

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГИБРИДНОЙ ФОРМЫ ЕЛЕЙ *PICEA ABIES* И *P. OBOVATA* (PINACEAE)

M.N. Kazantseva, P.P. Popov, S.P. Arefyev

VARIABILITY OF THE MAIN SYSTEMATIC FEATURES OF THE HYBRID SHAPE OF FIRS *PICEA ABIES* AND *P. OBOVATA* (PINACEAE)

Аннотация. Работа посвящена изучению индивидуальной и географической изменчивости основных систематических признаков гибридной (промежуточной) формы елей европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирской (*P. obovata* Ledeb.) – длины шишек и формы семенных чешуй. Ее актуальность определяется тем, что эти признаки у гибридных популяций ели изучены недостаточно и главным образом визуально-описательным путем. Основная методическая особенность данного исследования заключается в использовании метрических и математико-статистических приемов обработки большого исходного материала. Использован материал с 24 ключевых участков в районе распространения гибридной формы ели на территории России. Выборка шишек с каждого участка включала не менее 100 штук (по одной с дерева); общее число деревьев составило 4581 экземпляр. Анализ полученного материала показал, что, в популяциях гибридной формы елей *P. abies* и *P. obovata* сложились промежуточные параметры основных систематических признаков. Средняя длина шишек гибридной формы ели составляет 76(63–91) мм. Коэффициенты сужения (*coefficient of narrowing* – C_n) и вытянутости (*coefficient of projection* – C_p) верхней части семенных чешуй равны соответственно 45(36–54) и 52(47–71)%, их разность ($C_n - C_p$) находится в пределах от -16 до +23%. Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость этих признаков значительно выше географической. В межпопуляционной изменчивости показателей формы семенных чешуй и длины шишек имеется корреляция среднего уровня. Результаты исследования позволяют обосновать морфолого-географическую дифференциацию промежуточной формы ели на три группы в пределах общего района ее распространения, а также могут быть использованы для выделения более мелких таксонов гибридной формы елей *P. abies* и *P. obovata*. Учитывая наличие связи рассматриваемых параметров с количеством и качеством семян в шишках, полученные результаты могут быть

Abstract. The article is devoted to the study of individual and geographical variability of the main systematic traits of the hybrid (intermediate) form of European spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Siberian (*P. obovata* Ledeb.) - the length of the cones and the shape of the seed scales. The relevance of the study is determined by the fact that these traits in hybrid populations of spruce have been insufficiently studied and mainly by visual-descriptive means. The main methods of this study are the use of metric and mathematical-statistical techniques for processing large source material. The material was collected at 24 sites in the area of distribution of the hybrid form of spruce on the territory of Russia. The sample of cones from each plot included at least 100 pieces (one from a tree); the total number of trees was 4581 specimens. The analysis of the obtained material showed that intermediate parameters of the main systematic features were formed in the populations of the hybrid form of European and Siberian spruce. The average length of cones of a hybrid form of spruce is 76 (63–91) mm. The coefficients of narrowing (C_n) and projection (C_p) of the upper part of the seed scales are 45(36–54) and 52(47–71)%, respectively, their difference ($C_n - C_p$) is in the range from -16 to +23%. Individual (intrapopulation) variability of these traits is much higher than the geographical one. In the interpopulation variability of the parameters of the shape of the seed scales and the length of the cones, there is a correlation of the average level. The results of the study make it possible to substantiate the morphological and geographical differentiation of the intermediate form of spruce into three groups within the general area of its distribution, and can also be used to identify smaller taxa of the hybrid form of European and Siberian spruces. Given the relationship between the parameters under consideration and the quantity and quality of seeds in cones, the results obtained can be useful for practical forestry in the selection of the most promising forest-seed plots.

полезны для практического лесоводства при отборе наиболее перспективных лесосеменных участков.

Ключевые слова: *Picea abies*; *P. obovata*; гибридная форма ели; длина шишек; показатели формы семенных чешуй; изменчивость; корреляция.

Сведения об авторах: Казанцева Мария Николаевна, ORCID:0000-0002-1227-6720, mnkazantseva@yandex.ru; Попов Петр Петрович, ORCID: 0000-0002-0987-7402, ipospopov@mail.ru; Арефьев Станислав Павлович, ORCID:0000-0002-8621-9884, sp_arefyev@mail.ru. ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН, Институт проблем освоения Севера, г. Тюмень, Россия

Keywords: *Picea abies*; *P. obovata*; hybrid shape of spruce; length of cones; indicators of seed scales shape; variability; correlation.

About the authors: Maria N. Kazantseva, ORCID:0000-0002-1227-6720, MNKazantseva@yandex.ru; Pyotr P. Popov, ORCID: 0000-0002-0987-7402, ipospopov@mail.ru; Stanislav P. Arefyev, ORCID:0000-0002-8621-9884, sp_arefyev@mail.ru. Institute of the Problems of Northern Development, Tyumen Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences RAS, Tyumen, Russia

Казанцева М.Н., Попов П.П., Арефьев С.П. Изменчивость основных систематических признаков гибридной формы елей *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2025. № 4(72). С. 16-28. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/25-4/02>

Kazantseva, M.N., Popov, P.P., & Arefyev, S.P. (2025). Variability of the Main Systematic Features of the Hybrid Shape of Firs *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae). *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, 4(72), 16-28. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/25-4/02>

