

УДК 581.48+582.475.2

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ШИШЕК ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА ЮГЕ СИБИРИ

А. С. Аверьянов, А. П. Барченков, А. В. Пименов, 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, alexbarchenkov@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 07.06.2023 г.

Представлены результаты изучения внутривидовой изменчивости морфологических признаков шишек лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на юге Сибири (Томская область, Республика Алтай и Республика Хакасия). Рассмотрены экотипы (болотный, суходольный, лесостепной, степной) и внутривидовые формы, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек – красношишечная (f. *rubriflora* Szaf.), зеленошишечная (f. *viridiflora* Szaf.) и розовошишечная (f. *rosea* Szaf.). В результате исследования установлена значительная экотопическая изменчивость метрических и качественных признаков шишек лиственницы сибирской, вызванная неоднородностью эколого-географических условий произрастания деревьев и вероятной межвидовой гибридизацией. В южно-таежной подзоне в процессе гибридизации с лиственницей Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием (до 95 %) крупношишечных и крупночешуйных деревьев, перспективных для лесного семеноводства. В лесостепных и остепненных экотопах Алтая и Хакасии возрастает доля деревьев (до 37 %) с мелкими шишками, увеличивается поливариантность ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным признакам шишек. При оценке формовой изменчивости лиственницы сибирской показано, что деревья красношишечной формы продуцируют более крупные шишки (длина – 30.1 ± 0.7 мм, ширина – 23.7 ± 0.7 мм) с большим количеством чешуй меньшего размера. Зеленошишечная форма характеризуется меньшими размерами шишек (длина – 28.8 ± 0.8 мм, ширина – 22.3 ± 0.8 мм) с меньшим количеством чешуй большего размера. Розовошишечная форма имеет промежуточные значения рассматриваемых признаков. Преобладание крупных шишек у красношишечных форм может иметь адаптивный характер, связанный с образованием большого количества шишек с крупными семенами. Выявленные особенности экотопической и формовой дифференциации лиственницы сибирской целесообразно учитывать при проведении лесоводственных, селекционных и лесокультурных мероприятий на юге Сибири.

Ключевые слова: лиственница сибирская, полиморфизм, экотипы, внутривидовые формы, гибридизация.

DOI: 10.15372/SJFS20240102

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические признаки шишек лиственницы (*Larix* sp.) традиционно используются в качестве индикаторов внутривидовой и межвидовой дифференциации, а также репродуктивного потенциала популяций. Большое внимание уделяется изучению географической изменчивости основных диагностических признаков шишек – их линейных параметров (длины и ширины), числа, размеров и формы семенных чешуй, определяемых не только генетической спе-

цификой, но и условиями произрастания видов лиственницы. Проведенные исследования показали, что в популяциях лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), л. Сукачева (*L. sukaczewii* Dylis) и л. Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) прослеживается клинальная изменчивость линейных параметров шишек: они постепенно уменьшаются в направлении с юга на север и с запада на восток (Дылис, 1961, 1981; Ирошников, 1970; Бобров, 1972; Круклис, Милютин, 1977; Авров, 1990; Милютин, 2003; Путенихин и др., 2004; Барченков, 2010; Биоразнообразие

лиственниц..., 2010; Барченков и др., 2015; Ветрова и др., 2018; Брынцев, Лавренов, 2019). Значительно меньшее внимание уделялось изучению изменчивости шишек лиственницы у экотипов, диагностируемых на уровне ценопопуляций и внутривидовых форм (Ефремов и др., 2006; Ковылина и др., 2008, 2016; Князева, 2011; Барченков, 2016). Вместе с тем исследования экотопической и формовой изменчивости имеют большое значение при селекционно-генетической оценке биоразнообразия лиственницы, планировании лесохозяйственных мероприятий.

