

УДК 630.582.475.2 (571.51)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А.П. Барченков, Л.И. Милютин

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru

Исследованы особенности изменчивости вегетативных и генеративных органов лиственницы в Средней Сибири. Установлены основные закономерности внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости в северных и южных районах Средней Сибири. Выявлено, что внутрипопуляционная изменчивость исследуемых признаков стабилизируется в наиболее однородных условиях существования популяции. Изучение межпопуляционной изменчивости показало, что распределение некоторых признаков зависит от экологических особенностей региона, а ряд признаков являются относительно стабильными на протяжении всего ареала лиственницы в Средней Сибири. Это исследование дополнило многолетние материалы изучения изменчивости лиственницы в Сибири и внесло определенный вклад в систематику данного рода.

The features of vegetative and generative organs variability of larch in Middle Siberia have been investigated. The main regularities of intrapopulation and interpopulation variability have been obtained in northern and southern regions of Middle Siberia. The results obtained have shown that intrapopulation variability of investigated features is stabilized in more homogeneous conditions of a population existence. The study of interpopulation variability has shown that distribution of some features depends on ecological conditions of region, and some features are rather stable across area of a larch in Middle Siberia. This research has confirmed again and added variability studying of a larch in Siberia and brought the essential contribution to study of larch.

ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость лиственницы сибирской изучается на протяжении длительного времени как в природных популяциях [8, 14, 15, 16, 20, 23 и др.], так и в искусственных насаждениях [2, 3, 4, 6, 7, 10, 17, 21, 29 и др.] В результате получен большой экспериментальный и методический материал по этому вопросу. Однако большинство работ затрагивает в основном южные районы произрастания лиственницы и относительно мало данных по изменчивости лиственницы сибирской у северных границ ареала. В то же время изучение северных

популяций является особенно актуальным, так как именно в северных широтах сосредоточены основные насаждения лиственницы, которые произрастают в экстремальных экологических условиях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования являются популяции лиственницы сибирской, расположенные в северных и южных районах Красноярского края и республики Хакасии. Характеристика пробных площадей приведена в таблице 1.

Таблица 1 - Характеристика пробных площадей

№ пробной площади	Координаты		Тип леса	Возраст насаждения	Примечания
	с. ш.	в. д.			
1	67°13′	87°47′	чернично-зеленомошный	150-200	В районе реки Сухариха
2	67°13′	90°32′	голубично-зеленомошный	110-180	Горы Путорана
3	68°26′	90°19′	зеленомошно-черничный	280-300	В районе озера Хантайское
4	55°15′	90°10′	разнотравный	60-100	Вблизи г. Ужура
5	55°20′	90°15′	»	60-100	»
6	55°25′	90°15′	»	60-100	»
7	54°20′	89°55′	осочково-крупнотравный	100	Вблизи п. Туим
8	54°10′	90°10′	разнотравный	60	Вблизи п. Сон

В работе исследована изменчивость таких показателей, как: длина и ширина шишек, число чешуй в шишке, форма края семенной чешуи, окраска микростробилов, длина хвои, число хвоинок в пучке, окраска и опушенность годичного побега. Изменчивость признаков изучалась в пределах популяции и в межпопуляционном масштабе. Вариация количественных признаков оценивалась методами математической статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Длина шишек

В предыдущих исследованиях [8, 9, 14, 20, 23] установлено, что длина шишек весьма изменчива на протяжении всего ареала лиственницы сибирской. В литературе указывается, что средняя длина шишек лиственницы в Туве изменяется от 17 до 34 мм [23], на Алтае и в Саянах – от 14,3 мм до 39,0

мм [8], в Приангарье – от 20 до 44 мм [16]. В отрогах Кузнецкого Алатау в южных районах Красноярского края и в Хакасии, по нашим данным, длина шишек изменяется от 20,3 до 35,7 мм со средним уровнем вариации 13 – 15,3%. По показателям, полученным в северных популяциях, существенных отклонений от указанных диапазонов значений не

обнаружено. На Таймыре длина шишек изменяется от 16,7 до 34 мм с вариацией 8,8 – 13%, в районе п. Туруханск от 19 до 30 мм [20]. Наименьшая изменчивость признака зафиксирована в горной популяции на плато Путорана (пробная площадь №2), здесь значения признака изменяются на низком уровне (табл. 2) .

