

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр
Сибирского отделения Российской академии наук»
(ФИЦ КНЦ СО РАН)

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)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Т. С. Седельникова

Красноярск - 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1. Систематика рода <i>Larix</i>	9
1.2. Эколого-биологические особенности лиственницы.....	12
1.3. Изменчивость генеративных органов.....	14
1.3.1. Морфологические признаки мужских генеративных органов.....	14
1.3.2. Морфологические признаки женских генеративных органов.....	21
1.4. Изменчивость вегетативных органов.....	44
1.5. Искусственное выращивание, создание культур лиственницы.....	52
2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	56
2.1. Объекты исследования.....	56
2.2. Методы исследования.....	61
3. ИССЛЕДОВАНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ШИШЕК И СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ.....	74
3.1. Параметры шишек и семенных чешуй различных экотипов.....	74
3.2. Параметры шишек и семенных чешуй различных форм лиственницы по окраске мегастробилов.....	80
4. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАССЫ И ПОСЕВНЫХ КАЧЕСТВ СЕМЯН.....	86
4.1. Масса семян.....	86
4.2. Энергия прорастания и всхожесть семян.....	88
5. ГРУНТОВАЯ ВСХОЖЕСТЬ, СОХРАННОСТЬ И РОСТ СЕЯНЦЕВ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСЕВАХ.....	95

5.1. Грунтовая всхожесть семян и сохранность сеянцев	95
5.2. Динамика роста сеянцев.....	100
5.3. Использование сеянцев в озеленительных посадках г. Красноярска	102
6. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И НАРУШЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ	109
6.1. Строение пыльцевого зерна.....	110
6.2. Размеры и формы пыльцы	111
6.3. Нарушения пыльцевых зерен	118
7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ.....	123
ВЫВОДЫ	128
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	131

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.

Достижение поставленной цели осуществлялось решением следующих **задач:**

1. Изучить морфометрические признаки шишек и их варибельность 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 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* в 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», посвященных 110-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 80-летию Гербария им. Л.М. Черепнина (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», посвященных 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 (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).

Доклад на XIX Международной конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений» (2016 г.) отмечен грамотой. За выступление на секции «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири» конкурса-конференции ФИЦ КНЦ СО РАН для молодых ученых, аспирантов и студентов (2021 г.) присуждено призовое место. Доклад на XXIV Международной конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений» (2021 г.) награжден дипломом.

Публикации. По материалам исследования опубликовано 18 работ, в том числе 2 статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ для кандидатских диссертаций (третья статья принята в печать и будет помещена в I номер «Сибирского лесного журнала» за 2024 г.).

Личный вклад автора. Работа выполнена в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 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.

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.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Систематика рода *Larix*

Впервые лиственница была упомянута в работе Линнея (Linnaei, 1753) и была отнесена к роду *Pinus*. Ему была известна только 1 западноевропейская лиственница, которую он назвал *P. Larix*. К тому же роду *Pinus* Линней причислил и роды *Cembra*, *Cedrus*, *Picea*, т. е. кедровую сосну, кедр, ель и пихту.

Автором рода *Larix* является английский ботаник Ф. Миллер (Miller, 1754), выделивший лиственницу как самостоятельный род, одновременно с выделением и рода *Abies*. Миллер назвал западноевропейскую лиственницу *L. decidua*, что значит «опадающая». Ни Линней, ни Миллер не знали других лиственниц. О том, что лиственница распространяется в Сибири, Линнею было известно из «Сибирской флоры» Гмелина (1749 г.), в связи с чем в справке о распространении западноевропейского вида им была указана, кроме Средней Европы, и Сибири. О том, что в Сибири растет другая лиственница, стало известно только через 80 лет, когда К.Ф. Ледебур (Ledebour et al., 1833) описал *L. sibirica* в «Алтайской флоре» (Бобров, 1972).

В последующие годы и по сей день публикуется множество работ, имеющих большое значение в познании рода, основных его видов, а также исследований, определявших в том или другом плане направление дальнейших работ (Linnaei, 1753; Miller, 1754; Ledebour et al, 1833, 1847-1849; Ruprecht, 1845; Regel, 1871a, 1871b; Mayer, 1890, 1906; Szafer, 1913; Patschke, 1913; Сукачев, 1924, 1931; Вольф, 1925; Pilger, 1926; Ostenfeld and Syrach-Larsen, 1930a, 1930b; Комаров, 1934; Schweppendurg, 1935; Колесникова, 1946; Дылис, 1947, 1961, 1981; Бобров, 1972, 1978; Rehder, 1949; Уханов, 1949; Стариков, 1961; Соколов и Связева, 1965; Gaussen, 1966; Parlatores, 1968; Гуков, 1976; Круклис, Милютин, 1977; Речин, 1978; Ворошилов, 1982; Абаимов, Коропачинский, 1989;

Коропачинский, Встовская, 2002; Ирошников, 2004; Усольцев, 2008; Исаев, 2011; и др.).

Лиственница является главной, наиболее распространенной лесообразующей породой России. Лиственничные леса занимают площадь более 264 млн. га, что составляет примерно 38% всей лесопокрытой площади нашей страны (Биоразнообразие лиственниц..., 2010). Систематика рода *Larix* очень сложна и до сих пор остается объектом дискуссий. В аналитической сводке А.И. Ирошников (2004) пишет, что при сравнительной малочисленности видов рода Лиственница статус многих из них весьма дискусионен, и в первую очередь, это касается большинства лиственниц Евразии. Автор отмечает, что общее число видов лиственницы, признаваемое отдельными систематиками, изменяется от 6 до 29, а произрастающих на территории СНГ – в пределах 3–15. В свою очередь, В.Н. Сукачев (1924) выделил 14 видов, В.Л. Комаров (1934) – 25, Н.В. Дылис – (1961) – 20, Е.Г. Бобров – (1972, 1978) – 16 и т.д. (Милютин, 2003).

В настоящее время описаны следующие естественно произрастающие в России виды лиственницы: лиственница Сукачева (*L. sukaczewii* N.Dyliš); лиственница сибирская (*L. sibirica* Ledeb.); лиственница даурская или Гмелина (*L. gmelinii* Rupr.); лиственница Каяндера (*L. cajanderi* Mayr.); лиственница охотская (*L. Ochotensis* Kolesn.); лиственница ольгинская (*L. olgensis* Henry); лиственница курильская (*L. kurilensis* Mayr.); лиственница камчатская (*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.) (Милютин, 2003; Биоразнообразие лиственниц..., 2010). Из них лиственница Сукачева, лиственница охотская, лиственница курильская и лиственница камчатская служат объектом дискуссий до сих пор (Бобров, 1972, 1978; Рождественский, Семериков, 1995; Путенихин, 2003; Ирошников, 2004; Коропачинский, Милютин, 2006). Кроме того, выделяются следующие гибридные комплексы: *L. sukaczewii* × *L. sibirica*, *L. sibirica* × *L. gmelinii* (= *L. czekanowskii* Szaf. – л. Чекановского), *L. gmelinii* × *kamtschatica* (= *L. maritima* Sukacz. – л. приморская); *L. gmelinii* × *L. maritima* × *L. olgensis* (= *L. amurensis* Kolesn. – л. амурская); *L.*

olgensis×*L. principis rupprechtii* (= *L. lubarskii* Sukacz. – л. Любарского); *L. lubarskii*×*L. olgensis* (= *L. komarovii* Kolesn. – л. Комарова); *L. kamtschatica*×*L. maritima* (*L. middendorffii* Kolesn. – л. Миддендорфа). Некоторые из этих гибридных комплексов, например, лиственница Миддендорфа, также не являются общепризнанными (Биоразнообразие лиственниц..., 2010).

В пределах границ Сибири растут три вида лиственницы и их межвидовые гибриды, при этом ареал *Larix sibirica* занимает общую площадь около 3.3 млн. км², *L. gmelinii* – 1.9 млн. км², *L. cajanderi* – примерно 2.6 млн. км² (Абаимов и др., 2010). Лиственница сибирская – наиболее распространенная древесная порода страны (Дылис, 1981). Основные массивы *L. sibirica* приурочены к районам Южной Сибири, юго-западной окраине Среднесибирского плоскогорья, лесотундры Западной Сибири, а также к северной части Монголии (Ирошников, 2004). Широкий ареал лиственницы создает благоприятные условия для образования ряда географических экотипов, различающихся по своим морфологическим особенностям (Онучин, 1962; Дылис, 1981), а также свидетельствуют о большой пластичности лиственницы и ее приспособляемости к различным условиям произрастания (Ткаченко, 1955, Kruse et al., 2018; Sedelnikova, Pimenov, 2019). Высокий уровень полиморфизма лиственницы по разнообразным признакам связан не только с природно-климатическими различиями районов ее произрастания, но и с интенсивно протекающими процессами интрогрессивной гибридизации (обусловленной слабой репродуктивной изоляцией) между сосредоточенными на данной территории видами и проявляющейся внутривидовой дифференциацией (Милютин, 2003; Путенихин и др., 2004).

Лиственница сибирская в целом может рассматриваться как сборный вид, расовый состав которого формировался из генофондов разных предковых популяций, географически разобщенных и находившихся на разных этапах эволюции. Это подтверждают материалы генетического анализа ряда северных и

южных ее популяций (Семериков, 1998). Следовательно, внутривидовая дифференциация *L. sibirica* представляет значительные сложности. В связи с разнообразием условий произрастания экологическая неоднородность лиственницы сибирской дала основание для выделения климатипов. Так, в пределах ареала на территории Сибири выделяют (Лесосеменное районирование..., 1982) 18 климатипов или географических рас лиственницы сибирской (полярная, алтайская, саянская, енисейская, ленская, байкальская, забайкальская), а также высотные экотипы этого вида (равнинный, предгорный, горный) (Крылов, 1961; Абаимов и др., 2010). Л.И. Милютин (2003) описывает следующие разновидности, или расы: *L. sibirica*: var. *rossica* (северные и северо-восточные районы Европейской части России, западнее Урала), var. *obensis* (бассейн Оби, исключая Алтай), var. *altaica* (Алтай), var. *jenisseensis* (бассейн Енисея), var. *sajanensis* (Западный Саян), var. *polaris* (северная Сибирь, включая арктические районы), var. *lenensis* (бассейн верхней Лены и районы Иркутского Приангарья), var. *baicalensis* (северо-западное и северо-восточное побережья Байкала), var. *transbaicalensis* (горы западного Забайкалья). Е.Г. Бобров (1972, 1978) относит расы *lenensis* и *baicalensis* к лиственнице Чекановского (*Larix czekanowskii* Szaf.). Расы *rossica* и *obensis* объединены Н.В. Дылисом (1947) в качестве самостоятельного вида – лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* N. Dylis).

1.2. Эколого-биологические особенности лиственницы

Огромные площади, занимаемые лиственничными древостоями на территории целых географических областей, позволяют характеризовать лиственницу сибирскую как вид, сравнительно малотребовательный к температуре воздуха, осадкам, относительной влажности воздуха (Ткаченко, 1952; Тимофеев, 1977). Однако, по мнению Н.В. Дылиса (1981), такой вывод

будет неверным, поскольку лиственница сибирская не интегральна в своих экологических особенностях, и одни ее экотипы лучше переносят жару и сухость, но хуже холод, другие – наоборот. Для некоторых экотипов существенное значение имеет фотопериодизм данного района. Так, лиственница из предгорья Алтая, произрастающая на границе с полупустынями Казахстана, при разведении ее под Ленинградом и на Украине оказалась чувствительна к морозам и почти целиком погибла, тогда как лиственницы из семян Хакасии, предгорий Восточного Саяна и Бурятии нормально развивались, давали хороший прирост, формировали пыльцу и семена. По зольности хвои и древесины она не уступает ели в тех же условиях местообитания и выносит минеральных веществ не менее, чем ель или пихта. Лиственница сибирская не менее влаголюбива, чем ель. Так, на черноземах Орловской обл. лиственница сибирская потребляет воды в 1.5 раза больше сосны и ели в тех же условиях местообитания и в том же возрасте. Такая же закономерность отмечается и в других местах выращивания лиственницы сибирской и европейской в сравнении с посадками ели и сосны (Тимофеев, 1947).

В западной части своего ареала лиственница более требовательна к режиму влажности почвы, чем сосна, и не произрастает на почвах с избыточным увлажнением. По мере продвижения на восток, за Уралом, она нередко заходит на моховые болота, хотя к сухости почвы и здесь остается более чувствительна, чем сосна (Ткаченко, 1955). В пределах области наибольшего распространения (Западная Сибирь) лиственница отличается меньшей чувствительностью к богатству почвы, при этом оказывается более чувствительной к ее влажности. Поэтому лиственница в этом регионе избегает известковых, обычно более сухих почв (Тимофеев, 1961). В европейской части своего ареала, как свидетельствуют многочисленные данные, лиственница чаще встречается на почвах, богатых известью. Имеются указания, что лиственница особенно нуждается в питательных веществах во вторую половину вегетационного периода. В этом отношении она

имеет много общего с сосной и сильно отличается от ели и пихты (Ткаченко, 1955).

В связи с этим, не только Н.В. Дылисом (1947; 1981), но и рядом других исследователей был сделан вывод, что для успешного использования различных экотипов лиственницы сибирской, за пределами естественного ареала, надо считаться с их экологической разнородностью (Абаимов, Коропачинский, 1984; Булыгин, 1991; Милютин, 2003).

1.3. Изменчивость генеративных органов

1.3.1. Морфологические признаки мужских генеративных органов

Развитие мужских репродуктивных структур. Половая репродукция *L. sibirica* тесно связана с процессом микроспорогенеза, который определяет формирование и развитие мужского гаметофита. Вопросам пыльцевой продуктивности и фенологии пыления, цитоэмбриологии, биохимии, физиологии и морфологии пыльцевого зерна у лиственницы сибирской и близкородственных видов – лиственницы европейской, лиственницы Сукачева и гибридного комплекса лиственницы Чекановского посвящен ряд работ (Круклис, Милютин, 1977; Некрасова, 1983; Тренин, 1986; Slobodnik, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018).

Развитие мужских репродуктивных структур у лиственницы сибирской и ее гибридных форм описано в ряде публикаций (Манжос, 1952, 1957, 1959; Eriksson, 1968; Ekberg et al., 1968; Andersson et al., 1969; Козубов, Тренин, 1973; Круклис, 1973, 1974; Круклис, Милютин, 1977; Некрасова, 1983; Тренин, 1986; Рождественский, Семериков, 1995; Сурсо, 2003; Романова, Третьякова, 2005).

Детально изучен мейоз у различных видов лиственницы в Швеции (Ekberg et al., 1968), лиственницы сибирской в Карелии (Тренин, 1986), Подмосковье

(Манжос, 1957), Средней Сибири (Романова, Третьякова, 2005), Западно-Сибирском Заполярье (Рождественский, Семериков, 1995), а также у лиственницы Чекановского в Забайкалье (Круклис, Милютин, 1977) и лиственницы Гмелина в Якутии (Карпель, Медведева, 1977). Процессы морфогенеза в генеративных почках лиственницы идут более быстрым темпом по сравнению с другими представителями семейства Pinaceae.

Развитие мужского гаметофита у лиственницы, как и у всех хвойных, происходит быстрее, чем женского. Начало перерождения вегетативных почек в мужские генеративные органы в ареале лиственницы, как правило, происходит в конце второй декады июля. Образование элементов структуры мужских генеративных почек идет быстрыми темпами. В третьей декаде июля в почках дифференцируются зачатки микроспорофиллов и формируются микроспорангии. Спорогенная ткань образуется к началу августа и сразу же приобретает признаки типичного археспория – многоугольные крупные клетки с большими ядрами. В течении августа археспориальные клетки активно делятся, а тапетальные – становятся двуядерными. В начале первой декады сентября клетки археспория превращаются в материнские клетки пыльцы. В этот период мужские генеративные почки отличаются от женских более крупными размерами. Величина мужских почек достигает 2–3 мм.

Цитологические исследования показали, что осенью в микростробилах образуются микроспорангии, в которых формируются клетки археспория. В октябре обособляются микроспороциты, которые вступают в профазу I мейоза, и на стадии диплотены мужские генеративные органы зимуют. Лишь ранней весной следующего года (конец марта – начала апреля), а в Заполярье – во 2–3 декаде апреля (Рождественский, Семериков, 1995), микроспороциты завершают мейоз и приступают к формированию мужского гаметофита сразу после мейотического деления. Ядро микроспоры делится неравно, образуя проталлиальную и антеридиальную клетки, антеридиальная клетка снова делится с образованием

сифоногенной (второй проталлиальной) и генеративной клеток. Последняя, в свою очередь, неравно делится на маленькую клетку трубки (клетку стебля) и большую сперматогенную (Hall, Brown, 1976; Hall, 1982). Образовавшиеся микроспоры формируют мужской гаметофит – пыльцевые зерна (Круклис, 1974; Третьякова и др., 2006).

Особенности пыльцы. В микростробилах различных экотипов лиственницы формируются 30–67 тыс. пыльцевых зерен (Авров, 1984). Пыльца лиственницы сходна с пыльцой дугласии по структуре клеточной стенки, растрескиванию экзины, поре на интине и дистальному удлинению пыльцы (Ho, Rouse, 1970; Милютин, 1984). Пыльцевые зерна у представителей рода *Larix* так же, как и у рода *Tsuga*, *Pseudotsuga*, не имеют воздушных мешков (Christiansen, 1972). Зрелый мужской гаметофит четырехклеточный (реже – пятиклеточный), он содержит одну генеративную клетку, одну клетку трубки, две проталлиальные клетки (Chandler, Macrodineau, 1965; Ho, Rouse, 1970; Репродуктивные структуры голосеменных, 1982; Powell, Tosh, 1991).

Сроки прохождения различных этапов микроспорогенеза у лиственницы неодинаковы и связаны с условиями произрастания деревьев. По мнению многих исследователей, период мейоза у лиственницы является наиболее уязвимым к воздействию факторов внешней среды. При этом особенно негативное воздействие оказывают экстремально высокие или низкие температуры воздуха в период редукционных делений, которые могут замедлить прохождение отдельных фаз мейоза. По признаку перерыва в мейозе на период зимних холодов лиственницы выделяются в особую группу хвойных (Eriksson, 1968; Ekberg et al., 1968; Andersson et al., 1969; Круклис, Милютин, 1977; Тренин, 1986; Рождественский, Семериков, 1995).

В Забайкалье окончание мейоза и стадии тетрад наблюдается к третьей декаде апреля (Круклис, 1977). На севере Якутии и в высокогорьях мейоз начинается в сентябре-октябре и заканчивается в первой декаде мая, иногда

затягивается до середины июня (Карпель, Медведева, 1977). В Белоруссии мейоз начинается осенью и может продолжаться всю теплую зиму, и к весне уже сформированы тетрады микроспор. В Голландии продолжение мейоза происходит в середине-конце марта и заканчивается за 2–4 недели, зимуют микроспоры в стадии диплотены (Козубов, Тренин, 1973; Репродуктивные структуры голосеменных, 1982; Тренин, 1986).

Формирование пыльцы у лиственницы сибирской в условиях изменившегося за последние годы климата также имеет особенности: генеративные органы уходят в зиму на стадии диакинеза, они не имеют ограниченного покоя и обладают способностью завершать мейоз при низких положительных температурах (конец марта). Мейотические деления проходят с многочисленными нарушениями, в результате наблюдается большое количество аномальной пыльцы. Ранний мейоз, большое количество нарушений в процессе мейотических делений и формирования гаметофитов приводят к образованию стерильной пыльцы, слабому пылению и, как следствие, к низкому урожаю шишек и семян или к полному его отсутствию. В районах с высоко техногенной нагрузкой возрастает стерильность пыльцы (Романова, Третьякова, 2005).

Сроки пыления лиственницы так же варьируют в разных частях ее ареала, что непосредственно связано с погодными условиями на данных территориях. По данным А.М. Манжос (1959), у лиственницы сибирской в Подмосковье пыльца вылетала в конце апреля. В Карелии лиственница сибирская пылит в первой или во второй декаде мая (Тренин, 1986). Пыление лиственницы в Западно-Сибирском Заполярье происходит в первой-третьей декадах июня (Рождественский, Семериков, 1995). В южных районах процесс пыления проходит во второй-третьей декадах апреля, в северных – в третьей декаде июня (Круклис, Милютин, 1977). У лиственницы Сукачева в окрестностях Санкт-Петербурга вылет пыльцы происходил в начале мая (Гиргидов, 1955), а у лиственницы Чекановского на побережье оз. Байкал массовое пыление

отмечалось в конце мая (Круклис, 1974; Круклис, Милютин, 1977). По имеющимся данным, фаза «цветения» лиственницы наступает при сумме температур $+4.5^{\circ}$ (Круклис, Милютин, 1977), что свидетельствует о ее способности развиваться при относительно низких температурах по сравнению с другими видами хвойных (Некрасова, 1983; Рождественский, Семерилов, 1995). Пыльца вылетает за 2–3 дня в сухую погоду и за 5–6 в сырую (Авров, 1984). Для лиственницы характерно самоопыление и перекрестное опыление. Интервал между цветением и оплодотворением – 40–45 дней. Интенсивность естественного опыления высокая (Дылис, 1947; Манжос, 1956; Powell, Tosh, 1991).

Примерно через 5–7 дней после опыления пыльца втягивается внутрь микрополярного канала, вход в микрополярный канал закрывается, и пыльцевые зерна находятся в нем длительное время (Owens, 1992). Примерно за одну неделю до оплодотворения, через 7 недель после опыления, у лиственницы, произрастающей в теплых регионах, и через 37 дней в Забайкалье пыльца покидает экзину и начинает передвигаться по нуцелярному концу семязачатка. Формируется более одной пыльцевой трубки. Спермиогенная клетка (если еще не разделилась) делится на две мужские гаметы. Яйцеклетка оплодотворяется двумя гаметами и цитоплазмой. Одна гамета сливается с ядром, другая дегенирирует. Отцовские пластиды и митохондрии соединяются с материнскими митохондриями, но материнские пластиды отсутствуют (Owens, 1992).

Литературные сведения о размере пыльцы лиственницы сибирской немногочисленны и приводятся для популяционных выборок деревьев или отдельных особей без учета особенностей их габитуса и морфологии. В связи с представлениями о том, что пыльца *L. sibirica* имеет сфероидальную форму, при исследованиях всегда определялись значения только одного показателя – длины пыльцевого зерна. По имеющимся данным, длина пыльцевого зерна лиственницы сибирской в северной подзоне тайги (Архангельская область) составляет 83–86 μm , в Карелии и Мурманской области – 77–79 μm , в районах Восточной Сибири –

76–87 μm , в Южной Сибири (Республика Хакасия) – 78–79 μm ; размеры пыльцевого зерна лиственницы Сукачева в Воронежской области составляют 82–86 μm . Коэффициент вариации (Cv) длины пыльцевого зерна лиственницы сибирской низкий – 4–8% (Круклис, Милютин, 1977; Тренин, 1986; Баранчиков и др., 2009; Сурсо и др., 2012; Кулаков, Сиволапов, 2021).

По литературным данным (Тренин, 1986; Slobodník, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Калашник, 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018; Кулаков, Сиволапов, 2021), у *L. sibirica* и близкородственных видов – лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.) и *L. sukazcewii* – выявлены такие типы аномалий пыльцы, как пыльцевые зерна без содержимого, с редуцированным содержимым и признаками полной или частичной деградации ядра и цитоплазмы, нарушениями экзины, недоразвитые, мелкие, деформированные, гигантские, двойной микрогаметофит, полиспория. При этом отмечается, что тератологические изменения пыльцевых зерен и стерильность пыльцы *L. sibirica* могут быть вызваны нарушениями в процессе микроспорогенеза, неблагоприятными экологическими условиями, резкими изменениями погоды, а также техногенными выбросами различной природы.

В условиях экологического стресса полиморфизм пыльцы значительно усиливается: возрастает количество патологий пыльцевых зерен и общий процент их нарушений. Загрязнение городской среды по своей специфике представляет постоянно действующий геохимический фактор. Формирующий при этом геохимические аномалии обуславливают возникновение неспецифических ответных биологических реакций растений, в частности изменения в ходе спорогенеза (Уфимцев, Терехина, 2005). Так, на территории г. Мурманска встречаемость нарушений пыльцы лиственницы очень высоко и составляет 76–80.7% (Василевская, Домахина, 2016). Лиственница сибирская является достаточно сложным объектом для палиноэкологии, поскольку для данного вида характерен повышенный уровень естественного полиморфизма пыльцы. Однако,

по мнению ряда авторов, пыльцевые зерна лиственницы могут использоваться для получения дополнительной региональной и экологической информации (Dzyuba et al., 2008; Василевская, Домахина, 2016).

Окраска микростробилов. Анализ географической изменчивости лиственницы сибирской по окраске микростробилов показал, что проявляется широтная зависимость в распределении деревьев по данному признаку. Так, у северо-восточной границы ареала сибирской лиственницы (Талнахская популяция) доля форм деревьев с микростробилами розовой окраски составили 65.7%, желто-розовой – 33.8%, зеленой, желтой и зелено-желтой – 0.5% особей популяции (Ирошников, Федорова, 1974). По имеющимся данным (Барченков, Милютин; 2007), в популяциях на юге Красноярского края, зеленых микростробилов с желтоватым оттенком было от 64 до 70%. Микростробилы с розовой окраской встречались в 24–30% случаев, а ярко-розовая окраска пыльников занимала не более 6%. Еще южнее, в популяциях лиственницы сибирской в Западном Саяне (Республика Тува) абсолютное большинство деревьев (90–100%) имеют микростробилы зелено-желтой окраски (Милютин, 1983).

Анализ встречаемости микростробилов различной окраски в популяциях лиственниц Чекановского, сибирской и Гмелина, произрастающих в Прибайкалье и Забайкалье (Иркутская и Читинская области), показал, что здесь преобладают деревья с пыльниками зелено-желтой окраски (50–60% всех особей); деревья с желто-розовыми пыльниками составляют 40–50% (Круклис, 1974; Круклис, Милютин, 1977).

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что у лиственницы сибирской, как и у сосны (Некрасова, 1960; Козубов, 1962), при продвижении на север, в более холодные районы увеличивается встречаемость форм деревьев с розовой окраской микростробилов. Можно предположить, что эта изменчивость имеет адаптивное значение, так как более темная пигментация микростробилов в

северных популяциях обеспечивает лучшее поглощение тепла ими во время цветения (Барченков, 2010; Биоразнообразии лиственниц..., 2010).

1.3.2. Морфологические признаки женских генеративных органов

Развитие шишки. Развитие женских генеративных органов у лиственницы начинается с образования бракт в почке брахибластов в конце июля. Цитологические исследования показали, что в середине августа в женских генеративных почках идет активное заложение семенных чешуй. В конце сентября формируются семяпочки. В период осени в семяпочках закладываются спорогенная ткань, в которой выделяется материнская клетка макроспоры (макроспороцит). Макроспора уходит в зиму в профазе I мейоза. После зимнего покоя весной следующего года (конец апреля) в семяпочках лиственницы идут редукционные деления с образованием триады макроспор (Singh, 1978; Третьякова, 1990).

Далее развивается только нижняя макроспора, а две верхние деградируют. Ядро функциональной макроспоры начинает формировать свободноядерный женский гаметофит одновременно с опылением семяпочек. В течение 30-40 дней в женском гаметофите происходит синхронное деление ядра и в середине июня образуется клеточный гаметофит. К началу третьей декады июня в женском гаметофите формируются 2–4 архегония, которые в дальнейшем развиваются по обычной схеме, характерной для семейства сосновых. Зрелый архегоний состоит из крупной яйцеклетки, отграниченной от других клеток гаметофита слоем клеток обкладки. В апикальной части яйцеклетки располагаются 4 шейковые клетки, а непосредственно под шейкой архегония лежит эфемерная брюшная канальцевая клетка, ядро яйцеклетки смещается в центр архегония (Singh, 1978; Третьякова, 1990).

