

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 581.48+582.475.2

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ С РАЗЛИЧНОЙ ОКРАСКОЙ ШИШЕК

А. С. Аверьянов, Т. С. Седельникова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: alexey.averyanov.92@mail.ru, tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 18.12.2024 г.

Представлены результаты трехлетнего изучения изменчивости морфологических признаков вегетативных органов (числа хвоинок в пучке и длины хвои) у внутривидовых форм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), дифференцированных по окраске молодых женских шишек на красношишечную (f. *rubriflora* Szaf.), зеленошишечную (f. *viridiflora* Szaf.) и розовошишечную (f. *rosea* Szaf.) в ценопопуляции лиственницы сибирской искусственного происхождения, созданной в экологически благополучной урбанизированной части г. Красноярска – микрорайоне Академгородок. Установлено, что изменчивость признаков хвои у внутривидовых форм лиственницы сибирской имеет погодичную и формовую специфику. Число хвоинок в пучке и длина хвои варьируют по годам от среднего до повышенного уровня: красношишечная форма деревьев отличается их наименьшими значениями, зеленошишечная – наибольшей длиной хвои, розовошишечная – наибольшим числом хвои в пучке. Выявленные морфологические особенности хвои можно рассматривать в качестве диагностических признаков внутривидовых форм лиственницы сибирской с разной окраской женских шишек, формирующих популяционную структуру вида в различных условиях произрастания.

Ключевые слова: *Larix sibirica* Ledeb., изменчивость, морфологические признаки хвои.

DOI: 10.15372/SJFS20250102

ВВЕДЕНИЕ

Лиственница (*Larix* Mill.) является основной, наиболее распространенной в России лесобразующей породой. Адаптируясь к различным условиям произрастания и обладая способностью к гибридизации, она отличается формовым разнообразием по признакам генеративных и вегетативных органов деревьев. Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), как и другие виды лиственниц, характеризуется значительной формовой изменчивостью (Биоразнообразие..., 2010). Внутривидовая специфика изменчивости морфологических признаков ее генеративной сферы проявляется в наличии форм деревьев с различной окраской кроющих

чешуй молодых женских шишек – красношишечной (f. *rubriflora* Szaf.), переходной по цвету, или розовошишечной (f. *rosea* Szaf.) и зеленошишечной (f. *viridiflora* Szaf.). Окраска молодых шишек является наследственно детерминированным признаком, а выделенные внутривидовые формы имеют таксономическое значение для рода лиственница. В некоторых работах предпринимались попытки рассмотреть вопрос об особенностях форм с различной окраской шишек по качеству и скорости роста деревьев (Альбенский, 1959; Бирюков, 1964; Ирошников, 1970), строению шишек и выходу семян (Лагов, 1959; Карпель, 1971; Круклис, Милютин, 1977; Ковылина и др., 2008), однако полученные выводы оказались противоречивыми.

К числу морфологических признаков вегетативной сферы, применяемых при исследовании биоразнообразия лиственницы, относятся длина хвои и число хвоинок в пучке (Круклис, Милютин, 1977). Хотя количественные и морфометрические параметры хвои характеризуются изменчивостью, обусловленной эколого-географическими факторами, возрастом насаждений и положением дерева в древостое, у разных видов лиственницы они различаются (Абаимов, Коропачинский, 1984; Барченков, Милютин, 2007; Макаров и др., 2010; Ковылина и др., 2015; Лавренов, Брынцев, 2019). Несмотря на имеющиеся лесоводственно-селекционные данные об изменчивости признаков генеративных и вегетативных органов лиственницы сибирской, исследований по установлению их взаимосвязи у внутривидовых форм деревьев не проводилось. Однако такие сведения чрезвычайно важны для выявления особенностей полиморфизма и адаптации популяций данного вида, а также для уточнения диагностических признаков, используемых в его систематике. Исследование биологических особенностей форм лиственницы сибирской может быть направлено на расширение использования биоразнообразия этого ценного в лесохозяйственном отношении вида для создания высокопродуктивных насаждений. В настоящем сообщении приводятся результаты анализа изменчивости морфологических пара-

метров хвои (числа хвоинок в пучке и длины хвои) у внутривидовых форм лиственницы сибирской, имеющих различную окраску молодых женских шишек.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования была выбрана искусственная ценопопуляция лиственницы сибирской, созданная в экологически благополучной урбанизированной части г. Красноярска – микрорайоне Академгородок (55°59' с. ш., 92°45' в. д.). Данное насаждение созданы из семенного материала местного происхождения и территориально приурочено к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. Состав древостоя – 10Л, диаметр деревьев – 35–44 см, высота – 10–13 м, возраст – около 50 лет.

