

## Полиморфизм и структура популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на северном пределе распространения вида

И. Ю. КОРОПАЧИНСКИЙ, О. Н. ПОТЕМКИН, А. В. РУДИКОВСКИЙ\*, Е. В. КУЗНЕЦОВА\*\*

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: 1964o@mail.ru

\* Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132  
E-mail: prod@sifibr.irk.ru

\*\* Лимнологический институт СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3  
E-mail: elenakuznetsova01@gmail.com

### АННОТАЦИЯ

На северном пределе обитания ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) изучили полиморфизм основных морфологических характеристик, используемых в диагностике вида, и дали анализ структуры популяций. Результаты сравнили с характеристиками ели из центральных районов ареала. Полученные данные позволяют сделать выводы о структуре популяций и некоторых закономерностях изменчивости ели сибирской в пределах ее ареала.

**Ключевые слова:** ель сибирская, ареал, окраинные популяции, изменчивость растений.

При изучении видов с широким ареалом окраинные популяции растений, как периферийные (расположенные на границе ареала вида), так и маргинальные (вблизи от минимального уровня условий существования), представляют особый интерес для ботанических исследований. В силу ряда особенностей в расположении (географическая изоляция, гибридогенные процессы, ограниченные условия для произрастания, жесткие рамки естественного отбора) с течением времени здесь возможно образование индивидуальных генотипов. Это выражено в биологии, особенностях индивидуального развития и морфо-

логической специфике как отдельных растений, так и окраинных популяций в целом [1–8]. Разнообразие морфологических форм, особые адаптивные характеристики, индивидуальная устойчивость к внешним воздействиям делают такие популяции незаменимым материалом для генетиков и селекционеров, интродукторов, работников лесного хозяйства и др. В связи с этим изучение биологических и фитоценологических особенностей и сохранение генофонда окраинных популяций приобретают особую значимость [9, 10].

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) в Сибири встречается во всех областях и природ-

ных зонах. Широкая экологическая амплитуда вида позволяет ему занимать различные экотопы как на равнине, так и в горных районах. В Красноярском крае и Якутии ель сибирская совместно с лиственницей доходит до Северного полярного круга, образуя северную границу леса. В Горном Алтае и Саянах поднимается до отметки 2800–2200 м над ур. м. При этом в пределах всего ареала вид морфологически очень полиморфен. В работе рассматриваются полиморфизм основных морфологических характеристик ели и структура популяций вида на северном пределе распространения. При этом данные сравниваются с таковыми в центре ареала, в различных местах обитания, что позволяет оценить морфологическую структуру вида на территории Сибири.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения полиморфизма морфологических характеристик и сопоставления структуры популяций ели сибирской в различных регионах ее обитания сравнивались изменчивость основных таксономических признаков, положенных в основу определительных ключей видов рода *Picea* A. Dietr. Изучены популяции на северном пределе произрастания вида, а также в центральных и южных районах Сибири в различных природных зо-

нах и экологически контрастных местах обитания (рис. 1). Эколого-географические характеристики мест произрастания популяций ели приведены в табл. 1. В работе использованы метрические и качественные признаки. Метрические признаки следующие: *A* – длина хвои; *B* – ширина хвои; *C* – высота хвои; *L* – длина женской шишки; *K* – ширина семенной чешуи; *N* – ширина семенной чешуи при окончании крыла семени; *S* – ширина крыла семени; *M* – высота крыла семени; *T* – высота семенной чешуи, *O* – расстояние от окончания крыла семени до окончания семенной чешуи. Для более полного и объективного анализа изменчивости предлагается использование относительных показателей [11–13]. Для характеристики уплощенности хвои использован коэффициент *d*, определяемый как отношение высоты хвои на поперечном срезе к ее ширине. Для описания верхнего края семенной чешуи применен коэффициент *h*, характеризующий вытянутость и сужение последней при ее окончании. Схема измерения хвои и семенной чешуи показана на рис. 2. Уровни изменчивости признаков определяли по шкале, предложенной С. А. Мамаевым [3]. Для изучения морфологической структуры популяций применяли кластерный анализ.

