

УДК 630:582.475.2(470.11)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОДА *PICEA* НА ТЕРРИТОРИИ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

¹Торбик Д.Н., ²Власова М.М., ²Амосова И.Б.

¹Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Архангельской области», Архангельск, e-mail: dn.torbik@mail.ru;

²Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, Архангельск

Цель исследования – изучение вопроса видового разнообразия рода *Picea* на территории Архангельской области. В статье проведен сравнительный анализ макроконстробиллов (женских шишек) ели, собранных в 8 районах Архангельской области, на предмет их видовой принадлежности. Основные признаки, идентифицирующие *Picea abies*, *Picea obovata* и *Picea x fennica*, определены в результате анализа доступных литературных источников. Растительный материал (шишки) отбирался в разных районах области в ельниках зеленомошного типа, как наиболее распространённого типа леса исследуемой территории. Проанализированы морфометрические параметры шишки (соотношение длины и ширины), форма семенных чешуй, их размеры и количество. Для проведения статистического анализа использовалась прикладная компьютерная программа для обработки данных SPSS Statistics. Результаты исследования показали, что распределение условных групп видов в исследуемых выборках не однородное. В каждой выборке обнаружены шишки с признаками ели гибридной. Наибольший процент *Picea x fennica* зафиксирован в Вельском, Шенкурском, Котласском и Лешуконском районах. Наибольший процент образцов, которые имели признаки, близкие к *Picea obovata*, наблюдается в выборках с юго-востока области (Ленский, Красноборский районы). С продвижением на северо-запад доля *Picea obovata* в выборках заметно снижается, но возрастает участие *Picea abies*. Так, в Шенкурском районе не обнаружено шишек видовой группы *obovata*, а участие *Picea abies* в формировании выборки составило 26,7%. В Онежском районе нами зафиксировано максимальное число образцов с признаками *Picea abies* – 62,6%. Полученные данные не противоречат имеющимся в литературе данным.

Ключевые слова: видовое разнообразие, ель, интрогрессивная гибридизация, *Picea x fennica*, *Picea obovata*, *Picea abies*

SPECIES DIVERSITY OF THE GENUS *PICEA* IN THE ARKHANGELSK REGION

¹Torbik D.N., ²Vlasova M.M., ²Amosova I.B.

¹Branch of the FBU «Russian Centre of Forest Health» – «CFH of the Arkhangelsk region», Arkhangelsk, e-mail: dn.torbik@mail.ru;

²Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Arkhangelsk

The purpose of the study is to study the issue of species diversity the genus *Picea* in the Arkhangelsk region. The article presents a comparative analysis of macroconstrobils (female cones) of spruce collected in 8 districts of the Arkhangelsk region for their species. The main features identifying *Picea abies*, *Picea obovata*, and *Picea x fennica* were determined by analyzing available literature sources. Plant material (cones) was selected in different regions of the region in spruce forests of the green moss type, as the most common type of forest in the study area. The morphometric parameters of the cone (the ratio of length and width), the shape of seed scales, their size and number are analyzed. The statistical analysis was performed using an applied computer program for data processing SPSS Statistics. The results of the study showed that the distribution of conditional groups of species in the studied samples is not uniform. In each sample, cones with signs of hybrid spruce were found. The largest percentage of *Picea x fennica* was recorded in the Velsky, Shenkursky, Kotlassky and Leshukonsky districts. The largest percentage of samples that had characters close to *Picea obovata* is observed in samples from the southeast of the region (Lensky, Krasnoborsky districts). Moving to the northwest, the proportion of *Picea obovata* in the samples noticeably decreases, but the proportion of *Picea abies* increases. Thus, no cones of the *obovata* species group were found in the Shenkurskiy district, and the participation of *Picea abies* in the formation of the sample was 26,7%. In the Onega region, we recorded the maximum number of samples with *Picea abies* characters – 62, 6%. The data obtained do not contradict the data available in the literature.

