

На правах рукописи



Аверьянов Алексей Сергеевич

**ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ
УСЛОВИЯХ СИБИРИ**

4.1.6 Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение,
лесная пирология и таксация

АВТОРЕФЕРАТ

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Красноярск - 2024

Работа выполнена в Институте леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЛ СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН).

Научный руководитель: **Седельникова Тамара Станиславовна**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории лесной генетики и селекции

Официальные оппоненты: **Федорков Алексей Леонардович**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

Буторова Ольга Федоровна, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, профессор кафедры селекции и озеленения ФГБОУ ВО «Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук

Защита диссертации состоится «28» июня 2024 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.228.05 на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50/28, ИЛ СО РАН, конференц-зал. Тел./факс (391) 243-36-86; E-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИЛ СО РАН и на сайте организации <http://forest.akadem.ru>

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

доктор биологических наук, доцент

 Гродницкая Ирина Дмитриевна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Большая часть существующего биоразнообразия хвойных в бореальной зоне сосредоточена на уровне внутривидовых единиц различного таксономического статуса – форм, вариаций (морфотипов) и экотипов, что позволяет видам сохранять свою популяционную структуру, тем самым обеспечивая их адаптивную изменчивость в различных условиях существования. Исследование внутривидовой изменчивости хвойных важно для познания процессов их микроэволюции и адаптации, а также для обеспечения научных основ практической селекции, интродукции, решения природоохранных задач.

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – экологически пластичный вид, ареал которого простирается в Сибири от редколесий в лесотундре до островных насаждений в сухой степи. Широкая экологическая ниша вида обеспечивается значительным внутривидовым разнообразием, которое может быть диагностировано по признакам генеративных и вегетативных органов деревьев – женских шишек, пыльцы, семян, хвои, а также сохранности и росту их семенного потомства. Особенно актуальными являются исследования внутривидового разнообразия лиственницы сибирской в связи с ухудшением ее репродуктивного потенциала вследствие изменений климата, происходящих в последние годы в Сибири.

Цель настоящей работы: выявление и оценка изменчивости признаков внутривидовых форм, морфотипов и экотипов лиственницы сибирской в различных экологических условиях Сибири.

Задачи исследования:

1. Изучить морфометрические признаки шишек и их вариабельность в связи с различными эколого-географическими условиями произрастания деревьев и формовой спецификой;

2. Определить массу, энергию прорастания и лабораторную всхожесть семян морфотипов и экотипов деревьев;

3. Исследовать грунтовую всхожесть семян внутривидовых форм, морфотипов и экотипов деревьев, сохранность, ход роста и развития сеянцев, представляющих собой семенное потомство данных деревьев, на ювенильных этапах их развития в экспериментальных посевах;

4. Выявить изменчивость морфологических признаков пыльцевых зерен, нарушений развития пыльцы внутривидовых форм, морфотипов и экотипов деревьев из различных условий произрастания;

5. Оценить морфометрические параметры хвои внутривидовых форм деревьев;

6. Дать анализ адаптивной ценности и селекционного значения признаков генеративных и вегетативных органов внутривидовых форм, экотипов и морфотипов лиственницы сибирской, произрастающих в Сибири.

Научная новизна. Впервые для лиственницы сибирской в различных условиях произрастания Сибири установлены адаптивно- и селекционно-значимые признаки внутривидовых форм, морфотипов и экотипов деревьев и выявлены специфические особенности их семенного потомства. Получены материалы о характере и закономерностях межпопуляционной и индивидуальной изменчивости женских и мужских генеративных (в том числе нарушений ее развития) и вегетативных

органов *L. sibirica*: а) дана оценка морфологических признаков женских шишек в связи с условиями произрастания и формовой особенностью деревьев; б) диагностированы особенности качества семян и развития семенного потомства внутривидовых форм, экотипов и морфотипов из экологически контрастных местопроизрастаний Сибири; в) исследованы морфометрические параметры пыльцы и нарушения ее развития у внутривидовых форм и морфотипов из различных экотопов Сибири; прослежено влияние условий произрастания на изменчивость признаков пыльцевых зерен; г) выявлены морфометрические параметры хвои внутривидовых форм. Дана оценка адаптивного и селекционного значения диагностированных признаков внутривидовых форм, экотипов и морфотипов лиственницы сибирской, произрастающих в различных экотопах Сибири.

Теоретическое и практическое значение. Результаты проведенных исследований могут быть использованы для дальнейшего уточнения внутривидовой систематики рода *Larix*. Полученные данные могут применяться при разработке программ экологического мониторинга, охраны природных популяций лиственницы, выделения их в качестве генетических резерватов (включая редкие и аномальные формы деревьев) в различных регионах Сибири. Данные по экотопической и формовой дифференциации, качеству семян лиственницы сибирской могут использоваться при составлении рекомендаций по проведению селекционных, лесоводственных и лесокультурных мероприятий. Сеянцы экотипов лиственницы сибирской, полученные в ходе посевного эксперимента, после его завершения были использованы для озеленения территории микрорайона Академгородка г. Красноярска и дальнейшего наблюдения за их ростом.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Эколого-географическая изменчивость *L. sibirica* Сибири проявляется на уровне функционально диагностируемых признаков генеративных и вегетативных органов внутривидовых форм, экотипов и морфотипов.

2. Внутривидовое разнообразие *L. sibirica* обеспечивает успешную адаптацию вида и его репродуктивный потенциал.

Степень достоверности результатов. Научные положения, выводы и рекомендации, сформулированные в диссертации, обоснованы теоретическими решениями и экспериментальными данными, полученными в работе, базируются на строго доказанных выводах и прошли апробацию.

Апробация работы. Материалы работы докладывались на чтениях памяти Л.М. Черепнина и Шестой Всероссийской конференции с международным участием «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока» (Красноярск, 2016); Всероссийской научно-практической конференции «Технологии и оборудования садово-паркового и ландшафтного строительства» (Красноярск, 2016); XIX, XX, XXI, XXIV Международных научных конференциях «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений» (Красноярск, 2016; 2017; 2018; 2021); Чтениях памяти Л.М. Черепнина и Седьмой Всероссийской конференции с международным участием «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока» (Красноярск, 2021; 2022); конкурсах-конференциях ФИЦ КНЦ СО РАН для молодых ученых, аспирантов и студентов, секция «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири» (Красноярск, 2017; 2018; 2021), представлялись на

Международной научно-технической конференции «Биотехнология, генетика, селекция в лесном и сельском хозяйстве, мониторинг экосистем» (Воронеж, 2017); VII, VIII, IX Международных научных конференциях «Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)» (Умань, 2018; 2019; 2020).

