.) H. Karst.) и ель сибирская (*P. obovata* Ledeb.) [см. 16]. В ранге вида эти таксоны известны после описания *P. obovata* Ледебуром (Lrdebour) по образцам с Алтая в 1840-х гг. [см. по 18]. *P. obovata* – «евразиатский бореальный вид» [26]. В пределах бывшего СССР сплошной ареал *P. abies* и *P. obovata* простирается от 70 до 50° с. ш. и от западных границ до 140° в. д. (достигает Охотского моря) [24]. Согласно Е. Г. Боброву (1944), между *P. abies* и *P. obovata* в естественных условиях происходит интрогрессивная гибридизация [22]. Это значит, что имеет место скрещивание между *P. abies* и *P. obovata* с образованием плодовитых гибридов, а также между гибридами и представителями родительских таксонов. Известно, что интрогрессивная гибридизация приводит к существенному увеличению фенотипического разнообразия [3]. В результате длительного гибридогенного взаимодействия ели европейской и ели сибирской в настоящее время «в Северной и Восточной Европе, на Урале и в Западной Сибири» наблюдаются разнообразные гибридные формы, отличающиеся по морфологическим признакам не только от родительских видов, но и друг от друга [16; 22; 14]. Некоторые систематики, например, А. Л. Буданцев и Л. В. Орлова, рассматривают эти гибриды как представители отдельного вида – ель финская (*P. fennica* (Regel) Kom.) [16; 5]. Впервые этот таксон был описан Е. Регелем (Regel, 1863) как *Pinus abies* var. *fennica* Regel [см. по 16]. Э. Вольф (1925) всю совокупность переходных форм между *P. abies* и *P. obovata* назвал *Picea excelsa fennica* Rgl. [см. по 21]. В настоящее время, межвидовая гибридизация происходит в основном между *P. abies* и *P. fennica*, а также между *P. fennica* и *P. obovata*, т. к. *P. abies* и *P. obovata*, редко произрастают вместе на одном участке территории. Л.Ф. Правдин [24] утверждает, что современные ареалы этих двух видов в подзоне европейских южнотаёжных лесов вообще не пересекаются. П. П. Попов (2000) считает, что «к западу от условной линии Северная Двина – верхнее течение Вятки и Камы в современный период происходит интрогрессия между елями европейской и финской, а к востоку – интрогрессия между финской и сибирской елями» [см. по 16]. Существует и другая теория, согласно которой формы ели, которые по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между *P. abies* и *P. obovata*, не являются их гибридами. Образование переходных форм происходит в ходе эволюции одного вида в другой под действием климата и других факторов окружающей среды. Такой точки зрения придерживался В. А. Панин [см. 24].

«Вопрос о точных границах распространения ели финской в пределах Северо-Запада Европейской части России» долгое время был и остаётся дискуссионным [15]. Л. В. Орлова и А. А. Егоров считают, что нуждается в уточнении вопрос о том, какую встречаемость имеет *P. fennica* в еловых древостоях южнотаёжной части Ленинградской области, по сравнению *с P. abies* [16].

Л.Ф. Правдин [24], исследуя изменчивость форм шишек и их семенных чешуй на территории СССР, выделил 5 групп внутри таксона *P. abies* (L.) Karsten s. l. (приступая к исследованию, он исходил из предположения, что указанный таксон включает *P. excelsa* Link (ель европейскую), *P. obovata* Ledeb. (ель сибирскую) и переходные между ними формы): 1) типичная ель сибирская – *P. obovata* Ledeb., 2) ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской (Орлова Л.В., Егоров А.А. [16] называют эту форму «*P. fennica*, близкая к *P. obovata*») 3) ель гибридная с преобладанием признаков ели европейской (*P. fennica*, близкая к *P. abies*), 4) типичная ель европейская – *P. abies* (L.) Karst., 5) *P. abies f. acuminata* Beck. Кроме указанных 2-х форм ели финской (близкой к *P. abies* и близкой к *P. obovata*), Л. В. Орлова и А. А. Егоров [16] рассматривают промежуточную форму этого вида, которая, предположительно, является типовой формой формирующегося гибридогенного вида *P. fennica* [4]. Итак, существуют разные формы *P. fennica*, различающиеся по соотношению признаков *P. abies* и *P. obovata*, которые они проявляют. Популяции ели, расположенные в зоне интрогрессивной гибридизации, отличаются друг от друга составом и количественным соотношением разных таксонов *Picea*.

Цель работы: изучить географическую изменчивость ели (*Picea*) в природных популяциях Северо-Запада европейской части России по морфологическим признакам шишек.

Задачи работы:

1. Выявить внутрипопуляционную изменчивость ели в Ленинградской области.
2. Выявить таксономическое разнообразие популяции ели Ленинградской области.
3. Выявить особенности географической изменчивости популяций ели на Северо-Западе европейской части России.

**2. Основная часть работы**

**2.1. История формирования ареалов видов ели на Северо-Западе европейской части современной России**

В позднем плейстоцене (по крайней мере, во время ледникового максимума) почти вся исследуемая территория (современные Мурманская и Ленинградская области, а также Карелия) была покрыта ледником [11]. Считается, что во время стадий последнего ледникового периода *P. abies* сохранилась в нескольких убежищах, в частности в районе Московской синеклизы [12]. Учёные не исключают, на Бежаницкой и Вепсовской возвышенностях были свободные ото льда участки территории. На этих изолированных «островах», окружённых ледником, могли сохраниться некоторые виды животных и растений, в т. ч. ель [см. по 23]. Рефугиумом для *P. obovata* мог служить также остров Гогланд в Финском заливе [см. по 15]. Л. Ф. Правдин [24] предположил, что одно из убежищ *P. obovata* находилось на Кольском полуострове.

Современная популяционная структура *Picea* на территории Северо-Запада Европейской России сформировалась в голоцене. После отступления ледника ель распространилась на эту территорию скорее всего преимущественно из более южных районов [см. 21]. 12 тыс. лет назад в Европе вследствие потепления климата и отступления ледника началось расселение ели из разных рефугиумов. В частности, из центральной части Русской равнины начала распространяться на север *P. abies*, а из перигляциальных редколесий северо-востока этой равнины стал расширяться на запад ареал *P. obovata*. Около 5,5 тыс. лет назад *P. abies* достигла Карельского перешейка [см. по 28]. Учёные полагают, что гибридные формы возникли в результате встречных миграций елей, расселявшихся из разных рефугиумов [см. 24; 21]. А. А. Корчагин (1968) предположил, что популяции *P. abies* и *P. obovata*, мигрируя навстречу друг другу, встретились в бассейне р. Северной Двины. На месте встречи начались межвидовые скрещивания, и оттуда гибридная ель стала распространяться на запад и восток [см. по 21].

**2.2. Методы изучения популяционно-географической изменчивости ели, используемые разными исследователями**

Исследование популяционно-географической изменчивости (дифференциации) ели по морфологическим признакам включает следующие этапы:

1. Сбор материала
2. Исследование каждого организма по морфологическим признакам
3. Вычисление параметров внутрипопуляционного разнообразия для каждой популяции
4. Выявление географической изменчивости (дифференциации) путём сравнения популяций

1) Исходным материалом для исследования географической изменчивости ели являются популяционные выборки шишек и/или побегов. Кроме того, иногда учитывается диаметр (на высоте около 1,3 м) и высота каждого дерева, входящего в выборку. Думаю, что информация о толщине и высоте деревьев позволяет примерно оценить запасы древесины, которые имеют тенденцию к снижению при движении от южной тайги к северной границе леса.

Л.Ф. Правдин [24] предложил следующую методику сбора материала: «собрать в пределах каждой популяции (или наиболее распространённого типа леса) с 10 деревьев ели по 10 шишек с каждого дерева, ветви с хвоей, а также 100 шишек (примерно) с разных деревьев, по 1 шишке с каждого дерева». Правдин для сбора шишек со стоящих деревьев привлекал верхолазов [24]. Часто из-за невозможности собрать шишки непосредственно с деревьев приходится их собирать с поверхности почвы. При этом возникает риск собрать под одной кроной шишки не с одного, а с разных деревьев. В исследованиях Е. Л. Зенковой [8] и П. П. Попова [19] число деревьев в выборке тоже почти всегда не менее 100. Следует стремиться к тому, чтобы точки сбора материала были равномерно распределены по всей исследуемой территории [8; 19].

2) Для сравнения разных особей в популяции, а также разных популяций используются морфологические [8; 19] и/или генетические [22] признаки. «Наиболее постоянным и особенно важным диагностическим признаком ели является строение ее репродуктивных органов, и в первую очередь строение шишек и форма семенных чешуй» [8]. Описание шишек может проводиться по качественным и/или количественным признакам. Например, П. П. Попов использует количественные показатели: длину шишки, коэффициенты сужения и вытянутости семенных чешуй [18; 19; 21]. Коэффициент сужения (coefficient of narrowing – Cn) – это отношение ширины чешуи (d) «на 0,1 наибольшей её величины (D) от верхнего края к ней же, обычно в процентах: Cn=d:D\*100»; коэффициент вытянутости (coefficient of projection – Cp) «определяется отношением расстояния от верхнего края (h) до положения наибольшей ширины (D) к ней же: Cp=h:D\*100» [18]. Разность этих коэффициентов (Cn–Cp) информативна для исследования дифференциации особей и популяций ели [18]. Кроме того, важным показателем формы семенных чешуй является отношение коэффициентов сужения и вытянутости – коэффициент формы семенных чешуй (Cf=Cn:Сp=d:h) [8].