Введение

Феномен интрогрессивной гибридизации видов древесных растений широко распространен и давно вызывает научный и практический интерес, определяемый их особой экологической и хозяйственной значимостью. В последние годы внимание к этому вопросу возросло в связи задачами сохранения популяционно-генетического разнообразия, в выявлении которого наряду с традиционными морфологическими методами большое значение приобрели методы молекулярно-генетические. Значительное внимание вызывает также оценка устойчивости разных популяционно-генетических форм деревьев к современным изменениям климата, особенно ощутимым в северных регионах, где основными эдификаторами лесной растительности являются хвойные виды деревьев. Современные исследования интрогрессивной гибридизации хвойных [34; 27; 28; 30; 41], в частности видов елей (*Picea*) [29; 32; 35; 36; 42; 33; 40], показали генетическую специфику популяционно-географических форм хвойных, определяемых интрогрессией, нередко имеющую сложную эволюционно-историческую природу. Показана также значительная роль интрогрессии в сохранении генетического разнообразия хвойных в меняющихся условиях, в частности, повышенная устойчивость «промежуточных» межвидовых форм к наблюдаемым ныне изменениям климата. Вместе с тем, молекулярно-генетические исследования елей на территории России пока не имеют сколь-нибудь масштабного характера, актуальна дифференциация гибридных форм по генетически обусловленным морфологическим признакам.

Популяции гибридной (промежуточной или переходной) формы елей европейской (*Picea abies* (Linnaeus) H. Karsten, 1881) и сибирской (*Picea obovata* Ledebour, 1833) располагаются, главным образом, в российской части ареала [5; 15; 21; 31]. Впервые эта ель была описана на территории Финляндии в 1863 г. по заметно отличающейся форме верхней

части семенных (шишечных) чешуй отдельных особей под названием *fennica* (Regel) и *medioxima* (Nylander) [13; 22]. В.Л. Комаров [14] охарактеризовал ее в ранге вида – ель финская (*Picea fennica* Regel). В дальнейшем она так и называлась (*Picea fennica* (Regel) Ком.) [4; 16; 21], хотя не все систематики были согласны с ее видовым статусом. Наиболее полно и достаточно конкретно условные границы распространения гибридной формы ели в пределах России указал Л.Ф. Правдин [39]. По его данным юго-западная граница ее проходит примерно от Санкт-Петербурга, западнее Москвы к южной границе ареала, северо-восточная – от восточного берега Чешской губы к Сыктывкару, Перми и далее к южной границе ареала. Район распространения гибридных популяций ели, выделенный с использованием метрических приемов изучения морфологии семенных чешуй, в основном тот же, но границы проходят несколько иначе [19]. Леса, образованные гибридной формой ели, распространены в центральной части Европейской России, они имеют большое хозяйственное и экологическое значение [1; 6; 24; 26]. Гибридные, формы-особи, характеризуются многими авторами давно (см. обзор Л.В Орловой, А.А. Егорова [16]), но параметры признаков, их изменчивость до сих пор мало изучены и в основном визуально-описательным путем в отдельных регионах. Целью настоящей работы является изучение индивидуальной и географической изменчивости линейных параметров шишек и семенных чешуй гибридной формы елей европейской и сибирской на территории России на основе математико-статистического анализа.

Материал и методы

Исследования проведены в районе распространения гибридной формы елей *P. abies* и *P. obovata* [19; 21]. Здесь были выделены 3 группы (фенотипы) популяций ели, географическое расположение которых определено по преобладанию особей промежуточных фенотипов, оцениваемых на основе биометрических параметров семенных чешуй [19]: I – фенотип *P.emm.* (*Picea europaea-medioxima-medioxima*), II – фенотип *P.m.* (*Picea medioxima*), III – фенотип *P.mms.* (*Picea medioxima-medioxima-sibirica* (рис. 1).

При сборе и обработке материалов для данной статьи использована апробированная методика [12] с использованием элементов многомерного математического анализа [7].

В ходе работ 2017–2020 гг. материал собран на 56 участках ельников. На каждом участке формировали выборку по 100 и более шишек средней длины (по одной с дерева). Для настоящего анализа взято 24 ключевых участка, наиболее равномерно распределенных по району исследований, всего на них собран 4581 экземпляр шишек. У шишек определяли длину (L_c – *Length of cones*), показатели формы семенных чешуй в виде коэффициентов сужения (C_n – *coefficient of narrowing*) и вытянутости (C_p – *coefficient of projection*) верхней части, их разность ($C_n - C_p$) [18], а также корреляционные зависимости между этими признаками с использованием коэффициента корреляции Пирсона. Показатели определяли для каждой особи, выборки, по всей совокупности выборок, а в ее пределах по фенотипам (группам) популяций промежуточной формы ели.

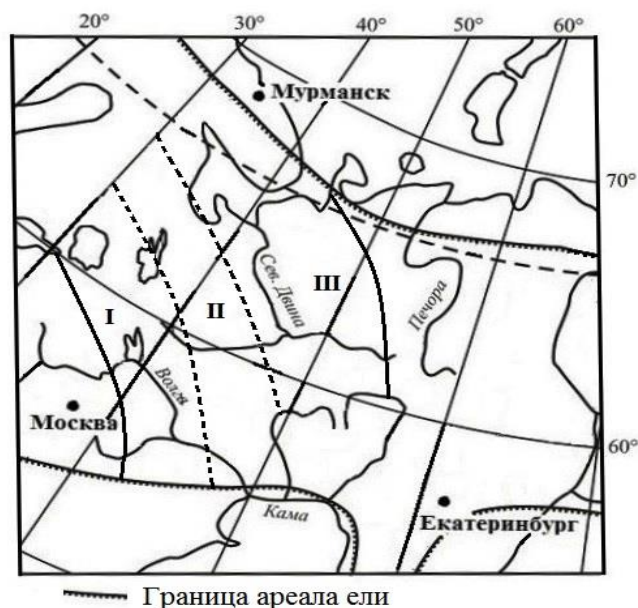


Рис. 1. Географическое распространение групп (фенотипов) популяций гибридной формы елей *Picea abies* и *P. obovata* в России. I – *P. emm.*, II – *P. m.*, III – *P. mms.*

Результаты и обсуждение

В индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости показателей L_c , C_n и C_p наблюдается определенная закономерность (табл. 1). Диапазон показателя длины шишек составляет от 45–50 до 100–120 мм. Максимальное среднее для особи значение этого показателя превышает минимальное примерно в 2 раза, при коэффициенте вариации 13–14%. Таким же уровнем изменчивости характеризуется показатель C_p . Изменчивость показателя C_n несколько выше, различие определяется в 2,4 (2,33–2,45) раза, вариация его составляет 17–19%.

