

Санкт-Петербургский государственный университет

НАЛЕТОВ Павел Анатольевич

Выпускная квалификационная работа

***Экологическая и популяционно-географическая изменчивость ели на северо-западе
европейской части России***

Уровень образования: магистратура

Направление: 05.04.02 «География»

Основная образовательная программа: ВМ.5776.2020 «География лесов и устойчивое
лесоуправление»

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент

Егоров Александр Анатольевич

Рецензент:

кандидат биологических наук,

доцент кафедры Ботаники и дендрологии СПбГЛТУ

Потокин Александр Фёдорович

Санкт-Петербург,

2022

Оглавление

	Стр.
1. Введение	3
2. Краткая физико-географическая и геоботаническая характеристика северо-запада Европейской России Западе европейской части современной России	5
3. Анализ литературы по теме исследования	8
3.1 Проблемы систематики елей. Популяция ели	8
3.2 Методы изучения географической изменчивости ели, применяемые разными авторами	12
3.3 Факторы формирования популяционно-географической структуры ели	16
4. Материалы и методы моего исследования	21
Результаты	23
5.1. Внутрипопуляционное разнообразие елей в окрестностях Санкт-Петербурга	23
5.2 Экологическая изменчивость елей в окрестностях Санкт-Петербурга	24
5.3. Географическая изменчивость елей в окрестностях Санкт-Петербурга	31
5.4. Географическая изменчивость елей на северо-западе Европейской России	34
6. Географическая изменчивость и лесосеменное районирование ели	39
7. Заключение	47
8. Список использованной литературы	48

1. Введение

Ель европейская (*Picea abies*) и ель сибирская (*P. obovata*) способны скрещиваться между собой и образуют на севере Евразии обширный и почти непрерывный общий ареал. Типичная *P. abies* распространена на западе этого ареала (в Европе). Между территориями распространения типичной *P. abies* и типичной *P. obovata* расположена зона гибридизации.

Сильно выраженная изменчивость множества морфологических признаков ели наблюдается и между разными частями этого сплошного ареала, и между организмами в пределах какого-либо одного ельника (фитоценоза). На Восточно-Европейской равнине природные популяции ели постепенно изменяются в направлении юго-запад – северо-восток (Попов, 2017). При движении на северо-восток наблюдается тенденция к усилению отличий от типичной *P. abies* и увеличению сходств с типичной *P. obovata*. ВКР посвящена изучению современного разнообразия (изменчивости) ели.

Под географической, или популяционно-географической, изменчивостью ели (далее – ГИ) я понимаю совокупность различий между её географическими популяциями. Популяция – это совокупность организмов одного вида, длительное время проживающих на одной территории, скрещивающихся друг с другом и изолированных (частично или полностью) от других представителей этого вида. Применительно к ели популяцией (географической популяцией) елей считаю совокупность организмов всех аборигенных елей, растущих на одном участке территории, линейные размеры которого составляют десятки км.

В настоящей работе исследование экологической изменчивости (далее – ЭИ) ели ограничивается окрестностями Санкт-Петербурга и сводится к выявлению различий между двумя совокупностями организмов: 1) растущих на бедных почвах, 2) на мезотрофных почвах. В контексте изучения ЭИ я использую термин «ценопопуляция», подразумевая формальную совокупность всех организмов ели в пределах одного фитоценоза. Сомневаюсь, что такая совокупность является популяцией, так как полагаю, что обмен генами (пыльцой и, возможно, семенами) между смежными ценопопуляциями ели интенсивен. Возможно, ценопопуляция является лишь частью популяции. Поэтому данный термин употребляю условно.

Изучение ГИ ели европейской и сибирской помогает решить вопросы систематики и лесоводства. Изучение этих елей в конкретных частях их общего ареала и сравнение этих частей между собой необходимо для уточнения границ ареалов таксонов ели и границ зоны гибридизации. Вид – это совокупность популяций, и для обеспечения полноты знаний о нём

важно изучить межпопуляционное разнообразие на всём его ареале. В результате исследования этого разнообразия выявляется сходство в ГИ разных морфологических признаков ели. На основании этого делается «вывод о формировании популяций и их групп как корреляционных систем, образующих различные таксоны». Выделение этих таксонов имеет лесоводственное значение (Попов, 2005). П. П. Попов (2005), подробно исследовав ГИ ели, выделил географические расы и присвоил им статус разновидностей. На основании результатов этого исследования он рекомендовал использовать для искусственного лесовосстановления посадочный материал, район происхождения которого находится на несколько сотен км юго-западнее места создания лесных культур.

ГИ ели формировалась в результате процессов, протекавших тысячелетиями. Думаю, что на основе анализа современной изменчивости ели можно получить сведения об истории её расселения и формирования популяционной структуры.

ГИ елей, в том числе межпопуляционная формовая дифференциация, на Северо-Западе России разными авторами изучалась с разных теоретических позиций и различными методами. К настоящему времени накоплены богатые знания по данной теме, которые позволяют посмотреть на ГИ с разных сторон и увидеть различные её аспекты. Но результаты этих исследований в некоторой степени противоречивы (Живайкина, 2005; Попов, 2010; см. по Правдину, 1975).

Думаю, что выявление ЭИ может стать важным дополнением к имеющимся данным о ГИ.

Цель работы: изучить экологическую и географическую изменчивость ели в природных древостоях северо-запада европейской части России.

Задачи:

- 1) Обзор и анализ литературы по экологической и географической изменчивости ели
- 2) Выявление особенностей географической изменчивости ели на северо-западе европейской части России
- 3) Выявление экологически обусловленных различий между ценопопуляциями *Picea* в окрестностях Санкт-Петербурга
- 4) Проверка соответствия действующего в России лесосеменного районирования популяционно-географической структуре ели

2. Краткая физико-географическая и геоботаническая характеристика северо-запада Европейской России

Исследуемая территория представляет собой, главным образом, северо-западную часть Восточно-Европейской равнины. Небольшую часть Кольского полуострова занимают горы Хибины.

В геологическом отношении весь северо-запад Европейской России находится на Восточно-Европейской платформе (Хаин, 2019). Кольский полуостров и Карелия расположены на Балтийском щите. Балтийский щит – это выступ фундамента докембрийских кристаллических горных пород: гранита, гнейса и др. На юге и юго-востоке щит граничит с Русской плитой (Хаин, 2016). Русская плита – это центральная часть Восточно-Европейской платформы, где верхняя поверхность фундамента находится не вблизи земной поверхности, как на Балтийском щите, а на большой глубине под чехлом осадочных пород (БРЭ, 2017).

Во время последнего плейстоценового оледенения северо-запад Европейской России по большей части был покрыт ледником. Поэтому на этой территории широко распространены моренные отложения. Современные ландшафты сформировались в голоцене в результате потепления климата.

Почти весь северо-запад Европейской России находится в умеренном климатическом поясе. Северная часть Кольского полуострова относится к субарктическому поясу (Атлас СССР, 1983). На исследуемой территории климат становится теплее при движении с севера на юг. В частности, увеличиваются такие значимые для растений показатели как продолжительность вегетационного периода и сумма активных температур. Уровень увлажнения высокий на всей исследуемой территории (табл. 1).

Таблица 1. Климатические условия исследуемой территории (по: Лесосеменное районирование..., 1982)

Регион	Средняя длина вегетационного периода, дни	Среднегодовая температура воздуха, °С	Сумма температур выше 5 °С	Годовое кол-во осадков, мм	Гидротермический коэффициент
Мурманская область	90	-1,5	1220	460	1,9
Север Карелии	120	0,5	1300	380	1,5
Средняя часть Карелии	140	1,5	1600	500	1,7
Юг Карелии	150	2,0	1800	600	1,8
Ленинградская	160	2,0 – 5,0*	1900	650	2,0

область					
---------	--	--	--	--	--

*По: Лесной план, 2018; Лесосеменное районирование..., 1982.

Почти весь Кольский полуостров, кроме южной части, находится в зоне распространения многолетней мерзлоты. На остальной части исследуемой территории вечная мерзлота отсутствует. На севере Кольского полуострова распространены тундровые глеевые почвы и тундровые подбуры. Для этой территории характерна тундровая и лесотундровая растительность. В остальной части полуострова распространены северотаёжные ельники и сосняки (Атлас СССР, 1983). В Карелии выше 63° с. ш. и на Кольском полуострове (кроме северной части) распространены глееподзолистые почвы и подзолы. В северотаёжной части Карелии (выше 63° с. ш.) лесная растительность представлена преимущественно сосняками (Атлас СССР, 1983). Между 60-й и 63-й параллелями расположена подзона средней тайги (Александрова, Юрковская, 1989). Для неё характерны подзолистые почвы и подзолы. В среднетаёжной подзоне преобладают хвойные леса: ельники и сосняки. Есть и березняки (Атлас СССР, 1983). Ниже 60° с. ш. распространены дерново-подзолистые почвы (Атлас СССР, 1983).

Географическая дифференциация почвенно-климатических условий является одним из факторов, обуславливающих ГИ ели.

Остановимся подробнее на физико-географической характеристике территории Ленинградской области. «Территория области представляет собой полого-холмистую равнину». Северная часть Карельского перешейка находится в пределах Балтийского щита и характеризуется грядово-холмистым рельефом. «В средней и южной частях Карельского перешейка на скальном кристаллическом фундаменте залегают ледниковые осадочные породы, которыми сложены моренные холмы, камы и озы» (Буданцев, Яковлев, 2006). Большая часть территории области расположена на Русской плите. Территория к югу от Карельского перешейка – равнинная, пологими ступенями повышающаяся с севера на юг. «В Балтийско-Ладожской, или Предглинтовой низине, в пределах полосы между южным побережьем Финского залива и Балтийско-Ладожским уступом (глинтом) выходят на поверхность кембрийские осадочные породы. Глинт ограничивает с севера Ижорскую возвышенность, или Ордовикское плато, сложенную карбонатными породами». На юге Ленинградской области присутствуют девонские отложения. На востоке региона расположена северная часть Валдайско-Онежской возвышенности (Буданцев, Яковлев, 2006).

«Вся территория Ленинградской области находится в зоне избыточного увлажнения» (Лесной план, 2018).

В прошлом бóльшую часть территории Ленинградской области занимали ельники. Они являются коренными лесами. В настоящее время в области широко распространены сосняки, ельники и мелколиственные леса. Последние «являются вторичными и появляются на месте еловых или сосновых лесов на пониженных участках рельефа, либо в результате вырубок и лесных пожаров» (Буданцев, Яковлев, 2006)..

«Среди еловых лесов преобладают ельники зеленомошные – черничные и кисличные». На более увлажнённых почвах распространены ельники долгомошные, где кукушкин лён и сфагнум образуют моховой покров, и ельники сфагновые. На самых дренированных почвах можно найти сложные ельники с широколиственными породами во втором ярусе и подлеске. Для них характерно большое разнообразие видов трав. «В поймах рек и ручьёв с проточным увлажнением и на достаточно плодородных почвах, иногда среди луговых массивов, развиваются ельники травяные с богатым видовым составом». Сосняки тоже представлены разными типами (Буданцев, Яковлев, 2006).

На северо-западе Европейской России встречаются болота.

3. Анализ литературы по теме исследования

3.1. Проблемы систематики елей. Популяция ели

Отсутствует единое мнение о таксономическом статусе елей европейской и сибирской. Большинство современных отечественных систематиков считает, что *P. abies* и *P. obovata* – два разных вида (см. по Орловой, Егорову, 2011). Одним из аргументов в пользу этого является чёткое различие в форме семенных чешуй шишек между типичными популяциями данных таксонов. У *P. abies* семенные чешуи ромбические, их верхняя часть более вытянутая и угловатая. Верхний край неровный, часто зубчатый. У *P. obovata* эти чешуи обратнойцевидные, цельнокрайные. По форме семенных чешуй отсутствует трансгрессия (перекрытие) рядов изменчивости особей в типичных (не подвергшихся гибридизации) популяциях *P. abies* и *P. obovata* (Гашева, 2004; Попов, 2005). Кроме формы семенных чешуй, выявлено множество других признаков шишек и вегетативных органов, помогающих отличить *P. abies* от *P. obovata* (Орлова, Егоров, 2011). Промежуточные (гибридные) формы (*P. abies* x *P. obovata*) рассматриваются некоторыми авторами в ранге вида: ель финская (*P. x fennica*) (Комаров, 1934). По мнению Л. В. Орловой и А. А. Егорова (2011), *P. x fennica* – это молодой, не полностью сформировавшийся вид. П. П. Попов считает иначе: «С точки зрения лесоводства и сложившихся представлений у многих ботаников за елями европейской и сибирской целесообразно сохранить видовой ранг. При более строгом подходе с учётом непрерывности ареала, довольно свободной гибридизации и фертильности их гибридов, популяции этих елей, в том числе и промежуточные, скорее всего, можно рассматривать как подвиды, или даже климатические разновидности одного вида – ели обыкновенной:

Комплексный вид (или «сингамеон») – ель обыкновенная (*Picea vulgaris* Link.)

Вид – ель европейская (*Picea europaea* = *P. abies* (L.)

Вид – ель сибирская (*Picea sibirica* = *P. obovata* (L.)

Подвид – промежуточная ель (между европейской и сибирской) (*Picea vulgaris* subsp. *medioxima* = *P. x fennica* (Reg.) Kom.)» (Попов, 2005).

Сингамеон – это «совокупность особей, скрещивающихся в любых комбинациях» (<http://altaiflora.asu.ru/ru>). (Но это не значит, что в любых комбинациях скрещивание происходит одинаково часто и легко). Отмечается, что не только *P. abies*, *P. x fennica* и *P. obovata*, но и остальные известные виды ели представляют собой единый сингамеон, несмотря на изоляцию многих современных таксонов (<https://www.activestudy.info/vidy-rasy->

i-kompleksy-ras-u-rastenij). Т. е. они потенциально способны скрещиваться. Но так как Попов в своей монографии (2005) изучает только *P. abies*, *P. obovata* и их гибриды, то он называет сингамеонем лишь их.

Попов (2005) отмечает, что те современные систематики, которые не считают ель сибирскую самостоятельным видом, чаще всего обосновывают это мнение лёгкой скрещиваемостью *P. abies* и *P. obovata*, а также плодовитостью их гибридов.