Целью настоящей работы стало изучение изменчивости морфологических признаков шишек экотипов и внутривидовых форм лиственницы сибирской в различных условиях произрастания юга Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили четыре ценопопуляции лиственницы сибирской, представляющие экологически контрастные местопроизрастания вида на юге Сибири (выборки 1–4):

1. Южно-таежный суходольный лиственничник разнотравно-зеленомошный с кустарниками (состав древостоя 4Л2П2Е1С1Б ед. К), произрастающий на супесчаной межболотной гриве в Томском районе Томской области (54°24' с. ш., 89°58' в. д.). Диаметр деревьев составляет 50–86 см, высота – 36–48 м, возраст – 190–320 лет.

2. Южно-таежная согра кедрово-елово-пихтовая травяно-болотная кочкарная (состав древостоя 4К3Е1П1Л1Б) на торфяном евтрофном болоте Большое Жуковское в Томском районе Томской области (56°20' с. ш., 84°35' в. д.). Диаметр деревьев составляет 34–68 см, высота – 26–40 м, возраст – 186–368 лет.

3. Лиственничное редколесье паркового типа (8–9 экз./га, состав древостоя 10Л) на остепненных лугах южной оконечности долины оз. Фыр-кал в Ширинском районе Республики Хакасия (54°30' с. ш., 89°46' в. д.). Диаметр деревьев составляет 50–60 см, высота – 12–14 м, возраст – 160–200 лет.

4. Лиственничник разнотравный нижней части лесистых гор в районе с. Черга Чемальского района Республики Алтай (51°29' с. ш., 85°32' в. д.). Диаметр деревьев составляет 35–50 см, высота – 25–28 м, возраст – 110–120 лет.

Возраст деревьев в выборках 1, 3, 4 определялся экспертно-выборочным, а в выборке 2 –

общепопуляционным кернением стволов (Ефремов и др., 2006).

Объектом исследования изменчивости внутривидовых форм лиственницы сибирской (выборки 5–7), дифференцируемых по окраске молодых женских шишек – красношишечная (*f. rubriflora* Szaf.), зеленошишечная (*f. viridiflora* Szaf.) и розовошишечная (*f. rosea* Szaf.), являясь дендроценоз искусственного происхождения (состав древостоя 10Л), сформированный в экологически благополучной части г. Красноярск – микрорайоне Академгородок (55°59' с. ш., 92°45' в. д.) (см. рисунок).

Данное насаждение территориально приурочено к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. Диаметр деревьев составляет 35–44 см, высота – 10–13 м, возраст – 50 лет.

Морфологические признаки шишек лиственницы сибирской изучались в соответствии с методикой М. В. Круклис, Л. И. Милютин (1977). Измерения проводились на сухих расклевывшихся шишках, собранных в сентябре 2019 г. (экотопические выборки 1–4) и в октябре 2021 г. (формовые выборки 5–7). При формировании экотопических выборок 3 и 4 шишки отбирали с нижней части южной стороны кроны деревьев: в ценопопуляции из Республики Хакасия – по 30 шишек с каждого из 19 деревьев (570 шишек); в ценопопуляции из Республики Алтай – по 30 шишек с каждого из 29 деревьев (870 шишек). При формировании экотопических выборок 1 и 2 в ценопопуляциях болотной согры и суходола (Томская область) вследствие того, что деревья лиственницы произрастают на значительном расстоянии друг от друга и относятся к старшим возрастным группам (крона начинается на высоте ≈ 20 м), сбор шишек был возможен и проводился в ветровом опаде подкронового пространства – по 10 шишек под 10 деревьями в каждой из ценопопуляций (таким образом, выборки 1 и 2 включали по 100 шишек). Для формовых выборок 5–7 собирали 30 шишек с нижней части южной стороны кроны у каждого из 4 деревьев зеленошишечной формы (120 шишек в выборке), 6 деревьев красношишечной (180 шишек в выборке) и 4 деревьев розовошишечной (120 шишек в выборке).

