

ВЛИЯНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ФАКТОРА НА СТЕПЕНЬ ИНТРОГРЕССИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**А. В. Смирнов, Р. С. Хамитов**

Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н. В. Верещагина
Российская Федерация, г. Вологда, с. Молочное, ул. Шмидта, 2
E-mail: r.s.khamitov@mail.ru

Выявление влияния географического фактора на интрогрессивную гибридизацию популяций ели необходимо для организации лесного семеноводства на генетико-селекционной основе. В работе приведены результаты комплексной оценки степени гибридизации елей европейской и сибирской в популяциях центральной части Вологодской области. В качестве маркеров использовали признаки изменчивости строения шишек, предложенные И. А. Корневым (2008). Исследованиями показано наличие существенных отличий морфометрических параметров шишек в популяциях рассматриваемой части ареала, а также по уровню их вариации. Среди исследуемых популяций по признакам качественной изменчивости (угол заостренности семенных чешуй, форма недоразвитых чешуй, форма бокового края семенных чешуй, тип окончания семенных чешуй) максимальный средний балл, определяемый по методике И. А. Корнева отмечен у вологодской популяции. Комплексная балльная оценка морфометрических параметров шишек позволила выявить значительные отличия по степени гибридизации между исследуемыми популяциями. В целом подтверждены принципиальные положения интрогрессии популяций у ели в пределах севера Восточно-Европейской равнины. Наиболее выражено увеличение влияния ели сибирской с продвижением с запада на восток по линии Харовск – Сямжа – Тотма. Результаты исследований указывают, что степень интрогрессивной гибридизации обусловлена и орографическим фактором. На степень интрогрессивной гибридизации оказывает влияние приуроченность тотемской популяции к берегам реки Сухоны. В работе сделано заключение, что степень гибридизации популяций елей европейской и сибирской связана с их географическим положением. Этот фактор следует учитывать при осуществлении селекционной работы. При отборе рекомендуется отдавать предпочтение особям доминирующих гибридных форм.

Ключевые слова: ель европейская, ель сибирская, популяция, интрогрессивная гибридизация, селекция.

Conifers of the boreal area. 2023, Vol. XLI, No. 3, P. 238–242

THE INFLUENCE OF THE GEOGRAPHICAL FACTOR ON THE DEGREE OF INTROGRESSIVE HYBRIDIZATION OF SPRUCE POPULATIONS IN THE CENTRAL PART OF THE VOLOGDA OBLAST**A. V. Smirnov, R. S. Khamitov**

Vologda State Dairy Farming Academy named after N. V. Vereshchagin
2, Schmidt str., Molochnoye village, Vologda, Russian Federation
E-mail: r.s.khamitov@mail.ru

The identification of the influence of the geographical factor on the introgressive hybridization of spruce populations is necessary for the organization of forest seed production on a genetic-breeding basis. The paper presents the results of a comprehensive assessment of the degree of hybridization of European and Siberian spruce in the populations of the central part of the Vologda Oblast. The signs of the variability of the structure of cones proposed by I. A. Korenev (2008) were used as markers. Studies have shown the presence of significant differences in the morphometric parameters of cones in the populations of the considered part of the area, as well as in the level of their variation. Among the studied populations according to the signs of qualitative variability (the angle of sharpness of seed scales, the shape of underdeveloped scales, the shape of the lateral edge of seed scales, the type of termination of seed scales) the maximum average score determined by the method of I. A. Korenev was noted in the Vologda population. A comprehensive score assessment of the morphometric parameters of the cones revealed significant differences in the degree of hybrid between the studied populations. In general, the principal points of introgression of spruce populations within the north of the East European Plain have been confirmed. The increase in the influence of Siberian spruce is most pronounced as it moves from west to east along the line Kharovsk – Syamzha – Totma. The research results indicate that the degree of introgressive hybridization is also conditioned by the orographic factor. The degree of introgressive hybridization is influenced by the confinement of the Totma population to the banks of the Sukhona river. The article concludes that the degree of hybridization of European and Siberian spruce populations is connected with their geographical location. This factor should be taken into account when carrying out breeding work. When selecting, it is recommended to give preference to individuals of the dominant hybrid forms.

Keywords: European spruce, Siberian spruce, population, introgressive hybridization, breeding.

ВВЕДЕНИЕ

На обширной территории Севера европейской части России популяции ели имеют сложный формовой состав, представленный сочетанием особей ели европейской и ели сибирской с различной степенью их гибридизации [1; 2; 3; 4; 9]. Согласно предположения Д. Е. Румянцева степень гибридизации естественных популяций обусловлена антропогенным фактором. По мнению исследователя, на этих территориях первоначально господствовала ель сибирская. Однако, подсечно-паловая форма земледелия способствовала изменению генетической структуры популяций [4]. Наиболее активно при такой форме земледелия использовались земли вблизи крупных рек, вдоль которых осуществлялось освоение новых территорий.