Л. В. Орлова, А. А. Егоров (2011) считают, что на северо-западе европейской части России виды ели перекрывают ареалами друг друга. По данным экспедиционных исследований 2010 г., проведённых указанными авторами и их коллегами, в Мурманской области, Карелии и Ленинградской области произрастают по 2 – 3 вида ели в отдельно взятых географических точках. Так, в природных фитоценозах Ленинградской области организмы *Picea* морфологически различаются: одни больше подходят под ботаническое описание ели европейской, другие больше похожи на ель финскую. Результаты этих исследований и ботанические описания отмеченных таксонов опубликованы (Орлова, Егоров, 2011; Орлова, Глазкова, 2018; Широкая дифференциация..., 2010).

В двух публикациях (Орлова, Егоров, 2011; Попов, 2005) представлены два разных варианта систематики ели европейской и сибирской. Данные подходы имеют общую черту: они основаны на теории интрогрессивной гибридизации *P. abies* и *P. obovata*. Гибридизация выступает фактором, формирующим таксономическую структуру этих елей. Ели классифицируются по степени сходства с типичными (не подвергшимися гибридизации) таксонами ели европейской и сибирской. Континуум крайних и промежуточных (гибридных) форм представляется авторами как градация таксонов, различающихся положением на воображаемой оси *P. abies* – *P. obovata*. Гибридные таксоны являются полифилетическими: они возникли в результате многочисленных скрещиваний между разными таксонами.

С проблемами систематики елей тесно связан вопрос о том, пересекаются ли ареалы их популяций. Попов думает, что все организмы *Picea*, растущие в одной географической точке, всегда относятся к одной популяции (и могут использоваться как популяционная выборка). Многообразие форм семенных чешуй в такой географической популяции трактуется данным автором как фенотипическое разнообразие (Попов, 2005). Орлова предполагает, что разные виды ели на конкретном участке территории представлены разными популяциями. Л. Ф. Правдин (1975) утверждает, что зона гибридизации *P. abies* и *P. obovata* является зоной симпатрических популяций. Ленинградская область находится на юго-западной границе этой зоны.

В ряде регионов, например в Эстонии, Карелии и Вологодской области, отмечается совместное произрастание разных фенологических форм ели. Например, в Вологодской области (среднетаёжная подзона) эти формы различаются сроками начала распускания почек и цветения на промежуток времени до 10 дней. Как результат, затрудняется переопыление (см. по Правдину, 1975). Этот факт вызывает вопрос: к одной или разным популяциям относятся фенологические формы? Впрочем, Правдин такую проблему не ставит и считает наличие таких форм примером внутривидового генетического полиморфизма.

По мнению некоторых авторов (Орлова, Глазкова, 2018; см. по Попову, 2005), территория от Онежского озера или Ленинградской области на западе до бассейна р. Камы на востоке является областью перекрытия ареалов *P. abies* и *P. obovata*. Но разные признаки ели почти во всех географических популяциях этой территории характеризуются непрерывным распределением, близким к нормальному. Это свидетельствует об относительно свободном смешении геномов и «соответствующем проявлении его в фенотипической внутривидовой изменчивости». Данное обстоятельство является аргументом в пользу того, что все организмы *Picea*, растущие в одной географической точке, относятся к одной популяции и одному виду (см. по Попову, 2012).

В пользу таксономической однородности географических популяций также свидетельствует почти полное отсутствие внутривидовой корреляции между изменчивостью диагностических признаков: длиной шишек и формой семенных чешуй (Попов, 2012). Связи других признаков с формой семенных чешуй также не выявлены на внутривидовом уровне. Стоит отметить, что на межвидовом уровне, наоборот, существует сильная корреляция между этими признаками: как правило, в ареале *P. abies* шишки крупные, а их семенные чешуи угловатые, а в ареале *P. obovata* шишки мелкие, а семенные чешуи округлые или обратнояйцевидные (Попов, 2005). Следовательно, есть основание считать, что на межвидовом уровне изменчивость данных признаков в большой степени обусловлена таксономической принадлежностью, а на внутривидовом – является проявлением внутривидовой индивидуальной изменчивости.

Таким образом, применение математических методов не позволило выделить внутри локальных географических популяций *Picea* какие-либо группы, более однородные, чем популяция в целом. Если бы такие группы были выявлены, то, вероятно, их можно было бы интерпретировать как отдельные популяции или даже представители разных таксонов.

Итак, вопрос о том, что является популяцией *Picea*, является спорным. Но решить его мне необходимо, так как популяция является объектом настоящего исследования. Учитывая вышеуказанные обстоятельства, в этой работе я буду считать популяцией совокупность всех елей на определённой территории, как бы ни были сильны различия между ними. Это не исключает тезиса о том, что среди предков организмов, составляющих современную популяцию, могли быть представители и *P. abies*, и *P. obovata*. Но за десятки поколений (тысячи лет) интрогрессивной гибридизации они, вероятно, перемешались.

В популяции особи относительно свободно скрещиваются друг с другом, в результате чего формируется общий генофонд и протекает единый процесс микроэволюции. Согласно синтетической теории эволюции, элементарной единицей микроэволюции является именно локальная популяция. Разные географические популяции в той или иной мере обособлены друг от друга, и их микроэволюция протекает в той или иной степени неодинаково. Как результат, в настоящее время между популяциями наблюдаются различия, т. е. географическая изменчивость. Итак, популяционно-географическая изменчивость (структура) формируется в ходе микроэволюции популяций. Учитывая связь географической структуры с изменчивостью во времени считаю допустимым трактовать локальную географическую популяцию как элементарную единицу не только временной, но и пространственно-временной изменчивости вида (сингамеона). Поэтому я думаю, что при таксономической интерпретации изменчивости *Picea* следует говорить о таксономической принадлежности популяций, а не особей. Объектом исследования географической изменчивости елей (в том числе в настоящей работе), по моему мнению, должны быть географические популяции как элементы структуры ареала.

Континуальный характер ГИ ели европейской и сибирской обуславливает трудность разграничения их ареалов или определения границ зоны гибридизации между ними. По Л. Ф. Правдину (1975) и П. П. Попову (2005), которые исследовали разнообразие ели по морфологическим признакам, в пределах России граница или переходная зона между ареалами этих таксонов расположена в европейской части. Но в результате исследования, проведённого с использованием маркеров хлоропластной и митохондриальной ДНК, эта граница была проведена немного восточнее Урала (см. по Tsuda et al., 2016). Истинное положение границы непонятно. Итак, и в Европейской России, и в Западной Сибири выявляется географическая дифференциация ели, которая интерпретируется некоторыми исследователями как переход от *P. abies* к *P. obovata*. Поэтому, возможно, зона

гибридизации и обусловленного ей постепенного перехода между этими таксонами занимает и часть Европы, и западную часть Западной Сибири.

3.2. Методы изучения географической изменчивости ели, применяемые разными авторами

ГИ ели проявляется во многих признаках. В Европе эта изменчивость выявлена по морфологическим признакам, биохимическим маркерам (Lagercrantz, Rymann, 1990) и ДНК-маркерам (Tsuda et al., 2016; Генетическая дифференциация..., 2012). Существуют такие науки как филогеография и геногеография. Они изучают пространственно-временную генетическую изменчивость биологических объектов.

Для изучения ГИ используются или природные древостои, или географические культуры. Географические культуры – это «опытные культуры древесных пород, созданные посадкой семян (саженцев) или посевом семян разного географического происхождения (провениенции) в однородных условиях среды или одного происхождения в различных географических районах» (www.derev-grad.ru).

Разные природные популяции произрастают на разных территориях, на которых условия среды могут различаться. В этом случае ГИ морфологических признаков может включать в себя две составляющие: врождённую (наследуемую) и приобретённую в ходе онтогенеза под действием экологических факторов. Для выявления популяционно-географической и таксономической структуры ареала необходимо исследовать врождённую изменчивость. Это возможно с использованием молекулярных маркеров. При исследовании на основе морфологических признаков разделить эти составляющие позволяет изучение географических культур. Различия между культурами разного происхождения, произрастающими в сходных условиях среды, имеют врождённые причины. Изменчивость между растущими в разных районах культурами одного происхождения, наблюдаемая в первом поколении, обусловлена воздействием экологических факторов на онтогенез.

П. П. Поповым используются для исследования ГИ природные популяции. «Участки для сбора образцов шишек подбирали в экотопических условиях, более или менее характерных в соответствующем районе» (Попов, 2005). Очевидно, что это делалось для минимизации возможного влияния локальной ЭИ на результаты.

При исследовании ГИ на материале из природных древостоев большое значение имеют те признаки, изменчивость которых в большой степени обусловлена генетически. Одним из таких признаков является форма семенных (шишечных) чешуй (см. по Попову,

2012). Отдельно взятое дерево *Picea* имеет индивидуальную, отличную от соседних особей форму семенных чешуй, которая сохраняется в течение жизни и передаётся по наследству. Этот признак также интересен тем, что его ГИ довольно тесно коррелирует с географическими различиями в продуктивности естественных древостоев (Попов, 2005).

Этот признак можно охарактеризовать качественным (на глаз) или биометрическим способом. В качестве показателей формы семенных чешуй можно использовать коэффициент сужения (C_n) и коэффициент вытянутости (C_p) (рис. 1). Для исследования дифференциации елей на межпопуляционном уровне наиболее информативна разность этих коэффициентов ($C_n - C_p$) (Попов, 2005). Семенную чешую для измерения следует брать посередине между основанием и верхушкой шишки.

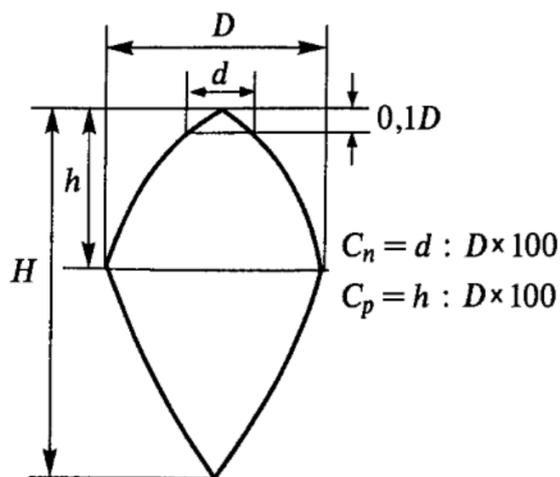


Рис. 1. Схема измерения семенных чешуй ели (по Попову, 2005).

Измерение метрических параметров, по сравнению с визуальным описанием, позволяет получить более детальную и объективную (при безошибочном и точном измерении) информацию об изменчивости определяемых параметров и даёт более широкие возможности для статистической обработки получаемых данных. Но эти измерения не позволяют отразить всю сложность формы семенных чешуй.

На основе данных об изменчивости показателя $C_n - C_p$ П. П. Попов разделяет популяции ели на 9 фенотипов, различающихся степенью сходства с *P. abies* и *P. obovata*. В соответствии с этим он выделяет 9 районов, в каждом из которых расположены популяции определённого фенотипа (таблица 2).

Таблица 2 (по Попову, 2005, 2016)

Группа популяций (район)	Сп-Ср (%)
I. <i>Picea europaea</i> (<i>P. e.</i>)	-54
II. <i>P. europaea-europaea-medioxima</i> (<i>P. eem.</i>)	-40
III. <i>P. europaea-medioxima</i> (<i>P. em.</i>)	-30
IV. <i>P. europaea-medioxima-medioxima</i> (<i>P. emm.</i>)	-20
V. <i>P. medioxima</i> (<i>P. m.</i>)	-10
VI. <i>P. medioxima-medioxima-sibirica</i> (<i>P. mms.</i>)	0
VII. <i>P. medioxima-sibirica</i> (<i>P. ms.</i>)	10
VIII. <i>P. medioxima-sibirica-sibirica</i> (<i>P. mss.</i>)	20
IX. <i>P. sibirica</i> (<i>P. s.</i>)	27

Фенотипическая принадлежность определяется не только для популяции в целом, но и для отдельно взятых особей. На основе значений Сп–Ср выделяют 9 фенотипов особей ели: *e.* – Сп-Ср=-50%, *eem.* – -40%, *em.* – -30%, *emm.* – -20%, *m.* – -10%, *mms.* – 0%, *ms.* – 10%, *mss.* – 20%, *s.* – 30% (Попов, 2016). Такая градация фенотипов популяций и особей основана на теории интрогрессивной гибридизации.

Одной из характеристик популяции является её фенотипическое разнообразие: состав фенотипов и их частоты.

Кроме формы семенных чешуй, для исследования ГИ используются следующие морфологические признаки: длина шишек, длина и ширина семенных чешуй, масса семян, число семядолей у всходов, опушение молодых побегов и др. (Попов, 2005; Правдин, 1975).

При использовании длины шишек для изучения ГИ и ЭИ следует учитывать, что длина шишек варьирует по годам урожая (Попов, 2005). Поэтому думаю, что для межпопуляционных сравнений лучше использовать или материал, собранный в один и тот же год, или усреднённые данные разных лет.

Если используются морфологические признаки, то требуются выборки объёмом не менее 100 особей (Зенкова, 2010; Попов, 2011; Правдин, 1975). При такой большой выборке ошибка выборочного среднего значения длины шишек, скорее всего, будет меньше 1,5 мм (Попов, 2011).

При сборе материала в природных популяциях следует стремиться к тому, чтобы точки сбора образцов были равномерно распределены по всей исследуемой территории (Зенкова, 2010; Попов, 2011).

Получив значения признаков для отдельно взятых организмов, можно приступить к обобщению этих данных. Выбор того или иного подхода к обработке данных зависит от

фундаментальных представлений о популяции ели (см. подглаву 2.1). Если в одной географической точке сосуществуют разные популяции, для каждой из них должна быть отдельная репрезентативная выборка. Если же вся совокупность организмов в какой-либо точке относится к одной популяции и если распределение биометрических признаков в ней близко к нормальному, то, я думаю, что следует анализировать всю совокупность целиком. В последнем случае можно и, наверное, целесообразно определить среднее значение признака в популяции и уровень его внутривидовой изменчивости (например, коэффициент вариации). Затем популяции сравниваются по этим характеристикам.

К. В. Захарова, К. С. Сейц (2011) считают, что при межпопуляционных сравнениях следует сравнивать не популяции в целом, а группы деревьев одного фитоценотического статуса, определённого по бонитету. Думаю, что в этом случае допустимо использовать для исследования только ценопопуляции естественного происхождения.