Оплодотворение и развитие зародыша у лиственницы проходит через 40–50 дней после опыления, так же как у большинства других видов семейства сосновых (Singh, 1978; Третьякова, 1990). В развитии зародыша выделяют три основных фазы: проэмбриональную, ранний эмбриогенез и поздний эмбриогенез. Шестнадцатиклеточное проэмбрио формируется в течение недели после оплодотворения. В раннем эмбриогенезе в зародышевом канале развивается 2–3 зародыша. Кливаж зародыша, наблюдаемый у представителей рода *Pinus*, у лиственницы отсутствует. Стадия раннего эмбриогенеза продолжается до середины июля (около 20 дней) и в начале третьей декады июля происходит инициация семядолей, зародышевой оси и корешка – наступает стадия позднего эмбриогенеза (Третьякова, 1990).

Семеношение. Семеношение у лиственницы начинается рано: свободно растущие деревья дают семена уже в возрасте 12–15 лет. В сомкнутом древостое семеношение наступает обычно лишь с 20–50 лет. Семенные годы повторяются через 3–5 лет. Семена в шишках созревают к осени того же года. В северных районах они опадают весной следующего года, обычно в первые солнечные, теплые и сухие дни марта, а в районах с сухой осенью — с сентября—октября (Ткаченко, 1955). Также приводятся данные, что в пределах ареала в естественных насаждениях лиственницы обильные урожаи семян повторяются на юге через 3–4 года, на севере – через 6–7 лет, при интродукции – через 2–3 года (Карасева, 2003). Интенсивность семеношения лиственницы, как и у других лесобразующих видов, сильно варьируется от года к году в зависимости от флуктуации климатических условий (Рождественский, Семериков, 1995).

Несмотря на низкое качество семян, женская шишка лиственницы характеризуется высокой семенной продуктивностью. В урожайные годы выход семян из шишки может составлять от 83.8 до 94%, в неурожайные – до 36%. У отдельных деревьев показатель снижается до 12% (Третьякова и др., 2006).

Морфология шишек. Морфологические характеристики шишек лиственницы сибирской изучались в естественных и искусственных насаждениях этого вида в различных регионах. Изучение разнообразия морфометрических признаков шишек лиственницы имеет важное значение для ее внутривидовой систематики и аналитической селекции, однако значительная модификационная изменчивость и полигенное наследование этих признаков усложняют их диагностику и классификацию. Кроме того, эти признаки значительно коррелируют между собой: по литературным данным (Путенихин и др., 2004), коэффициенты корреляции изменяются от 0.5 до 0.8, что делает еще более сложным их использование для внутривидовой диагностики.

Рассматривая морфологические признаки генеративных органов лиственницы сибирской, следует отметить, что изменчивость длины и ширины шишек и числа чешуй в них в пределах дерева (эндогенная изменчивость) незначительная, коэффициенты вариации равны 12% и 11.9%, соответственно. Такие показатели, по С.А. Мамаеву (1972), отражают низкий уровень изменчивости. Полученные данные (Милютин, 1983) не подтверждают, в частности, выводы Н. В. Дылиса (1961) о сильном варьировании длины шишек лиственницы в пределах дерева (Биоразнообразие лиственницы..., 2010).

Также доказано, что параметры шишек (линейные размеры, форма и число семенных чешуй) изменяются сопряженно (Дылис, 1961; Карасева, 2003; Круклис, Милютин, 1977; Путенихин и др, 2004; Макаров, 2005). Проведенные исследования показали, что в популяциях лиственницы сибирской, Сукачева и Гмелина прослеживается клинальная изменчивость линейных параметров шишек: они постепенно уменьшаются в направлении с юга на север и с запада на восток (Круклис, Милютин, 1977; Путенихин и др, 2004).

Между массой 1000 семян и их посевными качествами корреляционная связь отсутствует или проявляется слабо. По данным Р.И. Дерюжкина (1958), зависимость всхожести семян от массы семян проявляется в форме

логарифмической кривой и отражает видовую специфику лиственницы (Биоразнообразие лиственниц..., 2010). Связи семенной продуктивности лиственницы сибирской (размера и массы шишек, а также количества семян в них) с морфологическими особенностями деревьев не выявлено. При этом отмечается, что комплексным показателем наиболее урожайных особей является диаметр их кроны (Ногаев, 1972).

Длина шишек. Длина зрелых женских шишек – один из важнейших признаков при изучении систематики и внутривидовой изменчивости лиственниц. По данным В.Н. Сукачева (1924), длина шишек имеет и филогенетическое значение: крупные шишки должны рассматриваться как признак более древний, мелкие – как филогенетически более молодой. В то же время, этот признак очень изменчив, причем факторами его изменчивости являются не только генетические особенности отдельных деревьев и популяций, но также погодные и экологические (почвенные и т.п.) условия (Дылис, 1947, 1961; Онучин и др, 1962; Милютин, 1983). По мнению Н.В. Дылиса (1961), генетические особенности деревьев в изменчивости длины шишек имеют большее значение, чем экологические факторы (Круклис, Милютин, 1977). Изменчивость длины шишек в пределах дерева (эндогенная изменчивость) незначительна, коэффициенты вариации $C_v=5-18\%$. Такие показатели, по С.А. Мамаеву (1969), отражают низкий и средний уровни изменчивости.

На Урале и западной Сибири Н.В. Дылис (1947) обнаружил, что длина шишек лиственницы сибирской, произрастающей в лесотундре, в 1.5–2 раза меньше, чем у деревьев, растущих в тайге, а изменчивость этого признака как у отдельных деревьев, так и у целых групп гораздо слабее в лесотундре, чем в таежных лесах. Однако на территории Средней Сибири четкой закономерности уменьшения размера шишек с юга на север не прослеживается. Достоверные отличия проявляются только в угнетенных популяциях в горах Путорана и Кузнецкого Алатау. По-видимому, изменчивость этих признаков в большей

степени зависит от экологических условий произрастания популяции. Реакция растения на действие локальных экологических факторов перекрывает генетические различия между полярной и енисейской расами лиственницы сибирской (Барченков, Милютин, 2007).

Наибольшая длина шишек у лиственницы сибирской у восточных пределов её расположения выявлена в Среднем Приангарье (Кежма), средняя длина для популяции – 39 мм. Минимальная длина шишек у лиственницы сибирской у восточной границы её ареала отмечена в низовьях Нижней Тунгуски (с. Туруханск), средняя длина для популяции – 19 мм (Мамаев, 1969). Средняя длина шишек лиственницы в Туве изменяется от 25 до 35 мм (Онучин, 1962), на Алтае и в Саянах – от 14.3 мм до 39.0 мм (Дылис, 1947), в Приангарье – от 20 до 44 мм (Кузьмина, 2004). В отрогах Кузнецкого Алатау в южных районах Красноярского края и в Хакасии, длина шишек изменяется от 20.3 до 35.7 мм со средним уровнем вариации 13–15.3%. По показателям, полученным в северных популяциях, существенных отклонений от указанных диапазонов значений не обнаружено. На Таймыре длина шишек изменяется от 16.7 до 34 мм с вариацией 8.8–13%, в районе п. Туруханск от 19 до 30 мм (Барченков, Милютин, 2007). По данным Макарова В.П., Захарова О.Ф. (2010), в восточном Забайкалье средняя длина шишек составляет 25.7 мм, а коэффициент индивидуальной изменчивости – 12.9%. Средняя длина шишек лиственницы в насаждениях, созданных для озеленения г. Красноярска, составляет 27.9 мм (Ковылина и др., 2016).

Ширина шишек. Ширина шишек – один из самых неустойчивых признаков, т.к. он зависит не только от генетических и экологических факторов формирования шишки, но и от степени раскрытия её чешуй, обусловленной, в свою очередь, целым рядом причин, в том числе и погодными условиями во время взятия образцов. Это побудило некоторых исследователей (Онучин, 1962; Пугач, 1964) определять ширину шишек в более стабильном, закрытом состоянии, замачивая их. Но, по мнению М.В. Круклис, Л.И. Милютина (1977), такой подход

искажает реальные, наблюдающиеся в природе значения этого признака. Эндогенная изменчивость ширины шишек характеризуется низким и средним уровнем изменчивости ($C_v=5-22\%$). При этом ширина шишек отличается большой сезонной изменчивостью (до 8–9мм). В отдельные годы с преимущественно дождливым и холодным летом ширина шишек значительно уменьшается, причем не только у отдельных деревьев, но и в целом в популяции. Средний коэффициент вариации ширины шишек в пределах популяции – 12% (Круклис, Милютин, 1977).

Н.В. Дылис (1947) установил, что в пределах вида ширина шишек варьирует от 10 до 46 мм. В Туве у раскрытых шишек ширина изменяется от 20 до 26 мм, у закрытых – от 13 до 16 мм (Онучин, 1962). Максимальная ширина шишек у лиственницы сибирской у восточных пределов ее распространения выявлена в Среднем Приангарье, средняя ширина для популяции – 40 мм. Минимальная ширина шишек для юго-западного побережья Байкала составляет 15мм (Милютин, 1984). В Средней Сибири она варьирует от 14.7 до 31.9 мм (Барченков, Милютин, 2007). На территории г. Красноярска средняя ширина шишек равняется 20.5 мм (Ковылина и др., 2016). В восточном Забайкалье ширина шишек составляет 26.3 мм, с индивидуальной изменчивостью от 13.2 до 17.9% (Макаров, Захаров, 2010).

Ширина шишек находится в прямой зависимости от их длины (исключения редки и имеют место, когда вершина шишки немного повреждена или сильно вытянута проросшими сквозь нее побегами). В пределах дерева эта связь, как правило, выражается соотношением: чем длиннее шишка, тем она шире. Для Обской лесотундры это соотношение составило 1:1.3 (Дылис, 1947), в северных районах Красноярского края – 1:1.8, в южных районах Красноярского края и Хакасии – от 1:1.06 до 1:1.09, (Барченков, Милютин, 2007), в Туве оно изменялось от 1:0.9 до 1:1.0 (Онучин, 1962). Соотношение длины шишки и ее ширины определяет морфологическую форму шишки.

Форма шишек. Этот признак широко используется в дендрологических описаниях видов и форм лиственниц. Исследователи лиственницы отмечают, что форма шишек – строго наследуемый признак (Дылис, 1947). Изменчивость этого признака, главным образом, зависит от географических факторов – межпопуляционный спектр формы шишек широк. Отмечается, что диапазон форм шишек широко варьирует в горных популяциях лиственницы (Князева, 2011).

Н.В. Дылис (1961) для выделения форм шишек использовал положение на шишке наиболее широкой части, в связи с чем автор выделяет их градации: сплюснуто-яйцевидные, шаровидно-яйцевидные, широкояйцевидные, яйцевидные, овальные, продолговатые. В.С. Онучин (1962) по отношению длины шишек к их ширине установил три градации для раскрытых шишек – ширококонусовидная, шаровидно-яйцевидная и яйцевидная, для закрытых – яйцевидная и яйцевидно-продолговатая. П.Б. Юрасов, А.И. Лобанов (2004) выделяют по данному признаку 4 градации – эллиптические, конусовидные, усеченноконусовидные, шаровидные и несколько переходных форм.

Попытки связать отношения ширины шишек к их длине в раскрытом состоянии были предприняты М.В. Круклис и Л.И. Милютиним (1977). Преобладающая форма шишек для всех популяций лиственницы сибирской – овальная, изредка шаровидная, причем с продвижением на восток число шаровидных шишек несколько увеличивается. Исследование некоторыми авторами эколого–географической изменчивости формы шишек лиственницы не выявило четких закономерностей ее распределения (Князева, 2011).

Степень изменчивости формы шишек у видов лиственницы прямо пропорциональна их величине. Наиболее изменчива форма шишек у лиственницы сибирской (Круклис, Милютин, 1977). Было установлено, что размеры шишек лиственницы сибирской постепенно уменьшаются с севера на юг и с запада на восток, а также по мере ухудшения условий произрастания (Путенихин, 2004; Ефремов и др., 2006).

Для лесных культур лиственницы сибирской юга Средней Сибири выделены четыре основные геометрические формы шишек: шаровидная, эллипсоидная, усеченно-конусовидная, конусовидная. Преобладающие в районе исследования усеченно-конусовидные формы шишек лиственницы занимают среднее положение между крайними формами шишек (шаровидными и конусовидными) по средней длине и максимальной ширине шишек, среднему числу чешуй и семян в шишке. Между основными формами шишек наблюдаются переходные формы. Число форм шишек в пределах одного дерева может варьировать от одной до четырех. Однако средняя величина отношения длины шишек к их максимальной ширине слабо изменяется в кроне и сравнительно стабильна во времени (Юрасов, Лобанов, 2004).

На территории Средней Сибири и на трансекте Республика Тува – Таймыр наиболее крупные шишки формируются на деревьях, произрастающих в низкогорье Кузнецкого Алатау (Октябрьский лесхоз, республика Хакасия и Ужурский лесхоз Красноярского края) и в равнинных лесах южной тайги (Енисейский лесхоз, Красноярский край). Деревья с мелкими шишками преобладают в северных популяциях лиственницы сибирской (Таймырский лесхоз) и горных популяциях (от 800 м над уровнем моря и выше) Кузнецкого Алатау (Сонское лесничество) (Барченков, 2010).

Семенные чешуи. По мнению Н. В. Дылиса (1947), изучение изменчивости морфометрических признаков семенной чешуи лиственницы сибирской имеет важное значение для ее внутривидовой систематики. Результаты исследований климатипов лиственницы сибирской в географических культурах, происходящих из разных регионов, показали, что размеры чешуй и соотношение их длины и ширины закреплены наследственно (Дылис, 1947). То обстоятельство, что размер чешуи значительно отличается у лиственниц разного происхождения и в той или иной степени определяет все строение шишек, а также сроки созревания и вылета семян, делает его важным признаком для селекции и семеноводства. На высокую

наследственную детерминацию морфологических признаков генеративных органов различных видов лиственницы указывалось в работах большинства исследователей биоразнообразия этого вида (Милютин, 1983; Абаимов, Коропачинский, 1984; Авров, 1990; Путенихин и др., 2004). Данный факт также подтверждается при изучении морфоструктуры других хвойных (Khalil, 1974; Matziris, 1998; Попов, 1999; Sharma et al., 1999). Размеры и форма семенных чешуй, а также их края были одними из основных признаков, положенных в основу выделения географических рас лиственницы сибирской (Сукачев, 1924; Дылис, 1947; Барченков, 2016). Исследования ряда авторов установили, что линейные размеры, форма и число семенных чешуй изменяются сопряжено (Круклис, 1977; Карасева, 2003; Путенихин, 2004; Макаров, 2005).

Число чешуй в шишке. Числу семенных чешуй в систематике лиственниц придается обычно довольно большое значение и при этом не только диагностическое, но и филогенетическое. Между тем этот признак считается очень неустойчивым, в пределах вида у сибирской лиственницы число чешуй колеблется от 9 до 69 шт. (Дылис, 1947). Данный признак связан с длиной шишек (Дылис, 1947, 1961; Онучин, 1962; Круклис, Милютин, 1977; Макаров 2005; Барченков, Милютин, 2007). Однако видовая специфика корреляционных связей между длиной шишек и числом чешуй отсутствует (Круклис, Милютин, 1977). Связь между изменчивостью числа чешуй и экологическими условиями произрастания деревьев также не выявлена (Дылис, 1947, 1961; Барченков, Милютин, 2007).

По мнению В.Н. Сукачева (1924), большое число чешуй, как и большую длину шишки, следует считать признаком примитивным. Эндогенная изменчивость числа чешуй характеризуется низким и средним уровнями изменчивости ($C_v=5-23\%$) и не имеет существенных различий у разных видов лиственниц. Средний коэффициент вариации числа чешуй в пределах популяции для сибирской лиственницы равен 9%. Среднее число чешуй у отдельных

деревьев в разные годы может варьировать от 5 до 6 шт, но в среднем для популяции этот показатель более или менее стабилен из года в год (Курклис, Милютин, 1977).

В восточном Забайкалье число чешуй составляет 26 шт, а коэффициент вариации 21.7%, что соответствует повышенному уровню изменчивости (Макоров, Захаров 2010). Максимальное число чешуй шишек у сибирской лиственницы у восточных пределов её распространения отмечено в юго-западных районах Читинской области (Урлук) – 31 шт. Минимальное число чешуй – в бассейне Подкаменной Тунгуски (восточнее Ванавары) – 19 шт (Милютин, 1964). Для Западной Сибири (Томская область) абсолютные значения числа чешуй и числа парастих в шишке у лиственницы сибирской в различных экотопах – в болотной согре и на суходоле – значительно выше, чем в популяциях этого вида из восточной части ареала (в согре – 33.2 шт. и 5 шт., в суходоле – 36.5 шт. и 5.3 шт. соответственно) (Круклис, Милютин, 1977; Ефремов, и др., 2006), приближаясь к значениям, характерным для лиственницы Сукачева на Урале (Путенихин, Фарукшин, Шигапов, 2004). На территории Тувы число чешуй у лиственницы сибирской изменяется от 30 до 37 шт. (Онучин, 1962).

Форма семенных чешуй. Первым исследователем, обратившим внимание на данный признак при установлении и диагностировании сибирской лиственницы, стал К. Ледебур. На данный момент этот признак является довольно хорошо исследованным и освещенным в литературе. В. Шафер (Schafer, 1913) определил форму чешуй лиственницы сибирской как «чашевидновогнутую», с закругленным, редко выемчатым краем. П.Н. Крылов (1927) указывает, что семенные чешуи лиственницы бывают яйцевидными, округлояйцевидными, реже округлыми, они слабо вогнуты, с прямыми или слегка загнутыми внутрь тонкими краями, на верхушке закругленные, реже плоско обрезаны, еще реже – слегка выемчатые. В.Л. Комаров (1934), уточняя, пишет, что они бывают яйцевидными, округло-яйцевидными или округлыми, с закругленным, плоско-срезанным или,

реже слегка выемчатым краем. В.Н. Сукачев (1924) определяет форму семенных чешуй как ложковидную. В работах А.И. Ирошникова (1977, 2004) упоминаются три формы лиственницы сибирской по конфигурации плоскости семенной чешуйки: узко- и широкочешуйные, а также имеющие переходный тип плоскости чешуи. В.С. Онучин (1962) представил изменение форм семенных чешуй относительно расположения их в шишке следующим образом: чешуи, расположенные в средней части шишек, в большинстве случаев имеют ложковидную и совкообразную формы, у основания – плосколожковидную и плоскую. Однако авторы не приводят критерии цифровой оценки данного признака.

А.П. Барченков (2016) в своей работе устанавливает критерии, соответствующие узко-, широкочешуйным и переходным формам лиственницы, где коэффициент плоскости от 0.6 до 0.8 соответствует узкой форме, от 0.8 до 0.97 – переходной и от 0.98 до 1.2 – широкой. Так, для северной ценопопуляции (полярная раса) наблюдалось доминирование деревьев переходной и широкочешуйной формы. В горных районах Южной Сибири проявляется дифференциация по этому признаку в связи с высотной зональностью. В пределах саянской расы наблюдается преобладание деревьев с переходной формой признака. Однако в среднегорной ценопопуляции отмечено увеличение встречаемости деревьев с узкой формой семенных чешуй в среднетаежном насаждении деревьев широкочешуйной формы. В горах Алтая, наоборот, в верхнем горном поясе наблюдалось преобладание широкочешуйных форм деревьев (Барченков, 2016). Форма чешуй имеет большое влияние на степень раскрытия шишек и на скорость и полноту вылета семян из них (Дылис, 1947).

Форма края семенных чешуй. В систематике лиственницы форма края семенной чешуи имеет диагностическое значение. В прошлом очертание верхнего края семенной чешуи считалось основным диагностическим признаком видов

лиственницы (Миддендорф, 1867). В дендрологических описаниях видов и форм лиственницы по очертанию верхнего края А.П. Абаимов (1984) выделяет чешуи округлые, прямосрезанные, выемчатые и реже – зазубренные. М.В. Круклис и Л.И. Милютин (1977) в своих исследованиях диагностировали особи с круглыми чешуями, которые составляют чаще всего 80–100%, до 20% представлено особями с прямыми чешуями и реже – слабо выемчатыми. Из этого можно сделать вывод, что для лиственницы сибирской характерно преобладание округлой формы во всех районах ее ареала.

Однако в большинстве исследованных ценопопуляций отмечено то или иное количество деревьев, семенные чешуи которых имеют прямую или выемчатую форму края, что является типичным признаком для других видов лиственницы, например, в северных и северо-восточных популяциях (Милютин, 1983; Абаимов, Коропачинский, 1984). В горах Путорана и в районе поселка Ванавара (Тунгуско-Чунский лесхоз) наблюдалось до 20% встречаемости деревьев с прямой и выемчатой формами края семенной чешуи (Барченков, 2010). Одна из популяций сибирской лиственницы в бассейне Подкаменной Тунгуски представлена лишь наполовину (46%) особями с круглыми чешуями, 35% имеют слабо выемчатые чешуи и 19% – прямые. В бассейне верхнего течения р. Лены (с. Знаменка) лиственница также наполовину (52%) представлена особями с округлыми чешуями, оставшуюся половину составляют особи с прямыми (38%) и слабо выемчатыми (10%) чешуями (Круклис, Милютин, 1977).

Было предположено, что полиморфизм лиственницы сибирской по форме края семенной чешуи в различных районах Сибири говорит о наследственной закреплённости всех вариантов признака и их проявления в тех или иных условиях среды (Барченков, 2016). А увеличение встречаемости деревьев с прямой формой семенной чешуи популяций лиственницы сибирской связано, по-видимому, с процессом ее интрогрессивной гибридизации, в частности, с лиственницей Гмелина. По данным Л.И. Милютина (1983), в гибридных

популяциях лиственницы до 48% особей имеют прямую и выемчатую форму края семенной чешуи (Барченков, 2010).

Опушенность семенных чешуй. Опушение семенных чешуй – важный признак для диагностирования видов лиственниц. Опушенность семенных чешуй хорошо выражена у молодых шишек. Все многообразие опушенности семенных чешуй шишек объединяется в несколько групп: очень сильное опушение – чешуи покрыты густым рыжим "войлочным" опушением; сильное – чешуи покрыты хорошо заметным рыжим опушением; среднее – чешуи от основания примерно до половины покрыты рыжеватыми волосками; слабое – рыжеватые волоски заметны лишь у основания чешуй; слабое белесое опушение – у основания чешуй видны редкие белесые волоски. Группы эти условны и часто не имеют четких границ, но в какой-то мере они позволяют классифицировать степень опушенности чешуй (Круклис, Милютин, 1977).

Лиственница сибирская полиморфна по этому признаку, так как степень опушенности неодинакова у различных особей. Так, степень опушенности семенных чешуй шишек лиственницы из европейской части России выше, чем у лиственницы, произрастающей на территории Сибири и, особенно, из южных ее частей. Однако, сказанное свойственно лиственнице не по всей Сибири, и можно привести ряд примеров, когда указанная закономерность нарушается. Так, в южном Прибайкалье густота опушения семенных чешуй шишек лиственницы превосходит таковую у деревьев из европейской части России (Дылис, 1947).

Из произрастающих на территории Сибири видов лиственница сибирская имеет наиболее опушенные чешуи. Сильное опушение чешуй шишек в большинстве популяций лиственницы отмечено у 70–100% всех деревьев. Очень сильное опушение семенных чешуй шишек чаще всего встречается у деревьев, произрастающих на юго-западном и юго-восточном побережье Байкала (22–52% всех особей). Слабое и среднее опушение чешуй встречается у деревьев в окрестностях поселка Усть-Кут в северных районах Прибайкалья, а также в

районе эвенкийского поселка Ванавара (до 20% особей) (Круклис, Милютин, 1977; Барченков и др, 2012).

Цвет семенных чешуй. В систематики лиственницы окраске семенных чешуй не придают большого диагностического значения (Дьлис, 1961). У сибирской и даурской лиственниц встречаются одни и те же формы по окраске семенных чешуй молодых женских шишек – красношишечная и зеленошишечная, описываемые, правда, под разными названиями: *f. rosea* Szaf., *f. rubriflora* Szaf., *f. viridiflora* Szaf. – у лиственницы сибирской и *f. Erythrocarpa* Hort., *f. chlorocarpa* Hort. – у лиственницы даурской (Уханов, 1949). У обоих видов преобладают особи с шишками красного цвета разных оттенков (Круклис, Милютин, 1977). Наблюдается некоторая видоспецифичность встречаемости форм лиственницы по окраске семенных чешуй.

В популяциях лиственницы сибирской (за исключением Алтая) преобладают красношишечные особи, которые в ряде случаев, у восточных пределов распространения лиственницы сибирской, в зоне контакта с лиственницей Гмелина, составляют свыше 90% всех деревьев (Милютин, 1983). Зелёношишечные деревья встречаются очень редко, лишь у восточных границ ареала частота их встречаемости достигает 9%. Исключением является лишь Алтай, где наблюдается преобладание зеленошишечных особей (Ирошников, 1970а, 1972). Деревья с шишками, имеющими чешуи желтой окраски, в популяциях сибирской лиственницы не встречаются (Круклис, Милютин, 1977). П.П. Окунев (1953) указывал, что обе эти формы лиственницы сибирской встречаются в районе естественного произрастания ее в Сонском лесхозе Красноярского края и в культурах – в Чувашской АССР, в Ленинградской и Смоленской областях.

В природных популяциях на территории юга Сибири у лиственницы сибирской отмечены значительное преобладание красношишечной формы. Различия в распределении форм у двух сравниваемых групп ценопопуляций из

предгорий Западного Саяна и Кузнецкого Алатау, по-видимому связаны с независимыми путями расселения лиственницы на территории Ширинской лесостепи, что обусловило различие генетической структуры популяций. В насаждениях лиственницы сибирской в Хакасии преобладает форма лиственницы с красной окраской шишек (Сизых и др., 2006, 2009). В.Н. Смагин с соавторами (1957) указывают о найденной ими в Тоджинском районе в Туве зеленошишечной формы лиственницы сибирской, у которой семенные чешуи имеют зеленую окраску. Такая форма, по их мнению, приурочена к долинным условиям местопроизрастания. Однако зеленошишечная форма лиственницы встречается и в насаждениях, произрастающих в условиях степи.

Некоторые исследователи предлагают дробное деление, учитывающее различные нюансы основной цветовой гаммы (Ирошников, 1970а). В.С. Онучин (1962) отмечает следующую окраску семенных чешуек в условиях Тувы: светло-коричневая, коричневая и зелено-желтая. В лесах Южного Алтая И. А. Лаговым (1959) описаны формы лиственницы сибирской по окраске молодых шишек: с фиолетово-красными, зелено-желтыми и зелеными с фиолетовой кромкой вдоль края семенной чешуи шишками. Последнюю форму он считает гибридом первых двух. Установлено (Ефремова и др., 2006), что западносибирская популяция лиственницы сибирской из болотной согры характеризуется большим разнообразием оттенков окраски семенных чешуй по сравнению с суходольным насаждением. Так, на суходоле встречаются: желто-коричневые, коричневые, темно-коричневые, желто-коричневые с красным оттенком шишки; тогда как в болотной согре наблюдаются коричневые с оранжевым оттенком, коричневые, темно-коричневые с красноватым оттенком, рыжевато-красные, рыжевато-коричневые, темно-коричневые с серым оттенком, серо-коричневые, серо-коричневые с розовым оттенком шишки.

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. Ранее в работах других авторов отмечалось, что этот признак не подтвержден в своем проявлении каким-либо географическим и экологическим закономерностям (Круклис, Милютин, 1977).

Во многих исследованиях рассматривается вопрос о лесоводственных особенностях форм лиственниц по цвету шишек. А.С. Яблоков (1962) считает, что встречающиеся формы лиственницы сибирской с ярко-малиновым и ярко-зелеными молодыми шишками являются наследственными климатическими экотипами, различающимися не только по морфологическим признакам, но и по силе роста, качеству древесины. Многочисленны и в то же время противоречивы литературные данные о скорости роста этих форм у лиственницы сибирской. Одни авторы (Шредер, 1899; Альбенский, 1959; Бирюков, 1964) считают наиболее быстрорастущей зеленошишечную форму сибирской лиственницы, другие (Ирошников, 1970а) полагают, что показатели роста этих форм довольно близки. По мнению А.И. Ирошникова (1970а), наиболее быстрорастущие особи чаще встречаются среди переходных форм по цвету шишек.