Публикации. По материалам исследования опубликовано 18 работ, в том числе 2 статьи в журналах из списка ВАК РФ

Личный вклад автора. Работа выполнена в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленном подразделении ФИЦ КНЦ СО РАН. Все исследования по теме диссертации осуществлялись автором или при его непосредственном участии, в том числе сбор данных, их анализ, обобщение и интерпретация.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, списка литературы. Текст работы изложен на 155 страницах, включает 9 таблиц и 45 рисунков. Список литературы содержит 244 источников, из которых 63 работа на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает признательность д.б.н. А.В. Пименову, д.с.-х.н. И.М. Данилину, к.б.н. Н.С. Бабичеву, к.б.н. В.А. Сенашовой за научные консультации по различным аспектам работы, а также благодарит сотрудников лаборатории лесной генетики и селекции ИЛ СО РАН за советы и рекомендации, высказанные при обсуждении работы.

Основанное содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

Лиственница сибирская, имея обширный ареал и адаптируясь к разнообразным условиям произрастания, формирует огромный спектр морфологической изменчивости. На основе его изучения выделен ряд внутривидовых таксонов – географических рас, форм и морфотипов *L. sibirica* (Дылис, 1947; Бобров, 1978; Милютин, 1983, 2003). Высокий уровень морфологической и экологической вариабельности признаков и гибридизация значительно усложняют систематику *L. sibirica*, поэтому до сих пор четко не определены границы ареалов таксонов и конкретные критерии их выделения.

Проведенные исследования морфологических признаков *L. sibirica* показали, что различия в условиях произрастания вызывают более значительную дифференциацию параметров хвои, шишек, семян и пыльцы, чем генотипические различия деревьев (Ирошников, Федорова, 1974; Абаимов, Коропачинский, 1980; Некрасова, 1983; Путенихин и др., 2004; Романова, Третьякова, 2005; Седельникова, Пименов, 2006; Барченков, Милютин, Исаев, 2007; Varis et al., 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018; Sedelnikova et al., 2018 и др.).

Работы по определению грунтовой всхожести семян и изучению ранних стадий развития сеянцев лиственницы выполнялись в условиях питомников в Сибири, Предуралья, Центральной лесостепи (Буторова, 1983; Авров, 1996; Галдина, Токорева, 2012; Николаева и др., 2019), в рамках полевых опытов в Швеции (Karlman et al., 2011), Финляндии (Lukkarinen et al., 2010), Германии, Словакии (Foff et al., 2014) с семенами различного происхождения.

Глава 2. Объекты и методы исследования

Объектами исследования послужили:

1) болотные ($56^{\circ}20'40''$ с.ш., $84^{\circ}35'33''$ в.д.) и суходольные ($54^{\circ}24'04''$ с.ш., $89^{\circ}58'05''$ в.д.; $54^{\circ}30'54''$ с.ш., $89^{\circ}46'57''$ в.д.) ценопопуляции с участием *L. sibirica* южно-таежной подзоны Западной Сибири (Томская область, Томский район); 2) ценопопуляции Красноярской лесостепи – искусственные насаждения *L. sibirica* в черте г. Красноярска, микрорайон Академгородок (г. Красноярск, Красноярский край; $55^{\circ}59'04''$ с.ш., $92^{\circ}45'09''$ в.д.); 3) ценопопуляции *L. sibirica* Июско-Ширинской горно-степной ландшафтной системы – Ширинской степи и лесостепных предгорьев Кузнецкого Алатау (Республика Хакасия, Ширинский и Орджоникидзевский районы, окрестности пос. Туим и Марчелгаш, долина р. Тунгужуль; $54^{\circ}24'04''$ с.ш., $89^{\circ}58'05''$ в.д.; $54^{\circ}30'54''$ с. ш., $89^{\circ}46'57''$ в.д.; $54^{\circ}19'48''$ с.ш., $89^{\circ}43'37''$ в.д.); 4) Алтайская лесостепная ценопопуляция *L. sibirica*, нижняя часть лесистых гор, высота 600 м над ур. м. (Республика Алтай, Чемальский район, район с. Черга, $51^{\circ}29'$ с.ш., $85^{\circ}32'$ в.д.); 5) Ценопопуляции *L. sibirica* – редколесья тундрового типа п-ова Таймыр (Таймырский Долгано-Ненецкий район Красноярского края, окрестности г. Норильск, микрорайоны Кайеркан и Оганер, $69^{\circ}28'16''$ с.ш., $88^{\circ}30'19''$ в.д.).

Изучение морфологических признаков шишек (Глава 3) производилось в соответствии с методикой М.В. Круклис, Л.И. Милютина (1977). Были сформированы следующие выборки: а) Алтайская лесостепная ценопопуляция; степная ценопопуляция Ширинской степи и лесостепных предгорьев Кузнецкого Алатау; б) индивидуальная – с внутривидовых форм деревьев – красношишечной, розовошишечной и зеленошишечной, в искусственных насаждениях в черте г. Красноярска, микрорайон Академгородок. Для сравнения использовались данные, полученные ранее (Седельникова, Пименов, 2006, 2007) по шишкам суходольных и прилегающих к ним болотным ценопопуляциям южно-таежной подзоны Западной Сибири (Томская область, Томский район).

Масса семян и их качество (Глава 4) определялись по ГОСТу 13056.6-75, с учетом методики В.В. Огиевского с соавторами (1971). Были сформирована выборка степной ценопопуляции Ширинской степи и лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау, Республики Хакасия (15 выборок семян – 1 общепопуляционная и 14 индивидуальных, включающих типичные формы деревьев, а также редкие и аномальные формы и морфотипы: крупношишечную; мелкошишечную; несущую шишки с выступающими кроющими чешуями; с нераскрывающимися самостоятельно шишками; кустовидную; несущую «ведьмину метлу» (основная и аномальная части кроны). Полученные данные были сопоставлены с качеством исследованных ранее семян лесоболотного и лесотундрового происхождений (Седельникова, Пименов, 2006, 2007; Sedel'nikova, Pimenov, 2007), участвовавших в посевном эксперименте.