Keywords: species diversity, spruce, introgressive hybridization, *Picea x fennica*, *Picea obovata*, *Picea abies*

Вопрос видового разнообразия рода *Picea* привлекает внимание исследователей уже давно. До сих пор ученые не пришли к единому мнению в вопросе самостоятельности *Picea x fennica* (Regel) Ком как вида. Изучение рода *Picea* в зоне интрогрессивной гибридизации на всех уровнях видового разнообразия поможет дать четкую картину о процессах, происходящих внутри популяций, и спрогнозировать дальнейшие пути их развития.

Лесистость Архангельской области без учёта безлесных арктических островов Белого моря, Северного Ледового океана и Новой Земли составляет 72,3%. На долю хвойных насаждений приходится 76,1% лесного фонда, из которых более 64,8% – ель [1].

Таксономическое положение рода *Picea* в Архангельской области до конца не определено. С XIX века считалось, что частью границы ареалов *P. abies* (L.) Karst. и *P. ob-*

ovata Ledeb. является Северная Двина. Позже было отмечено, что по обе стороны Северной Двины широко распространены гибридные популяции указанных видов ели [2; 3]. На сегодняшний день большинство ученых [4–6] придерживается теории интрогрессивной гибридизации, предложенной Бобровым Е.Г. (1978) [7], согласно которой Архангельская область является территорией, где происходит процесс гибридизации между *P. abies* и *P. obovata*, поэтому подавляющее большинство особей являются гибридными формами.

Цель наших исследований – изучение вопроса видового разнообразия рода *Picea* на территории Архангельской области.

Материалы и методы исследования

При помощи сайта *Plant List.com* [8] изучены списки утвержденных на настоящий

момент названий видов рода *Picea*. Выявлены основные виды елей на территории России и Архангельской области [9; 10]. Для поиска идентификационных признаков видов рода *Picea* был проведен анализ различных определителей растений и работ по теме исследования [11–13].

Изучение растительного материала произведено с использованием общепринятых в ботанике методик на 8 выборках женских шишек из разных районов Архангельской области (по 4 выборки с каждой стороны р. Северная Двина) (рис. 1).

Для каждой шишки по основным морфологическим признакам определяли длину и ширину, подсчитывали число семенных чешуй, фиксировали размеры с пяти чешуек из средней части макроконстрибила, обращая внимание на форму нижнего края.

