

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ЕНИСЕЙ

А.П. Барченков

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

Исследована морфологическая изменчивость количественных и качественных признаков шишек, семян и микростробилов лиственницы сибирской на территории Красноярского края, республик Тува и Хакасия. Выявлены основные закономерности изменчивости этих признаков, связанные с высотной поясностью и с широтной зональностью. Установлена наследуемость морфометрических параметров шишек, а также характер распределения дисперсий в общей фенотипической изменчивости признаков.

Ключевые слова: изменчивость, лиственница, генеративные органы

The morphological variability of *Larix sibirica* (Ledeb.) quantitative and qualitative features of generative organs has been investigated on Krasnoyarsk region, Khakasia and Tuva republics territories. The main regularities of variability of these features concerning with latitudinal and altitudinal characteristics have been obtained. The heritability of cones morphological features, as well as dispersions of investigated features have been obtained.

Key words: variability, larch, generative organs

ВВЕДЕНИЕ

Лиственница является одной из основных лесообразующих пород в бассейне реки Енисей. Разнообразие физико-географических условий Средней Сибири и специфические особенности биологии вида *Larix sibirica* Ledeb. создают своеобразную картину изменчивости размеров шишек, семян, числа семенных чешуй в шишке, массы и качества семян, а также окраски микростробилов. В большинстве работ по изучению биоразнообразия лиственниц (Дылис, 1947, 1981; Круклис, Милютин, 1977; Абаимов, Коропачинский, 1984; Путенихин и др., 2004) особое внимание уделяется характеристике изменчивости морфологических признаков генеративных органов в связи с тем, что данным признакам придается важное таксономическое и филогенетическое значение.

На основе изучения изменчивости морфологии шишек, семян и семенных чешуй выделены различные разновидности лиственницы сибирской (Сукачев, 1924; Дылис, 1947; 1981) и описано значительное количество вариаций этих признаков. Подробно рассмотрена изменчивость шишек и семян, связанная с гибридизацией сибирской лиственницы с лиственницей Гмелина (Милютин 1983; Коропачинский, Милютин, 2006 и др.).

Несмотря на это, в литературе слабо освещены вопросы, касающиеся генетической компоненты вариации в общей фенотипической изменчивости того или иного признака, а также практически не рассмотрены вопросы соотношения дисперсий, составляющих общую вариацию признака. Поэтому, дальнейшее изучение изменчивости количествен-

ных и качественных признаков шишек и семян данного вида лиственницы является необходимым и перспективным.

Целью данной работы является анализ морфологической изменчивости генеративных органов лиственницы сибирской, произрастающей в северных и южных районах Средней Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами нашего исследования были популяции лиственницы сибирской, произрастающие на территории Средней Сибири и расположенные по трансекте Республика Тува – Таймыр. Географические и лесоводственные характеристики исследованных популяций представлены в таблице 1. Изменчивость изучалась по таким признакам, как: длина и ширина шишек, число семенных чешуй в шишке, форма края семенной чешуи, размеры семян, масса 1000 семян и показатели их посевных качеств, окраска микростробилов. Вариация количественных признаков определялась методами математической статистики и оценивалась по шкале С.А. Мамаева (1972).

Определялись показатели внутривидовой изменчивости исследуемых количественных признаков, выражаемые коэффициентом вариации (Cv %). Изменчивость качественных признаков устанавливалась с помощью определения процентных соотношений встречаемости признака в популяциях.

Из-за ограниченности экспериментального материала, связанной с неудовлетворительными урожаями семян в районе исследования за последние 2-3 года, в некоторых популяциях данные по качественным признакам семян не были получены.

* Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН №76 и грантов РФФИ № 08-04-00034, №07-04-00292 и ККФН - РФФИ №09-04-98033.