Эксперимент по изучению грунтовой всхожести семян, сохранности и хода роста сеянцев (Глава 5), заложенный на опытном участке ИЛ СО РАН в Академгородке г. Красноярска, проводился в течение 2016-2019 гг. для выборок семян: а) суходольной и болотной ценопопуляций южно-таежной подзоны Западной

Сибири, Томской области (2 общепопуляционные выборки); б) степной ценопопуляции Ширинской степи и лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау, Республики Хакасия (1 общепопуляционная выборка и 14 индивидуальных, описанных в главе 4); в) ценопопуляции редколесья тундрового типа п-ова Таймыр (1 общепопуляционная выборка, включенная в исследование для сравнения). Исследовались грунтовая всхожесть семян (динамика в 2016 г.); текущая (2016, 2017, 2018 гг.) и итоговая (2019 г.) сохранность сеянцев. Динамика вертикального годовичного прироста сеянцев за 2016-2018 гг. определялась на 3-летних сеянцах в учетный период 2018 г. В 2022 г. перспективные формы сеянцев, отобранные и сгруппированные по происхождению – лесоболотное и лесостепное, были высажены в лесном массиве Академгородка г. Красноярск (55°59'47'' с.ш., 92°45'31'' в.д.). Производились первичная обработка посадок (полив, прополка), мониторинг их сохранности и роста.

Отбор образцов пыльцы (Глава 6) производился в 2017 г. в третьей декаде апреля в искусственных насаждениях в черте г. Красноярск, микрорайон Академгородок и в первой – второй декадах мая в степной ценопопуляции Ширинской степи и лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау. Данные участки отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью, подразделяясь на подтаежный (“Академгородок”), степной (“Туим”), предгорные (“Тунгужуль/суходол”, “Марчелгаш”) и предгорный болотный (“Тунгужуль/болото”). Были сформированы следующие выборки: деревья типичной формы; внутривидовые формы – красношишечная, розовошишечная, фиолетовошишечная, зеленошишечная; формы, выделенные по размерам шишек – мелкошишечная, крупношишечная. При выделении форм учитывались их возраст, тип сексуализации, наличие повреждений, вызванных листовенничной почковой галлицей. Морфометрические параметры пыльцевых зерен измерялись при помощи окуляр-микрометра стереоскопического микроскопа МБС-10. Измерение параметров элементов пыльцы и определение формы пыльцевого зерна проводились по общепринятым методам (Моносзон-Смолина, 1949; Erdtman, 1945, 1952; Halbritter et al., 2018).

Для определения внутривидовой изменчивости длины хвои и числа хвои в пучке (Глава 7) в 2020-2022 гг. в искусственных насаждениях лиственницы сибирской в городской черте г. Красноярск, микрорайон Академгородок были отобраны образцы с внутривидовых форм деревьев – красношишечной, розовошишечной, зеленошишечной.

Статистическая обработка проводилась с использованием современных электронных таблиц Microsoft Office Excel (2016). Полученные данные обрабатывались методами вариационной статистики с вычислением коэффициента вариации признака (Рокицкий, 1973). Оценка уровней изменчивости признака осуществлялась по шкале С.А. Мамаева (1972). Для оценки достоверности различий размера и количества хвои в пучке применялся t-критерий Стьюдента (t_{st}) на 5%-м уровне точности по каждой из сравниваемых пар значений (t_{ϕ}) (Лакин, 1990).

Глава 3. Исследование изменчивости морфологических признаков шишек и семенных чешуй

3.1. Параметры шишек и семенных чешуй различных экотипов

Размеры шишек (длина, ширина), число семенных чешуй в шишке составляют: в ценопопуляции Хакасии у степного экотипа – 24.4 ± 0.6 мм, 23.0 ± 0.7 мм, 24.6 ± 0.6 шт., в лесостепной ценопопуляции из предгорий Алтая у лесостепного экотипа – 29.0 ± 0.6 мм, 26.2 ± 0.5 мм, 28.8 ± 0.8 шт., в ценопопуляциях из южно-таежной подзоны Томской области у суходольного экотипа – 36.8 ± 0.4 мм, 21.0 ± 0.2 мм 36.5 ± 0.4 шт., у болотного экотипа – 35.8 ± 0.5 мм, 19.5 ± 0.2 мм, 33.2 ± 0.4 шт., соответственно. Сравнение показало, что наибольшими значениями данных параметров характеризуется суходольный экотип, наименьшими – степной экотип. Различия по линейным размерам шишек и числу семенных чешуй между рассматриваемыми экотопами достоверны.

У суходольного и болотного экотипов отмечено абсолютное преобладание крупных шишек (93–95%) в структуре ценопопуляций. В степной и лесостепной ценопопуляции преобладают деревья с переходными значениями размеров шишек (58–65%). В степной ценопопуляции отмечено значительное присутствие особей с мелкими шишками (до 36.8%).

В суходольной и болотной ценопопуляциях ширина семенных чешуй шишек значительно больше (15.2 ± 0.2 мм и 14.7 ± 0.2 мм соответственно), чем в лесостепной и степной (10.8 ± 0.2 мм, 10.7 ± 0.1 мм соответственно).

Во всех экотопах доминируют деревья с округлой формой края семенной чешуи (70–80%), деревья с прямой и выемчатой ее формой встречаются с различной частотой. В степной ценопопуляции отсутствуют деревья с выемчатым краем семенной чешуи, а встречаемость деревьев с прямым краем семенной чешуи превышает 30%. В лесостепной ценопопуляции около 4% деревьев имеют выемчатые чешуи, деревья с прямыми чешуями отсутствуют. В южно-таежных болотной и суходольной ценопопуляциях выявлено 20–30% деревьев с прямыми и выемчатыми чешуями.

3.2. Параметры шишек и семенных чешуй различных форм по окраске мегастробилов

Размеры шишек (длина, ширина), число семенных чешуй в шишке составляют: у красношишечной формы деревьев – 30.1 ± 0.4 мм, 23.7 ± 0.4 мм, 31.4 ± 0.5 шт., у розовошишечной – 29.1 ± 0.4 мм, 24.0 ± 0.4 мм, 28.0 ± 0.4 шт., у зеленошишечной – 28.8 ± 0.4 мм, 22.3 ± 0.3 мм, 28.0 ± 0.4 шт., соответственно. Красношишечная форма значительно отличается от двух других форм по длине шишки и количеству семенных чешуй. Зеленошишечная форма значительно различается от двух других форм по ширине шишки.

