

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ

А.П. Барченков¹, Л.И. Милютин¹, С. Жамъянсурен²

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru

²Институт ботаники АНМ
210361 Улан-Батор, ул. Жукова, 77 e-mail: ibot@mongol.net

Исследована морфологическая изменчивость количественных и качественных признаков шишек и семян лиственницы сибирской на территории Восточной Сибири и Северо-Восточной Монголии. Выявлены основные закономерности изменчивости этих признаков. Определены популяции сибирской лиственницы с высокой степенью изменчивости и наиболее перспективными для селекции и лесоразведения генотипами.

Ключевые слова: изменчивость, лиственница, генеративные органы

The morphological variability of *Larix sibirica* (Ledeb.) quantitative and qualitative features of generative organs has been investigated on Eastern Siberia and North-Eastern Mongolia territories. The main regularities of variability of these features have been obtained. The *Larix sibirica* (Ledeb) populations with high degree of variability and more perspective for selection and foresting genotypes have been defined.

Key words: variability, larch, generative organs

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время лиственница сибирская является одной из основных лесообразующих пород на территории Восточной Сибири и Монголии. В Восточной Сибири лиственница сибирская занимает всю юго-западную часть Прибайкалья и юг Бурятии. В Северо-Восточной Монголии лиственница сибирская произрастает на большей части гор Хэнтэя. Высокая экологическая пластичность и слабая репродуктивная изоляция вызывают значительную морфологическую изменчивость восточных популяций лиственницы сибирской. Кроме того, существенное влияние на изменчивость лиственницы сибирской в восточной части ее ареала оказывает непосредственная близость к границам распространения лиственницы Гмелина, что вызывает значительную миграцию генетического материала от этого вида в процессе интрогрессивной гибридизации. Изучение морфологии восточносибирских популяций сибирской лиственницы привело к выделению некоторых внутривидовых таксонов (*var. lenensis*, *baicalensis*, *transbaicalensis*) (Милютин, 1983), которые различаются по степени проявления гибридных процессов. Наибольшее количество гибридных форм встречается в популяциях *var. baicalensis*, которые непосредственно переходят в новый гибридный видовой таксон *Larix czekanowskii* Szaf.

Исследование гибридных популяций на границах ареалов является важным и перспективным направлением для изучения гетерозисных форм лиственницы, перспективных для заготовки семян и лесовосстановления.

В данной работе проведен сравнительный анализ морфологической изменчивости генеративных органов лиственницы сибирской в северных и южных районах Восточной Сибири. Кроме того, для отражения более полной картины морфологического разнообразия в периферийных популяциях лиственницы сибирской проанализированы показатели вариации этих признаков в горах Монголии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом наших исследований были популяции лиственницы сибирской, произрастающие в Восточной Сибири и в северо-восточных районах Монголии на склонах гор Хэнтэя. Характеристики пробных площадей представлены в таблице 1. Изменчивость изучалась по таким признакам, как: длина и ширина шишек, число семенных чешуй в шишке, форма края семенной чешуи, опушенность семенных чешуй, масса 1000 семян и показатели их посевных качеств. 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 (C_v , %). 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 годы, в некоторых популяциях данные по

Таблица 1 - Характеристики пробных площадей

Место сбора материала	№ п/п	Географические координаты		Тип леса	Бонитет
		с. ш.	в.д.		
Ванавара	1	60°19′	102°15′	разнотравный	IV
Чемдальск	2	59°38′	103°19′	ельник зеленомошный	V
Усть-Кут	3	56°46′	105°45′	разнотравный	III
Жигалово	4	54°48′	105°09′	осочково-лишайниковый	IV
Косая степь	5	52°50′	106°06′	разнотравный	II
Ольхон	6	53°12′	107°20′	лиственничная редина	IV
Кяхта	7	50°20′	106°20′	кустарничковый	IV
Джида	8	50°50′	105°57′	злаково-разнотравный	III
Елбак	9	49°07′	106°48′		IV
Биндэр-Обо	10	48°27′	110°13′		IV
Цэнхэр-Мандал	11	47°47′	109°03′	разнотравный	V
Мунген-Морьт	12	48°20′	108°39′		IV
Богдо-Ула	13	47°44′	106°58′		IV

Примечание: п/п – пробная площадь.