Собранные и сгруппированные по 7 выборкам шишки были высушены до полного раскрытия семенных чешуй с последующим морфометрическим анализом следующих признаков: длина, ширина и форма шишки; число семенных чешуек в шишке; длина, ширина и форма края



Внутривидовые формы лиственницы сибирской, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек (фото А. С. Аверьянова).

Форма: а – зеленошишечная; б – красношишечная; в – розовошишечная.

семенной чешуи. Линейные размеры определялись с помощью штангенциркуля и металлической линейки. Градация размера шишек на крупношишечные (< 31 мм), переходношишечные (от 23 до 30 мм) и мелкошишечные (> 22 мм) формы проводилась с использованием методики, разработанной А. П. Барченковым (2016). Форма шишек определялась как отношение их ширины к длине. При этом среднее значение отношения, близкое к 1.03, характеризует широкие шишки, 0.66 – узкие, 0.81 – переходные (Круклис, Милютин, 1977). При определении линейных размеров семенных чешуй использовали по 5 чешуек в средней части шишки с 5 шишек каждого дерева. Определяли индекс конфигурации плоскости семенной чешуи как отношение ее ширины к длине. В соответствии с индексом конфигурации плоскости семенной чешуйки использовали следующую классификацию: от 0.6 до 0.8 – узкая форма, от 0.8 до 0.97 – переходная, от 0.98 до 1.2 – широкая (Барченков, 2016). Форму края семенной чешуи (округлая, выемчатая и прямая) определяли визуально по степени ее выраженности в конкретной шишке.

Статистическую обработку данных осуществляли на уровне ценопопуляционных выборок, при котором расчетной единицей средних значений была шишка. Вариацию признаков анали-

зировали методами математической статистики и оценивали по шкале С. А. Мамаева (1972). Для оценки достоверности различий применяли *t*-критерий Стьюдента, значения которого на 5%-м уровне точности служили основанием для оценочных суждений при обсуждении результатов исследования (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экопическая изменчивость. Установлено, что изменчивость всех изученных морфологических признаков шишек лиственницы сибирской в пределах каждой из исследуемых ценопопуляций соответствует низкому уровню ($CV = 9\text{--}12\%$), что позволяет объективно интерпретировать межпопуляционные различия по средним арифметическим значениям признаков (табл. 1).

Максимальные значения размеров шишек и числа семенных чешуй в шишке отмечены в ценопопуляциях из южно-таежной подзоны Томской области у суходольного и болотного экотипов, минимальные – у деревьев из остепненной ценопопуляции Республики Хакасия (степной экотип), промежуточные – в лесостепном экотипе лиственницы из предгорий Алтая (табл. 1).

Таблица 1. Экотопическая изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы сибирской

Ценопопуляционная выборка	Размер шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	Ширина семенной чешуи, мм
	длина	ширина		
Болотная согра	35.8 ± 0.50	19.5 ± 0.20	33.2 ± 0.40	14.7 ± 0.15
Супесчаный суходол	36.8 ± 0.40	21.0 ± 0.20	36.5 ± 0.40	15.2 ± 0.14
Лесостепное предгорье	29.0 ± 0.62	26.2 ± 0.46	28.8 ± 0.75	10.7 ± 0.13
Остепненная долина	24.4 ± 0.62	23.0 ± 0.65	24.6 ± 0.62	10.8 ± 0.18

Характерно, что с изменением метрических показателей шишек изменяется и их морфоструктура, что отражает увеличение или уменьшение числа семенных чешуй в шишке. Скоррелированная изменчивость морфометрических показателей свидетельствует о том, что морфогенез шишек у исследованных экотипов лиственницы сибирской в Южной Сибири протекает без каких-либо заметных нарушений.

Использование методического приема группировки шишек лиственницы по размеру (Барченков, 2016) показало, что в структуре болотной и суходольной ценопопуляций лиственницы сибирской из Томской области наблюдается абсолютное преобладание (93–95 %) крупношишечных форм деревьев (табл. 2).