Таблица 1 - Характеристика пробных площадей

Район исследования	№ п/п	Координаты		Тип леса	Бонитет	Возраст (лет)
		с. ш.	в. д.			
Красноярский край, Таймырский лесхоз	1	67°13'	87°47'	чернично-зеленомошный	IV	150-200
	2	67°13'	90°32'	голубично-зеленомошный	V	110-180
	3	68°26'	90°19'	зеленомошно-черничный	IV	280-300
Красноярский край Тунгуско-Чунский лесхоз	4	60°19'	102°15'	разнотравный	IV	-
Красноярский край Енисейский лесхоз	5	58°15'	91°54'	сосняк разнотравный	I	150-200
Красноярский край, Ирбейский лесхоз	6	55°20'	95°43'	»	II	100-150
Красноярский край, Ужурский лесхоз	7	55°15'	90°10'	разнотравный		
	8	55°20'	90°15'	»	I	60-100
	9	55°25'	90°15'	»		
Республика Хакасия, Ок- тябрьский лесхоз	10	54°20'	89°55'	осочково-крупнотравный	III	100
Республика Хакасия, Сонское лесничество	11	54°10'	90°10'	разнотравный	III	60
Республика Тыва Балгазынское лесничество	12	51°03'	95°06'	осочково-разнотравный	II	100-150
Республика Тыва Бурун-Хемчинское лесничество	13	51°23'	90°27'	разнотравный	I-II	200

Примечание: п/п – пробная площадь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрическая изменчивость генеративных органов. В проведенных исследованиях наблюдалась значительная вариация морфометрических признаков шишек и семян лиственницы сибирской как в пределах популяции, так и на межпопуляционном уровне.

Внутрипопуляционная изменчивость во всех исследованных популяциях преимущественно проявляется на низком и среднем уровнях ($C_v = 8,8 - 19,1$). При этом выявлено некоторое снижение вариации размеров шишек и числа семенных чешуй в них в пессимальных условиях произрастания на плато Путорана в северных районах Средней Сибири и в горах Кузнецкого Алатау в Хакасии, а также в южных районах Тувы (Балгазынское лесничество).

Для оценки генетической обусловленности изменчивости морфометрических признаков шишек использовался коэффициент повторяемости (Драгавцев, 1969). Этот показатель устанавливает верхнюю границу наследуемости признака и рассчитывается с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

Значение величины наследуемости позволяет сравнить существенность вариации того или иного признака в общей фенотипической изменчивости популяции и судить о степени различия генетической структуры популяций. В большинстве изученных популяций коэффициент повторяемости признаков морфологического строения шишек превышает 0,35 (табл. 2), что соответствует значительной наследственной детерминации.

Для оценки совокупного вклада дисперсий признаков в их общую фенотипическую изменчивость проведен иерархический дисперсионный анализ. Результаты вычисления факторных долей изменчи-

вости размеров шишек и числа семенных чешуй у лиственницы сибирской показали, что наибольшая часть вариации (44–50 %) в общей фенотипической изменчивости реализуется в пределах кроны отдельных деревьев (табл. 3). Анализ географической изменчивости метрических признаков шишек и числа семенных чешуй в них показал, что достоверные различия в основном проявляются между популяциями, которые произрастают в оптимальных и пессимальных условиях. Наиболее крупные шишки формируются на деревьях, произрастающих в низкогорье Кузнецкого Алатау (Октябрьский лесхоз, республика Хакасия и Ужурский лесхоз Красноярского края) и в равнинных лесах южной тайги (Енисейский лесхоз, Красноярский край).

Деревья с мелкими шишками преобладают в северных популяциях лиственницы сибирской (Таймырский лесхоз) и горных популяциях (от 800 м над уровнем моря и выше) Кузнецкого Алатау (Сонское лесничество) (табл. 2). Существенной изменчивости данных признаков, связанной с широтной зональностью, не установлено.

Изменчивость формы края семенной чешуи. В систематике лиственниц форма края семенной чешуи имеет диагностическое значение. В дендрологических описаниях видов и форм по очертанию верхнего края выделяют чешуи округлые, пряморезанные, выемчатые и реже зазубренные. В популяциях лиственницы сибирской отмечено абсолютное преобладание деревьев с округлой формой края семенной чешуи (от 63 до 96 %) (табл. 4). При этом наблюдается встречаемости деревьев с округлой формой края семенной чешуи в северных и северо-восточных популяциях. Например, в горах Путорана и в районе поселка Ванавара (Тунгуско-Чунский лесхоз) наблюдалось до 20 % встречаемости деревьев с прямой и выемчатой формами края семенной чешуи.

