

Лесное хозяйство

Оригинальная статья

УДК 502/504:630.165.1:630.165.5

DOI: 10.26897/1997-6011-2022-1-109-116

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

ЛЕБЕДЕВ АЛЕКСАНДР ВЯЧЕСЛАВОВИЧ^{1,2✉}, канд. с.-х. наук, доцент
alebedev@rgau-msha.ru

ГЕМОНОВ АЛЕКСАНДР ВЛАДИМИРОВИЧ¹, канд. с.-х. наук, старший преподаватель
agemonov@yandex.ru

СЕЛИВЕРСТОВ АНТОН МИХАЙЛОВИЧ¹, магистрант

¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, г. Москва, ул. Прянишникова, 19, Россия

² Государственный природный заповедник «Кологривский лес» имени М.Г. Синицына; 157440, Костромская область, Кологривский р-н, г. Кологрив, Некрасова, 48, Россия

Целью исследования является изучение фенотипической структуры и разнообразия популяций ели в условиях государственного заповедника «Кологривский лес» (Костромская область). Заповедник расположен в условиях естественной гибридизации ели сибирской и ели европейской с образованием промежуточных форм. Актуальность изучения изменчивости и популяционной структуры ели в регионе обусловлена потребностями в познании ее внутривидовой дифференциации и микроэволюции в зоне интрогрессивной гибридизации, сохранением генофонда, а также необходимостью ее селекционного улучшения как основного источника древесины. Сбор экспериментального материала проводился летом 2020 г. на территории заповедника в двух изолированных участках (Кологривский и Мантуровский). Фенотипическая структура популяций определялась по комплексной оценке признаков и по форме семенной чешуи. Еловые популяции в государственном заповеднике «Кологривский лес» характеризуются значительным полиморфизмом признаков. Результаты, полученные по комплексному показателю, согласуются с оценками встречаемости фенотипов по форме семенной чешуи. Преобладающими на территории являются фенотипы промежуточных форм елей. Разнообразие елей в данных условиях может быть использовано в лесном хозяйстве при выборе и обосновании наиболее продуктивных и устойчивых фенотипов, а также при выделении и сохранении популяционного генофонда.

Ключевые слова: ель, Кологривский лес, фенотипическая структура, внутривидовое разнообразие

Формат цитирования: Лебедев А.В., Гемонов А.В., Селиверстов А.М. Фенотипическая структура и разнообразие популяций ели заповедника «Кологривский лес» // Природообустройство. – 2022. – № 1. – С. 109-116. DOI: 10.26897/1997-6011-2022-1-109-116.

© Лебедев А.В., Гемонов А.В., Селиверстов А.М., 2022

Scientific article

PHENOTYPIC STRUCTURE AND DIVERSITY OF SPRUCE POPULATIONS OF THE KOLOGRIVSKY FOREST NATURE RESERVE

LEBEDEV ALEXANDR VYACHESLAVOVICH^{1,2✉}, candidate of agricultural sciences, associate professor
alebedev@rgau-msha.ru

GEMONOV ALEXANDR VLADIMIROVICH¹, candidate of agricultural sciences, senior lecturer
agemonov@yandex.ru

SELIVERSTOV ANTON MIKHAILOVICH¹, holder of a master's degree

¹Russian state agrarian university – MAA named after C.A. Timiryazev; 127434, Moscow, Timiryazevskaya ul., 49, Russia

²«State natural reserve «Kologrivsky les» named after M.G. Sinityn»; 157440, Kostroma region, Kologrivsky district, town Kologriv, Nekrasova, 48, Russia

The aim of the study is to study the phenotypic structure and diversity of spruce populations in the state reserve «Kologrivsky forest». The reserve is located in the conditions of natural hybridization of Siberian spruce and European spruce with the formation of intermediate forms. The relevance of studying the variability and population structure of spruce in the region is due to the need for understanding its intraspecific differentiation and microevolution in the zone of introgressive hybridization, preservation of the gene pool, and the need for its selective improvement as the main source of wood. The collection of experimental material was carried out in the summer of 2020 on the territory of the reserve in two areas isolated from each other (Kologrivsky and Manturovsky). The phenotypic structure of populations was determined by a comprehensive assessment of traits and by the shape of the seed scales. Spruce populations in the state reserve «Kologrivsky forest» are characterized by significant polymorphism of traits. The results obtained for the complex indicator are consistent with the estimates of the occurrence of phenotypes by the shape of the seed scales. Phenotypes of intermediate forms of spruce are predominant in the territory. The variety of spruces under these conditions can be used in forestry in the selection and substantiation of the most productive and stable phenotypes, as well as in the isolation and preservation of the population gene pool.