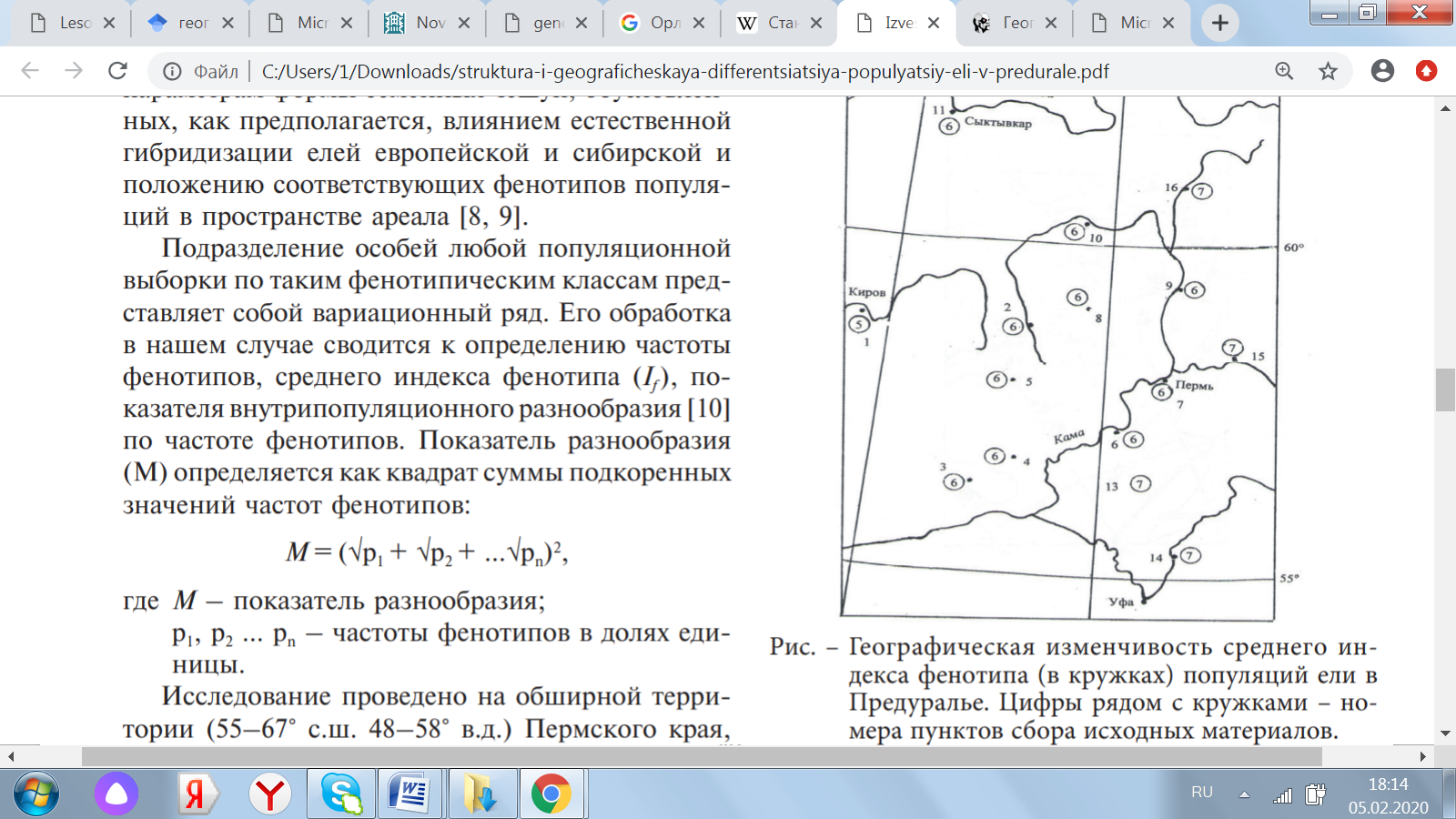
На основе значений коэффициента (Cn–Cp) выделяют 9 фенотипов особей ели: *e. (europaea)* – Cn-Cp=-50%*, eem. (europaea-europaea-medioxima)* – -40%*, em. (europaea-medioxima)* – -30%*, emm. (europaea-medioxima-medioxima)* – -20%*, m. (medioxima)* – -10%*, mms. (medioxima-medioxima-sibirica)* – 0%*, ms. (medioxima-sibirica)* – 10%*, mss. (medioxima-sibirica-sibirica)* – 20%*, s. (sibirica)* – 30%. «Первые три группы особей (e, eem, em) можно считать фенотипами особей ели европейской, следующие три группы (emm, m, mms) – промежуточными фенотипами особей елей европейской и сибирской, последние три группы (ms, mss, s) – фенотипами особей ели сибирской». Аналогичная градация используется и для популяций: *P.e.* (*Picea europaea*), *P.eem.* (*P. europaea-europaea-medioxima*) и т. д. В соответствии с этой классификацией в пределах сплошного ареала *P. abies* и *P. obovata* выделяются 9 районов распространения популяций девяти указанных фенотипов [см. по 18].

П. П. Попов [19] изучил популяционно-географическую изменчивость длины шишек (Lc) *Picea abies* и *P. obovata*. Для этого с каждого дерева была выбрана шишка средней длины.

Кроме формы семенных чешуй и длины шишек, рассматриваются многие другие морфологические признаки. Вот некоторые из них: «H2 – высота 2-летних потомств популяций в теплице, Ln – длина хвоинки на главном побеге сеянцев, Nn – число хвоинок на 1 см длины главного побега; H8 – высота 8-летних потомств ели», H15 – высота 15-летних деревьев ели и «Ws – масса 1000 семян, использованных для закладки географических культур» [20].

Л. В. Орлова провела очень подробное изучение вегетативных побегов и хвоинок ели, что «позволило выявить и проанализировать 14 новых признаков вегетативных органов» [16; 22]. Я думаю, что уточнение диагностических признаков и выявление новых признаков позволяет уменьшить вероятность ошибочного определения таксономической принадлежности организма, а значит, даёт возможность уточнить географическое распределение таксонов.

3) На основе количественных данных о морфологических признаках отдельных деревьев вычисляются параметры распределения этих величин в популяции: среднее значение, его ошибка, коэффициент вариации, среднеквадратическое отклонение [8; 19]. Если в популяции выявляются разные фенотипы или таксоны, то можно рассчитать их частоты [18]. Исследуя «структуру и географическую дифференциацию популяций ели в Предуралье», П. П. Попов [18] рассчитал следующие параметры популяций: 1) среднюю величину показателя Cn–Cp; 2) частоты 9 вышеперечисленных фенотипов; 3) суммарную частоту фенотипов, относящихся к *P. abies*; суммарную частоту фенотипов, относящихся к *P. obovata*; суммарную частоту промежуточных фенотипов; 4) показатель разнообразия фенотипов (М) и др. Показатель М рассчитывается по формуле:



где p1, p2 … pn – частоты фенотипов в долях единицы [18].

4) Следующий этап – сравнение разных популяций, расположенных в разных географических точках. Такое сравнение позволяет определить, как меняются параметры популяций в географическом пространстве. Географическая (межпопуляционная) изменчивость показателя (Cn–Cp), частот фенотипов и показателя внутрипопуляционного разнообразия (М) может быть охарактеризована коэффициентом вариации [18]. Чем больше популяции различаются по величине определённого количественного показателя, тем выше коэффициент вариации по этому показателю. В некоторых работах [8; 18; 19] вся исследуемая территория подразделяется на несколько групп популяций. Например, на территории от Закарпатской области Украины, Беловежской Пущи (Беларусь) до Республики Саха (Якутия) автор выделяет «три района с относительно близкими морфологическими параметрами шишек»: 1) район, где расположена группа популяций с мелкими шишками (со средней длиной шишек 5–6 см и менее); 2) средними шишками (7–8 см); 3) крупными шишками (9–10 см и более) [19]. В исследовании Е. Л. Зенковой на основе двух пар средних показателей Cn и Cp, Lc (длина шишки) и Cf были построены две дендрограммы, показывающие межпопуляционную дифференциацию ели. «Они имеют большое сходство» [8]. Во многих публикациях [18; 19; 22; 24; 8; 17] географическая изменчивость различных морфологических и генетических характеристик популяций ели показана на географических картах.

**2.3. Ботанические описания таксонов ели комплекса *Picea abies*-*P. obovata***

Описания таксонов комплекса *P. abies*-*P. obovata* по морфологическим признакам приведены в таблице 1.

Таблица 1. По [16; 15; 19].