Таблица 2 - Изменчивость морфометрических признаков лиственницы сибирской

Административный район	Лесхоз	№ п/п	Длина шишек, мм			Ширина шишек, мм			Число чешуй в шишке		
			$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	r	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	r	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	r
Красноярский край	Таймырский	1	26,6±0,6	13,0	0,38	22,3±0,6	14,4	0,57	28,1±0,7	14,2	0,38
		2	23,8±0,4	8,8	0,56	20,2±0,5	12,8	0,57	26,2±0,5	11,1	0,66
		3	27,2±0,5	10,0	0,50	27,3±0,5	10,5	0,39	27,4±0,6	1,3	0,51
	Тунгуско-Чунский	4	25,7±0,6	12,3	0,35	25,2±0,5	10,6	0,35	26,2±0,6	3,2	0,35
		5	28,8±0,7	13,0	0,58	25,9±0,7	4,2	0,37	29,6±0,8	4,7	0,61
	Ирбейский	6	26,3±0,6	13,2	0,24	25,4±0,6	12,8	0,24	27,6±0,7	12,9	0,41
		7	28,0±0,7	3,5	0,51	26,3±0,6	13,6	0,43	31,0±0,9	15,6	0,46
	Ужурский	8	26,3±0,7	14,0	0,40	27,0±0,7	13,2	0,36	28,3±0,9	17,8	0,35
		9	26,9±0,8	15,3	0,41	27,3±0,7	13,5	0,38	28,5±0,9	19,1	0,22
Республика Хакасия	Октябрьский	10	29,3±0,6	12,0	0,47	27,6±0,5	10,0	0,57	31,8±0,8	13,3	0,43
		11	25,1±0,6	13,2	0,36	23,3±0,5	11,9	0,28	29,9±0,8	14,5	0,36
Республика Тыва	Балгазынское лесничество	12	25,3±0,6	11,9	0,39	24,9±0,4	9,4	0,41	25,8±0,5	10,9	0,47
	Бурун-Хемчинское лесничество	13	25,1±0,6	13,2	0,38	26,6±0,5	10,2	0,29	27,1±0,7	13,3	0,33

Примечание: X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – ошибка среднего; Cv – коэффициент вариации признака; r – коэффициент повторяемости признака; п/п – пробная площадь.

Таблица 3 - Дисперсия морфометрических признаков шишек, %

Дисперсия	Длина шишек	Ширина шишек	Число чешуй
Межпопуляционная дисперсия	10,93	22,57	9,55
Внутрипопуляционная дисперсия	39,45	32,89	39,64
Внутрикороновая дисперсия	49,62	44,54	50,81
Обобщенная дисперсия	100,00	100,00	100,00

Таблица 4 - Встречаемость деревьев с различной формой края семенной чешуи, %

Административный район	Лесхоз	№ п/п	Форма края семенной чешуи		
			округлая	прямая	выемчатая
Красноярский край	Таймырский	1	93,3	6,7	-
		2	63,3	20,7	16
		3	90	6,7	3,3
	Тунгуско-Чунский	4	76	20	4
		5	90	10	-
		6	95	5	-
		7	83,3	10	6,7
	Ужурский	8	93,3	6,7	-
		9	80	20	-
Республика Хакасия	Октябрьский	10	92	8	-
		11	85	15	-
	Балгазынское лесничество	12	92	8	-
Республика Тыва	Бурун-Хемчинское лесничество	13	96	4	-

Примечание: п/п – пробная площадь.

Присутствие в структуре практически всех исследованных популяций сибирской лиственницы форм с прямой формой края семенной чешуи указывает на то, что этот признак сохранился в генотипе от древних предков и проявляется у определенных особей в популяции. Наблюдаемое увеличение встречаемости деревьев с прямой формой семенной чешуи в северо-восточных популяциях лиственницы сибирской связано, по-видимому, с процессом ее интрогрессивной гибридизации с лиственницей Гмелина. По нашим данным (Барченков, 2007; Орешкова, Барченков, 2009) именно в зонах гибридизации различных видов лиственницы в популяциях увеличивается встречаемость промежуточных

форм деревьев, шишки которых имеют прямую форму края семенной чешуи.