А. А. Егоров и др. (Продуктивность..., 2011), изучая географические культуры в Ленинградской области, пришли к выводу, что среди особей ели одного географического происхождения в некоторых случаях имеются особи разных таксонов. Поэтому анализ продуктивности культур проводился не по всей выборке деревьев одного происхождения, а только по преобладающему виду или внутривидовому таксону. Так как в разных частях ареала ели преобладают разные таксоны, то сравниваемые совокупности особей различались не только географическим происхождением, но и таксономической принадлежностью. С точки зрения подхода авторов к систематике ели, каждая такая совокупность, по-видимому, представляет не внутривидовую форму, а самостоятельную популяцию.

Итак, два разных коллектива авторов (Захарова, Сейц, 2011; Продуктивность..., 2011) считают, что в качестве отдельной единицы географической изменчивости следует рассматривать не всю совокупность особей *Picea* в какой-либо точке, а определённую часть их: единицу фитоценотической структуры или таксон. Добавлю, что сравнение географических популяций отдельно по фенологическим формам, на мой взгляд, тоже не является обоснованным методом. Можно предположить, что фенологически обусловленный частичный репродуктивный барьер способствует поддержанию внутривидовой неоднородности, в том числе генетической. При использовании таких методических подходов необходимо формировать репрезентативные выборки для каждой части популяции, используемой для межпопуляционных сравнений.

Существуют разнообразные статистические методы обработки географически привязанных данных о биологических объектах. В частности, есть возможность оценить

величину межпопуляционных различий (см. по Попову, 2010) и оценить их достоверность. Кроме того, можно определить соотношение двух составляющих современной генетической изменчивости ели: внутривидовой и межпопуляционной. Например, согласно одному из исследований (Lagercrantz, Ryman, 1990) лишь около 5% генетической изменчивости ели в Европе приходится на межпопуляционную изменчивость.

Сходные популяции объединяют в группы, которые могут иметь таксономическое и лесоводственное значение (Попов, 2005).

При исследовании по генетическим маркерам для уточнения границы ареалов *P. abies* и *P. obovata* пригодны методы ландшафтной генетики (Волков, Потокина, 2020)

Результаты исследования ГИ можно наглядно представить, составив географическую карту или картосхему. Она может стать инструментом для дальнейшей научной работы. Для создания карты можно применять геоинформационные системы (ГИС).

3.3. Факторы формирования популяционно-географической структуры ели

Микроэволюция популяций ели определяется, как минимум, тремя основными факторами: мутациями, естественным отбором и обменом генами. Существование первого фактора очевидно: все живые организмы мутируют.

Естественный отбор в разных частях ареала ели действует по-разному, что обусловлено различиями в почвенно-климатических условиях. Дифференциация климата и почв подчиняется законам широтной зональности и высотной поясности. Кроме того, с запада на восток (от Европы к Восточной Сибири) возрастает континентальность климата. На общем ареале ели европейской и сибирской (по крайней мере, в пределах территории бывшего СССР) признаки ели коррелируют со многими характеристиками климата (Правдин, 1975; Попов, 2005). Наиболее сильная корреляция ($R > 0,8$ или $R < -0,8$) выявлена со среднегодовой температурой, а также с показателями, связанными с зимними холодами: средней температурой самого холодного месяца, продолжительностью периода снежного покрова и периода с положительной (или соответственно отрицательной) температурой. Как правило, чем холоднее климат, тем короче шишки, выше коэффициент сужения (C_n) и ниже коэффициент вытянутости (C_p), а значит, меньше морфологическое сходство с типичной *P. abies* и соответственно больше сходство с типичной *P. obovata*. «Ель европейская зимостойка, но чувствительна к поздним весенним заморозкам, повреждающим нежную мягкую хвою прироста текущего года» (<http://ecosystema.ru/08nature/trees/25.htm>). Возвратные заморозки,

по-видимому, являются лимитирующим фактором при формировании внутривидовой популяционной структуры ели (см. по Попову, 2005). «Многочисленные опыты с испытательными (географическими) культурами и другие специальные исследования позволяют сделать вывод о большом влиянии климатических факторов на характер роста деревьев, физиологические, экологические признаки ели, как и многих других древесных пород» (см. по Попову, 2005). «Тесная связь биологических признаков ели с особенностями климата по географическим районам... является веским основанием для ограничения в использовании инорайонных семян для лесокультурного производства» (Попов, 2005).

Мной рассчитаны коэффициенты корреляции между средними показателями формы семенных чешуй (C_n и C_p) с одной стороны и двумя биологически значимыми показателями климата: средней суммой температур за вегетационный период с температурой выше 10°C и гидротермическим коэффициентом (ГТК) Селянинова с другой. ГТК Селянинова характеризует соотношение влаги и тепла, уровень влагообеспеченности в вегетационный период. Он «рассчитывается по формуле: $K=R*10/\Sigma t$; где R представляет собой сумму осадков в миллиметрах за период с температурами выше $+10^{\circ}\text{C}$, Σt определяет сумму температур в градусах Цельсия ($^{\circ}\text{C}$) за то же время» (<https://ru.wikipedia.org>). Расчёт проводился для общего ареала ели европейской и сибирской (в пределах территории бывшего СССР). Материалами послужили картосхемы ГИ показателей C_n и C_p (Попов, 2005), а также растровые ГИС-слои суммы активных температур и ГТК. Расчёт коэффициентов корреляции проведён в программе «Microsoft Excel» с помощью функции «КОРРЕЛ». Выявлена корреляция среднего уровня между суммой активных температур и показателями C_n и C_p (табл. 3). Чем выше сумма активных температур, тем, вероятнее всего, популяция более сходна с типичной елью европейской по признаку формы семенных чешуй. Между ГТК и показателями C_n и C_p корреляция отсутствует или очень слабая.

Таблица 3. Географическая корреляция между показателями формы семенных чешуй ели и климатическими характеристиками. Указаны значения коэффициента корреляции.

Климатические показатели	Показатели формы семенных чешуй	
	C_n	C_p
Сумма активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$)	-0,53	0,59
ГТК Селянинова	-0,12	0,05

По Л. Ф. Правдину (1975), парный коэффициент корреляции между средней длиной шишек и средней суммой активных температур (выше 10°C) составляет 0,556.

Подобные расчёты являются попытками изучить влияние климата на ГИ ели. Но современная ГИ сформировалась в результате действия климатических и других факторов не только в настоящем, но и в прошлом. Поэтому данный вопрос сложен и, наверное, требует дальнейшего изучения, хотя Правдин (1975) и Попов (2005) проделали огромную и плодотворную работу для решения этой научной проблемы.

Большое влияние на микроэволюцию популяций ели оказывает обмен генами между ними. Он происходит естественным путём при переносе пыльцы и семян, а также искусственным при создании лесных культур. *P. abies* «цветёт» в мае – начале июня (см. по Правдину, 1975; <http://ecosystema.ru/08nature/trees/25.htm>; <https://stroy-podskazka.ru/el/kak-cvetet>). Сроки пыления и оплодотворения в географически далёких друг от друга популяциях неодинаковы, что препятствует обмену генами (Попов, 2005). Дальность разлёта пыльцы ели может достигать сотен км, но чаще всего она меньше (см. по Головки, 2004; см. по Попову, 2005). Выпадение семян из шишек происходит позже: у ели сибирской обычно в сентябре (иногда позднее) в год «цветения», а у ели европейской – в конце зимы или в марте–апреле следующего года (Правдин, 1975; см. по Румянцеву, 2010). Весной семена *P. abies* могут разноситься по насту на расстояние 0,3 – 1 км, согласно другим данным – до 10 км. «В то же время максимальное расстояние разлета семян ели в насаждениях составляет до 150–200 м». Семена ели сибирской не могут далеко распространяться из-за отсутствия наста в сентябре (см. по Румянцеву, 2010). «Межпопуляционное скрещивание (инфильтрация генома) может быть только между смежными популяциями, т. е. близкими в микрогеографическом отношении» (Попов, 2005). Возможно, переопыление приводит к уменьшению экологически обусловленных различий между ценопопуляциями (Попов, 2005). На обмен генами влияет ветровой режим в период пыления. В Санкт-Петербурге в мае преобладают западные (с Финского залива) и юго-западные ветра. Средняя скорость ветра в этом месяце 2,0 м/с. Те же направления ветров преобладают и в период вылета семян *P. abies* из шишек (<http://www.pogodaiklimat.ru/climate/26063.htm>). Можно считать, что примерно такой ветровой режим имеет место в лесах окрестностей Петербурга.

Важной составляющей обмена генами является интрогрессивная гибридизация в ряду последующих поколений, происходящая в голоцене между *P. abies*, *P. obovata* и их гибридами. По мнению Л. В. Орловой, А. А. Егорова (2011) и П. П. Попова (2005), эволюционное значение этого процесса настолько велико, что он привёл к образованию

новых таксонов и обусловил современную таксономическую градацию аборигенных елей Восточно-Европейской равнины. В литературе отмечается, что интрогрессивная гибридизация приводит к увеличению внутривидового разнообразия (Арефьев, Лисовенко, 1995; см. по Попову, 2005). Попов (2005) сравнил внутривидовую изменчивость показателя формы семенных чешуй ($C_n - C_p$) в разных частях общего ареала ели европейской и сибирской. В качестве показателя уровня внутривидового варьирования использовалось стандартное отклонение. Оказалось, что на Восточно-Европейской равнине (кроме северо-восточной её части) внутривидовая изменчивость выше, чем в Сибири. Выявленную повышенную изменчивость Попов объясняет влиянием интрогрессивной гибридизации и «особенностями естественного отбора в относительно благоприятных почвенно-климатических условиях». Под особенностями отбора автор, возможно, имеет в виду менее интенсивную элиминацию генотипов абиотическими факторами. Думаю, что теория интрогрессивной гибридизации хорошо объясняет общий характер современной ГИ ели европейской и сибирской: постепенное изменение признаков на Восточно-Европейской равнине, где расположена зона гибридизации, и малые межвидовые различия в Сибири, где растёт «чистая», не изменённая гибридизацией *P. obovata*.

Д.Е. Румянцев (2010) считает, что большую роль в формировании ГИ ели на Восточно-Европейской равнине играют антропогенные факторы. После сплошной рубки остаётся безлесный участок территории, который затем заселяется деревьями за счёт семян из окружающих лесов. Так как семена *P. abies* разносятся дальше, чем семена *P. obovata*, то, по мнению Румянцева, «острочешуйчатые» (сходные с *P. abies*) формы ели интенсивнее заселяют освободившееся пространство. Поэтому сплошные рубки, проводящиеся в больших объёмах со 2-й половины XIX в., могли привести к вытеснению «округлочешуйчатых» (сходных с *P. obovata*) форм «острочешуйчатыми». Есть данные, говорящие об исчезновении «округлочешуйчатых» форм и повышении встречаемости «острочешуйчатых» в Тверской и Брянской областях, а также в Беловежской Пуще (см. по Румянцеву, 2010). Северо-восток Европейской России, как известно, в меньшей степени подвергся рубкам, поэтому там подобного изменения, по-видимому, не произошло. ГИ формы семенных чешуй ели действительно хорошо коррелирует со степенью нарушенности древостоев регионов рубками. К увеличению доли встречаемости «острочешуйчатых» форм могли привести не только сплошные рубки, но подсечная система земледелия (Румянцев, 2010).

Кроме того, Румянцев (2010) предполагает, что в Средние Века в западной части Восточно-Европейской равнины антропогенное воздействие привело изменению численности животных, влияющих на структуру популяций ели. Сокращение численности популяций белки привело к снижению интенсивности поедания тех семян, которые зимуют в шишках на дереве. Более позднее выпадение семян из шишек характерно для *P. abies*, поэтому повышение выживаемости зимующих в шишках семян могло привести к увеличению доли «острочешуйчатых» форм в популяции. Также деятельность человека, возможно, привела к повышению численности мышевидных грызунов. В результате уменьшилась выживаемость тех семян, которые покинули шишки осенью и зимуют в лесной подстилке, т. е. семян «округлочешуйчатых» елей. Этот фактор тоже способствовал снижению доли «округлочешуйчатых» форм.

Вышеуказанными антропогенными факторами можно объяснить низкую встречаемость или отсутствие фенотипов, близких к *P. obovata*, в популяциях западной части Восточно-Европейской равнины. Но думаю, что этим воздействием нельзя объяснить присутствие на этой территории тех фенотипов ели европейской, которые отсутствуют на остальной части территории бывшего СССР. Я имею в виду фенотипы, у которых показатель $Cp-Cr$ составляет от -70 до -80% . Форма *P. abies* f. *acuminata* встречается на западе Восточно-Европейской равнины, а также в более южных и западных частях Европы, но, по-видимому, отсутствует в более восточных частях ареала ели европейской и сибирской. За столь короткий с точки зрения микроэволюции промежуток времени (около 1,5 тыс. лет, т. е. 10 – 15 поколений), возможно, некоторые формы исчезли, но возникновение новых форм мне представляется маловероятным.

«Дж. В. Райт (1978) в числе главных факторов, влияющих на географическую изменчивость древесных растений, а следовательно, и на дифференциацию популяций, указывает: 1) размер ареала, 2) степень разнообразия окружающей среды в пределах данного ареала, 3) степень разъединённости ареала» (см. по Попову, 2005). Думаю, что чем больше площадь ареала и степень его разъединённости, тем ниже интенсивность обмена генами между частями ареала при прочих равных условиях. Это значит, что если ареал обширный и/или фрагментированный, то на ГИ сильно влияет фактор изоляции. Чем более разнообразна окружающая среда в пределах ареала, тем больше различается характер и результат воздействия естественного отбора на популяции, расположенные в разных частях ареала. Разнообразные почвенно-климатические условия поддерживают высокий уровень межпопуляционной изменчивости.

4. Материалы и методы моего исследования

Использованы следующие материалы: 1) еловые шишки, собранные мной в лесах Выборгского, Всеволожского, Гатчинского и Лужского районов Ленинградской области, а также Курортного района Санкт-Петербурга в 2019 – 2021 гг.; 2) данные исследования разнообразия таксонов рода *Picea*, проведённого под руководством А. А. Егорова в 2010 г. на северо-западе России (Мурманская область, Карелия, Ленинградская область).