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Признаки | *P. abies* var. acuminata (Beck.) Dallim. et A. B. Jacks. | *P. abies* var. *abies* (типичная ель европейская) | *P. fennica*, близкая к *P. abies* | Промежуточная (типовая) форма *P. fennica* | | *P. fennica*, близкая к *P. obovata* | *P. obovata* |
| Форма кроны | Конусовидная | | |  | |  | Узкокони-ческая, расширен-ная лишь в нижней части; или коническая |
| Высота прикрепле-ния кроны, м | 2 – 4,5 | |  |  | |  | 0 – 2 |
| Длина шишек, см (по Л.В. Орловой) | (11,5 – 16(–20)  (на российских островах Финского залива 5 – 7 см) | 10 – 11 | 7,5 – 11 | 6 – 10,3 | | 6 – 8 | 5–6(8) |
| Длина шишек, см (по Л.Ф. Правдину) | 9 – 11 | | 8,0 – 10,6 | | 5,6 – 7,6 | | 5,2 – 7,2 |
| Длина шишек, см (по А.Л. Будан-цеву, Г.П. Яковлеву, 2006) | Обычно более 8 | |  | | | | 4 – 8 |
| Форма шишек | «Яйцевидно-цилиндричес-кие или узкояйце-видные» (на российских островах Финского залива они яйцевидные) | «Узко-обратнояйцевид-ные или обратнояйцевид-но-цилиндрические, с клиновидным основанием» | Часто изогнутые | «Обратнояй-цевидно-цилиндричес-кие, узко-обратнояйце-видные или обратнояйце-видные», форма основания варьирует от закругленной до клиновидной | |  | «Яйцевид-ные, б. м. прямые, с закруглён-ным или плоским основанием» |
| Форма семенных чешуй | «Узкором-бические, от середины клиновидно суженные в длинный, б.м. узкий язычок (5–10 мм дл.), довольно мягкие, с загнутыми наружу, приподняты-ми краями, образующи-ми желобок» | «Ромбические или широкоромби-ческие, по верхнему краю треугольные или широкотреуголь-ные, часто усеченные, неравнозубча-тые, жесткие» | Верхний край треуголь-ный и острый (зубчатый) | «Ромбовидно-обратнояйце-видные, обратнояйце-видные или широкообрат-нояйцевид-ные», по верхнему краю «треугольные, на верхушке закругленные или вытянуто-закругленные» | | Верхний край «вытянуто-закруглен-ный, преимущест-венно неровнозуб-чатый или вытянутый в середине в небольшой носик» | «От обратнояй-цевидных до округлых, по верхнему краю закруглён-ные или широкоза-круглён-ные, цельные» |
| Длина семенных чешуй, мм | 20–27 | 22 – 26 |  | 13 – 23 | |  | 9 – 18 |
| Ширина семенных чешуй, мм | 12–15 | 16 – 19 |  | 13 – 22 | |  | 8 – 15 |
| Угол отклонения семенных чешуй от оси шишки (в раскрытом состоянии) | 20–40° (более 40° – у f. *deflexa*) | 30 – 60° |  | 30 – 45° | |  | 70 – 90° |
| Длина кроющих чешуй, мм |  | 5 – 7 |  | 4.8 – 7.5(8) | | 5 – 6(7) | 3 – 4(5) |
| Ширина кроющих чешуй, мм |  | 2 – 3.5 |  | 1.7 – 3 | | (1.7)2 – 3 | 2 – 3(4) |
| Форма кроющих чешуй |  | «Ромбические, неправильно ромбические или ланцетные, с острой или туповатой верхушкой» |  | «Треугольные, ромбические или широколан-цетные, туповатые» | | «Обратнояй-цевидные с округлой верхушкой, или широколанцетные, или широкором-бические, с туповатой верхушкой» | «Обратно-яйцевидные с закруг-лённой верхушкой, либо треуголь-ные или широко-ромби-ческие с туповатой верхуш-кой» |
| Длина хвоинок, мм | 15–20(–30) | 10 – 16 |  |  | |  | 8–15(20) |
| Ширина хвоинок, мм |  | 1 – 1,5 |  |  | |  | 1–1,8 |
| Форма хвоинок | Часто уплощённо-четырёхгранные (на однолетних побегах) | «В основном четырехгранные или уплощённо-четырехгранные (на однолетних побегах), постепенно заостренные, слегка изогнутые, с 2–4 устьичными линиями на каждой грани» | Хвоинки четырёх-гранные, их верхушка бывает и постепен-но, и внезапно заострён-ной | «Четырехгран-ные, внезапно заостренные или варьирующие от внезапно до постепенно заостренных» | | Верхушка хвоинок бывает и постепенно, и внезапно заострённой | «Четырех-гранные, коротко-приост-рённые, с 2–5 устьичны-ми линиями на каждой из граней», б. м. прямые |

По таблице 1 можно проследить постепенное изменение некоторых признаков от *P. abies* к *P. obovata*, а именно: уменьшение длины шишек, увеличение угла при основании шишек, изменение формы семенных чешуй от ромбической до обратнояйцевидной и округлой, изменение формы верхней части этих чешуй от клиновидно суженной и треугольной до закруглённой, изменение формы верхушки кроющих чешуй от острой до закруглённой, изменение формы верхушки хвоинок от постепенно до внезапно заострённой. Можно заметить общую тенденцию к уменьшению абсолютных количественных показателей.

Л. В. Орлова отмечает, что типовая форма *P. fennica* «имеет промежуточные признаки строения шишек, но по вегетативным признакам более близка к *P. obovata*» [16].

Наиболее чётко *P. abies* отличается от *P. obovata* формой верхней части семенных чешуй. Данный признак, характеризуемый коэффициентами Cn, Cp и Cf, является единиственным диагностическим признаком, по которому отсутствует трансгрессия вариационных рядов популяционных выборок этих двух видов (т. е. ряды не перекрываются) [6]. Но между выборками гибридных популяций, например, между разными популяциями в пределах Северо-Запада Европейской России трансгрессия может наблюдаться [21]. Форма верхней части семенных чешуй считается самым информативным из морфологических признаков *Picea*. Определяя таксономическую принадлежность экземпляра *Picea*, важно учитывать множество диагностических признаков, но я думаю, что форме верхнего края семенных чешуй следует придавать наибольшее значение.

**2.4. Материалы и методы моего исследования**

Изучение географической изменчивости популяций ели проводилось по морфологическим признакам шишек. Использованы следующие материалы: 1) еловые шишки, собранные мной в древостоях Гатчинского и Всеволожского районов Ленинградской области; 2) данные по исследованиям разнообразия таксонов рода Picea, проведённым под руководством А. А. Егорова в 2010 г. на северо-западе России (Мурманская область, Карелия, Ленинградская область); 3) литературные данные [4; 10; 24].

Я собрал шишки (в том числе незрелые) с 36 деревьев ели в Гатчинском районе Ленинградской области и 37 – во Всеволожском районе той же области. Кроме того, в популяционную выборку были включены готовые данные по 9 экземплярам *Picea* из Гатчинского района, собранным и проанализированным в ходе вышеупомянутых экспедиционных исследований. Все эти 82 дерева, относящиеся к нескольким разным таксонам, я рассматриваю как представители одной популяции, охватывающей окрестности Санкт-Петербурга. Я предполагаю, что совокупность деревьев разных таксонов комплекса *P. abies* - *P. obovata*, занимающих одну общую территорию (например, Гатчинский район или Ленинградскую область в целом) является популяцией, т. к. представители разных таксонов теоретически способны скрещиваться друг с другом. Из публикаций П. П. Попова [18; 21] понятно, что он тоже рассматривает такую совокупность особей как популяцию, имеющую «формовую структуру».

При выборе места сбора шишек в Гатчинском районе я стремился исключить вероятность того, что материал будет собран в искусственно созданных древостоях. Мной были собраны образцы на территории бывшего Карташевского лесничества (59°24’ – 59°25’ с. ш., 30°09’ – 30°11’ в. д.). Это лесничество отличалось тем, что, благодаря применению особой методики рубок, восстановление леса происходило преимущественно естественным путём [32]. 22 из 36 образцов были собраны в лесном массиве, который, по устному сообщению А.В. Жигунова (СПбГЛТУ), имеет естественное происхождение. Однако, я не уверен в том, что этот древостой естественный, т. к. некоторые деревья там стоят прямолинейными рядами (возможно, такое расположение случайно).

Во Всеволожском районе шишки собраны в лесных массивах окрестностей дер. Проба (60°05 — 60°06' с. ш., 30°45'30’’ — 30°47' в. д.). К сожалению, мне не известно происхождение этих древостоев (естественное или искусственное).

По геоботаническому районированию, проведённому под руководством В. Д. Александровой и Т. К. Юрковской [1], Гатчинский район относится к южнотаёжной подзоне, а точка сбора материала во Всеволожском районе расположена примерно на границе южной и средней подзон тайги. Но согласно карте «Зоны и типы поясности растительности» [11], оба района находятся полностью в пределах южной тайги.

Я собрал шишки с поверхности почвы. Под каждой кроной мной собрано по одной или по нескольку шишек. Участники экспедиции 2010 г. собирали шишки с земли или непосредственно с деревьев.

В ходе экспедиции 2010 г. исследования елей проводились только в ельниках, а я собирал еловые шишки в фитоценозах разных формаций, но с участием ели.

Для каждого дерева измерены следующие показатели: длина шишки, длина и ширина семенной чешуи, коэффициенты сужения и вытянутости. Измерения проводились без учёта кривизны шишек и семенных чешуй (по прямой). Обычно измерялась только одна шишка с каждого дерева. Если было собрано несколько шишек, то я выбирал для измерения среднюю по длине шишку (шишку с медианным значением длины). Для каждого из измеренных параметров были рассчитаны характеристики популяции: среднее значение (X), стандартное отклонение (σ), коэффициент вариации (CV= σ /X) и «норма признака» (X–σ …X+σ).

Весь материал, собранный в окрестностях Санкт-Петербурга (Гатчинский и Всеволожский районы), я рассматриваю как выборку одной популяции. Кроме собственного материала, в выборку мной были включены 9 деревьев из Гатчинского района, проанализированные участниками вышеуказанной экспедиции.

Было проведено определение внутривидовых таксонов изучаемых экземпляров Picea. Для идентификации таксонов использовались ботанические описания, представленные в публикациях: Орлова, Егоров, 2011 [16]; Орлова, Глазкова, 2018 [15]. Эти описания я привожу в табл. 1. Определение проводилось преимущественно на основе следующих признаков: длина шишки, форма основания шишки, форма, длина и ширина семенных чешуй, форма верхнего края этих чешуй и их вогнутость (или отсутствие вогнутости).