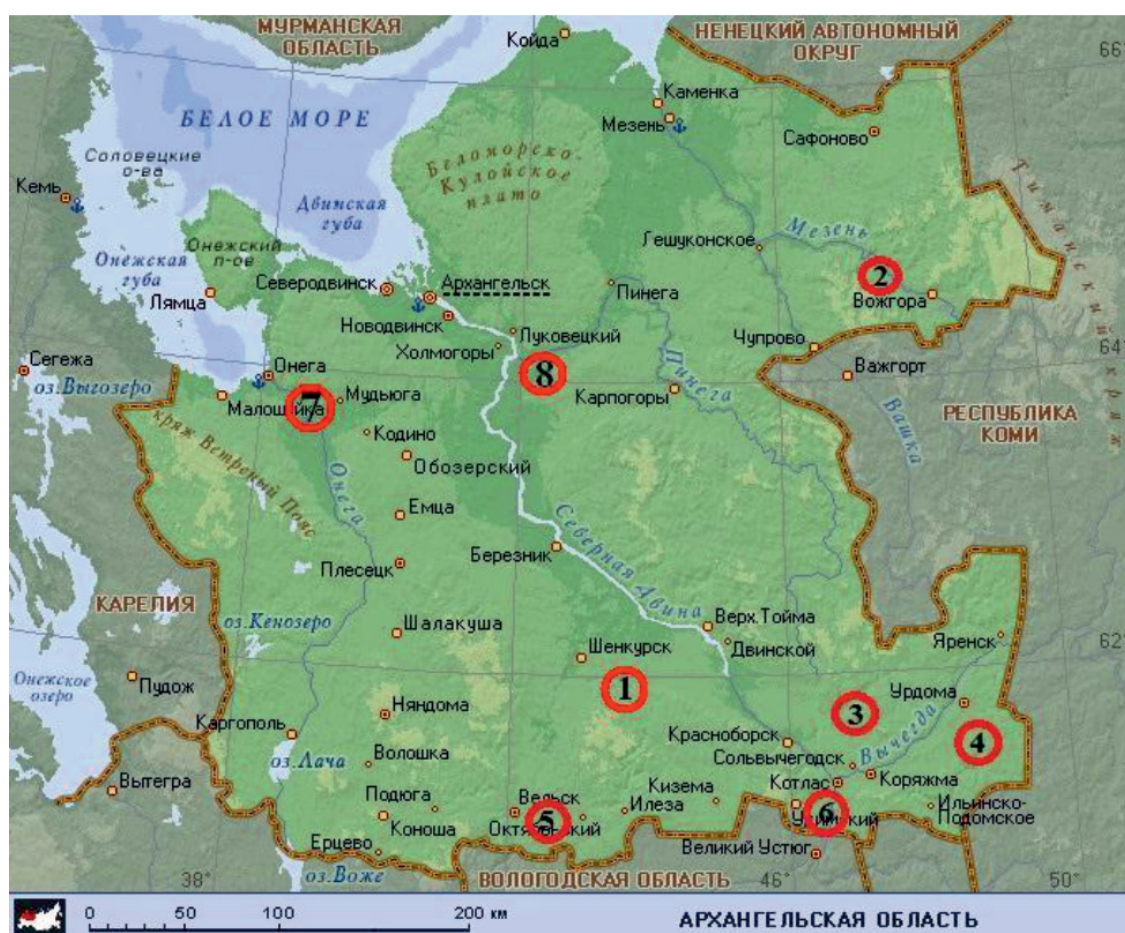


Рис. 1. Точки сбора образцов шишек рода *Picea* на территории Архангельской области (1 – Шенкурский р-н; 2 – Лешуконский р-н; 3 – Красноборский р-н; 4 – Ленский р-н; 5 – Вельский р-н; 6 – Котласский р-н; 7 – Онежский р-н; 8 – Холмогорский р-н)

**Результаты исследования
и их обсуждение**

Собранные образцы изучались на предмет видовой принадлежности согласно табл. 1. Все образцы в 8 выборках были условно разделены на три группы:

1 – *Picea abies*, сюда попали образцы шишек с ярко выраженными признаками *Picea abies*;

2 – *Picea obovata*, к этой группе отнесли те шишки, которые имеют признаки, близкие, по данным определителей, к *Picea obovata*;

3 – *Picea x fennica*, в этой группе оказались те образцы, видовую принадлежность

которых было сложно определить, так как они имеют признаки как *P. abies*, так и *P. obovata*.

Распределение *Picea abies*, *P. obovata*, и *P. x fennica* в исследуемых выборках отражено в табл. 2.

В результате подавляющее большинство шишек, собранных на территории Вельского района, имеет признаки *Picea x fennica* (73,3%). Число шишек с признаками *Picea abies* наблюдалось почти в 10 раз меньше – 6,67%. Данный регион, по работам Правдина (1975) [2] и Боброва (1978) [7], находится в центре зоны интрогрессивной гибридизации, это объясняет большой процент гибридных особей в выборке.

Таблица 1

Сравнительный анализ диагностических и морфометрических признаков видов рода *Picea*

Признак	<i>Picea abies</i> (L.) Н. Karst.	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	<i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom.
Диагностические признаки генеративных структур – литературные данные			
Макрокон-стробилы	Молодые шишки на концах двухлетних побегов удлинённо-цилиндрические, ярко-красные, позднее становятся зелеными, а перед созреванием бурют. Зрелые – висючие 10–16 см длиной и 3–4 см шириной, чешуи их обратнойяцевидные, выпуклые, по краю волнистые или выгрызено-зубчатые [9; 10]	Молодые шишки, одиночные, овально-цилиндрические, 13–20 мм. Зрелые шишки бурые, продолговато-яйцевидные или яйцевидно-цилиндрические, висючие, длиной 5–8 см, чешуи их 11–15 мм длиной и шириной, почти почковидные, с широко-клиновидным основанием и полого-закругленным, почти цельнокрайним верхним краем, по внутренней свободной от семян поверхности усажены короткими волосками [9]	Шишки длиной 6–10 см, шириной 3,5–4,5 см, обратно-яйцевидно-цилиндрические или обратнойяцевидные, с варьирующей формой основания шишки. Семенные чешуи 13–23 мм длиной и 13–22 мм шириной, обратнойяцевидные или широко-обратнойяцевидные. Кроющие чешуи 4,8–8 мм длиной, шириной 1,77–3 мм, треугольные, ромбические или широко-ланцетные с опушенными чешуями верхушечных почек [11]
Семена	Семена яйцевидные, острые, тёмно-бурые, 4 мм длиной, крыло их жёлто-красное, в 3 раза длиннее их [9]	Семена 4 мм длиной, косо-обратнойяцевидные. Крыло 1–1,5 см длиной, 4–5 мм шириной [9]	Семена мельче, чем у <i>P. abies</i> , и дают медленно растущие, но очень выносливые сеянцы [7; 11]