У всех форм наблюдается преобладание переходных по размеру шишек (65.0–67.2%). Красношишечная форма имеет больший процент крупных шишек (34.2%), зеленошишечная – переходных (67.2%), розовошишечная – мелких (3.3%).

По форме шишек зеленошишечная форма представлена узкими шишками. У розово- и красношишечных форм соотношение узких и переходных форм шишек одинаково (50:50%).

Наибольшие значения длины и ширины семенных чешуй установлены у зеленошишечной формы (14.9 ± 0.1 мм, 12.1 ± 0.1 мм) промежуточные – у розовошишечной (13.7 ± 0.2 мм, 11.9 ± 0.1 мм), наименьшие – у красношишечной (12.2 ± 0.2 мм, 10.4 ± 0.1 мм), соответственно. Красношишечная форма значимо отличается от двух других форм по размерам семенных чешуй. Зеленошишечная и розовошишечная формы значимо различаются между собой по длине семенных чешуй.

У всех трех форм деревьев преобладает переходная форма семенных чешуй. Розовошишечная форма имеет только переходные формы чешуй (100%). Красношишечная форма представлена в большей степени переходными формами чешуй (75%) и в меньшей – узкими (25%). Зеленошишечная форма имеет наименьшее количество переходных форм чешуй (67%) и наибольшее – узких (33%). Все формы деревьев имеют округлую форму края семенных чешуй.

Глава 4. Внутривидовая изменчивость массы и посевных качеств семян

4.1. Масса семян

Средняя для степной ценопопуляции (степного экотипа) лиственницы из Республики Хакасия масса 1000 шт. семян составляет 8.3 г. Показатели массы семян варьируют у различных форм деревьев. Максимальными значениями массы семян отличаются две типичные формы (12.7 г и 12.1 г, соответственно), а минимальными – мелкошишечная (6.1 г) и кустовидная (6.7 г) формы. В то же время, семена одного из деревьев типичной формы также имеют существенно более низкую массу (6.6 г), а семена с дерева, несущего «ведьмину метлу», характеризуются высокой массой как в аномальной части кроны (10.6 г), так и в основной кроне (9.7 г). Средняя для суходольной популяции (суходольного экотипа) лиственницы из Томской области масса семян составляет 12.1 г, для болотной популяции (болотного экотипа) – 10.2 г.

4.2. Энергия прорастания и всхожесть семян

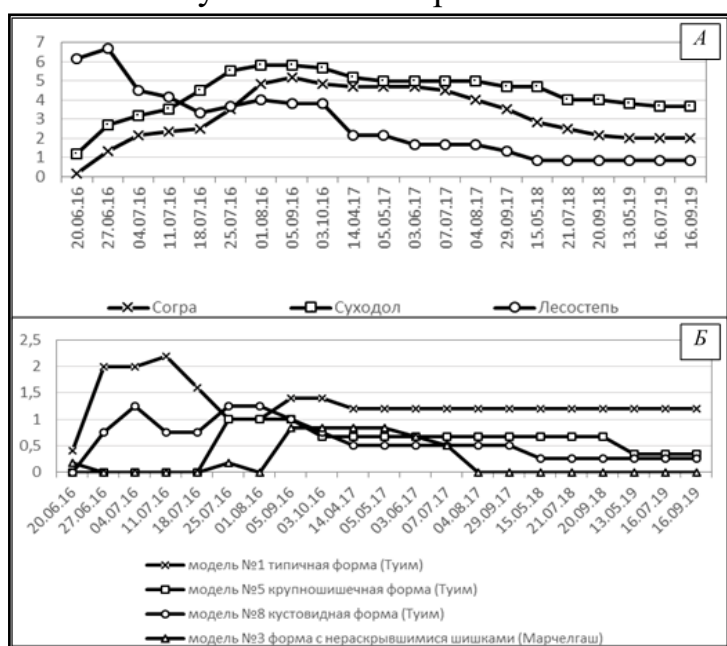
Среднепопуляционное значение энергии прорастания семян степного экотипа лиственницы из Хакасии составляет 2.3%. Низкой энергией прорастания (0–1.7%) отличаются семена редких и аномальных деревьев (с «ведьминой метлой», с шишками с выступающими кроющими чешуями, с засмоленными, самостоятельно нераскрывающимися шишками). Максимальной энергией прорастания (16.3%) характеризуются семена двух типичных форм деревьев, хотя у трех других типичных форм этот показатель существенно ниже (3.3–5.0%). Одна из мелкошишечных форм также имеет относительно высокую энергию прорастания (11.7%). Абсолютная всхожесть семян из популяционного сбора составляет 6.3%. Всхожесть семян варьирует от 11.7% у морфотипов, обладающих значительно выступающими кроющими чешуями, до 55.0% у типичной формы. Высокую всхожесть (51.0%) имеют семена формы с мелкими шаровидными шишками.

Среднепопуляционные значения энергии прорастания и абсолютной всхожести семян болотного экотипа лиственницы из Томской области составляют 35.1% и 48.7%, суходольного – 28.1% и 32.3%, соответственно. Абсолютная всхожесть семян *L. sibirica* с деревьев, растущих в лесотундре в окрестностях г. Норильска, составляет 10.0%–15.0% (Sedelnikova, Pimenov, 2007).

Глава 5. Грунтовая всхожесть, сохранность и рост сеянцев в экспериментальных посевах

5.1. Грунтовая всхожесть семян и сохранность сеянцев

Итоговая оценка результатов посевного эксперимента проведена для 7 вариантов выборок, сохранившихся в течение всего периода наблюдений (4 года), поскольку в остальных вариантах посевов всхожесть семян и сохранность сеянцев оказались нулевыми или крайне низкими.



Показатели грунтовой всхожести семян в экотопических популяционных выборках составляют 5–7%, а у отдельных форм деревьев – 1–2% (рис. 1).

Рисунок 1. Динамика всхожести семян и сохранности сеянцев экотипов (А) и внутривидовых форм (Б) лиственницы сибирской (по оси абсцисс – даты учета; по оси ординат – грунтовая всхожесть семян / сохранность сеянцев, %).