Окраска микростробилов. К сожалению, этот признак у лиственниц очень мало изучен, тогда как имеется довольно много работ рассматривающих изменчивость данного признака у сосны (Некрасова, 1960; Правдин, 1964 и др.).

Анализ географической изменчивости лиственницы сибирской по окраске микростробилов показал, что проявляется широтная зависимость в распределении деревьев по данному признаку. Так, у северо-восточной границы ареала сибирской лиственницы (Талнахская популяция) деревья с микростробилами розовой окраски составили 65,7 %, с

желто-розовыми – 33,8 %, с зелеными, желтыми и зелено-желтыми 0,5 % особей популяции (Ирошников, Федорова, 1974). По нашим данным, в популяциях на юге Красноярского края, зеленых микростробилов с желтоватым оттенком было от 64 до 70 %. Микростробилы с розоватой окраской встречались в 24 – 36 % случаев. Еще южнее, в популяциях лиственницы сибирской в Западном Саяне (республика Тува) абсолютное большинство деревьев (90-100 %) имеют микростробилы зелено-желтой окраски (Милютин, 1983). Полученные результаты свидетельствуют о том, что у лиственницы сибирской, как и у сосны (Некрасова, 1960), при продвижении на север, в более холодные районы увеличивается встречаемость деревьев с розовой окраской микростробилов. Можно предположить, что эта изменчивость может иметь адаптивное значение, так как более темная пигментация микростробилов в северных популяциях обеспечивает лучшее поглощение тепла ими во время цветения.

Изменчивость размеров семян. В литературе имеется очень мало сведений о размерах, форме и строении семян различных видов лиственницы, хотя, по мнению В.Н. Сукачева (1924), эти признаки имеют как диагностическое, так и филогенетическое значение. Н.В. Дылис (1947) отметил, что вариации размеров семян являются не простыми ненаследственными модификациями, обусловленными различиями в условиях жизни, а отклонениями, довольно строго наследуемыми даже при глубокой перемене условий существования. По дан-

ым В.П. Путенихина (2004), наследуемость длины семени с крылаткой составляет приблизительно 40 %. В проведенных исследованиях установлена широтная закономерность увеличения размера семян с севера на юг, что подтверждают и литературные данные (Дылис, 1947 и др.). В наших исследованиях на севере Средней Сибири средняя длина семени с крылаткой в исследованных популяциях лиственницы сибирской изменялась от 9,7 до 11,1 мм с внутривариационной вариацией 13,3 – 14,8 %, длина крылатки варьирует от 6,4 до 7,4 мм, а длина семени от 3,3 до 4 мм с коэффициентами вариации 18,5 – 20 % и 14,4 – 17,1 % соответственно (табл. 5). При продвижении на юг, по енисейскому меридиану, значения параметров семян возрастают. В районе города Енисейск усредненная длина семени с крылаткой составила 12,8 мм, длина крылатки – 8,5 мм, а длина семени – 4,3 мм. В южных районах Красноярского края размер семян увеличился до 13,1 – 13,8 мм, где длина крылатки составляет 8,9 – 9,6 мм, а длина семени 4,2 – 4,3 мм. При этом вариация признака уменьшается с севера на юг.

Иерархический дисперсионный анализ показал, что наибольшая часть изменчивости (до 76 %) размеров семян реализуется в пределах популяции. На межпопуляционную дисперсию приходится примерно 20 – 50 % (табл. 6). Таким образом, размер семян может служить хорошим диагностическим признаком для дифференциации северных и южных популяций лиственницы сибирской в Средней Сибири.

