РАЗДЕЛ I. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ СПЕЦИАЛЬНОСТЬ 03.00.00.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ЧАСТОТЕ ФЕНОТИПОВ В РАЙОНАХ БОЛГАРИИ РОДОПЫ И РИЛА

INDIVIDUAL DIVERSITY OF NORWAY SPRUCE OF THE FREQUENCY OF FENOTYPES IN THE AREAS OF BULGARIA RODOPEs AND RILA

АЛЕКСАНДРОВ А.Х.¹
НЕДКОВА Е.Б.²
ПОПОВ П.П.³

ALEXANDROV A.KH.¹
NEDKOVA E.B.²
POPOV P.P.³

¹*Отделение аграрных и лесных наук
Болгарской академии наук*

¹*Department of Agrarian and Forestry
Sciences Bulgarian Academy of Sciences*

²*Институт леса Болгарской академии
наук*

²*Forest Institute Bulgarian Academy of
Sciences*

³*Институт проблем освоения Севера
Тюменского НЦ СО РАН*

³*Institute of Northern Development of Tyumen
Scientific Centre SB RAS*

ipospopov@mail.ru

ipospopov@mail.ru

doi: 10.18411/pivsn-1

idsp: pivsn-1

Аннотация

На территории Болгарии в районе Родопы (Чепеларе, Пампорово, Смолян) средние показатели формы семенных чешуй ели обыкновенной составляют: коэффициент сужения (C_n – *coefficient of narrowing*) 29–32, коэффициент вытянутости (C_p – *coefficient of projection*) 65–70, их разность ($C_n - C_p$) –35...–38 %. В районе Рила (Боровец) соответствующие коэффициенты равны: 32–33, 63–64, –30...–33 %. В районе Родопы выделяются 5 фенотипов особей (e , eem , em , emm , m), частота особей фенотипа ели европейской (e , eem , em) составляет 77–87, «промежуточных» фенотипов (emm , m , mms) 13–23 %. В районе Рила выделяются 6 (e , eem , em , emm , m , mms), частота особей фенотипа ели европейской составляет 67–71, «промежуточных» фенотипов 29–33 %. Показатель разнообразия популяций по частоте фенотипов в первом составляет 4.50 (3.85–5.13), во втором – 5.29 (4.87–5.57).

Ключевые слова: Болгария, Родопы, Рила, ель обыкновенная, фенотипы, показатель разнообразия.

Abstract

On the territory of Bulgaria in the Rhodope region (Chepelare, Pamporovo, Smolyan), the average parameters of the shape of the seed scales of the spruce are: C_n - coefficient of narrowing 29-32, coefficient of projection (C_p) - 65-70, their difference ($C_n - C_p$) -35 ... -38%. In the Rila area (Borovets) the corresponding coefficients are: 32-33, 63-64, -30 ... -33%. In the Rhodope five phenotypes of individuals are distinguished (e , em , em , emm , m), in the Rila - 6 (e , em , em , emm , m , mms). The frequency of individuals of the European spruce phenotype (e , eem , em) in the first is 77-87, in the second 67-71%, of the "intermediate"

phenotypes (emm, m, mms) 13-23 and 29-33%. The indicator of the diversity of populations in the frequency of phenotypes in the first is 4.50 (3.85-5.13), in the second - 5.29 (4.87-5.57).

Key words: Bulgaria, Rhodopes, Rila, Norway spruce, populations, phenotypes, diversity indicator.

ВВЕДЕНИЕ

Территория Болгарии является одним из районов южной окраины ареала ели обыкновенной. Ель здесь уникальна по полиморфизму многих признаков [1, с. 7]. Здесь впервые проведены исследования по определению относительного положения ели в Рила-Родопском районе в системе елей европейской и сибирской на основе метрической оценки их главного систематического признака – формы семенных чешуй [2, с. 5]. Впервые обнаружены так называемые добавочные В-хромосомы [11, с. 82], которые встречаются в популяциях ели сибирской [8, с. 79]. Структуру популяций ели по частоте фенотипов, выделяемых на метрической основе, здесь практически не изучали, хотя сохранение биологического разнообразия предусмотрено законодательством.