Таблица 2

Распределение *Picea abies*, *P. obovata* и *P. x fennica* в исследуемых выборках

Выборка/Вид	Количество шишек, %		
	<i>Picea abies</i>	<i>Picea obovate</i>	<i>Picea x fennica</i>
Вельская	6,67	13,3	73,3
Шенкурская	26,7	0,0	73,3
Котласская	20,0	33,3	46,7
Ленская	33,3	40,0	26,7
Красноборская	13,4	53,3	33,3
Лешуконская	20,0	26,7	53,3
Холмогорская	0,0	46,7	53,3
Онежская	63,6	9,1	27,3

В выборке Шенкурского района были выделены две группы: *P. abies* и *P. x fennica*. Образцов ели сибирской в данной выборке обнаружено не было. Большую часть выборки составляют шишки ели гибридной (73,3%). Образцов ели европейской в Шенкурском районе в 2 раза меньше – 26,7%. Отсутствие ели сибирской в выборке Шенкурского района может быть теоретически обосновано интрогрессивной гибридизацией, а также особенностью отбора проб. Иначе говоря, в обхват территории, где проводился отбор проб, не попали особи *Picea obovata*. Однако часть гибридных образцов шишек имеют форму семенных чешуй, близкую к *P. obovata*.

В результате изучения видового разнообразия в Котласском районе выделены группы образцов с признаками всех трёх групп (*Picea abies*, *P. obovata* и *P. x fennica*). Больше всего в данной выборке присутствовали шишки с признаками ели гибридной – 46,7%, в два раза меньше было выявлено шишек с признаками ели европейской – 20%, оставшиеся 33,3% пришлось на экземпляры с признаками ели сибирской. Образцы, которые нами были идентифицированы как гибридные, имели форму семенных чешуй, близкую к *Picea obovata*, но с вытянутым зубчатым краем.

В выборке Ленского района преобладает ель с признаками *Picea obovate* (40%). Ярко выраженные признаки *Picea abies* имели 33,3% шишек. Число гибридных форм было немногим меньше – 26,7%. Образцы шишек, которые были отнесены к группе *Picea x fennica*, имели форму семенных чешуй, близкую к *Picea obovate*.

Красноборские образцы, как и в выборке Ленского района, в половине случаев имели признаки *Picea obovata* – 53,3%. Шишек с признаками *Picea x fennica* выявлено 33,3%. Так как по территории данного района проходит граница зоны интрогрессивной гибридизации и с востока, согласно историческим сводкам, двигалась ель сибирская, большой процент образцов, по морфологическим признакам близких к ели сибирской, в выборке вполне вероятен. Гибридная форма шишек в данной выборке по морфологическим признакам также близка к ели сибирской.

По результатам исследований, на долю образцов с признаками *Picea abies* в Лешуконском районе приходится 20%, на долю *Picea obovate* – 26,7%. Процент особей с признаками как ели сибирской (в большей степени), так и европейской, которые составили группу *Picea x fennica* в данной выборке – 53,3%.

В выборке Холмогорского района не выявлено образцов с признаками ели европейской. Больше половины образцов были идентифицированы как *P. x fennica* – 53,3%, так как край семенной чешуи был зубчатый, а размер этих шишек, по данным определителей, соизмерим с размерами шишек ели сибирской, процент которой в выборке составил 46,7%.