Как показывают исследования В.И. Бирюкова (1964), на территории Орловской и Липецкой областей внутривидовые формы лиственницы сибирской также имеют свои индивидуальные признаки. Так, зеленошишечная форма лиственницы имеет лучшие показатели роста по диаметру и высоте как средние, так и наибольшие. Кроме того, зеленошишечная лиственница образует малосбежистые, более правильной цилиндрической формы стволы с компактной, развитой, густой охвоенной кроной из очень толстых сучьев. У зеленошишечной лиственницы реже наблюдается кривоствольность. У фиолетовошишечной

лиственницы ствол зачастую имеет значительную искривленность, крона некомпактная, неравномерная, из толстых сучьев. По мнению автора, на организованных постоянных лесосеменных участках с преобладанием зеленошишечных форм лиственницы необходимо проводить мероприятия по борьбе с вредными насекомыми. Учитывая различные сроки созревания семян, приступать к сборке шишек зеленошишечной формы лиственницы следует на 3–5 дней раньше, чем фиолетовошишечной.

А.В. Альбенский (1959) отмечал, что зеленошишечная форма лиственницы сибирской имеет более стройные стволы, чем красношишечная. При исследованиях лиственницы Чекановского в Забайкалье этот вывод не подтвердился. Было отмечено превосходство морфометрических показателей зеленошишечных форм лиственницы над красношишечными (Ковылина и др., 2008). В литературе неоднократно отмечались различия в длине шишек красно- и зеленошишечной форм лиственниц, однако выводы различных авторов противоречивы и, по имеющимся данным, не имеют подтверждения (Лагов, 1959; Бирюков, 1964; Медведева, 1971; Карпель, 1971; Круклис, Милютин, 1977).

Но диагностическое значение может иметь и цвет зрелых семенных чешуй, на что обращал внимание В.Н. Сукачев; (1924), отмечавший, что лиственница сибирская имеет шишки темного цвета с рыжевато-серым оттенком. Н.В. Дилыс (1947) указал, что эта черта малоизменчива и в пределах дерева варьируется только у разновозрастных шишек. На разных деревьях их окраска меняется от серовато-желтого или соломенного, до красновато-желтого, светло-коричневого, темно-коричневого и красновато-коричневого.

Семена. Семена лиственницы являются важным средством производства лесного хозяйства. Изменчивость признаков семян в популяциях лиственницы, произрастающих в различных экологических условиях, имеет значение при выделении различных таксономических категорий видов рода *Larix*. По мнению В.Н. Сукачева (1924), эти признаки имеют как диагностическое, так и

филогенетическое значение. Изменчивость качества семян лиственницы сибирской в связи с физико-географическими условиями изучалась в различных районах ее ареала (Дылис, 1947; Онучин, 1962; Ирошников и др, 1974; и др). В результате установлены некоторые пределы варьирования признаков семян и закономерности их географической изменчивости. Представлены данные о климатической изменчивости посевных качеств и закономерностей вариации признаков семян (Третьякова, 2006; и др.).

Размер семян. Размер семян является одним из существенных признаков для изучения биоразнообразия лиственницы. По литературным данным (Вольф, 1925; Крылов, 1927; Дылис, 1947; Заборовский, 1962), данный признак складывается из сочетания размера семян и семенных крылаток. Авторами был установлен предел вариации этого признака, для семян с крылатками он составляет 6–20 мм, для семян без крылаток – 2–7 мм. При этом авторы считают, что изменчивость этих признаков не является простой ненаследственной модификацией, обусловленной различиями в условиях жизни, а выражает уклонения, наследуемые даже при перемене условий существования. В.П. Путенихин с соавторами (2004) указал, что наследуемость признака длины семени с крылаткой составляет приблизительно 40%.

По данным А.П. Барченков (2010), на севере Средней Сибири средняя длина семени с крылаткой в исследованных популяциях лиственницы сибирской изменялась от 9.7 до 11.1 мм с внутривидовой вариацией 13.3–14.8%, длина крылатки варьирует от 6.4 до 7.4 мм, а длина семени от 3.3 до 4 мм с коэффициентами вариации 18.5–20% и 14.4–17.1% соответственно. При продвижении на юг, по енисейскому меридиану, значения параметров семян возрастают. В районе города Енисейск усредненная длина семени с крылаткой составила 12.8 мм, длина крылатки – 8.5 мм, а длина семени – 4.3 мм. При этом степень вариации признака уменьшается с севера на юг от среднего до низкого уровня по шкале С.А. Мамаева (1972).

В южных районах Красноярского края размер семян увеличился до 13.1–13.8 мм, где длина крылатки составляет 8.9–9.6 мм, а длина семени 4.2–4.3 мм. При этом вариация признака уменьшается с севера на юг. В предгорных районах Республики Алтай размеры семян в среднем составляют 11.4 мм, крылатки – 6.8 мм, семени – 4.6 мм со средней вариацией по популяции 10.7–16.2%, что соответствует низкому и среднему уровням изменчивости. Основным фактором, определяющим изменчивость морфологии семян в горных районах Южной Сибири, является изменение экологических и фитоценологических условий произрастания лиственницы в связи с изменением высотных поясов. С увеличением высоты произрастания уменьшается длина крылатки и увеличивается размер семени. Иерархический дисперсионный анализ показал, что наибольшая часть изменчивости (до 76%) размеров семян реализуется в пределах популяции. На межпопуляционную дисперсию приходится примерно 20–50%. Таким образом, размер семян может служить хорошим диагностическим признаком для дифференциации северных и южных популяций лиственницы сибирской в Средней Сибири. (Барченков, 2010).

Качество семян. Низкое в целом качество семян лиственницы – хорошо известный факт. Низкое качество семян является одним из критериев выделения субарктической расы сибирской лиственницы (Дылис, 1947; Ирошников, 2004; и др.). Качественные характеристики семян снижаются в направлении с запада на восток (Телятников, Пристяжнюк, 1999). В работе А.В.Матвеева, Л.Ф. Семерикова (1995) также было выявлено снижение качества семян в условиях Севера. А.П. Барченковым (2010) в условиях Средней Сибири была установлена клинальная изменчивость показателей качества семян, связанная с широтной зональностью. В.С. Онучин (1962) отметил, что семена лиственницы имеют относительно более высокие качества в верхней и средней частях кроны деревьев и внутри древостоев, а также в наиболее высокопроизводительных насаждениях нижнего и среднего пояса гор (Онучин, 1962).

Качество семян включает в себя следующие показатели: масса, энергия прорастания, техническая и абсолютная всхожесть, полнозернистость (Aboimov et al., 1998). Данные показатели имеют наименьшее значение в систематике в связи со своей чрезвычайной изменчивостью и зависят от множества факторов – условий произрастания (Матвеев, Семерилов, 1995), качества пыльцы (Третьякова и др., 2006), фитоценологических условий (Дылис., 1961), нарушений развития зародыша семян (Щербакова, 1965; Ирошников и др., 1974; Барченков, 2012), и др.

Было доказано, что у лиственницы низкое качество семян обусловлено неблагоприятными условиями в период микроспорогенеза, что приводило к недостаточности опыления из-за небольшого количества образуемой пыльцы и низкой ее жизнеспособности (Eriksson, 1968; Eriksson et al., 1970; Коски, 1973; Третьяков и др., 2006). Однако, по данным других исследователей, пустые семена у лиственницы составляют до 80% урожая даже при наличии достаточного количества фертильной пыльцы (Hall, Brown, 1976).

По данным Дылиса (1961), дифференциация показателей качества семян связана с неудовлетворительным протеканием перекрестного опыления у лиственницы в природных условиях. Однако имеются данные, указывающие, что качество семян от самоопыления не уступает семенам от перекрестного скрещивания (Поздняков, 1975).

Масса семян. При изучении лиственницы очень важным является определение массы 1000 шт. полнозернистых семян. Как и у других видов хвойных, этот показатель связан с климатическими условиями того или иного района. Так, для лиственницы сибирской в Средней Сибири установлена зависимость массы семян от суммы эффективных температур: с повышением суммы температур до 300°C масса полнозернистых семян увеличивается на 1 г (Кузьмина, Черепнин, 1973). Таким образом, в условиях холодного климата у деревьев формируются мелкие семена, а по мере повышения температуры масса

семян увеличивается. Обобщение данных об изменчивости массы семян лиственницы в Сибири (Матвеев, Семериков, 1995; Ирошников и др., 1974; Барченков и др., 2007) выявило, что эндогенная изменчивость этого показателя у лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского характеризуется очень низким и низким уровнем изменчивости по шкале С.А. Мамаева (1972); коэффициенты вариации в среднем для особи равны 6–13%.

Взаимосвязь массы семян (как и других показателей их качества) с местоположением шишек в кроне не выявлена. В пределах каждой шишки наиболее тяжелые семена формируются в средней ее части. Например, в Забайкалье в одном из насаждений сибирской лиственницы средняя масса семян (в пересчете на 100 шт.) в верхней части шишки составляет 0.64 ± 0.04 г, в средней – 0.83 ± 0.02 г, в нижней – 0.66 ± 0.04 г. У лиственницы Гмелина в том же регионе эти показатели составляли, соответственно, 0.21 ± 0.02 г, 0.31 ± 0.04 г и 0.25 ± 0.03 г.

В пределах популяции изменчивость массы семян характеризуется различными уровнями, от низкого до повышенного ($C_v=12-28\%$), причем особенно велика изменчивость этого показателя в популяциях лиственницы Каяндера. Относительно высокий уровень популяционной изменчивости массы 1000 семян лиственницы объясняется во многом значительной вариабельностью полнозернистости лиственничных семян. Однако и масса 1000 полнозернистых семян довольно изменчива.

При движении с юга на север и с запада на восток наблюдается снижение массы 1000 семян лиственницы сибирской от 3 до 10 г. Так, в южных районах Бурятии масса 1000 достигает 8.5 г, в Восточном Хэнтэ составляет 5.6–8.2 г в зависимости от высоты расположения популяции над уровнем моря (Барченков и др., 2012). В Монголии масса семян варьируется от 4.9 г до 6.4 г, в прилегающих к Монголии районах России качество семян лиственницы значительно выше – 6.3–8.6 г (Милютин и др., 2013). В г.Красноярске оно варьирует от 3.2 г до 9.4 г (Ковылина, Кеня, 2016). В южных районах Красноярского края (Восточные

Саяны), по данным Верховцева (1962), масса 1000 семян лиственницы составляет 6.3–10.6 г, в северной части Красноярского края (плато Путорана) масса 100 семян сибирской лиственницы колеблется от 4.7 до 5.4 г, а ещё севернее, в бассейне р. Хантайки, она понижается до 3.8г, в среднетаежных районах этого региона – до 7 г. В различных местообитаниях Западной Сибири этот признак варьируется от 2.1 до 10 г (Телятников, Пристяжнюк, 1999), на территории Хакасии – от 3.2 до 13.3 г (Ковылина и др., 2008). На севере Средней Сибири (Таймырский лесхоз) значения данного признака варьируют от 3.8 до 5.4 г, в районе Туруханска они составляют 5.6 г. Восточнее, в Иркутской области, масса семян сибирской лиственницы колеблется в пределах 7–9 г, ещё восточнее, в Забайкалье (Бурятия и Читинская область) – в пределах 6–7г (Биоразнообразие лиственниц..., 2010).

Энергия прорастания. Известно, что семена с высокой энергией прорастания дружнее всходят, лучше используют факторы роста, их всходы меньше угнетаются сорняками, более устойчивы к внешним неблагоприятным условиям.

Показатель энергии прорастания семян по сравнению со всхожестью является более чувствительным к изменению внешних факторов, в частности, к изменению климата. В насаждениях юга Сибири была выявлена положительная корреляция показателей энергии прорастания и всхожести семян лиственницы с температурами мая. Температура августа также в значительной степени влияет на качество семян. Не установлено закономерного влияния количества осадков за вегетационный период на посевные качества семян (Павлов, Миронов, 2003).

В южных регионах Сибири энергия прорастания семян лиственницы колеблется от 17 до 73%, на территориях, прилегающих к Монголии – от 43.1 до 73.1% (Милютин и др., 2013), в Средней Сибири (г. Красноярск) – от 19.4 до 30.9% (Ковылина и др., 2012), в Западной Сибири – от 23.0 до 56.0% в согре и от 22.0 до 34.0% на суходоле (Седельникова, Пименов, 2006).

Следует отметить, что показатели посевных качеств семян тесно связаны между собой (Павлов, Миронов, 2003). Например, коэффициенты корреляции, рассчитанные для показателей качества семян северных популяций лиственницы сибирской, равны: между энергией прорастания и всхожестью $r=0.608\pm 0.038$; между энергией прорастания и полнозернистостью $r=0.612-0.952$; между всхожестью и полнозернистостью $r=0.959\pm 0.032$. Ещё более тесная корреляция отмечена для южных популяций лиственницы сибирской, где коэффициенты корреляции составили: между энергией прорастания и всхожестью $r = 0.999$; энергией прорастания и полнозернистостью $r=0.999$. Примерно такая же корреляция между этими показателями отмечена эвенкийских популяциях лиственницы Гмелина: между энергией прорастания и всхожестью $r=0.997$, между энергией прорастания и полнозернистостью $r=0.986$, между всхожестью и полнозернистостью $r=0.994$ (Биоразнообразиие лиственниц..., 2010).

Всхожесть. Семена с высокой всхожестью дают быстрые и дружные всходы. Выявлено, что всхожесть семян сибирской лиственницы в среднем не превышает 50%, что объясняется наличием большого количества пустых, партеноспермически развивающихся семян, количество которых может достигать 70%. Меньше пустых семян лиственница продуцирует, когда растет группами, таким образом, облегчается процесс опыления деревьев (Ткаченко, 1955).

В районах России, прилегающих к Монголии, значения всхожести семян изменяется от 50.7 до 73.6%, в Южной Сибири – от 24 до 73% (Милютин и др., 2013). В Западно-Сибирском секторе Арктики всхожесть семян лиственницы очень низкая и составляет в среднем 19.5% (Матвеев, Семериков; 1995), на территории г. Красноярска она варьирует от 55.6 до 64.4% (Ковылина и др., 2012).

Полнозернистость. Внутрипопуляционная изменчивость полнозернистости семян лиственницы сибирской составляет в разных популяциях от 25.7 до 84.5%. При этом наибольшая вариация признака так же, как и по двум другим показателям, отмечена в северных популяциях ($C_v=42-84.5\%$) (Барченков, 2010).

Процент пустых семян в популяциях Восточного Хэнтэя колеблется от 25 до 57.5% (Барченков, 2012). В северных районах Средней Сибири полнозернистость семян лиственницы сибирской составила 6.8–14.5%, жизнеспособность – 5.7–12.5%, энергия прорастания – 4.6–9.8%. При этом наименьшие значения данных показателей выявлены в самойсеверной из исследованных популяций (в районе реки Ирбо). При продвижении в южные районы Красноярского края значения данных показателей возрастают и составляют 47.2–50.3%, 46.9–50.2%, 45.6–48.9% соответственно (Барченков, 2010). На полярной границе (далина р. Хадытаях) значения показателя полнозернистости изменяются в широких пределах – от 3.3 до 60% (Матвеев, Семериков; 1995).

1.4. Изменчивость вегетативных органов

Молодые побеги. Ростовые побеги сибирской лиственницы отличаются значительной толщиной. На молодых и интенсивно растущих экземплярах стволы и ветви достигают 12–16 мм толщины на верхушечном побеге и до 8 мм – на верхних боковых побегах. Побеги на ветвях второго – третьего порядка всегда гораздо тоньше (1–2–4 мм) и не отличаются по этому признаку от таковых у других видов лиственницы. Побеги у лиственницы сибирской голые, блестящие, светло-соломенного цвета (Дылис, 1947, Милютин, 1983).

Окраска молодых побегов является диагностическим признаком в систематике и филогении лиственницы (Сукачев, 1924; Дылис, 1961, Поздняков, 1975, Круклис, Милютин, 1977, Барченков, Милитин, 2007). В большинстве случаев она светло-соломенная или серовато-желтая, что отличает «светлопобеговые» лиственницы. Однако в некоторых исследованиях встречаются побеги с более темной пигментацией (желтовато-бурая, тёмно-бурая), что определяется микроэкологическими условиями произрастания особи,

так как усиливает поглощение тепла растением (Дылис, 1947, 1961). В пределах дерева окраска побегов стабильна (Дылис, 1961, Куруклис, Милютин, 1977).

Корневая система. В зависимости от почвенно-топографических условий корневая система *L. sibirica* сильно варьирует. На каменистых грунтах, на почвах с близким расположением горизонта вечной мерзлоты, на избыточно-увлажненных почвах лиственница формирует поверхностную корневую систему. В таких условиях произрастания лиственница подвержена ветровалам (Ткаченко, 1955; Ефремова, 1975).

На почвах более или менее глубоких и хорошо дренированных лиственница развивает мощную, глубоко распространяющуюся в почве корневую систему, которая позволяет ей более эффективно использовать занимаемую площадь. Это обстоятельство вместе с незначительными потребностями лиственницы в отношении зольных элементов почвы объясняет низкую требовательность к богатству почвы. В местопроизрастаниях, обеспечивающих хороший дренаж, корневая система лиственницы напоминает по внешней форме корневую систему сосны, но с более сильно развитыми боковыми «якорными» корнями, что обуславливает высокую ветроустойчивость лиственницы (Ткаченко, 1955; Ефремов, 1987).

На моховых болотах корневая система лиственницы имеет иное строение, вследствие способности ее в этих условиях образовывать придаточные корни на стволе корневой шейки, главным образом в части закрытой нарастающим мхом. По мере роста слоя мха и углубления корневой системы нижняя часть ее постепенно отмирает, часто вмерзая в поднимающийся горизонт вечной мерзлоты, который поднимается вместе с ростом мха. В это время на стволе выше корневой шейки образуются придаточные корни, которые и продолжают питать дерево, способному благодаря этому просуществовать очень долгое время. Имея такое приспособление, *L. sibirica* в отношении способности роста на моховых болотах значительно превосходит сосну. Хотя она здесь встречается в виде

корявых низких стволиков, однако часто достигает большого возраста – 300 лет (Ткаченко, 1955; Тольский, 1927).

Форма ствола. Обычно ствол у сибирской лиственницы прямой, ровный высоко очищенный от сучьев, конусовидный цилиндрический. Однако в зависимости от климатических, почвенно-грунтовых и фитоценологических факторов он претерпевает разнообразные изменения. Так высоко в горах у одиночных деревьев или у небольших групп, разбросанных среди скал и россыпей выше верхнего предела лесов, в условиях крайне сурового климата и сильных ветров, стволы лиственницы оказываются часто сильно искривлены, согнутыми, а иногда даже стелются по земле, как это, например, наблюдается в некоторых частях Алтая и Саян (Сапожников, 1949). Кроме этого, стволы в таких случаях оказываются резко-коническими или имеют сильный сбег. Такие стволы встречаются на полярном пределе леса и у лиственниц в таежной зоне (Кузнецкое Алатау). Также наблюдается ещё одна особенность. Она заключается в чрезмерном утолщении комлевой части ствола старых деревьев, что придает их стволам бутылеобразный вид. Данный вид наблюдаются у лиственниц, произрастающих в Европейской части, западной Сибири и на Урале, особенно по речным поймам. В горных районах Западной и восточной Сибири закомленность ствола или отсутствует, или вырежется слабо. (Дылис, 1947).

Крона. Форма кроны. Одним из важных морфологических признаков, используемых при характеристике древесных растений, является форма кроны. Этот признак в значительной степени зависит от возраста и условий роста дерева, и в данном случае трудно оценить его генетическую обусловленность. Однако имеются многочисленные сведения о наследуемости этого признака (Zederbauer, 1912; Козубов, 1963; Langner, 1966; Петров, Драгавцев, 1969; Орленко, 1972, и др.).

Изучая формовое разнообразие лиственницы по характеру кроны в Восточной Сибири, Н.В. Дылис (1981) отмечает, что наиболее часто встречаются

яйцевидно-пирамидальная и пирамидальная. В молодости крона большей части пирамидальная, а в насаждениях более старшего возраста – цилиндрическая или продолговато-яйцевидная и даже шатровидная на просторе. Столбовидная или шаровидная формы встречаются очень редко.

Данные формы изменяются в очертаниях, характере ветвления и др. Ветви первого порядка могут быть горизонтальными, или слегка приподнятыми кверху, или под сильным углом приподнятыми кверху; ветви второго-третьего порядка могут или поникать книзу, имитируя «еловое» ветвление, или быть прижатыми к осевым ветвям. По мнению М.В. Круклис, Л.И. Милютин (1977), форма кроны в определенной степени может служить диагностическим признаком в систематике лиственницы Восточной Сибири.

Была выявлена некоторая зависимость встречаемости различных форм кроны от условий произрастания. В Иркутской области Дылис (1947) по форме кроны разделил лиственницы на две группы – яйцевидно-пирамидальную, с ветвями более или менее приподнятыми кверху, с довольно притупленной и широкой вершиной; узкие, пирамидальные («елевидные»), редкие с узкой длинной, вытянутой верхушкой. При этом деревья второй группы встречаются намного реже и лишь вкраплением среди первых. В насаждениях лиственницы в Приангарье преобладают деревья с цилиндрической (25.8–44.7%), а также с овально-яйцевидной (23.8–39.8%) формами кроны. Значительно реже встречаются деревья с зонтикообразной формой кроны (0.5–4.0%) (Милютин, 2003). В Кузнецком Алатау выделены формы, приуроченные к определенным экологическим условиям. Так, шаровидно- яйцевидная с тупой закругленной вершиной и толстыми ветвями характерна для растущих поодиночке или небольшими группами на сухих южных склонах, а также на каменистых вершинах сопков. Яйцевидно-коническая, продолговатая, с тупо-заостренной и резко отклонённой набок вершиной – в хорошо сомкнутых и высоких лесах на северных и северо-западных склонах гор, где глубина и влажность почв

наибольшая, а испарение пониженное. Почти правильно цилиндрическая, длинная, с равномерным распределением сравнительно тонких и густых ветвей, вершиной прямой и широкоокруглой – растут по небольшим горным долинам и днищам различных ложков, среди пышного лугового разнотравья (Дылис, 1947).

Нельзя утверждать, что деревья лиственницы сибирской с различной формой кроны различаются и по скорости роста, хотя материалы по лиственнице европейской, приведенные Э. Ромедером и Г. Шенбахом (1962), и другим лесным породам, свидетельствуют о значительной генетической обусловленности скорости роста и формы ствола у лиственницы (Коновалов, Пугач, 1978). Выделение деревьев с определенной формой кроны носит в некоторой степени субъективный характер. Более объективные данные можно получить, определяя такие параметры кроны, как ее протяженность (в долях от высоты дерева) и ширина (в метрах).

Относительная протяженность кроны зависит от условий произрастания и сомкнутости древостоя. По литературным данным у лиственницы европейской из Австрии протяженность кроны составляет в среднем 44% высоты деревьев (Schiffel, 1905), у лиственницы Сукачева – 38%, с колебаниями от 30 до 50% (Владышевский, 1933), в лиственничных молодняках Магаданской области – 66% (Сныткин, 1971). Протяженность кроны деревьев у лиственницы даурской в Якутии колеблется в пределах 40–60% их высоты (Поздняков, 1975), у лиственницы Чекановского в Забайкалье – в пределах 40%. Популяционная изменчивость этого признака высока ($C_v=20-42\%$) (Круклис, Милютин, 1977). В восточном Забайкалье, в насаждениях с низкой сомкнутостью древостоя, у лиственницы сибирской, Гмелина и Чекановского протяженность кроны колеблется в небольших пределах – от 75 до 86%. Соответственно и уровень популяционной изменчивости признака характеризовался очень низким и низким уровнями изменчивости ($C_v=4.4-8.7\%$). Исключение – популяция лиственницы Гмелина, где уровень индивидуальной изменчивости средний ($C_v=18.3\%$). Этот

факт подтверждает мнение о том, что относительная протяженность кроны лиственницы зависит от условий произрастания и, в частности, от сомкнутости древостоя (Макаров и др., 2010).

Тесной корреляции между протяженностью кроны и другими признаками не наблюдается. Наиболее значительная связь имеется между средней протяженностью кроны и средней высотой дерева (коэффициенты корреляции 0.381–0.756) (Круклис, Милютин, 1977).

Ширина кроны. Ширина кроны часто используется при характеристике изменчивости древесных растений: существуют ширококронные и узкокронные формы сосны и других видов (Лигачев, 1962; Мишуков, 1964, и др.).

Ширина кроны у лиственницы Чекановского в Забайкалье в насаждениях IV-VI классов возраста чаще всего составляет 3.5–5.0 м. Популяционная изменчивость ширины кроны во многом зависит от конкретных условий того или иного насаждения, поэтому она очень вариабельна и колеблется от средней до высокой ($C_v=16-36\%$). Тесной корреляции ширины кроны с другими признаками не обнаружено. Наблюдается различная теснота связи: между средней шириной кроны и средним диаметром кроны – от умеренной до высокой ($r=0.383-0.778$); между средней шириной кроны и средней высотой дерева – также от умеренной до высокой ($r=0.346-0.750$); между средней шириной кроны и средней протяженностью кроны - от слабой до значительной ($r=0.218-0.623$). Основываясь на этом были сделаны вывод, что ширококронные деревья лиственницы Чекановского более быстрорастущие (Круклис, Милютин, 1977).

Хвоя. Хвоя – самый чувствительный орган, быстро реагирующий на условия окружающей среды и определяющий роста развитие других органов растения, поэтому размеры хвои очень изменчивы даже в пределах кроны одного дерева. Различия в морфологии и анатомии хвои – устойчивый диагностический признак вида, который давно используется исследователями в систематике (Милютин, 1983).

Длина хвои. По мнению В.Н. Сукачева (1924), длина хвои может служить хорошим диагностическим признаком, но для этого необходимы обширные биометрические исследования, так как длина хвои сильно варьирует. Данный признак широко используется при характеристике изменчивости многих видов хвойных: сосен (Тольский, 1927; Steven, Carlisl, 1959; Правдин, 1964а; Мамаев, 1972; Nicks, 1973, и др.), елей (Панин, 1960; Милютин, 1964; Мамаев, 1972, и др.) и т.д. Однако в работе М.В. Круклис, Л.И. Милютина (1977), сильная зависимость этого признака от многих факторов затрудняет его использование для диагностических целей таких как, экологические факторы (Надеждин, 1971), местонахождение хвои на побеге (Круклис, Милютин, 1977), повреждение хвои листогрызущими насекомыми (Рожков, 1965, Гирс, Каверзина, 1974) и т.д. Работа Гукова (1973), о длине хвои у лиственницы Дальнего Востока, также свидетельствует о незначительной ценности данного признака.

Средняя длина хвои в популяциях лиственницы сибирской варьирует от 10 до 58 мм (внутривидовая вариация этого признака характеризуется низким, но чаще средним и высоким уровнями) (Абаимов, 1998), при этом максимальная длина отмечается в некоторых популяциях Забайкалья (Татаурово – 33 мм, Закаменск – 32 мм). Уникальным в этом отношении является насаждение близ устья Нижней Тунгуски, в котором средняя длина хвои 35 мм, достигая у отдельных деревьев 48 мм. Минимальная длина хвои наблюдается в некоторых популяциях верховьев Подкаменной Тунгуски и Лены (Водозима – 22 мм, Качуг – 23 мм) (Круклис, Милютин, 1977). В работе А.П. Барченкова, Л.И. Милютина (2007), наиболее стабильная длина хвои наблюдалась в горах Путорана, где проявлялась минимальное значение данного признака (20.1 мм). При продвижении на северо-восток (о. Хантайское) длина хвои увеличивается (от 22.8 до 27.7 мм). Длина хвои у лиственницы составляет: в верховьях Подкаменной Тунгуске и Лены (22 мм и 23 мм) (Милютин, 1983), на юге Красноярского Края

(от 22.5 до 29.6 мм), в Хакасии (от 24.1 до 26.9 мм), в Восточном Забайкалье (бассейн р. Хилок) – 27.6 мм (Макаров и др, 2010).