Основным качественным признаком, используемым в диагностике елей, является опу-

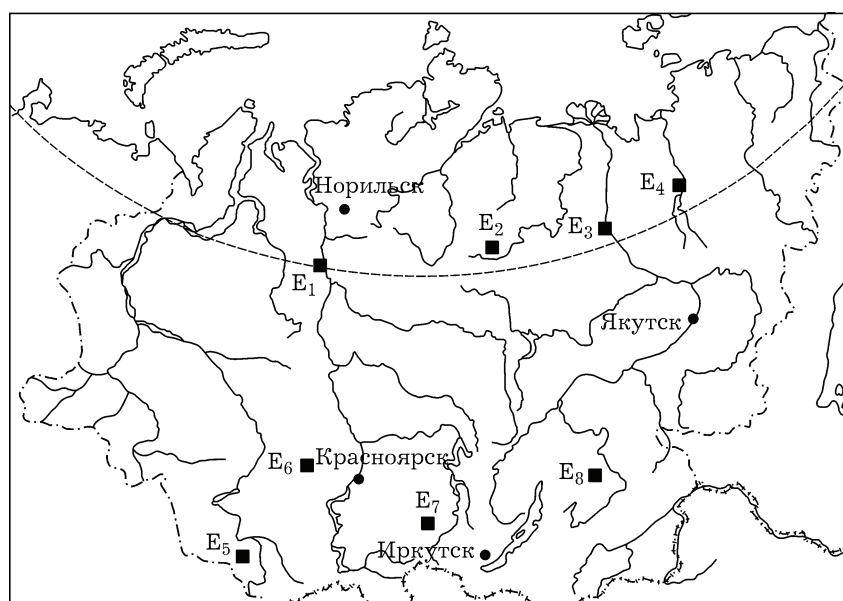


Рис. 1. Места обитания популяций

## Эколого-географические характеристики популяций ели

Популяция	Координаты °с. ш. – в. д.	Место обитания, рельеф	Тип леса, состав
Е <sub>1</sub>	65,80–88,00	Красноярский край, окр. г. Туруханск; ровный	Лиственничник мохово-болотный, 7ЛЗЕ + Б
Е <sub>2</sub>	68,45–112,80	Республика Якутия, Оленекский район, окр. пос. Оленек, правый берег р. Оленек; ровный	Голубично-мохово-лишайниковое лиственничное редколесье, 8ЛЗЕ
Е <sub>3</sub>	66,90–123,30	Республика Якутия, Жиганский район, правый берег р. Лена, 25 км ниже г. Жиганск; ровный	Лиственничник голубично-лишайниковый, 7ЛЗЕ + Б
Е <sub>4</sub>	67,65–133,30	Республика Якутия, Верхоянский район, правый берег р. Яна, 20 км ниже г. Верхоянск; ровный.	Лиственничник мохово-болотный, 8ЛЗ + Б
Е <sub>5</sub>	50,10–87,60	Республика Алтай, Кош-Агачский район, 60 км юго-восточнее пос. Курай, предгорье Северо-Чуйского хребта, левый берег р. Актуру, юго-восточный уклон 30°	Ельник горный, каменистый, разнотравный, 7ЕЗЛ + Б
Е <sub>6</sub>	56,50–85,00	Томская область, окр. г. Томск; ровный	Кедрово-пихтово-еловая зеленомошная тайга, 4Е2К4П + Б + Ос
Е <sub>7</sub>	54,80–99,00	Иркутская область, окр. г. Нижнеудинск; северо-восточный уклон 10°	Ельник болотно-разнотравный, 10Е + Б
Е <sub>8</sub>	56,2–113,5	Республика Бурятия, Северо-Байкальский р-н, правый берег р. Муякан, окрестности г. Северомуйск, Муяканский хребет; северо-восточный уклон 35°	Лиственничник голубично-багульниковый; 7ЛЗЕ

шение молодых однолетних побегов [14–28]. Оценка изменчивости опущения однолетних побегов проводилась по известным методикам Б. Линдквиста [18] и Е. Андерсона [29] и усовершенствованному методу балльной оценки Г. Н. Зайцева [30] при использовании пя-

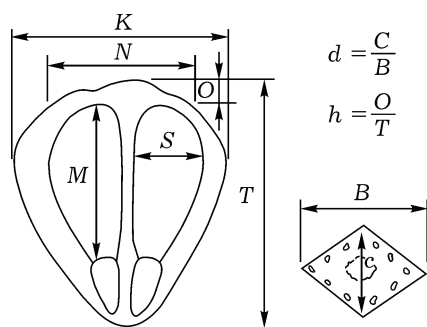


Рис. 2. Метрические признаки, используемые в диагностике елей

тибалльной шкалы. Нами приняты следующие градации в опущении однолетних побегов:

- а) полное отсутствие опущения – 0 баллов
- б) единичное (отдельные редкие волоски) – 1 балл
- в) слабое (редкие волоски по всей поверхности побега) – 2 балла
- г) густое (опущение до 50 % площади побега) – 3 балла
- д) очень густое (опущение 50–100 % площади побега) – 4 балла

Следует отметить, что сплошного (шерстистого) опущения, при котором бы единица площади побега была покрыта полностью, подобно опущению однолетних побегов берез [31–32], у елей, как правило, не встречается. Поэтому под максимальным проявлением признака мы принимали опущение, присутствующее на 60–70 % квадратного миллиметра площади побега. В редком случае доля опущения достигала 80–85 %. Покрытие еди-

ницы площади оценивалось в трех различных точках побега. Как заключение принимался средний результат.