После изучения шишек выборки из Онежского района на предмет видовой принадлежности оказалось, что почти 64% имеют ярко выраженные морфологические признаки *P. abies*. В то время как доля ели сибирской составила 9%. Процент гибридных особей составил 27,3%. Онежский район расположен на западе от Северной Двины, которая является условной границей соприкосновения ели европейской и сибирской, в связи с этим вполне вероятно большее число особей ели европейской на данной территории.

В целом по полученным данным, почти половина изученных нами шишек имеют признаки *Picea x fennica*. Так, в четырех выборках доля гибридных форм больше половины, а в остальных составляет около 1/3. В трех выборках высокую долю имеют образцы *Picea obovate*, в среднем на них приходится 30%. Женские шишки с признаками *Picea abies* доминируют только в одной выборке, а в остальных занимают менее 1/3. На долю этого вида приходится 21% всех изученных образцов шишек (рис. 2).

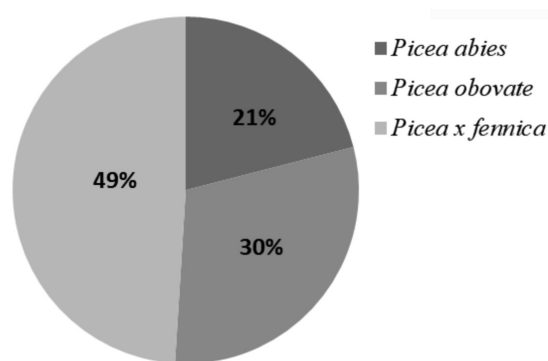


Рис. 2. Общее распределение исследованных образцов по группам *Picea*

Для проведения статистического анализа мы воспользовались прикладной компьютерной программой для статистической обработки данных SPSS Statistics. Полученные показатели рассматривали и анализировали в отдельности для каждого вида по средним данным морфометрических признаков (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительный анализ диагностических признаков по морфометрическим параметрам

Признак	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	<i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom.
Длина шишек, см	8,973 ± 0,569	7,220 ± 0,232	8,08 ± 0,185
Ширина шишек, см	4,000 ± 0,131	3,387 ± 0,132	2,91 ± 0,643
Количество семенных чешуй, шт.	108,2 ± 7,008	111,3 ± 2,909	127,3 ± 4,160
Длина семенной чешуи, мм	18,13 ± 0,232	16,33 ± 0,284	17,05 ± 0,158
Ширина семенной чешуи, мм	14,95 ± 0,136	14,08 ± 0,181	14,11 ± 0,198

По результатам измерений морфологических показателей шишек, отнесённых к разным видам рода *Picea* согласно табл. 1, было установлено, что образцы *Picea x fennica* отличаются от *Picea abies* и *Picea obovata* по всем исследуемым параметрам. Средняя длина шишек, семенных чешуй и ширина семенных чешуи изученных образцов составляют 8,08 см, 17,05 мм и 14,11 мм соответственно и представляют собой средние значения между соответствующим показателями *Picea abies* и *Picea obovata*. Ширина шишек составляет 2,9 см – минимальное значение, а количество семенных чешуй (127,3 шт.) – наибольшее значение для сравниваемых показателей. Полученные показатели согласуются с литературными данными по морфометрическим параметрам шишек различных видов рода *Picea*, представленными в табл. 1.

Заключение

Распределение условных групп видов в исследуемых выборках было не однородное. В каждой выборке обнаружены шишки с признаками ели гибридной. Наибольший процент образцов, которые имели признаки, близкие к *Picea obovata*, наблюдается в выборках с юго-востока области (Ленский, Красноборский районы). С продвижением на северо-запад доля *Picea obovata* в выборках заметно снижается, но возрастает участие *Picea abies*. В Онежском районе зафиксировано максимальное число образцов с признаками *Picea abies* – 62,6%. Результаты нашей работы в целом подтверждают мнения различных исследователей о распространении *Picea abies*, *Picea obovata* и *Picea x fennica* на Северо-Западе России [6; 7; 10].

Список литературы / References

1. Лесной план Архангельской области, 2018. [Электронный ресурс]. URL: <https://portal.dvinaland.ru/upload/iblock/36f/Lesnoj%20plan%20Arhangelskoj%20oblasti%202019-2028.pdf> (дата обращения: 28.11.2020).