Таблица 2 - Изменчивость показателей генеративных органов лиственницы сибирской в Средней Сибири

Расположение популяции в ареале	№ пробной площади	Длина шишек (мм)		Ширина шишек (мм)		Число чешуй в шишке (шт.)	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv (%)	$X_{cp} \pm m_x$	Cv (%)	$X_{cp} \pm m_x$	Cv (%)
Северные популяции	1	26,6±0,6	13,0	22,3±0,6	14,4	28,1±0,7	14,2
	2	23,8±0,4	8,8	20,2±0,5	12,8	26,2±0,5	11,1
	3	27,2±0,5	10,0	27,3±0,5	10,5	27,4±0,6	11,3
Южные популяции	4	28,0±0,7	13,5	26,3±0,6	13,6	31,0±0,9	15,6
	5	26,3±0,7	14,0	27,0±0,7	13,2	28,3±0,9	17,8
	6	26,9±0,8	15,3	27,3±0,7	13,5	28,5±0,9	19,1
	7	29,3±0,6	12,0	27,6±0,5	10,0	31,8±0,8	13,3
	8	25,1±0,6	13,2	23,3±0,5	11,9	29,9±0,8	14,5

Примечание: X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – средняя квадратичная ошибка; Cv – коэффициент вариации

Полученные результаты изучения внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской позволяют заключить, что в крайне суровых условиях произрастания вариация длины шишек стабилизируется, а значение признака снижается. Аналогичная зависимость установлена [8] на Урале и в Западной Сибири. В этих регионах Н.В. Дылис обнаружил, что длина шишек лиственницы сибирской, произрастающей в лесотундре, в 1,5 – 2 раза меньше, чем у деревьев, растущих в тайге, а изменчивость этого признака как у отдельных деревьев, так и у целых групп гораздо слабее в лесотундре, чем в таежных лесах [8]. Однако на территории Средней Сибири четкой закономерности уменьшения размера шишек с юга на север не прослеживается. Достоверные отличия проявляются только в угнетенных популяциях в горах Путорана и Кузнецкого Алатау. По-видимому, изменчивость этих признаков в большей степени зависит от экологических условий произрастания популяции. Реакция растения на действие локальных экологических факторов перекрывает генетические различия между полярной и енисейской расами лиственницы сибирской. Аналогичная зависимость прослеживается и у других сибирских видов лиственницы [1, 12, 26].

Ширина шишек

Ширина шишек является одним из самых неустойчивых признаков, так как она зависит не только от генетических и экологических факторов формирования шишки, но и от степени раскрытия её чешуй, обусловленной, в свою очередь, целым рядом причин, в том числе и погодными условиями во время взятия образцов [14]. Н.В. Дылисом [8] обнаружена зависимость между шириной и длиной шишек лиственницы сибирской. Например, для Обской лесотундры это отношение составило 1:1,3, по данным В.С. Онучина [23] в Туве это соотношение изменялось от 1:0,90 до 1:1,00. В наших исследованиях отношение длины шишки к ее ширине для северных районов составило 1:1,8, в южных популяциях Красноярского края и в Хакасии это соотношение было

от 1:1,06 до 1:1,09. Изменчивость данного соотношения вызвана различием факторов, определяющих вариацию этих двух признаков и от него главным образом зависит изменчивость формы шишек [8].

Н.В. Дылис [8] установил, что в целом ширина шишек лиственницы сибирской колеблется от 10 до 46 мм. В наших исследованиях на территории Средней Сибири ширина шишек лиственницы изменялась от 14,7 до 31,9 мм с низким и средним уровнями изменчивости (Cv=10,5–14,4%) в северных популяциях, от 18,7 до 35 мм со средней вариацией (Cv=13,2–13,6%) на юге Красноярского края и низким уровнем изменчивости в Хакасии (Cv = 10 – 11,9%) (усредненные данные по каждой пробной площади представлены в таблице 2).