Для оценки изменчивости в каждой из популяций ели использовали не менее 30 случайно выбранных плодоносящих и нормально развитых деревьев примерно одного возраста. С каждого дерева собирали по пять веточек с неповрежденными побегами текущего года и закладывали в гербарий. Полученный таким образом материал значительно перекрывает число экземпляров, необходимое и достаточное в большинстве случаев для анализа полиморфизма. Однако в популяциях с высокой степенью изменчивости большое количество данных позволяет более надежно оценить индивидуальную дисперсию признаков [3, 32, 33].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные позволяют выявить некоторые тенденции направленности изменений метрических показателей основных морфологических характеристик в различных частях ареала ели сибирской и неоднородных эколого-географических характеристик мест обитания популяций, охарактеризовать их морфологическую структуру.

Северные популяции и популяции из центральных районов обитания ели сибирской существенно различаются как по абсолютным метрическим показателям признаков, так и по характеру их полиморфизма. Размер большинства признаков на севере гораздо меньше, чем в центре ареала. Это характерно и для вегетативных органов, и особенно для генеративных. Незначительно изменяются лишь параметры хвои на поперечном срезе, а отношение высоты хвои к ее ширине в обоих случаях близко к единице (табл. 2). Данный факт закономерен как для елей [1, 2], так и для других групп древесных растений [3, 11, 32, 34–41]. При этом одним из лимитирующих факторов развития особей выступают климатические характеристики северных регионов, в частности снижение годовой суммы положительных температур и связанное с этим уменьшение вегетационного периода.

Уровень изменчивости всех метрических признаков уменьшается в северных районах.

В большинстве случаев полиморфизм в центре ареала в 2 раза и более выше, чем в северных популяциях. С уменьшением полиморфизма в северных районах изменяется морфологическая структура популяций. Если в центре ареала вида на уровне  $E_{j,i} = 10,00$  выделяется от 3 до 8 морфологических групп, то на севере на том же уровне – максимум две (рис. 3). Это может говорить об упрощении морфологической структуры популяций при продвижении к северным пределам распространения ели сибирской.

Снижение полиморфизма в популяциях, находящихся в экстремальных для них условиях среды, связано, как отмечает Л. И. Милютин [5], с жесткими рамками отбора в данных регионах. Экстремальные экологические условия обитания организмов на северном пределе их обитания и ограниченные при этом рамки отбора в популяциях в отношении многих видов не вызывают сомнения. В первую очередь низкий уровень индивидуальной изменчивости на северном пределе распространения ели сибирской может быть связан с коротким по сравнению с южными районами вегетационным периодом. Укороченные по времени ростовые процессы формируют хотя и жизнеспособные, но не достаточно развитые вегетативные и генеративные органы. При этом процент формирования жизнеспособных семян хвойных на северном пределе распространения видов гораздо ниже, а периодичность плодоношения реже по сравнению с южными районами [1, 3, 42–45]. Общее замедление роста и развития ведет к сглаживанию морфологического разнообразия признаков, формированию более мелких шишек, короткой хвои и в целом – к уменьшению внутривидового полиморфизма.

В то же время в южных районах ареала ель характеризуется высокими жизненными показателями: нормально плодоносит, возобновляется, образует высокопродуктивные насаждения, что обуславливает богатый внутривидовый полиморфизм [46–52]. В данном случае прослеживается прямая зависимость между структурным разнообразием ценозов и уровнем изменчивости отдельных видов. Отмечено, чем многообразнее уровень организации ценоза, тем выше уровень