В 2021 г. на 8 пробных площадях (ПП) размерами приблизительно 20x20 м (границы отмерялись шагами) частично определён видовой состав фитоценозов. Оценено (на глаз) проективное покрытие каждого отмеченного вида. Затем на основе этих данных проведена оценка увлажнения и богатства почв по таблицам Л. Г. Раменского (1956). На этих же ПП и вокруг них (на расстоянии до нескольких десятков м) проведён сбор еловых шишек. Координаты этих точек и названия растительных сообществ см. в подглаве 5.2.

Кроме того, в 2019 – 2020 гг. были собраны шишки в Гатчинском (59°24' – 59°25' с. ш., 30°09' – 30°11' в. д.), Всеволожском (60°05' — 60°06' с. ш., 30°45'30'' — 30°47' в. д.) и Курортном (60°08 с. ш.; 30°07' в. д.) районах.

Южные окрестности Санкт-Петербурга несколько отличаются от Карельского перешейка в геоботаническом отношении. По геоботаническому районированию, проведённому под руководством В. Д. Александровой и Т. К. Юрковской (1989), Гатчинский и Лужский районы относятся к южнотаёжной подзоне, а точки сбора материала во Всеволожском, Курортном и Выборгском районах находятся примерно на границе южной и средней подзон тайги. Но согласно карте «Зоны и типы поясности растительности» (Национальный атлас..., 2012), Всеволожский, Курортный и Выборгский районы находятся в южной тайге, а Гатчинский и Лужский – примерно на границе южной тайги и подтайги.

К сожалению, среди древостоев, выбранных для сбора материала, могли быть лесные культуры. После 1945 г. «в Ленинградской области основным способом лесовосстановления на вырубках стало создание лесных культур, причем 96% из них созданы посадкой» (https://wwf.ru/upload/iblock/bd4/wwf_forest_ot_net.pdf).

Под кроной каждого включённого в выборку дерева я собрал по несколько (обычно 5 – 7) шишек. (Я собирал шишки исходя из допущения, что шишки, лежащие под одним и тем же деревом, упали именно с него. Однако, к сожалению, на самом деле там могли быть шишки с разных деревьев. Кроме того, не исключено, что в моих выборках есть шишки с одного и того же дерева, которые я собрал под разными кронами и посчитал относящимися к разным особям. Лишь в нескольких случаях я анализировал отдельно шишки, собранные

под одной кроной, но чётко различающиеся и явно относящиеся к разным деревьям). Из нескольких шишек, собранных под одним деревом, для измерения их длины выбиралась одна средняя по длине шишка. И у прямых, и у изогнутых шишек длина измерялась по прямой линии. Для измерения семенных чешуй выбиралась одна шишка. По возможности бралась шишка, не являющаяся гнилой и являющаяся типичным представителем этих нескольких шишек по форме верхней части семенных чешуй. Если этим критериям удовлетворяли более одной шишки, то выбиралась шишка, типичная по длине. Из выбранной шишки извлекались и измерялись 1 – 2 семенные чешуи.

Показатели S_n и S_p измерялись на увеличенных фотографиях семенных чешуй.

Для оценки достоверности различий между совокупностями елей использовался t -критерий Стьюдента для независимых выборок.

При выполнении работы использовалась геоинформационная система “QGIS”.

5. Результаты

5.1. Внутрипопуляционное разнообразие елей в окрестностях Санкт-Петербурга

Показатель Сп–Ср в популяциях окрестностей Санкт-Петербурга варьируется от –50 (–70) % до +10 (+20) %. Исходя из 9-классной градации фенотипов особей ели (Попов, 2016), можно сказать, что на этой территории мной обнаружено 7 – 8 фенотипов (табл. 4). Часто встречаются фенотипы *eem*, *em*, *emm* и *m*. Фенотип *s* (*sibirica*) не обнаружен. Присутствие фенотипа *mss* под вопросом. Литературные данные (Фенотипическая структура..., 2021) примерно совпадают с моими: в окрестностях Петербурга присутствуют 7 фенотипов: от *e* до *ms*. Такой размах внутрипопуляционной фенотипической изменчивости является обычным для популяций ели, расположенных на Восточно-Европейской равнине (Попов, 2005).

Таблица 4. Внутрипопуляционная фенотипическая изменчивость ели в окрестностях Санкт-Петербурга

Фенотип	Примерная частота встречаемости (%) по моим и литературным (Фенотипическая структура..., 2021) данным	Фото
<i>europaea</i> (<i>e</i>)	0 – 10	
<i>europaea-europaea-medioxima</i> (<i>eem</i>)	10 – 20	
<i>europaea-medioxima</i> (<i>em</i>)	20	
<i>europaea-medioxima-medioxima</i> (<i>emm</i>)	30 – 40	
<i>medioxima</i> (<i>m</i>)	10 – 20	

<i>medioxima-medioxima-sibirica</i> (<i>mms</i>)	0 – 10	
<i>medioxima-sibirica</i> (<i>ms</i>)	Менее 5	
<i>medioxima-sibirica-sibirica</i> (<i>mss</i>)	Менее 5	

Коэффициент вариации показателя C_n в популяциях западной половины Ленинградской области, по моим данным, составляет 18 – 23%, а по Попову (2010) – 19%. Коэффициент вариации показателя C_p в этих популяциях, по моим данным, составляет 14 – 17%, а по Попову – 15%.

Л. В. Орлова считает, что в лесах Ленинградской области встречается 6 таксонов ели: 2 разновидности ели европейской (*Picea abies* var. *acuminata* и *P. abies* var. *abies*), 3 формы ели финской (близкая к *P. abies*, промежуточная и близкая к *P. obovata*) и ель сибирская. На этой территории *P. abies* var. *abies* и близкая к ней форма ели финской суммарно составляют более половины всех деревьев ели (Орлова, Егоров, 2011; Орлова, Глазкова, 2018).

К. В. Захарова и К. С. Сейц (2011) изучили внутривидовую фенотипическую изменчивость ели в Ленинградской области более глубоко и выявили влияние фенотипической принадлежности индивидуума на его положение в фитоценозе.

5.2. Экологическая изменчивость елей в окрестностях Санкт-Петербурга

Ниже представлена таблица геоботанических описаний.

Таблица 5.

Номера пробных площадей	1	2	3	4	5	6	7	8
Древесный ярус. Сомкнутость	0,3	0,6	0,8	0,55	0,7	0,65	0,3	0,8
<i>Picea abies</i>	0,3	0,25	0,8	0,4	0,55	0,6	0,25	0,65
<i>Pinus sylvestris</i>		0,15		0,1		0,03	0,03	0,1
<i>Betula pubescens</i> и/или <i>B. pendula</i>		0,15		0,1	0,45	0,05		0,05
<i>Populus tremula</i>			+					

Подрост. Сомкнутость	<i>Acer platanoides</i>	+		+				0,02	
	<i>Alnus incana</i>	0,02		+				+	
	<i>Quercus robur</i>	+		+	+				
	<i>Picea abies</i>	+	0,4	+	0,01	0,05	0,25	0,05	0,02
	<i>Betula pubescens</i> и/или <i>B. pendula</i>		0,03		+		0,02	+	
	<i>Tilia cordata</i>			+					
	<i>Populus tremula</i>			+	+				
Подлесок. Сомкнутость	<i>Sorbus aucuparia</i>	0,25	0,08?	0,3	+	0,05	0,01?	0,55	0,03
	<i>Frangula alnus</i>			0,02		+		0,01	
	<i>Padus avium</i>	0,15		0,04					
	<i>Lonicera xylosteum</i>	0,05							
	<i>Viburnum opulus</i>	0,05		+					
	<i>Salix caprea</i>		+					0,02	
	<i>Salix aurita</i>						0,05		
	<i>Corylus avellana</i>			+					
	<i>Swida sericea</i>							0,04	
	<i>Sambucus racemosa</i>							+	
<i>Ribes alpinum</i>							0,01		
Травяно-кустарничковый ярус. Проективное покрытие, %									
Группы индикаторных видов	Виды	Номера пробных площадей							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Группа таволги	<i>Filipendula ulmaria</i>							+	
	<i>Equisetum pratense</i>	20							
	<i>Ranunculus repens</i>							+	
	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>							+	
	<i>Cirsium oleraceum</i>	+							
Группа черники-брусники	<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	+	10	30	35	10	1	1
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		+	+	+	3	8	+	+
	<i>Melampyrum pratense</i>				2	1	+		
Группа майника	<i>Oxalis acetosella</i>	15	15	40				30	13
	<i>Luzula pilosa</i>	1	+	+	+	+	+		+
	<i>Lycopodium annotinum</i>		+						+
	<i>Trientalis europaea</i>		+		+	+		+	
	<i>Rubus saxatilis</i>			+				+	+
	<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	+	+	1	+	1	
	<i>Orthilia secunda</i>		+	+		+			+
Группа перловника	<i>Melica nutans</i>			+				+	
	<i>Anemone nemorosa</i>	1		+					
	<i>Aegopodium podagraria</i>	+							
	<i>Paris quadrifolia</i>	+		+				+	
	<i>Milium effusum</i>	+	+	1				+	
	<i>Hepatica nobilis</i>			3					
	<i>Galeobdolon luteum</i>	+	+						

	<i>Dryopteris filix-mas</i>			+					
	<i>Veronica chamaedrys</i>	10							
	<i>Veronica officinalis</i>	+							
Группа папоротников	<i>Athyrium filix-femina</i>	1						10	
	<i>Dryopteris expansa</i>		20	1	+			5	
	<i>Rubus idaeus</i>		+	+				1	
	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		+	+				3	
	<i>Crepis paludosa</i>			+				+	
	<i>Circaea alpina</i>		+					+	
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	+						+	+
Группа медуницы	<i>Stellaria holostea</i>	5						+	
	<i>Viola mirabilis</i>	+						+	
	<i>Galium odoratum</i>			+					
	<i>Actaea spicata</i>							+	
	<i>Asarum europaeum</i>	+		+					
	<i>Ranunculus cassubicus</i>	+							
Группа осоки шароцветной	<i>Carex globularis</i>							+	
	<i>Sonchus oleraceus</i>		+					+	
	<i>Avenella flexuosa</i>				8	8	+		1
	<i>Urtica dioica</i>	2		+				+	
	<i>Calamagrostis sp.</i>	1	+	+		+		+	
	<i>Solidago virgaurea</i>		+	1		+		+	+
	<i>Pulmonaria officinalis</i>			+					
	<i>Angelica sylvestris</i>			+					
	<i>Convallaria majalis</i>			+					
	<i>Gallium molugo</i>							+	
	<i>Geum rivale</i>	1							+
	<i>Geum urbanum</i>		+						
	<i>Equisetum sylvaticum</i>		+			+		+	+
	<i>Viola palustris</i>		+						
	<i>Fragaria vesca</i>	2	+	2		+		1	+
	<i>Pteridium aquilinum</i>		+						
	<i>Dryopteris carthusiana</i>	2				+			+
	<i>Carex vaginata</i>		+	+					
	<i>Campanula persicifolia</i>							+	
	<i>Dactylis glomerata</i>	+							
	<i>Stellaria nemorum</i>	+		+				3	
	<i>Taraxacum officinale</i>	+							
	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	+							
	<i>Hypericum sp.</i>	+							
	<i>Carex echinata</i>		+						
Мохово-лишайниковый ярус. Проективное покрытие, %									
	<i>Pleurozium schreberi</i>	+	15	4	20	10	15	5	15

<i>Hylocomium splendens</i>		3	+	+		15	+	1
<i>Dicranum sp.</i>	+	10	+	5	5	15		5
<i>Polytrichum commune</i>				1	2			
<i>Rhodobryum roseum</i>			+				+	2
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	40					2	10	
<i>Drepanocladus sp.</i>							+	
<i>Spagnum sp.</i>		10		20	10	25		5

Примечания: 1) знак «+» означает, что проективное покрытие или менее 1 %, или не было определено; 2) мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и некоторые виды *Dicranum* относятся к группе черники-брусники, а *Polytrichum commune* – к группе осоки шароплодной.

Есть сомнения в правильности определения некоторых видов.

В таблице 6 и на карте (рис. 2) указано географическое положение точек сбора материала. Также в таблице представлены результаты оценки уровней увлажнения и богатства почв по шкалам Л. Г. Раменского (1956).

Таблица 6.

№ ПП	Координаты	Район, ближайший населённый пункт	Название фитоценоза	Степень увлажнения почв	Степень богатства почв
1	59°27'14" с. ш.; 30°06'47" в. д.	Мельница (Гатчинский район)	Ельник кислично-хвощовый зеленомошный с обильным подлеском рябины	72	8
2	58°46'42" с. ш.; 29°51'56" в. д.	Луга	Лес берёзово-сосново-еловый кислично-щитовниковый зеленомошный	73 – 74	7
3	58°59'35" с. ш.; 29°56'36" в. д.	Мшинская (Лужский район)	Ельник кисличный	73	7
4	60°22'45" с. ш.; 30°22'26" в. д.	Васкелово (Всеволожский район)	Ельник черничный сфагново-зеленомошный	72 – 73	4 – 5
5	60°05'36" с. ш.; 30°45'29" в. д.	Проба (Всеволожский район)	Лес берёзово-еловый черничный сфагново-зеленомошный	73	5
6	59°24'51" с. ш.; 30°11'00" в. д.	Куровицы (Гатчинский район)	Ельник черничный сфагново-зеленомошный	76	5
7	59°24'34"	Куровицы	Ельник кисличный	72 – 73	7

	с. ш.; 30°10'35'' в. д.	(Гатчинский район)	зеленомошный с обильным подлеском рябины		
8	60°17'31'' с. ш.; 29°27'45'' в. д.	Яковлево (Выборгский район)	Ельник кисличный зеленомошный	73 – 74	6

Для выявления ЭИ я разделил изучаемые биогеоценозы на две группы, различающиеся богатством почв. Первую группу составили пробные площади (ПП) №№1, 2, 3 и 7. Богатство почв в данных точках оценивается в 7 – 8 баллов. Во всех этих фитоценозах доминантом или одним из доминантов травяно-кустарничкового яруса является кислица. По Раменскому, такие почвы являются мезотрофными. Во вторую группу вошли ПП №№ 4, 5 и 6, где богатство почв составляет примерно 5. Такие почвы являются бедными. В травяно-кустарничковом ярусе этих фитоценозов доминирует черника. ПП №8 исключена из данного сравнения, так как она, по-видимому, занимает промежуточное положение по почвенному богатству.