При оценке географической изменчивости ширины шишек установлено, что данный признак так же, как и длина шишек, во многом определяется дифференциацией экологических условий произрастания и существенно изменяется только в горных районах Средней Сибири. Так, низкие средние значения признака были установлены в горных популяциях (пробная площадь 2 - плато Путорана и пробная площадь 8 - Сонский лесхоз в Хакасии) (табл. 2)

Помимо климатических факторов на изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы могут влиять фитоценозные условия произрастания. Так, по мнению Ф.Д. Аврова [2], размеры шишек имеют определенную адаптивную ценность, связанную с возобновительной способностью популяций и конкуренцией в фитоценозах в различных лесорастительных условиях. Популяции, произрастающие в наиболее теплых и влагообеспеченных лесорастительных условиях, имеют больший размер шишек и большую семенную продуктивность из-за высокого уровня конкуренции в фитоценозах. Напротив, в суровых климатических и лесорастительных условиях, где лиственница является единственным доминантом лесных сообществ, шишки оказываются более мелкими и малосемен-

ными. В некоторой степени, с помощью данной гипотезы можно объяснить отсутствие статистически значимых различий по размеру шишек между двумя изученными нами северными популяциями (пробные площади 1 и 3) и насаждениями на юге Средней Сибири. Так, в отличие от пробной площади 2, расположенной практически в чистом лиственничнике в горах Путорана, на пробных участках 1 и 3 отмечено значительное присутствие березы и ели в составе древостоя. На юге Средней Сибири все пробные площади были заложены в смешанных лиственнично-березовых древостоях, где конкурентная борьба за выживание и распространение вынуждает лиственницу формировать больший размер генеративных органов размножения и больший семенной потенциал.

Число чешуй в шишке

Этому признаку в систематике лиственниц придается обычно довольно большое значение и при этом не только диагностическое, но и филогенетическое. Между тем этот признак считается очень неустойчивым, в пределах вида у сибирской лиственницы число чешуй колеблется от 9 до 69 шт. [8].

По исследованиям ряда авторов [8, 9, 14, 17], изменчивость числа чешуй тесно связана с варьированием длины шишек. Это находит свое выражение в высоком коэффициенте корреляции данных признаков. Однако эта зависимость не бывает полной, она может определяться и другими факторами, например, размером чешуй. Кроме этого, в известной степени на изменчивость числа чешуй в шишке, как и на длину шишки, влияют экологические условия. Например, в лиственничниках, произрастающих на сухих гребнях сопков, число чешуй в шишках меньше, чем в популяциях, расположенных на влажных глубоких почвах северных склонов [8]. Однако и эта закономерность весьма ограничена, поскольку сравнительно не редки случаи, когда у лиственниц, произрастающих в довольно суровых условиях, имеющих сильно ослабленный рост и по высоте, и по диаметру, шишки оказываются с большим числом чешуй, нежели у лиственниц, произрастающих в более благоприятных условиях среды и отличающихся гораздо более интенсивным ростом в высоту и по диаметру [9]. Таким образом, в предыдущих исследованиях не выявлено прямолинейной связи между изменчивостью числа чешуй и экологическими условиями.

В наших исследованиях также проявляется параллелизм в изменчивости числа чешуй в шишке с ее длиной. Например, наименьшее число чешуй в шишке ($X_{cp} = 26,2$ шт), как и наименьшая длина шишек, установлено в северной популяции лиственницы в горах Плато Путорана (пробная площадь 2). Кроме того, практически во всех северных популяциях отмечена большая стабильность признака по сравнению с южными. Наибольшее значение признака наблюдалось на пробной площади 7 ($X_{cp} = 31,8$ шт) в нижнем поясе отрогов Кузнецкого Алатау в Хакасии. На юге Красноярского края (на пробных площадях 5 и 6) число чешуй в шишке существенно не отличалось от данного показателя в северных популяциях, но проявляло большую внутривидовую

онную изменчивость (табл. 2).