В остепненной ценопопуляции лиственницы из Хакасии и лесостепной ценопопуляции из предгорий Алтая, напротив, преобладают деревья с переходными значениями признаков, соответственно 58 и 65 %. Кроме того, в насаждении из Хакасии отмечено значительное присутствие особей с мелкими шишками (37 %).

Увеличение размеров шишек у деревьев, произрастающих в южно-таежной подзоне Томской области в нижнем междуречье Томи и Оби,

с большей долей вероятности объясняется возможными гибридизационными процессами лиственниц сибирской и Сукачева, происходящими в этом районе ареала. Большинство авторов сходятся во мнении, что именно по р. Обь проходит восточная граница расселения лиственницы Сукачева, западнее которой распространена лиственница сибирская (Абаимов и др., 1980; Милютин, 2003; Путенихин и др., 2004). Гибридизация, вероятно, является ведущим фактором увеличения изменчивости линейных размеров шишек, так как шишки лиственницы Сукачева имеют наиболее высокие метрические показатели среди всех видов рода лиственница. Подтверждением гибридизации может быть обнаружение в данном регионе промежуточных фенотипов (Путенихин, 2003) и тот факт, что кариотип западно-сибирских популяций лиственницы по идентифицируемым морфологическим типам хромосом является переходным между кариотипами лиственниц сибирской и Сукачева (Седельникова, Пименов, 2005).

Более крупные размеры шишек лиственницы сибирской в изученных нами южно-таежных ценопопуляциях также могут быть обусловлены фитоценотической конкуренцией. Впервые

Таблица 2. Структура ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным морфологическим признакам шишек, %

Признак	Ценопопуляционная выборка			
	болотная согра	супесчаный суходол	лесостепное предгорье	остепненная долина
Размер шишек:				
крупные	93	95	35	5
переходные	7	5	65	58
мелкие	0	0	0	37
Форма шишек:				
узкая	100	100	10	0
переходная	0	0	83	84
широкая	0	0	7	16
Форма края семенных чешуй:				
выемчатая	5	6	4	35
прямая	24	26	0	0
округлая	71	68	96	65

такую интерпретацию экотопической изменчивости шишек лиственниц предложил Н. В. Дылис (1961). Он указывал на значительное увеличение размеров шишек и семян лиственницы в смешанных таежных древостоях при одновременном уменьшении количества формируемых деревьями шишек. Данная адаптация, по мнению автора (Дылис, 1961), обеспечивает эффективное возобновление лиственницы и конкурентное преимущество по отношению к другим древесным породам смешанного дендроценоза, поскольку в более крупных шишках формируются крупные семена, имеющие больший потенциал всхожести.

По второму относительному признаку – форме шишек – также выявлены различия в структуре изученных ценопопуляций лиственницы сибирской (табл. 2). Так, в южно-таежных ценопопуляциях Томской области (болотный и суходольный экотипы) все деревья имеют шишки узкой формы, отношение их ширины к длине варьирует соответственно от 0.42 до 0.7 и от 0.55 до 0.59. В лесостепной ценопопуляции предгорий Алтая отношение ширины шишек к их длине варьирует от 0.77 до 1.05, при этом преобладают деревья с шишками переходной формы, но присутствуют деревья с узкими и широкими шишками. В остепненной ценопопуляции Хакасии отношения ширины шишек к длине варьирует от 0.8 до 1.1, также доминируют особи с переходной формой шишек, но с большей частотой встречаются деревья с широкими шишками, шишки узкой формы отсутствуют. Диагностированная нами структура ценопопуляций контрастных экотипов лиственницы сибирской по форме шишек согласуется с точкой зрения М. В. Круклис и Л. И. Милютина (1977) о зависимости данного признака главным образом от географического фактора и возможности его использования во внутривидовой систематике лиственниц.