Степень гибридизации в ареале обоих видов обусловлена географически. В различных районах общего ареала ели европейской и ели сибирской наблюдается сильная изменчивость по наружному краю семенной чешуи. Первостепенное значение при изучении морфологической изменчивости европейской и сибирской елей имеют такие показатели как морфология и размеры шишек, а также форма семенных чешуй [1; 5; 6; 7]. Такая вариабельность, равно как и длина шишек обусловлена межвидовой гибридизацией елей европейской и сибирской. Так, Л. Ф. Правдин отмечает, что длина шишек ели в пределах ее непрерывного ареала постепенно уменьшается с запада на восток [1].

Исследования популяционно-генетической структуры ели необходимо, в первую очередь, для теоретического обоснования селекционных работ, направленных на сохранение, улучшение и воспроизводство генетического потенциала этого ценного лесообразователя [10; 11]. Исследования климатипов ели в России показали различную интенсивность их роста и устойчивость к неблагоприятным условиям среды. Весьма вероятно, что форма семенной чешуи имеет и адаптивное значение. Это обусловлено тем, что длина семенных чешуй оказывает влияние на сроки выпадения семян из шишек. У ели сибирской, для которой характерны шишки с округлыми семенными чешуями, более короткими по своей длине, выпадение семян происходит обычно раньше в октябре – ноябре (до установления устойчивого снежного покрова). Напротив, ели европейской свойственно более позд-

нее выпадение семян, вследствие несколько большей длины семенных чешуек. Выпадая из таких шишек, семена в феврале-марте оказываются на поверхности снежного наста, по которому они разносятся на значительное расстояние [4]. Вместе с этим, гибридной ели с преобладанием признаков ели европейской свойственна меньшая энергия прорастания, всхожесть, масса 1000 штук семян и большее содержание пустых семян [7]. Использование сведений о степени интрогрессивной гибридизации весьма полезно для организации лесного семеноводства на генетико-селекционной основе даже на региональном уровне. В этой связи актуально выявление влияния географического фактора на интрогрессивную гибридизацию.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследованиями были охвачены вологодская, грязовецкая, сокольская, сямженская, тотемская и харовская популяции, произрастающие в насаждениях соответствующих районов Вологодской области (рис. 1).

Обследование популяций осуществлялось путем отбора образцов шишек маршрутным методом. Общая протяженность каждого маршрута составляла около 10 км. Примерно через каждые 100 м, при наличии ели на маршрутном пути, с земли собирали по 15 шишек. При этом отмечали тип леса исследуемого насаждения. В лабораторных условиях штангенциркулем измеряли длину и ширину шишек в закрытом состоянии сразу же после сбора.

Для комплексной оценки степени гибридизации елей европейской и сибирской была использована методика Л. Ф. Правдина (1975) [1] по признакам предложенным И. А. Корневым [8]. Шишки разрушали для отделения семенных чешуй (по 11 шт. из каждой) в проксимальной части шишки. У каждой исследуемой чешуйки штангенциркулем измеряли длину, ширину и длину наружного конца чешуи. По заранее изготовленным шаблонам определяли угол заострения семенной чешуи. Форму наружного окончания семенной чешуи, форму бокового края чешуек и тип окончания семенной чешуи оценивали в баллах. Из дистальной части шишки извлекали недоразвитую стерильную чешуйку для определения ее формы. Для каждой шишки определяли среднюю выраженность признака в баллах как среднеарифметическое значение.



Рис. 1. Географическое расположение популяций ели в центральной части Вологодской области: 1 – вологодская; 2 – грязовецкая; 3 – сокольская; 4 – сямженская; 5 – тотемская; 6 – харовская

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Между исследуемыми популяциями выражены существенные отличия по ряду показателей морфометрических признаков шишек (табл. 1).