Для выборок семян болотного (согра) и суходольного экотипов из южно-таежной подзоны Томской области характерно постепенное увеличение числа всходов и более высокая сохранность сеянцев в течение всего первого года роста в 2016 г., с плавным их отпадом на протяжении последующих трех лет. Более высокие значения всхожести семян и сохранности сеянцев на протяжении всего эксперимента наблюдаются у суходольного экотипа по сравнению с болотным. Семенам лесостепного экотипа лиственницы из Хакасии свойственно ускоренное прорастание (свидетельствующее о меньшей глубине покоя семян) и более низкая сохранность сеянцев. Вероятно, семена различных экотипов лиственницы имеют неодинаковую «стратегию» прорастания (рис. 1А).

На рис. 1Б представлены варианты динамики всхожести семян и сохранности сеянцев различных форм и морфотипов деревьев *L. sibirica*. Первый вариант, характерный для типичной формы, отличается более высокой массовой всхожестью семян, выраженным отпадом сеянцев к концу первого года роста и стабильной сохранностью перезимовавших растений на протяжении всего дальнейшего

эксперимента. Второй вариант, представленный на примере кустовидного морфотипа, отражает наличие двух и более «волн» прорастания семян, свидетельствующих о поливариантности глубины их покоя. Для третьего варианта, диагностированного у крупношишечной формы и морфотипа с нераскрывающимися шишками, свойственны большая глубина покоя, пониженная всхожесть семян и низкая сохранность сеянцев. Формовые различия отчетливо проявляются в первый год посевного эксперимента, на протяжении дальнейших трех лет наблюдается лишь постепенное отмирание сеянцев, с наибольшей итоговой их сохранностью у типичной формы.

5.2. Динамика роста сеянцев

В первый год эксперимента годовые приросты сеянцев из экотопических популяционных выборок максимальны – 40–60 мм. Значительно более высокие их значения характерны для лесостепного экотипа, болотный и суходольный экотипы различаются незначительно. Во второй год приросты снижаются в 2–4 раза, максимальным их уменьшением отличаются сеянцы из семян болотного (согра) экотипа – с 42 до 10 мм. На третий год приросты увеличиваются, наблюдается дифференциация между выборками по их абсолютным значениям и индивидуальной изменчивости у сеянцев в пределах одной выборки. Сеянцы суходольного экотипа характеризуются максимальными значениями приростов, лесостепного – их наибольшей индивидуальной изменчивостью (рис. 2А).

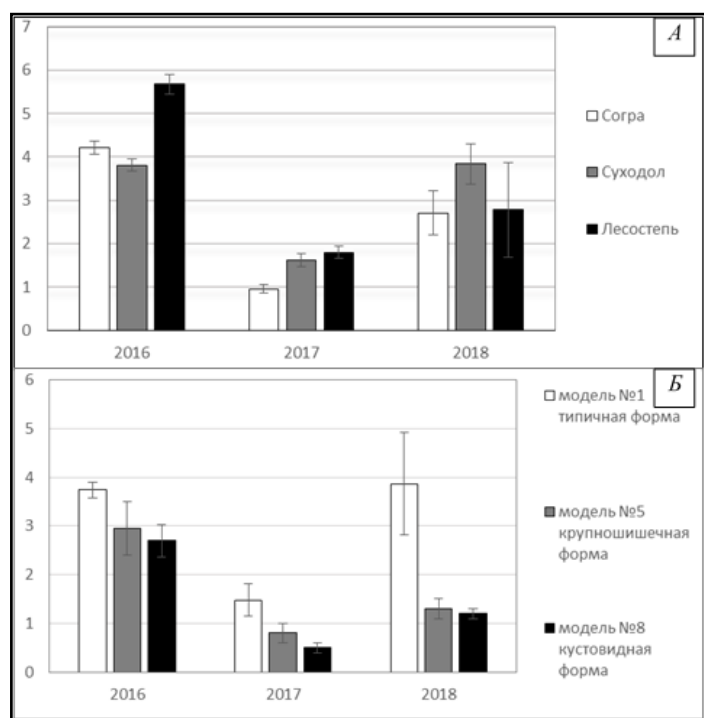


Рисунок 2. Динамика прироста сеянцев экотипов (А) и внутривидовых форм (Б) лиственницы сибирской (по оси абсцисс – годы учета; по оси ординат – годичный вертикальный прирост стволиков, см).

Динамика годовых приростов у сеянцев внутривидовых форм и морфотипов *L. sibirica* представлена на рис. 2Б. На протяжении всего эксперимента максимальные приросты наблюдались у сеянцев типичной формы. Индивидуальная изменчивость значений приростов ежегодно увеличивалась. Приросты сеянцев крупношишечной формы и кустовидного морфотипа различались между собой

незначительно. 3-летняя динамика приростов у сеянцев всех изученных форм и морфотипов деревьев аналогична анализированным выше экотипическим выборкам: максимальные значения наблюдаются в первый год, существенное снижение – во второй и усиление ростовых процессов – на третий год эксперимента.

5.3. Использование сеянцев в озеленительных посадках г. Красноярска

Первичное обследование сохранности саженцев лесоболотного и лесостепного происхождения, высаженных после завершения посевного эксперимента в мае 2022 г. на участок лесного массива Академгородка показало, что их сохранность составила 100%. Отдельные саженцы имели внешние повреждения, их встречаемость была выше у лесостепного происхождения (67%) по сравнению с лесоболотным (41%). У 17% и 18% саженцев соответственно лесостепного и лесоболотного происхождений наблюдались повреждения хермесом. Почти у половины саженцев лесостепного происхождения отмечался отпад хвои с верхней части побегов. На саженцах из лесоболотного происхождения диагностированы поражение листовничной почковой галлицей, пожелтение, а в некоторых случаях и увядание хвои. При повторном мониторинге приживаемости саженцев в качестве показателей ее успешности было взято состояние хвои и величина прироста. Количество саженцев с хорошо сохранившейся хвоей было больше у лесоболотного происхождения (29%), нежели у лесостепного (17%). Однако саженцы лесостепного происхождения имели существенно больший прирост (6.4 мм) по сравнению с лесоболотным (3.6 мм).

Глава 6. Морфометрические параметры пыльцевых зерен и нарушения пыльцы

6.1. Строение пыльцевого зерна. 6.2. Размеры и формы пыльцы

Пыльцевые зерна видов рода *Larix* имеют крупный размер (51–100 мкм), не имеет воздушных мешков, форма – от яйцевидной до сфероидальной.