Таким образом, анализ полученных результатов изучения изменчивости количественных признаков генеративных органов лиственницы сибирской показал, что в крайне суровых условиях севера проявляется большая стабильность размера шишек и числа чешуй в них по сравнению с южными популяциями, что, в некоторой степени, может определяться как экологическими, так и фитоценоотическими особенностями произрастания. В межпопуляционной изменчивости как на севере, так и на юге Средней Сибири определенной закономерности в изменчивости данных признаков не прослеживается, существенные отличия проявляются только в крайне неблагоприятных условиях произрастания в горах Путорана и Кузнецкого Алатау. Полученные результаты свидетельствуют о том, что эти признаки в значительной степени могут определяться реакцией растений на действие экологических факторов. Поэтому выделение Н.В. Дылисом [8] полярной расы лиственницы сибирской на основании низких показателей параметров шишек можно считать весьма условным и требующим в дальнейшем, более крупномасштабных исследований.

Форма края семенной чешуи

В систематике лиственницы форма края семенной чешуи имеет диагностическое значение. Одним из отличительных признаков лиственницы сибирской, главным образом от лиственницы Гмелина, является округлая форма края семенной чешуи, тогда как у лиственницы Гмелина преобладают выемчатая и прямая формы [14]. В литературе отмечено, что экологические условия в пределах определенного географического района не влияют на изменчивость структуры популяции по форме края семенных чешуй и данный признак определяется только генотипическими особенностями, что обуславливает его важную роль в диагностике видов лиственницы [8; 14].

В наших исследованиях в северных популяциях лиственницы сибирской особи с округлыми чешуями составили от 63,3 до 93,3%. От 6,7 до 20% представлено деревьями с прямым краем семенной чешуи. При этом в горных условиях плато Путорана встречаемость особей с прямым и выемчатым краем семенной чешуи увеличивается. Например, наибольшее число особей с прямым (20%) и выемчатым (16%) краем семенной чешуи обнаружено на пробной площади 2. Исходя из полученных данных и принимая во внимание в среднем низкие показатели размера шишек, можно предположить, что в этой популяции происходит, хотя и незначительное, перекрывание признаков лиственниц сибирской и Гмелина, что говорит о том, что данная популяция входит в зону интрогрессивной гибридизации этих видов, западная граница которой проходит именно в горах Путорана [25]. По данным В.Б. Куваева [15], в горах Путорана лиственницы сибирская и Гмелина не разделяются широкой полосой гибридных форм, как на юге, а непосредственно контактируют, сменяя друг друга на высотном профиле. Здесь же размещаются гибриды этих видов. Лиственницы сибирская и Чекановского приурочены почти исключи-

тельно к благоприятным восточным и южным склонам с высотами 500-600 м над у моря. Лиственница Гмелина встречается на склонах всех экспозиций и доходит до высоты 900 м в виде угнетенных карликовых и стланиковых форм. Различные гибриды лиственниц сибирской и Гмелина (*L. sibirica* x *L. gmelinii* и *L. gmelinii* x *L. sibirica*) встречаются в приозерных и верхних частях пояса древесной растительности на высотах 500-700 м. над уровнем моря.

В южных популяциях также наблюдается преобладание деревьев с округлым краем семенной чешуи (от 80 до 93,3% на юге Красноярского края и 85 – 92% в Хакасии). При этом на пробной площади 6 наблюдалось до 20% особей с прямым краем семенной чешуи и незначительное число деревьев с выемчатым краем на пробной площади 3 (6,7%). Таким образом, существенных различий по данному признаку между северными и южными популяциями лиственницы сибирской не обнаружено и распределение этого признака, как на юге, так и на севере Средней Сибири соответствует общевидовому уровню.