## Изменчивость метрических признаков или сибирской на северном пределе произрастания вида и в центре ареала

Признак (расшифровка в тексте)	Популяция ( северные районы распространения вида )									
	$\bar{X} \pm S_x$	C, % / Lim	$\bar{X} \pm S_x$	C, % / Lim	$\bar{X} \pm S_x$	C, % / Lim	$\bar{X} \pm S_x$	C, % / Lim	$\bar{X} \pm S_x$	C, % / Lim
	E <sub>1</sub>	3	4	E <sub>2</sub>	5	6	E <sub>3</sub>	7	8	E <sub>4</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
A	10,3 ± 0,390	7,65 7,30-13,7	10,7 ± 0,382	7,18 7,2-13,4	10,7 ± 0,412	8,43 7,0-12,9	10,2 ± 0,322	8,43 7,0-12,9	10,2 ± 0,322	5,36 7,0-13,2
B	1,00 ± 0,016	8,80 0,89-1,13	1,02 ± 0,015	8,43 0,88-1,14	1,00 ± 0,013	7,49 0,86-1,14	1,02 ± 0,014	7,49 0,86-1,14	1,02 ± 0,014	8,17 0,83-1,15
C	0,99 ± 0,013	7,36 0,87-1,13	0,97 ± 0,019	9,11 0,85-1,10	1,01 ± 0,016	8,83 0,86-1,1	0,94 ± 0,014	8,83 0,86-1,1	0,94 ± 0,014	7,62 0,83-1,10
L	50,2 ± 0,71	7,77 41,05-58,50	51,4 ± 0,68	6,72 42,0-56,70	50,5 ± 0,66	5,73 43,0-56,1	50,6 ± 0,66	5,73 43,0-56,1	50,6 ± 0,66	5,99 44,0-55,0
K	7,85 ± 0,089	6,22 7,40-8,43	8,04 ± 0,091	6,70 7,55-8,70	7,72 ± 0,078	5,63 7,37-8,40	7,88 ± 0,090	5,63 7,37-8,40	7,88 ± 0,090	6,43 7,40-8,42
N	7,03 ± 0,082	7,14 6,62-7,56	7,07 ± 0,076	6,82 6,64-7,55	7,06 ± 0,073	6,43 6,65-7,70	7,10 ± 0,070	6,43 6,65-7,70	7,10 ± 0,070	5,62 6,70-7,70
S	2,46 ± 0,027	5,68 2,00-2,86	2,43 ± 0,022	4,66 2,00-2,80	2,50 ± 0,024	5,32 2,14-2,76	2,51 ± 0,031	5,32 2,14-2,76	2,51 ± 0,031	7,22 2,04-2,83
M	5,17 ± 0,060	6,32 4,83-5,33	5,23 ± 0,064	7,19 4,86-5,44	5,08 ± 0,057	6,66 4,80-5,40	5,20 ± 0,060	6,66 4,80-5,40	5,20 ± 0,060	6,22 4,88-5,46
T	7,89 ± 0,093	9,12 7,68-8,04	7,52 ± 0,088	8,46 7,34-7,80	7,68 ± 0,076	6,46 7,44-8,00	7,72 ± 0,078	6,46 7,44-8,00	7,72 ± 0,078	6,22 7,46-7,88
O	1,90 ± 0,026	8,43 1,78-2,12	1,87 ± 0,025	7,34 1,76-2,12	1,84 ± 0,022	7,22 1,72-2,10	1,84 ± 0,24	7,22 1,72-2,10	1,84 ± 0,24	6,83 1,73-2,11
C/B (d)	1,00 ± 0,015	8,34 0,87-1,13	0,95 ± 0,013	7,22 0,83-1,08	1,00 ± 0,015	6,93 0,85-1,16	0,92 ± 0,013	6,93 0,85-1,16	0,92 ± 0,013	7,12 0,85-1,04
T/O (h)	4,15 ± 0,044	9,54 3,97-4,33	4,02 ± 0,038	8,38 3,87-4,43	4,17 ± 0,041	7,66 4,04-4,36	4,17 ± 0,041	7,66 4,04-4,36	4,17 ± 0,041	6,88 4,05-4,38