В образцах пыльцы *L. sibirica* средние параметры длины и высоты пыльцевых зерен варьируют (табл. 1). Пыльца красношишечной и фиолетовошишечной формы деревьев из происхождений “Академгородок” и “Туим” достоверно крупнее по сравнению с зеленошишечной формой. Пыльцевые зерна крупношишечной формы из происхождений “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” достоверно крупнее пыльцы мелкошишечной формы деревьев и несколько крупнее пыльцы деревьев со средними по размеру шишками из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол”. Молодые деревья и деревья условно мужского типа сексуализации из происхождений “Туим” и “Марчелгаш” отличаются более мелкими размерами пыльцевых зерен относительно других деревьев в этих происхождениях. Пыльцевые зерна с дерева, пораженного листовничной почковой галлицей из образца “Тунгужуль/суходол” не отличаются по размерам от пыльцы типичных (обычных) деревьев из данного пункта сбора и происхождений “Туим” и “Марчелгаш”. Наиболее мелкие пыльцевые зерна сформировались у деревьев *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото”.

Таблица 1 - Морфометрическая характеристика пыльцевых зерен в изученных происхождениях *Larix sibirica*

Внутривидовые формы и морфологические типы деревьев	Статистические показатели					
	Параметры пыльцевого зерна	n, шт.	Limit, мкм	$X_{cp} \pm m_x$, мкм	σ	C_v , %
1	2	3	4	5	6	7
“Академгородок”						
Зеленошишечная форма	высота	120	57–107	73.8±0.9	9.4	12.8
	длина	120	64–114	85.2±0.7	8.0	9.3
Красношишечная форма	высота	120	57–100	78.3±1.0	10.9	13.9
	длина	120	71–107	88.2±0.9	9.4	10.7
Розовошишечная форма	высота	120	57–100	78.70±1.0	10.7	13.8
	длина	120	57–114	88.9± 0.9	9.7	10.9
“Туим”						
Типичная форма	высота	120	57–94	73.60±0.8	8.4	11.5
	длина	120	57–100	85.2±0.7	7.5	8.8
Мелкошишечная форма 1	высота	120	57–100	70.4±1.0	10.6	15.1
	длина	120	64–114	85.4±0.9	10.1	11.9
Крупношишечная форма 2	высота	120	57–100	71.4±0.9	9.6	13.5
	длина	120	57–107	85.7±0.8	9.1	10.6
Фиолетовошишечная форма	высота	120	57–100	77.2±0.8	8.4	10.9
	длина	120	71–100	89.4±0.5	6.0	6.7
“Марчелгаш”						
Типичная форма	высота	240	57–100	75.5±0.7	10.3	14.9
	длина	240	71–114	87.3±0.5	8.2	13.6
Крупношишечная форма	высота	240	57–114	77.3±0.7	11.5	10.2
	длина	240	64–121	89.9±0.8	12.2	7.0
Типичная форма 1, 2	высота	120	57–94	71.2±0.7	7.3	10.2
	длина	120	71–100	84.2±0.5	5.9	7.0
“Тунгужуль/суходол”						
Типичная форма	высота	600	57–114	74.1±0.4	9.5	12.8
	длина	600	64–114	85.8±0.7	8.7	10.1
Мелкошишечная форма	высота	240	57–100	72.0±0.6	8.9	12.3
	длина	240	71–114	83.1±0.5	8.1	9.7
Крупношишечная форма	высота	240	57–100	73.6±0.6	8.7	11.8
	длина	240	71–107	86.0±0.5	7.4	8.6
Типичная форма / дерево, пораженное галлицей	высота	120	57–94	74.6±0.9	9.4	12.7
	длина	120	71–100	84.4±0.8	8.6	10.1
“Тунгужуль/болото”						
Типичная форма	высота	120	57–100	70.9±0.6	7.0	9.9
	длина	120	71–100	83.5±0.6	6.1	7.3

1- Молодые деревья; 2 - Условно мужской тип сексуализации.

По классу размера во всех образцах преобладает крупная пыльца, в некоторых из них встречаются очень крупные пыльцевые зерна.

Разнообразие форм пыльцевых зерен в исследованных образцах пыльцы лиственницы сибирской соответствует 4 классам: сплюснутая, почти-сплюснутая, сплюснуто-сфероидальная, сфероидальная. Во всех образцах преобладает пыльца почти-сплюснутой формы, хотя встречаемость ее неодинаковая (43.3–62.1%) у различных форм и морфотипов деревьев. Минимальной долей пыльцевых зерен почти-сплюснутой формы (40.8%) с одновременным возрастанием доли сфероидальной пыльцы (16.3%) в образце отличается дерево типичной (обычной) формы, пораженное лиственничной почковой галлицей из происхождения “Тунгужуль/суходол”.

6.3. Нарушения пыльцевых зерен

Во всех образцах пыльцы отмечались как нормально сформированные пыльцевые зерна, так и пыльцевые зерна с нарушениями развития. Основную массу нарушений пыльцы составляют пыльцевые зерна с признаками плазмолиза цитоплазмы. К характерным нарушениям относятся недоразвитие и деформация пыльцевых зерен. В некоторых случаях наблюдались разрывы экзины (рис. 3). Единично отмечены двойные микрогаметофиты и гигантские (диплоидные) пыльцевые зерна.

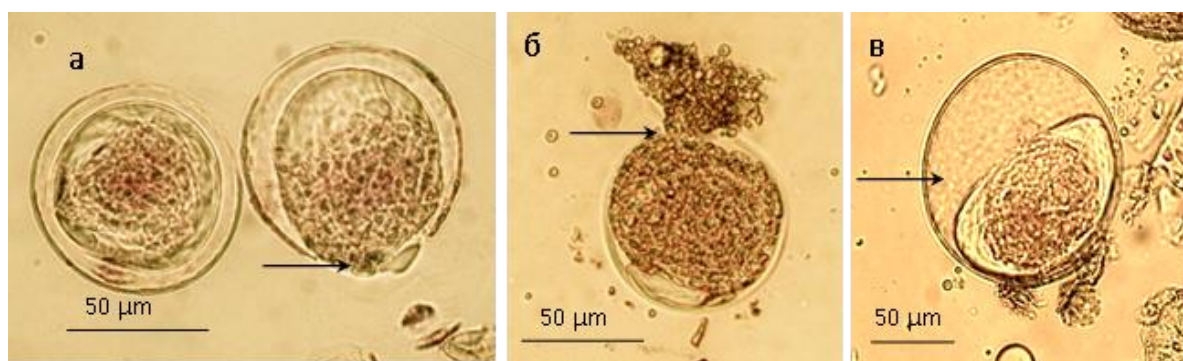


Рисунок 3. Нарушения пыльцевых зерен *L. sibirica* (указаны стрелками): а – нормально сформированное пыльцевое зерно и пыльцевое зерно с разрывом экзины, крупношишечная форма (“Марчелгаш”); б – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (“Тунгужуль/суходол”); в – плазмолиз цитоплазмы (“Тунгужуль/болото”).