Таблица 5 - Размер семян лиственницы, мм

Административный район	Лесхоз	№ пробной площадки	Длина семени с крылаткой		Длина крылатки		Длина семени	
			$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %
Красноярский край	Таймырский	1	11,1±0,3	14,8	7,0±0,2	18,5	4,0±0,1	17,1
		2	9,7±0,3	14,1	6,4±0,2	20,0	3,3±0,1	14,4
		3	10,9±0,3	13,3	6,9±0,2	17,9	3,8±0,1	15,4
	Тунгуско-Чунский	4	11,0±0,2	11,4	7,4±0,2	15,3	3,6±0,1	13,9
		5	12,8±0,3	10,6	8,5±0,2	15,1	4,3±0,1	15,4
		6	11,8±0,3	11,4	7,7±0,2	14,9	4,1±0,1	15,4
	Ирбейский	7	13,7±0,3	12,9	9,4±0,3	16,5	4,3±0,1	12,3
		8	13,1±0,3	11,2	8,9±0,3	15,3	4,3±0,1	10,5
		9	13,8±0,2	9,6	9,6±0,2	12,4	4,2±0,1	11,4
Ужурский	10	13,1±0,3	11,1	8,9±0,3	15,3	4,3±0,1	10,5	
	11	13,8±0,2	9,7	9,6±0,2	12,4	4,2±0,1	11,4	
Республика Хакасия	Октябрьский	10	13,1±0,3	11,1	8,9±0,3	15,3	4,3±0,1	10,5
	Сонское лесничество	11	13,8±0,2	9,7	9,6±0,2	12,4	4,2±0,1	11,4

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

Таблица 6 - Дисперсия морфометрических признаков семян, %

Дисперсия	длина семени с крылаткой	длина крылатки	длина семени
Межпопуляционная дисперсия	49,35	44,93	23,77
Внутрипопуляционная дисперсия	50,65	55,07	76,23
Общая дисперсия	100,00	100,00	100,00

Изменчивость качества семян. Семена являются важным средством производства в лесном хозяйстве. Изменчивость отдельных признаков и свойств семян в различных популяциях или в определенных экологических условиях может иметь значение и при выделении внутривидовых таксономических категорий, а также при разработке стандартов на лесные семена. Изменчивость каче-

ства семян лиственницы в связи с физико-географическими условиями изучалась в различных районах ее ареала (Сукачев, 1924; Дылис, 1947, 1961; Онучин, 1962; Кузьмина Черепнин, 1973; Ирошников и др., 1974; Поздняков, 1975; Круликс, Милютин, 1977 и др.). В результате установлены некоторые пределы варьирования качественных признаков семян и закономерности их географиче-

ской изменчивости. Основными показателями полевых качеств семян в семеноводстве и селекции являются: масса 1000 семян, полнозернистость, всхожесть и энергия прорастания семян.

Масса 1000 семян. При изучении изменчивости и систематики лиственниц масса семян имеет большое значение. Как и у других древесных пород, у лиственницы этот показатель наиболее тесно связан с климатическими условиями того или иного района. Так, была установлена (Кузьмина, Черепнин, 1973) зависимость массы семян лиственницы от суммы эффективных температур. Авторы указывают, что с повышением суммы температур на 300° масса семян увеличивается на 1 г. Таким образом, в условиях холодного климата формируются древо-стой с мелкими семенами, а по мере повышения температуры масса семян увеличивается. Такая зависимость массы семян от температурного режима является одной из основных причин ее географической изменчивости. Поэтому по показателям массы семян можно в значительной степени прогнозировать успех перемещения посевного материала из одного района в другой. По сравнению с другими показателями качества семян лиственницы масса 1000 семян в пределах определенного района является наиболее стабильным признаком (Ирошников и др., 1974). Установлено (Дылис, 1947), что в естественных условиях многие виды лиственницы образуют большой процент пустых семян, что вызывает некоторое снижение показателей массы 1000 семян. Поэтому в данной работе представлены показатели, как общей массы семян, так и абсолютной, характеризующей только полнозернистые се-

мена. Для сравнения полученных результатов с литературными данными использовалась главным образом общая масса 1000 семян. В наших исследованиях в пределах популяции изменчивость массы 1000 семян характеризуется преимущественно средним уровнем (коэффициенты вариации общей массы семян равны 15,1 – 19,3 %, а массы полнозернистых семян - 13,1 - 22,2 %).