К сожалению, объёмы выборок невелики: 29 – 48 особей.

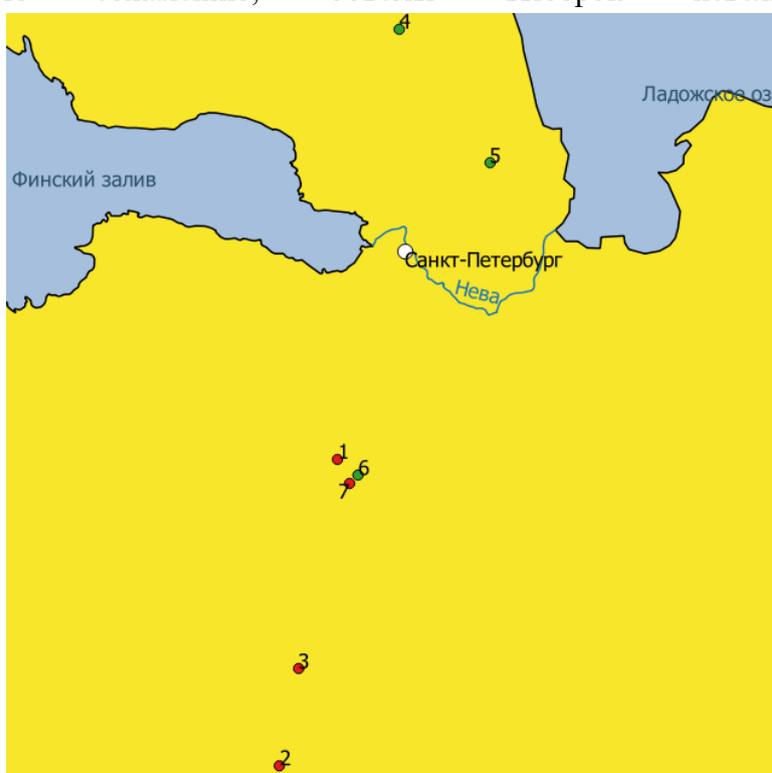


Рис. 2 Красным показаны ценопопуляции, приуроченные к мезотрофным почвам, а зелёным – к бедным. Цифры означают номера ПП.

Таблица 7. ЭИ елей в окрестностях Санкт-Петербурга. Указаны выборочные средние и их ошибки.

Группа ценопопуляций	Длина шишек, мм	C _n , %	C _p , %	(C _n -C _p), %	Фенотип
На мезотрофных почвах	93±1,6	33±1,3	62±1,7	-28±2,4	<i>P.em.</i>
На бедных почвах	95±1,6	36±1,3	57±1,4	-21±2,4	<i>P.emm.</i>
Достоверно ли различие	Нет	Нет	Да	Да	

Сравниваемые группы ценопопуляций одинаковы или примерно одинаковы по средней длине шишек и показателю C_n (табл. 7). Выявлено небольшое, но достоверное различие по показателю C_p: в группе, приуроченной к бедному субстрату, он ниже. Различие по форме семенных чешуй проявляется и в разности этих коэффициентов (C_n-C_p). Полученные результаты говорят о том, что по форме семенных чешуй «бедная» группа ценопопуляций в большей мере, чем «мезотрофная», отличается от типичной *P. abies*.

Нельзя с уверенностью сказать, что выявленное различие обусловлено именно богатством почв. Несмотря на то, что различия между этими группами по шкале увлажнения я не выявил, не исключено, что бедные почвы на ПП №№ 4 – 6 являются менее дренированными. По литературным сведениям ельники черничники приурочены к более увлажнённым почвам, чем кисличники (Буданцев, Яковлев, 2006). Моховой покров на ПП №№ 4 – 6 отличается высоким (10 – 25%) проективным покрытием сфагнума. Поэтому, возможно, одной из причин выявленной разницы является неодинаковый уровень увлажнения субстрата. По литературным сведениям, на Северо-Западе России формы ели сибирского типа (ель сибирская и близкая к ней форма ели финской) тяготеют к более увлажнённым местообитаниям, по сравнению с формами европейского типа (Орлова, Егоров, 2011; см. по Правдину, 1975). Кроме того, выявленное различие может быть связано с тем, что включённые в исследование «бедные» ценопопуляции расположены преимущественно севернее «богатых» (рис. 2).

Средняя длина шишек на ПП №3 в 2021 г. была достоверно больше, чем на ПП №7: на ПП №3 около 10 см, а на ПП №7 примерно 9 см. Оба фитоценоза являются ельниками кисличниками и приурочены к мезотрофным почвам со сходными условиями увлажнения. Эти точки расположены близко друг к другу: на расстоянии около 50 км. Данный факт говорит о том, что не во всех ценопопуляциях ели окрестностей Санкт-Петербурга средняя длина шишек одинакова. Ценопопуляция, представленная на ПП №3, имеет и другую особенность: она достоверно отличается от совокупности остальных изучаемых ценопопуляций по среднему показателю C_n-C_p. Отличается этот показатель в меньшую

сторону (по модулю – в большую), т. е. в сторону большей близости к *P. abies*. Древостой, представленный на ПП №3, является чистым ельником и имеет высокую сомкнутость (около 0,8). Поэтому думаю, что напряжённость конкуренции между деревьями высокая. Особи, близкие *P. abies*, более конкурентоспособны, чем организмы, близкие *P. obovata*. В ельниках кисличных Ленинградской области, особенно при напряжённой конкуренции, близкие к *P. abies* фенотипы захватывают господствующее положение в древесном ярусе (Захарова, Сейц, 2011). Предполагаю (могу ошибиться), что в обсуждаемом древостое это привело к вытеснению фенотипов, близких *P. obovata*. Как результат, возникли вышеуказанные отличия в средних показателях длины шишек и формы семенных чешуй (Сп-Ср).

В связи с вышесказанным можно отметить, что в чернично-сфагновых ельниках Ленинградской области доминирующую нишу в древостое, наоборот, занимают фенотипы, сходные с *P. obovata*. Трофность и условия увлажнения почв влияют на фитоценотические взаимодействия между фенотипами ели. Но это не всегда приводит к различию между средними арифметическими морфологическими признаков в ценопопуляциях, приуроченных к контрастным эдафотопам (Захарова, Сейц, 2011). Следовательно, для полноценного выявления ЭИ елей необходимо более глубокое изучение ценопопуляций.

«На Вепсовской возвышенности С. А. Дыренковым (1978) не выявлено биометрических различий шишек и семенных чешуй в двух ценопопуляциях ели: *Piceetum myrtilloso-sphagnosum* (ельник чернично-сфагновый) и *Piceetum dryopteridoso-oxalidosum* (ельник щитовниково-кисличный). Однако при визуальной классификации особей на фенотипы *P. abies*, *P. obovata*, *P. fennica* соотношение их оказалось равным: 28:25:47 и 41:16:43% соответственно, т.е. в лучших лесорастительных условиях ельника щитовниково-кисличного больше фенотипов *P. abies* и меньше – *P. obovata*» (см. по Попову, 2010).

Л. В. Орлова и Е. А. Глазкова (2018) утверждают, что на островах восточной части Финского залива разные формы ели финской различаются по фитоценотической приуроченности. Промежуточная форма *P. fennica*, а также форма, близкая к *P. abies*, «чаще произрастают в довольно бедных по составу травяно-кустарничкового яруса черничных и чернично-зеленомошных мелколиственно-хвойных и еловых лесах», по сравнению с формой, близкой к *P. obovata*. Похожие леса представлены на моих пробных площадях №№ 4 – 6 (табл. 6), которые составляют «бедную» группу ценопопуляций. По моим данным, в этой группе распределение частот фенотипов, наоборот, смещено в сторону менее угловатых (более закруглённых) семенных чешуй. В среднем, форма семенных чешуй в «бедной»

группе в большей мере, чем в «мезотрофной», отличается от формы чешуй типичной *P. abies*. Таким образом, тезис Орловой и Глазковой противоположен моим результатам.

П. П. Попов (2005) утверждает, что локальная ЭИ ели, обусловленная различиями в лесорастительных условиях, обычно выражена слабо.

5.3. Географическая изменчивость елей в окрестностях Санкт-Петербурга

Совокупность елей, растущих в лесах окрестностей Санкт-Петербурга, была условно разделена на две популяции по признаку географической близости: 1) «северную» (Выборгский, Всеволожский и Курортный районы); 2) «южную» (Гатчинский и Лужский районы) (рис. 3).

При визуальном наблюдении у меня сложилось впечатление, что эти популяции различаются формой семенных чешуй. В «северной» популяции чаще, чем в «южной», встречаются чешуи с закруглённой верхней частью. Для выявления различий между вышеуказанными популяциями использованы шишки, собранные в два периода времени: осенью – зимой 2019 – 2020 гг. и летом 2021 г. Малые объёмы выборок (31 – 55 особей) частично компенсируются двукратной повторностью исследований.

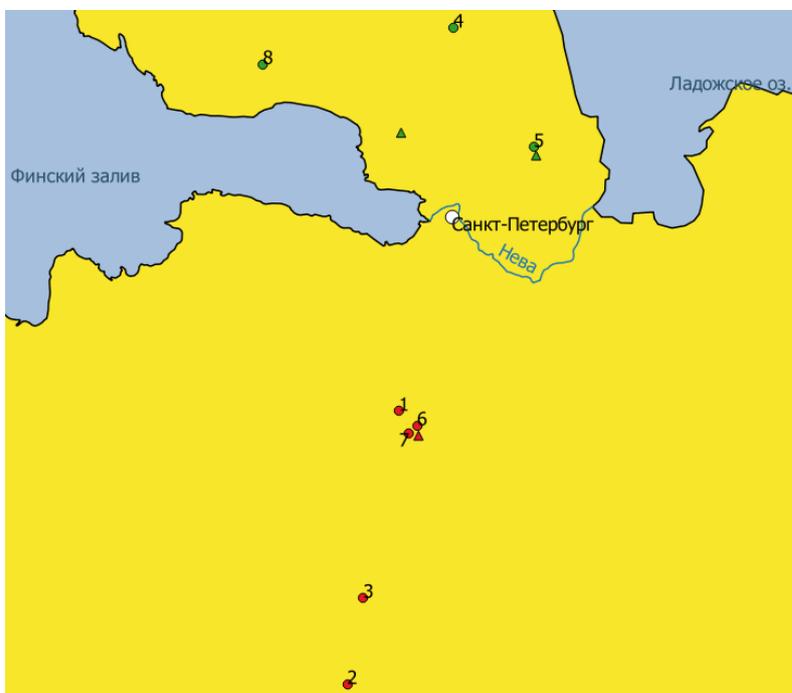


Рис. 3. Красным показаны точки сбора материала, объединённые мной в «южную» популяцию, зелёным – в «северную». Треугольники – точки сбора шишек осенью – зимой 2019 – 2020 гг., кружочки – точки сбора материала летом 2021 г. (за исключением ПП №8, где материал был собран осенью 2021 г.). Цифры означают номера ПП.

Таблица 8. ГИ ели в окрестностях Санкт-Петербурга. Указаны выборочные средние и их ошибки.

Время сбора шишек	Районы	Длина шишек, мм	Показатели формы семенных чешуй		
			Сп, %	Ср, %	Сп–Ср (%)
Лето 2021	Выборгский и Всеволожский	94±2,0	37±1,4	58±1,5	-21±2,5
	Гатчинский и Лужский	94±1,4	34±1,1	60±1,5	-26±2,3
Осень 2019	Всеволожский и Курортный		41±1,2	62±1,5	-21±2,3
Начало 2020 (зима)	Гатчинский	82±1,6	37±1,2	63±1,6	-27±2,4

Сравниваемые популяции одинаковы по средней длине шишек (табл. 8).

На основе материала, собранного осенью – зимой 2019 – 2020 гг., установлено, что среднее значение коэффициента сужения (Сп) во Всеволожском и Курортном районах достоверно выше (по t-тесту Стьюдента), чем близ дер. Куровицы Гатчинского района. (Я не уверен, что все рассматриваемые показатели в обеих популяциях распределены по нормальному закону. Поэтому считаю целесообразным сообщить, что по U-критерию Манна – Уитни подтверждается достоверность различия между средними показателями Сп в окрестностях дер. Проба Всеволожского района и в районе дер. Куровицы). Таким образом, по данному показателю «северная» популяция в большей мере, чем «южная», отличается от типичной *P. abies*. Анализ материала, собранного летом 2021 г., дал сходные результаты, но различие по коэффициенту Сп оказалось недостоверным. По показателям Ср и (Сп–Ср) в обоих случаях не выявлено достоверных различий.

Итак, сравниваемые популяции, скорее всего, различаются формой семенных чешуй. Разница была замечена на глаз и получила частичное статистическое подтверждение. Но разница между популяциями по средним показателям многократно меньше размаха фенотипической изменчивости внутри каждой из популяций.

Полученные мной значения средних показателей формы семенных чешуй сходны с данными, представленными в монографии П. П. Попова (2005). Но, по его данным, средний показатель (Сп–Ср) одинаков в трёх географических точках западной половины Ленинградской области: –22% под Выборгом, –23% близ Роцино и –23% в окрестностях Лисино. По Н. В. Живайкиной (2005), в Ленинградской области средний показатель Сп равен $24,5 \pm 1,9\%$, что противоречит моим результатам.

По литературным (Попов, 2013) и моим данным (табл.), популяция северных и восточных окрестностей Санкт-Петербурга относится к фенотипу *P.emm*. Популяция южных окрестностей города относится или к фенотипу *P.emm*, или к фенотипу *P.em*. – это спорный вопрос. По Попову (2005), Петербург находится примерно на западной границе ареала географической расы (разновидности) *P.europaea* var. *medioxima*, где она граничит с расой *P.europaea* var. *ost-europaea*. «*Picea europaea* var. *medioxima* – разновидность (раса) промежуточных (с преобладанием особей гибридного происхождения) популяций ели европейской». «*Picea europaea* var. *ost-europaea* – восточная разновидность (раса) гибридизированных (с участием особей гибридного происхождения) популяций ели европейской» (Попов, 2005). Итак, с точки зрения теории интрогрессивной гибридации, популяции ели окрестностей Санкт-Петербурга относятся к ели европейской, но на их формирование повлиял процесс гибридации, протекающий между *P. abies*, *P. obovata* и их гибридами.