Для определения внутривидовой изменчивости длины хвои и числа хвоинок в пучке в сентябре 2020, 2021 и 2022 гг. были отобраны образцы с трех внутривидовых форм деревьев, подразделенных по окраске кроющих чешуй молодых женских шишек на красно-, зелено- и розовошишечную (рис. 1).

Образцы хвои отбирали в конце вегетационного периода (во второй декаде сентября) произвольно с нижней части южной стороны кроны

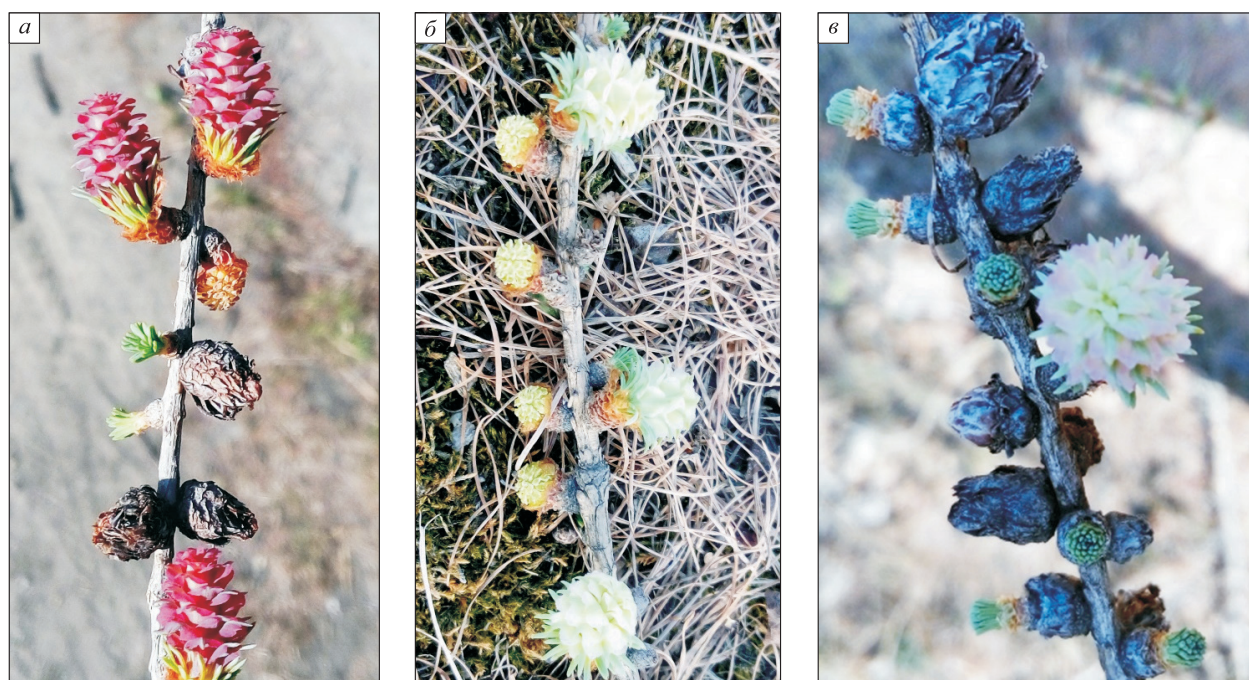


Рис. 1. Внутривидовые формы лиственницы сибирской, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек: красношишечная (а), зеленошишечная (б) и розовошишечная (в).



Рис. 2. Изменчивость признаков хвои лиственницы сибирской.

а – побег второго года; *б* – число хвоинок в пучке, шт.; *в* – длина хвои, мм.

с побегов второго года (с 6 деревьев красношишечной формы, с 4 зеленошишечной и с 4 розовошишечной, по 30 пучков с каждого дерева). Проведен подсчет числа хвоинок в пучке и измерена их длина (рис. 2).