При этом, по общей массе семян наибольшая вариация признака наблюдается в центральных районах Красноярского края, а наиболее нестабильная масса полнозернистых семян отмечена в северной популяции лиственницы сибирской (пробная площадь №1) (табл. 7).

При исследовании географической изменчивости массы 1000 семян проявляется зависимость снижения показателей этого признака с юга на север и с запада на восток. Данный факт отмечается и в литературе (Кузьмина, Черепнин, 1973; Ирошников и др., 1974). В северных районах Красноярского края (плато Путорана) общая масса 1000 семян лиственницы сибирской изменяется от 4,7 до 3,8 г. В районе Туруханска данный показатель повышается до 5,6 г (Круклис, Милютин, 1977). Значение массы 1000 семян, близкое к 7 - 8 г, чаще всего встречается в районах Кеть-Енисейской возвышенной среднетаежной равнины (Енисейский лесхоз) (Ирошников и др., 1974). На юге Красноярского края (Ужурский район) масса 1000 семян изменяется от 8,6 до 9,3 г. Наибольшая вариация массы 1000 семян проявляется в южных горных районах ареала. По данным Е.П. Верховцева (1962), масса 1000 семян в горах Восточного Саяна колеблется от 6,3 до 10,6 г.

Таблица 7 - Изменчивость массы 1000 семян лиственницы сибирской на территории Красноярского края, г

Лесхоз	№ п/п	Общая масса 1000 семян		Масса 1000 полнозернистых семян	
		$X_{cp} \pm m_x$	$Cv(\%)$	$X_{cp} \pm m_x$	$Cv(\%)$
Таймырский	1	4,7±0,2	17,0	6,0±0,5	22,2
	2	3,8±0,1	12,0	4,8±0,2	13,1
Енисейский	3	5,4±0,2	16,5	7,3±0,3	16,1
	5	8,8±0,4	19,3	10,7±0,3	13,6
	7	9,3±0,3	15,1	10,9±0,3	14,8
Ужурский	8	8,6±0,3	15,2	10,3±0,3	13,4
	9	9,1±0,3	17,6	10,9±0,3	17,3

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

Следует отметить, что по литературным данным (Телятников, Пристяжнюк, 1999), в отдельных местообитаниях на севере Западной Сибири масса 1000 семян сибирской лиственницы в среднем достигает 10 г. Возможно, это объясняется тем, что в данных районах произрастает не «чистая» лиственница сибирская, а ее гибриды с лиственницей Сукачева. При продвижении в восточном направлении масса 1000 семян лиственницы сибирской заметно снижается, что связано, по-видимому, с интрогрессивной гибридизацией лиственницы сибирской с лиственницей Гмелина. Например, в Иркутской области масса 1000 семян сибирской лиственницы колеблется в пределах 7-9 г, еще восточнее, в За-

байкалье (Бурятия и Читинская область) – в пределах 6-7 г (Барченков и др., 2007).

Посевные качества семян. Посевные качества семян: энергия прорастания, жизнеспособность и полнозернистость – имеют наименьшее значение в систематике рассматриваемого вида лиственницы, так как эти показатели чрезвычайно изменчивы и зависят от множества самых различных факторов.

Внутрипопуляционная изменчивость полнозернистости семян лиственницы сибирской составляет в разных популяциях от 25,7 до 84,5 %. При этом наибольшая вариация признака так же, как и по двум другим показателям, отмечена в северных популяциях ($Cv = 42 - 84,5 \%$) (табл. 8).