Окраска пыльников

К сожалению, этот признак у лиственниц очень мало изучен, тогда как имеется довольно много работ, рассматривающих изменчивость данного признака у сосны [12, 21, 25 и др.].

Анализ географической изменчивости лиственницы по окраске пыльников показал, что проявляется некоторая широтная зависимость в распределении деревьев по данному признаку. Так, у северо-восточной границы ареала сибирской лиственницы (Талнахская популяция) деревья с пыльниками розовой окраски составили 65,7%, с желто-розовыми – 33,8%, с зелеными, желтыми и зелено-желтыми – 0,5% [11]. По нашим исследованиям на юге Красноярского края особей, имеющих зеленые пыльники с желтоватым оттенком, было от 64 до 70%. Пыльники с розовой окраской встречались в 24 – 30% случаев, и ярко-розовая окраска пыльников занимала не более 6%. Еще южнее, в популяциях лиственницы сибирской в Западном Саяне (республика Тува), абсолютное большинство деревьев (90-100%) имеют пыльники зелено-желтой окраски [19]. Таким образом, можно сказать, что у лиственницы, как и у сосны [13, 22], при продвижении на север, в более холодные районы увеличивается встречаемость деревьев с розово-красными пыльниками. Можно предположить, что данный признак может иметь адаптивное значение, так как более темная пигментация пыльников в северных популяциях обеспечивает лучшее поглощение тепла ими во время цветения.

Длина хвои

Хвоя – самый чувствительный орган, быстро реагирующий на условия окружающей среды и определяющий рост и развитие других органов растения, поэтому размеры хвои очень изменчивы даже в пределах кроны одного дерева. Различия в морфологии и анатомии хвои – устойчивый диагностический признак вида, который давно используется исследователями в систематике [20].

По мнению В.Н. Сукачева [28], длина хвои может служить хорошим диагностическим признаком для систематики лиственниц, но для объективного определения показателей данного признака необходимы обширные биометрические исследования, так как длина хвои сильно варьирует. Несмотря на это, данный признак широко используется для характеристики изменчивости многих видов сосен [27] и елей [18, 24]. Обширные исследования изменчивости размеров хвои в популяциях лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского проведены М.В. Круклис и Л.И. Милютиным [14] в Забайкалье. Выявлена некоторая видовая специфика длины хвои: у сибирской лиственницы она больше, чем у лиственницы Гмелина, а у лиственницы Чекановского занимает промежуточное положение. Однако сильная зависимость этого признака от многих факторов затрудняет его использование для диагностических целей.

В целом, установлено, что длина хвои лиственницы сибирской изменяется от 10 до 58 мм. Внутривидовая вариация этого признака характеризуется низким, но чаще средним и высоким уровнями [30].

В проведенном нами исследовании популяций лиственницы сибирской в северных и южных районах Средней Сибири проявляется преимущественно средний уровень изменчивости размера хвои. Коэффициенты вариации на всех исследуемых пробных площадях изменялись от 16 до 18,7% (табл. 3).

Из данных, приведенных в таблице 3, видно, что наиболее стабильная длина хвои наблюдалась в горах Путастана. Здесь же проявляется минимальное значение признака (20,1 мм). При продвижении на северо-восток, в более влажных климатических условиях в районе озера Хантайского (пробная площадь 3), она увеличивается довольно существенно (от 22,8 до 27,7 мм). В юго-восточном направлении существенных различий по данному признаку не наблюдается. Например, в некоторых популяциях в верховьях Подкаменной Тунгуски и Лены значения данного признака составили 22 и 23 мм соответственно [20]. На юге Красноярского края длина хвои изменяется от 22,5 до 29,6 мм и в Хакасии от 24,1 до 26,9 мм. Однако вариация признака в различных популяциях на юге Средней Сибири значительно изменяется. Например, на пробной площади 6 расположенной в Ужурском районе Красноярского края, вариация минимальна, в то время как в наиболее контрастных по сочетанию экологических условий горных районах Хакасии проявляется наибольшая нестабильность признака. Таким образом, географическая изменчивость данного признака в Средней Сибири в большей степени определяется микроэкологическими условиями произрастания популяции и не проявляет точной закономерности, за исключением восточных районов Средней Сибири, где изменчивость данного признака определяется гибридизацией между лиственницами сибирской и Гмелина.