Forest plan of the Arkhangelsk region, 2018. [Electronic resource]. URL: <https://portal.dvinaland.ru/upload/iblock/36f/Lesnoj%20plan%20Arhangelskoj%20oblasti%202019-2028.pdf> (date of access: 28.11.2020) (in Russian).

2. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.

Pravdin L.F. European Spruce and Siberian spruce in the USSR. M.: Nauka, 1975. 176 p. (in Russian).

3. Попов П.П. Формовая структура и географическая дифференциация популяций ели на северо-западе России // Экология. 2010. № 5. С. 336–343.

Popov P.P. Form structure and geographical differentiation of spruce populations in the North-West of Russia // Ekologiya. 2010. No. 5. P. 336–343 (in Russian).

4. Егоров А.А., Бурцев Д.С., Орлова Л.В., Николаева М.А. Продуктивность видов и внутривидовых таксонов *Picea abies*, *P. fennica*, *P. obovata* в географических культурах на Северо-Западе России // Уч. записки Петрозаводского гос. ун-та. 2011. Т. 121. № 8. С. 59–64.

Egorov A.A., Burtsev D.S., Orlova L.V., Nikolaeva M.A. Productivity of species and intraspecific taxa *Picea abies*, *P. fennica*, *P. obovata* in geographical cultures in the North-West of Russia // Uch. zapiski Petrozavodskogo gos. un-ta. 2011. Vol. 121. No. 8. P. 59–64 (in Russian).

5. Ильинов А.А., Раевский Б.В., Рудковская О.А., Топчиева Л.В. Сравнительная оценка фенотипического и генетического разнообразия северотаежных малонарушенных популяций ели финской (*Picea x fennica*) // Тр. Карельского науч. центра РАН. 2011. Т. 1. С. 37–47.

Ilyin A.A., Raevsky B.V., Rudkovskaja O.A., Topchieva L.V. Comparative assessment of the phenotypic and genetic diversity of Northern taiga intact populations of Finnish spruce (*Picea x fennica*) // Tr. Karel'skogo nauch. tsentra RAN. 2011. Vol. 1. P. 37–47 (in Russian).

6. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208–2014.

Tarkhanov S.N. Population variability of Finnish spruce in the form of seed scales in the North of the Arkhangelsk region // Lesovedeniye. 2019. No. 3. P. 208–2014 (in Russian).

7. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 64 с.

Bobrov E.G. forest-Forming conifers of the USSR. L., 1978. 64 p. (in Russian).

8. The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (англ.), 2013. [Electronic resource]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (date of access: 21.11.2020).

9. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. I Семейства Polypodiaceae – Gramineae / Под. ред. А.И. Толмачева. Л.: Наука, 1974. 275 с.

Flora of the north-east of the European part of the USSR. T. I of the Family Polypodiaceae – Gramineae / Pod. red. A.I. Tolmacheva. L.: Nauka, 1974. 275 p. (in Russian).

10. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней

России. Том 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. 528 с.

Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. Illustrated determinant of plants in Central Russia. Volume 1. Ferns, horsetails, plaunae, gymnosperms, angiosperms (monocotyledons). M., 2002. 528 p. (in Russian).

11. Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 2010. Т. 42. С. 5–23.

Orlova L.V., Egorov A.A. On the systematics and geographical distribution of Finnish spruce (*Picea fennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*. SPb.:

Botanicheskiy institut im. V.L. Komarova RAN. 2010. Vol. 42. P. 5–23 (in Russian).

12. Синицын Е.М. Определитель голосеменных древесных растений: учебное пособие. СПб.: Лань, 2019. 184 с.

Sinitsyn E.M. Determinant of gymnosperms of woody plants: textbook. SPb.: Lan', 2019. 184 p. (in Russian).

13. Попов П.П. Соотношение показателей длины шишек и формы семенных чешуй в популяциях *Picea abies* и *P. obovata* (*Pinaceae*) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 6. С. 729–734.

Popov P.P. Ratio of indicators of the length of cones and the shape of seed scales in populations of *Picea abies* and *P. obovata* (*Pinaceae*) // *Botanicheskiy zhurnal*. 2012. Vol. 97. No. 6. P. 729–734 (in Russian).