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). Уровень изменчивости признака определялся по шкале С. А. Мамаева (1972). Для оценки достоверности различий размера и числа хвои в пучке применялся *t*-критерий Стьюдента (t_{st}) на 5%-м уровне точности по каждой из сравниваемых пар значений (t_{ϕ}) (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено, что уровень изменчивости морфологических признаков хвои исследованных форм лиственницы сибирской характеризуется погодичной динамикой. Число хвоинок в пучке в течение трехлетнего периода в целом соответствовало повышенному уровню, с некоторым уменьшением в сторону среднего уровня в 2020 и 2022 гг. у красношишечной формы. В каждом из 3 лет наблюдений у красношишечной формы коэффициент вариации числа хвоинок в пучке был ниже, чем у других форм.

Изменчивость длины хвои у всех форм соответствовала среднему уровню с увеличением в сторону повышенного в разные годы (табл. 1).

Погодичная изменчивость абсолютных значений признаков хвои и достоверности их различий между формами отражена в табл. 1 и 2.

В соответствии с полученными данными, в 2020 г. число хвоинок в пучке было статистически значимо выше у розовошишечной формы по сравнению с другими формами, в 2021 г. у всех форм отмечалось его общее уменьшение, а в 2022 г. – увеличение. Однако «рейтинговое» соотношение форм по этому показателю сохранялось: минимальное значение в разные годы всегда наблюдалось у красношишечной формы.

Зелено- и розовошишечная формы по данному признаку значимо не различались (табл. 1, 2). Наибольшая длина хвои в 2020 г. наблюдалась у зеленошишечной формы по сравнению с другими формами, которые значимо не различались по данному признаку (табл. 1, 2).

В 2021 г. зафиксировано значительное уменьшение длины хвои у красношишечной формы, другие формы между собой значимо не различались. В 2022 г. наблюдались наиболее выровненные ее значения среди всех форм, при этом максимальной она была у зеленошишечной формы, а значимых различий между другими формами не выявлено. Очевидно, что наибольшая длина хвои в течение всех 3 лет была свойственна зеленошишечной форме, другие формы по данному признаку значимо не различались (табл. 1, 2).

Таблица 1. Изменчивость признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек

Форма	n, шт.	Число хвоинок в пучке, шт.			Длина хвои, мм		
		Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %
2020 г.							
Зеленошишечная	180	13–47	29.7 ± 0.5	23.2	17–47	32.0 ± 0.5	19.2
Красношишечная	120	17–57	29.4 ± 0.5	20.1	20–48	29.6 ± 0.5	19.8
Розовошишечная	120	17–65	33.6 ± 0.7	23.6	15–42	29.2 ± 0.5	20.1
2021 г.							
Зеленошишечная	180	15–47	29.3 ± 0.5	25.2	16–50	31.2 ± 0.4	18.5
Красношишечная	120	15–47	26.5 ± 0.6	23.4	13–41	26.7 ± 0.6	23.1
Розовошишечная	120	13–54	29.0 ± 0.7	26.4	15–54	31.3 ± 0.6	22.4
2022 г.							
Зеленошишечная	180	17–60	32.1 ± 0.5	22.4	17–45	29.7 ± 0.4	20.0
Красношишечная	120	18–48	29.9 ± 0.5	18.9	13–42	27.8 ± 0.5	19.6
Розовошишечная	120	18–48	32.1 ± 0.6	20.8	16–45	28.2 ± 0.5	21.1

Таблица 2. Достоверность различий признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек

Формы	Число хвоинок в пучке, шт.	Длина хвои, мм
2020 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	0.4*	3.4
Зеленошишечная – розовошишечная	4.5	4.0
Красношишечная – розовошишечная	6.6	0.7*
2021 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	3.5	6.5
Зеленошишечная – розовошишечная	0.3*	0.04*
Красношишечная – розовошишечная	4.0	7.6
2022 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	2.8	2.9
Зеленошишечная – розовошишечная	0.1*	2.2
Красношишечная – розовошишечная	4.0	0.8*

* Значения, достоверность различий которых меньше табличного значения t_{st} на 5%-м уровне точности ($t_{\phi} < 1.97$).