Еще одним значимым диагностическим признаком лиственницы является форма края семенной чешуи, дифференцируемая на три категории – округлая, прямая и выемчатая. У лиственницы сибирской на большей части ареала преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи, за исключением краевых ценопопуляций, где наблюдаются значительная изменчивость этого признака и увеличение доли деревьев с прямой и выемчатой формой семенной чешуи (Милютин, 2003; Барченков, 2016).

Действительно, во всех исследованных нами ценопопуляциях преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи (65–96 %), доля деревьев с прямой и выемчатой ее формами значительно меньше (табл. 2). Так, в остепненной ценопопуляции Хакасии отсутствуют деревья с выемчатым краем семенной чешуи, при этом встречаемость деревьев с прямым краем семенной чешуи превышает 30 %. В предгорной алтайской ценопопуляции около 4 % деревьев имеют выемчатые чешуи, но деревья с прямыми чешуями отсутствуют. В южно-таежных ценопопуляциях (болотный и суходольный экотипы) Томской области выявлено 20–30 % деревьев с прямыми и выемчатыми чешуями. Увеличение ширины семенных чешуй и разнообразие формы края семенной чешуи в южно-таежных ценопопуляциях Томской области может быть следствием гибридизации с лиственницей Сукачева. Ранее аналогичные тенденции по увеличению встречаемости деревьев с прямой и выемчатой формой края семенной чешуи до 48 % были диагностированы на восточной границе ареала лиственницы сибирской в зоне ее интрогрессивной гибридизации с лиственницей Гмелина (Милютин, 2003; Барченков, 2010).

Формовая изменчивость. Средние значения морфологических признаков шишек у различных форм деревьев, выделенных по окраске молодых шишек, представлены в табл. 3.

Наибольшие значения длины шишек и числа семенных чешуй в шишке, достоверно отличающиеся от двух других форм, отмечены у деревьев красношишечной формы деревьев, промежуточные – у розовошишечной, наименьшие – у зеленошишечной. Иное соотношение получено по размерам (длина и ширина) семенных чешуй: наибольшие значения – у зеленошишечной

Таблица 3. Формовая изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы сибирской

Внутривидовая форма	Размер шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	Размер семенной чешуи, мм	
	длина	ширина		длина	ширина
Зеленошишечная	28.8 ± 0.8	22.3 ± 0.8	27.7 ± 0.9	14.9 ± 0.3	12.1 ± 0.2
Красношишечная	30.1 ± 0.7	23.7 ± 0.7	31.4 ± 0.8	12.2 ± 0.3	10.4 ± 0.2
Розовошишечная	29.1 ± 0.7	24.0 ± 0.8	28.0 ± 0.8	13.7 ± 0.3	11.9 ± 0.2

формы деревьев, промежуточные – у розовошишечной, наименьшие – у красношишечной. Зеленошишечная и розовошишечная формы достоверно различаются между собой по длине семенных чешуй. Внутриформовая группировка шишек по их размеру показала, что максимальная доля деревьев с крупными шишками (50 %) характерна для красношишечной формы, у зеленошишечной их доля значительно меньше – 17 %, а у розовошишечной деревья с крупными шишками отсутствуют. При этом у всех трех форм остальная доля приходится на деревья с шишками переходного размера. Очевидно, что выявленные межформовые различия в размерах признаков шишек отражают более высокую семенную продуктивность красношишечной формы лиственницы сибирской.

Значительная изменчивость диагностирована также по форме шишек и форме поверхности семенных чешуй. По первому из этих признаков выявлены следующие особенности: зеленошишечная форма представлена деревьями только с узкой формой шишек (отношение ширины к длине у них варьирует от 0.68 до 0.81); у розовошишечной и красношишечной форм доля деревьев с шишками узкой и переходной формы одинакова (отношение ширины к длине шишек у деревьев этих форм варьирует соответственно от 0.77 до 0.88 и от 0.73 до 0.83). По признаку поверхности семенных чешуй получено такое распределение: у розовошишечной формы все деревья формируют шишки с чешуями переходной формы; у красношишечной и зеленошишечной форм также преобладают деревья с чешуями переходной формы и значительно меньшей долей узкочешуйной формы (соответственно 75/25 и 67/33 %). По признаку формы края семенных чешуй вариабельность у всех рассмотренных внутривидовых форм отсутствует: включенные в обследование деревья формируют шишки с округлой формой края семенной чешуи.