Выявлено, что эндогенная изменчивость длины хвои у сибирской лиственницы в Забайкалье характеризуется низким и средним уровнем изменчивости (коэффициент вариации 6–25%) (Мамаев, 1972). В восточных районах индивидуальная изменчивость признака находилась в пределах от среднего до повышенного уровня ($C_v=18.9–28.9\%$). В северных и южных районах Средней Сибири проявляется преимущественно средний уровень изменчивости размера хвои (коэффициент корреляции 16–18.7%). В пределах популяции данный признак характеризуется низким и средним уровнем изменчивости (коэффициент корреляции 6–18%).

Была диагностирована некоторая видовая специфика по длине хвои: у лиственницы сибирской она больше, чем у даурской, у лиственницы Чекановского она характеризуется промежуточными значениями. Однако высокая зависимость этого признака от многих факторов затрудняет его использование для диагностических целей (Тимофеев, 1977, Круклис, Милютин, 1977).

Число хвоинок. Число хвоинок в пучке специфично для рода *Larix*. Тогда как в других родах хвойных их число в пучке стабильно и не превышает 2–5 шт., у представителей рода *Larix* их количество исчисляется несколькими десятками. По мнению М.В. Круклис и Л.И. Милютина (1977), признак (увеличение числа хвоинок) является прогрессивным с эволюционной точки зрения.

Несмотря на значительную вариацию числа хвоинок в пучке, обусловленную эколого-географическими факторами, возрастом насаждений, положением дерева в древостое, установлена видовая специфика данного признака. Эндогенная изменчивость числа хвоинок в пучке характеризуется низким, средним и повышенным уровнем (коэффициенты вариации у лиственницы сибирской – 5–30%). Популяционная изменчивость числа хвоинок в пучке характеризуется низким и средним уровнями (коэффициент вариации 6–

19%). На севере Средней Сибири коэффициент вариации изменяется от среднего до повышенного (повышенный уровень в горных ценопопуляциях – $C_v=21\%$, в остальных – средний ($C_v=14.6-19.0\%$)).

Число хвоинок изменяется от 7 до 52 шт, с явным увеличением в восточном и южном направлениях. У лиственницы сибирской наибольшее среднее число хвоинок отмечено в популяциях бассейна Подкаменной Тунгуски (Водозима–30 шт) и в некоторых районах Забайкалья (Закаменск – 30 шт), а наименьшее — в Предбайкалье (Качуг – 22 шт). В горах Путорана – 19 шт. В восточном Забайкалье среднее количество составляет – 27.5 шт (Макаров и др, 2010). Поэтому, несмотря на значительную изменчивость числа хвоинок в пучке, обусловленную эколого-географическими факторами, возрастом насаждений, положением дерева в древостое, следует отметить видовую специфику данного признака, особенно ярко проявляющуюся в полосе контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской (Круклис, Милютин, 1977).

1.5. Искусственное выращивание, создание культур лиственницы

Первые опыты по выращиванию лиственницы различного происхождения провел А. Цизляр (1904, 1907). В этих опытах удалось выявить различия в росте и устойчивости различных видов и экотипов лиственницы. Дальнейший многолетний опыт выращивания лиственницы свидетельствует о том, что использование определенных ее видов, экотипов и гибридов в тех или иных эколого-географических условиях является наиболее эффективным способом создания продуктивных и устойчивых насаждений (Зеленяк и др., 2018; Грибов и др., 2017). Разработаны научно-практические рекомендации по выращиванию лиственницы в различных регионах. Например, в лесостепных районах Южной Сибири рекомендуется создавать искусственные насаждения из семян лиственницы сибирской, собранных в популяциях из подзоны южной тайги и

низкогорных районов Алтае-Саянской горной области, где сосредоточен наиболее ценный генофонд вида (Ирошников, 1984). Обширные данные по искусственному восстановлению лиственничных насаждений, плюсовой селекции и созданию постоянной лесосеменной базы, селекции гибридных сортов, разработке технологий прививок и плантационному выращиванию лиственницы приведены в книге Ф.Д. Аврова (1996).

В условиях центральной части Восточно-Европейской равнины (Московская область) целесообразным считается применять лиственницу европейскую, лиственницу Сукачёва и лиственницу сибирскую (Мельник, Карасев, 2005б). В Предуралье (Республика Башкортостан) хорошие перспективы имеет семенной материал лиственницы сибирской из Южной Сибири (Республика Хакасия), гибридных форм лиственницы Сукачёва местного происхождения и лиственницы Маргилинда (*Larix marschlinii* Coaz) из Соединенного Королевства Великобритании (Николаева и др., 2019). В регионах Центральной лесостепи (Воронежская область) лучшими таксационными показателями и сохранностью характеризуются лиственница сибирская из Республики Хакасия из южных районов Красноярского края, лиственница европейская и лиственница Сукачёва из стран Балтии (Галдина, Токорева, 2012).

На юге Финляндии удовлетворительные показатели роста и сохранности демонстрирует лиственница сибирская из различных районов Сибири и Дальнего Востока (Lukkarinen et al., 2010). В опыте по посевам лиственницы европейской и гибридов лиственницы европейской и лиственницы Кемпфера (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière), осуществленном в Германии и Словакии, установлено, что деревья из Судет превосходят по росту особи из Западных Карпат (Foff et al., 2014). При создании лесных культур лиственницы возникает естественная необходимость оценки посевных качеств семян. В основном, такие исследования осуществляются в лабораторных условиях на уровне географических и экотопических выборок: анализируются энергия прорастания и всхожесть семян,

рентгенографическими методами диагностируется их морфолого-анатомическое строение (Матвеев, Семериков, 1995; Телятников, Пристяжнюк, 1999; Павлов, Миронов, 2003; Седельникова, Пименов, 2006; Ковылина и др., 2012; Милютин и др., 2013; Макаров, 2005).

Достаточно большое внимание уделяется значимым для практики исследованиям, направленным на повышение эффективности приемов предпосевной подготовки семян и технологий выращивания сеянцев лиственницы. Обосновывается необходимость предпосевной обработки почвы (высев сидератов, вспашка, боронование), применения гербицидов для борьбы с многолетними сорняками, внесения органических и минеральных удобрений (Матвеева, Буторова, 1997). В работе по изучению влияния агротехнических приемов на рост 2-летних сеянцев лиственницы сибирской, лиственницы Гмелина, а также лиственницы Чекановского в Восточной Сибири (Забайкальский край) показано, что мульчирование посевов, регулярные поливы и внесение удобрений повышают выход посадочного материала и снижают его себестоимость. Установлены оптимальные способы и сроки подготовки семян к посеву, норма высева и другие показатели, влияющие на рост сеянцев (Пак, Бобринев, 2013, 2015).

В условиях Средней Сибири (Красноярский край) существенное положительное влияние на грунтовую всхожесть и сохранность сеянцев лиственницы сибирской оказало применение пленочных укрытий посевов, обработка семян стимуляторами роста (Козлова, 1975; Кириенко, Гончарова, 2016). Для регионов Нижнего Поволжья разработан комплекс агротехнических мероприятий по улучшению роста сеянцев лиственницы сибирской, включающий внесение удобрений, стимуляторов роста и микоризацию почвы под посевами, их искусственное освещение (Макаров и др., 2010).

В то же время, работы по определению биологических особенностей грунтовой всхожести семян различных видов и происхождений лиственницы и

изучению ранних стадий развития семян единичны. Так, в условиях питомника в Средней Сибири проведены опыты с семенным материалом лиственницы сибирской из Республики Хакасия, позволившие оценить грунтовую всхожесть семян и динамику появления всходов в различных вариантах посевов (Буторова, 1983). В Швеции в условиях южной, средней и северной тайги в рамках полевого опыта выполнен анализ ювенильных этапов роста семян лиственницы, выявивший максимальную сохранность лиственницы Сукачева из западных регионов России, а лучший рост – лиственница Гмелина из российского Дальнего Востока (Karlman et al., 2011).

Р.Н. Матвеева и О.Ф. Буторова (1997) предлагают для создания искусственных насаждений проводить отбор семян по морфологическим признакам. Так, для выращивания лиственницы сибирской в лесостепной зоне Восточной Сибири пригодными следует считать семена в возрасте 2–3 лет, имеющие высоту не менее 10 см, толщину стволика у корневой шейки не менее 2.5 см. Используя методы ранней диагностики, отбор быстрорастущих особей можно вести в посевах, начиная с однолетних семян, выделяя экземпляры с большим числом семядолей, длинными семядолями, гипокотилем. В посевах двух-пятилетнего возраста отбор можно вести по признакам высоты и диаметру стволика, а также числу почек на апикальном побеге, длине хвои.

Однако исследования динамики прорастания семян и развития семян внутривидовых форм, отдельных экотипов и отклоняющихся от нормального габитуса морфотипов деревьев, которые являются собственно компонентами биологического разнообразия природных популяций лиственницы, не проводились.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

Объекты исследования представляют собой ценопопуляции лиственницы сибирской, произрастающие в различных экотопах Сибири. Расположение популяций лиственницы сибирской представлено на рис. 1.

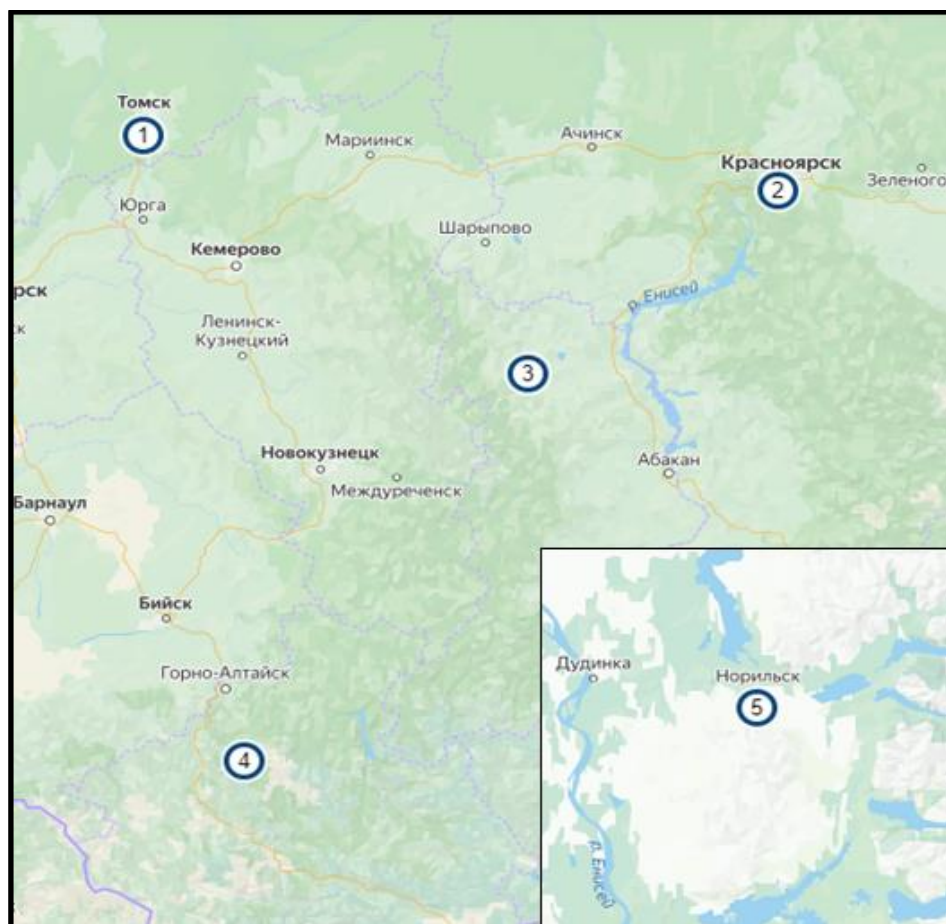


Рисунок 1. Схема расположения объектов исследования: 1–Томская область (Тимирязевский р-н); 2–Красноярский край (окр. г. Красноярска); 3– Республика Хакасия (Ширинский р-н); 4– Алтайский край (Чемальский р-н); 5– Красноярский край (Таймырский Долгано-Ненецкий р-н, окр. г. Норильска).

1) Южно-таежные древостои (ценопопуляции) с участием лиственницы сибирской произрастают на торфяном евтрофном болоте (Большое Жуковское

болото, $56^{\circ}20'40''$ с.ш., $84^{\circ}35'33''$ в.д.) и прилегающем к нему супесчаном суходоле ($54^{\circ}24'04''$ с.ш., $89^{\circ}58'05''$ в.д.; $54^{\circ}30'54''$ с.ш., $89^{\circ}46'57''$ в.д.) (Томская область, Томский район). Семенной материал (по 10 шт. шишек с каждого дерева) собирали с 74 деревьев в согре кедрово-елово-пихтовой травяно-болотной кочкарной (состав древостоя 4КЗЕ1П1Л1Б) и с 82 деревьев в суходольном лиственничнике разнотравно-зеленомошном с кустарниками (состав древостоя 4Л2П2Е1С1Б ед. К). Диаметр изученных деревьев в согре достигает 34–68 см, высота – 26–40 м, возраст – 186–368 лет. На суходоле диаметр деревьев составляет 50–86 см, высота – 36–48 м, возраст – 190–320 лет. Крона деревьев, сформированная крупными толстыми сучьями, имеет широко-куполообразную, часто асимметричную форму и располагается в верхней трети ствола, ее ширина составляет 6–8 м (рис. 2).

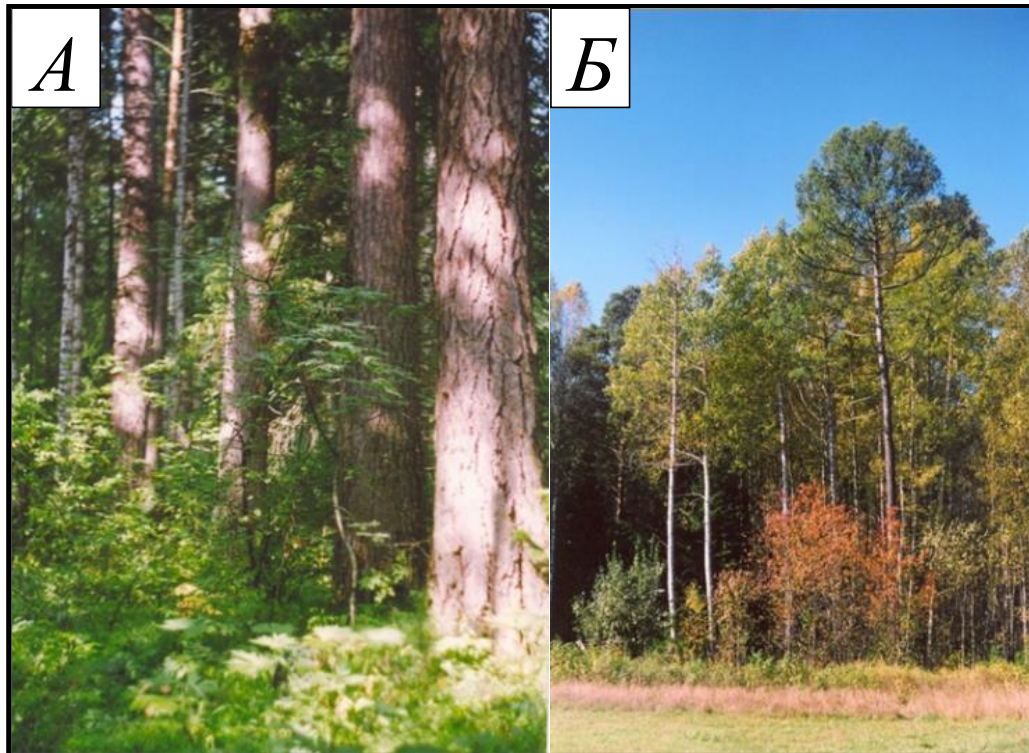


Рисунок 2. Ценопуляции торфяного евтрофного болота (рис. 2А) и прилегающего к нему супесчаного суходола (рис. 2Б) (Томский район, Томская область).

2) Ценопопуляции Красноярской лесостепи (Октябрьский район, Красноярский край; $55^{\circ}59'04''$ с.ш., $92^{\circ}45'09''$ в.д.) – искусственные насаждения лиственницы сибирской, представляющие собой дендроценоз на урбанизированной территории в городской черте г. Красноярска, микрорайон Академгородок. Данное насаждение территориально приурочено к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. Состав древостоя 10Л. Диаметр деревьев 35–44 см, высота–10–13 м, возраст–50 лет, IV–V класс бонитета (рис. 3).



Рисунок 3. Ценопопуляции Красноярской лесостепи (Октябрьский район, Красноярский край; окрестности г. Красноярска).

3) Ценопопуляции лиственницы сибирской Июско-Ширинской горно-степной ландшафтной системы – Ширинской степи и сухих склонов Кузнецкого Алатау (Республика Хакасия, Ширинский и Орджоникидзевский районы, окрестности поселков Туим и Марчелгаш, долина р. Тунгужуль; $54^{\circ}24'04''$ с. ш.,

89°58'05" в. д.; 54°30'54" с. ш., 89°46'57" в. д.; 54° 19'48" с.ш., 89°43'37" в.д.). Ценопопуляции лиственницы в основном формируют чистые древостои («ксерофитные насаждения») с составом 10Л. Высота деревьев – 21–24 м, возраст – 110 лет, полнота – от 0.2 до 0.7, III класс бонитета (рис. 4).

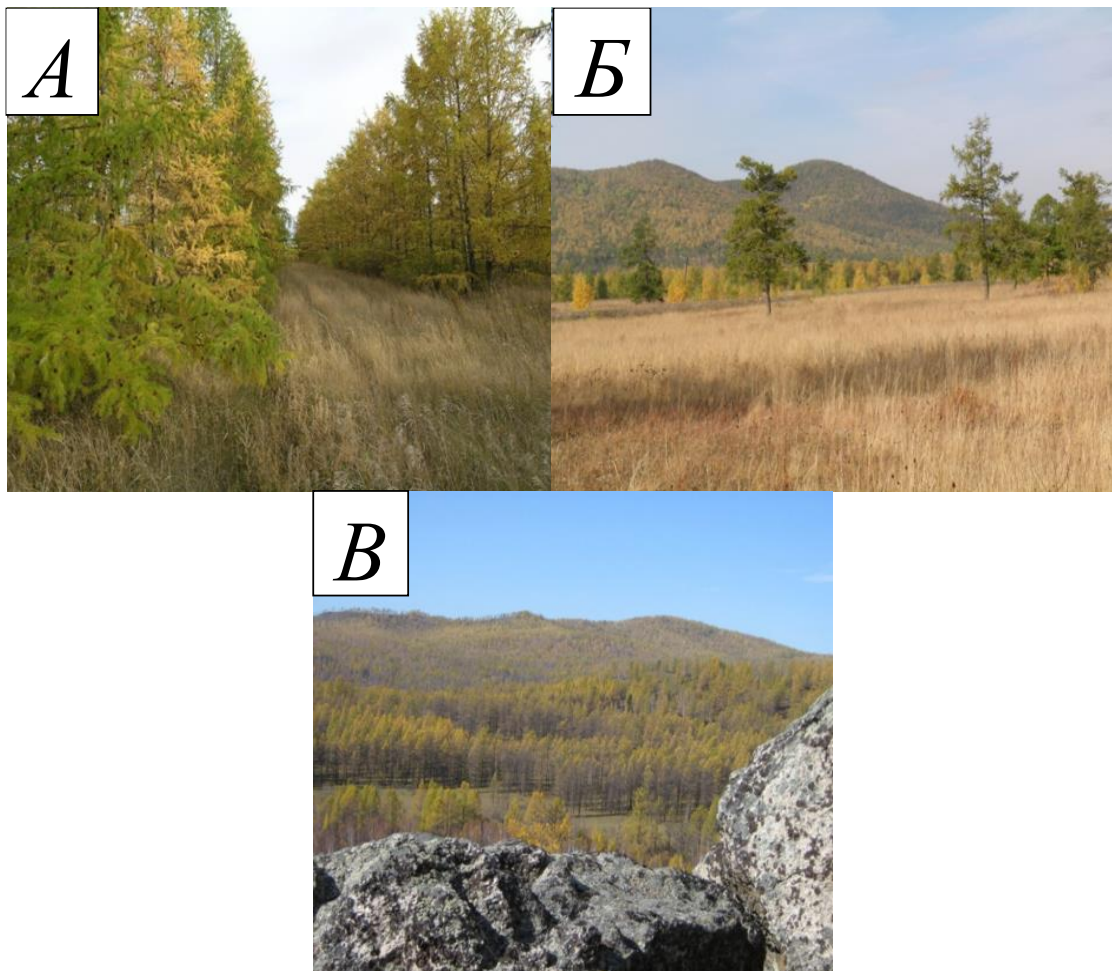


Рисунок 4. Искусственные (А) и естественные ценопопуляции (Б) в сухой степи (Ширинский район, республика Хакасия) и предгорий восточного макросклона Кузнецкого Алатау (В) (Ширинский и Орджоникидзевский районы, Республика Хакасия).

Исследованиями охвачены 4 происхождения лиственницы: “Туим” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на остепненных склонах юго-западной экспозиции; “Марчелгаш” – редкостойный лиственничник злаково-разнотравный на предгорной равнине восточного макросклона

Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/суходол” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на первой надпойменной террасе р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/болото” – елово-лиственничное редколесье разнотравно-кустарничково зеленомошное на криогенном торфянике в пойме р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Данные ключевые участки (происхождения) отобраны в соответствии с их экологоклиматической контрастностью и подразделяются на подтаежный (“Академгородок”), степной (“Туим”), предгорные (“Тунгужуль/суходол”, “Марчелгаш”) и предгорный болотный (“Тунгужуль/болото”).

4) Алтайская лесостепная ценопопуляция лиственницы сибирской (Республика Алтай, Чемальский район, район села Черга, 51°29′ с.ш., 85°32′ в.д.) расположена в нижней части лесистых гор, на высоте 600 м над уровнем моря. Состав древостоя 10Л. Насаждения представлено деревьями VI класса возраста, возраст 110–120 лет, высота 28–25 м, II-го бонитета. Тип леса – разнотравный. Полнота древостоя 0.4 (рис. 5).



Рисунок 5. Ценопопуляции лесостепных предгорных районов Алтая (Алтайский край).

5) Ценопопуляции лиственницы сибирской редколесья тундрового типа п-ова Таймыр (Таймырский Долгано-Ненецкий район Красноярского края, окрестности г. Норильск, микрорайоны Кайеркан и Оганер, 69°28'16'' с.ш., 88°30'19'' в.д.), южное подножие гор Харыялах. Исследованные насаждения представляют собой чистые лиственничники злаково-хвощевые, сфагново-кустарничковые, гипново-кустарничковые, соответствующие V классу бонитета. Высота изученных деревьев – 8–12 м, диаметр – 14–18 см, возраст – 120–160 лет (рис. 6).



Рисунок 6. Ценопопуляции редколесий тундрового типа п-ова Таймыр (окрестности г. Норильска, Красноярский край).

2.2. Методы исследования

Морфология женских шишек (мегастробилов). Изучение морфологических признаков шишек лиственницы сибирской производилось в соответствии с методикой М.В. Круклис, Л.И. Милютин (1977). Измерения проводились на сухих, раскрывшихся шишках. Такой подход не искажает реальные, наблюдающиеся в природе значения этого признака. На каждой

пробной площади с каждого дерева с нижней части южной стороны кроны отбирали по 30 шишек.

В ходе отбора были сформированы следующие выборки: общепопуляционные – Алтайская лесостепная ценопопуляция (Республика Алтай, Чемальский район); степные ценопопуляция склонов Кузнецкого Алатау в Хакасии (Ширинский район); индивидуальные, включающие внутривидовые формы деревьев – красношишечную, розовошишечную и зеленошишечную (искусственные насаждения 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).

Изучали индивидуальную и географическую изменчивость по таким признакам, как длина и ширина шишки, ее форма, число семенных чешуй в шишке, их ширина и форма края 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 (>22мм) формы проводилась с использованием методики, разработанной А.П. Барченковым. 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). В каждой шишке подсчитывали общее количество семенных чешуй. Для этого подсчитывали число рядов чешуй, идущих по спирали, слева вверх направо по одной стороне шишки. При определении линейных размеров семенных чешуй отбирали по 5 чешуй в средней части шишки с пяти шишек каждого дерева. Исследовали длину и ширину семенной чешуи, отношение ширины чешуи к ее длине (индекс конфигурации плоскости семенной чешуи) и форму края семенной чешуи. В соответствии с индексом конфигурации плоскости

семенной чешуи проводили классификацию: от 0.6 до 0.8 соответствует узкой форме, от 0.8 до 0.97 – переходной и от 0.98 до 1.2 – широкой (Барченков, 2016). Форму края семенной чешуи (округлые, выемчатые и прямые) определяли визуально по степени ее выраженности в конкретной шишке (рис. 7).



Рисунок 7. Измерение метрических показателей шишек и чешуй лиственницы сибирской и определение их формы, мм.

Масса, энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян. Перед проведением посевного эксперимента в лабораторных условиях были определены показатели массы семян и их посевные качества в образцах, собранных в Республике Хакасия (лесостепь). Исследовалось качество семян форм (морфотипов) лиственницы сибирской из естественной ценопопуляции данного вида в лесостепных предгорьях Кузнецкого Алатау на территории Ширинского района Республики Хакасия в окрестностях пос. Туим и пос. Марчелгаш. Всего

было сформировано 15 выборок семян: одна общепопуляционная (окр. пос. Туим) и 14 индивидуальных. Последние включали как типичные по морфологии дерева (формы Д1–Д5, окр. пос. Туим и пос. Марчелгаш), так и редкие или аномальные формы деревьев, различающиеся по габитусу и строению женских шишек: дерево с кустовидной формой кроны (форма 4, окр. пос. Туим); дерево, несущее «ведьмину метлу» (основная часть кроны – форма 5, аномальная часть кроны – форма 6, окр. пос. Туим) (рис.8);



Рисунок 8. Форма дерева (формы 5–6) с «ведьминой метлой». Фото А.В. Пименова.

деревья с мелкими яйцевидными шишками (формы 1/1–1/2, окр. пос. Туим);
дерево с мелкими шаровидными шишками (форма 2, окр. пос. Марчелгаш)
(рис.9).;



Рисунок 9. Форма дерева (форма 2) с мелкими шаровидными шишками. Фото А.В. Пименова.

дерево с очень крупными яйцевидными шишками (форма 3, окр. пос. Туим)
(рис.10);



Рисунок 10. Форма дерева (форма 3) с очень крупными яйцевидными шишками. Фото А.В. Пименова.

дерево с шишками, обладающими значительно выступающими кроющими чешуями (форма 7, окр. пос. Туим); дерево с нераскрывающимися естественным путем засмоленными шишками (форма 8, окр. пос. Марчелгаш).

Определение массы семян и их посевных качеств производилось в соответствии с ГОСТом 13056.6–75, с учетом стандартной, для хвойных, методики В.В. Огиевского с соавторами (1971). Масса семян определялась путем взвешивания 1000 шт. чистых нормально развитых семян с помощью весов ВЛК-500 Г-М. Для определения энергии прорастания (7-й день проращивания) и всхожести (15-й день проращивания) образцы семян помещали в чашки Петри (по 100 шт. в чашке) на влажную фильтровальную бумагу в 3–4 слоя, проращивали при комнатной температуре ($+22^{\circ}$ – 24° С). В отдельных случаях для поддержания нужной температуры использовали термостат (рис. 11).