При подсчете средних показателей вариабельности признаков хвои за 3 года наблюдений выявлено, что у всех форм изменчивость числа хвоинок в пучке соответствует повышенному уровню: наименьшим оно было у красноши-

шечной формы при близких значениях у других форм. Уровень изменчивости длины хвои соответствует высокому уровню у красношишечной и розовошишечной форм и среднему – у зеленошишечной (табл. 3).

Таблица 3. Средняя изменчивость признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек за 3 года (выборка по каждому из признаков – 30 шт.)

Форма	n, шт.	Число хвоинок в пучке, шт.			Длина хвои, мм		
		Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %
Зеленошишечная	540	13–60	30.4 ± 0.3	23.8	16–50	31.0 ± 0.3	19.4
Красношишечная	360	15–57	28.6 ± 0.3	21.3	13–48	28.0 ± 0.3	21.2
Розовошишечная	360	13–65	31.6 ± 0.4	24.3	15–54	29.6 ± 0.3	21.7

Таблица 4. Достоверность различий средних показателей вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек, за 2020–2022 гг.

Формы	Число хвоинок в пучке, шт.	Длина хвои, мм
Зеленошишечная – красношишечная	3.9	7.3
Зеленошишечная – розовошишечная	2.4	3.4
Красношишечная – розовошишечная	8.2	4.8

Данные по изменчивости средних абсолютных значений числа хвоинок в пучке и длины хвои показали, что внутривидовые формы достаточно четко различаются между собой по этим признакам (табл. 3, 4).

Установлено, что наименьшими значениями числа хвои в пучке и длины хвои характеризовалась красношишечная форма, наибольшей длиной хвои – зеленошишечная, а наибольшим количеством хвои в пучке – розовошишечная. Различия, выявленные по числу хвои в пучке и длине хвои между всеми формами, достоверны (табл. 4).

Результаты проведенного исследования позволяют заключить, что изменчивость числа хвои в пучке и длины хвои у исследованных деревьев лиственницы сибирской имеет выраженные погодичную и генотипическую (формовую) составляющие. Ранее было показано, что данные формы характеризуются и другими признаками, отличающими их друг от друга. Так, наибольшие показатели размера шишек и числа семенных чешуй выявлены у деревьев красношишечной формы, промежуточные показатели – у деревьев розовошишечной формы, наименьшие – у деревьев зеленошишечной формы (Аверьянов и др., 2024). У красно- и розовошишечной форм пыльцевые зерна более крупные и образуется меньшее количество нарушенной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (Седельников и др., 2021).

Возможно, что формовая дифференциация лиственницы сибирской по признаку окраски молодых шишек является адаптивным признаком, связанным с условиями произрастания деревьев. Известно, что в ее популяциях преобладают красношишечная форма деревьев и переходные по окраске вариации. Частота встречаемости красношишечной формы возрастает у восточных границ распространения вида в Восточной Сибири, в зоне контакта с лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), при ухудшении условий произрастания. Абсолютное преобладание зеленошишечных особей

наблюдается у лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis), спорного в отношении обособленности от лиственницы сибирской вида, в западной части ареала на территории Северо-Востока России, Урала и прилегающих районов Западной Сибири (Круклис, Милютин, 1977; Биоразнообразие..., 2010). По всей вероятности, красношишечная форма, отличаясь максимальными среди других форм размерами генеративных структур, ответственных за размножение, формирует более мелкую хвою и меньшее ее количество, «экономя» ресурсы растений в более холодных климатических условиях, где она преимущественно произрастает. Можно предположить, что красно- и зеленошишечная формы лиственницы сибирской несут в себе конкретные формовые признаки, определяющие популяционную структуру и отвечающие за сохранение вида в различных эколого-географических и погодных условиях, а розовошишечная форма является промежуточной (трангрессивной) внутривидовой единицей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при исследовании морфологических признаков хвои внутривидовых форм лиственницы сибирской можно заключить следующее. Изменчивость числа хвоинок в пучке и длины хвои у всех внутривидовых форм варьируется в разные годы от среднего до повышенного уровня, а абсолютных значений морфологических признаков хвои имеет погодичную и формовую специфику. Установлены достоверные различия между формами деревьев по рассматриваемым признакам: красношишечная форма характеризуется наименьшими значениями числа хвоинок в пучке и длины хвои, зеленошишечная – наибольшей длиной хвои, а розовошишечная – наибольшим числом хвоинок в пучке. Выявленные морфологические особенности хвои можно рассматривать в качестве диагностических признаков внутривидовых форм лиственницы сибирской с разной окраской жен-