**2.5. Характеристики популяции ели окрестностей Санкт-Петербурга**

Статистические характеристики популяции ели окрестностей Санкт-Петербурга представлены в таблице 2. Согласно полученным мной результатам, средняя длина семенных чешуй шишек на этой территории составляет около 8,5 см. Думаю, что стандартные отклонения (а значит, коэффициенты вариации и диапазоны «нормы признаков») получились завышенные, т. к. для многих экземпляров я собрал лишь по одной шишке и измерил только одну семенную чешую. Увеличение количества измеряемых шишек и семенных чешуй повысило бы трудоёмкость работы. Для уточнения значения коэффициента вариации (CV) длины шишек я вычислил этот показатель только для тех 47 деревьев, с которых собрано по нескольку шишек. Показатель CV получился несколько ниже (18%). Примечательно, что для 32 деревьев только из бывшего Карташевского лесничества, с которых собрано по нескольку шишек и измерено по одной шишке, средней по длине, показатель X составил 82 мм, СV=11% (почти вдвое меньше), «норма признака» – 73 – 91 мм.

По классификации П. П. Попова [19], данная популяция занимают промежуточное положение по длине шишек между средними (7 – 8 см) и крупными (9 – 10 см и более) шишками. Согласно карте, представленной в одной из публикаций Попова [19], примерно по условной линии Санкт-Петербург – Москва проходит граница, к юго-западу от которой популяции характеризуются крупными шишками, а к северо-востоку – средними.

Таблица 2. Характеристики популяции ели в окрестностях Санкт-Петербурга.

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | Длина шишки, мм | Длина семенных чешуй, мм | Ширина семенных чешуй, мм | Коэффициент сужения, % | Коэффициент вытянутости, % |
| X ср. | 85 | 19,4 | 13,3 | 30 | 61 |
| (CV), % | 20 | 14 | 14 | 22 | 17 |
| X–σ …X+σ | 68 – 102 | 16,7 – 22,1 | 11,4 – 15,2 | 23 – 37 | 50 – 72 |

Деревья в популяции характеризуются яйцевидной, яйцевидно-цилиндрической или чаще цилиндрической формой шишки. Основания шишек клиновидные или закруглённые, реже плоские. Семенные чешуи чаще всего ромбические, по верхнему краю преимущественно треугольные, на верхушке усечённые или закруглённые.

По результатам определения таксонов исследуемых экземпляров, во Всеволожском и в Гатчинском районах присутствуют не менее пяти таксонов елей комплекса *Picea abies-P. obovata*: 1) *P. abies var. acuminata*; 2) *P. abies var. abies*; 3) *P. fennica,* близкая к *P. abies*; 4) промежуточная форма *P. fennica*; 5) *P. fennica,* близкая к *P. obovata*. Преобладает *P. fennica,* близкая к *P. abies*. Следует отметить, что 5 экземпляров, собранных мной на территории бывшего Гатчинского лесничества и определённых как *P. abies var. abies*, имеют менее длинные шишки и менее крупные семенные чешуи, по сравнению с размерами, указанными в ботаническом описании этого таксона [см. табл. 1]. На неполное соответствие ели европейской, произрастающей в южнотаёжной подзоне, своим видовым характеристикам также указывали А. С. Карпенко и М. П. Андреев (1972, стр. 480). Л. Ф. Правдин [24] приводит их утверждение о том, что «ель европейская в Кировской области обнаруживает, как правило, недостаточную выраженность основных признаков: малая вытянутость окончания семенных чешуй, не такая глубокая зазубренность их кончиков, редко встречающийся отгиб края чешуй, малые размеры шишек и т. п.» Правдин объясняет это тем, что в Кировской области не только представители *P. fennica*, но и *P. abies* в некоторой степени могут быть гибридами.

Можно сравнить полученные мной результаты с имеющимися сведениями о количественном соотношении таксонов ели в Ленинградской области, в т. ч. в районах, граничащих с Санкт-Петербургом. Согласно «Иллюстрированному определителю растений Ленинградской области» [5], преобладающим видом ели в Ленинградской области является *P.* abies, а *P. fennica* и *P. obovata* встречаются как примеси в древостоях *P. abies* преимущественно на севере Карельского перешейка и востоке области, особенно в сырых местообитаниях. Согласно результатам вышеупомянутой экспедиции 2010 г. [16], в Гатчинском районе Ленинградской области преобладает *P. abies var. abies* [таблица 3]. Л. Ф. Правдин [11] приводит карту, на которой круговыми диаграммами показано количественное соотношение таксонов ели в разных точках сплошного ареала ели комплекса *Picea abies-P. obovata* (в пределах бывшего СССР). По карте видно, что в окрестностях Ленинграда (Санкт-Петербурга) ни один таксон не составляет более 50% от всех елей, наивысшую встречаемость имеет *P. abies var. abies*. Однако, по сведениям М. А. Щербаковой (1973), почти все ели, произрастающие в ельниках-черничниках Ленинградской области, относятся к форме *P. fennica,* близкая к *P. abies.* (Все данные М. А. Щербаковой, использованные мной в этой работе, я позаимствовал из монографии Правдина [24]).

Таблица 3. Процентное соотношение таксонов ели в окрестностях Санкт-Петербурга по данным разных авторов.

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | *Picea abies var. acuminata* (%) | *P. abies var. abies* (%) | *P. fennica*, близ-кая к *P. abies* (%) | Промежу-точная форма *P. fennica* (%) | | *P. fennica*, близкая к *P. obovata* (%) | Число таксонов *Picea* | Средний коэффи-циент формы |
| По данным Л. Ф. Правдина, 1975 [24] | 10 | 40 | 30 | | 25 | | 4 | 3,3 |
| По данным экспедиции 2010 г. |  | 50 – 90 | 0 – 45 | 0 – 5 | | 0 – 10 | 4 | 3,4 – 3,9 |
| По моим данным (без использова-ния данных экспедиции 2010 г. | 5 – 10 | 5 – 15 | 55 – 80 | 0 – 25 | | 0 – 10 | 5 | 3,0 – 3,3 |
| М. А. Щербакова, 1973 |  | 3,3 | 96,7 |  | |  | 2 | 3,0 |

Итак, точно известно, что в популяциях ели, расположенных в окрестностях Санкт-Петербурга, преобладают таксоны европейского типа (*P. abies* и *P. fennica,* близкая к *P. abies*).

Существует мнение о том, что *P. abies var. acuminata* не характерна для северо-запада Европейской России, в том числе для южнотаёжной части этой территории. Однако, на вышеупомянутой карте [24] показано, что на 59° – 61° с. ш., 30° – 32° в. д. этот таксон может составлять до 10 – 20% от всех елей. По М. А. Щербаковой (1973), в южнотаёжных ельниках (примерно 30° – 38° в. д.) доля встречаемости *P. abies var. acuminata* действительно мала (2,9%). В Карелии и Вологодской области этот таксон отсутствует или встречается очень редко [24].

По методике П. П. Попова [см. по 18] на основе значений показателя (Cn-Cp) рассчитаны частоты фенотипов в исследованной популяции [таблица 4]. Согласно полученным результатам, 70 – 80% деревьев ели в окрестностях Санкт-Петербурга относятся к фенотипам ели европейской. Наибольшие частоты имеют фенотипы *europaea*-*medioxima* (*em*) и *europaea*-*europaea-medioxima* (*eem*). Всего выявлено 5 фенотипов: *e*, *eem*, *em*, *emm* и *m*.

Таблица 4.

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Фенотип | Фенотипы ели европейской | | | Промежуточные фенотипы елей европейской и сибирской | |
| e | eem | em | emm | m |
| Частота, % | 12 | 27 | 37 | 15 | 8 |

2 экземпляра, определённые как *P. fennica*, близкая к *P. obovata*, отнесены к фенотипу *medioxima* (*m*). Среди представителей промежуточной формы *P. fennica*, согласно моим результатам, встречаются фенотипы *m*, *emm* и *em*. Большинство деревьев, идентифицированных как *P. abies var. abies* или близкая к ней форма *P. fennica*, относятся к фенотипам *em* и *eem*. 4 из 5 деревьев *P. abies var. acuminata* представляют фенотип *e*. Осознавая неточность своих измерений, считаю, что вопрос о соответствии или корреляции между фенотипами, выделенными П. П. Поповым, и формами (таксонами), выделенными Л. Ф. Правдиным и подробно описанными Л. В. Орловой, нуждается в уточнении.

Две совокупности шишек, собранных в Гатчинском и Всеволожском районах во многом сходны между собой. Это было ожидаемо, т. к. точки сбора материала расположены близко друг к другу (около 80 км). Ввиду малых размеров выборок и их сходства я решил их объединить в одну выборку.

**2.6. Географическая изменчивость длины шишки**

Л. Ф. Правдин [24] приводит данные М. А. Щербаковой (1973), согласно которым, средняя длина шишек *Picea* в южнотаёжных ельниках северо-запада европейской части России (57 – 60° с. ш.) составляет 9,1±0,28 см. В частности, именно такое среднее значение длины шишек получено П. П. Поповым для окрестностей г. Валдай (58° с. ш., 33° в. д.) [19]. В популяциях Ленинградской области, по Щербаковой, шишки имеют длину 9,2 – 9,8 см [см. по 24]. В окрестностях Выборга [21] и Санкт-Петербурга (59 – 61° с. ш., 28 – 31° в. д.) этот показатель близок к 8,5 см.

В среднетаёжных ельниках Карелии средняя длина шишек составляет 7,9 см [21; см. 24].

В северотаёжной части республики этот показатель варьирует в широких пределах, уменьшаясь с юга на север и с запада на восток. В окрестностях населённых пунктов Реболы и Костомукша среднее значение длины шишек в популяциях составляет 7,8 и 7,3 см соответственно [21], в Кемском районе – 6,4 – 6,9 см [10; 21], в районе национального парка Паанаярви – около 6 см [10]. По сведениям М. А. Щербаковой [см. 24], средняя длина шишек на 64 – 67° с. ш., 30 – 38° в. д. (северотаёжные ельники) составляет 6,1±0,20 см.