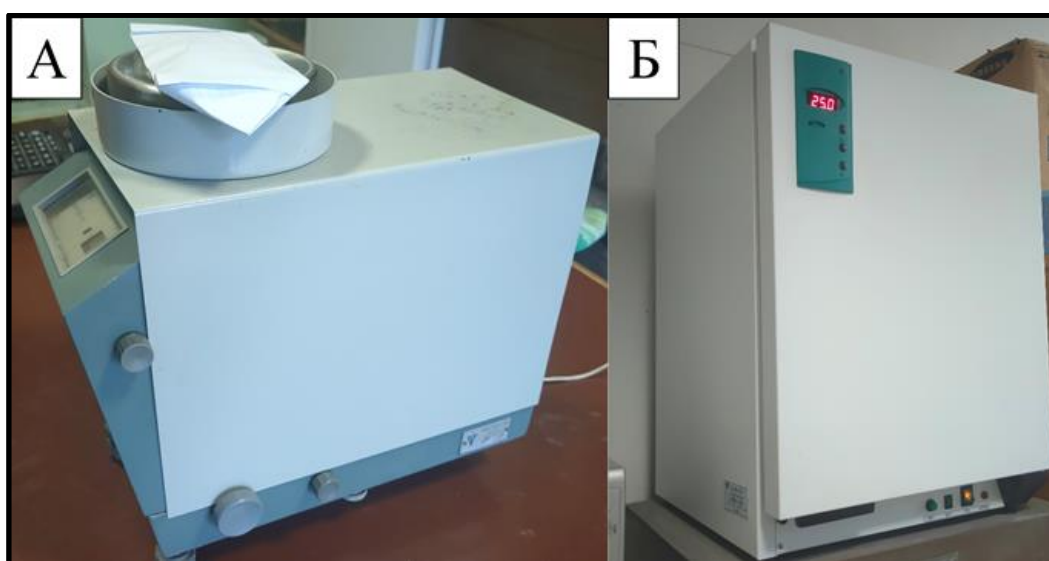


Рисунок 11. Определение массы семян с помощью весов ВЛК-500 Г–М (А), для поддержания нужной температуры, при определении энергии прорастания и всхожести, использовали термостат (Б).

Лабораторная (абсолютная) всхожесть вычислялась после выбраковки пустых или недоразвитых семян как процентное отношение проросших за 15 дней семян к числу нормально развитых семян в образце.

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.

Грунтовая всхожесть семян, сохранность и рост сеянцев. Эксперимент по грунтовой всхожести семян, сохранности и хода роста сеянцев, заложенный 25–27 мая 2016 г. на опытном участке ИЛ СО РАН в Академгородке г. Красноярска, проводился в течение 4 лет (2016–2019 гг.) для популяционных и индивидуальных выборок семян лиственницы сибирской из экологически контрастных происхождений Сибири – лесоболотного (Томская область), лесостепного (Республика Хакасия) и лесотундрового (Таймырский Долгано-Ненецкий район). Всего было сформировано 12 выборок семян: 5 экотипических популяционных, собранных с 74 деревьев на болоте низинного типа водно-минерального питания (Большое Жуковское болот), с 82 деревьев на смежном с болотом песчаном суходоле, с 43 деревьев в лесостепи (Ширинская степь), с 30 деревьев на каждом из пробных участков в микрорайонах Кайеркан и Оганер (п-ов Таймыр), 7 морфотипических индивидуальных, собранных с модельных деревьев: типичной формы; четырех форм, отличающихся морфологическими особенностями шишек – а) крупношишечной, б) мелкошишечной, в) несущей шишки с выступающими кроющими чешуями, г) с нераскрывающимися самостоятельно шишками, из которых семена извлекались принудительно с помощью пинцета; с нарушением габитуса - кустовидной, характеризующейся отсутствием главного ствола; формы, несущей «ведьмину метлу» (Ширинская степь, окрестности поселков Туим и Марчелгаш).

Посев семян производился в бороздки шириной 10 см, на глубину около 1.0 см, в пяти повторностях, по 100 шт. для каждой из выборок. Почва на опытном участке дерново-карбонатная слабощелочная супесчаная (Лоскутов, 1991) (рис. 12).



Рисунок 12. Основные этапы посевного эксперимента с лиственницей сибирской: А – технологические аспекты закладки опыта; Б – сеянцы 1-го года (2016), В – 2-го (2017); Г - 3-го (2018); Д – 4-го годов развития (2019).

Исследовались следующие показатели: грунтовая всхожесть семян (динамика в июне- июле и эпизодические замеры в августе-октябре 2016 г.); текущая (2016, 2017, 2018 гг.) и итоговая (2019 г.) сохранность сеянцев. Динамика вертикального годовичного прироста сеянцев за 2016, 2017, 2018 гг. определялась на 3-летних сеянцах в учетный период 2018 г. Замер прироста проводился с помощью линейки.

Использование сеянцев в озеленительных посадках г. Красноярка. В мае 2022 году шестилетние сеянцы различных экотипов лиственницы сибирской, полученные в ходе посевного эксперимента, после его завершения, были использованы для озеленения лесного массива Академгородка, район дома 23 («Верхний Академгородок») г. Красноярка (55°59'47'' с.ш., 92°45'31'' в.д.).

Территория представлена южным макросклоном, площадью 25х25 м². Тип леса – березняк разнотравный (рис. 13).

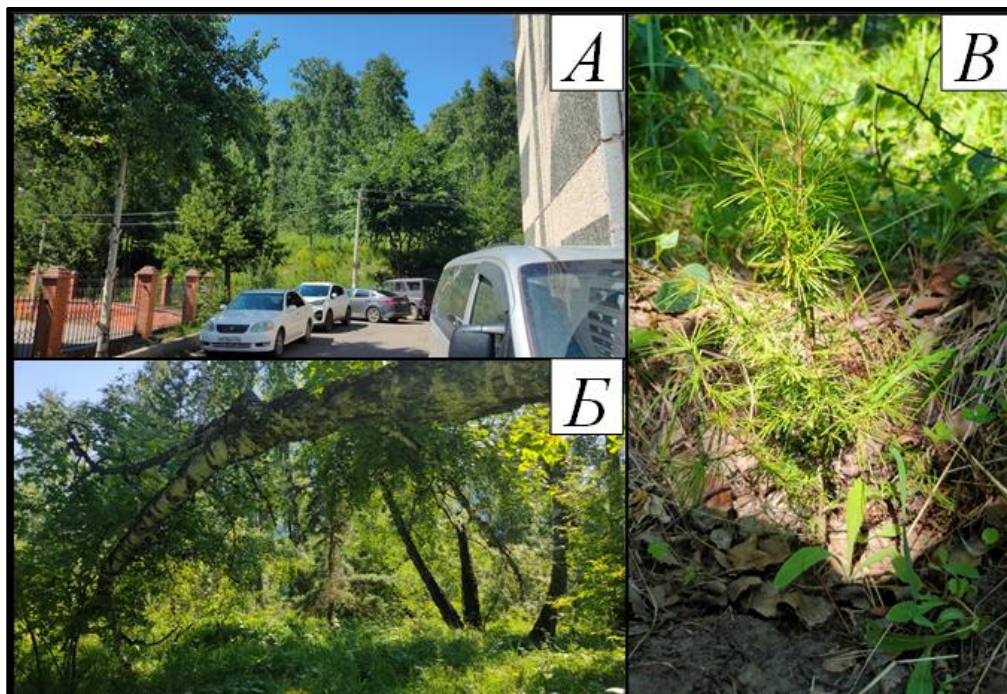


Рисунок 13. Посадка саженцев на территории Академгородка: А – вид на лесной массив со стороны дома 23; Б – вид с посадочной площади; В – укоренившийся саженец *L. sibirica*.

Перспективные формы семян были отобраны и сгруппированы по происхождению – лесоболотное (Томская область) и лесостепное (Республика Хакасия). Изъятие из посевного отделения и пересадка семян на новое место проводилось под руководством и при непосредственном участии д.с.-х.н.И.М. Данилина. Была проведена первичная обработка посадок (поливка, прополка). После посадки все саженцы успешно прижились. В ходе исследования был проведен мониторинг их сохранности и роста.

Морфология пыльцевых зерен и аномалии пыльцы. Сбор образцов пыльцы производился в 2017 г. в третьей декаде апреля в искусственных посадках *L. sibirica*, в городской черте г. Красноярска (“Академгородок”). В первой – второй декадах мая 2017 г. пыльца данного вида отбиралась в степной ценопопуляции

Ширинской степи и лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау из происхождений: “Туим”; “Марчелгаш”; “Тунгужуль/суходол”; “Тунгужуль/болото”. Данные ключевые участки (происхождения) отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью, подразделяясь на подтаежный (“Академгородок”), степной (“Туим”), предгорные (“Тунгужуль/суходол”, “Марчелгаш”) и предгорный болотный (“Тунгужуль/болото”).

При сборе образцов пыльцы *L. sibirica* были сформированы следующие выборки: деревья типичной формы; внутривидовые формы деревьев, дифференцированные по окраске кроющих чешуй молодых женских шишек (мегастробилов) – зеленошишечная (f. *viridiflora* Szaf.), красношишечная (f. *rubriflora* Szaf.) и ее вариации – розовошишечная (f. *rosea* Szaf.), а также уникальная фиолетовошишечная (f. *purpura*) (рис.14), формы, выделенные по размерам шишек – мелкошишечная, крупношишечная.

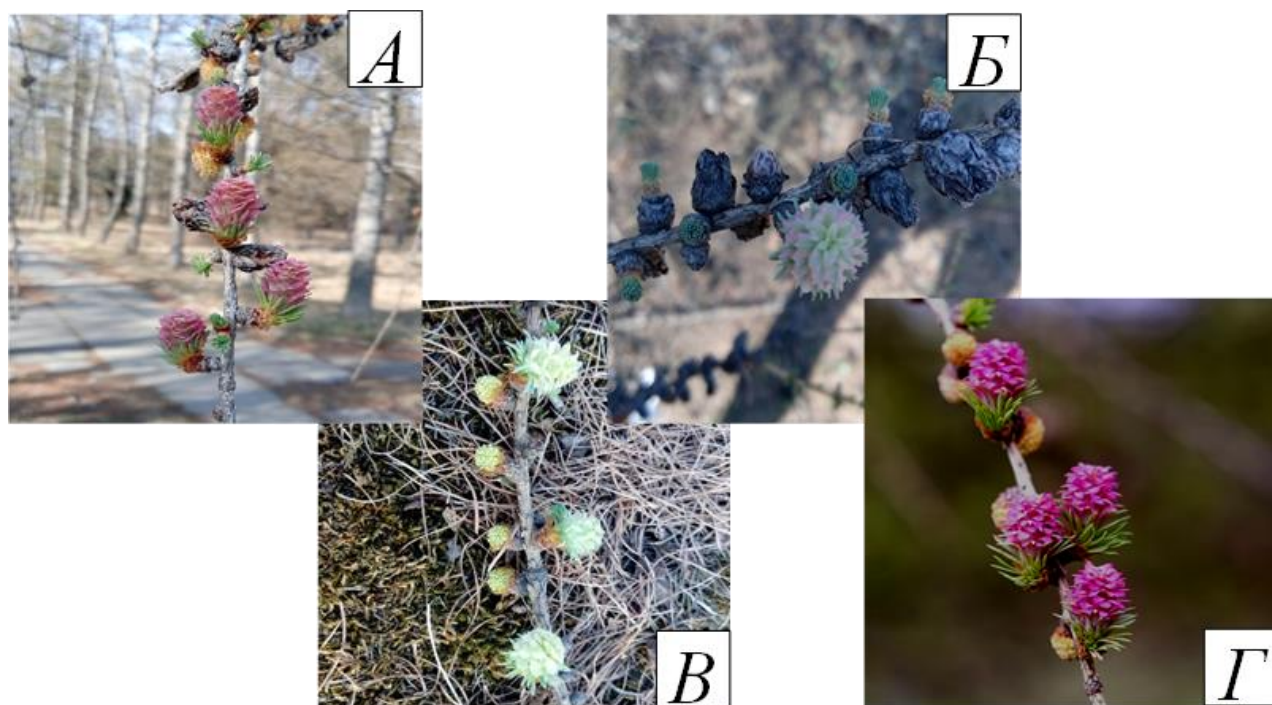


Рисунок 14. Формы деревьев с разной окраской молодых шишек: а) красношишечная; б) розовошишечная; в) зеленошишечная; г) фиолетовошишечная.

В перечисленных выборках при выделении форм деревьев учитывались их возраст; тип сексуализации; наличие повреждений, вызванных листовенничной почковой галлицей (*Dasineura rozkovi* Mam. et Nick. (Diptera, Cecidomyiidae)).

Отбор образцов пыльцы проводили в сухую солнечную погоду из естественно раскрывшихся микростробилов путем стряхивания в пакетики из кальки с последующим помещением их в эксикатор с CaCl_2 . Из каждой выборки пыльцы было сделано по 3 временных неокрашенных водных препарата, из популяционной выборки – 10 препаратов, в которых было исследовано по 10 полей зрения (n). Морфометрические параметры пыльцевых зерен измерялись при помощи окуляр-микрометра стереоскопического микроскопа МБС-10. Измерение параметров элементов пыльцы и определение размера и формы пыльцевого зерна проводились по общепринятым методам (Erdtman, 1945, 1952; Моносзон-Смолина, 1949; Halbritter et al., 2018). (рис. 15).

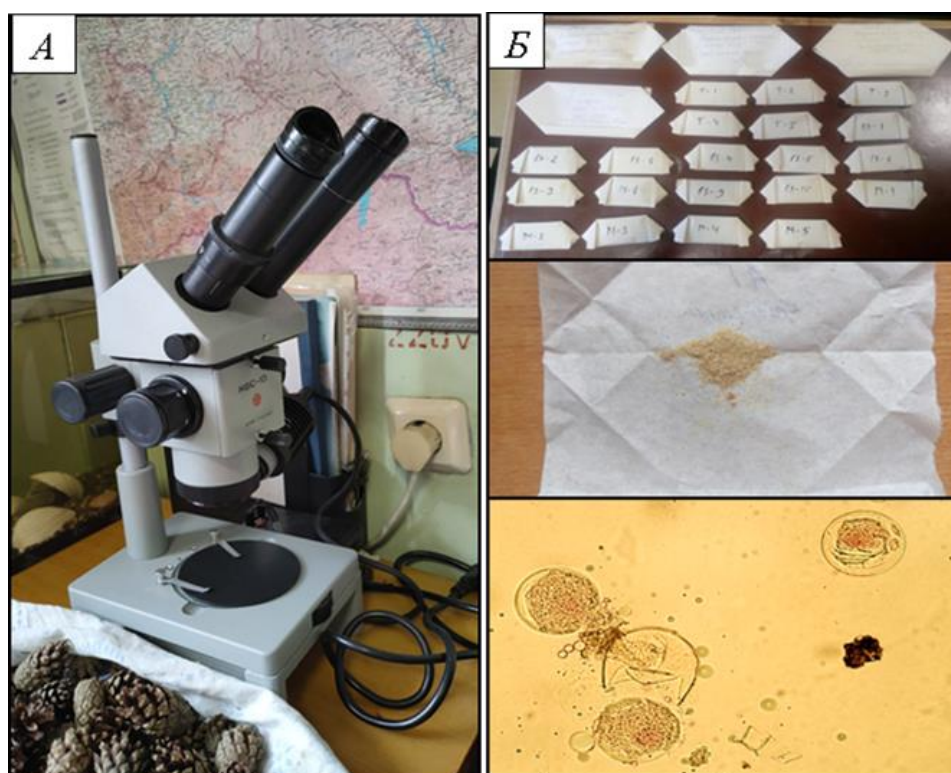


Рисунок 15. Этапы измерения пыльцевых зерен листовенницы сибирской: окуляр-микрометр стереоскопический микроскоп МБС-10 (А); процесс подготовки и изучения пыльцевых зерен (Б).

При измерении пыльцевого зерна наиболее широкая его часть идентифицировалась как длина, наиболее узкая – как высота. Для определения класса пыльцы по размеру использовался ее наибольший морфометрический параметр – длина (Erdtman, 1945). По классификации G. Erdtman (1945), в соответствии со значением длины диагностируются 6 классов размера пыльцевых зерен: $<10 \mu\text{m}$ – очень мелкие (“very small grains”), $10\text{--}25 \mu\text{m}$ – мелкие (“small grains”), $25\text{--}50 \mu\text{m}$ – средние (“medium sized grains”), $50\text{--}100 \mu\text{m}$ – крупные (“large grains”), $100\text{--}200 \mu\text{m}$ – очень крупные (“very large grains”), $>200 \mu\text{m}$ – гигантские (“gigantic grains”).

Классы формы пыльцы определялись на основе соотношения высоты и длины, умноженного на 100 (Erdtman, 1952). По этому соотношению выделяются 9 классов формы пыльцы: <50 – сверх-сплюснутая (“per-oblate”), $50\text{--}75$ – сплюснутая (“oblate”), $75\text{--}88$ – почти-сплюснутая (“sub-oblate”), $88\text{--}99$ – сплюснуто-сфероидальная (“oblate-spheroidal”), 100 – сфероидальная (“spheroidal”), $101\text{--}114$ – вытянуто-сфероидальная (“prolate-spheroidal”), $114\text{--}133$ – почти-вытянутая (“sub-prolate”), $133\text{--}200$ – вытянутая (“prolate”), >200 – сверх-вытянутая (“per-prolate”) (Erdtman, 1952). Подсчет встречаемости и определение типов аномалий пыльцы проводились с использованием методики М.В. Сурсо с соавторами (2012).

Изменчивость морфологических признаков хвои. Для определения внутриформовой изменчивости длинны хвои и числа хвоинок в пучке в сентябре 2020 г. и 2021 г. были отобраны образцы с трех форм деревьев с разной окраской молодых шишек (красно-, розово- и зеленошишечных). Отбор проводился в искусственные насаждения лиственницы сибирской, представляющие собой дендроценоз на урбанизированной территории в городской черте г. Красноярска, микрорайон Академгородок (Емельяновский район, Красноярский край; $55^{\circ}59'04''$ с.ш., $92^{\circ}45'09''$ в.д.).

Для определения изменчивости хвои с каждого дерева в южном секторе кроны, с побега второго года отбиралось по 30 пучков хвои. После этого проводился подсчет числа хвоинок в пучке, затем произвольно отбиралось по 30 хвоинок с каждого дерева, и измерялась их длина (рис. 16).



Рисунок 16. Изменчивость хвои лиственницы сибирской.

Статистическая обработка данных. 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).

3. ИССЛЕДОВАНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ШИШЕК И СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ

Исследованы параметры шишек и семенных чешуй – линейные размеры шишек (мегастробилов), число семенных чешуй в шишке, морфологические признаки семенных чешуй – различных экотипов и формлиственницы сибирской в ценопопуляциях данного вида, произрастающих в регионах юга Сибири (рис. 17).



Рисунок 17. Шишки лиственницы сибирской из Хакасии. Фото А.В. Пименова.

3.1. Параметры шишек и семенных чешуй различных экотипов

Линейные размеры шишек, их форма, и число семенных чешуй. Наименьшие показатели размера шишек и числа семенных чешуй в шишке выявлены у деревьев, произрастающих в ксерофитной степной ценопопуляции Хакасии и представляющих степной экотип. Промежуточные значения

параметров имеют шишки и семенные чешуи лесостепного экотипа лиственницы из предгорных условий Алтая. Проведено сравнение морфометрических признаков шишек и семенных чешуй степных и лесостепных ценопопуляций лиственницы из Хакасии и Алтая и данных по шишкам болотных и суходольных ценопопуляций южно-таежной подзоны Томской области (Седельникова, Пименов, 2006, 2007; Барченков и др., 2020). Выявлено, что среди всех исследованных экотопов наибольшими значениями линейных размеров шишек и числа семенных чешуй в шишке характеризуется суходольная ценопопуляция (суходольный экотип) лиственницы из Томской области. Несколько меньшими размерами шишек и числом семенных чешуй характеризуется болотный экотип лиственницы (табл. 1). Различия по линейным размерам шишек и числу семенных чешуй между рассматриваемыми экотопами достоверны. Индивидуальная вариация значений признаков незначительна и не превышает низкого уровня по шкале С.А. Мамаева (1972), что является характерной особенностью вида. Так, М.В. Круклис и Л.И. Милютиным (1977) установлено, что число чешуй в популяциях лиственницы сибирской варьирует от 7 до 21%, в большинстве случаев не превышая 11%.

Таблица 1. Изменчивость признаков шишек экотипов лиственницы сибирской.

Геоботаническая зона	Экотоп/экотип	Длина шишки, мм		Ширина шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	
		$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$	$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$	$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$
Южная тайга, Томская область	Болотная согра/ болотный	35.8±0.5	12.9	19.5±0.2	7.6	33.2±0.4	12.7
	Суходол/ суходольный	36.8±0.4	9.6	21.0±0.2	9.0	36.5±0.4	10.0
Лесостепь, Алтайский край	Предгорье/ лесостепной	29.0±0.6	10.4	26.2±0.5	8.5	28.8±0.8	12.6
Степь, Республика Хакасия	Остепненные склоны/степной	24.4±0.6	12.8	23.0±0.7	14.2	24.6±0.6	12.9

С изменением метрических показателей шишек изменяется и их морфоструктура, что отражает увеличение или уменьшение числа семенных чешуй в шишке (табл. 1). Подобная скоррелированная изменчивость морфометрических показателей позволяет утверждать, что морфогенез женских шишек у исследованных болотного, суходольного, лесостепного и степного экотипов лиственницы сибирской в Южной Сибири протекает без каких-либо заметных нарушений.

На рис. 18 представлены данные о частоте встречаемости деревьев с шишками различного размера в исследованных ценопопуляциях. В структуре южно-таежных болотных и суходольных ценопопуляций лиственницы из Томской области отмечено абсолютное преобладание (93–95%) крупношишечных форм деревьев.

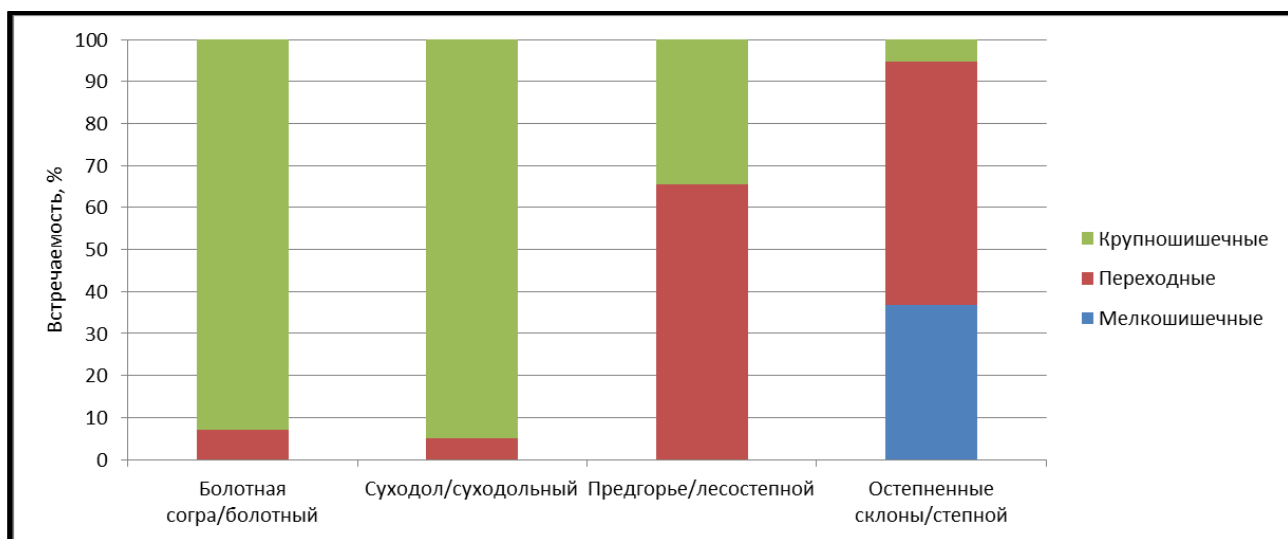


Рисунок 18. Частота встречаемости деревьев с различным размером шишек у экотипов лиственницы сибирской, %.

Н.В. Дылис (1947) в работе по изучению изменчивости лиственниц указывал на значительное увеличение размеров женских шишек и семян лиственницы в смешанных таежных древостоях, при этом количество шишек на одном дереве в этих условиях значительно уменьшается. Такая адаптация, по

мнению автора, обеспечивает эффективное возобновление лиственницы и конкурентное преимущество по отношению к другим древесным породам фитоценоза. В более крупных шишках формируются крупные семена, имеющие большой потенциал всхожести.

Вксерофитной степной ценопопуляции (степной экотип) лиственницы из Хакасии и мезофитной лесостепной ценопопуляции (лесостепной экотип) из предгорий Алтая преобладают деревья с переходными значениями признаков (58–65%). Кроме того, в насаждении Хакасии отмечено значительное присутствие особей с мелкими шишками (до 36.8%), что указывает на изменение структуры популяции при смене фитоценологических условий произрастания.

Увеличение размеров шишек у деревьев, произрастающих в южно-таежной подзоне Томской области, с большей долей вероятности объясняется возможными гибридными процессами лиственниц сибирской и Сукачева, происходящими в этом районе ареала. Изученные суходольное и болотное насаждения лиственницы произрастают в нижнем междуречье Томи и Оби. Большинство авторов сходятся во мнении, что именно по р. Обь проходит восточная граница расселения *L. sukaczewii*, западнее которой распространена *L. sibirica* (Дылис, 1947; Абаимов и др., 1980; Абаимов, 1997; Милютин, 2003). Гибридизация, вероятно, является ведущим фактором увеличения изменчивости линейных размеров макросторобилов, так как шишки лиственницы Сукачева имеют наиболее высокие метрические показатели среди всех видов рода *Larix*.

Предполагается, что в настоящее время Западная Сибирь охвачена процессом интрогрессивной гибридной лиственницы сибирской с лиственницей Сукачева. Гибридные процессы между лиственницами Сукачева и сибирской, протекающие в бассейне реки Оби, были изучены в работах многих исследователей (Дылис, 1947; Путенихин и др., 2004). Подтверждением гибридной может служить обнаружение в данном регионе промежуточных фенотипов (Путенихин, 1993, 2003) и тот факт, что кариотип западносибирских

популяций лиственницы по идентифицируемым морфологическим типам хромосом является переходным между кариотипами *L. sibirica* и *L. sukaczewii* (Седельникова, Пименов, 2005).

Ширина семенной чешуи. Помимо размеров и формы шишек, важным диагностическим признаком у видов лиственницы является строение семенных чешуй шишек.

Данный признак более дискретен по сравнению с размерами шишек и имеет меньшую амплитуду изменчивости в пределах отдельной ценопопуляции. В результате наших исследований установлено, что средняя ширина семенных чешуй в лесостепной и степной ценопопуляциях лиственницы сибирской не превышает 10–11 мм. В южно-таежных же лиственничниках, как у болотного, так и суходольного экотипов, ширина чешуй значительно увеличивается и достигает в среднем 15 мм (Седельникова, Пименов, 2006, 2007; Барченков и др., 2020). При этом индивидуальная вариация признака ширины семенной чешуи характеризуется низкими значениями (табл. 2).

Таблица 2. Изменчивость признаков семенных чешуй различных экотипов лиственницы сибирской.

Геоботаническая зона	Экотоп/экотип	Ширина чешуи, мм	
		$X_{cp} \pm m_x$	$C_v, \%$
Южная тайга	Болотная согра/болотный	14.7±0.2	10.5
	Суходол/суходольный	15.2±0.1	9.7
Лесостепь	Предгорье/лесостепной	10.7±0.1	6.2
Степь	Остепненные склоны/степной	10.8±0.2	8.2

Форма края семенной чешуи. Еще одним значимым диагностическим признаком лиственницы является форма края семенной чешуи. У видов рода *Larix* выделяется три категории формы края семенной чешуи – округлая, прямая и выемчатая. По всему ареалу лиственницы сибирской в структуре популяций преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи. Данный признак

также является относительно стабильным в пределах ценопопуляции, за исключением краевых ценопопуляций. Можно предположить, что гибридизационные процессы между различными видами лиственницы, в силу отсутствия репродуктивной изоляции, вызывают значительную изменчивость этого признака на краях ареала.