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Центр ареала</i>								
	$E_5$	$E_6$	$E_7$	$E_8$	$E_9$	$E_{10}$	$E_{11}$	$E_{12}$
A	$14,2 \pm 0,47$	$16,8$ $11,2-18,3$	$15,1 \pm 0,56$	$24,3$ $11,3-19,4$	$14,8 \pm 0,53$	$20,1$ $11,2-19,0$	$15,0 \pm 0,49$	$17,9$ $11,9-19,$ $13,53$
B	$1,02 \pm 0,022$	$14,44$ $0,80-1,16$	$1,04 \pm 0,024$	$15,87$ $0,83-1,14$	$1,05 \pm 0,027$	$17,22$ $0,85-1,19$	$1,04 \pm 0,023$	$0,83-1,15$ $13,22$
C	$1,00 \pm 0,024$	$14,65$ $0,87-1,14$	$1,00 \pm 0,024$	$14,14$ $0,80-1,16$	$0,89 \pm 0,027$	$16,12$ $0,71-1,10$	$0,90 \pm 0,021$	$0,74-1,12$ $16,57$
L	$75,6 \pm 2,18$	$15,66$ $60,4-90,00$	$78,9 \pm 2,59$	$19,63$ $67,00-91,02$	$76,9 \pm 2,76$	$19,11$ $65,50-92,55$	$77,4 \pm 2,27$	$67,50-90,60$ $10,66$
K	$12,22 \pm 0,170$	$12,30$ $11,68-13,65$	$12,59 \pm 0,167$	$12,28$ $11,70-13,96$	$11,82 \pm 0,186$	$14,77$ $10,80-12,77$	$11,96 \pm 0,158$	$1,82-13,00$ $12,56$
N	$10,06 \pm 0,245$	$13,36$ $9,43-10,72$	$10,11 \pm 0,221$	$11,97$ $9,53-10,78$	$10,02 \pm 0,263$	$13,28$ $9,50-10,66$	$10,10 \pm 0,215$	$9,55-10,60$ $12,44$
S	$5,18 \pm 0,143$	$13,21$ $4,63-5,80$	$5,11 \pm 0,139$	$12,75$ $4,55-5,62$	$5,28 \pm 0,142$	$11,62$ $4,63-5,75$	$5,02 \pm 0,148$	$4,60-5,70$ $14,52$
M	$8,43 \pm 0,098$	$11,88$ $8,22-8,86$	$8,80 \pm 0,110$	$12,64$ $8,34-9,22$	$8,74 \pm 0,083$	$11,94$ $8,30-9,16$	$8,56 \pm 0,112$	$8,26-9,22$ $13,52$
T	$13,24 \pm 0,282$	$13,82$ $12,79-13,75$	$13,40 \pm 0,288$	$15,04$ $12,89-13,77$	$12,94 \pm 0,278$	$14,16$ $12,67-13,43$	$12,86 \pm 0,263$	$12,62-13,65$ $10,18$
O	$1,98 \pm 0,042$	$13,64$ $1,33-2,28$	$1,99 \pm 0,052$	$16,24$ $1,30-2,36$	$1,98 \pm 0,055$	$16,64$ $1,30-2,30$	$1,93 \pm 0,029$	$1,48-2,02$ $13,85$
C/V (d)	$0,98 \pm 0,027$	$14,22$ $0,80-1,11$	$0,96 \pm 0,026$	$15,34$ $0,80-1,12$	$0,84 \pm 0,026$	$16,12$ $0,72-0,97$	$0,86 \pm 0,024$	$0,76-0,96$ $12,68$
T/O (h)	$6,68 \pm 0,075$	$11,43$ $5,93-7,07$	$6,73 \pm 0,080$	$14,22$ $6,01-7,12$	$6,53 \pm 0,083$	$13,18$ $5,89-7,01$	$6,66 \pm 0,080$	$6,07-7,01$

Примечание.  $\bar{X} \pm S_x$  - среднее значение и ошибка среднего; C, % / Lim - коэффициент вариации / предельное значение признака.