Keywords: spruce, Kologrivsky forest, phenotypic structure, intraspecific diversity

Format of citation: Lebedev A.V., Gemonov A.V., Seliverstov A.M. Phenotypic structure and diversity of spruce populations of the Kologrivsky Forest Reserve // Природобустройство. – 2022. – № 1. – С. 109-116. DOI: 10.26897/1997-6011-2022-1-109-116.

Введение. Считается, что государственный заповедник «Кологривский лес» (Костромская область) расположен в части подзоны южной тайги, где происходит процесс вытеснения елового леса сибирского типа (эдификатор *Picea obovata* Ledeb.) еловым лесом западноевропейского типа (эдификатор *Picea abies* (L.) H. Karst.) [1, 2]. Результатом пересечения ареалов является процесс гибридизации с образованием популяций промежуточных форм. Отечественным монографом хвойных Е.Г. Бобровым [3, 4] было обосновано выделение в качестве самостоятельных видов *P. Abies* и *P. Obovata*, а выдвинутая теория интрогрессивной гибридизации позволила объединить промежуточные формы в гибридный вид – ель финская (*Picea × fennica* (Regel) Kom.).

Впервые ель финская была описана в 1863 г. Е. Regel [5] в качестве разновидности ели европейской по материалам, собранным в районе Хельсинки (Финляндия). Подробно история изучения систематики ели финской приводится в работе Л.В. Орловой и А.А. Егорова [6].

Диагностика ели финской затруднена ввиду того, что ее признаки занимают промежуточное положение между елью сибирской и елью европейской. Кроме того, в пределах ее ареала нет единообразия этих признаков. В результате субъективных оценок признаков часто получают несопоставимые результаты даже в границах одного района, поэтому к настоящему времени нет объективной картины распространения

популяций промежуточных форм ели и их фенотипической структуры [7].

Ель является одной из основных лесобразующих пород Костромской области, а также биосферного резервата и государственного заповедника «Кологривский лес». Актуальность изучения изменчивости и популяционной структуры ели в регионе обусловлена потребностями в познании ее внутривидовой дифференциации и микроэволюции в зоне интрогрессивной гибридизации, сохранением генофонда, а также необходимостью ее селекционного улучшения как основного источника древесины.

Несмотря на детальные изучения фенотипической структуры ельников [2], которые выполнялись в 1980-е гг. в памятнике природы «Кологривский лес», они носили весьма локальный характер. Поэтому необходимо проведение более детальных исследований с охватом новых территорий.

Цель исследований: изучение фенотипической структуры и разнообразия популяций ели в условиях государственного заповедника «Кологривский лес» (Костромская область).

Материалы и методы исследований. Сбор экспериментального материала проводился летом 2020 г. на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» имени М.Г. Ситницына в двух изолированных участках: Кологривском (Кологривский, Нейский, Чухломский и Парфеньевский районы Костромской области)

и Мантуровском (Мантуровский район Костромской области). На первом из них преобладающими коренными типами леса являются ельники, а на втором – сосняки с соответствующими эдификаторами [8, 9]. Всего было обследовано 14 популяций ели, в том числе 11 – на Кологривском участке (заповедное ядро, на водосборах рек

Понга, Сеха, Черная, Лондушка), 3 – на Мантуровском (влажные места обитания, не затронутые пожаром 1972 г.). Местоположение, средние высота и диаметр, возраст и тип леса фитоценозов, в которых осуществлялся сбор материалов, производилась оценка морфологических признаков ели, приведены в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика обследованных еловых фитоценозов