П. П. Попов [19] изучил популяционно-географическую изменчивость длины шишки ели на территории бывшего СССР. Из 115 исследованных популяций наименьшую среднюю длину шишки (44±0.7 мм) и наивысший коэффициент вариации по этому показателю (19%) имеет популяция, расположенная в окрестностях г. Апатиты (Мурманская область), а именно на восточном берегу оз. Имандра. Попов [21] сообщает, что, согласно данным Г. А. Новикова (1940) и Т. П. Некрасовой (1948), на западном берегу этого озера (в Лапландском заповеднике) в 1938 – 1939 гг. средняя длина шишки составляла 60–62 мм, что на 33 – 44% больше, чем на восточном берегу. Таким образом, окрестности оз. Имандра отличаются высокой внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивостью длины шишки ели. По М. А. Щербаковой [см. 24], средняя длина шишки ели в предтундровых редколесьях Мурманской области составляет 5,6±0,14 см.

Итак, на северо-западе Европейской России проявляется общая закономерность [см. по 19], по которой средняя длина шишек в популяциях ели уменьшается с юга на север. В южнотаёжной подзоне преобладают популяции с крупными, по классификации Попова [19], шишками. Примерно между 61 и 66° с. ш. расположены популяции со средним размером шишки (7 – 8 см). Выше 66° с. ш. шишки мелкие.

«Длина шишек ели на деревьях изменяется по годам урожая» [19]. Поэтому результаты исследований зависят от года сбора материала.

**2.7. Географическая изменчивость длины и ширины семенных чешуй**

Используя разные данные, в том числе опубликованные [10], я рассчитал средние значения длины и ширины семенных чешуй шишек ели для разных частей исследуемой территории [таблица 5]. Различий по этому показателю между южнотаёжной и среднетаёжной группами популяций не выявлено. (Рассматривается не вся территория таёжной зоны, а только её части, указанные в таблице координатами). Между 63° и 67° с. ш. (северная тайга) семенные чешуи немного мельче, а севернее 67° с. ш. длина и ширина семенных чешуй уменьшается резко.

Таблица 5. Географическая изменчивость морфологических характеристик ели на северо-западе Европейской России.

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Подзона таёжной зоны | Координаты | Средняя длина семенных чешуй, мм | Средняя ширина семенных чешуй, мм |
| Северная тайга | 67˚09' – 68˚11' с. ш., 31˚57' – 33˚30' в. д. | 13,7 | 10,0 |
| 63°05’ – 66°36' с. ш., 30°26’ – 35°10’ в. д. | 17,6 | 12,5 |
| Средняя тайга | 60˚48' – 62˚52' с. ш., 30˚50' – 37˚00' в. д. | 19,5 | 13,1 |
| Южная тайга | 59°24’ – 60°06' с. ш., 30°06’ – 30°47' в. д. | 19,4 | 13,3 |

**2.8. Географическая изменчивость количественных показателей формы семенных чешуй**

*P. abies* и *P. obovata* чётко различаются по форме верхней части семенных чешуй, которую можно описать через коэффициенты сужения Cn и вытянутости Cp. Чем больше чешуя сужена у верхушки, по сравнению с положением наибольшей ширины, тем меньше коэффициент Cn. Чем более вытянутую форму имеет верхняя часть семенной чешуи, тем больше показатель Сp. В популяционной выборке из Карпатского биосферного заповедника (Закарпатская область, Украина) среднее значение коэффициента сужения равно 24.0 ± 0.21%, коэффициент вытянутости составляет в среднем 80.8 ± 0.39%. Эта выборка представляет популяцию, которую П. П. Попов рассматривает как эталон «чистой» ели европейской. Объединённая выборка из Олёкминского лесхоза (Якутия) и Витимского биосферного заповедника (восточная часть Иркутской области) представляет «эталонную популяцию» ели сибирской. В этой выборке коэффициенты имеют следующие средние значения: Cn=66,6 ± 0,23%; Cp=41,1 ± 0,21. В гибридных популяциях эти показатели принимают промежуточные значения [21].

В окрестностях Санкт-Петербурга, по моим данным, коэффициент сужения (Cn) в среднем равен 30%, коэффициент вытянутости (Cp) – 61%, а их отношение – коэффициент формы семенных чешуй (Сf) – 0,49. По литературным данным [29], показатель Сf в Ленинградской области действительно близок к 0,5. В окрестностях Выборга величина Cn значительно выше (38%), а Cp принимает примерно такое же значение, как в Гатчинском и Всеволожском районах (60%) [21].

П. П. Поповым изучена географическая дифференциация популяций ели на Северо-Западе России по данным о длине шишек и форме верхней части семенных чешуй (показатели Cn и Cp). В результате выделены 3 группы популяций. Первая группа включает популяции, расположенные в среднетаёжной части Карелии, а также в районе Выборга (другие части Ленинградской области не исследовались). Здесь средние значения Cn составляют 37 – 41%, Сp – от 56 до 61%. «Условно вторую группу популяций представляют выборки из районов Реболы, Костомукши, Коноши, Обозерского, Кеми» [21]. Реболы, Костомукша и Кемь расположены в северотаёжной части Карелии, Обозерский и Кемь – в Архангельской области. Обозерский находится примерно на границе северной и средней тайги, Кемь – в среднетаёжной подзоне [1]. На указанных территориях средние значения Cn в популяциях составляют 41 – 49%, Сp – от 49 до 56%. Таким образом 2-я группа отличается от первой более высокими значениями Cn и меньшими значениями Cp, что свидетельствует о том, что 2-я группа больше отличается от популяции «чистой» ели европейской, чем первая. При этом в популяциях обеих групп преобладают промежуточные фенотипы елей европейской и сибирской. 3-я условная «группа» состоит лишь из одной исследованной популяции, расположенной в районе г. Апатиты Мурманской области. Форма семенных чешуй в этой популяции характеризуется следующими значениями: Cn=55 ± 0.9%; Cp=44 ± 0.6% [21]. Возможно, к 3-й группе следует отнести и популяцию, расположенную в окрестностях Мончегорска, где Cn=56%, Cp=48% [2]. Итак, при движении с юга на север от Ленинградской до Мурманской области постепенно увеличивается коэффициент сужения и уменьшается коэффициент вытянутости верхний части семенных чешуй.

**2.9. Географическая изменчивость формовой структуры популяций ели**

Географическое распределение фенотипов и таксонов ели на Северо-Западе Европейской России изучалось разными авторами [16; 21; см. по 24]. Они применяли разные методы определения форм (таксонов) *Picea*. В таблице 6 обобщены результаты, полученные М. А. Щербаковой [см. по 24], а также Л. В. Орловой и А. А. Егоровым [16].

В южнотаёжной части Ленинградской области представлены 6 таксонов комплекса *P. abies*-*P. obovata*: *P. abies var. acuminata*, *P. abies var. abies*, все 3 формы *P. fennica* и типичная *P. obovata*. Преобладают таксоны европейского типа: P. abies var. abies [16] и/или *P. fennica*, близкая к *P. abies*. *P. obovata* здесь встречается очень редко и, возможно, произрастает только на островах Финского залива [15]. В среднетаёжных популяциях Карелии, по М. А. Щербаковой [см. 24], присутствуют *P. abies var. abies*; *P. fennica*, близкая к *P. abies*; *P. fennica*, близкая к *P. obovata*. Во всех популяциях преобладает или *P. abies var. abies*, или *P. fennica*, близкая к *P. abies*. В целом, по данным Щербаковой, около половины от всех елей, произрастающих в среднетаёжных ельниках Северо-Запада европейской части России (60 – 64° с.ш.), относятся к форме *P. fennica*, близкая к *P. abies*. В ходе вышеуказанных экспедиционных исследований 2010 г. было установлено, что именно в этой подзоне достигает своей максимальной встречаемости типовая форма *P. fennica* (30 – 75%). По Л. В. Орловой [16; 15], на этой территории, в т. ч. на востоке Ленинградской области, кроме вышеуказанных таксонов, присутствует *P. obovata*.

Попов сравнил популяции ели, расположенные на Северо-Западе Европейской России, с «эталонной» популяциейели европейской, произрастающей в Закарпатской области Украины, а также с популяцией «чистой» ели сибирской, находящейся в Восточной Сибири (Якутия, Иркутская область). «Положение каждой выборки относительно ели европейской (с Карпат) и ели сибирской (из Восточной Сибири) определяли через квадрат дистанции Махаланобиса (SMD)» [21]. Выборка из окрестностей пос. Реболы (Карелия) по величине этого показателя оказалась на приблизительно равном «расстоянии» от обеих «эталонных» выборок. Это значит, что популяция окрестностей пос. Реболы примерно одинаково отличается от «эталонных» популяций, и через эту географическую точку проходит условная граница, разделяющая популяции ели европейской и сибирской. На западе Карелии эта граница проходит на 64° с. ш., к востоку республики смещается на юг до 62-й параллели. Таким образом, большинство популяций северотаёжной подзоны более близки к ели сибирской, чем к европейской, а популяции средней тайги в основном имеют большее сходство с елью европейской. Однако, по данным Щербаковой [см. по 24], в районе пос. Реболы (63°45’ c. ш., 30°50’ в. д.) преобладающим таксоном ели является *P. abies var. abies* (61%). Форма *P. fennica*, близкая к *P. abies*, составляет 21,1% от всех деревьев ели, а *P. fennica*, близкая к *obovata* – лишь 17,9%. Такое соотношение таксонов заставляет усомниться в истинности результатов, полученных Поповым.