«Существует тенденция увеличения средней длины шишек с севера на юг и с востока на запад, от худших лесорастительных условий к лучшим» (Попов, 2005). В окрестностях Санкт-Петербурга я не наблюдаю проявления этой тенденции, возможно, вследствие географической близости изучаемых популяций и ценопопуляций, а также ввиду небольших различий в условиях биотопов.

Думаю, что сходство между близко расположенными популяциями ели обусловлено похожей историей формирования этих популяций, сходством почвенно-климатических условий и интенсивным обменом генами между популяциями.

Предполагаю, что разница в средней длине шишек между зимой 2019 – 2020 гг. и летом 2021 г. обусловлена изменением размеров шишек по годам урожая и не имеет отношения к пространственно-временной изменчивости популяций. В Ленинградской области варьирование длины шишек по годам довольно значительно. Так, в географических культурах ели, расположенных в Тосненском районе, в потомстве местного происхождения этот показатель составлял в один год 93 мм, в другой – $110,5 \pm 0,7$ мм (Николаева, Жигунов, 2012; Урожайность..., 2009).

Возможно, различия между средними показателями формы семенных чешуй, полученными для одной и той же территории, обусловлены тем, что я фотографировал семенные чешуи с разных сторон. При обработке материала 2019 – 2020 гг. я клал чешую чаще всего внешней стороной кверху и фотографировал её с внешней стороны. При обработке материала 2021 г., наоборот, чаще с внутренней. Из-за своей кривизны семенные

чешуи на ровной горизонтальной поверхности лежат неровно. Характер искажений на проекции (фотографии) во многом зависит от того, на внутренней или на внешней стороне лежит чешуя.

Подобные различия между данными разных лет нельзя трактовать как изменение популяции во времени.

Значение показателя C_n , представленное в двух других моих работах (Налетов, 2020), ошибочно, и сейчас оно исправлено.

5.4. Географическая изменчивость елей на северо-западе Европейской России

Изучение широтной дифференциации популяций ели в масштабах северо-запада Европейской России (Мурманская область, Карелия, Ленинградская область) проведено по данным экспедиции 2010 г. В ходе экспедиции в каждой из примерно 20 географических точек (рис. 4) были собраны (с земли или непосредственно с деревьев) шишки нескольких организмов. Собрано по несколько (чаще всего 5) шишек, представляющих каждое из этих деревьев. Шишки были проанализированы по многим морфологическим признакам. Данные о некоторых из них использованы мной (табл. 9).

Данные обрабатывались следующим образом. Вся совокупность организмов была условно разделена на три группы (рис. 4), которые территориально примерно соответствуют группам популяций, выделенным П. П. Поповым (2010). Объем каждой выборки 29 организмов. Значения признаков для каждого организма были усреднены. На основе полученных средних значений вычислены средние значения для каждой из групп популяций (табл. 9).

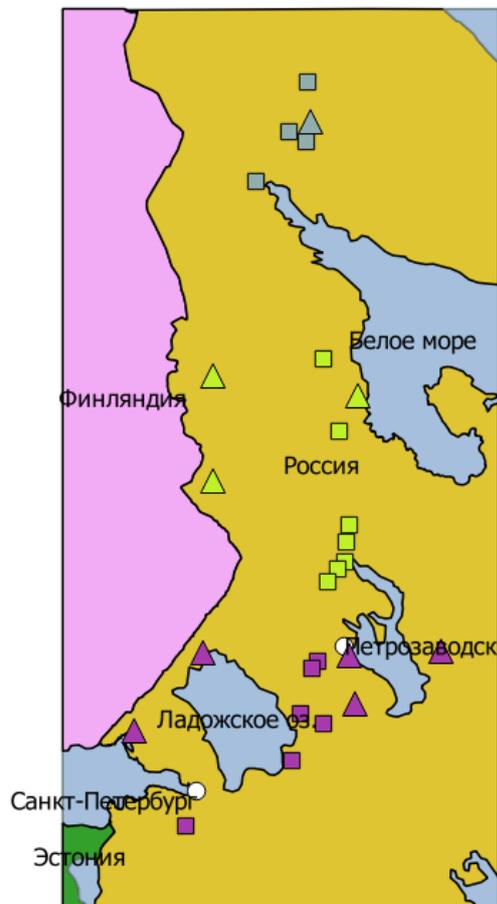


Рис. 4. Географическое расположение пунктов сбора шишек. Квадратиками обозначены точки сбора материала в ходе вышеуказанной экспедиции 2010 г.; треугольниками – точки сбора шишек для исследования формовой структуры популяций ели (Попов, 2010). Три цвета точек соответствуют трём условным группам популяций.

Таблица 9. Широтная дифференциация популяций ели на северо-западе Европейской России (на основе данных экспедиции 2010 г.). Указаны выборочные средние и их ошибки.

Группа популяций	«Северная»	«Средняя»	«Южная»
Координаты	65°20' – 68°11' с. ш.; 31°57' – 33°19' в. д.	62° – 65°15' с. ш.; 33°45' – 34°26' в. д.	59° – 62° с. ш.; 30°06' – 33°44' в. д.
Подзоны таёжной зоны	Северная тайга	Северная и средняя тайга	Средняя и южная тайга
Субъекты РФ	Мурманская область, Карелия	Карелия	Карелия, Ленинградская область
Ширина шишки, см	2,8±0,08	3,4±0,08	3,9±0,07
Отношение длины шишки к ширине шишки	1,88±0,04	2,12±0,06	2,37±0,08
Число рядов семенных чешуй	6,2±0,12	8,2±0,33	10,4±0,32
Угол отклонения семенной чешуи	(68±2,4)°	(51±2,0)°	(46±2,1)°

от оси шишки			
Длина семенной чешуи, мм	14,0±0,3	18,3±0,4	20,6±0,5
Ширина семенной чешуи	10,2±0,2	12,5±0,4	13,2±0,4
Длина кроющей чешуи, мм	4,8±0,09	5,6±0,14	6,4±0,14
Ширина кроющей чешуи, мм	2,1±0,04	2,0±0,05	2,2±0,06
Отношение длины чешуи кроющей чешуи к длине семенной чешуи	0,34±0,01	0,31±0,01	0,32±0,01
Высота видимой части семенной чешуи, мм	4,1±0,14	4,8±0,24	6,2±0,21

Несмотря на малые объёмы выборок, выявлены достоверные различия (по t-критерию Стьюдента, уровень значимости меньше 0,05) по всем рассмотренным признакам между «северной» и «средней» группами популяций. Между «средней» и «южной» группами достоверные различия установлены по всем признакам, кроме: угла отклонения семенных чешуй от оси шишки, ширины семенных чешуй и отношения длины кроющей чешуи к длине семенной.

В пределах изучаемой территории (Мурманская область, Республика Карелия и Ленинградская область) при движении с севера на юг наблюдается тенденция к увеличению большинства рассматриваемых абсолютных морфологических параметров. Известно, что длина шишек, число семенных чешуй в шишке и масса семян в этом направлении тоже увеличиваются (Попов, 2005, 2010; см. по Правдину, 1975). «Средняя» группа популяций является промежуточной (между «северной» и «южной») в морфологическом отношении. Средний угол отклонения семенной чешуи от оси шишки в «северной» группе больше, чем в «средней» и «южной». Средняя ширина кроющих чешуй во всех группах примерно одинакова (около 2 мм).

При движении с севера на юг среднестатистическая форма семенных чешуй становится более продолговатой (увеличивается H/W), преимущественно за счёт удлинения верхней части чешуи (увеличивается C_p). Коэффициент сужения (C_n) уменьшается (табл. 10).

Таблица 10. Широтная дифференциация формы семенных чешуй ели на северо-западе Европейской России. Указаны выборочные средние и их ошибки.

Группа популяций	Отношение длины семенной чешуи к её ширине (H/W)		C _n , % (Попов, 2010)	C _p , % (Попов, 2010)	C _n -C _p (%) (Попов, 2010, 2017)
	На основе данных экспедиции 2010 г.	Попов, 2005			
«Северная»	1,38±0,02	1,28	55 ± 0,9	44 ± 0,6	+8, +12, +15
«Средняя»	1,48±0,02	1,35	45	53	-8

«Южная»	1,57±0,02	1,43	39	58	-19
---------	-----------	------	----	----	-----

На изучаемой территории представлены и сменяют друг друга с севера на юг (возможно, с северо-востока на юго-запад) районы распространения популяций следующих фенотипов: *Picea medioxima-sibirica* (*P. ms*), *P. mms*, *P. m*, *P. emm* и, возможно *P. em*. Популяции Мурманской области, данные о которых приводит П. П. Попов, относятся к фенотипу *P. ms*. При этом нельзя достоверно утверждать, что на северной границе распространения ели нет популяций, где средний показатель C_n-C_p больше 15% (фенотип *P. mss*). В долине р. Поной семенные чешуи елей округлые и цельнокрайние, что характерно для *P. obovata*. (см. по Правдину, 1975). Популяции Кольского полуострова отличаются очень малой массой семян: масса 1000 шт. составляет 1,8 – 2,7 г (в Ленинградской области – 5 г) (Малаховец, 2012). Но исследование 31-летних географических культур ели, расположенных в Ленинградской области, показало для популяции мурманского происхождения совсем другой результат: масса 1000 семян составила 4,55 г (Урожайность..., 2009).

Популяция в районе города Кемь (Карелия, у западного побережья Белого моря) относится к фенотипу *P. mms*. Популяции в окрестностях населённых пунктов Реболы и Костомукша (Карелия) относятся к фенотипу *P. m*. Популяции южной, среднетаёжной части Карелии являются представителями фенотипа *P. emm* и удивительно сходны друг с другом (Попов, 2010, 2017).

В изменчивости формы семенных чешуй и других признаков проявляется таксономическая дифференциация ели. В северной части исследуемой территории популяции более сходны с елью сибирской, в южной – с елью европейской (Попов, 2010). С точки зрения теории интрогрессивной гибридизации, с севера на юг ослабляется генетическое влияние ели сибирской на популяции и усиливается влияние ели европейской.

Попов (2011) выявил сильную межпопуляционную корреляцию между длиной шишек (L_c) и показателями формы семенных чешуй. Уравнения регрессии следующие:

$$\langle L_c = -0.846C_n + 118.05, \text{ ошибка уравнения } 1.09$$

$$L_c = 1.128C_p + 17.71, \text{ ошибка уравнения } 0.93$$

$$L_c = -0.4956(C_n - C_p) + 75.08, \text{ ошибка уравнения } 0.97 \rangle.$$

Популяции Мурманской области являются исключением из данной корреляционной системы: для них эти уравнения неприменимы. В этом регионе, по разным данным, эмпирические величины средней длины шишек в разные года составляли 44 – 62 мм (Попов,

2005, 2021; см. по Попову, 2010; см. по Правдину, 1975). Расчёт данного показателя через C_n , C_p и $C_n - C_p$ даёт иные результаты: 72, 67 и 68 – 71 мм соответственно. Приведённый факт не является опровержением вышеуказанной корреляции, а указывает на особенность ГИ в северной части изучаемой мной территории. На фоне высокого сходства в ГИ двух признаков: длины шишек и формы семенных чешуй –, которое наблюдается на обширных пространствах ареала ели европейской и сибирской, популяции Мурманской области довольно своеобразны. Здесь шишки очень короткие. Они не длиннее, а, скорее всего, короче, чем у типичной ели сибирской, растущей в Сибири. Но среднестатистическая семенная чешуя, хотя и близка к таковой у типичной *P. obovata*, но немного отличается от неё в сторону *P. abies* (Попов, 2005).

При движении от северной границы леса на юг увеличивается запас древесины в древостоях и, следовательно, возрастает их хозяйственная ценность. Продуктивность насаждений ели (высота и диаметр ствола, полнота и запас древостоев) на Кольском полуострове очень мала. «Она свойственна насаждениям из ели сибирской, сформировавшимся в экстремальных лесорастительных условиях» (Попов, 2005). В пределах Карелии среднетаёжные ельники более производительны и менее фауны, чем северотаёжные (см. по Правдину, 1975).

ГИ ели на северо-западе Европейской России выявлена не только по морфологическим, но и по генетическим признакам (Генетическая дифференциация..., 2012).

Думаю, что большое влияние на распространение и популяционно-географическую структуру ели окажет резкое потепление климата, которое ожидается в течение XXI в. Прогнозируется, что на северо-западе Европейской России в 2041 – 2060 гг. среднегодовая температура приземного воздуха будет на 1 – 5° выше, чем в 1981-2000 гг. (<https://cc.voeikovmgo.ru/ru/klimat/izmenenie-klimata-rossii-v-21-veke>). Если недостаток тепла является лимитирующим фактором на северной границе распространения ели, в частности на Кольском полуострове, то вследствие потепления граница ареала будет смещаться на север. Предполагаю, что заселение елью сибирской северной части Кольского полуострова будет происходить медленнее, чем смещение изотерм. По данным палинологии установлено, что в голоцене ель европейская и ель сибирская расселялись по Европе со скоростью примерно 100 – 200 км / 1 тыс. лет (Санников, Санникова, 2015).

6. Географическая изменчивость и лесосеменное районирование ели

Ель имеет большое хозяйственное значение. Актуален следующий вопрос: семена какого географического происхождения наиболее целесообразно использовать для искусственного лесовосстановления в том или ином районе? Для решения данного вопроса проводятся опыты с географическими культурами: сравнивается продуктивность древостоев разного географического происхождения. Кроме того, в этом отношении актуально изучение ГИ в природных популяциях. ГИ размеров шишек и формы семенных чешуй хорошо коррелирует с географическими различиями в продуктивности природных еловых древостоев. Межпопуляционные различия в биологических и лесоводственных признаках сохраняются в семенном потомстве. Это значит, что продуктивность лесных культур во многом зависит от географического происхождения семян, из которых выращен посадочный материал. «Географическое ограничение перемещения семян для лесокультурных работ – очень важное лесоводственное мероприятие, способствующее выращиванию в первую очередь устойчивых к местным почвенно-климатическим условиям насаждений» (Попов, 2005). В России это ограничение имеет юридическую силу.