Table 1

Characteristics of the surveyed spruce phytocenoses

№	Широта и долгота <i>Latitude and longitude</i>	Возраст, лет <i>Age, years</i>	Средний диаметр, см <i>Average diameter, cm</i>	Средняя высота, м <i>Average height, m</i>	Количество отобранных шишек, шт. <i>Quantity of selected cones, pcs</i>	Тип леса <i>Type of forest</i>
Кологривский участок / Kologrivsky area						
1	58°47'59"; 43°59'08"	270*	76	32	22	Ельник папоротниковый <i>Ferny spruce forest</i>
2	58°47'48"; 43°58'26"	120*	28	25	22	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
3	58°47'47"; 43°58'08"	180*	31	34	22	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
4	58°47'38"; 43°57'49"	160*	36	32	23	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
5	58°47'23"; 43°57'14"	200*	34	25	23	Ельник хвощево-сфагновый <i>Horsetail sphagnum spruce forest</i>
6	58°47'09"; 43°56'51"	120	24	22	19	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
7	59°00'21"; 43°46'24"	170	36	28	23	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
8	58°55'13"; 43°46'22"	250*	32	34	23	Ельник кисличный <i>Oxalis spruce forest</i>
9	58°54'48"; 43°51'41"	60	28	25	23	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
10	58°54'13"; 43°54'12"	50	26	22	23	Ельник зеленомошный <i>Green moss spruce forest</i>
11	58°55'32"; 43°49'21"	170	28	24	23	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>
Мантуровский участок / Manturovsky area						
12	58°03'16"; 44°36'23"	100	32	25	23	Ельник разнотравно-вейниковый <i>Motley grass-reed spruce forest</i>
13	58°03'38"; 44°39'56"	150	32	25	21	Ельник кисличный <i>Oxalis spruce forest</i>
14	57°58'60"; 44°38'71"	100	28	25	23	Ельник черничный <i>Blueberry spruce forest</i>

Примечание: * – Абсолютно разновозрастные древостои, средние таксационные показатели указаны для доминантных деревьев.

Note: * – absolutely different age stands, average taxation indicators are shown for dominant trees.

Основной особенностью анализа изменчивости морфологических признаков ели в гибридной зоне является сравнение статистически надежных выборок данных с морфометрическими моделями

исходных видов [2]. Шкала оценок признаков, принятых в анализе, приведена в таблице 2.

Тип шишки является обобщенным признаком, характеризующим в общих чертах как

размер шишки, так и степень заостренности и вытянутости семенной чешуи, и хорошо характеризует глобальное размещение форм ели на евроазиатском континенте. Для характеристики габитуса шишки использовалась шкала типов шишки [10, 11], в которой все разнообразие перехода от ели европейской к ели сибирской разделено на пять групп (рис. 1).

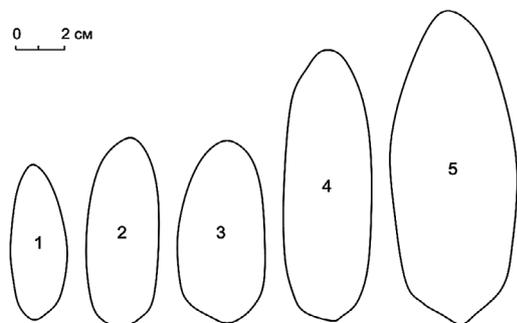


Рис. 1. Типы формы шишек:

- 1) ель сибирская типичная;
- 2) гибрид ели сибирской с елью европейской;
- 3) гибрид ели европейской с елью сибирской;
- 4) ель европейская типичная;
- 5) ель европейская, форма акумината

Fig.1. Types of cone shape:

- 1) Siberian spruce typical;
- 2) hybrid of Siberian spruce with European spruce;
- 3) hybrid of European spruce with Siberian spruce;
- 4) European spruce typical;
- 5) European spruce, acuminate form

С учетом рекомендаций [2] были использованы дополнительные признаки, уточняющие морфологию семенной чешуи (рис. 2): форма недоразвитой семенной чешуи в месте прикрепления шишки к побегу (три основных типа – округлая, заостренная, вытянутая); характер зазубренности конца семенной чешуи из средней части шишки (ровный, зазубренный, раздвоенный); форма бокового края (выгнутая, прямая, вогнутая). По длине шишки были установлены три градации: длиннее, чем 100 мм; от 80 до 100 мм; короче, чем 80 мм. По толщине шишки приняты три ступени: толще 20 мм, от 15 до 20 мм и тоньше 15 мм. По длине хвои приняты следующие градации [2]: длиннее, чем 20 мм; от 15 до 20; короче, чем 15 мм. Образцы хвои отбирались с вершины дерева (первая мутовка).