Полученные результаты по изменчивости лиственницы сибирской на уровне внутривидовых форм, дифференцируемых по окраске семенных чешуй, свидетельствуют о диагностической значимости этого признака. Вместе с тем в систематике лиственницы окраске семенных чешуй не придают большого значения (Дылис, 1961), фокусируя внимание на преобладающих в популяциях большей части ареала особях с шишками красного цвета (Круклис, Милютин, 1977; Милютин, 2003; Сизых и др., 2009). В литературе неоднократно отмечались различия в морфологии деревьев, скорости роста и качеству

древесины красно- и зеленошишечной форм лиственниц, однако выводы разных авторов противоречивы (Бирюков, 1964; Ирошников, 1970; Ковылина и др., 2008). Особенности изучения структуры болотной и суходольной популяций по окраске шишек свидетельствуют о наличии экологической составляющей в изменчивости данного показателя (Ефремов и др., 2006). Характер окраски шишек в западносибирских болотной и суходольной популяциях позволяет говорить об их значительной близости по этому показателю к лиственнице Сукачева, в популяциях которой, по данным В. П. Путенихина и др. (2004), в отличие от лиственницы сибирской, наблюдается значительное варьирование оттенков окраски шишек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлена значительная экотопическая изменчивость метрических и качественных признаков шишек лиственницы сибирской, вызванная неоднородностью эколого-географических условий произрастания деревьев и вероятной межвидовой гибридизацией. В южно-таежной подзоне в процессе гибридизации с лиственницей Сукачева сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием крупношишечных и крупночешуйных деревьев, перспективных для лесного семеноводства. В лесостепных и остепненных экотопах Алтая и Хакасии возрастает доля деревьев с мелкими шишками, увеличивается поливариантность ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным признакам шишек. При оценке формовой изменчивости лиственницы сибирской показано, что деревья красношишечной формы продуцируют более крупные шишки с большим количеством чешуй меньшего размера. Зеленошишечная форма характеризуется мелкими шишками с меньшим количеством чешуй большего размера. Розовошишечная форма имеет промежуточные значения рассматриваемых признаков. Преобладание крупных шишек у красношишечных форм может иметь адаптивный характер, связанный с образованием большего количества шишек с крупными семенами. Выявленные особенности экотопической и формовой дифференциации лиственницы сибирской целесообразно учитывать при проведении лесоводственных, селекционных и лесокультурных мероприятий на юге Сибири.

