

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШИШЕК ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В УСЛОВИЯХ БОЛОТНОЙ СОГРЫ И СУХОДОЛА

© С. П. Ефремов, Т.С. Седельникова, А.В. Пименов

УДК 630\*581.47+582.475.2

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-04-48517)

Представлены материалы сравнительного анализа морфологических особенностей шишек в популяциях лиственницы сибирской из болотной согры и сопредельного с ней суходола южно-таежной подзоны Томской области. В обеих популяциях выделены мелко-, средне- и крупношишечные формы. Достоверно более крупные шишки формируются в условиях болотной согры. Более высокий уровень изменчивости метрических показателей шишек и полиморфизма по их окраске зафиксированы в болотной популяции лиственницы сибирской. Анализ морфологических особенностей шишек показывает, что изученные популяции занимают промежуточное положение между лиственницами сибирской и Сукачева.

The results of comparative analysis of cones morphological features in Siberian larch populations from bog sogra and adjacent ones from dry valley (south-taiga subzone of Tomsk region) are presented. In both populations small-cone, middle-cone and large-cone forms are differentiated. Considerably more large cones are formed in bog sogra. The more high level of variability of metric parameters of cones and polymorphism on its coloration are fixed in a bog population of Siberian larch. Analysis of morphological features of cones shows that larch populations in Tomsk region occupy an intermediate position between Siberian larch and Sukaczev larch.

### Введение

Традиционно большое внимание в изучении таксономии, генетики и селекции лиственницы сибирской уделяется морфологии шишек, - структуры, наиболее полно отражающей формовую индивидуальность и репродуктивный потенциал хвойных. Морфологические характеристики шишек лиственницы сибирской изучались ранее в естественных и искусственных насаждениях этого вида в различных регионах. Установлено, что параметры шишек (линейные размеры, форма и число семенных чешуй) изменяются сопряженно [1-4, 8]. Проведенные исследования показали, что в популяциях лиственницы сибирской, Сукачева и Гмелина прослеживается клинальная изменчивость линейных параметров шишек: они постепенно уменьшаются в направлении с юга на север и с запада на восток [3, 8]. Наряду с изучением географической изменчивости в популяциях из разных частей ареала вида (климатипов), рассматривались локальные популяции в контрастных экологических условиях одного региона (экотипы). В частности, изучалась морфология шишек у лесных и лесостепных экотипов в Забайкалье [3], низкогорных и высокогорных экотипов на Урале [8]. Работы по изучению морфологии шишек лиственницы сибирской в гидроморфных условиях произрастания ранее не проводились. В настоящем сообщении впервые для вида рассматриваются морфологические особенности шишек в популяциях

лиственницы сибирской из болотной согры и сопредельного с ней суходола.

### Экспериментальная часть

Объекты исследований расположены в южно-таежной подзоне Западно-Сибирской низменности на территории Тимирязевского лесхоза Томской области. Болотная популяция лиственницы произрастает на глубоководном (5.5-8.7 м) низинном болотном массиве, пересекаемом долиной и руслом р. Жуковки в согре кедрово-елово-пихтовой травяно-болотной кочкарной (состав древостоя 4КЗЕ1П1Л1Б). Суходольная популяция лиственницы произрастает на песчаных гривах в лиственничнике разнотравно-зеленомошном с кустарниками (состав древостоя 4Л2П2Е1С1Б ед К). Семенной материал (по 10 шт. шишек в ветровом опаде с каждого дерева) собирали с 47 деревьев в согре и с 53 деревьев на суходоле в 2001 г. Диаметр изученных деревьев в согре достигает 34-68 см, высота - 26-40 м, возраст - 186-368 лет. На суходоле диаметр деревьев составляет 50-86 см, высота - 36-48 м, возраст - 190-320 лет. Как в согре, так и на суходоле крона располагается в верхней трети ствола, ее ширина составляет 6-8 м. Крона, сформированная крупными толстыми сучьями, имеет широко-куполообразную, часто асимметричную, форму.

Для характеристики морфологии шишек лиственницы сибирской использовались следующие признаки: линейные размеры (длина и ширина) нераскрывшихся шишек;

число семенных чешуй и число парастих в шишке (число рядов чешуй, идущих в шишке по спирали слева вверх направо); ширина семенных чешуй (наиболее крупных чешуй в их наиболее широкой части); конфигурация плоскости и форма края семенной чешуи; форма апофиза и окраска шишек. Всего было изучено по 100 шишек в каждой из популяционных выборок. Данные обрабатывались с использованием общепринятых статистических методов, для оценки достоверности различий применялся t-критерий Стьюдента.