ских шишек, формирующих популяционную структуру вида в различных условиях произрастания.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН № FWES-2024-0028 «Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 121 с.
- Аверьянов А. С., Барченков А. П., Пименов А. В., Седельникова Т. С. Изменчивость морфологических признаков шишек *Larix sibirica* Ledeb. на юге Сибири // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 13–20.
- Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1959. 305 с.
- Барченков А. П., Милютин Л. И., Исаев А. П. Изменчивость семян сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2007. № 2. С. 65–69.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. ред. С. П. Ефремов, Л. И. Милютин. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2010. 159 с.
- Бирюков В. И. К вопросам о биологических формах лиственницы сибирской и их лесосеменном значении // Лиственница. 1964. С. 71–74 (Тр. СибТИ; Сб. 39).
- Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопр. лесоведения. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1970. Т. I. С. 283–302.
- Карпель Б. А. Плодоношение и качество семян лиственницы даурской в Юго-Западной Якутии // Исследование растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. Якутск: Якуткнигоиздат, 1971. С. 52–68.
- Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Познахирко П. Ш. Семеношение лиственницы сибирской в защитных насаждениях Хакасии // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 4. С. 115–119.
- Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Кеня Е. С. Изучение роста искусственных насаждений лиственницы сибирской в условиях Красноярской лесостепи // Актуал. пробл. лесн. комплекса. 2015. № 43. С. 91–94.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Лавренов М. А., Брынцев В. А. Изменчивость морфологических признаков лиственницы даурской в условиях интродукции в Европейской части России // Лесн. вестн. 2019. Т. 23. № 2. С. 127–132.
- Лагов И. А. О качестве семян биологических форм лиственницы сибирской // Лесн. хоз-во. 1959. № 2. С. 135–143.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Макаров В. П., Малых О. Ф., Захаров А. А., Желибо Т. В. Полиморфизм лиственницы в бассейне р. Хилок (Восточное Забайкалье) // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 7. С. 71–77.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Изд. 3-е, испр. Минск: Вышейш. школа, 1973. 320 с.
- Седельникова Т. С., Аверьянов А. С., Пименов А. В. Особенности пыльцы внутривидовых форм лиственницы сибирской в контрастных экотопах Южной Сибири // Лесоведение. 2021. № 3. С. 265–277.
- Microsoft Office Excel, 2016. <https://microsoft-excel-2016.softonic.ru/>

MORPHOMETRIC FEATURES OF NEEDLES OF INTRASPECIFIC FORMS OF SIBERIAN LARCH WITH DIFFERENT CONE COLORS

A. S. Aver'yanov, T. S. Sedel'nikova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: alexey.averyanov.92@mail.ru, tss@ksc.krasn.ru

The article presents the results of a study of the variability of morphological features of vegetative organs (the number of needles in a bunch and the length of the needles) in intraspecific forms of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.), differentiated by the color of young female cones into red-coned (*f. rubriflora* Szaf.), green-coned (*f. viridiflora* Szaf.) and pink-coned (*f. rosea* Szaf.). The study was conducted over three years (2020–2022) in a cenopopulation of Siberian larch of artificial origin, created in an ecologically safe urbanized part of Krasnoyarsk – microdistrict of Akademgorodok. It was found that the variability of needle features in intraspecific forms of Siberian larch has an annual and form specificity. The variability of the number of needles in a bunch and the length of the needles in the red-coned, green-coned and pink-coned forms varies from average to high levels over the years. According to the average data for a three-year period, the red-coned form of trees is distinguished by the lowest values of the number of needles in a bunch and the length of the needles, the green-coned form is distinguished by the greatest length of the needles, and the pink-coned form is distinguished by the greatest number of needles in a bunch. The revealed morphological features of the needles can be considered as diagnostic features of intraspecific forms of Siberian larch with different colors of female cones, forming the population structure of the species in different growing conditions.

Keywords: *Larix sibirica* Ledeb., variability, morphological features of needles.

How to cite: Aver'yanov A. S., Sedel'nikova T. S. Morphometric features of needles of intraspecific forms of Siberian larch with different cone colors // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 16–22 (in Russian with English abstract and references).