Таблица 1

Индивидуальная изменчивость показателей длины шишек и формы семенных чешуй в гибридных популяциях елей *Picea abies* и *P. obovata* в ключевых пунктах на территории России

№ пункта	п	L_c		C_n		C_p	
		$X(min-max)$	C_v	$X(min-max)$	C_v	$X(min-max)$	C_v
I фенотип популяций							
1	208	85(55–120)	14	38(22–57)	19	60(42–83)	15
2	120	80(55–110)	14	36(33–50)	19	59(47–75)	11
3	164	81(50–105)	13	40(23–59)	19	57(40–85)	14
4	175	88(55–115)	16	39(26–60)	18	57(40–85)	14
5	140	80(60–120)	14	39(24–63)	22	61(45–84)	14
6	150	91(53–122)	15	39(23–57)	18	57(40–73)	11
7	210	79(55–110)	14	39(20–60)	21	57(39–78)	14
8	200	78(50–110)	15	40(24–62)	20	56(37–81)	14
II фенотип популяций							
9	252	78(55–115)	14	42(23–67)	19	55(39–74)	12
10	167	73(50–105)	15	45(26–62)	19	57(39–72)	13
11	220	64(45–95)	15	47(30–68)	17	53(38–74)	12
12	130	80(55–110)	14	44(29–64)	19	54(40–70)	12

13	130	82(55–115)	14	44(27–63)	18	53(40–84)	14
14	135	82(60–115)	13	41(27–57)	16	53(35–71)	14
15	200	79(55–110)	13	44(25–62)	21	51(35–77)	14
16	150	76(50–106)	15	46(29–64)	16	52(38–72)	13
III фенотип популяций							
17	270	77(55–110)	12	47(31–69)	17	49(35–64)	14
18	160	67(45–90)	12	48(21–75)	21	50(36–69)	14
19	250	63(45–95)	16	50(23–73)	20	48(34–68)	14
20	200	73(45–105)	13	51(28–69)	17	50(36–67)	13
21	350	82(60–115)	14	46(20–70)	22	50(34–67)	13
22	300	82(60–115)	13	50(31–69)	15	50(37–69)	12
23	200	76(55–107)	13	52(27–75)	17	49(35–69)	11
24	100	70(48–95)	13	51(31–69)	17	50(37–67)	12

Примечание: здесь и в табл. 2–4: Пункты: 1 – Выборг, 2 – Рожино (Линдуловская рожа), 3 – Сортавала, 4 – Ладва, 5 – Сонково, 6 – Данилов, 7 – Иваново, 8 – Арзамас, 9 – Реболы, 10 – Костомукша, 11 – Обозерский, 12 – Коноша, 13 – Никольск, 14 – Солигалич, 15 – Шарья, 16 – Киров, 17 – Казань, 18 – Кемь, 19 – Карпогоры, 20 – Зайцево, 21 – Верхняя Тойма, 22 – Афанасьев, 23 – Кудымкар, 24 – Оса; n – число особей в выборке, шт; L_c – длина шишек, мм; C_n – коэффициент сужения, C_p – коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй; $\bar{X}$ – среднее значение признака, min–max – крайние значения; C_v – коэффициент вариации, %.

Показатель C_n в популяциях фенотипов I и II меньше C_p , а в популяциях фенотипа III они близки по своей величине.

Коэффициент вариации C_n – C_p составляет 39–41% при заметно большей его величине (33–50%) по отдельным популяциям. В индивидуальной изменчивости показателей C_n и C_p наблюдается отрицательная корреляция среднего уровня (табл. 2).

Таблица 2

Средние показатели формы семенных чешуй и их внутривнутрипопуляционная корреляция в гибридных популяциях елей *Picea abies* и *P. obovate*

№ пункта	C_n-C_p		η C_n и C_p	R C_n и C_p
	X(min–max)	C_v		
I фенотип популяций				
1	–22(–55...+11)	44	0,645	–0,611
2	–23(–50...0)	50	0,580	–0,516
3	–17(–57...+24)	34	0,627	–0,616
4	–18(–45...+23)	48	0,520	–0,505
5	–22(–60...+20)	41	0,684	–0,679
6	–18(–41...+16)	49	0,523	–0,456
7	–18(–51...+15)	39	0,652	–0,647
8	–16(–54...+21)	38	0,702	–0,682
II фенотип популяций				
9	–13(–51...+24)	34	0,575	–0,563
10	–10(–41...+22)	45	0,575	–0,563
11	–6(–44...+27)	33	0,551	–0,543
12	–10(–39...+18)	45	0,630	–0,623
13	–9(–40...+18)	45	0,652	–0,647
14	–12(–40...+21)	40	0,580	–0,514
15	–7(–49...+28)	37	0,715	–0,706
16	–6(–36...+23)	31	0,611	–0,580
III фенотип популяций				
17	–2(–30...+27)	45	0,774	–0,755
18	–2(–42...+33)	38	0,652	–0,627

19	2(–40...+40)	35	0,719	–0,712
20	1(–39...+33)	34	0,681	–0,665
21	–4(–46...+33)	38	0,713	–0,702
22	0(–30...+30)	40	0,560	–0,548
23	3(–32...+38)	36	0,577	–0,516
24	1(–25...+32)	47	0,514	–0,431

Примечание: η – корреляционное отношение показателей C_n и C_p , R – коэффициент их корреляции.