ЦЕЛЬ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение индивидуального разнообразия ели в районах Родопы и Рила на основе 9-классной градации фенотипов особей, выделяемых по метрическим параметрам фенотипов популяций.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рило-Родопский горный лесной район расположен в южной и юго-западной части Болгарии, климат континентально-средиземноморский, благоприятный для произрастания многих видов растений, в том числе и ели обыкновенной. Объектами исследований являются еловые фитоценозы естественного происхождения, располагающиеся на разной высоте над уровнем моря: в районе Родопы от 1000 до 2150 м, в районе Рила – от 1250 до 1750 м [2, с. 5]. Основным требованием при подборе опытных участков было достаточное количество деревьев ели в возрасте репродукции (50 лет и более). Методика заготовки исходного материала предусматривает сбор не менее 100 шишек примерно средней длины по одной от каждого дерева, обеспечивающих высокую достоверность получаемых результатов, прежде всего, для расчетов коэффициентов сужения (*coefficient of narrowing* – C_n) и вытянутости (*coefficient of projection* – C_p) верхней (наружной) части семенных чешуй [9, с. 71]. Коэффициент C_n определяется в виде отношения ширины чешуйки (d) на 0.1 наибольшей ее величины (D) от верхнего края к ней же, обычно в процентах: $C_n = d : D \times 100$, коэффициент C_p определяется отношением расстояния от верхнего края (h) до положения наибольшей ширины (D) к ней же: $C_p = h : D \times 100$. Наиболее информативным показателем дифференциации особей и популяций елей европейской и сибирской является показатель разности ($C_n - C_p$) коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй.

На обширных пространствах восточноевропейской части ареала елей европейской (обыкновенной) и сибирской выделяются 9 больших районов распространения популяций разных фенотипов [10, с. 1389]: *P.e.* (*Picea europaea*); *P.eem.* (*P. europaea-europaea-medioxima*); *P.em.* (*P. europaea-medioxima*); *P.emm.* (*P. europaea-medioxima-medioxima*); *P.m.* (*P. medioxima*); *P.mms.* (*P. medioxima-medioxima-sibirica*); *P.ms.* (*P. medioxima-sibirica*); *P.mss.* (*P. medioxima-sibirica-sibirica*); *P.s.* (*P. sibirica*), различающихся в среднем на 10 % показателя $C_n - C_p$: –50; –40; –30; –20; –10; 0; 10; 20; 30 % соответственно. Такую же градацию и параметры показателя $C_n - C_p$ принимаем и для определения фенотипов особей в популяциях ели Болгарии (*e*, *eem*, *em*, *emm*, *m*, *mms*, *ms*, *mss*, *s*). Это наиболее объективный прием выделения фенотипов особей в популяциях [12, с. 404].

Подразделение особей любой популяционной выборки по таким классам представляет собой вариационный ряд, обработка которого в нашем случае сводится к определению частоты фенотипов и показателя внутривариационного разнообразия [6, с. 40] по частоте фенотипов. Показатель разнообразия определяется как квадрат суммы подкоренных значений частот фенотипов: $M = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_n})^2$, где M – показатель разнообразия, $p_1, p_2 \dots p_n$ – частоты фенотипов в долях единицы.

Весь ряд фенотипов особей можно разделить на три группы – особи фенотипов ели европейской (e, eet, em), промежуточной формы (emm, m, mms) елей европейской и сибирской и особи фенотипов ели сибирской (ms, mss, s). Такое разделение фенотипов особей и популяций соответствует положению их в пространстве ареала [10, с. 1388] и формы семенных чешуй, обусловленной, главным образом, естественной (интрогрессивной) гибридизации елей европейской и сибирской [4, с. 63; 7, с. 64-80]. При математико-статистической обработке материалов измерений семенных чешуй использовали элементы дискриминационного анализа [5, с. 136]. Общее число особей (или шишек), использованных для анализа составляет в районе Родопы 752 в 7 выборках, в районе Рила – 342 в 3 выборках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Средние показатели формы семенных чешуй ели (C_n, C_p и $C_n - C_p$) сравнительно мало изменяются в связи с высотой положения популяций над уровнем моря [2, с. 8-9]. Хотя при визуальной оценке формы чешуй обычно отмечают некоторую высотную динамику фенотипов (форм) по этому признаку от var. *acuminata* и *europaea* в нижних поясах гор до var. *fennica, obovata, rotundata* в верхних [1, с. 7]. Поэтому, далее анализируются две совокупности выборок (группы популяций) в районе Родопы и в районе Рила в той последовательности мест сбора шишек [1, с. 5].