Лесосеменное районирование – это разделение ареала древесной породы на лесосеменные районы, в границах которых разрешается искусственное перемещение семян для создания лесных культур и в иных целях (перечисленных в Приказе Минприроды России № 909). «Задача лесосеменного районирования – рациональное использование географической изменчивости видов для выращивания высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений» (Лесосеменное районирование..., 1982). Эта задача была сформулирована для старого, утратившего силу районирования, но думаю, что она универсальна и не теряет актуальности. Районирование предполагает «использование семян определённого эколого-географического происхождения (провениенции) для закладки лесных насаждений на той или иной территории» (<http://forest.geoman.ru>). Согласно Приказу № 909, следует использовать семена, «заготовленные в границах территории муниципального района (далее – местные семена), а при их отсутствии – семена лесных растений, источник происхождения которых находится в пределах территории лесничества, при отсутствии последних – семена лесных растений, источник происхождения которых находится в пределах лесосеменного района». Таким образом, Приказ № 909 устанавливает приоритет использования местных семян, а переброска семян в пределах обширного лесосеменного района является запасным вариантом действий. В России лесосеменное

районирование разработано для сосны обыкновенной, ели, лиственницы, сосны кедровой сибирской и дуба черешчатого (для каждой породы отдельно) (Приказ Рослесхоза № 353).

Лесосеменное районирование разрабатывалось по следующему алгоритму:

- 1) «обследование географических культур в 39 субъектах России;
- 2) разработка географических моделей типов климата, в пределах которых проведена взаимная переброска семян;
- 3) оценка успешности результатов взаимной переброски семян с учетом: климата, почв;
- 4) картографическое моделирование лесосеменных районов;
- 5) составление табличной формы лесосеменного районирования (муниципальные районы)» (<http://vniilm.ru>).

Сопоставим карту лесосеменного районирования со схемой ГИ формы семенных чешуй (Sp-Sp), выявленной в результате сравнения природных популяций. Российская часть общего ареала ели европейской и сибирской разделена на 13 лесосеменных районов (рис. 5). Лесосеменные районы на Восточно-Европейской равнине расположены широкими полосами, вытянутыми в направлении запад – восток и сменяющимися друг друга при движении с севера на юг. Думаю, что такое расположение связано с зональной дифференциацией почвенно-климатических условий, которая обуславливает различия в приспособительных возможностях популяций ели.

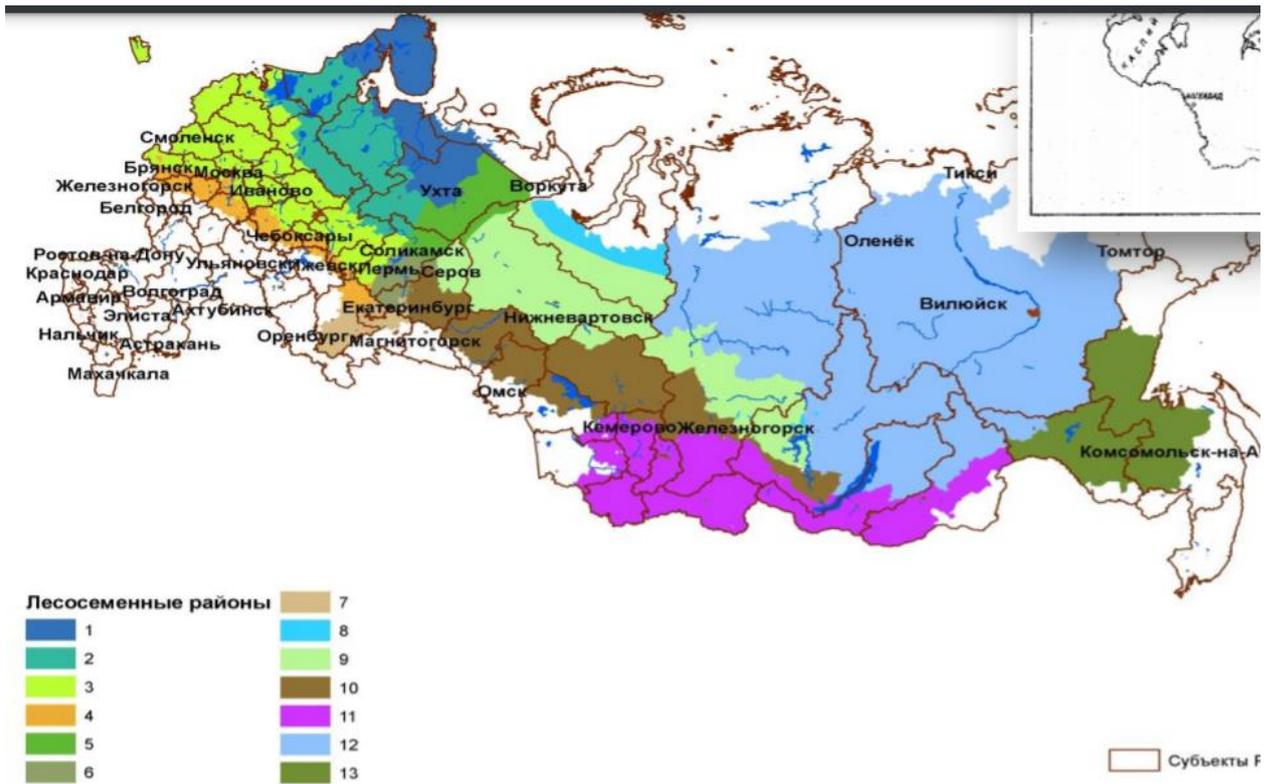


Рис. 5. Лесосеменное районирование ели (по: <http://vniilm.ru>). Карта не полностью актуальна: в настоящее время вся территория Карелии относится к району 1 (Приказ Рослесхоза № 353).

На территории РФ представлено 8 фенотипов популяций ели (от *P. eet.* до *P. s.*). Им соответствуют 8 районов. Будем называть их «фенотипическими районами». Все эти районы представлены, в частности, в европейской части страны. На карте и графике (рис. 6 и 7) оттенками розового (фиолетового) показаны фенотипы ели европейской, оттенками зелёного – фенотипы ели сибирской. Бледными оттенками обозначены гибридные фенотипы. Форма семенных чешуй изменяется в направлении юго-запад – северо-восток, а значит, в этом направлении сменяются «фенотипические районы». По рис. 5 – 6 видно, что лесосеменное районирование не совпадает с ГИ формы семенных чешуй.

Для европейской части России определено распределение площадей «фенотипических районов» по лесосеменным районам (рис. 7). На диаграмме видно, что лесосеменные районы 1, 2, 3, 4, 5 и, скорее всего, 6 характеризуются межпопуляционной неоднородностью формы семенных чешуй: включают в себя популяции нескольких фенотипов. Наиболее неоднородны в этом отношении районы 1, 3 и 4. Районы 3 и 4 расположены на Восточно-Европейской равнине между 60-й параллелью и южной границей ареала ели. Эти два лесосеменных района включают популяции пяти – шести фенотипов. Таким образом,

действующее районирование даёт право перемещать семена на большие расстояния: через несколько «фенотипических районов».

Современное лесосеменное районирование подвергается критике за большие размеры районов, их внутреннюю неоднородность (Испытание климатипов..., 2019).

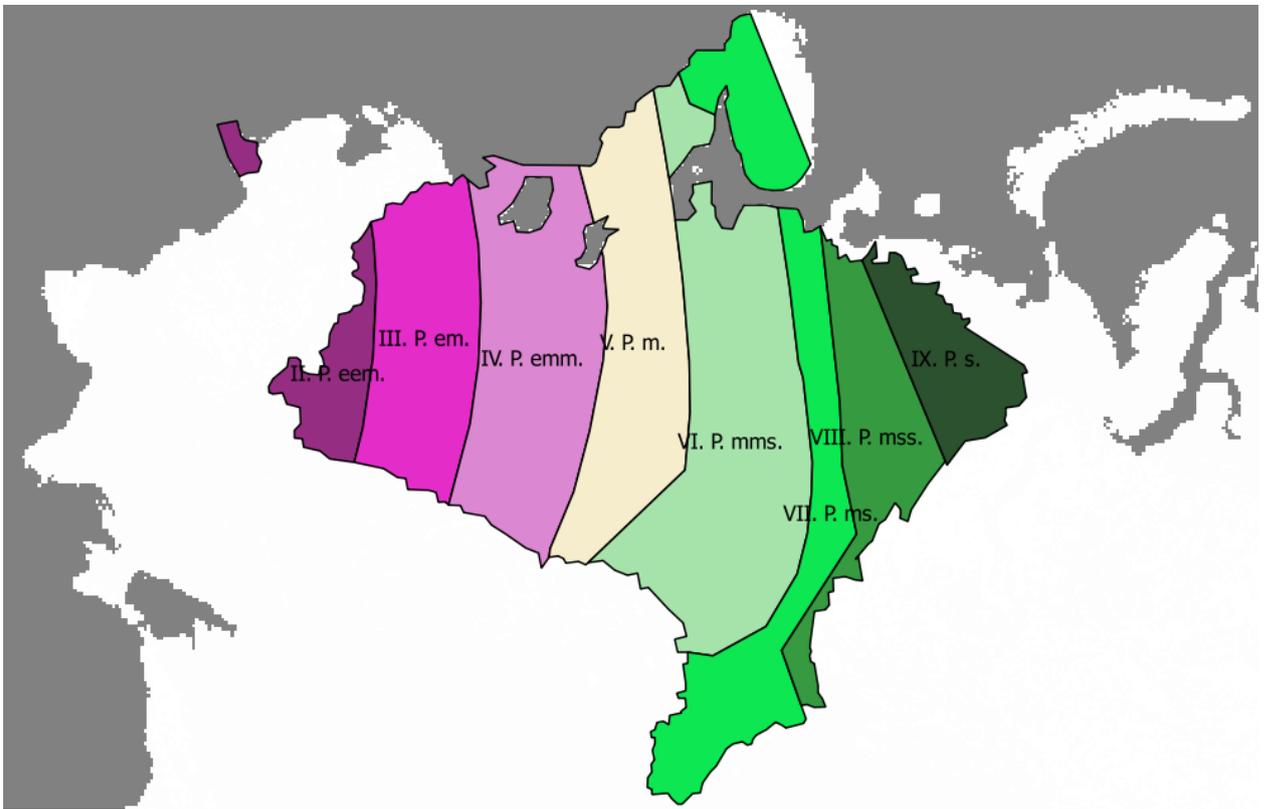


Рис. 6. «Фенотипические районы» ели в Европейской России (по Попову, 2017).

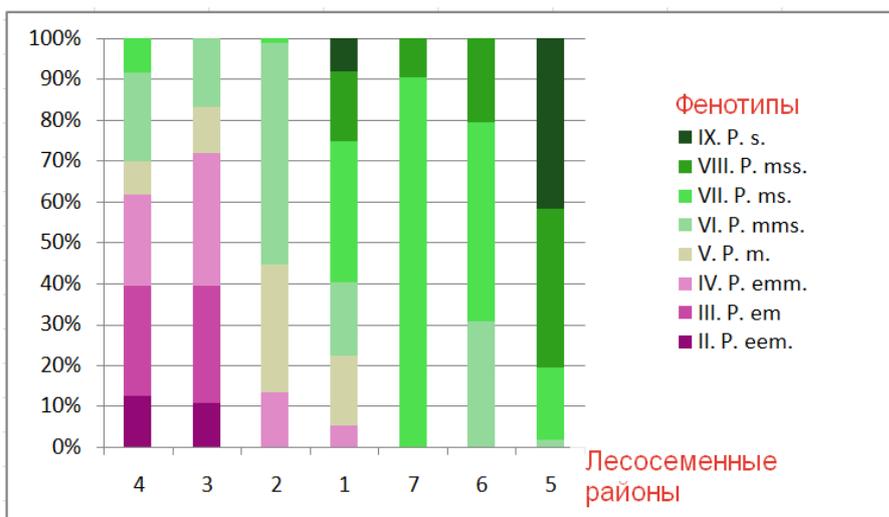


Рис. 7 Распределение площадей «фенотипических районов» по лесосеменным районам в Европейской России. Каждый столбец соответствует определённому лесосеменному району, каждый оттенок цвета – определённому «фенотипическому району».

Восточные границы лесосеменных районов 2 и 3 примерно совпадают с восточной границей ареала *P. abies* по Соколову и др. (1977) и вместе с тем близки к восточной границе ареала *P. fennica* по Pravdin, Rostovtsev (1979) (см. по Попову, 2005). 2-й район расположен полностью в пределах ареала *P. fennica*, т. е. зоны интрогрессивной гибридизации. 3-й район тоже расположен по большей части в ареале *P. fennica* (кроме западных областей) (см. по Попову, 2005).

Сибирская часть ареала *Picea obovata* в целом и лесосеменные районы 8 – 10 в частности, судя по имеющимся не очень подробным данным (Попов, 2017), почти однородны по форме семенных чешуй и относятся к «фенотипическим районам» VIII – IX.

П. П. Попов рекомендует использовать для создания лесных культур семена из соседнего «фенотипического района» более продуктивных популяций, расположенного юго-западнее. В этом случае почти нет риска повреждения культур морозом или другими факторами, т. к. почвенно-климатические различия между смежными районами автор характеризует как не очень большие. Попов предполагает, что успешная переброска семян с юго-запада на северо-восток возможна и на более дальние расстояния (Попов, 2005). В Европейской России действующее районирование в основном позволяет выполнять эту рекомендацию. Рассмотрим, в каких регионах хозяйственно целесообразно и юридически допустимо заготавливать семена для создания лесных культур в Ленинградской области. Через этот регион проходит граница 2-го и 3-го лесосеменных районов. 2-й район включает северо-восток области, а также южное и юго-западное побережье Ладожского озера, а именно: «Волховский, Всеволожский (в границах л-ва Кировское), Кировский, Лодейнопольский, Подпорожский» районы. Остальная часть Ленинградской области и Санкт-Петербург относятся к району 3 (Приказ Рослесхоза № 353).