По всем популяциям фенотипов (I, II, III) коэффициент отрицательной корреляции равен: $-0,572(-0,422 \dots -0,734)$; $-0,573(-0,303 \dots -0,706)$; $-0,641(-0,431 \dots -0,779)$ соответственно. Во всех случаях корреляция существенно не отличается от прямолинейной ($\eta^2 - R^2 < 0,1$). Здесь, как видно, корреляция показателей C_n и C_p в популяциях фенотипа III в целом несколько выше. Возможно, это обусловлено более интенсивными процессами интрогрессии *P. abies* и *P. obovata* в восточной части зоны гибридизации. Внутрипопуляционная корреляция показателей C_n и C_p здесь в 1,25–1,40 выше, чем, например, у *P. obovata* в сибирской части ареала [12].

Географическая (межпопуляционная) изменчивость анализируемых показателей существенно отличается от индивидуальной (табл. 3). Во всей совокупности популяций средняя длина шишек равна 76 (63–91) мм, большее популяционное значение превосходит меньшее в 1,44 раза. В этом случае коэффициент вариации составляет 8 %. Распределение популяций по длине шишек не отличается от нормального (рис. 2).

Таблица 3

**Географическая изменчивость средних показателей длины шишек
и формы семенных чешуй в популяциях разных фенотипов гибридной формы елей
Picea abies и *P. obovata* на территории России**

Фенотип популяций	N	X(min–max)			
		L_c	C_n	C_p	$C_n - C_p$
I–III	56	76(63–91)	45(36–54)	52(47–61)	–7(–23...+5)
I	13	82(77–91)	38(36–40)	58(56–61)	–20(–16...–23)
II	15	77(64–82)	43(40–47)	53(51–56)	–10(–6...–14)
III	28	73(63–81)	50(46–54)	49(47–51)	1(–5...+5)

Примечание: N – число выборок.

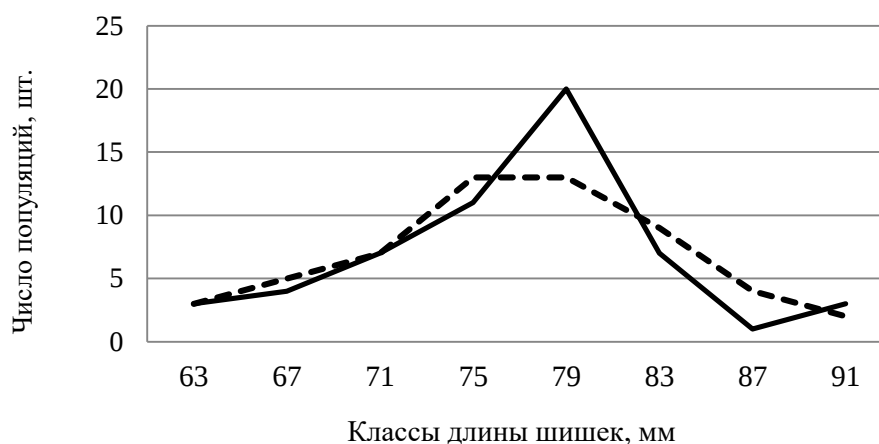


Рис. 2. Распределение 56 популяций гибридной формы елей *Picea abies* и *P. obovata* по классам средней длины шишек. Сплошная линия – эмпирические показатели, пунктирная – выравненные

По данным Л. Ф. Правдина [21] длина шишек гибридной формы ели составляет $85 \pm 6,5$ (то есть 78,5–91,5) мм. Как видно, среднее и нижнее значения имеют большие различия с нашими данными.

В популяциях фенотипа I средняя длина шишек составляет 82 мм, в популяциях фенотипа III она примерно на 12% меньше. Промежуточное значение длины шишек (77 мм) характерно для популяций фенотипа II. Размах изменчивости длины шишек в пределах фенотипа популяций примерно одинаков (63–82(91) мм). То есть, в пределах всех фенотипов встречаются популяции с довольно мелкими шишками (63–65 мм) и с относительно крупными (80–90 мм). Но во всех случаях географическая изменчивость признака в 2–3 раза ниже индивидуальной. Изменчивость показателей C_n и C_p между популяциями существенно меньше индивидуальной. При этом оказывается несколько больше вариация показателя C_n , чем вариация показателя C_p . Величина показателя $C_n - C_p$ в популяциях разных фенотипов варьирует от –20 до +1 %. Этот показатель, естественно, является наиболее варибельным.

В географической изменчивости показателей имеется большое сходство, подтверждаемое высоким уровнем корреляции (табл. 4). Коэффициент отрицательной корреляции показателей C_n и C_p ($R = -0,90$; $C_n = -1,2466C_p + 110,93$; $C_p = -0,649C_n + 82,01$; ошибка уравнений равна 0,442) значительно выше внутривнутрипопуляционного.