Таблица 1

Средние показатели формы семенных чешуй и фенотипической структуры популяций ели обыкновенной в районах Болгарии Родопы и Рила

Местонахождение популяций	ПФСЧ			Частота фенотипов, %						М
	C_n	C_p	$C_n - C_p$	1	2	3	4	5	6	
Родопы										
Чепеларе, Лопуха	29	67	-38	31	37	19	10	3	–	4.37
Чепеларе, Проглед	31	68	-37	28	35	22	11	4	–	4.50
Пампорово, Тереклица	31	67	-36	28	30	19	17	6	–	4.71
Пампорово, Студенец	30	65	-35	17	34	27	19	3	–	4.51
Пампорово, Снежанка	31	69	-38	27	39	21	13	–	–	3.85
Смолян, Св. Кирик	32	68	-36	25	27	30	11	5	2	5.13
Смолян, Перелик	32	70	-39	34	28	23	12	3	–	4.46
Среднее	31	68	-37	27	33	23	13	4	–	4.50
Рила, Боровец										
Говедарци	33	63	-30	14	27	26	18	10	5	5.57
Пистата	32	64	-32	18	25	28	19	7	3	5.43
Мечит	31	64	-33	17	30	24	18	11	–	4.87
Среднее	32	64	-32	16	28	26	18	9	3	5.29

Примечание. Местонахождение популяций приведено по А. Александров, П. Попов, 2009; ПФСЧ (показатели формы семенных чешуй): C_n – коэффициент сужения (*coefficient of narrowing*), C_p – коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй ели (*coefficient of projection*) (по П.П. Попов, 1999); фенотипы особей: 1 – е, 2 – eet, 3 – em, 4 – emm, 5 – m, 6 – mms, 7 – ms, 8 – mss, 9 – s (по Р.Р. Роров, 2017); М – показатель разнообразия по частоте фенотипов. В выборках по 95–134 особей;

Средние показатели формы семенных чешуй (C_n и C_p) в исследуемых группах популяций мало различаются (табл. 1), квадрат дистанции Махаланобиса [3, с. 136] составляет всего 0.260. Но на общей шкале (Root 1) относительных расстояний (рис. 1) различия несколько больше, величина показателя (Root 1) для популяций из района Родопы составляет -0.157 ± 0.0354 , для популяций из района Рила $+0.352 \pm 0.0552$.

Различие достоверно на самом на самом высоком уровне ($t = 7.52$), хотя в обоих случаях средние показатели на общей шкале близки к нулю. Коэффициент вариации показателя Root 1 равен 27 и 39 % соответственно, то есть вариация его в районе Рила заметно больше, чем в районе Родопы. Различия групп популяций больше выражены по комплексному показателю ($C_n - C_p$) формы семенных чешуй: –37 (–35 ... –38) и –32 (–30 ... –33) %.

Исходя из принятого деления особей на фенотипы, оказывается, что в районе Родопы в популяциях ели выделяются 5 фенотипов особей (e, ee, et, etm, t), из них 83 (77–87) фенотипы ели европейской и 17 % – частота «промежуточных» (etm, t, mms). В районе Рила соответствующие показатели равны 6 (e, ee, et, etm, t, mms), 70 (67–71) и 30 %. В районе Родопы заметно преобладание трех первых фенотипов особей (27, 33, 23 %), меньше частота фенотипов etm, et . В районе Рила больше частота фенотипов ee (28 %), et (26 %) и etm (18 %), меньше частота фенотипов e, t, mms (рис. 2). Особей фенотипов, близких к ели сибирской нет.

Рис. 1. Распределение особей ели в районах Болгарии Родопы и Рила на общей шкале относительных расстояний (Root 1) по показателям формы семенных чешуй (C_n и C_p).

Рис. 2. Частота фенотипов особей ели (1-6) в популяциях ели в районах Болгарии Родопы и Рила.

В соответствии со структурой популяций изменяется и показатель их разнообразия по частоте фенотипов особей. В районе Родопы он в среднем равен 4.50 (3.85–5.13) в районе Рила – 5.29 (4.87–5.57). Изменчивость его небольшая, коэффициент вариации по всем 10 выборкам равен 11.4 %. по 7 выборкам (Родопы) он еще меньше (8.5 %).