Число хвоинок в пучке

По мнению М.В. Круклис и Л.И. Милютина [14], этот признак имеет определенное филогенетическое значение – большее число хвоинок является

Таблица 3 - Изменчивость длины хвои и числа хвоинок в пучке у лиственницы сибирской в Средней Сибири

Расположение популяций в ареале	№ пробной площади	Длина шишек (мм)		Число хвоинок в пучке (шт.)	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv (%)	$X_{cp} \pm m_x$	Cv (%)
Северные популяции	1	22,8±0,8	17,5	23,5±0,9	19,0
	2	20,1±0,6	15,4	19,4±0,8	21,0
	3	27,7±0,9	17,3	21,5±0,7	16,9
Южные популяции	4	22,5±0,7	16,4	20,3±0,8	20,3
	5	26,3±0,8	16,0	28,4±0,8	16,0
	6	29,6±0,8	15,2	26,1±0,7	14,6
	7	24,1±0,8	18,7	26,4±0,7	15,1
	8	26,9±0,9	18,4	28,5±0,8	14,8

Примечание: X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – ошибка среднего; Cv – коэффициент вариации.

прогрессивным с эволюционной точки зрения признаком.

Несмотря на значительную вариацию числа хвоинок в пучке, обусловленную эколого-географическими факторами, возрастом насаждений, положением дерева в древостое, установлена видовая специфика данного признака. Популяционная изменчивость числа хвоинок в пучке характеризуется низким и средним уровнями изменчивости для лиственниц сибирской, Гмелина и их гибрида лиственницы Чекановского (коэффициенты вариации составляют 6 – 19%, 6 – 17% и 8 – 17% соответственно). В целом, наибольшее число хвоинок в пучке отмечено [14] для лиственницы Гмелина от 10 до 54 шт, причем их наибольшее значение было обнаружено в зоне контакта ареала с лиственницей сибирской. Для лиственницы сибирской данное значение составляет 7 – 52 шт. с явным увеличением в восточном направлении, и промежуточное положение занимает лиственница Чекановского - от 9 до 47 шт. Наименьшее значение признака (до 32 шт.) выявлено [1] у лиственницы Каяндера, при этом какой-либо географической закономерности в его распределении не отмечено.

Исследованная нами внутривидовая изменчивость количества хвоинок в пучке показала, что в пределах популяции на севере Средней Сибири коэффициент вариации изменяется от среднего до повышенного уровня. Повышенная вариация обнаружена в горной популяции 2 (Cv = 21%). На пробных площадях 1 и 3 и во всех южных популяциях проявлялся преимущественно средний уровень изменчивости (Cv = 14,6 – 19,0%) (табл.3).

При рассмотрении межпопуляционной изменчивости по данному признаку установлено, что в южных популяциях лиственницы сибирской наблюдается в среднем большее число хвоинок в пучке по сравнению с северными. В значительной степени данное отличие можно объяснить сильной зависимостью этого признака от экологических условий произрастания. Например, наименьшее значение признака (19,4 шт.) выявлено в горах Путорана (пробная площадь 2). Статистически значимое отличие данной популяции наблюдалось по сравнению с южными популяциями, а также по сравнению с двумя северными равнинными популяциями (1 и 3). Судя по литературным данным [14], на северо-востоке Средней Сибири (в районе Подкаменной Тунгуски) выявлено довольно большое число хвоинок в пучке (30 шт). Авторы объясняют это явление влиянием гиб-

ридизационного процесса между лиственницами сибирской и Гмелина.