В происхождении “Академгородок” красношишечные формы деревьев содержат несколько меньшее количество нарушенной пыльцы (7.8–8.3%), чем зеленошишечная форма (11.8%). Практически у всех особей, отличающихся морфологическим своеобразием шишек, пыльца с нарушениями встречается с высокой частотой (10.5–16.6%), в то время как у обычных деревьев из этих происхождений – с более низкой (2.2–6.6%). Максимальным числом нарушений пыльцевых зерен выделяются деревья из происхождения “Тунгужуль/болото” (73.1%), что может быть связано с факторами их произрастания на мерзлотных торфяных почвах.

Глава 7. Изменчивость признаков вегетативных органов

Межформовые различия признаков хвой (количества хвой в пучке и длины хвой) имеют погодичные особенности. В 2020 г. количество хвой было значимо выше у розовошишечной формы (33.6 ± 0.7 шт.) по сравнению с зеленошишечной (29.7 ± 0.5 шт.) и красношишечной (29.4 ± 0.5 шт.). В 2021 г. по всем формам отмечается уменьшение числа хвой (у розовошишечной формы – 29.0 ± 0.7 шт., у зеленошишечной – 29.3 ± 0.5 шт., у красношишечной – 26.5 ± 0.6 шт.), а в 2022 г. – их увеличение (у розовошишечной формы – 32.1 ± 0.6 шт., у зеленошишечной – 32.1 ± 0.5 шт., у красношишечной – 29.9 ± 0.5 шт.). Однако «рейтинговое» соотношение форм по числу хвой сохранялось: минимальное значение в разные годы наблюдалось у красношишечной формы. Зеленошишечная и розовошишечная формы по данному признаку значимо не различались.

В 2020 г. наибольшее среднее значение длины хвой выявлено у зеленошишечной формы (32.0 ± 0.5 мм), по сравнению с красношишечной (29.6 ± 0.5 мм) и розовошишечной (29.2 ± 0.5 мм), которые значимо не различались по данному признаку. В 2021 г. зафиксировано значительное уменьшение длины хвой у красношишечной формы (26.7 ± 0.6 мм), по сравнению с зеленошишечной (31.2 ± 0.4 мм) и розовошишечной (31.3 ± 0.6 мм), которые значимо не различались по этому признаку. В 2022 г. наблюдались наиболее выровненные значения длины хвой среди форм. Максимальная длина хвой была у зеленошишечной формы (29.7 ± 0.4 мм), значимых различий между значениями данного признака у красношишечной (27.8 ± 0.5 мм) и розовошишечной (28.2 ± 0.5 мм) форм не выявлено.

Подсчитаны средние за 2020-2022 гг. показатели признаков хвой. Минимальные значения количества хвой и их длины выявлены у красношишечной формы (28.6 ± 0.3 шт. и 28.0 ± 0.3 мм соответственно). Средние показатели количества хвой и длины хвой у розовошишечной формы составляют 31.6 ± 0.4 шт. и 29.6 ± 0.3 мм, у зеленошишечной – 30.4 ± 0.3 шт. и 31.0 ± 0.3 мм соответственно. Различия по количеству хвой и длине хвой у зелено-, красно- и розовошишечных форм достоверны.

ВЫВОДЫ

По результатам исследований внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской из различных лесорастительных условий Сибири можно сделать следующие выводы:

1. Размеры шишек, ширина семенных чешуй и число семенных чешуй у экотипов лиственницы сибирской значительно варьируют: минимальными показателями характеризуются деревья степного экотипа, промежуточными – деревья лесостепного экотипа, максимальными – деревья болотного и суходольного экотипов. Во всех ценопопуляциях лиственницы, вне зависимости от условий произрастания, преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи, деревья с прямой и (или) выемчатой ее формой встречаются с различной частотой.

2. Красношишечная форма деревьев продуцирует более крупные шишки с большим количеством семенных чешуй меньшего размера по сравнению с

зеленошишечной формой, имеющей более мелкие шишки с меньшим количеством семенных чешуй большего размера. Розовошишечная форма имеет промежуточные значения данных признаков.

3. Показатели массы, энергии прорастания и лабораторной всхожести семян степного, суходольного, болотного и лесотундрового экотипов, а также различных форм и морфотипов деревьев варьируют в широком диапазоне значений. Наиболее низкими значениями массы и посевных качеств семян отличается степной экотип, промежуточными – лесотундровый экотип, наиболее высокими – болотный и суходольный экотипы. В степных ценопопуляциях максимально высокие показатели массы семян и их посевных качеств отмечены в группе типичных форм деревьев. Наиболее низкими показателями качества семян и их высокой вариабельностью характеризуются аномальные формы деревьев.

4. Посевной эксперимент показал, что для семян болотного и суходольного экотипов характерно постепенное увеличение числа всходов и более высокая сохранность сеянцев по сравнению с семенами лесостепного экотипа, которым свойственно ускоренное прорастание и более низкая сохранность сеянцев. Грунтовая всхожесть семян, динамика прироста сеянцев и их итоговая сохранность характеризуются значительно более высокими значениями у деревьев типичной формы, по сравнению с аномальными формами деревьев. При пересадке на лесной участок саженцы лиственницы лесоболотного и лесостепного происхождений показали абсолютную приживаемость. У саженцев лесоболотного происхождения выявлена лучшая сохранность хвои, у саженцев лесостепного происхождения – максимальный прирост.

5. Красношишечные формы деревьев формируют более крупные пыльцевые зерна и меньшее количество пыльцы с нарушениями, чем зеленошишечная форма. По сравнению с типичными деревьями, более крупная пыльца образуется у крупношишечных форм деревьев, более мелкая – у деревьев молодого возраста и особой условно мужского типа сексуализации. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев нарушения пыльцевых зерен встречаются чаще, чем у типичных форм. Заселение деревьев лиственничной почковой галлицей не влияет на размер пыльцевых зерен и встречаемость нарушений ее развития. Минимальный размер пыльцы и максимальное число ее нарушений отмечено у деревьев, растущих в экстремальных условиях на болоте.