качественным признакам семян не были получены.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость морфометрических признаков шишек. Морфометрические признаки шишек лиственницы имеют важное значение для ее внутривидовой систематики и аналитической селекции, однако значительная изменчивость и полигенное наследование этих признаков усложняют их диагностику и классификацию. Кроме того, эти признаки значительно коррелируют между собой, по литературным данным (Путенихин и др., 2004) коэффициенты корреляции изменяются от 0,5 до 0,8, что делает еще более сложным их использование для внутривидовой диагностики. В нашей работе мы проанализировали вариацию морфометрических признаков шишек в пределах популяции и на межпопуляционном уровне и попытались наметить наиболее перспективные для аналитической селекции популяции с высоким уровнем вариации признаков.

Анализ полученных данных показал, что внутривидовая изменчивость в равнинных популяциях Восточной Сибири проявляется в основном на низком и среднем уровнях, по шкале С.А. Мамаева (1972), при этом отмечаются некоторые тренды увеличения или уменьшения вариации в зависимости от экологических условий произрастания.

В наиболее пессимальных условиях индивидуальная изменчивость признаков несколько снижается. Например, низкая вариация метрических признаков шишек отмечена в остепненных изолированных лиственничниках на юге Бурятии (пробные площади № 7, № 8) (табл. 2).

Другая тенденция вариации отмечена в горных популяциях Монголии. По длине шишек и числу семенных чешуй в них уровень внутривидовой изменчивости на склонах Восточного Хентэя увеличивается до повышенного значения (табл. 3). Наибольшая вариация выявлена в районе с. Цэнхэр-Мандал и заповедника Богдо-Ула на высотах 1560 и 1680 м над у.м. При этом прямой зависимости увеличения внутривидовой изменчивости от изменения высоты над уровнем моря не установлено.

При исследовании географической изменчивости этих признаков существенных закономерностей, связанных с изменением географической широты и высоты над уровнем моря, не выявлено. Межпопуляционные различия определяются в основном экологическими условиями произрастания. Низкие значения параметров шишек выявлены в северной популяции в верховье Подкаменной Тунгуски. Кроме того, деревья с мелкими шишками обнаружены в остепненном лиственничнике на острове Ольхон. Помимо пессимальных условий произрастания, по-видимому, более сильное влияние на изменчивость размеров шишек оказывает

Таблица 2 - Изменчивость размеров шишек

Место сбора материала	№ п/п	Длина шишек, г		Ширина шишек, г		Число чешуй в шишке (шт.)	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %
Ванавара	1	25,7±0,6	12,3	25,2±0,5	10,6	26,2±0,6	13,2
Чемдальск	2	23,3±0,4	7,5	18,3±0,4	11,0	23,6±0,5	9,1
Усть-Кут	3	25,5±0,7	15,3	24,1±0,7	15,4	23,8±0,8	18,8
Жигалово	4	27,9±0,6	12,3	23,4±0,6	12,8	28,4±0,7	12,8
Косая степь	5	26,7±0,6	12,1	25,8±0,5	10,6	28,0±0,7	13,1
Ольхон	6	23,8±0,5	10,8	20,3±0,5	13,9	24,5±0,7	16,7
Кяхта	7	26,5±0,5	10,3	25,9±0,4	8,2	27,2±0,6	11,0
Джида	8	25,5±0,6	12,6	22,3±0,5	10,8	31,4±0,7	11,5

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

возможная гибридизация с лиственницей Гмелина или с гибридным комплексом (лиственницей Чекановского). В южных степных районах Бурятии (пробная площадь № 8) (табл. 2) и в горах Восточного Хэнтэя в Монголии (табл. 3) выявлены

популяции с многочешуйными шишками. Число семенных чешуй в шишке у деревьев этих популяций значительно превышает показатели данного признака в других насаждениях, как в Восточной, так и в Западной Сибири.

Таблица 3 - Изменчивость морфометрических признаков шишек в горных популяциях Монголии

Место сбора материала	Высота над уровнем моря	Длина шишек		Число чешуй в шишке	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %
Елбак	1300	25,9±0,3	19,7	33,7±0,3	18,4
Биндэр-Обо	1400	26,9±0,3	10,3	32,3±0,3	19,7
Цэнхэр-Мандал	1560	24,5±0,4	22,3	29,4±0,4	24,7
Мунген-Морьт	1630	28,2±0,2	13,4	36,7±0,2	20,6
Богдо-Ула	1687	21,4±1,3	20,6	28,2±1,1	24,3

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

Шишки с большим числом чешуй были также обнаружены на единичных деревьях в остепненных злаково - разнотравных лиственничниках Хакасии.