Наибольшая длина шишек отмечается в вологодской популяции ($93,7 \pm 1,0$ мм), а наименьшая в грязовецкой ($79,7 \pm 0,7$ мм). Различие по этому показателю достоверно на 5% уровне значимости ($t_{\phi} > t_{05}$). При этом отличие по диаметру шишек между данными популяциями отсутствует. Наибольший диаметр шишек в сокольской популяции ($28,0 \pm 0,2$ мм), а наименьший сямженской ($22,6 \pm 0,2$ мм). Достоверность различий между данными популяциями существенна на 5% уровне значимости ($t_{\phi} > t_{05}$). Наибольшая длина семенных чешуй в тотемской популяции ($21,0 \pm 0,2$ мм), а наименьшая в сокольской ($21,0 \pm 0,2$ мм). Для вологодской популяции также характерно образование шишек с самой большой шириной семенных чешуй ($17,0 \pm 0,2$ мм). При этом для грязовецкой, где отмечалась малая длина шишек, ширина семенных чешуй также минимальна ($12,9 \pm 0,1$ мм). Существенность различий доказана при уровне доверительной вероятности 0,95 ($t_{\phi} > t_{05}$). Максимальная длина наружных окончаний семенных чешуй шишек характерна для сокольской популяции ($7,4 \pm 0,1$ мм), а минимальная для сямженской ($4,3 \pm 0,1$ мм). Различие по этому показателю достоверно на 5 % уровне значимости ($t_{\phi} > t_{05}$).

Выраженные отличия отмечены также и по уровню вариации биометрических параметров шишек (табл. 2).

Длина шишек во всех рассматриваемых популяциях варьирует в свойственных для данного параметра пределах на низком (сокольская и тотемская популяции) и среднем уровне по шкале Мамаева (1973).

Наиболее выражена флуктуация этого признака в грязовецкой популяции ($C = 17,0$ %). Для сокольской и тотемской популяций также свойственна низкая изменчивость диаметра шишек ($C = 11,9$ %; 11,8 % соответственно). В наибольшей степени (на среднем уровне) варьирует этот показатель в вологодской популяции ($C = 17,6$ %). Длина семенных чешуй флуктуирует в аналогичной степени.

На низком уровне, как и у рассмотренных выше биометрических признаков, изменчивость длины семенных чешуй у в ельниках Сокольского ($C = 10,8$ %) и Тотемского районов ($C = 9,9$ %). Варьирование ширины семенной чешуи у различных популяций от низкого (тотемская) до высокого уровня (вологодская). Длина наружных окончаний семенных чешуй по своей изменчивости внутри популяций отличается от других показателей. Вариация этого признака, выраженная как на низком, так и на высоком уровне максимальна в харовской популяции.

Вместе с этим линейные биометрические параметры шишек не дают возможности дать полную оценку степени гибридизации. Характер изменчивости ряда признаков можно оценить по средней балльной оценке (табл. 3).

Ряд важных признаков шишек, позволяющих дать комплексную оценку степени гибридизации, не имеет характера выраженной клинальной изменчивости и определяется лишь системой балльной оценки. Среди исследуемых популяций, как правило по этим признакам (угол заостренности семенных чешуй, форма недоразвитых чешуй, форма бокового края семенных чешуй, тип окончания семенных чешуй) максимальный средний балл у вологодской популяции. Наиболее высокую оценку по форме наружного конца семенных чешуй имеют шишки из харовской популяции.

Таблица 1
Биометрические показатели шишек

Популяция	Показатели морфометрических признаков, мм				
	длина шишек	диаметр шишек	длина семенных чешуй	ширина семенных чешуй	длина наружных окончаний семенных чешуй
Вологодская	$93,7 \pm 1,0$	$23,4 \pm 0,2$	$19,1 \pm 0,2$	$17,0 \pm 0,2$	$6,2 \pm 0,1$
Грязовецкая	$79,7 \pm 0,7$	$23,6 \pm 0,2$	$20,0 \pm 0,1$	$12,9 \pm 0,1$	$7,2 \pm 0,1$
Сокольская	$89,9 \pm 0,6$	$28,0 \pm 0,2$	$18,1 \pm 0,1$	$15,6 \pm 0,1$	$7,4 \pm 0,1$
Сямженская	$84,9 \pm 0,9$	$22,6 \pm 0,2$	$19,9 \pm 0,2$	$15,3 \pm 0,1$	$4,3 \pm 0,1$
Тотемская	$93,2 \pm 1,1$	$24,0 \pm 0,3$	$21,0 \pm 0,2$	$15,0 \pm 0,1$	$6,0 \pm 0,1$
Харовская	$83,9 \pm 0,6$	$23,6 \pm 0,2$	$20,3 \pm 0,1$	$15,9 \pm 0,1$	$4,4 \pm 0,1$

Таблица 2
Изменчивость биометрических показателей шишек

Популяция	Коэффициент вариации морфометрических признаков (C), %				
	длина шишек	диаметр шишек	длина семенных чешуй	ширина семенных чешуй	длина наружных окончаний семенных чешуй
Вологодская	15,5	17,6	14,3	20,9	26,4
Грязовецкая	17,0	17,5	13,0	15,1	21,9
Сокольская	11,8	11,9	10,8	12,5	10,3
Сямженская	15,4	12,8	16,8	13,6	32,4
Тотемская	11,8	11,8	9,9	8,7	16,3
Харовская	13,5	13,2	12,8	14,4	29,0

Напротив, у тотемской популяции по ряду таких признаков (угол заостренности семенных чешуй, форма бокового края семенных чешуй, тип окончания семенных чешуй) средняя оценка минимальна. Наименьшие средние оценки отмечаются и у сокольской популяции (форма недоразвитых чешуй, форма наружного конца семенных чешуй).