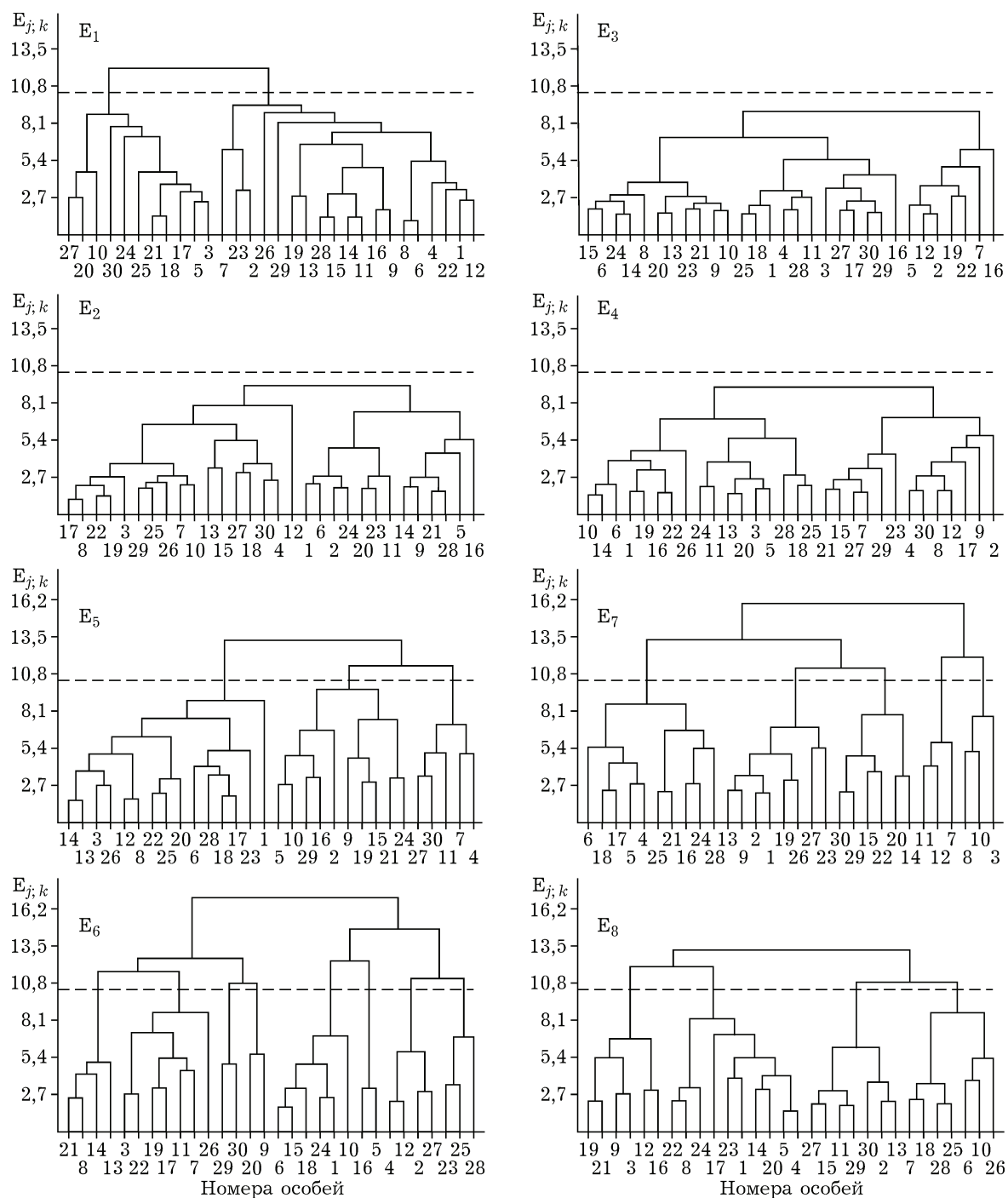


Рис. 3. Морфологическая структура популяций ели сибирской в различных частях ареала

полиморфизма составляющих его единиц, и наоборот.

Внутрипопуляционная изменчивость в опушении однолетних побегов отмечена во всех изученных популяциях (табл. 3). На северном пределе обитания вида молодые побеги всегда имеют густое или очень густое опуше-

ние, которое в некоторых случаях достигает 80 % квадратного миллиметра площади побега (рис. 4). В центральных районах произрастания ели степень проявления признака зависит от места обитания отдельных популяций. Так, в горных районах Республики Алтай (высота произрастания популяции

Изменчивость опушения молодых побегов ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Популяция	Индекс опушения, % от общего числа деревьев				
	0	1	2	3	4
E <sub>1</sub>	–	–	–	22,7	77,3
E <sub>2</sub>	–	–	–	37,0	63,0
E <sub>3</sub>	–	–	8,6	8,6	82,6
E <sub>4</sub>	–	–	–	24,0	76,0
E <sub>5</sub>	–	–	9,5	37,5	53,0
E <sub>6</sub>	26,0	21,7	30,4	10,0	12,0
E <sub>7</sub>	23,0	23,0	8,5	30,1	15,4
E <sub>8</sub>	–	–	37,5	18,8	43,7

1340 м над ур. м.) и на Муяканском хребте (высота произрастания 940 м над ур. м.) преобладают ели с густоопушенными побегами. Доля таких особей 70–90 %. В равнинных районах присутствует весь спектр проявления признака – от неопушенных молодых побегов до густого и очень густого опушения

(рис. 5). Таким образом, характер опушения молодых побегов в популяциях ели сибирской зависит, во-первых, от широтного расположения местопроизрастания популяций, а во-вторых – от абсолютной высоты над уровнем моря. Поэтому утверждение, что ель сибирская “имеет побеги, густо покрытые короткими рыжеватыми волосками” [23, 53, 54], не совсем точно отражает естественную картину проявления признака внутри вида.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции ели сибирской, произрастающие на северной границе обитания вида, своеобразны как по своей морфологической структуре, так и по характеру проявления фенотипических признаков. Основные тенденции в направлении изменчивости от центра ареала к северным районам – существенное уменьшение метрических показателей и