Для оценки опушенности однолетних побегов использовались методы В. Lindquist [12] и Е. Andersson [13], а также уточненный метод Г.Н. Зайцева [14]. Градация опушенности побегов оценивалась по пятибалльной шкале [15]: 1) полное отсутствие опушения; 2) отдельные редкие волоски; 3) слабое опушение (редкие волоски по всей поверхности побега); 4) плотное

опушение (до 50% поверхности побега); 5) очень плотное опушение (50-100% поверхности побега).

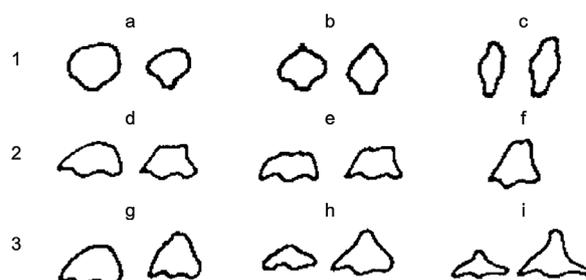


Рис. 2. Признаки семенной чешуи ели:

- 1) форма семенной чешуи у основания шишки:
 - a) округлая, b) заостренная, c) вытянутая;
- 2) форма конца семенной чешуи:
 - d) ровный, e) зазубренный, f) раздвоенный;
- 3) форма бокового края семенной чешуи:
 - g) выгнутый, h) прямой, i) вогнутый

Fig. 2. Signs of spruce seed scales:

- 1) the shape of the seed scales at the base of the cone is:
 - a) rounded, b) pointed, c) elongated;
- 2) the shape of the end of the seed scales:
 - d) smooth, e) serrated, f) forked;
- 3) the shape of the lateral edge of the seed scales:
 - g) arched, h) straight, i) concave

По рисунку корки выделялись три формы [2]: чешуйчатая, свойственная для ели европейской; трещиноватая – признак ели сибирской; чешуйчато-трещиноватая, свойственная для ели из гибридной зоны. Последнюю можно охарактеризовать следующим образом: укорачиваются и теряют четкость продольные трещины на корке, пластинки корки принимают форму, близкую к квадратной, края пластинок начинают заметно отставать от ствола, что характерно для ели европейской.

Приводятся также сведения о том, что метрические оценки формы семенной чешуи могут служить мерой дифференциации особей и популяций ели европейской и сибирской [7, 16]. Для этого у семенной чешуи измеряются несколько показателей (рис. 3): длина чешуи (H), длина от середины до вершины (h), ширина по середине чешуи (D) и ширина верхушки на расстоянии $1/10$ ширины чешуи (d). Структура популяций определяется коэффициентами сужения и вытянутости семенной чешуи [16].

Коэффициент сужения (C_n) находится по формуле:

$$C_n = d : D \times 100.$$

Коэффициент вытянутости (C_p) вычисляется по формуле:

$$C_p = h : D \times 100.$$

Шкала оценки признаков ели

Table 2

Scale of spruce signs assessment

Морфологический признак <i>Morphological sign</i>	Оценки в баллах ели / <i>Spruce assessment in balls</i>		
	Европейская / <i>European</i>	Гибридная / <i>Hybrid</i>	Сибирская / <i>Siberian</i>
Тип шишки / <i>Type of cone</i>			
1			0
2		1	
3		2	
4		3	
5	4		
Форма семенной чешуи у основания шишки / <i>The shape of the seed scales at the base of the cone</i>			
Округлая / <i>Rounded</i>			0
Заостренная / <i>Pointed</i>		1	
Вытянутая / <i>Elongated</i>	2		
Форма конца семенной чешуи / <i>The shape of the end of the seed scales</i>			
Ровный / <i>Smooth</i>			0
Зазубренный / <i>Serrated</i>		1	
Раздвоенный / <i>Forked</i>	2		
Форма бокового края семенной чешуи / <i>The shape of the lateral edge of the seed scales</i>			
Выгнутый / <i>Arched</i>			0
Прямой / <i>Straight</i>		1	
Вогнутый / <i>Concave</i>	2		
Длина шишки, мм / <i>Length of the cone, mm</i>			
<80			0
80...100		1	
> 100	2		
Толщина шишки, мм / <i>Thickness of the cone, mm</i>			
<15			0
15...20		1	
>20	2		
Степень опушенности / <i>Pubescence degree</i>			
1			0
2		1	
3		2	
4		3	
5	4		
Длина хвои, мм / <i>Length of needles, mm</i>			
< 15			0
15...20		1	
>20	2		
Форма корки / <i>Crust shape</i>			
Трещеноватая / <i>Cracked</i>			0
Трещеновато-чешуйчатая / <i>Cracked-Scaly</i>		1	
Чешуйчатая / <i>Scaly</i>	2		
Теоретические суммарные оценки / <i>Theoretical summary estimates</i>			
Ель сибирская / <i>Spruce Siberian</i>			0
Ель гибридная / <i>Spruce Hybrid</i>		11	
Ель европейская / <i>Spruce European</i>	22		

В общей сложности во всех обследуемых популяциях определены морфометрические показатели более 3700 семенных чешуй. Наиболее информативным показателем дифференциации особей и популяций елей

европейской, сибирской и их промежуточных форм является разность коэффициентов сужения и вытянутости семенной чешуи [7, 16]. Определение фенотипов проводится с использованием данных таблицы 3.

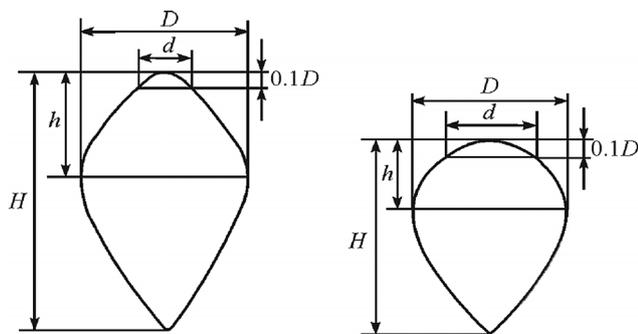


Рис. 3. Схема измерения семенной чешуи шишек
Fig. 3. Scheme of measurement of seed scales of cones

Таблица 3

Условные индексы фенотипов ели

Table 3

Conditional indices of spruce phenotypes

$C_n - C_p$	Фенотип / <i>Phenotype</i>	Вид / <i>Species</i>
-50	e	Ель европейская <i>Spruce European</i>
-40	eem	
-30	em	
-20	emm	Гибридная форма <i>Hybrid shape</i>
-10	m	
0	mms	
10	ms	Ель сибирская <i>Spruce Siberian</i>
20	mss	
30	s	

Первый блок фенотипов (e, eem, em) представляет ель европейскую, следующий блок (emm, m, mms) – промежуточную форму ели европейской и сибирской, а последний блок (ms, mss, s) – ель сибирскую. Такое подразделение фенотипов соответствует сложившимся представлениям об интрогрессивной гибридизации елей (европейской и сибирской), а также географической дифференциации популяции – разных групп (фенотипов) в общем пространстве их ареала [16].

Результаты и обсуждение. Комплексная оценка признаков для изучаемых популяций показала, что преобладающими на территории заповедника являются промежуточные формы ели (рис. 4) со средним суммарным количеством баллов 11. В двух популяциях Кологривского участка заповедника (№ 6 и № 9) суммарные оценки приближаются к значениям, более характерным для ели европейской. Популяция № 9 представлена лесными культурами и елью естественного возобновления. Вероятно, что лесные культуры создавались посадочным материалом ели европейской.

В целом можно сказать, что для Кологривского участка все исследуемые популяции относятся к гибридным формам (средний суммарный балл – 12). На Мантуровском участке 66%

популяций относится к ели сибирской, 33% – к гибридным формам (средний балл составляет 6).