Изменчивость формы края семенной чешуи. В.Н.Сукачев (1924) считал этот признак одним из ведущих в диагностике видов лиственницы и подчеркивал его значение в познании филогении рода

Larix. В дендрологических описаниях видов и форм лиственницы по очертанию верхнего края выделяют чешуи округлые, прямосрезанные, выемчатые и реже зазубренные. В исследованных популяциях лиственницы сибирской отмечено абсолютное преобладание деревьев с округлой формой края семенной чешуи (от 70 до 100 %) (табл. 4).

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

Место сбора материала	№ п/п	Форма края семенной чешуи		
		округлая	прямая	выемчатая
Ванавара	1	76	20	4
Чемдальск	2	95	5	-
Усть-Кут	3	76,7	13,3	10
Жигалово	4	86,7	13,3	
Косая степь	5	70	30	
Ольхон	6	90	6,7	3,3
Кяхта	7	56	20	24
Джида	8	100	-	-
Елбак	9	100		
Биндэр-Обо	10	97	2	1
Цэнхэр-Мандал	11	100	-	-
Мунген-Морьт	12	100	-	-
Богдо-Ула	13	100	-	-

Примечание: п/п – пробная площадь.

В ряде популяций выявлено значительное присутствие переходных форм по этому признаку. Например, на юго-западном побережье Байкала (пробная площадь №5) (табл. 4) обнаружено до 30 % особей с прямой формой края семенной чешуи. В южных районах Бурятии (пробная площадь №7) встречаемость особей с прямой и выемчатой формой края семенной чешуи составила 20 и 24 % соответственно. Эти показатели значительно превышают встречаемость этого признака, отмеченную нами ранее (Барченков, 2010) в популяциях Средней Сибири. Результаты наших исследований и обобщение литературных данных (Дылис, 1947; 1961, 1981; Круклис, Милютин, 1977) указывают на то, что изменчивость этого признака в Восточной Сибири определяется преимущественно гибридизационными процессами лиственницы сибирской с лиственницей Гмелина. По данным Л.И. Милютина (1983), в гибридных популяциях до 48 % особей

имеют прямую и выемчатую форму края семенной чешуи.

Изменчивость опушенности семенных чешуй. Опушенность семенных чешуй лиственницы – важный признак для диагностирования видов лиственницы. Из произрастающих на территории Сибири видов лиственница сибирская имеет наиболее опушенные чешуи. При этом, данный вид лиственницы является и наиболее полиморфным по этому признаку. Все многообразие опушенности чешуй шишек объединено в несколько групп (табл. 5): очень сильное опушение – чешуи покрыты густым рыжим «войлочным» опушением; сильное – чешуи покрывает хорошо заметное рыжее опушение; среднее – чешуи от основания примерно до половины покрыты рыжеватыми волосками; слабое – рыжеватые волоски заметны лишь у основания чешуй; слабое белесое опушение – у основания

Таблица 5 - Встречаемость деревьев с различной опушенностью семенных чешуй

Место сбора материала	№ п/п	Опушенность семенных чешуй				
		очень сильное опушение	сильное опушение	среднее опушение	слабое опушение	слабое белесое опушение
Ванавара	1	51,6	9,7	19,4	19,4	-
Чемдальск	2	46,2	23,1	23,1	7,7	-
Усть-Кут	3	-	32,1	21,4	39,3	7,1
Жигалово	4	86,7	-	10	3,3	-
Ольхон	6	100	-	-	-	-
Елбак	9	-	91,6	8,4	-	-
Биндэр-Обо	10	-	72,0	21,0	7,0	-
Мунген-Морьт	12	-	65,0	33,0	2,0	-
Богдо-Ула	13	-	86,5	13,5	-	-

Примечание: п/п – пробная площадь.

чешуй видны редкие белесые волоски (по Л.И. Милютину, 1983). Практически во всех исследованных нами популяциях лиственницы преобладают деревья с очень сильным (51,6 – 100 %) и сильным (9,7 – 91,6 %) опушением семенных чешуй (табл. 5). При этом отмечено увеличение встречаемости особей со слабоопушенными семенными чешуями в окрестностях поселка Усть-Кут в северных районах Прибайкалья, а также в районе эвенкийского поселка Ванавара. В этих популяциях наиболее вероятно влияние гибридизации с лиственницей Гмелина, что оказывает существенное влияние на изменчивость этого признака. В горных районах Монголии выявлено абсолютное преобладание деревьев с сильно и средне-опушенными чешуями и лишь единично встречаются шишки со слабым опушением.