Окраска молодых (одногодичных) побегов и их опушенность

Окраска молодых побегов является важным признаком в систематике и филогении лиственниц [9, 14, 26]. Из литературных данных [8, 20] следует, что лиственница сибирская относится в основном к «светлопобеговым» лиственницам и в ее насаждениях преобладают особи с соломенно-желтой окраской (по шкале А.С. Бондарцева, [5]) годичного побега с различной вариацией оттенков.

В проведенных исследованиях установлено, что окраска побегов лиственницы сибирской изменяется от желто-бурой до оливково-желтой и зеленеющей. При этом как в северных, так и в южных насаждениях наблюдалось преобладание особей с желто-оранжевой окраской годичного побега (29% - 53,3% - в северных популяциях и 46,6% - 56,7% - в южных популяциях). Кроме того, на Таймыре 20 – 25% особей имели кремовую окраску годичных побегов и на пробных площадях 2 и 3 отмечено значительное количество особей с желто-бурыми побегами (26,6% и 23,3% соответственно).

На юге Красноярского края на всех трех пробных площадках выявлено от 20% до 36,7% особей с буровато-желтой пигментацией побега. Кроме того, встречается в незначительных количествах кремовая окраска побега (10 – 13% особей), золотистая – 10%, темно-кремовая – 3,3%, бледно-песчаная – 3,3%.

Таким образом, в исследуемых популяциях обнаружено преобладание особей со светлой окраской побега, характерной для вида в целом. Темная пигментация побега (желто-бурая), судя по литературным данным [9], определяется микроэкологическими условиями произрастания особи, так как усиливает поглощение тепла растением.

Анализ опушенности годичного побега лиственницы сибирской показал, что и в северных популяциях, и в южных особи с опушенными побегами отсутствуют. В целом же при описании лиственницы сибирской в литературе [8, 20] указывается, что в большинстве случаев побеги деревьев этого вида неопушенные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследовании лиственницы сибирской в Средней Сибири установлено, что наибольшая стабильность размеров шишек и числа чешуй в них в преде-

лах популяции проявляется у лиственниц, произрастающих в пессимальных условиях северных гор Путорана. Размеры хвои и число хвоинок в пучке изменяются в основном на среднем уровне.

Индивидуальная изменчивость качественных признаков вегетативных и генеративных органов лиственницы и на севере и на юге Средней Сибири проявлялась незначительно. В основном во всех популяциях у деревьев преобладали признаки, характерные для вида в целом.