В исследуемых нами экотопах в целом отмечено преобладание деревьев с округлой формой края семенной чешуи (65–96%). Однако во всех насаждениях лиственницы отмечено то или иное количество деревьев с прямой или (и) выемчатой формой края семенной чешуи. Так, в ксерофитной ценопопуляции в Хакасии (степной экотип) отсутствуют деревья с выемчатым краем семенной чешуи, при этом встречаемость деревьев с прямым краем семенной чешуи превышает 30%. В предгорной алтайской ценопопуляции (лесостепной экотип) около 4% деревьев имеют выемчатые чешуи, но деревья с прямыми чешуями отсутствуют. В южно-таежных ценопопуляциях лиственницы Томской области (болотный и суходольный экотипы) также выявлено 20–30% деревьев с прямыми и выемчатыми чешуями (Седельникова, Пименов, 2006, 2007; Барченков и др., 2020) (рис. 19).

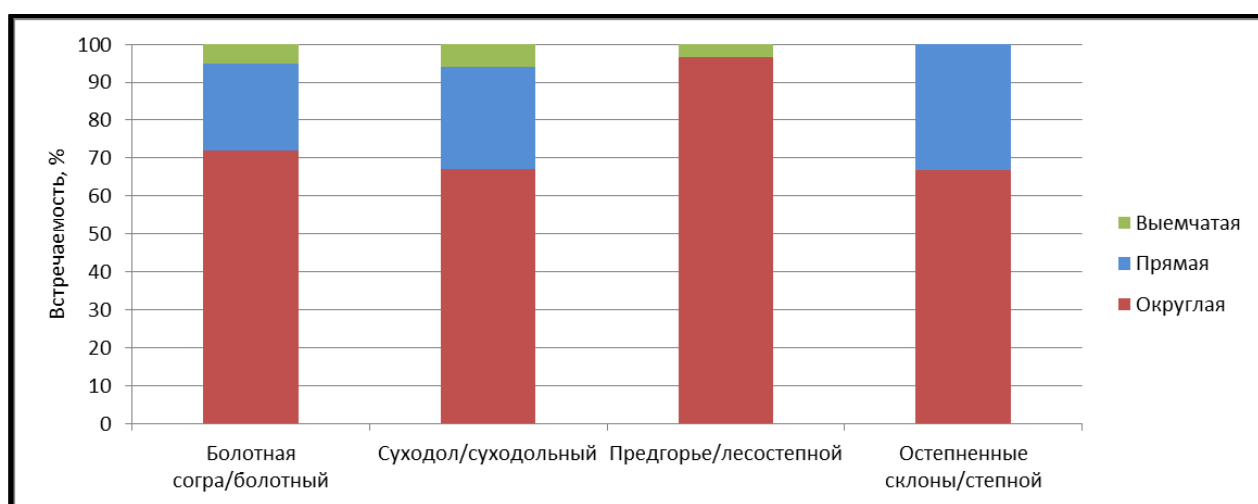


Рисунок 19. Изменчивость формы края семенных чешуй различных экотипов лиственницы сибирской, %.

Увеличение разнообразия деревьев с различной формой края семенной чешуи (имеющих, наряду с округлыми, также прямые и выемчатые чешуи) в южно-таежных ценопопуляциях лиственницы сибирской, может, по-видимому, свидетельствовать об их гибридном происхождении вследствие процессов гибридизации с лиственницей Сукачева.

3.2. Параметры шишек и семенных чешуй различных форм лиственницы по окраске мегастробиллов

Линейные размеры шишек, их форма и число семенных чешуй. Средние значения линейных размеров шишек и числа семенных чешуй в шишке у различных форм деревьев из Красноярской лесостепи, выделенных по окраске молодых шишек, представлены в табл. 3.

Таблица 3. Изменчивость признаков шишек форм лиственницы сибирской.

Формы	n, шт	Длина шишки, мм		Ширина шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	
		$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$	$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$	$X_{cp} \pm m_x$	$Cv, \%$
Зеленошишечная	180	28.8±0.4	16.7	22.3±0.3	20.3	27.7±0.4	20.9
Красношишечная	120	30.1±0.4	14.6	23.7±0.4	16.6	31.4±0.5	16.5
Розовошишечная	120	29.1±0.4	13.9	24.0±0.4	18.7	28.0±0.4	16.5

Наибольшие значения длины шишек и числа семенных чешуй в шишке отмечены у красношишечной формы деревьев (30.1±0.4 и 31.4±0.5 мм соответственно). Красношишечная форма значительно отличается от двух других форм по длине шишки и количеству семенных чешуй ($t_{\phi}=2.3$, 2.6, соответственно). Промежуточные значения параметров длины шишек и числа семенных чешуй имеет розовошишечная форма (29.1±0.4 и 28.0±0.4 мм

соответственно). Наименьшие показатели размеров шишек (длины и ширины) и числа семенных чешуй в шишке выявлены у деревьев зеленошишечной формы (28.8 ± 0.4 и 27.7 ± 0.4 мм соответственно). Зеленошишечная формы значительно различается от двух других форм по ширине шишки ($t_{\phi} = 2.7, 3.2$, соответственно). Можно предположить, что у красношишечной формы, образующей шишки с максимальным числом чешуй, формируется большее количество семян по сравнению с зеленошишечной и розовошишечной формами. Индивидуальная вариация значений признаков незначительна и не превышает низкого уровня по шкале С.А. Мамаева (1972), аналогично шишкам рассматриваемых экотипов.

Также представлены данные частоты встречаемости деревьев с шишками различного размера (рис. 20). 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%). Наибольшее преобладание крупных шишек у красношишечных форм имеет, вероятно, адаптивный характер, способствующий образованию большего количества шишек с крупными семенами в типичных для произрастания данной формы неблагоприятных климатических условиях Сибири.

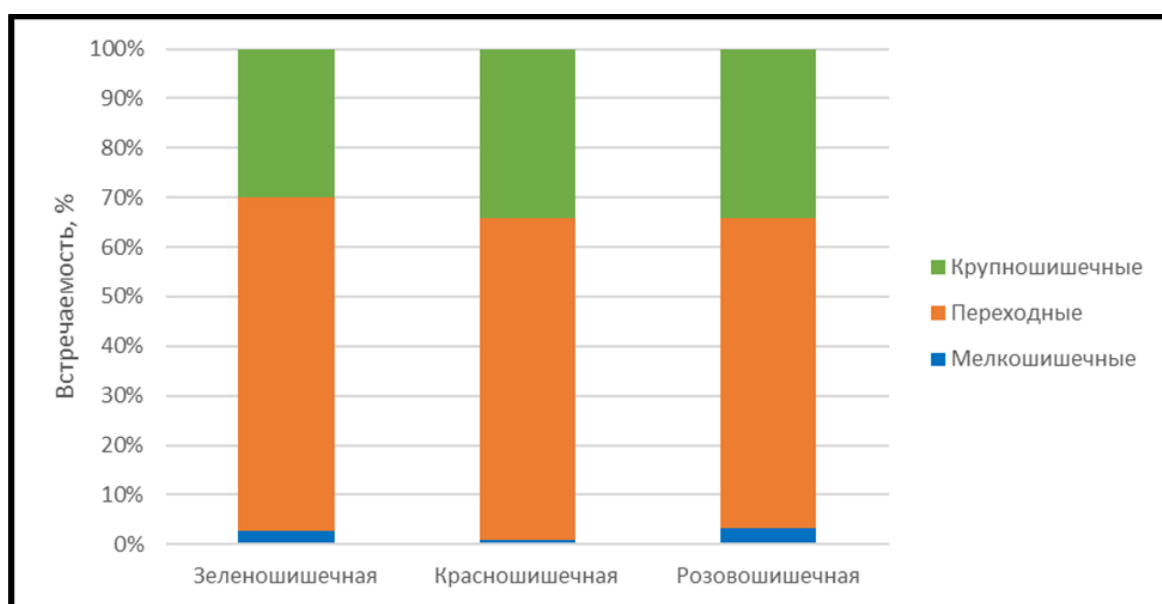


Рисунок 20. Частота встречаемости деревьев с различным размером шишек, %.

Встречаемость деревьев с различной формой шишек у зелено-, красно- и розовошишечных форм деревьев так же различается (рис. 21).

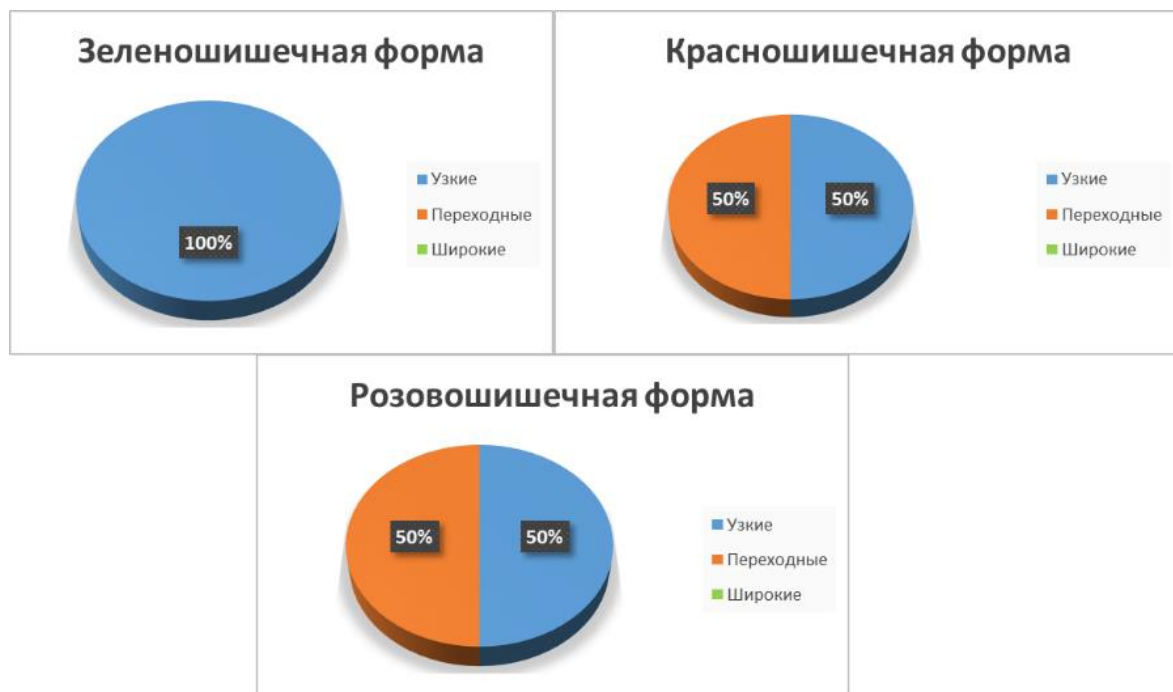


Рисунок 21. Частота встречаемости деревьев с различной формой шишек, %.

Зеленошишечная форма представлена узкими по форме шишками, отношение их ширины к длине варьирует от 0.68 до 0.81. У розово- и красношишечных форм отношение узких и переходных форм одинаково (50 на 50%). Отношение ширины к длине варьируется от 0.77 до 0.88 у розово- и от 0.73 до 0.83 у красношишечных форм.

Строение семенных чешуй. Важным диагностическим признаком у видов лиственницы является строение семенных чешуй шишек.

Наибольшие значения линейных показателей чешуек установлены у зеленошишечных форм деревьев – 14.9 мм на 12.1 мм ($C_v=10.0\%$ и 11.0% соответственно). Промежуточные показатели – у розовошишечных форм 13.7 мм на 11.9 мм ($C_v=11.0\%$ и 7.5% соответственно). Наименьшее значение этих показателей зафиксировано у красношишечных форм – 12.2 мм на 10.4 мм ($C_v=12.6\%$ и 12.1% соответственно) (таб. 4).

Таблица 4. Изменчивость признаков семенных чешуй различных форм лиственницы сибирской.

Формы	n, шт	Длина чешуй, мм		Ширина чешуй, мм	
		$X_{cp} \pm m_x$	$C_v, \%$	$X_{cp} \pm m_x$	$C_v, \%$
Зеленошишечная	150	14.9±0.1	10.0	12.1±0.1	11.0
Красношишечная	100	12.2±0.2	12.6	10.4±0.1	12.1
Розовошишечная	100	13.7±0.2	11.0	11.9±0.1	7.5

Достоверность представленных межформовых различий имеет следующие особенности. Красношишечная форма значительно отличается от двух других форм по размерам семенных чешуй ($t_{\phi}=9.9-13.9$). Зеленошишечная и розовошишечная формы значительно различаются между собой по длине семенных чешуй ($t_{\phi}=6.2$).

На рисунке 22 представлена встречаемость различных форм чешуй у разных форм по цвету шишек.



Рисунок 22. Встречаемость деревьев лиственницы с различной формой чешуй, %.

Так, розовошишечная форма представлена только переходными формами, отношение их ширины и длины варьируется от 0.8 до 0.93. Красношишечная форма представлена в большей степени переходными (75%) и меньшей – узкочешуйными формами (25%). Соотношение длины к ширине – от 0.78 до 0.84. Зеленошишечная форма показывает наибольшее количество узкочешуйных форм (33%). Соотношение длины к ширине – от 0.71 до 0.92.

Кроме того, полиморфизм лиственницы сибирской наблюдается по форме края семенной чешуй. Как указано в литературе (Круклис, Милютин, 1977), в ценопопуляциях лиственницы сибирской повсеместно наблюдается наибольшая частота встречаемости деревьев с семенной чешуей, имеющей округлую форму края. В данном исследовании данная закономерность подтверждается. Все рассматриваемые формы имеют округлую форму края чешуй.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ

На основе проведенных исследований выявлены следующие различия:

1. Для рассматриваемых экотипов (степного, лесостепного), в сравнении с болотным и суходольным, фитоценотические условия произрастания вызывают значительную изменчивость морфометрических признаков шишек, лежащих в основе ее внутривидовой и межвидовой диагностики. Минимальные показатели размера шишек, ширины и числа семенных чешуй – у деревьев степной ценопопуляции (степной экотип) Хакасии, промежуточные – у деревьев лесостепной ценопопуляции (лесостепной экотип) предгорий Алтая, что связано со степенью благоприятности данных местопроизрастаний для лиственницы. В южно-таежной подзоне Западной Сибири сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием крупношишечных и крупночешуйных деревьев в структуре ценопопуляций. Различия по линейным размерам шишек и числу семенных чешуй между рассматриваемыми экотопами достоверны. Форма края семенной чешуи

лиственницы наименее зависима от экологических условий. Во всех ценопопуляциях доминируют деревья с округлой формой семенной чешуи, деревья с прямой или (и) выемчатой формой семенной чешуи встречаются с определенной частотой.

2. У рассматриваемых форм минимальные показатели размера шишек и числа семенных чешуй различных форм по окраске женских шишек выявлены у деревьев зеленошишечной формы, промежуточные показатели – у деревьев розовошишечной формы, и наибольшие показатели – у деревьев красношишечной формы. Красношишечная форма значительно отличается от двух других форм по длине шишки и количеству семенных чешуй. Зеленошишечная формы значительно различается от двух других форм по ширине шишки. Все остальные различия признаков, сравниваемые между внутривидовыми формами, являются недостоверными. Преобладание крупных шишек у красношишечных форм может иметь адаптивный характер, способствующий образованию большего количества шишек с мелкими семенами в типичных для произрастания данной формы неблагоприятных эколого-климатических условиях Сибири. Зеленошишечная форма деревьев представлена только узкими по форме шишками, у розово- и красношишечных форм отношение узких и переходных форм одинаково (50 на 50%). Наибольшие значения линейных показателей семенных чешуй установлены у зеленошишечных форм деревьев, промежуточные показатели – у розовошишечных форм, наименьшие – у красношишечных форм. Красношишечная форма значительно отличается от двух других форм по размерам семенных чешуй. Зеленошишечная и розовошишечная формы значительно различаются между собой по длине семенных чешуй. Розовошишечная форма деревьев представлена только переходными формами семенных чешуй шишек, красношишечная форма – в большей степени переходными и в меньшей – узкочешуйными формами, зеленошишечная форма представлена наибольшим количеством узкочешуйных форм.

4. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАССЫ И ПОСЕВНЫХ КАЧЕСТВ СЕМЯН

Перед проведением посевного эксперимента в лабораторных условиях проведена диагностика качества семян экотипов, форм и морфотипов лиственницы сибирской, которая позволяет оценить репродуктивную составляющую формового разнообразия ценопопуляций данного вида в различных эколого-географических условиях Сибири (рис. 23).

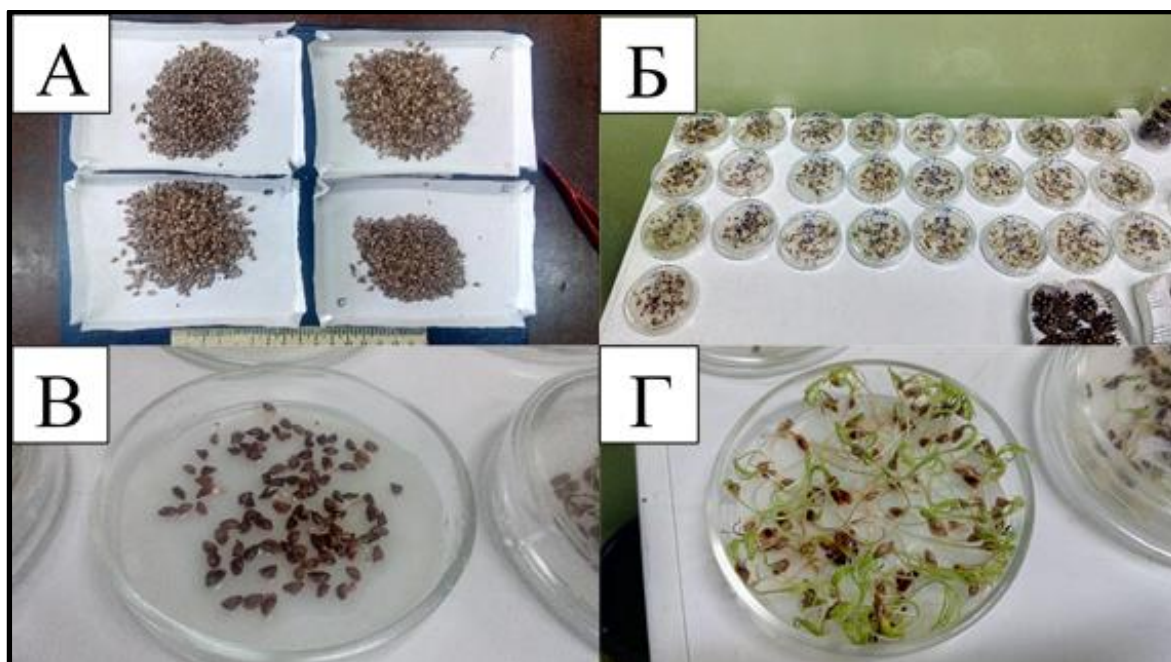


Рисунок 23. Определение массы семян и их посевных качеств: определение массы семян (А); подготовка семян для определения их энергии прорастания и всхожести (Б); энергии прорастания (7-й день проращивания) (В); всхожесть (15-й день проращивания) (Г).

4.1. Масса семян

Выявлено, что средняя для степной ценопопуляции (степного экотипа) лиственницы Хакасии масса 1000 шт. семян оставляет 8.3 г (Седельникова и др, 2016). Полученное среднепопуляционное значение массы семян в целом

соответствует показателям для данного вида. Так, амплитуда колебаний среднепопуляционных значений массы семян лиственницы сибирской в регионах Предбайкалья и Забайкалья составляет 6–9 г (Милютин, 1984).

Однако результаты исследования показывают, что показатели массы семян очень сильно варьируют уразличных форм и морфотипов деревьев (рис. 24).

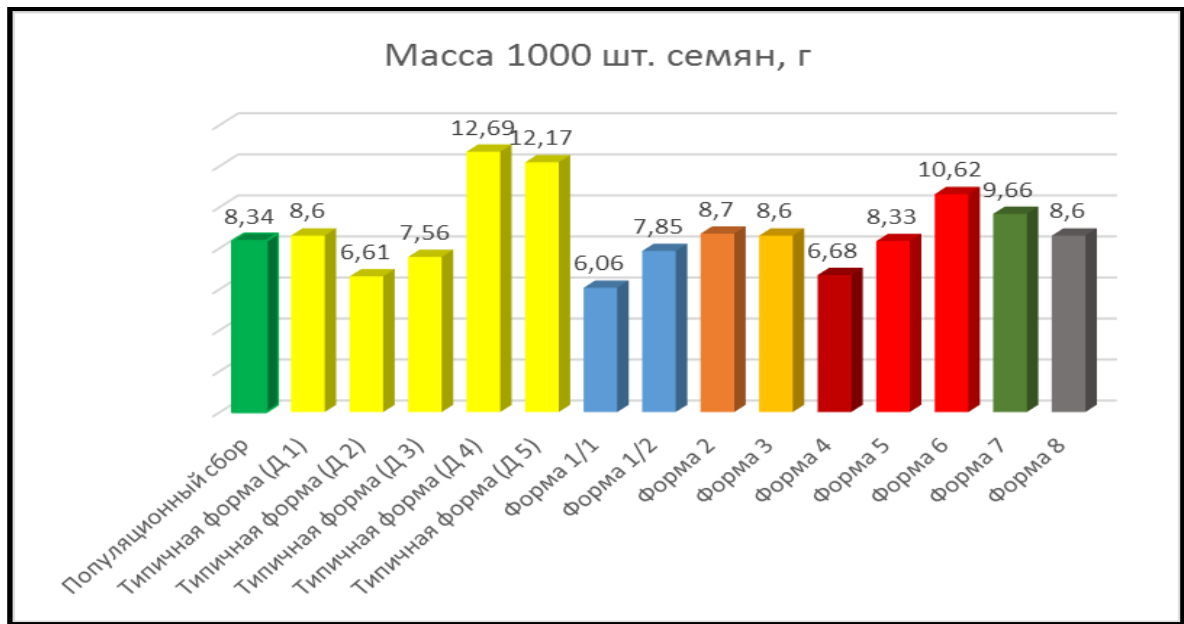


Рисунок 24. Масса развитых семян лиственницы сибирской в Хакасии: популяционный сбор; модельные деревья типичной формы (Д1–Д5); модельные деревья различных морфологических форм: 1/1–1/2 – с мелкими яйцевидными шишками; 2 – с мелкими шаровидными шишками; 3 – с очень крупными яйцевидными шишками; 4 – с кустовидной формой кроны; 5 – с шишками, обладающими значительно выступающими кроющими чешуями; 6 – дерево, несущее «ведьмину метлу» (аномальная часть кроны); 7 – дерево, несущее «ведьмину метлу» (основная крона); 8 – с нераскрывающимися естественным путем шишками.

Максимальными значениями массы семян отличаются две типичные формы (12.2 г и 12.7 г, соответственно), а минимальными – мелкошишечная форма (6.1 г) и кустовидный (6.7 г) морфотип. 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 достаточно высокой массой

как в аномальной части кроны (10.6 г), так и в основной кроне (9.7 г). Таким образом, у отдельных деревьев – как типичных, так и редких и аномальных форм – формируются крупные семена, масса которых значительно превосходит среднепопуляционное значение (Седельникова и др, 2016).

Масса семян лиственницы сибирской из южно-таежной подзоны Западной Сибири составляет: для суходольного ее экотипа – 12.1 г, для болотного экотипа – 10.2 г (Седельникова, Пименов, 2006).

Масса семян является сложным фенотипическим признаком, в формировании которого принимают участие, как наследственные факторы, так и условия произрастания деревьев (климатические, погодные, эдафические), сроки сбора семян, а также лесоводственные характеристики насаждений. Некоторые авторы (Милютин, 1984; Авров, 1996 и др.) полагают, что масса семян хвойных, в частности, лиственницы, имеет значительную селекционную ценность, связанную с тем, что этот признак обеспечивает возможность прорастания семян и стартовые условия всходов, особенно на первых этапах их развития.

4.2. Энергия прорастания и всхожесть семян

Важными показателями являются энергия прорастания, отражающая быстроту и «дружность» прорастания семян, и всхожесть, характеризующая их посевные качества.

Выявлено, что энергия прорастания очень изменчива у разных форм деревьев степного экотипа лиственницы из Хакасии и варьирует в широком диапазоне значений (Седельникова и др, 2016) (рис. 25). Наиболее низкую энергию прорастания показали семена морфотипас шишками, обладающими значительно выступающими кроющими чешуями. Минимальные значения энергии прорастания отмечены у типичных форм, несущих «ведьмину метлу», с основной части кроны (0.3%), а также с части кроны непосредственно несущей «метлу»

(1.7%) и у морфотипа с засмоленными, самостоятельно нераскрывающимися шишками (1.7%). Среднепопуляционное значение энергии прорастания семян также очень низкое и составляет 2.3%, что, очевидно, связано с использованием случайного метода сбора семенного материала (шишки собирались случайным образом как с типичных деревьев, так и с аномальных, ослабленных, поврежденных, со следами поражения болезнями и вредителями и т.д.). Максимальными значениями энергии прорастания семян (16.3%) характеризуются две типичные формы деревьев, хотя у трех других вовлеченных в анализ типичных форм этот показатель существенно ниже (3.3–5.0%). Одна из мелкошишечных форм также имеет относительно хорошую энергию прорастания (11.7%).



Рисунок 25. Энергия прорастания семян лиственницы сибирской в Хакасии: популяционный сбор; модельные деревья типичной формы (Д1–Д5); модельные деревья различных морфологических форм: 1/1–1/2 – с мелкими яйцевидными шишками; 2 – с мелкими шаровидными шишками; 3 – с очень крупными яйцевидными шишками; 4 – с кустовидной формой кроны; 5 – с шишками, обладающими значительно выступающими кроющими чешуями; 6 – дерево, несущее «ведьмину метлу» (аномальная часть кроны); 7 –дерево, несущее «ведьмину метлу» (основная крона); 8 – с нераскрывающимися естественным путем шишками.

Показатели лабораторной всхожести семян у различных форм деревьев степного экотипа лиственницы очень вариабельны (Седелникова и др, 2016). Они изменяются от 11.7% у морфотипа, обладающим значительно выступающими кроющими чешуями, до 55.0% у типичной формы (рис. 26).

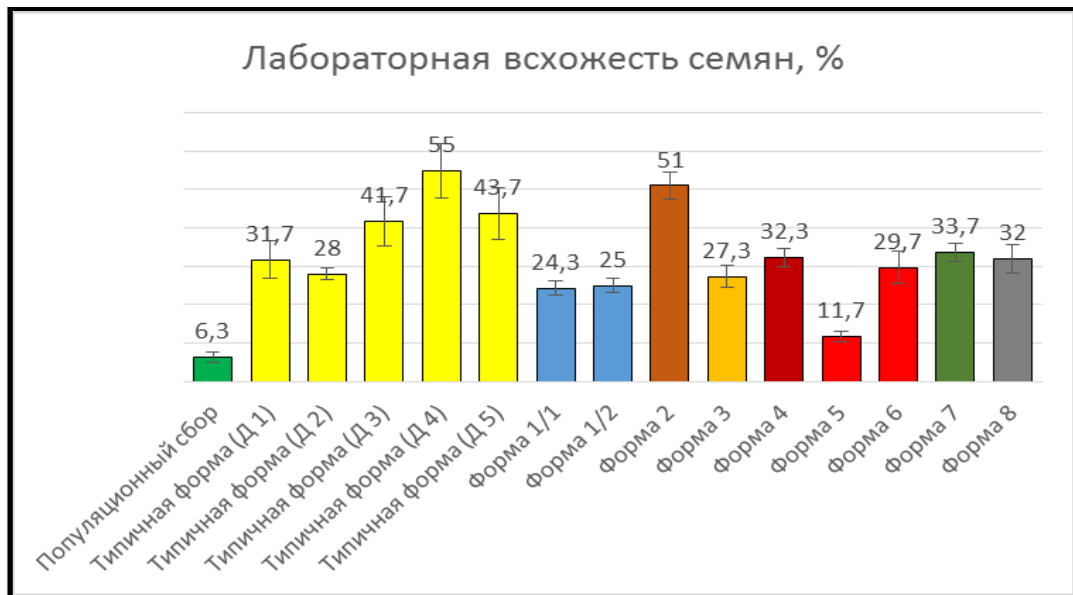


Рисунок 26. Всхожесть семян лиственницы сибирской в Хакасии: популяционный сбор; модельные деревья типичной формы (Д1–Д5); модельные деревья различных морфологических форм: 1/1–1/2 – с мелкими яйцевидными шишками; 2 – с мелкими шаровидными шишками; 3 – с очень крупными яйцевидными шишками; 4 – с кустовидной формой кроны; 5 – с шишками, обладающими значительно выступающими кроющими чешуями; 6 – дерево, несущее «ведьмину метлу» (аномальная часть кроны); 7 –дерево, несущее «ведьмину метлу» (основная крона); 8 – с нераскрывающимися естественным путем шишками.