При изучении размеров шишек установлено, что их длина и ширина

достоверно выше у лиственницы на суходоле по сравнению с болотным местопроизрастанием (таблица 1). Характер изменчивости размеров шишек в изученных популяциях лиственницы сибирской практически не отличается. Так, коэффициент вариации длины шишек (CV) равен в болотной согре 12.6%, ширины - 7.5%, а на суходоле эти показатели составляют, соответственно, 9.5% и 9.1%. Согласно С.А. Мамаеву [5], такие значения коэффициента вариации признака отражают низкий и средний уровень его изменчивости.

Таблица 1 - Изменчивость морфометрических показателей шишек лиственницы сибирской в болотной согре и на суходоле

Показатели		Суходол	Болотная согра
Длина шишки, мм	$x \pm m_x$	36.7 ± 0.35	35.9 ± 0.45
	Limit	28.1 - 46.0	27.0 - 48.1
	C.V., %	9.5	12.6
	$t_\phi$	1.98	
Ширина шишки, мм	$x \pm m_x$	21.0 ± 0.19	19.5 ± 0.15
	Limit	16.2 - 25.3	16.2 - 23.2
	C.V., %	9.1	7.5
	$t_\phi$	8.84	
Число семенных чешуй в шишке, шт.	$x \pm m_x$	36.5 ± 0.37	33.2 ± 0.42
	Limit	28 - 45	23 - 44
	C.V., %	10.0	12.7
	$t_\phi$	8.35	
Число парастих в шишке, шт.	$x \pm m_x$	5.3 ± 0.06	5.0 ± 0.07
	Limit	4 - 7	4 - 6
	C.V., %	13.0	13.7
	$t_\phi$	5.07	
Ширина семенной чешуи, мм	$x \pm m_x$	15.2 ± 0.14	14.7 ± 0.15
	Limit	12 - 19	12 - 18
	C.V., %	9.7	10.5
	$t_\phi$	3.38	

Частота встречаемости в популяциях шишек, имеющих различную длину и ширину, представлена на рисунках 1, 2. Характер изменчивости этих показателей в согре и на суходоле свидетельствует о наличии внутрипопуляционных форм, различающихся размерами шишек. Примерно 20-25% особей имеют мелкие шишки длиной 30 мм, 25-27% - средние шишки длиной 36 мм, 12-15% - крупные шишки длиной 40 мм. В среднем 12-18% деревьев имеют шишки шириной 24 мм, 16-23% - шишки шириной 26 мм, 10-15% - шишки шириной 28 мм. Остальные шишки в популяциях лиственницы с согры и суходола характеризуются переходными показателями

длины и ширины. Мелко-, средне- и крупношишечная формы лиственницы особенно четко дифференцируются по длине шишек (рисунок 1). Полученные результаты согласуются с ранее опубликованными данными о выделении мелкошишечных и крупношишечных форм в различных местопроизрастаниях лиственницы [2, 6, 8].

Наряду с линейными размерами шишек рассматривались еще три морфометрических показателя, наиболее часто используемых при изучении лиственниц, - число семенных чешуй в шишке, число парастих в шишке, ширина семенной чешуи (таблица 1). Установлено, что абсолютные значения этих показателей

оказываются достоверно выше в суходольной популяции, также как и линейные размеры шишек. Подобная скоррелированная изменчивость морфометрических показателей позволяет утверждать, что морфогенез женских генеративных структур (шишек) у лиственницы сибирской, как в согре, так и на суходоле, протекает согласно типичному для вида сценарию, т.е. без каких либо заметных нарушений. Изученные морфометрические показатели в обеих популяциях варьируют на низком уровне (9.7-13.7%), что также является характерной особенностью вида. Так, М.В. Круклис и Л.И. Милутиным [3] установлено, что число чешуи в популяциях лиственницы сибирской из восточной части ареала варьирует от 7 до 21%, в большинстве случаев не превышая 11%. Необходимо отметить и тот факт, что изменчивость всех трех анализируемых нами признаков оказалась несколько выше в болотной популяции лиственницы (таблица 1).

Абсолютные значения числа чешуй и числа парастих в шишке у лиственницы сибирской как в согре, так и на суходоле (таблица 1) оказываются значительно выше, чем в популяциях этого вида из восточных частей ареала [3], приближаясь к значениям, характерным для лиственницы Сукачева на Южном Урале [8]. Тем самым получает подтверждение сделанное нами ранее на основе кариологического анализа предположение о переходном (между лиственницей сибирской и Сукачева) характере популяций лиственницы из южно-таежной подзоны Томской области [9]. Выявленная у лиственницы сибирской в согре и на суходоле ширина семенных чешуй позволяет отнести большинство деревьев из обеих популяций к крупночешуйчатой форме вида, встречающейся с различной частотой по всему ареалу [3].