Результаты, полученные по комплексному показателю, согласуются с оценками встречаемости фенотипов по форме семенной чешуи. Исходя из оценок формы семенной чешуи получено, что на Кологривском участке представлены особями промежуточных форм 74% случаев популяции, на Мантуровском участке – 41%, а в целом по заповеднику – 67% (рис. 5). Кологривский и Мантуровский участки, являясь изолированными друг от друга, отличаются в структуре встречаемости фенотипов. На Мантуровском участке преобладающими являются фенотипы ели сибирской (45%), а ельники представлены на незначительной площади в переувлажненных местообитаниях и вдоль русла лесных рек и ручьев.

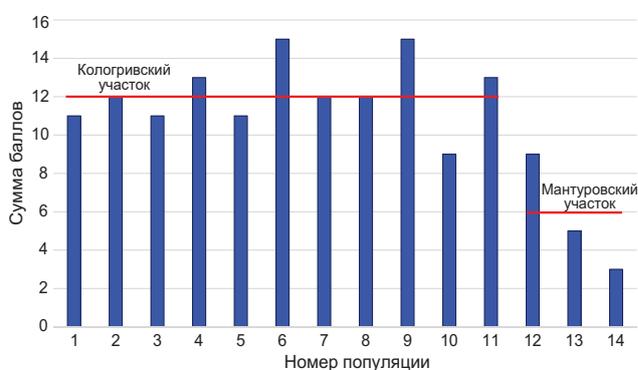


Рис. 4. Суммарные оценки признаков в популяциях ели (красные линии – средние по участкам заповедника)

Fig. 4. Summary estimates of signs in spruce populations (red lines – average for areas of the reserve)

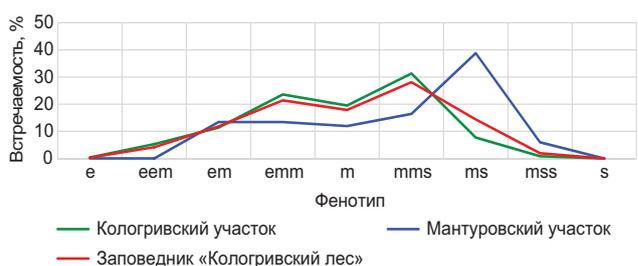


Рис. 5. Встречаемость фенотипов ели в популяциях заповедника «Кологривский лес»

Fig. 5. Occurrence of spruce phenotypes in the populations of the reserve «Kologrivsky forest»

Для заповедника «Кологривский лес» нами впервые были отобраны и проанализированы образцы из северной части Кологривского участка и с Мантуровского участка. Полученные результаты согласуются и дополняют

ранее проведенные исследования в Костромской области и на территории заповедника.

Для памятника природы «Кологривский лес», который в 2006 г. вошел в состав ядра организованного заповедника, в 1980-е гг. был выявлен широкий полиморфизм морфологических признаков. Это является результатом гибридного происхождения ели, которая была отнесена к виду ели финской [2]. В 2016 г. для старовозрастных ельников, расположенных в районе слияния рек Сеха и Черная, ель также была отнесена к гибридной форме *P. × fennica* [18].

В 2017 г. П.П. Поповым с соавт. [19] на примере заповедника «Кологривский лес» изучалась структура популяций ели по форме семенной чешуи и длине шишек на участках ельников разных типов леса: кислично-черничном (*P. oxalidoso-myrtillosum*), кислично-липняковом (*P. oxalidoso-tiliosum*), кисличном (*P. oxalidosum*), черничном (*P. myrtillosum*), чернично-долгомошном (*P. myrtilloso-polytrichosum*). Автором сделан вывод о том, что на территории заповедника представлены популяции, которые являются типичной промежуточной формой елей европейской

и сибирской. Около 3/4 всех особей в популяциях относятся к промежуточным фенотипам.

В исследовании Н.В. Рыжовой с соавт. [17] выявлено, что в границах Костромской области гибридные фенотипы с доминирующими характеристиками *P. obovata* широко распространены в северных районах. При этом гибридные фенотипы с признаками, одинаково характерными для *P. Abies* и *P. obovata*, а также с доминирующими характеристиками обоих видов и с доминирующими характеристиками *P. Abies* рекомендуются для искусственного лесовосстановления.