Между средним показателем формы семенных чешуй ($C_n - C_p$) и показателем разнообразия по фенотипам имеется значительная корреляция: корреляционное отношение равно 0.877 ± 0.1702 ; коэффициент корреляции равен -0.833 ± 0.1857 . Уравнения регрессии следующие:

$$M = 0.153C_n - C_p + 10.12; \quad C_n - C_p = 4.53M - 56.64,$$

где M – показатель разнообразия, $C_n - C_p$ – разность коэффициентов сужения и вытянутости верхней части семенных чешуй. Ошибка уравнений равна 0.169. То есть,

чем больше выражена заостренность чешуй в популяциях ели, тем ниже уровень разнообразия и, наоборот, с уменьшением заостренности чешуй возрастает показатель их разнообразия по частоте фенотипов.

Межгрупповые (Родопы, Рила) различия показателей формы семенных чешуй, уровня разнообразия указывают на то, что ель в районе Родопы характеризуется (несколько) более заостренной формой семенных чешуй, чем в районе Рила. Причиной этих различий, возможно, являются условия формирования и генезиса популяций в предшествующий период. Предполагать влияние генов ели сибирской (через перенос пыльцы на такие большие расстояния) на генофонд ели в районе Рила нет оснований. Возможно также некоторое генетическое влияние географических «иноземных» происхождений ели на территории Болгарии [1, с. 7]. В литературе давно обсуждался вопрос о так называемой горной ели, например, в Карпатах за счет остаточных признаков ели, близкой к сибирской (как, например, в Альпах) в послеледниковое время [3, 27] и она могла влиять на генофонд более «острочешуйчатой» ели. Об этом же до некоторой степени свидетельствует наличие добавочных хромосом [11, с. 82].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Болгарии в районах Родопы и Рила наблюдается значительная изменчивость ели по форме семенных чешуй. В районе Родопы (Чепеларе, Пампорово, Смолян) выделяются 5 фенотипов особей (*e*, *eet*, *et*, *ett*, *t*). Частота особей фенотипа ели европейской (*e*, *eet*, *et*) составляет 77–87, «промежуточных» фенотипов (*ett*, *t*, *mts*) 13–23%. Показатель внутривидового разнообразия популяций по частоте фенотипов в среднем равен 4.50 (3.85–5.13). В районе Рила (Боровец) аналогичные показатели равны: 32 (32–33), 64 (63–64), –32 (–30...–33) %; число фенотипов 6 (*e*, *eet*, *et*, *ett*, *t*, *mts*); частота особей фенотипа ели европейской 67–71%, «промежуточных» фенотипов 29–33%, показатель разнообразия – 5.29 (4.87–5.57). Между средними показателями формы семенных чешуй в популяциях ели и разнообразия по частоте фенотипов имеется достоверная корреляция. Результаты исследования представляют собой новую информацию о биологических особенностях ели в районах Болгарии Родопы и Рила, они могут быть полезны для совершенствования приемов изучения изменчивости ели обыкновенной и близких к ней видов.

1. Александров А. Х. Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst.) в Болгарии по форме чешуй // Горскостопанская наука. 1984. Т. 21. № 6. С. 3–11.
2. Александров А., Попов П. Фенотипическое положение ели в Рило-Родопском районе Болгарии в видовом комплексе ели европейской и сибирской // Наука за гората. Forest science. 2009. № 2. С. 3–19.
3. Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. № 7. С. 5–40.
4. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Труды института экологии и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60–66.
5. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
6. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. Москва. Наука, 1982. С. 38–45.
7. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с.
8. Круклис М.В. Кариологические особенности *Picea obovata* Ledeb. // Лесоведение. 1971. № 2. С. 76–84.
9. Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
10. Попов П.П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 11. С. 1384–1402.
11. Ташев А.Н., Седельникова Т.С., Пименов А.В. Число хромосом и хромосомные перестройки у ели обыкновенной *Picea abies* (L.)Karst. в лесах Рило-Родопского горного массива Болгарии // Сибирский лесной журнал. 2015. № 5. С. 77–86.
12. Popov P.P. Population Structure in European and Siberian Spruces According to Their Phenotypes // Russian Journal of Ecology. 2017. Vol. 48, N 5, pp. 403–408.