Таблица 4

Сходство (корреляция) в географической изменчивости показателей формы семенных чешуй и длины шишек в популяциях гибридной формы елей *Picea abies* и *P. obovata*

Признаки	η		R		K
	$\eta \pm S_\eta$	t	$R \pm S_r$	t	
C_n и C_p	$0,934 \pm 0,0488$	19,14	$-0,900 \pm 0,0593$	18,18	0,062
C_n и L_c	$0,701 \pm 0,0971$	7,22	$-0,654 \pm 0,1029$	6,36	0,063
C_p и L_c	$0,629 \pm 0,1058$	5,94	$+0,598 \pm 0,1091$	5,48	0,038
$C_n - C_p$ и L_c	$0,677 \pm 0,1001$	6,76	$-0,674 \pm 0,1006$	6,70	0,040

Примечание. Число пар 56, $\eta \pm S_\eta$ – корреляционное отношение и его ошибка, $R \pm S_r$ – коэффициент корреляции и его ошибка, t – показатель достоверности, $K(\eta^2 - R^2)$ – показатель криволинейности связи. $K_{0,05} = 0,1$.

Межпопуляционная (географическая) корреляция (C_n , C_p и $C_n - C_p$) и длины шишек (L_c) среднего уровня ($R = 0,6 - 0,7$): между L_c и C_n , $C_n - C_p$ она отрицательного направления, а между C_p и L_c положительного. Отсюда можно сделать вывод относительно географического изменения анализируемых признаков. Корреляции показателей длины шишек и формы семенных чешуй внутри популяций нет [25].

Наличие межпопуляционной (а по мнению некоторых авторов – и внутривнутрипопуляционной) «связи» формы семенных чешуй с длиной шишек имеет практическое лесоводческое значение, поскольку с длиной шишек тесно связано количество и качество семян, которое влияет на рост деревьев в начальный период [2; 3; 9; 11; 17; 20; 23].

Гибридная форма елей *P. abies* и *P. obovata* характеризуется и рядом других признаков в основном промежуточного характера. Средняя масса 1000 полных семян составляет 4,5–5,5 г, число семядолей у всходов 7–7,5 шт. [18], относительная высота семенного потомства – 125(113–138) % в популяциях фенотипов I и II, а в популяциях фенотипа III – 100(88–

113) %. Показатель внутрипопуляционного разнообразия фенотипов при их 9-классной градации характеризуется повышенным (5,1–6) и высоким (6,1–7) уровнем [38]. На территории северо-запада России, где распространена промежуточная форма ели (главным образом в Карелии), оказывается повышенной частота аллеля $Gdh^{0.75}$ по сравнению с елями *P. abies* (Беловежская пуща) и *P. obovata* (Красноярск), а частота аллеля $Gpi^{0.80}$ повышенной относительно первой и существенно ниже относительно второй [10]. По мнению П.А. Волковой [8], ель в Карелии по морфологическим признакам не отличается от *P. obovata*, а по оргanelльной ДНК – от *P. abies*. Повышенная изменчивость ели здесь, как она предполагает, обусловлена естественной гибридизацией *P. abies* и *P. obovata*.

Положение популяций гибридной формы ели относительно популяций *P. abies* из Украинского Закарпатья и *P. obovata* из Восточной Сибири, используемых в качестве «стандартных» [37], определяли по C_n и C_p через квадрат дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances) [7]. Для всей их совокупности он составляет 29,44 и 18,75, то есть в целом они ближе к *P. obovata*., чем к *P. abies*. По фенотипам популяций (I, II, III) соотношение этих показателей иное: 15,18 и 34,08; 25,02 и 22,54; 38,13 и 9,61 соответственно. Отсюда видно, что популяции фенотипа I ближе к *Picea abies*, а популяции фенотипа III к *P. obovata*. Популяции фенотипа II занимают примерно одинаковое положение относительно «стандартных» популяций елей *P. obovata* и *P. abies*. Потомство гибридной формы ели в испытательных (географических) посадках, судя по многочисленным данным, по крайней мере, для центральных районов европейской части России, отличается рядом преимуществ перед потомствами исходных елей, что весьма важно для лесоводства.

Заключение

В гибридных (переходных) популяциях елей *P. abies* и *P. obovata* на территории России наблюдаются промежуточные параметры основных систематических признаков – длины шишек и показателей формы семенных чешуй. Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость их значительно выше географической. В межпопуляционной изменчивости изученных показателей имеется значительное сходство, которое характеризуется средним уровнем корреляции. На всем протяжении полосы гибридных популяций, особенно в ее центральной части, интрогрессия прослеживается на градиенте «юго-запад – северо-восток», к северу полосы несколько усиливается широтный градиент интрогрессии, к югу – ее долготный градиент. Результаты исследования могут быть полезны для практического лесоводства, а также для решения вопросов систематики гибридной формы елей европейской и сибирской.

Работа выполнена в рамках государственного задания: проект № 121041600045
НИР ТюмНЦ СО РАН.

Литература

1. Атлас лесов СССР. М.: ГУГК, 1973. 222 с.
2. Бакшаева В.И. Перспективы селекции ели в Карелии // Лесоведение. 1970. № 1. С. 38-45.