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., Карпель Б. А., Коропачинский И. Ю. О границах ареалов сибирских видов лиственницы // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 118–120.
- Авров Ф. Д. Полиморфизм и наследуемость признаков лиственницы // Генетика. 1990. Т. 26. № 12. С. 2191–2199.
- Барченков А. П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей // Хвойные бореал. зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 36–42.
- Барченков А. П. Внутривидовая изменчивость семенных чешуек лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. // Сиб. лесн. журн. 2016. № 6. С. 126–132.
- Барченков А. П., Милютин Л. Н., Жамъянсүрэн С. Изменчивость макростробилов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в горных ценопопуляциях Монголии и прилегающих районов России // Сиб. лесн. журн. 2015. № 4. С. 58–64.
- 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. Тр. Сиб. технол. ин-та. 1964. Сб. 39. С. 71–74.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственницы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 96 с.
- Брынцев В. А., Лавренов М. А. Селекционно-генетический анализ лиственниц сибирской и Сукачева, интродуцированных в Москву и Подмоскowie // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 4 (370). С. 9–21.
- Ветрова В. П., Синельникова Н. В., Барченков А. П. Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек // Turczaninowia. 2018. № 21 (2). С. 86–100.
- Дылис Н. В. Лиственница восточной Сибири и Дальнего Востока: изменчивость и природное разнообразие. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.
- Дылис Н. В. Лиственница. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 96 с.
- Ефремов С. П., Седельникова Т. С., Пименов А. В. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной согры и суходола // Хвойные бореал. зоны. 2006. Т. 23. № 2. С. 223–227.
- Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. Т. I. С. 283–302.
- Князева С. Г. Внутривидовой полиморфизм шишек лиственницы сибирской // Лесоведение. 2011. № 1. С. 38–44.
- 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., Сергиякова Ю. Т., Кеня Е. С. Биометрические и весовые показатели шишек и семян лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) в озеленительных насаждениях г. Красноярска // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. 2016. Брянск: БГИТУ, 2016. Вып. 44. С. 111–115.
- Круклis М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. Изд. 4-е, перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
- Милютин Л. И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореал. зоны. 2003. Т. 21. Вып. 1. С. 6–9.
- Путенихин В. П. Микроэволюционные аспекты внутривидовой дифференциации лиственницы Сукачева на Урале // Хвойные бореал. зоны. 2003. Т. 21. Вып. 1. С. 21–27.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г., Шигапов З. Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяции *Larix sibirica* (Pinaceae) из Западной Сибири // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 582–593.
- Сизых О. А., Тихонова И. В., Муратова Е. Н. Формовое разнообразие лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в природных популяциях юга Сибири // Вестн. Сев.-Вост. науч. центра ДВО РАН. 2009. № 1. С. 88–92.

VARIABILITY OF CONES MORPHOLOGICAL FEATURES OF *Larix sibirica* Ledeb. IN THE SOUTH OF SIBERIA

A. S. Aver'yakov, A. P. Barchenkov, A. V. Pimenov, 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, alexbarchenkov@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

The results of the study of the intraspecific variability of the morphological traits of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) cones in the south of Siberia (Tomsk Region, the Republics of Altai and Khakassia) are presented. Ecotypes (marsh, upland, forest-steppe, and steppe) and intraspecific forms, differentiated by the color of young female cones – red cone (f. *rubriflora* Szaf.), green cone (f. *viridiflora* Szaf.) and pink cone (f. *rosea* Szaf.) are considered. As a result of the study, a significant ecotopic variability of metric and qualitative traits of Siberian larch cones was established, caused by the heterogeneity of the ecological and geographical conditions of tree growth and probable interspecific hybridization. In the southern taiga subzone, in the process of hybridization with Sukachev's larch (*Larix sukaczewii* Dylic), plantations of Siberian larch (marsh and upland ecotypes) were formed with a predominance (up to 95 %) of large-cone and large-scale trees promising for forest seed production. In the forest-steppe and steppe ecotopes of Altai and Khakassia, the proportion of trees with small cones increases (up to 37 %), and the polyvariance of Siberian larch cenopopulations in terms of the quality of cones increases. When evaluating the shape variability of Siberian larch, it was shown that trees of the red cone form produce larger cones (length, 30.1 ± 0.7 mm; width, 23.7 ± 0.7 mm) with a large number of smaller scales. The green cone form is characterized by smaller cones (length 28.8 ± 0.8 mm, width 22.3 ± 0.8 mm) with fewer larger scales. The pink cone form has intermediate values of the traits under consideration. The predominance of large cones in red cones may have an adaptive character, associated with the formation of a larger number of cones with large seeds. The identified features of the ecotopic and form differentiation of Siberian larch should be taken into account when carrying out silvicultural, breeding and silvicultural activities in the south of Siberia.

Keywords: *Siberian larch, polymorphism, ecotypes, intraspecific forms, hybridization.*

How to cite: Aver'yakov A. S., Barchenkov A. P., Pimenov A. V., Sedel'nikova T. S. Variability of cones morphological features of *Larix sibirica* Ledeb. in the south of Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 13–20 (in Russian with English abstract and references).