Северная граница распространения *P. abies var. abies* проходит примерно по 65-й параллели [16; см. 24]. В южной части северотаёжной зоны (64 – 65° с. ш.) межпопуляционная изменчивость выражена не только в широтном, но и в долготном направлении. На 31-м меридиане (Реболы, Калевала) отсутствует типичная *P. obovata* [см. по 21; 24], а суммарная частота встречаемости *P. abies var. abies* и близкой к ней формы *P. fennica* составляет 70 – 80%. На 34 – 35° в. д. (у западного берега Онежской губы) доля участия таксонов европейского типа (*P. abies var. abies* и *P. fennica*, близкая к *P. abies*), как правило, не превышает 50% [см. по 24]. На 66-й параллели и севернее суммарная частота *P. obovata* и близкой к ней формы *P. fennica* чаще всего принимает значения 80% и более. В районах Мончегорска и Апатит частота *P. obovata*, как правило, составляет 60 – 90% [2; 16]. В долине р. Поной ель представлена только одним видом – *P. obovata*. На Кольском и на севере Скандинавского полуостровов небольшие участки, где произрастает *P. obovata*,имеют место даже среди тундры [см. по 24].

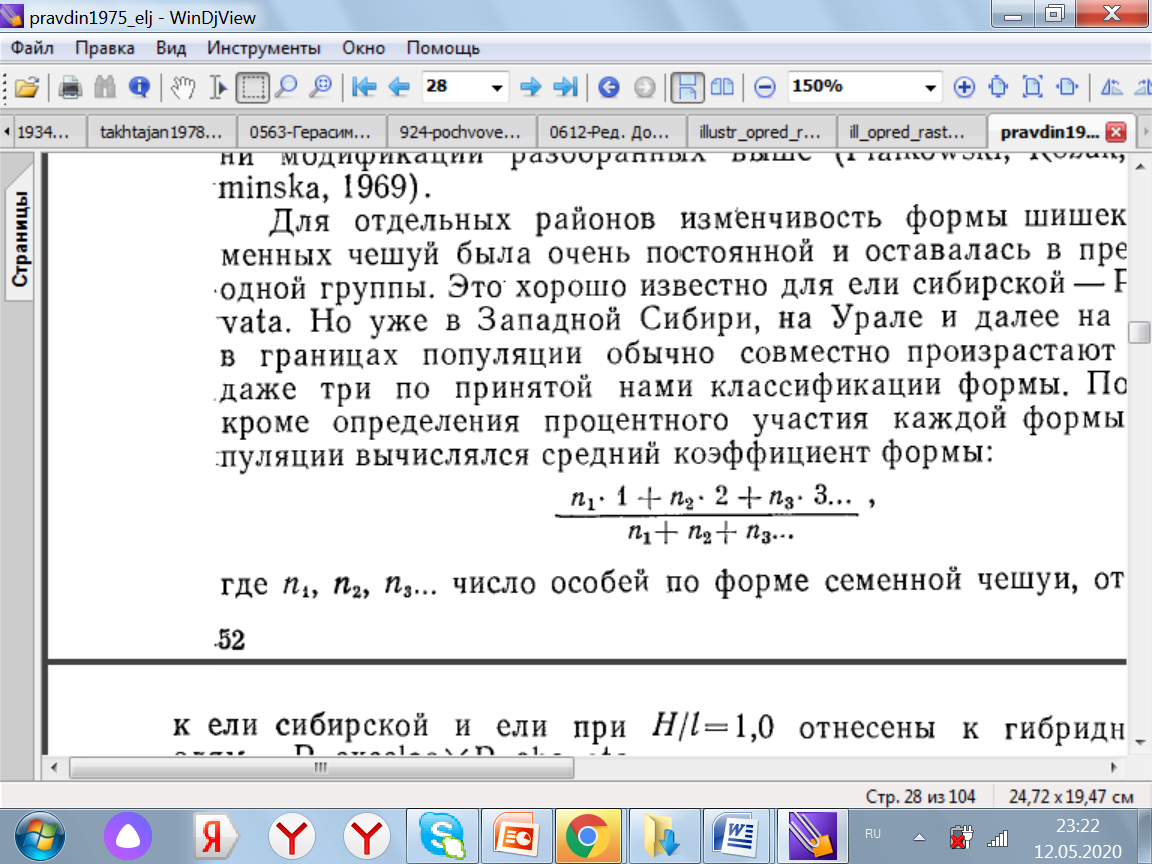
Таблица 6. Широтная дифференциация процентного соотношения встречаемости форм (таксонов) *Picea* в популяциях Северо-Запада Европейской России [по: 16; 24].

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Подзона таёжной зоны | Субъект РФ |  | P. obovata | *P. fennica* (%) | | | *P. abies* (%) |
| *P. fennica*, близкая к *P. obovata* (%) | Типичная (промежуточная) форма | *P. fennica*, близкая к *P. abies* (%) |
| Северная тайга и лесотундра | Мурманская область | 67°30’ и выше | 40 – 100 | 0 – 40 |  | 0 – 20 |  |
| Северная тайга | Мурманская обл. и Респ. Карелия | 65°14′ – 67°10’ | 25 – 60 | 30 – 70 | (0) 15 – 20 | 0 – 10 |  |
| Респ. Карелия | 63°00’ – 65°10’ | 0 – 50 | 10 – 40 | 0 – 60 | 0 – 75 | 0 – 40 (61) |
| Средняя тайга | Респ. Карелия и Ленинград-ская область | 60°40’ – 63°00’ | 0 – 20 | 0 – 30 | 30 – 75 | 0 – 75 | 10 – 65 |

Е. К. Потокина и др. [22] изучили генетическую дифференциацию популяций ели в Ленинградской области, Карелии и Мурманской области по данным об изменчивости генетических маркеров, в основном микросателлитов. В результате статистической обработки данных вся выборочная совокупность организмов была разделена на 2 кластера, которые интерпретируются авторами как *P. abies* и *P. obovata*. Выше 66° с. ш. преобладают ели, отнесённые к кластеру *P. obovata*, ниже 64° с. ш. – *P. abies*. Граница проходит примерно по северотаёжной части Карелии.

Таким образом, результаты исследований географической изменчивости морфологических [21] и генетических [22] признаков свидетельствуют о том, что по территории Карелии проходит граница, отделяющая популяции, более близкие к *P. abies*, от популяций, более близких к *P.* *obovata*. Очевидно, что переход между этими условными группами популяций постепенный, и граница нечёткая.

Данные о количественном соотношении форм (таксонов) *Picea* в популяции позволяют рассчитать средний коэффициент формы. Значение этого показателя тем ниже, чем более близка популяция к *P. obovata* по своей формовой структуре. Коэффициент рассчитывается по следующей формуле, которая приводится в монографии Л. Ф. Правдина [24]:



где n₁ – число особей *Picea obovata* в выборке;

n₂ – число особей *P. fennica*, близкой к *P. obovata;*

n₂,₅ – число особей промежуточной формы *P. fennica* (n₂,₅ добавлено в формулу мной; Л. Ф. Правдин не выделял этот таксон. Умножается на 2,5).

n₃ – число особей *P. fennica*, близкой к *P. abies;*

n₄ – число особей типичной *P. abies;*

n₅ – число особей *P. abies var. acuminata.*

Средний коэффициент формы может принимать значения от 1 до 5. Если на какой-либо территории ель представлена только типичной *P. obovata*, то коэффициент равен 1, если гипотетическая популяция состоит только из *P. abies var. acuminata*, то данный показатель принимает значение 5.

В пределах изучаемой территории данный коэффициент имеет тенденцию к увеличению с севера на юг [таблица 7; рис. 1]. Это обусловлено тем, что при движении с севера на юг в популяциях ели уменьшается доля встречаемости *P. obovata* и увеличивается доля *P. abies* и близкой к ней формы *P. fennica* [16].

Таблица 7. Географическая изменчивость среднего коэффициента формы *Picea* на северо-западе Европейской России.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Подзона таёжной зоны [11] | Районы | Координаты | | Средний коэффициент формы |
| Северная широта | Восточная долгота |
| Южная тайга | Гатчинский и Всеволожский (по моим данным) | 59°24’ – 60°06' | 30°09’ – 30°47' | 3,0 – 3,3 |
| Южная тайга | Гатчинский (по данным Д. Ю. Беляева и др., 2010 [4]; с добавлением неопубликованных данных) | 59˚15' – 59˚27' | 30˚06' – 30˚13' | 3,5 – 3,8 |
| Средняя тайга, граница средней и южной тайги | Волховский, Лодейнопольский, Олонецкий | 60˚20’ – 60˚56' | 32˚54' – 33˚44' | 3,2 – 3,8 |
| Средняя тайга | Пряжинский, Кондопожский, Медвежьегорский | 61˚31' – 62˚51' | 33˚28' – 34˚20' | 2,5 – 3,0 |
| Северная тайга | Медвежьегорский, Сегежский, Беломорский | 63˚06' – 64˚25' | 34˚09' – 34˚26' | 1,9 – 3,0 |
| Северная тайга | Кемский, Лоухский, Кандалакшский | 65˚15' – 67˚10' | 33˚46' – 31˚58′ | Около 1,6; реже 3 |
| Северная тайга | Мончегорский, Апатитский | 67˚35' – 68˚11' | 32˚51' – 33˚19' | 1,1 – 1,3 |

**2.10. Некоторые другие аспекты географической изменчивости ели**

На Кольском полуострове ель находится в экстремальных климатических условиях. В 1975 г. сообщалось [24], что в на северной границе естественного ареала *P. obovata* (не только на Кольском полуострове, а в целом) продолжительность вегетационного периода с температурой выше 5°С составляет 115 дней. Приводились сведения о количестве суммарной солнечной радиации: 35 ккал/см²/вегетационный период.