Интересно отметить, что у формы с «ведьминой метлой» семена из аномальной части кроны оказались крупнее, а энергия их прорастания – выше по сравнению с семенами из основной части кроны (рис. 24–26). Высокую всхожесть (51.0%) имеют семена, собранные с морфотипа с мелкими шаровидными шишками. Семена из популяционного сбора имеют всхожесть 6.3%, что подтверждает тенденцию, отмеченную для энергии их прорастания. Все

анализируемые формы деревьев, как типичные, так редкие и аномальные, показали ненулевую абсолютную всхожесть, что свидетельствует об их достаточном репродуктивном и селекционном потенциале.

Для сравнения с качеством семян степного экотипа лиственницы сибирской из Хакасии были использованы полученные ранее данные по семенам болотного и суходольного экотипов из южно-таежной подзоны Томской области (Седельникова, Пименов, 2006). Изменчивость показателей посевных качеств семян в болотной и суходольной ценопопуляциях лиственницы сибирской представлена на рис. 27–28.

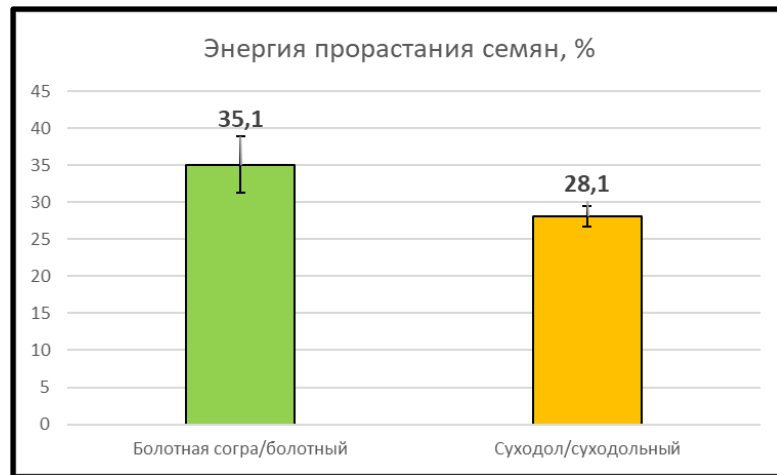


Рисунок 27. Энергия прорастания семян лиственницы сибирской в Томской области, %.

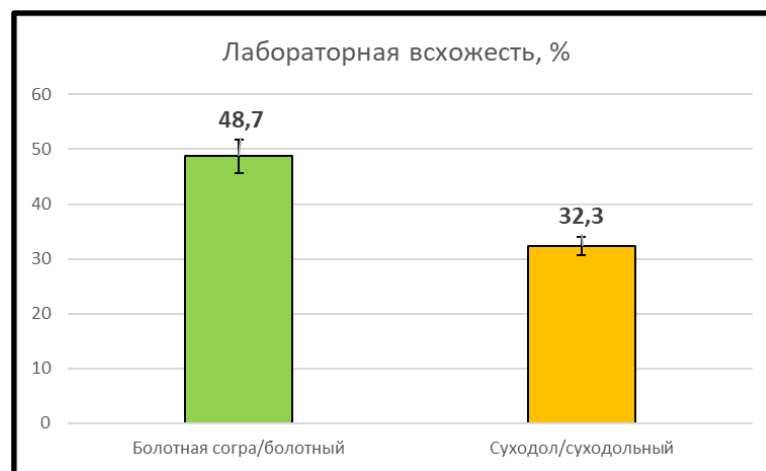


Рисунок 28. Всхожесть семян лиственницы сибирской в Томской области, %.

Более высокие средние значения показателей энергии прорастания и всхожести семян отмечены для болотного экотипа лиственницы сибирской ($35.1 \pm 3.8\%$ и $48.7 \pm 3.1\%$, соответственно) по сравнению с суходольным экотипом ($28.1 \pm 1.4\%$ и $32.3 \pm 1.6\%$, соответственно). Различия по показателям энергии прорастания и всхожести семян между болотным и суходольным экотипом достоверны ($t_f = 2.5, 6.6$, соответственно). Для болотного экотипа установлен также существенно более высокий уровень изменчивости показателей энергии прорастания и всхожести (32.5% и 19.3% , соответственно), по сравнению с суходольным экотипом (14.6% и 15.0% , соответственно) (Седельникова, Пименов, 2006).

По С.А. Мамаеву (1969), у болотного экотипа уровень изменчивости посевных качеств семян характеризуется как очень высокий, в то время как у суходольного экотипа этот показатель соответствует среднему уровню. Значительную вариабельность показателей энергии прорастания и всхожести семян болотного экотипа лиственницы можно, вероятно, объяснить недостаточной пыльцевой продуктивностью, плохим качеством пыльцы и другими аномалиями, которые могли возникнуть из-за низкой температуры или ее перепадов в период опыления в данных условиях произрастания (Седельникова, Пименов, 2006).

При сопоставлении массы семян и их посевных качеств (по показателям популяционных сборов исследованных экотипов лиственницы сибирской) можно констатировать, что у степного экотипа они оказались существенно ниже, чем у суходольного и болотного. Это может быть связано с погодными условиями года сбора семян в данных экотопах, а также с другими факторами, характеризующими мест произрастания. Определенное значение могут иметь гибридизационные процессы с лиственницей Сукачева в южнотаежной подзоне Западной Сибири, влияющие на репродуктивные процессы и в целом на генофонд ценопопуляций лиственницы сибирской в данном регионе.

Показатели качества семян происхождений лиственницы сибирской из лесотундры, также участвовавших в посевном эксперименте, были определены ранее. Лабораторная всхожесть семян *L. sibirica* с деревьев, растущих в лесотундре в окрестностях г. Норильска в мкр. Кайеркан составляет 10%, мкр. Оганер – 15% (Sedelnikova, Pimenov, 2007).

Сходные результаты, свидетельствующие о высоком уровне изменчивости лабораторной всхожести семян, получены Л.И. Милютиным (1984) при исследовании ценопопуляций лиственниц, произрастающих в условиях Предбайкалья и Забайкалья. У лиственницы из зоны лесотундры в Западно-Сибирском секторе Арктики преобладают семена с низкими показателями лабораторной всхожести – от 0 до 20%. При этом индивидуальные различия между деревьями по всхожести продуцируемых семян очень велики – коэффициент вариации этого показателя превышает 60% (Матвеев, Семериков, 1995). В северных районах Западной Сибири всхожесть семян лиственницы колеблется от 0.5 до 28% (Телятников, Пристяжнюк, 1999). Высокая степень изменчивости качества семян отмечена также в популяциях лиственницы юга Сибири, в которых значения лабораторной всхожести варьируют от 17 до 73% (Милютин и др., 2013). По мнению Л.И. Милютина (1984), качество семян лиственницы связано с конкретными условиями произрастания насаждений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ

Исследование качества семян лиственницы сибирской из различных условий Сибири, проведенное в лабораторных условиях, позволило установить, что:

1. Масса, энергия прорастания и всхожесть семян у различных экотипов (степного, суходольного, болотного), форм и морфотипов в ценопопуляциях лиственницы сибирской в Сибири варьирует в широком диапазоне значений.
2. Показатели массы семян, их энергии прорастания и всхожести у различных форм и морфотипов степной ценопопуляции лиственницы

свидетельствуют о высокой индивидуальной изменчивости качества семян деревьев. Минимальные показатели качества характерны для среднепопуляционной выборки семян. Максимально высокие показатели массы семян, их энергии прорастания и всхожести отмечены у деревьев, входящих в группу типичных форм. Более низкими показателями энергии прорастания и лабораторной всхожести семян и их высокой вариабельностью в основном характеризуются редкие и аномальные формы деревьев (морфотипы).

3. Сравнительные исследования показали, что масса и посевные качества семян, определенные по показателям популяционных сборов, оказались существенно ниже у степного экотипа Хакасии и лесотундрового экотипа г. Норильска по сравнению с суходольным и болотным экотипами из Томской области. Эти различия могут быть связаны с разницей экологических условий произрастания степных и южнотаежных ценопопуляций лиственницы сибирской, а также возможным фактором гибридизации с лиственницей Сукачева в Западной Сибири.

5. ГРУНТОВАЯ ВСХОЖЕСТЬ, СОХРАННОСТЬ И РОСТ СЕЯНЦЕВ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСЕВАХ

На втором этапе проведен посевной эксперимент, включающий исследование грунтовой всхожести семян и морфологических параметров сеянцев экотипов, форм и морфотипов лиственницы сибирской, а также анализ перспектив их роста и развития (рис. 29).



Рисунок 29. Исследование грунтовой всхожести семян (А), морфологических параметров сеянцев (Б), их роста и развития(В).

5.1. Грунтовая всхожесть семян и сохранность сеянцев

В результате проведенного эксперимента выявлено, что в четырех вариантах посевов лиственницы сибирской всхожесть семян и сохранность сеянцев оказались крайне низкими (Пименов и др, 2021). Единичные ослабленные сеянцы и их полная гибель в 1-й год эксперимента в 2016 г. зафиксированы для

двух выборок семян лиственницы сибирской из Таймырского Долгано-Ненецкого района Красноярского края (лесотундровый экотип), характеризующегося наиболее экстремальными климатическими условиями и высоким уровнем промышленной загрязненности по сравнению с другими рассмотренными экотопами. Очень низкая всхожесть семян и 100% отмирание сеянцев в 2016 г. наблюдались для двух выборок семян с деревьев лесостепного экотипа из Республики Хакасия, несущих «ведьмину метлу» и шишки с выступающими кроющими чешуями. Еще в одном варианте посева – у мелкошишечной формы деревьев – не отмечено ни одного всхода. Высокий уровень отпада сеянцев из семян лесотундрового экотипа лиственницы и ряда ее внутривидовых форм из лесостепной ценопопуляции на ранних этапах развития не позволил выполнить их полноценный анализ, поэтому итоговая оценка проведена для семи вариантов выборок семян, удовлетворительно сохранившихся в течение эксперимента (рис. 30).

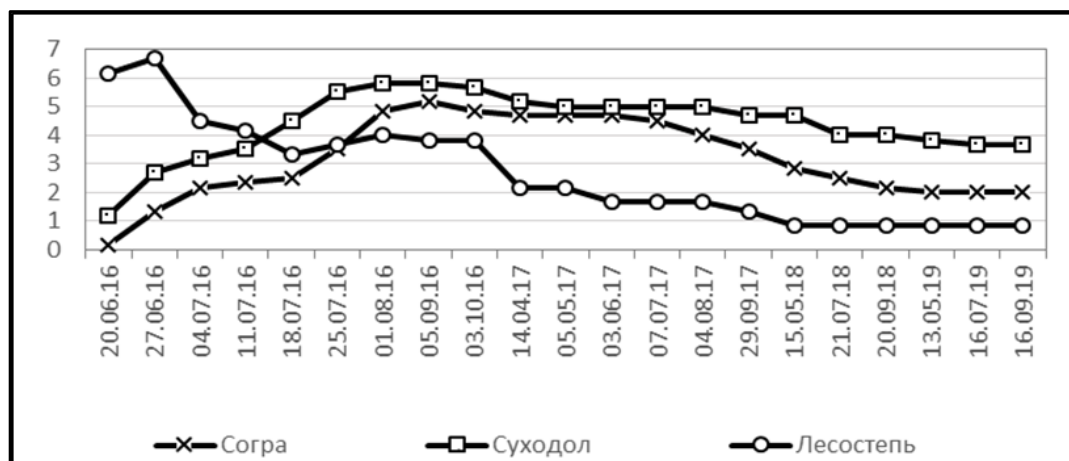


Рисунок 30. Динамика всхожести семян и сохранности сеянцев экотипов лиственницы сибирской (по оси абсцисс – даты учета; по оси ординат – грунтовая всхожесть семян / сохранность сеянцев, %).

Установлено, что показатели грунтовой всхожести семян в анализируемых выборках лиственницы сибирской низкие: диапазон их изменчивости составляет 5–7%, а у отдельных форм деревьев – 1–2%. Для обеих выборок семян из южно-

таежной подзоны Томской области, как с болотной согры (болотный экотип), так и суходола (суходольный экотип), характерны постепенное увеличение числа всходов и более высокая сохранность сеянцев в течение всего 1-го года роста – 5–6% в 2016 г., с относительно плавным их отпадом на протяжении последующих 3 лет до 2–4 %. При этом более высокие значения всхожести семян и сохранности сеянцев на протяжении всего эксперимента наблюдаются у суходольного экотипа лиственницы по сравнению с болотным.

В то же время семенам лиственницы из Республики Хакасия (лесостепь) свойственны ускоренное прорастание, вероятно, свидетельствующее о меньшей глубине покоя семян, и более низкая сохранность сеянцев – с 7% в 2016 г. до 1% в 2019 г. Вероятно, семена лиственницы различного происхождения имеют неодинаковую «стратегию» прорастания, что подтверждается данными других авторов. Так, для лиственницы сибирской на северном пределе ее ареала в Западной Сибири длительность прорастания семян зависит от местообитания материнского древостоя (Телятников, Пристяжнюк, 1999). Параметры качества семян, собранных на полярной границе лесов на юге п-ова Ямал, в значительной степени зависят от условий произрастания материнских деревьев (Матвеев, Семериков, 1995).

Исследованы три варианта всхожести семян и сохранности сеянцев различных форм деревьев лиственницы сибирской (рис. 31). Первый вариант, характерный для типичной формы, отличается более высокой массовой всхожестью семян, выраженным отпадом сеянцев к концу 1-го 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 формморфотипа с нераскрывающимися шишками, свойственны большая глубина покоя,

пониженная всхожесть семян и низкая сохранность сеянцев (у морфотипа с нераскрывающимися шишками все сеянцы погибли на 2-й год эксперимента, в 2017 г.).

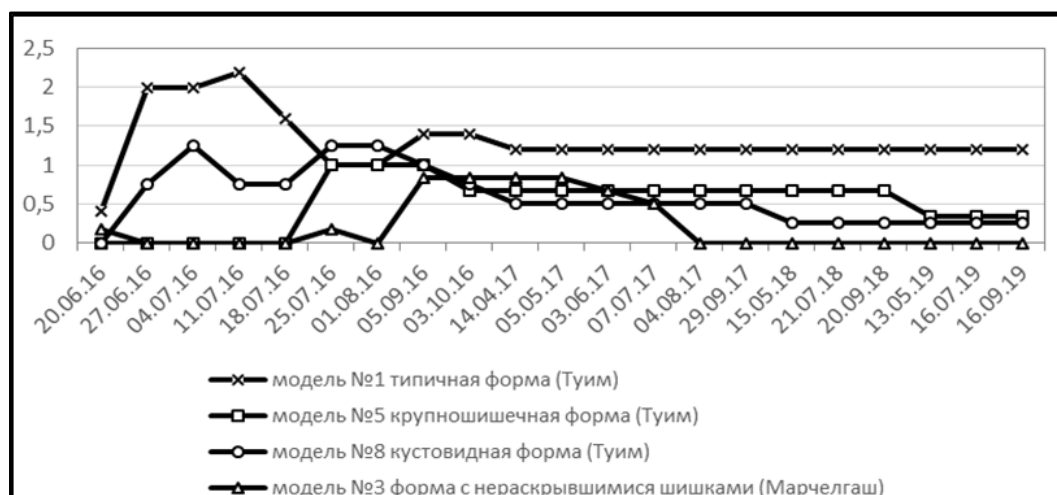


Рисунок 31. Динамика всхожести семян и сохранности сеянцев внутривидовых форм лиственницы сибирской (по оси абсцисс – даты учета; по оси ординат – грунтовая всхожесть семян / сохранность сеянцев, %).

Указанные формовые различия отчетливо проявляются в 1-й год посевного эксперимента, на протяжении дальнейших 3 лет наблюдается лишь постепенное отмирание сеянцев, с наибольшей итоговой их сохранностью у типичной формы.

Диагностированная в ходе эксперимента грунтовая всхожесть семян форм, морфотипов и экотипов деревьев в целом соответствует показателям их лабораторной всхожести, хотя демонстрирует существенно более низкие значения. Экотипические и формовые особенности всхожести семян лесоболотного и лесостепного происхождений лиственницы соответствуют также диагностированным для данных выборок различиям в массе семян. Так, у суходольного экотипа, выделяющегося в проведенном посевном эксперименте более высокими значениями сохранности и прироста сеянцев по сравнению с болотным экотипом, показатели массы семян оказались также существенно выше. У типичной формы лесостепного происхождения, сеянцы которой в эксперименте

отличаются лучшими показателями сохранности и прироста, семена имеют не только более высокую грунтовую и лабораторную всхожесть, но и массу, по сравнению с внутривидовыми формами с особенностями морфологии шишек и габитуса.

Цитогенетический анализ проростков семян лиственницы сибирской, участвовавших в посевном эксперименте, проведен ранее (Седельникова, Пименов, 2007, 2017). В семенном потомстве форм деревьев из Республики Хакасия с особенностями морфологии шишек и габитуса, а также несущих «ведьмину метлу», выявлены изменчивость числа хромосом (миксоплоидия) и хромосомные перестройки, не наблюдающиеся у типичных деревьев (Седельникова, Пименов, 2017). В потомстве деревьев из Таймырского Долгано-Ненецкого района Красноярского края обнаружено свыше 37% проростков семян с миксоплоидией и хромосомными перестройками (Седельникова, Пименов, 2007; Sedelnikova, Pimenov, 2007). Наличие хромосомных нарушений, очевидно, может быть связано с пониженной всхожестью и более низкой массой семян у таких деревьев. Более низкая всхожесть семян, в проростках которых имеются хромосомные нарушения, установлена и для других видов хвойных (Владимирова, Дмитриева, 2000; Пименов и др., 2009).

Выявленная в ходе эксперимента экотопическая и формовая дифференциация качества семян лиственницы сибирской согласуется с данными других авторов, свидетельствующими о низкой всхожести ее семян. Согласно В. Н. Сукачеву (1934), средняя всхожесть семян лиственницы сибирской – менее 20%, что считается характерным для данного вида. Установлено, что в условиях Средней Сибири грунтовая всхожесть семян составляет 5–25% (Козлова, 1975; Буторова, 1983). Основные причины, влияющие на качество семян лиственницы сибирской, связывают с особенностями процесса микроспорогенеза – сроками прохождения мейоза, наличием мейотических аномалий, фенологией пыления, качеством пыльцы – в условиях изменения температуры воздуха в осенне-зимний

период, наблюдаемых в последние годы на территории Сибири (Рождественский, Семериков, 1995; Третьякова и др., 2006).

5.2. Динамика роста сеянцев

К числу важных показателей внутривидовой дифференциации хвойных относятся не только всхожесть семян и сохранность сеянцев, но и их ростовые характеристики, в первую очередь, вертикальный годичный прирост побегов (Пименов и др., 2004, 2021). Оказывается, что в 1-й год эксперимента приросты максимальны, при этом значительно более высокие в лесостепном экотипе, болотный и суходольный экотипы различаются незначительно (рис. 32).

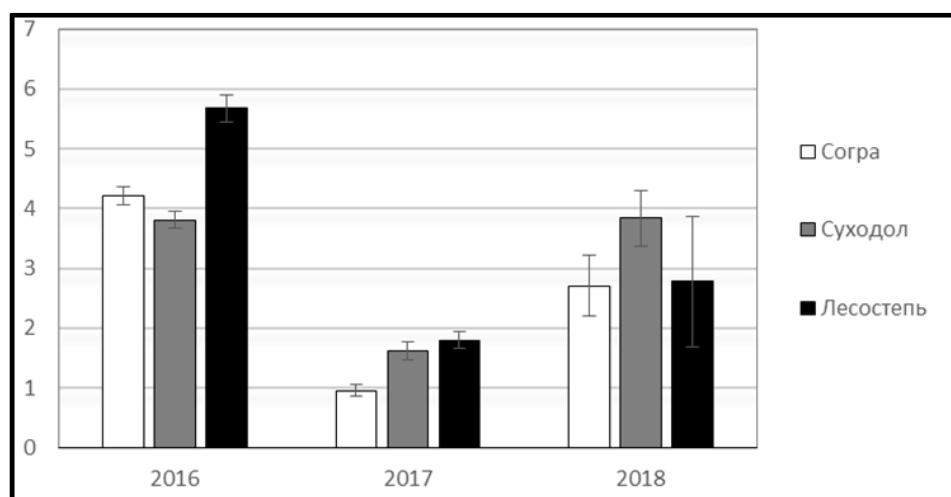


Рисунок 32. Динамика прироста сеянцев экотипов лиственницы сибирской (по оси абсцисс – годы учета; по оси ординат – годичный вертикальный прирост стволиков, см).

В посевном эксперименте, проведенном в 1982 г. в условиях Средней Сибири (питомник Караульного лесничества учебно-опытного лесхоза СТИ), приросты в высоту однолетних сеянцев лиственницы сибирской из Республики Хакасия имели сходное значение, варьируя от 42 до 50 мм (Буторова, 1983). Во 2-й год эксперимента приросты снижаются в 2–4 раза (с 42 до 10 мм), особенно у

сеянцев, сформировавшихся из семян с болотной согры. На 3-й год приросты увеличиваются, наблюдается дифференциация между выборками по их абсолютным значениям и индивидуальной изменчивости у сеянцев в пределах одной выборки: в суходольном экотипе приросты максимальные, в лесостепном выявлена наибольшая индивидуальная изменчивость сеянцев.

Динамика годовых приростов у сеянцев внутривидовых форм деревьев лиственницы сибирской представлена на рис. 33. Годичный прирост сеянцев морфотипа с нераскрывающимися шишками на рисунке не отображен, поскольку они погибли в 2017 г., а замеры проводились в 2018 г. На протяжении всего эксперимента максимальные приросты наблюдались у сеянцев типичной формы. Индивидуальная изменчивость абсолютных значений приростов ежегодно увеличивалась. При этом у сеянцев крупношишечной формы и кустовидного морфотипа они различались между собой незначительно (несколько выше в течение всего эксперимента были у крупношишечной формы). Трехлетняя динамика абсолютных приростов у сеянцев всех изученных форм деревьев аналогична анализированным выше экотипическим выборкам: максимальные значения наблюдаются в 1-й год, существенное снижение – во 2-й и усиление ростовых процессов – на 3-й год эксперимента.

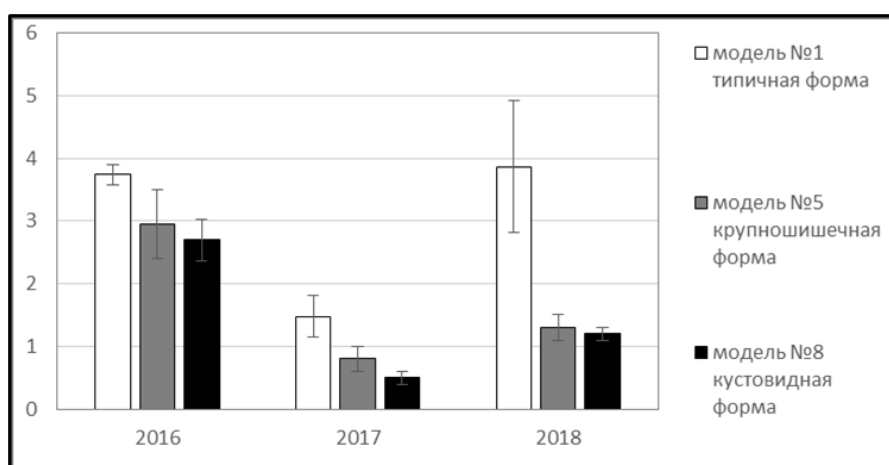


Рисунок 33. Динамика прироста сеянцев внутривидовых форм лиственницы сибирской (по оси абсцисс – годы учета; по оси ординат – годичный вертикальный прирост стволиков, см).

5.3. Использование сеянцев в озеленительных посадках г. Красноярска

Исследованы сохранность, рост и состояние саженцев лесоболотного и лесостепного экотипов лиственницы сибирской, высаженных в целях озеленения на территории лесного массива Академгородка.

В июле 2022 г. был произведен мониторинг сохранности саженцев. Выявлено, что все саженцы прижились, т.е. их сохранность составила 100%. Также были диагностированы некоторые особенности состояния саженцев, представленные на рис. 35–39. Некоторые саженцы имели внешние повреждения, частота встречаемости которых отображена на рис. 34. Анализ показывает, что встречаемость саженцев без повреждений выше у болотного происхождения лиственницы (59%) по сравнению с лесостепным, где нормальные растения составляют всего одну треть от обследованных (33%). Также можно отметить, что по характеру повреждений между саженцами лесоболотного и лесостепного происхождения есть сходство и различия.

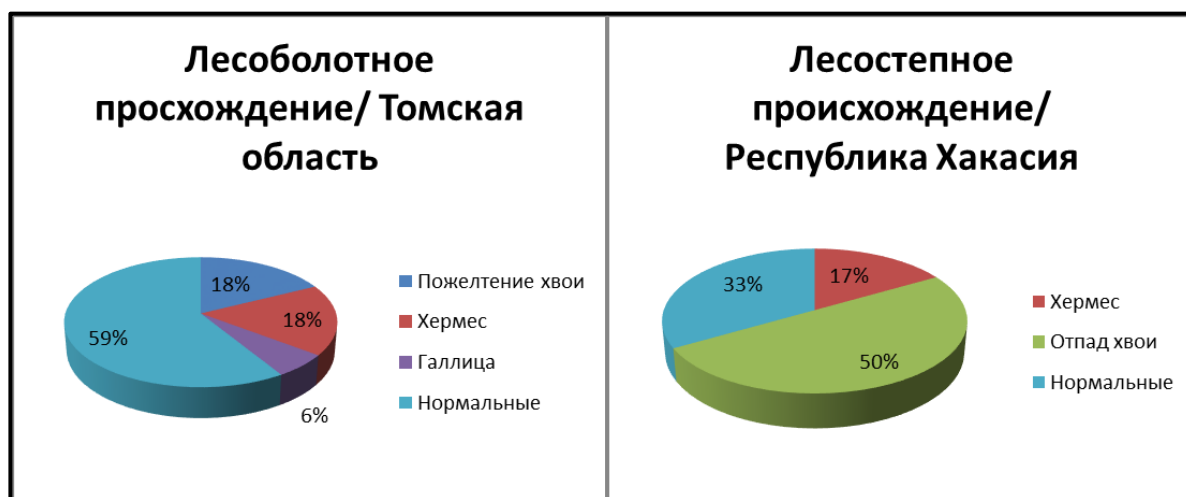


Рисунок 34. Встречаемость пораженных саженцев лиственницы сибирской.

У некоторых саженцев как лесоболотного, так и лесостепного происхождения, наблюдаются многочисленные образования белого цвета (рис. 35).



Рисунок 35. Поражение хермесом.

Установлено, что растения с белыми образованиями поражены хермесом (*Adelges laricis* Vallot). Данный вид является частым вредителем молодых насаждений хвойных и деревьев в культурных посадках.

Приблизительно у половины саженцев лесостепного происхождения наблюдается отпад хвои с верхней части побегов (рис. 36).



Рисунок 36. Отпад хвои с верхних побегов.

На саженцах из лесоболотного происхождения диагностирован признак поражения лиственничной почковой галлицей (*Dasyneura laricis*) (рис. 37).



Рисунок 37. Поражение лиственничной почковой галлицей.

Также у саженцев лесоболотного происхождения наблюдается пожелтение, а в некоторых случаях и увядание хвои (рис. 38).