Межпопуляционная изменчивость размера шишек, числа семенных чешуй в шишке, длины хвои и количества хвоинок в пучке связана в большей степени с локальными экологическими условиями произрастания. Модификационная изменчивость этих признаков настолько велика, что перекрывает различия между полярной и енисейской расами лиственницы сибирской. Аналогичная ситуация прослеживается и у других сибирских видов лиственницы [1, 12]. Отличия по показателям этих признаков наблюдаются только в пессимальных условиях в горах Путорана и Кузнецкого Алатау. Четкая широтная зависимость в проявлении клинальной изменчивости характерна только для окраски микростробилов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абаимов, А.П. Лиственница Гмелина и Каяндера / А.П. Абаимов, И.Ю. Коропачинский. - Новосибирск: Наука, 1984. - 120 с.
2. Авров, Ф.Д. Рост привоев лиственницы различного географического происхождения / Ф.Д. Авров // Географические культуры и плантации хвойных Сибири. - Новосибирск: Наука, 1977. - С. 124-154.
3. Авров, Ф.Д. Экология и селекция лиственницы / Ф.Д. Авров // Проблемы региональной экологии. - Томск: Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1996. - Вып. 7. - С. 213 с.
4. Бирюков, В.И. Внутривидовая изменчивость лиственницы сибирской в культурах / В.И. Бирюков. - Брянск, 1987. - 22 с.
5. Бондарцев, А.С. Шкала цветов / А.С. Бондарцев. - М.: Изд-во АН СССР, 1954. - 27 с.
6. Дерюжкин, Р.И. Селекция культур лиственницы в Центральной лесостепи / Р.И. Дерюжкин // Лесная генетика селекция и семеноводство. - Петрозаводск: Карелия, 1970. - С. 203-208
7. Дерюжкин, Р.И. Результаты изучения опытных культур лиственницы хакасского происхождения в Воронежской области / Р.И. Дерюжкин // Тр. Воронежского лесотехнического института. - М., 1971. - Т.33. - С. 80 - 82.
8. Дылис, Н.В. Сибирская лиственница / Н.В. Дылис. - М.: Изд. МОИП, 1947. - 137 с.
9. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. - М.: АН СССР, 1961. - 209с.
10. Ирошников, А.И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири / А.И. Ирошников // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. - Новосибирск: Наука, 1977. - С. 64-110.
11. Ирошников, А.И. Некоторые механизмы адаптации лиственницы сибирской к условиям Севера / А.И. Ирошников, А.И. Федорова // IV симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов). - Якутск, ЯФ СО АН СССР. - 1974. - Вып.5. - С. 5 - 13.
12. Карпель, Б.А. Изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы даурской в Юго-западных приленских районах Якутии / Б.А. Карпель // Материалы о лесах Северо-Востока СССР. - Якутск, 1975. - С. 17 - 24.
13. Козубов, Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Ботанический журнал. - 1962. - Т.47. - №2. С. 276 - 280.
14. Круклис, М.В. Лиственница Чекановского / М.В. Круклис, Л.И. Милютин. - М.: Наука, 1977. - 210 с.
15. Куваев, В.Б. Лиственница на юге гор Путорана / В.Б. Куваев // Лесоведение. - 1971. - №5. - С. 37 - 45.
16. Кузьмина, Н.А. Изменчивость лиственницы сибирской в разных типах леса в бассейне реки Ангара / Н.А. Кузьмина // Экология. - 2004. - №5. - С. 343 - 348.
17. Макаров, В.П. Географические культуры лиственницы в Восточном Забайкалье / В.П. Макаров, В.П. Бобринев, Л.И. Милютин. - Улан-Удэ, 2002. - 380 с.
18. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. - М.: Наука, 1972. - 283с.
19. Милютин, Л.И. Некоторые данные об изменчивости лиственницы Чекановского / Л.И. Милютин // Лиственница. - Тр. СибТИ, 1964. - Т.2. - С. 15-79.
20. Милютин, Л.И. Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственницы сибирской и даурской): автореф. дис. доктора. биол. наук. / Л.И. Милютин - Красноярск, 1983. - 45 с.
21. Надеждин, В.В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на её рост в подзоне хвойно-широколиственных лесов / В.В. Надеждин. - М.: Наука, 1971. - 131 с.
22. Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасова. - Новосибирск. СО АН СССР, 1960. - 131 с.
23. Онучин, В.С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве / В.С. Онучин // Лиственница. - Красноярск, 1962. - Т.29. - С. 22 - 35.
24. Панин, В.А. Биологические и лесоводственные особенности форм ели средне-таежной зоны европейской территории СССР: автореф. канд. дис. / В.А. Панин. - Новосибирск, 1960. - 21 с.
25. Пармузин, Ю.П. Средне-Сибирская страна / Ю.П. Пармузин // Красноярский край. - Красноярск, 1962. - С. 138 - 244.
26. Поздняков, Л.К. Даурская лиственница /Л.К. Поздняков. - М.: Наука, 1975. - 310 с.
27. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. - М.: Наука, 1964. - 190 с.
28. Сукачев, В.Н. К истории развития лиственницы / В.Н. Сукачев // Лесное дело. - М. - Л., 1924. - С. 12 - 44.
29. Тимофеев, В.П. Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов / В.П. Тимофеев. - М.: АН СССР, 1961. - 159 с.
30. Abaimov, A.P. Variability and ecology of Siberian larch species / A.P. Abaimov et al. - Swedish University of Agricultural Sciences Dept. of Silviculture, Reports. - № 43. Umea. 1998. - 123 p.

Поступила в редакцию 15 марта 2007 г.
Принята к печати 26 ноября 2007 г.