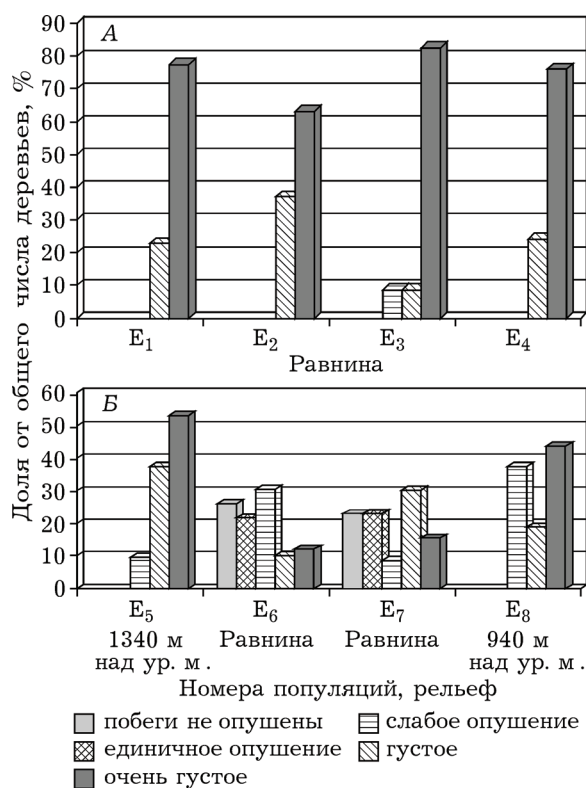


Рис. 4. Распределение особей по степени опушения побега на северном пределе обитания вида (А) и в центре ареала (Б)

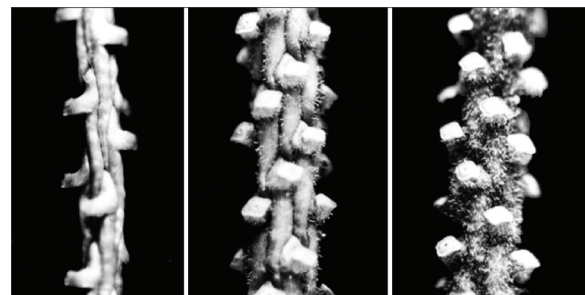


Рис. 5. Индивидуальное опушение молодых побегов ели в популяции E<sub>6</sub>



уровня полиморфизма признаков и изменение общей морфологической структуры популяций. Данные факты подтверждают предположение, что пограничные популяции растений могут содержать генотипы, значительно отличающиеся от таковых для вида в целом, что представляет несомненный интерес для селекции. Выявить подобные особенности возможно лишь при изучении полиморфизма вида в пределах всего его ареала.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Воропанов П. В. Ельники севера. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 179 с.
2. Цепляев В. П. Леса СССР. М.: Гос. изд-во. сельхоз. лит-ры, 1961. 455 с.
3. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
4. Парфенов В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. Минск: Наука и техника, 1980. 202 с.
5. Милютин Л. И. Особенности краевых популяций древесных растений // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 86–97.
6. Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А. Особенности прорастания семян лиственницы сибирской на северном пределе ее ареала в Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 4. С. 73–76.
7. Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А. Местообитания и особенности произрастания лиственницы сибирской на северном пределе распространения в Западной Сибири // Там же. 1999. № 5. С. 77–80.
8. Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А. Особенности ценопопуляций лиственницы сибирской на северном пределе ее произрастания в Западной Сибири // Там же. 2000. № 4. С. 63–65.
9. Потемкин О. Н. Окраинные популяции древесных растений – перспективные доноры видов для интродукции // Проблемы современной дендрологии: мат-лы Междунар. науч. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 289–291.
10. Potemkin O. N. Latitudinal polymorphism of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in Siberia // Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia 2010: Proceedings of Intern. Conf., 25–27.03.2010, Kostelec nad Cernymi lesy, Czech republic, 2010. С. 139–142.
11. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
12. Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 169 с.
13. Попов П. П. Ель европейская и сибирская. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 230 с.
14. Elwes H. J., Henry A. The trees of Great Britain and Ireland. Edinburgh: Privately Printed, 1906. Vol. 1. P. 75–92.
15. Lacassagne M. Etudes morphologique, anatomique et systematique du genre *Picea* // Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse. Toulouse. 1934. Vol. 2, Pt. 3, N 1. P. 1–292.
16. Комаров В. Л. Род *Picea* A. Dietr. // Флора СССР / под ред. В. Л. Комарова. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 144–153.
17. Строгий А. А. Деревья и кустарники Дальнего Востока. Хабаровск, 1934. 235 с.
18. Lindquist B. The main varieties of *Picea abies* [L.] Karst. in Europe with a contribution to the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation // Acta horti berg. 1948. Vol. 14, N 7. P. 249–342.
19. Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 268 с.
20. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 188 с.
21. Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 612 с.
22. Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. 415 с.
23. Крюссман Г. Хвойные породы. М.: Лесн. пром-сть, 1986. 255 с.
24. Коропачинский И. Ю. Род *Picea* A. Dietr. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / под ред. С. С. Харкевича. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. Т. 4. С. 12–14.
25. Schmidt P. A. Beitrag zur Systematik und Evolution der Gattung *Picea* A. Dietr. // Flora. Bd. 182. 1989. S. 435–459.
26. Schmidt P. A. Beitrag zur Kenntnis der in Deutschland anbaufähigen Fichten (Gattung *Picea* A. Dietr.) // Mitt. Dtsch. Dendrol. 1991. Ges. 80. S. 7–72.
27. Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Академ. изд-во “ГЕО”, 2002. 707 с.
28. Потемкин О. Н. Использование признака опушения молодых побегов в диагностике видов рода *Picea* A. Dietr // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 615–624.
29. Andersson E. Introgressive hybridization. N.Y., 1949. 110 p.
30. Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1983. 256 с.
31. Данченко А. М. Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных, 1972. 24 с.
32. Шемберг М. А. Береза каменная: систематика, география, изменчивость. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 175 с.
33. Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
34. Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1961. 209 с.
35. Махнев А. К. Закономерности географической изменчивости вегетативных органов берез // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. Свердловск. 1970. Вып. 75. С. 28–36.
36. Махнев А. К. Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами // Там же. 1971. Вып. 82. С. 30–79.
37. Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.