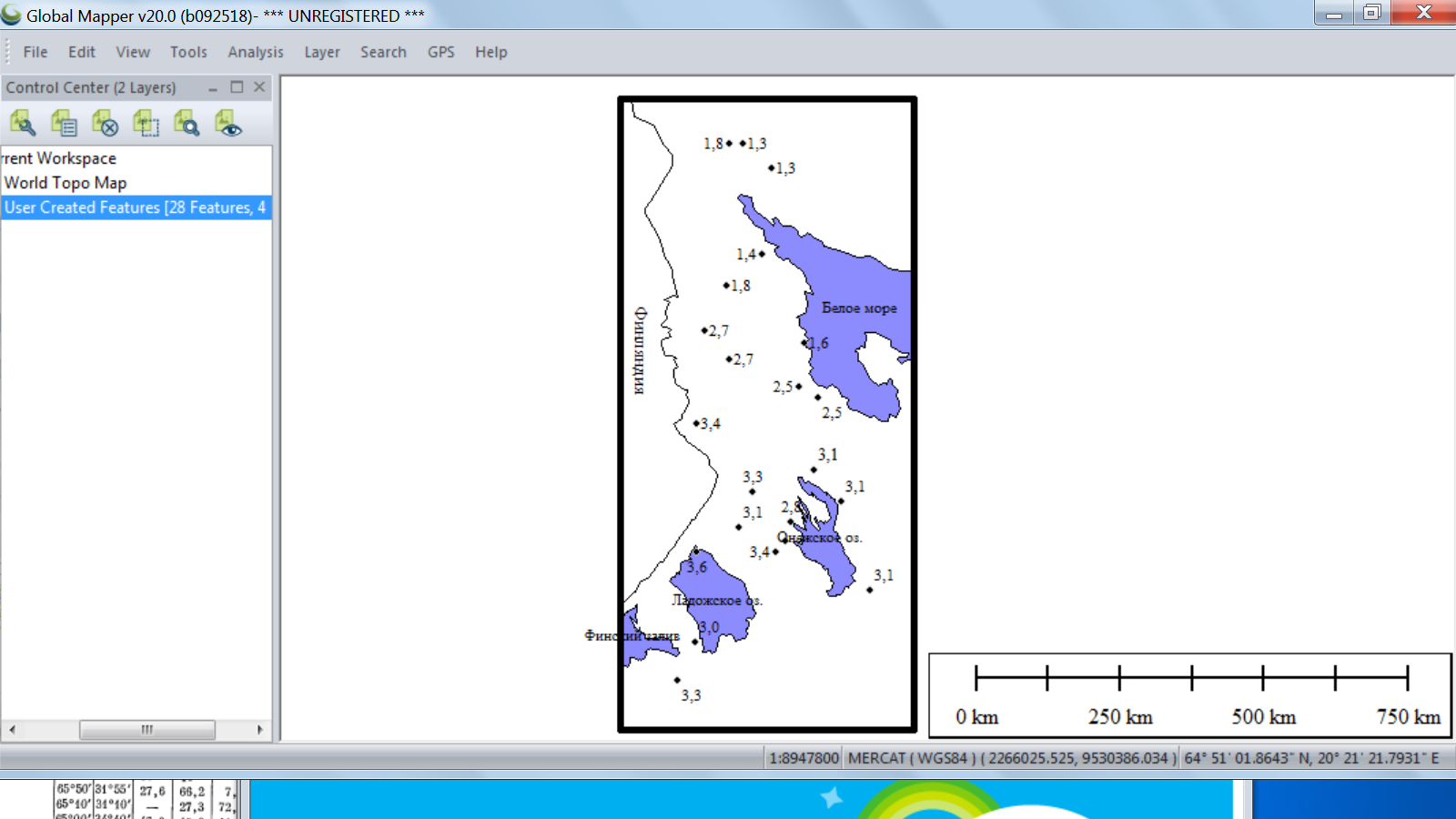


Рис. 1. Географическая изменчивость среднего коэффициента формы *Picea* на северо-западе Европейской России.

Поэтому в Мурманской области ель резко отличается по своему габитусу от елей более южных районов. На границе ареала в бассейне р. Поной ель сибирская имеет высоту 3 – 6 м и часто принимает многоствольную форму [см. по 24]. Для сравнения можно отметить, что в благоприятных условиях, согласно ботаническому описанию [см. по 31], высота *P. obovata* достигает 30 м.

«Ель в центральных районах ареала начинает плодоносить в древостоях в 40-50 лет, а семенные годы наблюдаются через 3-5 лет. На Кольском полуострове она достигает возраста возмужалости в 80-90 лет, а промежутки между обильными урожаями составляют 8 и более лет» [13].

При движении от северной границы леса на юг увеличиваются запасы древесины в древостоях. В пределах Карелии среднетаёжные ельники более производительны и менее фаутны, чем северотаёжные [см. по 24].

Ели различаются по форме кроны. В. И. Бакшаева (1966) выделила на территории Карелии узкокронные и ширококронные ели. Кроме того, в Карелии обнаружены некоторые специфические формы: колонновидная (Пряжинский район, ельник черничный), «змеевидная» (Пряжинский и Сортавальский районы) и прутовидная. На территории республики наблюдается постепенное сужение кроны *Picea* при движении с юга на север. В соседней Мурманской области, а именно на Кольском полуострове ель имеет очень узкую шпилеобразную форму [см. по 24].

Среднее число семенных чешуй в шишке уменьшается при движении от зоны хвойно-широколиственных лесов на север к предтундровым редколесьям [см. по 24].

**2.11. Экологические различия между таксонами ели**

П. П. Попов [21] считает, что основным фактором широтной дифференциации формы семенных чешуй в Карелии является естественный отбор. Формы с округлыми чешуями лучше адаптированы к почвенно-климатическим условиям северной части республики, чем формы с угловатыми чешуями. «Увеличение числа округлочешуйчатых форм ели и большей “округлости” их к северу, в более суровых лесорастительных условиях, может указывать на то, что под действием естественного отбора в ряду поколений происходит возврат гибридов к одной из исходных форм – ели сибирской» [21].

Исследования [16; см. по 24] показали, что на Северо-Западе России формы ели сибирского типа (*P. obovata* и близкая к ней форма *P. fennica*) тяготеют к более влажным местообитаниям, по сравнению с таксонами европейского типа. По В. А. Панину [см. по 24], в условиях повышенного увлажнения почвы формы европейского типа элиминируются естественным отбором. В Ленинградской области выявлена следующая закономерность: в ельниках кисличных представители фенотипов, наиболее близких к *P. abies*, характеризуются большей продуктивностью, чем фенотипы, близкие к *P. obovata*. В ельниках чернично-сфагновых, т. е. в более увлажнённых местообитаниях, наоборот, наивысший бонитет наблюдается у фенотипов, близких к *P. obovata* [7].

В восточной части южнотаёжной подзоны Восточно-Европейской равнины пониженная доля участия *P. abies* наблюдалась на вершинах и склонах песчаных и супесчаных бугров. На таких буграх, в отличие от суглинистых участков водоразделов, произрастают не только формы европейского типа, но и *P. fennica*, близкая к *P. obovata* [см. 11].

В таблицах 8 и 10 приведены оценки экологических свойств *P. abies* ипо шкалам Л. Г. Раменского и Д. Н. Цыганова соответственно [25; 29; см. по 30]. Расшифровка буквенных обозначений, использованных Д. Н. Цыгановым дана в таблице 9.

По данным обоих авторов, *P. abies* имеет более широкую экологическую амплитуду по отношению к увлажнению почв, чем *P. obovata*. По Раменскому, оба вида предпочитают примерно одинаковые условия увлажнения (влажнолуговое и сыролуговое увлажнение). При этом *P. abies* может единично встречаться при болотно-луговом и болотном увлажнении, а произрастание *P. obovata* в таких условиях исключено. Данные Д. Н. Цыганова подтверждают, что *P. abies* способна переносить более сильное увлажнение, чем *P. obovata*.

Таким образом, согласно экологическим шкалам, *P. abies* более устойчива к сильному увлажнению, но на Северо-Западе России разные исследователи установили приуроченность форм европейского типа к менее увлажнённым почвам, по сравнению формами сибирского типа. Поэтому я затрудняюсь сделать какой-либо вывод об экологических различиях между *P. abies* и *P. obovata* по отношению к увлажнению почв.

Согласно Раменскому, оба вида могут массово произрастать на бедных (баллы 4 – 6) и небогатых (7 – 9) почвах. *P. obovata* встречается с проективным покрытием более 8% на ещё более бедных (балл 3) почвах. *P. abies* немного более требовательна к богатству почв, чем *P. obovata*. Но ель европейская, в отличие от ели сибирской, единично встречается на почвах, характеризующихся баллом 1 по шкале богатства-засоления, т. е. на крайне бедных субстратах. Л. В. Орлова и Е. А. Глазкова [15] отмечают, что *P. obovata* произрастает на богатых почвах. (Возможно, авторы имеют в виду относительно богатые почвы, по сравнению с другими почвами Северо-Запада европейской части России). По таблице 8 видно, что *P. obovata* лучше приспособлена к холодному климату, чем *P. abies*. Думаю, что именно поэтому на Кольском полуострове северная граница ареала *P. obovata* проходит севернее, чем граница распространения *P. abies*, как показано в публикации П. П. Попова [21] на рис. 1. Особенно велико различиемежду *P. obovata* с одной стороны и видами P. fennica и *P. abies* с другой стороны по толерантности к низким зимним температурам. *P. obovata* очень морозостойка (шкала Cr) и устойчива к ультраконтинентальному климату (Kn), что позволяет ей произрастать в суровых условиях Восточной Сибири.

*P. fennica* по отношению ко многим факторам (Tm, Kn, Om, Cr) имеет относительно узкую экологическую амплитуду.