3. Бакшаева В.И. Особенности роста потомства ели в зависимости от формы семенных чешуй шишек материнских деревьев // Сборник: Вопросы механизации и автоматизации работ в лесной промышленности. Петрозаводск, 1976. С. 105-108.
4. Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. Вып. 7. С. 5-40.
5. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск. 1974. Вып. 90. С. 60-66.
6. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленинградское отделение 1978. 188 с.
7. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
8. Волкова П.А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье: автореферат дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2015. 42 с.
9. Голубец М.А., Половников Л.И. Продуктивность еловых древостоев в зависимости от происхождения и систематической принадлежности ели (*Picea abies* (L.) Karst.) // Украинский ботанический журнал. 1973. Т. 30. № 4. С. 433-438.
10. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. 197 с.
11. Захарова К.В., Сейц К.С. Внутрипопуляционная фенотипическая дифференциация гибридных популяций *Picea abies* × *Picea obovata* (Pinaceae) в контрастных экотопических условиях // Ботанический журнал. 2011. Т. 96. № 6. С. 709-738.
12. Казанцева М.Н., Арефьев С.П., Попов П.П. Индивидуальная и географическая изменчивость шишек и формы семенных чешуй ели сибирской в сибирской части ареала // Лесоведение. 2019. № 3. С. 198–207. <https://doi.org/10.1134/S0024114819020037>.
13. Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб.: Изд-во Императорской Академии Наук, 1885. 634 с.
14. Комаров В.Л. Класс хвойные (Coniferales) / Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 130-195.
15. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с.
16. Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // Новости систематики высших растений. 2010. Т. 42. С. 5-23.
17. Пальцев А.М. Форма семенных чешуй географических экотипов ели разной продуктивности в Московской области // Лесоведение. 1989. № 2. С. 36-43.
18. Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение 1999. 169 с.
19. Попов П.П. Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сибирский лесной журнал. 2018. № 4. С. 13-19.
20. Попов П.П., Казанцева М.Н., Арефьев С.П. Индивидуальная и географическая изменчивость шишек *Picea obovata* в российской части ареала в связи с количеством семян в них // Теоретическая и прикладная экология. 2024. № 3. С. 192-199. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-3-192-199>.
21. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 200 с.
22. Регель Э. Русская дендрология. 2-е изд. Вып.1: Хвойные. СПб, 1883. 68 с.

23. Рыжова Н.В., Шутов В.В., Коренев И.А., Малышев В.А., Лебедев О.Ю. Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области // Лесоведение. 2003. № 5. С. 61-71.
24. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.
25. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208-214.
26. Цепляев В.П. Леса СССР. М.: Сельхозиздат, 1961. 216 с.
27. Belokon M.M., Belokon Y.S., Petrova E.A., Vasilyeva G.V., Efimova A.P., Zakharov E.S., Goroshkevich S.N., Politov D.V. Ancient and modern hybridization of Siberian stone pine and dwarf Siberian pine in the south of Yakutia. Russian Journal of Genetics. 2022. No 58. P. 1287-1296.
28. Carvalho-Madrugal S., Sanín M.J. The role of introgressive hybridization in shaping the geographically isolated gene pools of wax palm populations (genus *Ceroxylon*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2024. Vol. 193. April 2024. Article number: 108013. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108013>.
29. De La Torre A.R., Wang T., Jaquish B., Aitken S.N. Adaptation and exogenous selection in a *Picea glauca* × *Picea engelmannii* hybrid zone: implications for forest management under climate change // New Phytologist, 2014, vol. 201 (2), pp. 687-699. <https://doi.org/10.1111/nph.12540>.
30. Karunarathne P., Zhou Q., Lascoux M., Milesi P. Hybridization mediated range expansion and climate change resilience in two conifers // Global Change Biology. 2024. Vol. 30(4), e17262.
31. Krutovskii K.V., Bergman F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst. and Siberian, *Picea obovata* Ledeb., spruces studied by isozyme loci // Heredity. 1995. № 74. P. 464-480. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.67>.
32. Lafontaine de G., Prunier J., Gérardi S., Bousquet J. Tracking the progression of speciation: variable patterns of introgression across the genome provide insights on the species delimitation between progenitor-derivative spruces (*Picea mariana* × *P. rubens*) // Molecular Ecology. 2015. Vol., 24 (20), pp. 5229-5247. <https://doi.org/10.1111/mec.13377>.
33. Liu Y., Xiao W., Wang F., Wang Y., Dong Y., Nie W., & Jia Z. Adaptive divergence, historical population dynamics, and simulation of suitable distributions for *Picea meyeri* and *P. Mongolica* at the whole-genome level // BMC Plant Biology. 2024. Vol. 24(1), p.479.
34. Menon M., Bagley J.C., Page G.F.M., Whipple A.V., Schoettle A.W., Still C.J., Wehenkel C., Waring K.M., Flores-Renteria L., Cushman S.A. & Eckert A.J. Adaptive evolution in a conifer hybrid zone is driven by a mosaic of recently introgressed and background genetic variants // Communications Biology. 2021. Vol. 4. P. 1-14.
35. Nakvasina, E., Demina, N., Prozherina, N., & Demidova, N. Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European north of Russia // Central European Forestry Journal. 2019. № 65. P. 121-128.
36. Orlova L., Gussarova G., Glazkova E., Egorov A., Potokin A., & Ivanov S. Systematics and distribution of spruce species in the north-west of Russia // Dendrobiology. 2020. № 84. P. 12-29.
37. Popov P.P. Reference populations for discriminant analysis in the continuous range of Norway and Siberian spruces // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43, № 1. P. 13-18. <https://doi.org/10.1134/S1067413612010092>.
38. Popov P.P. Population structure in European and Siberian spruces according to their phenotypes // Russian Journal of Ecology. 2017. Vol. 48. № 5. P. 403-408. <https://doi.org/10.1134/S1067413617050101>.
39. Pravdin L.F., Rostotsev S.A. Norway spruce provenance experiments in the USSR // IUFRO Norway spruce meeting. Buharest. 1979. P. 85-99.

40. Reed-Métayer E., Depardieu C., Lenz P., Bousquet J., Perron M. Spruce hybrids show superior lifespan growth but intermediate response to climate stress compared to their ecologically divergent parental species // *Forest Ecology and Management*. 2025. Vol. 581(1), Article number: 122550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122550>.