38. Шемберг М. А. Изменчивость морфологических признаков и внутривидовая структура каменной березы // Препринт. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1981. 26 с.
39. Шемберг М. А. Березы Сибири и Дальнего Востока (Систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 21 с.
40. Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 121 с.
41. Усов В. Н. К систематике и внутривидовой изменчивости ели корейской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 177–186.
42. Некрасова Т. П. Географические закономерности изменения посевных качеств семян сосны в Западной Сибири // Изв. Новосиб. отд. ВГО. 1957. Вып. 1. С. 32–46.
43. Некрасова Т. П. Особенности лесного семеноводства в Заполярье // Лесное хоз-во. 1961. № 1. С. 7–14.
44. Гусев И. И. Продуктивность ельников Севера. Л., 1978. 232 с.
45. Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 182 с.
46. Милютин Л. И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1963. 20 с.
47. Парфенов В. И. Исследование еловых лесов и внутривидовая изменчивость ели обыкновенной на юге ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1964. 22 с.
48. Парфенов В. И. Фитоценотические особенности еловых лесов в южной части ареала (в Полесье) // Геоботанические исследования. Минск: Наука и техника, 1966. С. 113–117.
49. Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. С. 51–59.
50. Попов П. П. Семеношение ели сибирской на Урале // Лесное хоз-во. 1978. № 12. С. 35–37.
51. Попов П. П. Посевные качества семян ели сибирской // Там же. 1980. № 2. С. 64–65.
52. Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука, 1989. 104 с.
53. Соколов С. Я. Род *Picea* A. Dietr. // Деревья и кустарники СССР / под ред. С. Я. Соколова, Б. К. Шишкина. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1949. Т. 1. С. 122–153.
54. Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1957. 742 с.

## **Polymorphism and Structure of Siberian Spruce (*Picea obovata* Ledeb.) Populations at the Northern Limits of the Species Distribution**

I. Yu. KOROPACHINSKIY, O. N. POTEMKIN, A. V. RUDIKOVSKIY\*, E. V. KUZNETSOVA\*\*

*Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: 1964o@mail.ru*

*\*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS  
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132  
E-mail: prod@sifibr.irk.ru*

*\*\*Limnological Institute SB RAS  
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya, 3  
E-mail: elenakuznetsova01@gmail.com*

Polymorphism of the main morphological characteristics used in species diagnostics was studied at the northern limits of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) habitation. The analysis of population structure was performed. The results were compared with the characteristics of spruces from the central regions of the area. The data obtained permit making the conclusions about population structure and a pattern of Siberian spruce variation within the area.

**Key words:** Siberian spruce, area, marginal populations, plant variation.