Для выращивания ельников в той части Ленинградской области, которая относится ко 2-му району, выбор мест заготовки семян сильно ограничен. На юге и западе эта территория граничит с 3-м районом, на севере – с Ладожским озером и 1-м районом. При этом восточнее Ленинградской области ко 2-му району относится обширная территория: части Архангельской, Вологодской и Кировской областей, часть Пермского края и часть Коми (Рослесхоза № 353). Представим гипотетическую ситуацию, когда в Кировском лесничестве (Ленинградская область, 2-й лесосеменной район), отсутствуют семена ели, источник

происхождения которых находится на территории этого лесничества. Брать семена из более восточных регионов вряд ли целесообразно, т. к. это, скорее всего, приведёт к формированию древостоев с пониженной продуктивностью (Попов, 2005). Думаю, что в этой ситуации лучше брать семена из других лесничеств Ленинградской области. Согласно Приказу Минприроды № 909, при низкой урожайности семян, «источник происхождения которых находится в пределах лесосеменного района, допускается использование семян лесных растений (посадочного материала, выращенного из них), заготовленных в смежных лесосеменных районах, в пределах 100 км от границы лесосеменного района». Применительно к Кировскому лесничеству это значит, что если урожайность семян ели из 2-го района низкая, то допускается использование семян со значительной части Карельского перешейка, из Бокситогорского, Тихвинского, Киришского, Гатчинского, Тосненского, Волосовского и Ломоносовского районов Ленинградской области, из лесов Санкт-Петербурга и даже с севера Новгородской области.

Теперь попробуем выяснить, откуда допустимо и целесообразно брать семена для создания лесных культур в Тосненском районе Ленинградской области, расположенном в 3-м лесосеменном районе. 3-й лесосеменной район простирается от западной границы России, до Пермского края на востоке и от Ленинградской области на севере до Брянской области на юге (рис. 5). В пределах 3-го района представлены 5 «фенотипических районов»: II – VI (рис. 7). Тосненский район находится примерно на границе III и IV «фенотипических районов». Применяя рекомендацию П. П. Попова (2005) к этому частному случаю, целесообразно использовать семена из II и III районов. А. А. Егоров и др. (Продуктивность..., 2011) провели таксационное исследование географических культур 1-го поколения, созданных в 1970-х гг. в Тосненском районе. На момент исследования возраст елей составлял 32 года. Оказалось, что культуры ели, интродуцированные из Калужской, Московской, Псковской областей и Эстонии имели превосходство над потомством местного происхождения по запасу. Остальные 30 популяций разного происхождения имели меньший запас, чем местная. Из перечисленных регионов (кроме Ленинградской области) к 3-му лесосеменному району относятся: часть Калужской области, почти вся Московская область (кроме Серебряно-Прудского района) и вся Псковская область (Приказ Рослесхоза № 353). Эти области находятся преимущественно в III «фенотипическом районе». Всё вышесказанное свидетельствует в пользу целесообразности использования для создания лесных культур в Тосненском районе посадочного материала из семян, заготовленных в Калужской, Московской и Псковской областях. Думаю, что это можно сказать не только про

Тосненский, но и про другие районы Ленинградской области, относящиеся к 3-му лесосеменному району.

Другое исследование (Урожайность..., 2009) показало, что закарпатское, литовское, латвийское, псковское, вологодское и местное ленинградское потомства дают семенной материал сравнительно высокого качества. По таким показателям как всхожесть и энергия прорастания семян ни одно потомство не превосходит местное ленинградское.

Полагаю, что наблюдения за продуктивностью и урожайностью географических культур, созданных в 1970-х гг., следует продолжать. Потомства разных происхождений в течение онтогенеза могут обгонять друг друга по интенсивности роста (см. по: Лесная селекция..., 2021).

В 3-летних культурах ели 2-го поколения, заложенных в нескольких географических точках Ленинградской области, наилучший рост наблюдается у новгородского, литовского и московского потомств. В частности, на объекте, заложенном на территории Лисинского учебно-опытного лесхоза, самые высокие ёлочки встречаются в культурах местного происхождения, «а также в карело-пудожском, псковском, эстонском, латвийском потомствах» (Николаева, Гузюк, 2016).

В любом случае «при использовании инорайонных семян, естественно, должны учитываться почвенно-гидрологические условия мест их заготовки и места производства лесных культур» (Попов, 2005).

Московская и Калужская области находятся на расстоянии около 600 км от южных районов Ленинградской области. Не все авторы считают допустимой столь дальнюю переброску семян деревьев. В. В. Тараканов и др. (Лесная селекция в России..., 2021) утверждают, что это приведёт к загрязнению генофонда и дестабилизации популяционно-географической структуры видов. Некоторые специалисты считают, что в идеале лесосеменной район должен территориально совпадать с популяцией (Рогозин, 2018; Лесная селекция в России..., 2021). «Вполне понятно, что переброска семян желательна в пределах своей популяции, и леса одного лесничества чаще всего ее и представляют; далее возможен обмен семян в группе родственных популяций и нежелателен между популяциями неродственного типа. Это идеальный вариант трансфера семян, и к нему следует стремиться» – полагает М.В. Рогозин (2018). Эта рекомендация сходна с действующим лесосеменным районированием в том, что приоритетом является заготовка семян в пределах лесничества (муниципального района), но отличается от него тем, что Рогозин считает

нежелательной переброску семян на дальние расстояния между сильно различающимися популяциями.

Итак, в России законодательно установлен приоритет перемещения семян в пределах популяции над их переброской из одной популяции в другую. Если внутрипопуляционные искусственные переброски будут происходить намного чаще, чем межпопуляционные искусственные переброски, то будет сохраняться частичная внешняя изоляция, которая свойственна популяциям по определению. Это будет способствовать поддержанию целостности популяции, сохранению её генофонда. Такая ситуация будет возможна при двух условиях: если будет соблюдаться требование Приказа Минприроды № 909 об использовании семян местного происхождения при наличии таковых и если в лесничествах чаще всего не будет нехватки этих семян.

Мурманская область и Карелия полностью находятся в пределах лесосеменного района 1. Следовательно, «северная» и «средняя» группы популяций, сравнение которых проведено в подглаве 5.4, относятся к одному лесосеменному району, несмотря на большие различия в биологических и лесоводственных признаках, а также климатических условиях произрастания.

При выборе места заготовки (закупки) семян для лесовыращивания следует иметь в виду, что в течение XXI в. ожидается резкое потепление климата (<https://cc.voeikovmgo.ru/ru/klimat/izmenenie-klimata-rossii-v-21-veke>).

7. Заключение

Различия между популяциями ели окрестностей Санкт-Петербурга невелики. Результаты настоящего исследования подтверждают сведения П. П. Попова о том, что по этой территории или вблизи неё проходит граница районов распространения популяций фенотипов *Picea europaea-medioxima* (*P. em.*) и *Picea europaea-medioxima-medioxima* (*P. emm.*). Это значит, что популяции ели на этой территории более сходны с елью европейской, чем с елью сибирской.

В пределах северо-запада Европейской России (Мурманская область, Республика Карелия и Ленинградская область) при движении с севера на юг наблюдается тенденция к увеличению большинства абсолютных морфологических параметров шишек ели. В изменчивости формы семенных чешуй и других признаков проявляется таксономическая дифференциация ели. В Мурманской области популяции более сходны с елью сибирской, в Ленинградской – с елью европейской.

Не наблюдается сходства между географической изменчивостью елей, выявленной П. П. Поповым по форме семенных чешуй шишек, и действующим в РФ лесосеменным районированием. На Восточно-Европейской равнине районирование не отражает главную закономерность географической изменчивости ели на этой территории, а именно изменение признаков с юго-запада на северо-восток. Некоторые лесосеменные районы неоднородны: включают популяции, относящиеся к разным фенотипам и даже таксонам.

Необходимо продолжить изучение изменчивости ели.

8. Список литературы

1. Александрова В. Д., Юрковская Т. К. (ред.). Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. – Наука. Ленингр. отд-ние, 1989.
2. Ануфриева Е. С. и др. Урожайность и качество семенного материала ели в потомстве географических культур Ленинградской области //Alexander Egorov, Igor Tchernov. – 2009. – С. 9.
3. Арефьев В.А., Лисовенко Л.А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов. Науч. ред. Л.И.Патрушев; Москва: изд-во ВНИРО, 1995. – 407 с.
4. Беляев Д. Ю. и др. Широкая дифференциация ельников с учетом географического распространения *Picea abies*, *P. obovata* и *P. fennica* на северо-западе европейской части России //Соврем. проблемы и перспективы рационального 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. Волков В. А., Потокина Е. К. Применение методов ландшафтной генетики для уточнения границ ареалов видов ели (*Picea* L.) в зоне интрегрессивной гибридизации //Актуальные вопросы лесного хозяйства. – 2020. – С. 86-88.
7. Гашева Н. А. Структура популяции ели сибирской, определяемая по радикальным признакам в разных эколого-географических условиях Среднего Урала: автореф. дис. – 2004.
8. Головкин В. В. Экологические аспекты аэропалинологии //Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. – 2004. – №. 73. – С. 1-107.
9. Егоров А. А. и др. Продуктивность видов и внутривидовых таксонов *Picea abies*, *P. fennica*, *P. obovata* в географических культурах на Северо-Западе России //Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2011. – №. 8. – С. 59-63.
10. Живайкина Н. В. Формовое разнообразие семенных чешуй ели в пределах евроазиатского ареала рода *Picea* //Лесной вестник/Forestry bulletin. – 2005. – Т. 38. – №. 2. – С. 31-35.
11. Захарова К. В., Сейц К. С. Внутрипопуляционная фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* X *Picea obovata* (*Pinaceae*) в контрастных

- экологических условиях //Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – №. 6. – С. 709-738.
12. 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.
 13. Комаров В.Л. 1934. *Coniferales* — Хвойные // Флора СССР. Т. 1. С. 130–195.
 14. 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.
 15. 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.
 16. Налетов П. А. Географическая изменчивость популяций ели на северо-западе европейской части России //ВКР бакалавра. СПб: 2020. – 33 с.
 17. Налетов П. А., Егоров А. А., Орлова Л. В. Географическая изменчивость популяций ели на северо-западе европейской части России //Леса России: политика, промышленность, наука, образование. – 2020. – С. 202-204.
 18. Николаева М. А., Жигунов А. В. Фенологические и репродуктивные особенности ели в географических культурах Ленинградской области //Лесоведение. – 2012. – №. 2. – С. 35-46.
 19. Николаева М. А., Гузюк М. Е. Изучение и роль географических культур сосны и ели в Ленинградской области //Леса России: политика, промышленность, наука, образование. – 2016. – С. 64-66.
 20. Николаева М. А. и др. Испытание климатипов основных лесообразующих пород – основа лесосеменного районирования в России //Леса России: политика, промышленность, наука, образование. – 2019. – С. 148 – 151.
 21. 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.
 22. Орлова Л. В., Глазкова Е. А. Обзор дикорастущих хвойных российских островов Финского залива //Turczaninowia. – 2018. – Т. 21. – №. 2. – С. 228-256.
 23. Попов П. П. Ель европейская и сибирская. – Наука, 2005

24. Попов П. П. Формовая структура и географическая дифференциация популяций ели на северо-западе России //Экология. – 2010. – №. 5. – С. 336-343.
25. Попов П. П. Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской //Лесоведение. – 2011. – №. 5. – С. 54-60.
26. Попов П. П. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Picea abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) / П. П. Попов // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 6. – С. 729-734.
27. Попов П. П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) на Востоке Европы / П. П. Попов // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. – № 11. – С. 1384-1402. – EDN REUTZJ.
28. Попов П. П. Структура и географическая дифференциация популяций ели в Предуралье //Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2016. – №. 5 (61).
29. Попов П. П. Географическая дифференциация и относительное положение популяций ели на востоке Европы и в Сибири //Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. – 2017. – С. 323-326.
30. Попов П.П. Структура и разнообразие популяций елей европейской и сибирской по фенотипам / П. П. Попов // Экология. – 2017. – № 5. – С. 325-330. – DOI 10.7868/S0367059717050018.
31. Попов П. П., Казанцева М. Н., Арефьев С. П. Фенотипическая структура популяций ели на Европейском Севере России //Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2021. – №. 2 (380).
32. 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.
33. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. – Наука, 1975.
34. Проказин Е. П. и др. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР //М.: Лесн. пром-сть. – 1982.
35. Раменский Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – Государственное Изд. Сельскохозяйственной Литературы, 1956.
36. Рогозин М. В. Лесная селекция: учебное пособие. – М.: Издательский дом Академии Естествознания, 2018. – 298 с.

37. 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.
38. Русская плита // Большая российская энциклопедия. Электронная версия (2017); <https://bigenc.ru/geology/text/3521220> Дата обращения: 13.05.2022
39. 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.
40. Тараканов В. В. и др. Лесная селекция в России: достижения, проблемы, приоритеты (обзор) //Лесохозяйственная информация. – 2021. – №. 1.
41. Точенов В. В. и др. Атлас СССР //М.: ГУГК, 1983. – 260 с.
42. Хаин В. Е. Балтийский щит // Большая российская энциклопедия. Электронная версия (2016); <https://bigenc.ru/geology/text/1847955> Дата обращения: 13.05.2022
43. Хаин В. Е. Геологическое строение // Большая российская энциклопедия. Электронная версия (2019); <https://bigenc.ru/geology/text/5553540> Дата обращения: 13.05.2022
44. Лесной план Ленинградской области на 2019 – 2028 годы (утвержден Постановлением Губернатора Ленинградской области от 25.12.2018 № 75-пг).
45. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 09.11.2020 № 909 «Об утверждении Порядка использования районированных семян лесных растений основных лесных древесных пород».
46. Приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 08.10.2015 № 353 «Об установлении лесосеменного районирования» (с изм. на 28.03.2016) (<https://docs.cntd.ru/document/420309175>)
47. Lagercrantz U., Ryman N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation //Evolution. – 1990. – Т. 44. – №. 1. – С. 38-53.
48. Tsuda Y. et al. The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? //Molecular Ecology. – 2016. – Т. 25. – №. 12. – С. 2773-2789.
49. <https://www.activestudy.info/vidy-rasy-i-kompleksy-ras-u-rastenij>
50. <http://altaiflora.asu.ru/ru>
51. <https://cc.voeikovmgo.ru/ru/klimat/izmenenie-klimata-rossii-v-21-veke>

52. www.derev-grad.ru
53. <http://ecosystema.ru/08nature/trees/25.htm>
54. <http://forest.geoman.ru> (Первоисточник: Лесная энциклопедия: В 2-х т./Гл.ред. Воробьев Г.И.; ред.кол.: Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н. и др. - М.: Сов. энциклопедия, 1985. – 563 с., ил.)
55. <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/26063.htm>
56. <https://stroy-podskazka.ru/el/kak-cvetet>
57. <http://vniilm.ru>
58. <https://ru.wikipedia.org>
59. https://wwf.ru/upload/iblock/bd4/wwf_forest_ot_net.pdf