Выводы

Еловые популяции в государственном заповеднике «Кологривский лес» характеризуются значительным полиморфизмом признаков. Преобладающими на территории являются фенотипы промежуточных форм елей *emm*, *m*, *mms*. Разнообразие елей в данных условиях может быть использовано в лесном хозяйстве при выборе и обосновании наиболее продуктивных и устойчивых фенотипов, а также при выделении и сохранении популяционного генофонда.

Библиографический список

1. **Бобров Е.Г.** Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смена растительного покрова // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 8. – С. 699-701.
2. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес») / Ю.Д. Абагуров, А.В. Письмеров, А.Я. Орлов и др. – М.: Наука, 1988. – 220 с.
3. **Бобров Е.Г.** История и систематика рода рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. – 1971. – Вып. 7. – С. 5-40.
4. **Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. – Л., 1978. – 188 с.
5. **Regel E.L.** *Pinus abies* L. var. *fennica* // Gartenflora. – 1863. – Vol. 12. – P. 95-96.
6. **Орлова Л.В., Егоров А.А.** К систематике и географическому распространению ели финской (*Piceafennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // Новости систематики высших растений. – 2010. – № 42. – С. 5-23.
7. **Попов П.П.** Распространение популяции промежуточной формы елей европейской и сибирской в российской части ареала // Лесохоз. информ.: Электронный сетевой журнал. – 2020. – № 1. – С. 69-75. <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07>.
8. **Дубенок Н.Н.** Динамика лесов заповедника «Кологривский лес» / П.В. Чернявин, А.В. Лебедев, А.В. Гемонов // Вестник Поволжского государственного технологического

References

1. **Bobrov E.G.** Introgressivnaya gibridizatsiya, formoobrazovanie i smena rastitelnogo pokrova // Botanicheskij zhurnal. – 1972. – Т. 57, № 8. – S. 699-701.
2. **Korennyye temnohvojnyye lesa yuzhnoj tajgi (rezervat «Kologrivskij les»)** / Yu.D. Abatur, A.V. Pisjmerov, A.Ya. Orlov i dr. – M.: Nauka, 1988. – 220 s.
3. **Bobrov E.G.** Istoriya i sistematika roda *Picea* A. Dietr. // Novosti sistematiki vysshih rastenij. – 1971. – Вып. 7. – S. 5-40.
4. **Bobrov E.G.** Lesoobrazuyushchie hvojnyye SSSR. – L.: 1978. – 188 s.
5. **Regel E.L.** *Pinus abies* L. var. *fennica* // Gartenflora. – 1863. – Vol. 12. – P. 95-96.
6. **Orlova L.V., Egorov A.A.** K sistematike i geograficheskomu rasprostraneniuy eli finskoj (*Piceafennica* (Regel) Kom., *Pinaceae*) // Novosti sistematiki vysshih rastenij. – 2010. – № 42. – S. 5-23.
7. **Popov P.P.** Rasprostranenie populyatsii promezhutochnoj formy elej evropejskoj i sibirskoj v rossijskoj chasti areala // Lesohoz. inform.: elektronnyj setevoj zhurnal. – 2020. – № 1. – S. 69-75. <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.07>
8. **Dubenok N.N.** Dinamika lesov zapovednika «Kologrivskij les» / P.V. Chernyavin, A.V. Lebedev, A.V. Gemonov // Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tehnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie. – 2016. – № 3(31). – S. 5-18.

университета. – Серия «Лес. Экология. Природопользование». – 2016. – № 3(31). – С. 5-18.

9. **Лебедев А.В.** Изучение изменения растительного покрова заповедника «Кологривский лес» по материалам дистанционного зондирования Земли // Лесохозяйственная информация. – 2020. – № 2. – С. 43-53.

10. **Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. – М., 1975. – 176 с.

11. **Правдин Л.Ф.** Интрогрессивная гибридизация ели европейской и ели сибирской // Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР: к VII Международному лесному конгрессу. – М.: Лесная промышленность, 1972. – С. 325-328.

12. **Lindquist B.** 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, № 7. – P. 249-342.

13. **Andersson E.** Introgressive Hybridization. – New York, 1949. – 109 p.

14. **Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. – М.: Наука, 1983.

15. **Koropachinskii I.Yu., Potemkin O.N., Rudikovskii A.V., Kuznetsova E.V.** Polymorphism and Structure of Populations of Siberian Spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at the Northern Limits of the Species Distribution. Contemporary Problems of Ecology. – 2012. – Vol. 5, № 2. – P. 127-135.