В таблице Д. Н. Цыганова *P. abies*, *P. obovata* и *P. fennica* охарактеризованы одинаковыми диапазонами баллов по шкалам солевого режима, богатства почв азотом и освещённости-затенения.

Таблица 8.

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Экологические шкалы (по Л. Г. Раменскому [25]) | | | | | |
| Фактор | Вид | Проективное покрытие | | | |
| Массово: более 8% | Обильно: 2,5 – 8% | Мало: 0,1 – 0,2% | Единично |
| Увлажнение почв | *P. abies* | 68 – 82 | От 64 | До 90 | До 97 |
| *P. obovata* | 71 – 80 | До 83 | 63 – 87 |  |
| Богатство-засоление почв | *P. abies* | 4 – 9 | 3 – 10 | 2 – 11 | От 1 |
| *P. obovata* | 3 – 8 | До 9 | От 3 | От 2 |

Таблица 9. Перечень экологических шкал Д. Н. Цыганова и их диапазоны [см. по 9].

|  |  |
| --- | --- |
| Тип режима фактора | Баллы |
| 1. Термоклиматическая шкала – общий терморежим климата (Tm) | 1 – 14 |
| 2. Шкала континентальности климата (Kn) | 1 – 15 |
| 3. Омброклиматическая шкала аридности-гумидности (Om) | 1 – 15 |
| 4. Криоклиматическая шкала – морозность климата (Cr) | 1 – 15 |
| 5. Шкала увлажнения почв (Hd) | 1 – 23 |
| 6. Шкала солевого режима (Tr) | 1 – 19 |
| 7. Шкала кислотности почв (Rc) | 1 – 13 |
| 8. Шкала богатства почв азотом (Nt) | 1 – 11 |
| 9. Шкала переменности увлажнения почв (fH) | 1 – 11 |
| 10. Шкала освещённости-затенения (Lc) | 1 – 9 |

Таблица 10.

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Вид | Экологические шкалы (по Д. Н. Цыганову [29; см. по 9]) | | | | | | | | |
| Tm | Kn | Om | Cr | Hd | Tr | Rc | Nt | Lc |
| *P. abies* | 5–10 | 5–10 | 7–10 | 6–10 | 10–18 | 1–8 | 1–11 | 1–9 | 2–9 |
| *P. fennica* | 5–8 | 7–10 | 8–10 | 7–9 | 10–18 | 1–8 | 1–10 | 1–9 | 2–9 |
| *P. obovata* | 4–8 | 5–15 | 7–11 | 1–8 | 10–16 | 1–8 | 1–10 | 1–9 | 2–9 |

**3. Заключение**

Географическую изменчивость популяций ели в Ленинградской области, Карелии и Мурманской области исследовали разные авторы разными методами. В результате выявлена географическая дифференциация популяций и по множеству отдельных морфологических признаков, и по количественному соотношению таксонов. Обобщая результаты своих и других исследований, я делаю следующие выводы:

1. Территории Ленинградской области, Республики Карелии и, как минимум, часть территории Мурманской области входят в зону интрогрессивной гибридизации, которая происходит между таксонами комплекса *P. abies*-*P. obovata*.
2. В Ленинградской области популяции ели более сходны с популяциями *P. abies*, чем с *P. obovata*. Результаты проведённого мной исследования подтверждают этот факт.
3. В Мурманской области популяции ели более сходны с популяциями *P. obovata*, чем с *P. abies*. Здесь ели резко отличаются от елей более южных районов низкорослостью и мелкими по размерам семенными чешуями.
4. Условная граница между популяциями *P. abies* и *P. obovata* проходит по территории Карелии.
5. На Северо-Западе Европейской России при движении от южной и средней тайги к северной границе леса наблюдаются следующие тенденции: деревья *Picea* становятся ниже, уменьшаются запасы древесины, еловые шишки и их семенные чешуи становятся мельче, увеличивается коэффициент сужения, уменьшается коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй. В популяциях ели увеличивается доля встречаемости *P. obovata* и уменьшается доля *P. abies* и близкой к ней формы *P. fennica*.

В результате изучения популяции ели в окрестностях Санкт-Петербурга я пришёл к следующему выводу: численно преобладающим таксоном ели на этой территории является *P. fennica*, близкая к *P. abies*. Этот вывод противоречит некоторым литературным сведениям [16; 24]. Большинство деревьев *Picea* в окрестностях Санкт-Петербурга отличаются от *P. abies* более мелкими шишками и семенными чешуями.

**4. Список использованной литературы**

1. Александрова В. Д., Юрковская Т. К. (ред.). Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. – Наука. Ленингр. отд-ние, 1989.
2. Арефьев С. П., Казанцева М. Н., Попов П. П. Структура, разнообразие и относительное положение популяций ели на северном пределе ареала //Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2017. – №. 4 (66).
3. Арефьев В.А., Лисовенко Л.А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов Науч. ред. Л.И.Патрушев; Москва: Изд-во ВНИРО, 1995 407с.
4. Беляев Д. Ю. и др. Широтная дифференциация ельников с учетом географического распространения *Picea abies*, *P. obovata* И P. *fennica* на северо-западе европейской части России //Соврем. проблемы и перспективы рацион. лесопользования в условиях рынка: Сб. материалов Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов (10-11 ноября. – 2010. – С. 64.
5. Буданцев А. Л., Яковлев Г. П. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области //АЛ Буданцев, ГП Яковлев М.: КМК. – 2006.
6. Гашева Н. А. Структура популяции ели сибирской, определяемая по радикальным признакам в разных эколого-географических условиях среднего урала : дис. – 2004.
7. Захарова К. В., Сейц К. С. Внутрипопуляционная фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* X *Picea obovata* (*Pinaceae*) в контрастных экотопических условиях //Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – №. 6. – С. 709-738.
8. Зенкова Е. Л. Географическая изменчивость шишек и семенных чешуй ели сибирской на восточном пределе генетического влияния ели европейской //Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2010. – №. 10.
9. Зубкова Е. В. О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Д. Н. Цыганова //Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13. – №. 5-1.
10. Ильинов А. А. и др. Сравнительная оценка фенотипического и генетического разнообразия северотаежных малонарушенных популяций ели финской (Picea x fennica) //Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2011. – №. 1.
11. Комедчиков Н.Н., Краюхин А.Н., Поздняк Г.В., Кравченко Г.Ф., Кривов С.В., Рябчикова В.И.  Национальный атлас России. Том 2 «Природа. Экология» и отображение состояния окружающей среды // Геодезия и картография. – 2012. – № 5. – С. 20-29.
12. Левкоев Э. А., Жигунов А. В., Потокина Е. К. Генетическое разнообразие популяций ели (Picea abies (L.) H. Karst.) на территории восточно-европейской равнины по результатам микросателлитного анализа //Биотехнология: состояние и перспективы развития: материалы VIII Московского международного конгресса. – 2015. – С. 183-185.
13. Малаховец П.М. Лесные культуры: учеб. пособие / П.М. Малаховец; Сев. (Арктич.) фед. ун-т им. М.В. Ломоносова. - Архангельск: ИПЦ САФУ, 2012. – 222 с. : ил.
14. Мудрик Е. А. и др. Пространственное распределение гаплотипов второго интрона гена nad1 в популяциях комплекса европейской и сибирской елей (*Picea abies*–*P. obovata*) //Генетика. – 2015. – Т. 51. – №. 10. – С. 1117-1117.
15. Орлова Л. В., Глазкова Е. А. Обзор дикорастущих хвойных российских островов Финского залива //Turczaninowia. – 2018. – Т. 21. – №. 2.
16. Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // Новости систематики высших растений.М.СПб., 2011. Т. 42. С. 5–23.
17. Попов П. П., Зенкова Е. Л. Сходство в географической изменчивости ели по фенетическим и генетическим признакам //Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2010. – №. 10.
18. Попов П. П. Структура и географическая дифференциация популяций ели в Предуралье //Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2016. – №. 5 (61).
19. Попов П. П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской //Лесоведение. – 2011. – №. 5. – С. 54-60.
20. Попов П. П. Сходство в географической изменчивости признаков елей европейской и сибирской //Астраханский вестник экологического образования. – 2018. – №. 2. – С. 188-192.
21. Попов П. П. Формовая структура и географическая дифференциация популяций ели на северо-западе России //Экология. – 2010. – №. 5. – С. 336-343.
22. Потокина Е.К., Орлова Л.В., Вишневская М.С., Алексеева Е.А., Потокин А.Ф., Егоров А.А. Генетическая дифференциация популяций ели на северо-западе России по результатам маркирования микросателлитных локусов // Экологическая генетика. Т. X, № 2. 2012. С. 40–49.
23. Потокина Е. К. и др. Исследование гетероплазмии и ядерных копий митохондриальных генов у ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) для реконструкции исторической динамики ареала вида //Актуальные вопросы биогеографии: Материалы Международной конференции (Санкт-Петербург, Россия, 9–12 октября 2018 г.)/Санкт-Петербургский государственный университет. СПб, 2018.–476 с. – 2018. – Т. 9. – С. 317.
24. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. – Наука, 1975.
25. Раменский Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – Государственное Изд. Сельскохозяйственной Литературы, 1956.
26. Ребристая О. В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования //СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ». – 2013. – Т. 312.
27. Румянцев Д. Е. Роль антропогенного фактора в географической дифференциации популяций ели Русской равнины по фену формы семенной чешуи //Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). – 2010. – №. 3.
28. Санников С. Н., Санникова Н. С. Пути и темпы реколонизации *Pinus sylvestris* L. и видов *Picea* в Скандинавии в голоцене //Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – №. 6. – С. 475-481.
29. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – наука, 1983.
30. http://cepl.rssi.ru
31. www.plantarium.ru
32. https://gatchina24.ru (Гатчинская правда, №143 (20287).