В исследование были включены три качественных показателя, наиболее часто используемых при изучении морфологии лиственниц: форма края семенной чешуи, форма апофиза и окраска шишек. В изученных популяциях лиственницы сибирской выделены 3 формы края семенной чешуи: округлая, прямая и выемчатая. Существенных различий по частоте встречаемости этих форм в болотной и суходольной популяциях

лиственницы не наблюдается (таблица 2). Выявленное соотношение форм заметно отличается от аналогичных соотношений, полученных в других частях ареала лиственницы сибирской [3], приближаясь к средним показателям распределения этого признака в уральских популяциях лиственницы Сукачева [7].

По строению апофизов шишек (конфигурации плоскости семенной чешуи) в изученных популяциях лиственницы сибирской выделяются 3 формы: типично-ложковидная, выпукло-ложковидная и волнистая. Структура обеих популяций по этому показателю заметно не различается (таблица 2). Выявленное в болотной и суходольной популяциях соотношение шишек с разной формой апофиза не характерно для лиственницы сибирской. В целом оно больше соответствует структуре популяций лиственницы Сукачева на Урале, где преобладают типично-ложковидная (59.4-84.1%) и выпукло-ложковидная (11.0-36.7%) формы [8]. В то же время, для большинства популяций лиственницы сибирской типичным является почти полное доминирование ложковидных чешуй [3].

При рассмотрении третьего из качественных показателей - окраски шишек - установлено, что популяция лиственницы сибирской из болотной согры характеризуется большим разнообразием оттенков окраски семенных чешуй по сравнению с суходольным насаждением (таблица 2). Вместе с тем, ранее в работах других авторов отмечалось, что этот признак не имеет большого диагностического значения в систематике лиственниц [1], а также не подвержен в своем проявлении каким либо географическим и экологическим закономерностям [3]. Особенности структуры изученных болотной и суходольной популяций по окраске шишек, напротив, свидетельствуют о наличии экологической составляющей в изменчивости данного показателя. Характер окраски шишек, прежде всего в болотном насаждении, позволяет говорить также о значительной близости данных популяций по этому показателю к лиственнице Сукачева, в популяциях которой, в отличие от лиственницы сибирской, наблюдается значительное варьирование оттенков окраски шишек [8].

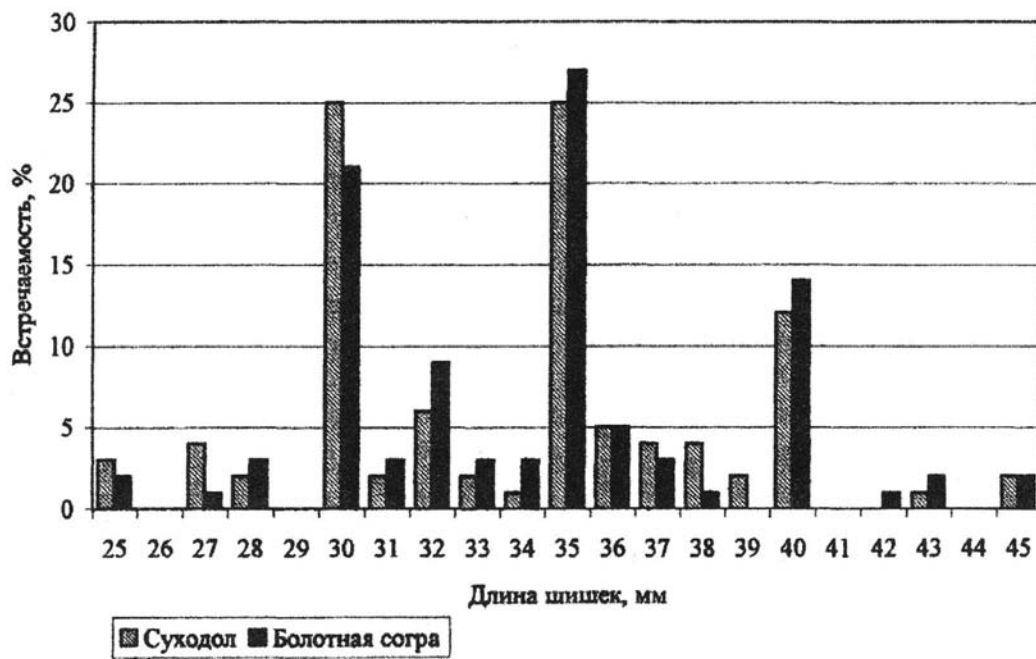


Рисунок 1 - Частота встречаемости шишек различной длины у лиственницы сибирской в болотной согре и на суходоле