Изменчивость показателей качества семян.

Семена являются важным средством производства в лесном хозяйстве. Изучение их свойств в пределах ареала вида является необходимым элементом работы по выявлению семенных ресурсов. Основными показателями качества семян являются: масса 1000 семян, их полнозернистость, всхожесть и энергия прорастания.

Масса 1000 семян является одним из основных признаков при изучении изменчивости и систематики лиственницы. Лиственница сибирская формирует наиболее крупные и тяжелые семена среди сибирских видов лиственницы. Причем этот признак является достаточно изменчивым, и факторы, влияющие на его вариацию, весьма разнообразны. Имеются многочисленные материалы (Кульмина, Черепнин, 1973; Ирошников и др., 1974; Третьякова и др., 2006) по изучению влияния климатических условий на массу семян, изучалась зависимость массы семян от состава древостоя и полноты (Дылис, 1961). Одним из наиболее важных факторов, определяющих массу семян, является их полнозернистость, которая также влияет на всхожесть семян и энергию их прорастания.

По нашим данным, амплитуда колебания среднепопуляционных значений массы семян сибирской лиственницы в Предбайкалье и Забайкалье равна 7-9 г и характеризуется средним и повышенным уровнями вариации ($CV=16-24\%$). При этом наблюдается явное увеличение значений признака

при продвижении в юго-западном направлении. Например, в южных районах республики Бурятия масса 1000 семян достигает 8,5 г.

В северных горных районах Монголии, на высотах 1300 – 1600 м над уровнем моря, масса 1000 семян по средним многолетним наблюдениям не превышает 6,4 г с очень низкой вариацией по годам. По материалам, полученным нами ранее, вариация массы 1000 семян в Восточном Хэнтэе составляет 5,6-8,2 г в зависимости от высоты расположения популяции над уровнем моря.

Кроме того, такие значительные различия объясняются не только особенностями условий произрастания насаждений, но и спецификой формирования семян, обуславливающей разные соотношения полнозернистых и пустых семян. Процент пустых семян в популяциях Восточного Хэнтэя колеблется от 25 до 57,5 %. Причины низкого качества семян лиственницы выделяются различные: от плохих погодных условий в период пыления и низкого качества пыльцы (Третьякова и др., 2006), до фитocenотических условий произрастания популяции (Дылис, 1961). Однако, мы считаем, что недостаточная всхожесть семян из горных популяций Монголии определяется преимущественно нарушениями в развитии зародыша семени. Например, в 1983 году в заповеднике Богдо-Ула был отмечен высокий уровень встречаемости (до 94 %) полиэмбриональных семян. Кроме того, низкое качество семян в горных популяциях связано с недоразвитием зародыша семени. Так, при исследовании горных климатипов лиственницы сибирской в Южной Сибири 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. По утверждению М.А. Щербаковой (1965), семена, в которых зародыш занимает всего $\frac{1}{4}$ эмбрионального канала, вообще являются нежизнеспособными и не прорастают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ полученных результатов показал, что изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в Восточной Сибири и в горах Монголии, наряду со значительной дифференциацией экологиче-

ских условий произрастания, в некоторой степени обусловлена и гибридизационными процессами с лиственницей Гмелина, происходящими в ряде изученных популяций. В горах Монголии не наблюдается четкой закономерности в изменчивости генеративных органов лиственницы с изменением высоты над уровнем моря. В южных районах Бурятии и в горах Монголии выявлена группа популяций, деревья в которых обладают многочешуйными шишками, причем этот признак относительно не стабилен в пределах популяции, и его внутривидовая изменчивость в некоторых насаждениях достигает повышенного уровня, по шкале С.А. Мамаева.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Барченков, А.П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей / А.П. Барченков // Хвойные бореальной зоны – 2010. Т. 27.- №1-2. – С. 36 - 42.
- Дылис, Н.В. Сибирская лиственница /Н.В. Дылис. – М.: Изд. МОИП, 1947. – 137 с.
- Дылис, Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. - М.: АН СССР, 1961. – 209 с.
- Дылис, Н.В. Лиственница /Н.В. Дылис. – М.: Лесная промышленность, 1981. - 96с.
- 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.
- 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. – 283 с.
- Милютин, Л.И. Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственниц сибирской и даурской). Дисс. докт. биол. наук / Л.И. Милютин. - Красноярск, 1983. - 418 с.
- 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.
- 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 24 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.