16. **Попов П.П.** Фенотипическая структура популяции *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 11. – С. 1384-1402.

17. **Рыжова Н.В.** Морфология шишек и продуктивность ели в Костромской области / В.В. Шуттов, И.А. Коренев, В.А. Мальшев, О.Ю. Лебедев // Лесоведение. – 2003. – № 5. – С. 61-64.

18. **Чернявин П.В.** Некоторые аспекты фенотипической структуры старовозрастных ельников заповедника «Кологривский лес» // Лесной вестник. – 2016. – № 5. – С. 179-183.

19. **Попов П.П., Арефьев С.П., Казанцева М.Н.** Фенотипическая структура популяции ели в заповедниках Центрально-Лесном, «Кологривский лес» и «Басеги» // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. – 2017. – Т. 3, № 3. – С. 50-60.

Критерии авторства

Лебедев А.В., Гемонов А.В., Селиверстов А.М. выполнили теоретические исследования, на основании которых провели обобщение и написали рукопись, имеют на статью авторское право и несут ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов

Статья поступила в редакцию: 24.11.2021 г.

Одобрена после рецензирования 21.01.2022 г.

Принята к публикации 14.02.2022 г.

9. **Levedev A.V.** Izuchenie izmeneniya rastitel'nogo pokrova zapovednika "Kologrivskij les" po materialam distantsionnogo zondirovaniya Zemli // Lesohozyajstvennaya informatsiya. – 2020. – № 2. – S. 43-53.

10. **Pravdin L.F.** Elj evropejskaya i elj sibirskaya v SSSR. – M., 1975. – 176 s.

11. **Pravdin L.F.** Introgressivnaya gibridizatsiya eli evropejskoj i elj sibirskoj // Lesnoe hozyajstvo i lesnaya promyshlennost SSSR: k VII Mezhdunarodnomu lesnomu kongressu. – M.: Lesnaya promyshlennost, 1972. – S. 325-328.

12. **Lindquist B.** 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, № 7, P. 249-342.

13. **Andersson E.** Introgressive Hybridization. New York, 1949. 109 p.

14. **Zaitsev G.N.** Metodika biometricheskikh raschetov. – M.: Nauka, 1983.

15. **Koropachinskii I.Yu., Potemkin O.N., Rudikovskii A.V., Kuznetsova E.V.** Polymorphism and Structure of Populations of Siberian Spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at the Northern Limits of the Species Distribution. Contemporary Problems of Ecology, 2012, Vol. 5, № 2, P. 127-135.

16. **Popov P.P.** Fenotipicheskaya struktura populyatsii *Picea abies* i *P. obovata* (Pinaceae) na vostoке Evropy // Botanicheskij zhurnal. – 2013. – Т. 98, № 11. – S. 1384-1402.

17. **Ryzhova N.V.** Morfologiya shishek i produktivnost eli v Kostromskoj oblasti / V.V. Shutov, I.A. Korenev, V.A. Malyshev, O.Yu. Lebedev // Lesovedenie. – 2003. – № 5. – S. 61-64.

18. **Chernyavin P.V.** Nekotorye aspekty fenotipicheskoy struktury starovozrastnykh eljnikov zapovednika "Kologrivskij les" // Lesnoj vestnik. – 2016. – № 5. – S. 179-183.

19. **Popov P.P., Arefjev S.P., Kazantseva M.N.** Fenotipicheskaya struktura populyatsii eli v zapovednikah Tsentralno-Lesnom, "Kologrivskij les" i "Basegi" // Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopolzovanie. – 2017. – Tom 3, № 3. – S. 50-60.

Criteria of authorship

Lebedev A.V., Gemonov A.V., Seliverstov A.M. carried out theoretical studies, on the basis of which they generalized and wrote the manuscript. Lebedev A.V., Gemonov A.V., Seliverstov A.M. have a copyright on the article and are reAccepted for publication

Conflict of interests

The authors state that there are no conflicts of interests

The article was submitted to the editorial office 24.11.2021

Approved after reviewing 21.01.2022

Accepted for publication 14.02.2022