К той или иной группе степени гибридизации в соответствии с положениями Л. Ф. Правдина [1] отобранные образцы шишек позволяет отнести сумма баллов оцениваемых признаков. Проведенная комплексная оценка морфологических особенностей шишек позволила сделать заключение о достаточно выраженной степени гибридизации ели в исследуемых популяциях (табл. 4).

Между популяциями выражены значительные отличия по степени гибридизации. Результаты оценки встречаемости гибридных форм в целом подтверждают принципиальные положения интрогрессии популяций ели в пределах севера Восточно-Европейской

равнины. Наиболее выражено увеличение влияния ели сибирской с продвижением с запада на восток по линии Харовск – Сямжа – Тотьма.

Кроме того, степень интрогрессивной гибридизации обусловлена и орографическим фактором. В тотемской популяции, расположенной близ реки Сухо-на, для которой также свойственно низкое варьирование биометрических параметров шишек отмечается самая высокая представленность особей гибридной ели с равнозначными признаками сибирской и европейской елей.

Эти данные вполне согласуются с результатами исследований, проведенных А. М. Комаровой в Архангельской области, которая показала, что участие гибридных форм возрастает по направлению к Северной Двине [5]. Вполне вероятно, что влияние орографии связано с антропогенным воздействием – районы вдоль берегов рек заселялись людьми раньше, являлись более густонаселенными и в большей степени подвергались их влиянию [7].

Таблица 3

Средние баллы комплексной оценки морфологических признаков шишек ели в естественных и искусственных насаждениях

Признаки	Средний балл оценки признака по популяциям					
	Вологодская	Грязовецкая	Сокольская	Сямженская	Тотемская	Харовская
Длина шишки	1,13	0,46	1,01	1,32	1,22	0,72
Толщина шишки	1,67	1,66	1,98	1,89	1,88	1,81
Длина семенных чешуй	0,17	0,39	0,07	0,67	0,62	0,66
Длина наружного конца семенных чешуй	1,44	0,38	0,43	1,27	0,05	1,34
Ширина семенных чешуй	0,26	0,57	1,24	0,13	1,11	0,18
Угол заостренности семенных чешуй	2,83	1,14	2,20	2,59	1,09	2,66
Форма недоразвитых чешуй	1,13	0,64	0,62	0,97	0,72	0,99
Форма бокового края семенных чешуй	1,32	1,02	0,86	1,27	0,80	1,09
Форма наружного конца семенных чешуй	1,13	1,25	0,90	1,25	0,97	1,48
Тип окончания семенных чешуй	1,12	1,05	1,01	1,07	0,88	1,02

Таблица 4

Представленность шишек по группам соответствия степени гибридизации

Группа	Сумма баллов	Встречаемость шишек по популяциям						Степень гибридизации
		Вологда	Грязовец	Сокол	Сямжа	Тотьма	Харовск	
1	0-3	0	0,02	0	0	0	0	Типичная ель сибирская
2	4-7	0,05	0,34	0,15	0,14	0,18	0,05	Гибридная ель с преобладанием признаков ели сибирской
3	8-11	0,42	0,50	0,44	0,37	0,74	0,35	Гибридная ель с равнозначными признаками елей сибирской и европейской
4	12-15	0,46	0,14	0,40	0,37	0,08	0,49	Гибридная ель с преобладанием признаков ели европейской
5	16-19	0,07	0	0,01	0,12	0	0,10	Типичная ель европейская
Средний уровень гибридизации		3,55	2,76	3,27	3,47	2,9	3,61	—