6. Изменчивость количества хвои в пучке и длины хвои у деревьев внутривидовых форм – зеленошишечной, красношишечной и розовошишечной – имеет погодичную особенность. Наблюдается устойчивая тенденция красношишечной формы к формированию меньшего количества хвоинок и их меньшей длины в сравнении с другими формами.

7. Популяции лиственницы сибирской в Сибири сформированы адаптированными к условиям произрастания экотипами, формами и морфотипами деревьев, характеризующимися специфическими особенностями генеративных и вегетативных органов – морфологии шишек, качества семян, развития сеянцев, параметров пыльцевых зерен и хвои.

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. Седельникова Т.С., **Аверьянов А.С.**, Пименов А.В. Особенности пыльцы внутривидовых форм и морфотипов лиственницы сибирской в контрастных экотопах южной Сибири // Лесоведение. – 2021. – № 3. – С. 265–277.

2. Пименов А.В., **Аверьянов А.С.**, Седельникова Т.С. Внутривидовая изменчивость качества семян и развития сеянцев *Larix sibirica* Ledeb. при посевном эксперименте. // Сибирский лесной журнал. – 2021. – № 3. – С. 17–26.

Прочие публикации:

3. Пименов А.В., Седельникова Т.С., **Аверьянов А.С.** Качество семян морфотипов лиственницы сибирской на юге Сибири / Флора и растительность Сибири и дальнего востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина и материалы Шестой Всероссийской конференции с международным участием, посвященные 110-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 80-летию Гербария им. Л.М. Черепнина (KRAS). – Красноярск, 2016. – С. 298–301.

4. Седельникова Т.С., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Качество семян морфотипов лиственницы сибирской в контрастных экотопах юга Сибири / Материалы всероссийской научно-практической конференции «Технологии и оборудования садово-паркового и ландшафтного строительства». – Красноярск, 2016. – С. 101–104.

5. **Аверьянов А.С.** Диагностика посевных качеств семян экотопов и форм лиственницы сибирской / Материалы конкурса конференции для молодых ученых, аспирантов и студентов. «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири». – Красноярск, 2017. – С. 6–7.

6. Пименов А.В., Седельникова Т.С., **Аверьянов А.С.** Диагностика посевных качеств семян экотипов и форм лиственницы сибирской / Материалы 20 международной научной (очно-заочной) конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений». – Красноярск, 2017. – С. 137–140.

7. Пименов А.В., **Аверьянов А.С.**, Седельникова Т.С. Диагностика качества семян морфотипов лиственницы сибирской в различных экотопах средней Сибири / Материалы международной научно-технической конференции «Биотехнология, генетика, селекция в лесном и сельском хозяйстве, мониторинг экосистем». – Воронеж, 2017. – С. 189–193.

8. Барченков А.П., **Аверьянов А.С.** Морфологическая изменчивость шишек лиственницы сибирской в различных экологических условиях произрастания / Материалы конкурса-конференции ФИЦ КНЦ СО РАН молодых ученых, аспирантов и студентов «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири». – Красноярск, 2018. – С. 7–9.

9. Седельникова Т.С., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Селекционно-цитогенетическая диагностика посевных качеств семян экотипов и морфотипов лиственницы сибирской / Матеріали vii міжнародної наукової конференції «Селекційно-генетична наука і освіта» (Парієві читання). – Умань, 2018. – С. 227–230.

10. Барченков А.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Морфологическая изменчивость лиственницы сибирской в различных

экологических условиях произрастания / Материалы 21 международной научной конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений». – Красноярск, 2018. – С. 35–38.

11. Муратова Е.Н., Седельникова Т.С., Горячкина О.В., Бажина Е.В., Седаева М.И., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Кариологические и цитогенетические исследования хвойных в зеленых насаждениях г. Красноярска и его окрестностей / Материалы viii міжнародної наукової конференції «Селекційно-генетична наука і освіта» (Парієві читання). – Умань, 2019. – С. 158–161.

12. Барченков А.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Морфологическая изменчивость лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в различных экологических условиях произрастания юга Сибири / Материалы viii міжнародної наукової конференції «Селекційно-генетична наука і освіта» (Парієві читання). – Умань, 2020. – С. 18–23.

13. Барченков А.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В., **Аверьянов А.С.** Морфологическая изменчивость макростробилов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в контрастных условиях произрастания юга Сибири / Материалы 23 международной научной конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений». – Красноярск, 2020. – С. 12–15.

14. **Аверьянов А.С.** Изменчивость пыльцы внутривидовых форм и морфотипов лиственницы сибирской юга Сибири / Исследования компонентов лесных экосистем Сибири: материалы конкурса-конференции ФИЦ КНЦ СО РАН для молодых ученых, аспирантов и студентов / Ю.Н. Баранчиков (отв. ред.). – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, 2021. – Выпуск 17 – С. 5–6.

15. **Аверьянов А.С.** Изменчивость пыльцы внутривидовых форм и морфотипов лиственницы сибирской юга Сибири / Междисциплинарная конференция молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXIV): тезисы докладов. – Красноярск: ИФ СО РАН, 2021. – С. 62.

16. Седельникова Т.С., **Аверьянов А.С.**, Пименов А.В. Морфологическая изменчивость пыльцы лиственницы сибирской в условиях юга Сибири / Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: м-лы XXIV Междунар. науч. конф. (19 апр. 2021 г., Красноярск) / отв. ред. Р.Н. Матвеева, зам. отв. ред. О.Ф. Буторова; СибГУ им. М.Ф. Решетнева. – Красноярск, 2021. – С. 132–135.

17. Седельникова Т.С., **Аверьянов А.С.**, Пименов А.В. Внутривидовая изменчивость пыльцы форм и морфотипов лиственницы сибирской южной Сибири / Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Чтения памяти Л.М. Черепнина и материалы Седьмой Всероссийской конференции с международным участием, посвященные 90-летию КГПУ им. В.П. Астафьева и кафедры биологии, химии и экологии, 115-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 85-летию Гербария им. Л.М. Черепнина (KRAS). – Красноярск, 2022. – С. 184-188.

18. **Аверьянов А.С.** Качество семян и развитие сеянцев лиственницы сибирской контрастных экотопов Сибири / Междисциплинарная конференция молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXIV): тезисы докладов. – Красноярск: ИФ СО РАН, 2023. – С. 54.