Таблица 8 - Показатели посевных качеств семян лиственницы сибирской, %

Лесхоз	№ пробной площади	Энергия прорастания		Жизнеспособность		Полнозернистость	
		$X_{cp} \pm m_x$	C_v	$X_{cp} \pm m_x$	C_v	$X_{cp} \pm m_x$	C_v
Таймырский	1	15,2±1,8	41,4	16,1±1,9	41,6	16,5±2,0	42,0
	2	12,0±2,8	100	14,4±3,0	90,2	16,6±3,2	84,5
	3	5,4±0,9	72,8	6,6±0,9	64,3	7,9±1,0	57,9
Енисейский	4	33,7±3,7	53,5	36,1±3,9	52,6	36,5±3,9	52,3
	7	45,6±2,9	35,4	46,9±3,0	35,5	47,2±3,0	35,6
Ужурский	8	46,5±2,8	32,3	47,8±2,8	32,3	47,9±2,8	32,4
	9	48,9±2,3	26,0	50,2±2,4	25,8	50,3±2,4	25,7

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

При изучении географической изменчивости установлено улучшение качества семян с севера на юг. Так, в северных районах Средней Сибири, полнозернистость семян лиственницы сибирской составила 6,8 – 14,5 %, жизнеспособность - 5,7 – 12,5 %, энергия прорастания - 4,6 - 9,8 % (табл. 8). При этом необходимо отметить, что наименьшие значения данных показателей выявлены в самой северной из исследованных популяций (в районе реки Ирбо). При продвижении в южные районы Красноярского края значения данных показателей возрастают и составляют 47,2 - 50,3 %, 46,9 - 50,2 %, 45,6 - 48,9 % соответственно (табл. 8).

Прежде всего, дифференциация в показателях качества семян связана с неудовлетворительным протеканием у лиственницы в природных условиях перекрестного опыления. Доказано (Дылис, 1961), что при гейтеногамии качественных семян или совсем не образуется, или они получаются в очень небольшом количестве. Объясняется это тем, что пыльца при гейтеногамии на микропиле семязпочек либо совсем не прорастает, либо пыльцевые трубки внедряются в ткань нуцеллуса неправильно и быстро отмирают, зародышевые мешки дегенерируют и разрушаются. Так как пыльца у лиственницы в отличие от многих других хвойных не разносится на большие расстояния, ясно, что ксеногамия у нее лучше всего может осуществляться в чистых лиственничных лесах, при близком стоянии деревьев. В смешанных древостоях, у одиночно растущих деревьев, ксеногамия осуществляется в небольшом масштабе или не происходит совсем, в результате чего всхожесть семян в этих случаях очень низкая. В то же время имеются убедительные экспериментальные данные, полученные Л.К. Поздняковым (1975) в Якутии и указывающие, что по полнозернистости, всхожести и другим посевным качествам семена от самоопыления не уступают семенам от перекрестного скрещивания.

По данным И.Н. Третьяковой (2006), одной из причин ухудшения качества семян лиственницы является потепление климата, наблюдаемое в последние годы в Средней Сибири. Осенние оттепели приводят к нарушениям в развитии пыльцы, в результате чего качество образующейся пыльцы весной очень низкое, что приводит к неудовлетворительным последствиям опыления.

Кроме того, в северных и высокогорных популяциях одной из причин низкого качества семян является недостаточное развитие зародыша семени. При исследовании данных климатипов обнаружен

(Ирошников и др., 1974) большой процент (30-60 %) семян, зародыш которых не достигает нормального размера. Недостаточное развитие зародыша в семени резко снижает его жизнеспособность. Семена, в которых зародыш занимает всего $\frac{1}{4}$ эмбрионального канала, вообще являются нежизнеспособными и не прорастают (Щербакова, 1965).