41. Tarusawa Y., Ito T. & Isagi Y. Population genetic structure reveals asymmetric hybridization between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *Pentaphylla* in the Hakkoda Mountains, Northern Japan // *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15, Article number: 37677. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-21433-4>.

42. Zhou Q., Karunarathne P., Andersson-Li L., Chen C., Opgenoorth L., Heer K., Piotti A., Vendramin G.G., Nakvasina E., Lascoux M., Milesi P. Recurrent hybridization and gene flow shaped Norway and Siberian spruce evolutionary history over multiple glacial cycles // *Molecular Ecology*. 2024. Vol. 33(17):e17495. <https://doi.org/10.1111/mec.17495>.

References

1. *Atlas lesov SSSR* (1973). M.: GUGK, 222. (in Russ.).
2. Bakshaeva, V.I. (1970). Perspektivy selektsii eli v Karelii. *Lesovedenie*, 1, 38-45. (in Russ.).
3. Bakshaeva, V.I. (1976). Osobennosti rosta potomstva eli v zavisimosti ot formy semennykh cheshui shishek materinskih derev'ev. V kn.: *Voprosy mekhanizatsii i avtomatizatsii rabot v lesnoy promyshlennosti*. Petrozavodsk. 105-108. (in Russ.).
4. Bobrov, E.G. (1971). Istoriya i sistematika roda *Picea* A. Dietr. *Novosti sistematiki rasteniy*, 7, 5-40. (in Russ.).
5. Bobrov, E.G. (1974). Introgressivnaya gibridizatsiya v rode *Picea* A. Dietr. Sverdlovsk, *Trudy Instituta ehkologii rastenii i zhivotnykh UNTS AN SSSR*, 90, 60-66. (in Russ.).
6. Bobrov, E.G. (1978). *Lesoobrszuyushchiye khvoynnye SSSR*. Leningrad, Nauka, 1978. 188 p. (in Russ.).
7. Borovikov, V.P. (1998). Populyarnoe vvedenie v programmu STATISTICA [Popular introduction to the STATISTICA program]. M., Komp'yuteRpress, 267. (in Russ.).
8. Volkova, P.A. (2015). Ispol'zovanie molekulyarnj-geneticheskikh dannyykh dlya analiza migratsionnykh putei sosudistyykh rastenii v Vostochnoi Eoripe v pozdnelednikov'e. Abstract of Doctor Biol. Sci. Diss, Moscow, 42. (in Russ.).
9. Golubets, M.A., & Polovnikov, L.I. (1973). Produktivnost' elovykh drevostoev v zavisimosti ot proishozhdeniya i sistematicheskoi prinadlezhnosti eli (*Picea abies* (L.) Karst.). *Ukrainskiy botanicheskiy zhurnal*, 30(4), 433-438. (in Russ.).
10. Goncharenko, G.G., & Padutov, V.E. (2001). *Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika elei Palearktiki*. Gomel', IL NANB, 197. (In Russ.).
11. Zakharova, K.V., & Seits, K.S. (2011). Vnutripopulyatsionnaya fenotipicheskaya differentsiatsiya gibridnykh populyatsii *Picea abies* × *Picea obovate* (Pinaceae) v kontrastnykh ekotopicheskikh usloviyakh. *Botanicheskii zhurnal*, 96(6), 709-738. (in Russ.).
12. Kazantseva, M.N., Arefyev, S.P., & Popov, P.P. (2019). Individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' shishek i formy semennykh cheshuy yeli sibirskoy v sibirskoy chasti areala. *Lesovedeniye*, 3, 198–207. <https://doi.org/10.1134/S0024114819020037>. (in Russ.).
13. Keppen, F. (1885). *Geograficheskoe rasprostranenie khvoinykh derev'ev v Evropeiskoi Rossii i na Kavkaze*. SPb., Izd-vo Imperatorskoi Akademii Nauk, 634. (In Russ.).
14. Komarov, V.L. (1934). *Klass khvoinye (Coniferales) / Flora SSSR*. Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1, 130-195. (in Russ.).
15. Koropachinskii, I.Yu., & Milyutin, L.I. (2006). *Estestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rastenii*. Novosibirsk, Geo, 223. (in Russ.).