ВЫВОДЫ

Вышеизложенное позволяет заключить, что степень гибридизации популяций елей европейской и сибирской связана с их географическим положением, что следует учитывать при осуществлении селекционной работы. Отбор плюсовых деревьев следует осуществлять среди наиболее распространенных гибридных форм. Использование семенного потомства отобранных гибридных форм подразумевает, что избежать полного отсутствия разнообразия во вновь создаваемых насаждениях не удастся. Тем не менее, весьма вероятным следствием отбора перспективных гибридных групп окажется доминирование в искусственных насаждениях особей таких форм.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР М. : Наука, 1975. 200 с.
2. Сравнительная оценка фенотипического и генетического разнообразия северотаежных малонарушенных популяций ели финской / А. А. Ильинов, Б. В. Раевский, О. А. Рудковская, Л. В. Топчиева // Труды Карельского научного центра РАН. № 7. Петрозаводск, 2011. С. 37–47.
3. Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.01 / Путенихин Валерий Петрович. Красноярск, 2000. 48 с.
4. Румянцев Д. Е. Роль антропогенного фактора в географической дифференциации популяции ели Русской равнины по фену формы семенной чешуи // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). 2010. С. 218–224.
5. Попов П. П. Изменчивость показателей длины шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 12. 2012. С. 92–97.
6. Попов П. П. Ель сибирская в западной части ареала : автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16, 06.03.01 / Попов Петр Петрович. Красноярск, 1991. 35 с.
7. Хамитов Р. С., Бабич Н. А., Енальский А. П. Изменчивость качества семян ели на лесосеменной плантации в зоне интрогрессивной гибридизации. Вологда–Молочное : Вологодская ГМХА, 2017. 122 с.
8. Корнев И. А. Продуктивность ели в связи с морфологической изменчивостью вида в подзоне южной тайги : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 / Корнев Игорь Александрович. М., 2008. 22 с.
9. Krutovskii K.V. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci / K. V. Krutovskii, F. Bergmann // Heredity. № 74. 1995. P. 464–480.
10. Путенихин В. П., Фарушкина Г. Г. Методы сохранения генетической гетерогенности при создании искусственных «популяций» лесообразующих видов

// Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2-3. С. 272–278.

11. Бабич Н. А., Комарова А. М., Соколова Е. Б. Формы ели и их лесосеменное значение // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2010. № 4. С. 22–28.

REFERENCES

1. Pravdin L. F. El' evropeyskaya i el' sibirskaya v SSSR M. : Nauka, 1975. 200 s.
2. Sravnitel'naya otsenka fenotipicheskogo i geneticheskogo raznoobraziya severotayezhnykh malonarushennykh populyatsiy eli finskoy / A. A. Il'inov, B. V. Rayevskiy, O. A. Rudkovskaya, L. V. Topchiyeva // Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. № 7. Petrozavodsk, 2011. S. 37–47.
3. Putenikhin V. P. Populyatsionnaya struktura i sokhraneniye genofonda khvoynnykh vidov na Urale: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk: 06.03.01 / Putenikhin Valeriy Petrovich. Krasnoyarsk, 2000. 48 s.
4. Rummyantsev D. E. Rol' antropogennogo faktora v geograficheskoy differentsiatsii populyatsii eli Russkoy ravniny po fenu formy semennoy cheshi-chi // Obshchestvo. Sreda. Razvitiye (Terra Humana). 2010. S. 218–224.
5. Popov P. P. Izmenchivost' pokazateley dliny shishek i formy semennykh cheshi-chy eli sibirskoy v sibirskoy chasti areala // Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. № 12. 2012. S. 92–97.
6. Popov P. P. El' sibirskaya v zapadnoy chasti areala : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk: 03.00.16, 06.03.01 / Popov Petr Petrovich. Krasnoyarsk, 1991. 35 s.
7. Khamitov R. S., Babich N. A., Enal'skiy A. P. Izmenchivost' kachestva semyan eli na lesosemennoy plantatsii v zone introgressivnoy gibridizatsii. Vologda–Molochnoye : Vologodskaya GMKhA, 2017. 122 s.
8. Korenev I. A. Produktivnost' eli v svyazi s morfologicheskoy izmenchivost'yu vida v podzone yuzhnoy taygi : avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk: 06.03.01 / Korenev Igor' Aleksandrovich. M., 2008. 22 s.
9. Krutovskii K.V. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci / K. V. Krutovskii, F. Bergmann // Heredity. № 74. 1995. P. 464–480.
10. Putenikhin V. P., Farukshina G. G. Metody sokhraneniya geneticheskoy geterogennosti pri sozdaniy iskusstvennykh "populyatsiy" lesoobrazuyushchikh vidov // Khvoynnye boreal'noy zony. 2007. T. 24, № 2-3. S. 272–278.
11. Babich N. A., Komarova A. M., Sokolova E. B. Formy eli i ikh lesosemennoye znachenie // Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal. 2010. № 4. S. 22–28.

© Смирнов А. В., Хамитов Р. С., 2023