Приведенные данные показали, что у лиственницы сибирской проявляется клинальная изменчивость показателей качества семян, связанная с широтной зональностью. Низкое качество семян в северных популяциях этого вида лиственницы определено Н.В. Дылисом (1947) в качестве одного из основных признаков, на основе которого он выделил его полярную расу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, лиственница сибирская обладает широким диапазоном изменчивости морфологических признаков генеративных органов при продвижении с севера на юг по енисейскому меридиану. Наибольшая часть вариаций уже закрепились отбором и может служить морфологической характеристикой популяций. Однако значительная часть изменчивости лиственницы носит модификационный характер и реализуется в пределах нормы реакции растения на условия окружающей среды. Наиболее генетически стабильными признаками являются качественные характеристики шишек (форма края семенной чешуи), которые имеют моногенное наследование. Количественные признаки с полигенным характером наследования проявляют большую вариацию и обладают большей модификационной изменчивостью.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абаимов, А.П. Лиственница Гмелина и Каяндера. / А.П. Абаимов, И.Ю. Коропачинский. - Новосибирск: Наука, 1984. - 120 с.
- Барченков, А.П. Изменчивость видов рода *Larix* Mill. в Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.П. Барченков. - Красноярск, 2007. - 17 с.
- Барченков, А.П. Изменчивость семян сибирских видов лиственницы / А.П. Барченков, Л.И. Милютин, А.П. Исаев // Лесоведение - 2007. №2. - С. 65-69.
- Верховцев, Е.П. Плодоношение лиственницы сибирской в Восточных Саянах / Е.П. Верховцев // Тр. СибТИ, «Лиственница». - Красноярск, 1962. - вып. XXIX. - С. 82-92.
- Драгавцев, В.А. О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке ко-

- эфициента повторяемости у растений / В.А. Драгавцев // Генетика – 1969. – Т. 5. №2. – С. 30 – 35.
- Дылис, Н.В. Лиственница / Н.В. Дылис. – М.: Лесная промышленность, 1981. – 96с.
- Дылис, Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. - М.: АН СССР, 1961. - 209с.
- Дылис, Н.В. Сибирская лиственница / Н.В. Дылис. – М.: Изд. МОИП, 1947. – 137 с.
- Ирошников, А.И. Географическая изменчивость качества семян хвойных пород Сибири / А.И. Ирошников, Л.И. Милютин, В.Л. Черепнин, М.А. Щербакова // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. - С. 56-76.
- 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.
- Коропачинский, И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений / И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2006. – 223 с.
- Круклис, М.В. Лиственница Чекановского / М.В. Круклис, Л.И. Милютин. - М.: Наука, 1977. - 210 с.
- Кузьмина, Н.А. Географическая изменчивость веса семян лиственницы сибирской в Средней Сибири / Н.А. Кузьмина, В.Л. Черепнин // Лесоведение - 1973. - № 3. – С. 35 –39.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев - М.: Наука, 1972. - 283с.
- Милютин, Л.И. Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственницы сибирской и даурской): дис. доктора биол. наук / Л.И. Милютин. - Красноярск, 1983.- 418 с.
- Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасов. – Новосибирск, 1960. – 131 с.
- Онучин, В.С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве / В.С. Онучин // Лиственница.– Красноярск, 1962. - Т. 29. – С. 22 – 35.
- Орешкова, Н.В. Популяционно-генетическая изменчивость лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) в республике Саха (Якутия)/Н.В. Орешкова, А.П. Барченков/ Вестник северо-восточного научного центра ДВО РАН – 2009, №1. – С. 81-87.
- Поздняков, Л.К. Даурская лиственница / Л.К. Поздняков. - М.: Наука, 1975. – 310 с.
- Правдин, Л.Ф. Ближайшие задачи научных исследований в практики по лесной генетике и селекции в Сибири / Л.Ф. Правдин // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. – М.: Наука, 1964. – С. 5 – 19.
- Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарушкина, З.Х. Шигапов. – М.: Наука, 2004. – 276 с.
- Сукачев, В.Н. К истории развития лиственницы / В.Н. Сукачев // Лесное дело. – М. – Л., 1924, - С. 12 – 44.
- Телятников, М.Ю. Особенности прорастания семян лиственницы сибирской на северном пределе ее ареала в Западной Сибири / М.Ю. Телятников, С.А. Пристяжнюк // Лесоведение - 1999. - № 4. - С. 73-76.
- Третьякова, И.Н. Особенности формирования органов лиственницы сибирской и их морфогенетический потенциал / И.Н. Третьякова, Ю.Н. Баранчиков, Л.В. Буглова, А.С. Белоруссова, Л.И. Романова // Успехи современной биологии – 2006. Т. 126. - №5. - С. 472 – 480.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. – Красноярск: Красноярское книжн. издат., 1965. – 35 с.

Поступила в редакцию 28 октября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.