16. Orlova, L.V, & Egorov, A.A. (2010). K sistematike i geograficheskoy rasprostranennosti yeli finskoy (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae). *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 42, 5-23. (in Russ.).
17. Pal'tsev, A.M. (1989). Forma semennykh cheshui geograficheskikh ekotipov eli raznoi produktivnosti v Moskovskoi oblasti. *Lesovedenie*, 2, 36-43. (in Russ.).
18. Popov, P.P. (1999). *El' na vostokey Evropy i v Zapadnoy Sibiri: Populyatsionno-geograficheskay izmenchivost' i ee lesovodstvennoye znachenie*. Novosibirsk, Nauka, 169. (in Russ.).
19. Popov, P.P. (2018). Rasprostraneniye osobey promezhutochnoy formy v populyatsiyakh yeley pravitel'stva i sibirskoy. *Sibirskiy Lesnoj Zurnal*, 4, 13-19. <https://doi.org/10.15372/SJFS20180402>. (in Russ.).
20. Popov P.P., Kazantseva M.N., & Arefyev S.P. (2024). Individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' shishek *Picea obovata* v rossiyskoy chasti areala v svyazi s vyrashchivaniyem semyan v nikh. *Theoretical and applied ecology*, 3, 192-199.. (in Russ.).
21. Pravdin, L.F. (1975). *El' evropeiskaya i el' sibirskaya v SSSR*. M., Nauka, 200. (in Russ.).
22. Regel', E. (1883) *Russkaya dendrologiya*, 2 izdaniye, vypusk 1: *Khvoynye*, St. Petersburg, 68. (in Russ.).
23. Ryzhova, N.V., Shutov, V.V., Korenev, I.A., Malyshev, V.A., & Lebedev, O.Yu. (2003). Morfologiya shihek i produktivnost' eli v Kostromskoi oblasti. *Lesovedenie*, 5, 61-71. (In Russ.).
24. Rysin, L. P., & Savel'eva, L.I. (2002). *Elovye lesa Rossii*. M., Nauka, 335. (in Russ.).
25. Tarkhanov, S.N. (2019). Populyatsionnaya izmenchivost' yeli finskoy po forme semennykh cheshuy na severe Arkhangel'skoy oblasti. *Lesovedenie*, 3, 208-214. <https://doi.org/10.1134/S0024114819020116>. (in Russ.).
26. Tseplyaev, V.P. (1961). *Lesa SSSR*. M., Sel'khozizdat, 216. (in Russ.).
27. Belokon, M.M., Belokon, Y.S., Petrova, E.A., Vasilyeva, G.V., Efimova, A.P., Zakharov, E.S., Goroshkevich, S.N., & Politov, D.V. (2022). Ancient and modern hybridization of Siberian stone pine and dwarf Siberian pine in the south of Yakutia. *Russian Journal of Genetics*. 58, 1287-1296.
28. Carvalho-Madrigal, S., & Sanín, M.J. (2024). The role of introgressive hybridization in shaping the geographically isolated gene pools of wax palm populations (genus *Ceroxylon*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 193. 108013. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108013>.
29. De La Torre, A.R., Wang, T., Jaquish, B., & Aitken, S.N. (2014). Adaptation and exogenous selection in a *Picea glauca* × *Picea engelmannii* hybrid zone: implications for forest management under climate change. *New Phytologist*, 201 (2), 687-699. <https://doi.org/10.1111/nph.12540>.
30. Karunarathne, P., Zhou, Q., Lascoux, M., & Milesi, P. (2024). Hybridization mediated range expansion and climate change resilience in two conifers. *Global Change Biology*, 30(4), e17262.
31. Krutovskii, K.V., & Bergman, F. (1995). Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst. and Siberian, *Picea obovata* Ledeb., spruces studied by izozime loci. *Heridity*, 74. 464–480. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.67>.
32. Lafontaine, de G., Prunier, J., Gérardi, S., & Bousquet, J. (2015). Tracking the progression of speciation: variable patterns of introgression across the genome provide insights on the species delimitation between progenitor-derivative spruces (*Picea mariana* × *P. rubens*). *Molecular Ecology*, 24 (20), 5229-5247. <https://doi.org/10.1111/mec.13377>.
33. Liu, Y., Xiao, W., Wang, F., Wang, Y., Dong, Y., Nie, W., & Jia, Z. (2024). Adaptive divergence, historical population dynamics, and simulation of suitable distributions for *Picea meyeri* and *P. mongolica* at the whole-genome level. *BMC Plant Biology*, 24(1), 479.
34. Menon, M., Bagley, J.C., Page, G.F.M., Whipple, A.V., Schoettle, A.W., Still, C.J., Wehenkel, C., Waring, K.M., Flores-Renteria, L., Cushman, S.A., & Eckert, A.J. (2021). Adaptive evolution in a

conifer hybrid zone is driven by a mosaic of recently introgressed and background genetic variants. *Communications Biology*, 4, 1-14.

35. Nakvasina, E., Demina, N., Prozherina, N., & Demidova, N. (2019). Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) karst. and *P. Obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European north of Russia. *Central European Forestry Journal*, 65, 121-128.

36. Orlova, L., Gussarova, G., Glazkova, E., Egorov, A., Potokin, A., & Ivanov, S. (2020). Systematics and distribution of spruce species in the north-west of Russia. *Dendrobiology*, 84, 12-29.

37. Popov, P.P. (2012). Reference populations for discriminant analysis in the continuous range of Norway and Siberian spruces. *Russian Journal of Ecology*, 43(1), 13-18. <https://doi.org/10.1134/S1067413612010092>.

38. Popov, P.P. (2017). Population structure in European and Siberian spruces according to their phenotypes. *Russian Journal of Ecology*, 48(5), 403–408. <https://doi.org/10.1134/S1067413617050101>.

39. Pravdin, L.F., & Rostotsev, S.A. (1979). Norway spruce provenance experiments in the USSR. IUFRO Norway spruce meeting. Buharest, 85-99.

40. Reed-Métayer, E., Depardieu, C., Lenz, P., Bousquet, J., & Perron, M. (2025). Spruce hybrids show superior lifespan growth but intermediate response to climate stress compared to their ecologically divergent parental species. *Forest Ecology and Management*, 581(1), 122550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122550>.

41. Tarusawa, Y., Ito, T., & Isagi, Y. (2025). Population genetic structure reveals asymmetric hybridization between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *Pentaphylla* in the Hakkoda Mountains, Northern Japan. *Scientific Reports*, 15, 37677. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-21433-4>.

42. Zhou, Q., Karunaratne, P., Andersson-Li, L., Chen, C., Opgenoorth, L., Heer, K., Piotti, A., Vendramin, G.G., Nakvasina, E., Lascoux, M., & Milesi, P. (2024). Recurrent hybridization and gene flow shaped Norway and Siberian spruce evolutionary history over multiple glacial cycles. *Molecular Ecology*, 33(17):e17495. <https://doi.org/10.1111/mec.17495>.

дата поступления: 14.10.2025

дата принятия: 17.11.2025

© Казанцева М.Н., Попов П.П., Арефьев С.П., 2025