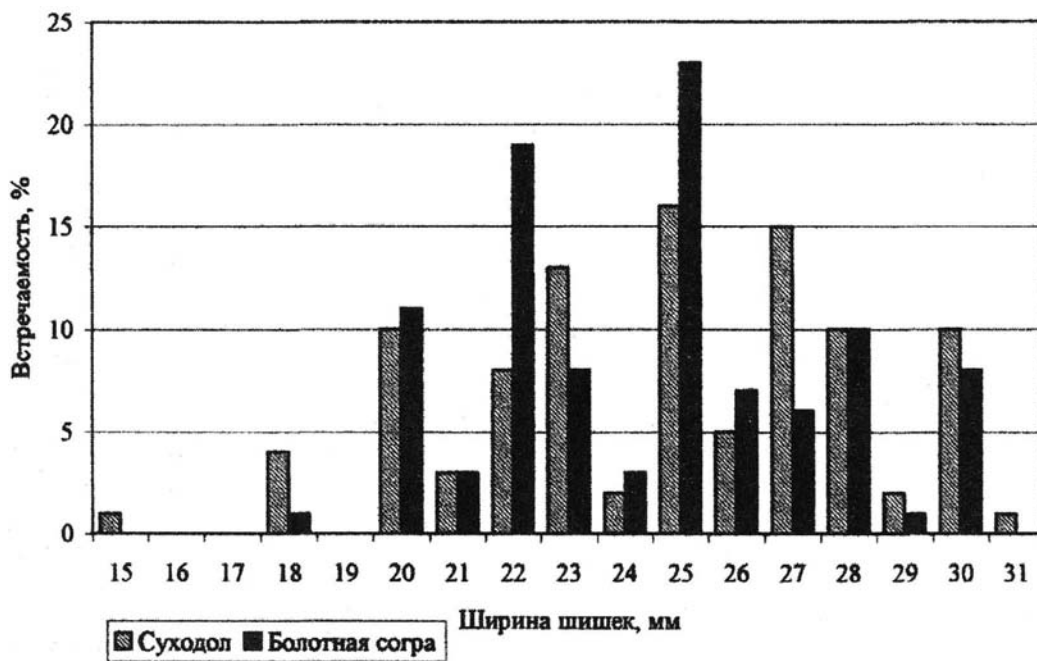


Рисунок 2 - Частота встречаемости шишек различной ширины у лиственницы сибирской в болотной согре и на суходоле

Таблица 2 - Изменчивость качественных показателей шишек лиственницы сибирской в болотной согре и на суходоле

Показатели	Суходол	Болотная согра
Форма края семенной чешуи, %	67 - округлая 27 - прямая 6 - выемчатая	72 - округлая 23 - прямая 5 - выемчатая
Форма апофиза, %	53 - типично-ложковидная 30 - выпукло-ложковидная 7 - волнистая	52 - типично-ложковидная 28 - выпукло-ложковидная 20 - волнистая
Окраска шишек, %	50 - желто-коричневая 28 - коричневая 12 - темно-коричневая 10 - желто-коричневая с красноватым оттенком	16 - коричневая с оранжевым оттенком 15 - коричневая 14 - темно-коричневая с красноватым оттенком 12 - рыжевато-красная 12 - рыжевато-коричневая 12 - темно-коричневая с серым с серым оттенком 10 - серо-коричневая 9 - светло-коричневая с розовым оттенком

### Заключение

Проведенные исследования морфологических особенностей шишек лиственницы сибирской в популяциях болотной согры и суходола южно-таежной подзоны Томской области свидетельствуют, что в обеих популяциях выделяются мелко-, средне- и крупношишечные формы, при этом достоверно более крупные шишки формируются в условиях болотной согры. Более высокий уровень изменчивости метрических показателей шишек и полиморфизма по их окраске зафиксированы в болотной популяции лиственницы сибирской. Анализ морфологических особенностей шишек показывает, что изученные популяции занимают промежуточное положение между лиственницей сибирской и лиственницей Сукачева. Вероятно, это свидетельствует о происходящих в южно-таежной подзоне Западной Сибири процессах интрогрессивной гибридизации между данными видами лиственниц.

### Библиографический список

1. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - 209 с.
2. Карасева М.А. Лиственница сибирская в Среднем Поволжье. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. - 376 с.

3. Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. - М., 1977. - 212 с.

4. Макаров В.П. Изменчивость морфологических видов и климатипов лиственницы в географических культурах (Восточное Забайкалье) // Лесоведение. - 2005. № 4. - С. 67-75.

5. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 2. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. - Свердловск, 1969. - С. 3-38.

6. Пугач Е.А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Свердловск, 1964. - 26 с.

7. Путенихин В.П., Фарукшина Г.Г. Внутривидовая фенотипическая изменчивость лиственницы Сукачева на Урале // Лесоведение. - 2004. № 1. - С. 38-47.

8. Путенихин В.П., Фарукшина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. - М.: Наука, 2004. - 276 с.

9. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций *Larix sibirica* (Pinaceae) из Западной Сибири // Ботан. журн. - 2005. Т. 90. № 4. - С. 582-593.

Поступило в редакцию 15 мая 2006 г.