Рисунок 38. Пожелтение и увядание хвои.

По результатам обследования можно сделать заключение, что различные по характеру повреждения саженцев не оказали выраженного влияния на их приживаемость.

В сентябре 2022 г. был произведен повторный мониторинг приживаемости саженцев лиственницы сибирской на территории лесного массива Академгородка. В качестве показателя успешной приживаемости было взято состояние хвои исходя из того, что хвоя является самым чувствительным органом лиственницы к внешним факторам (Сукачев, 1924; Милютин, 1983). Были выявлены следующие состояния саженцев по сохранности хвои (рис. 39–40).



Рисунок 39. Сохранность хвои к концу вегетационного сезона.

На рис. 39 видно, что подавляющее большинство саженцев как лесоболотного, так и лесостепного происхождения, имеют удовлетворительные показатели сохранности хвои (47% и 50%, соответственно). Однако количество саженцев с хорошо сохранившейся хвоей все же больше у лесоболотного происхождения (29%), нежели у лесостепного (17%).



Рисунок 41. Сохранность хвои к концу вегетационного сезона: А– полное сохранение хвои, Б– частичное усыхание хвои, В– полное усыхание хвои.

Также был произведен замер годового прироста саженцев (таб. 5). Из полученных данных следует, что достоверно больший прирост характерен для саженцев лесостепного происхождения ($t_{\phi}=2.8$) по сравнению с лесоболотным (6.4 мм и 3.6 мм, соответственно). Коэффициент вариации показателей годового прироста для обеих выборок очень высок (лесостепного – 41.6%, лесоболотного – 50.7%), что объясняется разным происхождением семян, различиями условий роста (освещённости, поступления влаги) и воздействием внешних факторов, (поражение тлей и галлицей).

Таблица 5. Прирост саженцев за 2022 год, см.

Происхождение	n, шт.	Limit, см	$X_{cp} \pm m_x$, см	σ	$C_v, \%$
Лесоболотное происхождение/ Томская область	16	1.5-7.9	3.6 ± 0.5	1.8	50.7
Лесостепное происхождение/ Республика Хакасия	6	2.7-10.5	6.4 ± 1.1	2.7	41.6

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ

В результате 4-летнего посевного эксперимента по оценке грунтовой всхожести семян и развития сеянцев лиственницы сибирской и последующей пересадки 6-летних саженцев на лесной участок на уровне популяционных и индивидуальных выборок выявлены следующие особенности:

1. Основные закономерности внутривидовой изменчивости качества семян проявляются в первые два года посевного эксперимента.

2. Грунтовая всхожесть семян лесоболотного, лесостепного и лесотундрового происхождений имеет существенные различия, по всей вероятности, определяемые условиями произрастания материнских древостоев.

3. Семена различного происхождения имеют неодинаковую «стратегию» прорастания. Из семян лесотундрового происхождения сформировались единичные ослабленные сеянцы, полностью погибшие в 1-й год эксперимента. Семена лесоболотного происхождения характеризовались постепенным увеличением числа всходов и более высокой сохранностью сеянцев в течение всего 1-го года роста, с относительно плавным их отпадом на протяжении последующих лет. Семенам лесостепного происхождения в 1-й год эксперимента было свойственно ускоренное прорастание и высокий начальный прирост сеянцев, при их низкой итоговой сохранности.

4. Грунтовая всхожесть семян, динамика прироста сеянцев и их итоговая сохранность характеризуются более высокими значениями у типичной формы деревьев по сравнению с внутривидовыми формами с особенностями морфологии шишек (крупношишечной, с нераскрывающимися шишками) и габитуса (кустовидной). Возможно, это связано с наличием клеток с хромосомными нарушениями, диагностированными в проростках семян данных форм деревьев.

5. Динамика прироста и сохранность сеянцев соответствуют показателям грунтовой и лабораторной всхожести семян и их массы. Максимальные значения

этих параметров выявлены в происхождении растений из более оптимальных суходольного и лесостепного экотопов, а также у типичной формы деревьев.

б. В ходе пересадки 6-летние саженцы лиственницы лесоболотного (Томская область) и лесостепного (Республика Хакасия) происхождений показали абсолютную приживаемость. У части молодых саженцев были обнаружены различные повреждения (поражения лиственничной почковой галицей и хермесом, частичный отпад и общее увядание хвои), не оказавшие заметного влияния на приживаемость. В ходе повторного наблюдения у большинства саженцев был установлен удовлетворительный уровень сохранности. Наибольший прирост выявлен у саженцев лесостепного происхождения. Лесоболотные саженцы характеризуются лучшей устойчивостью к повреждениям хвои.

6. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И НАРУШЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ

Сведения об особенностях пыльцы у форм и морфотипов деревьев, являющихся собственными компонентами биоразнообразия природных популяций и искусственных насаждений лиственницы сибирской, отсутствуют. Между тем, данные о размерах и форме пыльцевых зерен успешно используются для диагностики и экологической дифференциации видов, межвидовых гибридов и внутривидовых форм древесных, в том числе хвойных, растений из родов береза (*Betula* L.), дуб (*Quercus* L.), ель (*Picea* A. Dietr.), кипарис (*Cupressus* L.), сосна (*Pinus* L.) (Захаренко, 2006; Пименов и др., 2011; Горячкина, Седаева, 2012; Wróńska-Pilarek et al., 2016; Темботова и др., 2017; Derściuch et al., 2018).

Морфологические параметры пыльцы как интегральные критерии обладают высокой степенью информативности. Вариабельность размера пыльцы определяется влиянием естественного отбора в зависимости от стратегии ее распространения, в совокупности со многими другими факторами (Knight et al., 2010). У видов хвойных из родов ель *Picea* (A. Dietr.), кедр (*Cedrus* Trew), кипарис (*Cupressus* L.), сосна (*Pinus* L.) размер пыльцы связан с такими биологическими признаками, как строение оболочки пыльцевого зерна, ploидность клеток, уровень гетерозиготности генотипа, размер генома (Chira, 1973; Danti et al., 2010; Макогон, Коршиков, 2012; Bell et al., 2018). Для хвойных, в том числе лиственницы сибирской, установлена сопряженность размера пыльцы и встречаемости аномалий ее развития с температурными и почвенно-гидрологическими условиями местопроизрастаний, атмосферным загрязнением, заболеваниями деревьев (Некрасова, 1983; Седельникова и др., 2004; Третьякова, Носкова, 2004; Бажина, 2005; Романова, Третьякова, 2005; Varis et al., 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018; Sedelnikova et al., 2019).

6.1. Строение пыльцевого зерна

Пыльца всех видов лиственницы является сложным объектом, поскольку имеет ограниченное число таксономически значимых признаков и высокий уровень индивидуальной изменчивости. Пыльца лиственницы на искусственных средах и при разных условиях инкубирования *in vitro* не прорастает (Сурсо и др., 2012), поэтому оценить ее качество можно только косвенными методами. Пыльцевые зерна видов рода *Larix* имеют следующие морфологические характеристики: единица рассеивания – монада, размер – крупные (51–100 мкм), класс – безапертурный, число апертур – 0, тип апертуры – апертура отсутствует, полярность – гетерополярная, контур в полярном положении (пыльца в гидратированном состоянии) – эллиптический, контур в полярном положении (сухая пыльца) – неправильный, форма (сухая пыльца) – неправильная, складки (сухая пыльца) – неравномерно сформированные, форма (пыльца в гидратированном состоянии) – от яйцевидной до сфероидальной (Halbritter, 2018).

Пыльца лиственницы не имеет воздушных мешков, спородерма состоит из зернистой эктэксины, ламеллярной эндэксины и интины. Исходным типом апертуры – части поверхности пыльцевого зерна, являющейся местом выхода пыльцевой трубки – у хвойных является дистальная борозда, которая в процессе эволюции сильно редуцировалась, а у видов рода *Larix* полностью исчезла. Сфероидальная форма пыльцевого зерна, сглаживание рисунка поверхности экзины, редукция апертур являются признаками специализации под действием анемофилии (Мейер-Меликян, Токарев, 2004; Токарев, 2004). Относительно тяжелая пыльца *L. sibirica* обладает невысокими аэродинамическими качествами, однако достаточно низкая удельная плотность обеспечивает ее способность к переносу на большие расстояния (Сурсо, 2009; Головкин и др., 2011). На рис. 41 приведены микрофотографии зрелых пыльцевых зерен лиственницы сибирской в образцах пыльцы, использованных нами для анализа.

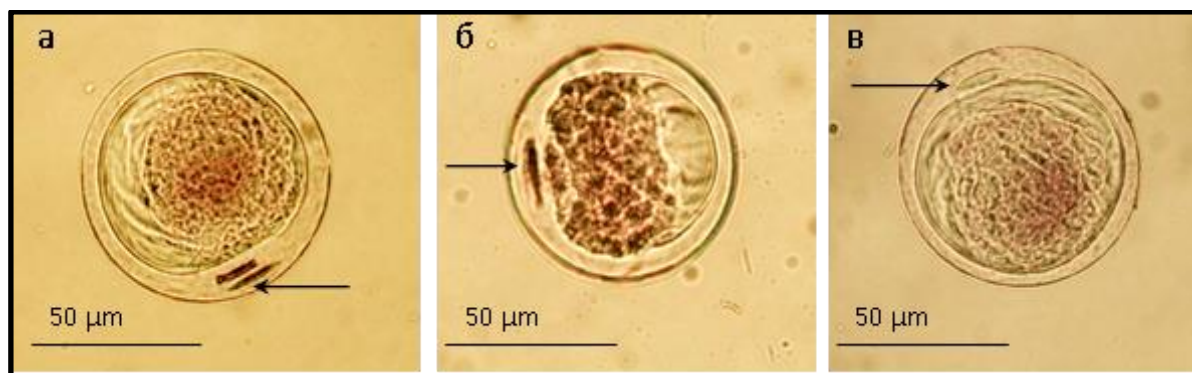


Рисунок 41. Зрелые пыльцевые зерна *L. sibirica*: а – происхождение “Академгородок”, зеленошишечная форма; б – происхождение “Туим”, обычная форма; в – происхождение “Тунгужуль/суходол”, крупношишечная форма. Стрелками указаны проталлиальные клетки.

6.2. Размеры и формы пыльцы

Для оценки изменчивости размера пыльцы *L. sibirica* измерялись параметры длины и высоты пыльцевого зерна (Седельникова и др., 2021). По данным, приведенным в табл. 6, в образцах пыльцы *L. sibirica* средние параметры длины пыльцевых зерен варьируют от 83.1 ± 0.5 мкм до 89.9 ± 0.8 мкм, высоты – от 70.4 ± 1.0 мкм до 78.7 ± 1.0 мкм. В образцах пыльцы из всех происхождений высота пыльцевых зерен оказалась более вариабельным параметром по сравнению с их длиной, при этом значения коэффициентов вариации соответствуют низкому и среднему уровням изменчивости.

Таблица 6. 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	$Cv, \%$
1	2	3	4	5	6	7
“Академгородок”						
Зеленошишечная	высота	120	57–107	73.8 ± 0.9	9.4	12.8
	длина	120	64–114	85.2 ± 0.7	8.0	9.3

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4	5	6	7
Красношишечная	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	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	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 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 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	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	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	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 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	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	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	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, поражениегаллицей	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	высота	120	57–100	70.9±0.6	7.0	9.9
	длина	120	71–100	83.5±0.6	6.1	7.3

Примечание – 1- молодые деревья; 2- условно мужского типа сексуализации

По классификации Г. Эрдмана (Erdtman, 1945), в образцах *L. sibirica* в соответствии со значениями длины идентифицируется пыльца двух классов размера: крупные пыльцевые зерна (large grains), длина которых варьирует в диапазоне 50–100 мкм, и очень крупные пыльцевые зерна (very large grains), длина которых составляет 100–200 мкм. Во всех образцах лиственницы

преобладает крупная пыльца, однако в некоторых из них встречаются очень крупные пыльцевые зерна (табл. 7).

Таблица 7. Встречаемость пыльцы различного класса размера в изученных происхождениях *Larix sibirica*, %.

Внутривидовые формы и морфологические типы деревьев	Классы размера пыльцевых зерен	
	Крупные	Очень крупные
“Академгородок”		
Зеленошишечная	98.3	1.7
Красношишечная	95.0	5.0
Розовошишечная	94.2	5.8
“Туим”		
Типичная	100.0	0.0
Мелкошишечная 1	97.5	2.5
Крупношишечная 2	95.0	5.0
Фиолетовошишечная	100.0	0.0
“Марчелгаш”		
Типичная	99.6	0.4
Крупношишечная	87.5	12.5
Типичная 1,2	100.0	0.0
“Тунгужуль/суходол”		
Типичная	98.2	1.8
Мелкошишечная	99.6	0.4
Крупношишечная	99.6	0.4
Типичная, поражение галлицей	100.0	0.0
“Тунгужуль/болото”		
Типичная	100.0	0.0

Примечание –1- молодые деревья; 2- условно мужского типа сексуализации. Число анализированных пыльцевых зерен (n) по каждой из выборок деревьев представлено в табл. 8.

Пыльца красношишечных форм деревьев (f. *rubriflora*, f. *rosea*, f. *purpura*) из происхождений “Академгородок” и “Туим” достоверно крупнее по сравнению с зеленошишечной формой (f. *viridiflora*) по параметрам длины (t_{ϕ} =3.07; 3.90; 5.67, соответственно) и высоты (t_{ϕ} =4.85; 5.25; 4.16, соответственно). Возможно, это

обуславливается наличием большого количества пыльцы очень крупного размера, длина которой варьирует от 100 до 114 мкм, у форм *f. rubriflora* и *f. rosea* (5.0 и 5.8% соответственно), хотя у формы *f. purpurea* имеется только крупная пыльца и отсутствует очень крупная. Для отдельных видов древесных растений, например, из рода эвкалипт (*Eucalyptus* L'Hér), показано, что более крупные пыльцевые зерна имеют преимущественные шансы на успех в процессе оплодотворения, т.к. их размер определяет скорость роста пыльцевых трубок (Gore et al., 1990). Поскольку в сибирских популяциях *L. sibirica* зеленошишечные особи встречаются редко, а преобладают красношишечные деревья, встречаемость которых по мере продвижения на северо-восток в более холодные районы возрастает до 90% и выше (Круклис, Милютин, 1977; Биоразнообразие лиственниц..., 2010), можно предположить, что одной из вероятных причин их устойчивости в суровых условиях произрастания является продуцирование более крупной пыльцы.

У хвойных, формы деревьев с красной окраской кроющих чешуй женских и мужских репродуктивных органов содержат антоцианы, активация биосинтеза которых происходит в стрессовых условиях произрастания. У представителей семейства *Pinaceae* выявлено 4 антоцианидина, один из которых (3-глюкозид пеонидин) обнаружен в женских шишках лиственницы (Anderson, 1992; Griesbach, Santamour, 2003). Показано, что хвойные деревья, содержащие антоциан в мужских и женских шишках, более часто встречаются в условиях низких температур. Так, пыльца краснопыльничковой формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. f. (var.) *erythranthera* Sanio) при низких температурах лучше прорастает, характеризуется более крупными и менее изменчивыми размерами, а ее вылет происходит раньше по сравнению с желтопыльничковой формой (f. (var.) *sulfuranthera* Kozubov) (Некрасова, 1983; Пименов и др., 2011; Темботова и др., 2017). У красношишечных форм лиственницы сибирской выход семян из шишек выше, чем у зеленошишечных, что может свидетельствовать о более успешных

процессах опыления у таких деревьев (Ковылина и др., 2008). Дифференциация форм деревьев по окраске шишек, связанная с параметрами пыльцы, вероятно, обеспечивает эффективность репродукции хвойных в широком диапазоне температурных условий.

По данным табл. 6, среди проанализированных образцов самые мелкие пыльцевые зерна сформировались у деревьев *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото”, наиболее контрастного по условиям температурного режима почвы по отношению к остальным происхождениям. Различия между типичными деревьями из происхождения “Тунгужуль/болото” и тремя другими участками – “Тунгужуль/суходол”, “Туим” и “Марчелгаш” – достоверны как по длине пыльцы ($t_{\phi}=2.64-4.15$), так и по ее высоте ($t_{\phi}=3.55-4.47$). Примечательно, что в выборке “Тунгужуль/болото” отсутствует пыльца очень крупного размера (табл. 7). Вероятно, уменьшение размера пыльцы у *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото” связано с произрастанием деревьев в условиях экстремальной экологической обстановки при низкой температуре корнеобитаемого слоя торфяных криоземов.

Пыльцевые зерна *L. sibirica* крупношишечной формы из происхождений “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” достоверно крупнее по сравнению с мелкошишечной формой из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол” по высоте ($t_{\phi}=2.84-8.14$) и длине ($t_{\phi}=3.55-10.15$). Различия недостоверны ($t_{\phi}=0.71$) лишь по высоте пыльцы крупно- и мелкошишечной форм из происхождения “Тунгужуль/суходол” (табл. 6). Выявленные различия могут определяться большим количеством пыльцевых зерен очень крупного размера в рассматриваемых образцах пыльцы крупношишечных деревьев, но, вероятно, не только этим фактором. Так, по данным табл. 7, доля очень крупной пыльцы у трех крупношишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Марчелгаш” довольно высокая (5.0% и 12.5% соответственно). В то же время, у крупношишечного дерева из происхождения “Тунгужуль/суходол” она незначительная (0.4%). У

двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгжувиль/суходол” встречаемость пыльцевых зерен очень крупного размера так же различна (2.5% и 0.4% соответственно) (табл. 7). Пыльца указанных крупношишечных деревьев из происхождений “Туим”, “Тунгжувиль/суходол” и “Марчелгаш” несколько крупнее по длине по сравнению не только с мелкошишечными, но и обычными особями из этих происхождений, характеризующимися средними по размерам шишками (табл. 6). По некоторым данным, у крупношишечных форм лиственницы сибирской формируются семена с более высокой массой (Зеленяк и др., 2018).

Необходимо отметить, что в происхождении “Марчелгаш” молодые 30-летние деревья отличаются достоверно более мелкими размерами пыльцевых зерен относительно деревьев старших возрастов, произрастающих на этом участке, как по высоте ($t_{\phi}=5.30$; 4.03, соответственно), так и по длине ($t_{\phi}=4.89$; 3.70, соответственно) (табл. 6). Для хвойных, в частности, *P. sylvestris*, показано формирование более мелкой пыльцы у деревьев молодого возраста (Некрасова, 1983). Однако возможно, что продуцирование более мелкой пыльцы у молодых деревьев из происхождения “Марчелгаш” связано не только с их возрастом, но и с половой конституцией, представляющей мужской тип сексуализации. В происхождении “Марчелгаш” деревья мужского типа сексуализации характеризуются наличием многочисленных микростробилов в кроне и продуцированием большого количества пыльцы, что, по всей вероятности, не может обеспечить ее крупные размеры. В то же время, дерево мужского типа сексуализации и молодое 30-летнее дерево из происхождения “Туим” достоверно не отличаются по размеру пыльцы от остальных деревьев, произрастающих на этом участке (табл. 6).

Пыльцевые зерна с дерева, пораженного лиственничной почковой галлицей, из образца “Тунгжувиль/суходол” не отличаются по размерам от пыльцы остальных шести типичных деревьев из данного пункта сбора и происхождений

“Туим” и “Марчелгаш” (табл. 6). Сходные результаты получены Ю.Н. Баранчиковым с соавторами (2009): по данным, приведенным в их работе, у лиственницы в Хакасии заражение деревьев галлицей не оказало влияния на размеры пыльцы и содержание в ней крахмала, жиров и пероксидазы.

Разнообразие форм пыльцевых зерен в исследованных образцах пыльцы лиственницы сибирской, по классификации Г. Эрдтмана (Erdtman, 1952), соответствует 4 классам: сплюснутая (oblate), почти-сплюснутая (sub-oblate), сплюснуто-сфероидальная (oblate-spheroidal), сфероидальная (spheroidal). Полученные данные дают представление о встречаемости пыльцевых зерен различных классов формы в конкретных выборках и происхождениях *L. sibirica* (рис 42).

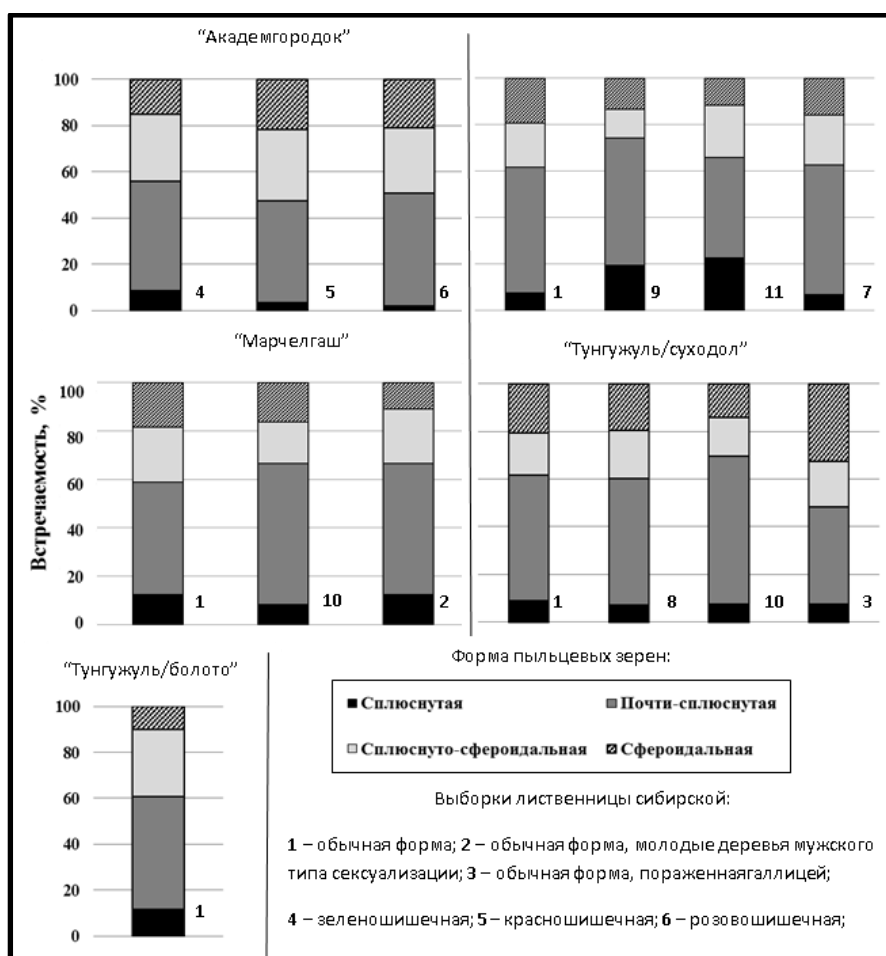


Рисунок 42. Встречаемость форм пыльцы *L. sibirica* в исследованных происхождениях.

Оказалось, что у деревьев из всех происхождений преобладает пыльца почти-сплюснутой формы, хотя встречаемость ее неодинаковая и варьирует от 40.8% до 62.1%. Дерево, пораженное лиственничной почковой галлицей из происхождения “Тунгужуль/суходол”, отличается минимальной долей пыльцевых зерен почти-сплюснутой формы (40.8%) с одновременным возрастанием доли сфероидальной формы пыльцы (32.5%) в образце.

6.3. Нарушения пыльцевых зерен

Во всех образцах пыльцы *L. sibirica* наряду с нормально сформированными пыльцевыми зернами обнаружена пыльца с нарушениями развития (Седельникова и др., 2021). К категории нормальных относились пыльцевые зерна без видимых нарушений размера и формы (рис. 43).

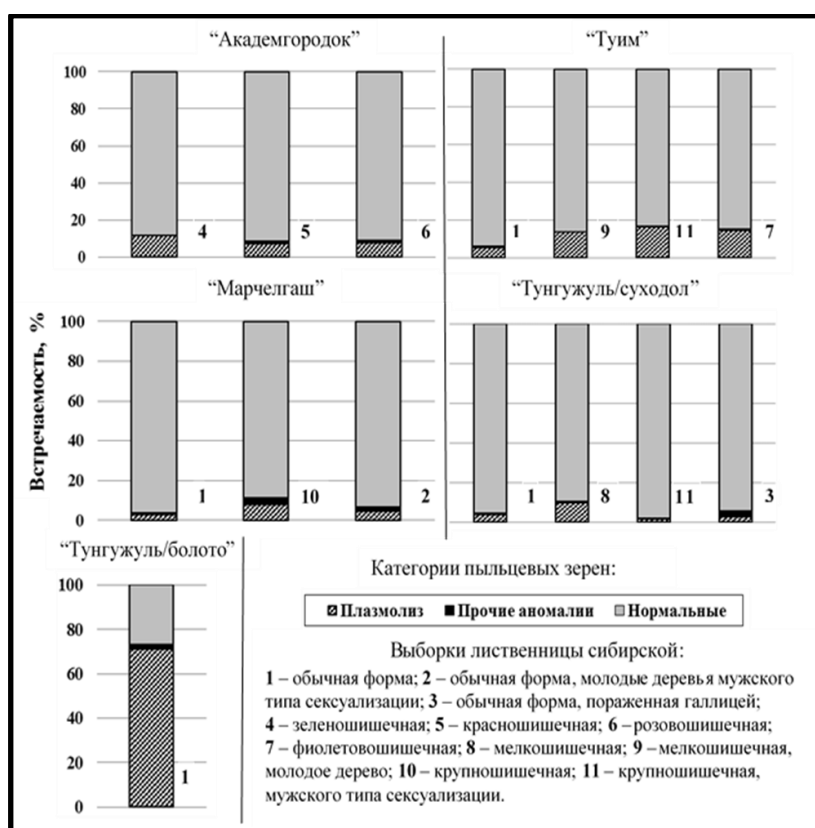


Рисунок 43. Встречаемость нормально развитой и нарушенной пыльцы и спектр нарушений пыльцевых зерен *L. sibirica* в исследованных происхождениях.

По данным, представленным на рис. 43, в происхождении “Академгородок” красношишечные формы деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*) содержат меньшее количество нарушений пыльцы, составляющее 7.8–8.3%, чем зеленошишечная форма (*f. viridiflora*), у которой доля нарушенных пыльцевых зерен достигает 11.8%.

Почти у всех особей, отличающихся морфологическим своеобразием шишек (за исключением одной крупношишечной формы из происхождения “Тунгужуль/суходол”) – двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол”, фиолетовошишечной формы (*f. purpurea*) из происхождения “Туим”, двух крупношишечных деревьев из происхождения “Марчелгаш” – нарушенная пыльца встречается с высокой частотой (10.5–16.6%), в то время как у типичных деревьев из этих происхождений – с более низкой (2.2–6.6%). Установлено (Седелникова, Пименов, 2017), что в проростках семян с мелкошишечных и других отклоняющихся от типичных форм деревьев *L. sibirica* из Ширинско-Июсской степи выявлены нарушения числа хромосом и хромосомные перестройки, что может быть связано с наличием аномалий пыльцы, влияющих на качество семенного потомства, у таких особей. Зависимости между встречаемостью нарушенных пыльцевых зерен и возрастом деревьев, их половой конституцией, а также наличием повреждений, вызванных листовничной почковой галлицей, не выявлено.

Максимальным числом нарушенных пыльцевых зерен (73.1%) выделяются деревья из происхождения “Тунгужуль/болото”, что, вероятно, связано с экстремальными температурными факторами их произрастания на мерзлотных почвах – торфяных криоземах (рис. 44). Высокая доля нарушенной пыльцы (13–16%) отмечается у деревьев из ключевого участка “Туим”, отличающегося наиболее засушливыми условиями произрастания и резкими перепадами суточных и сезонных температур среди всех исследованных происхождений.

Основную массу нарушенной пыльцы составляют пыльцевые зерна с признаками плазмолиза цитоплазмы. В некоторых случаях наблюдались недоразвитие и деформация пыльцевых зерен, разрывы экзины (рис.44). Единично отмечены двойные микрогаметофиты и аномально крупные, очевидно, диплоидные, пыльцевые зерна.

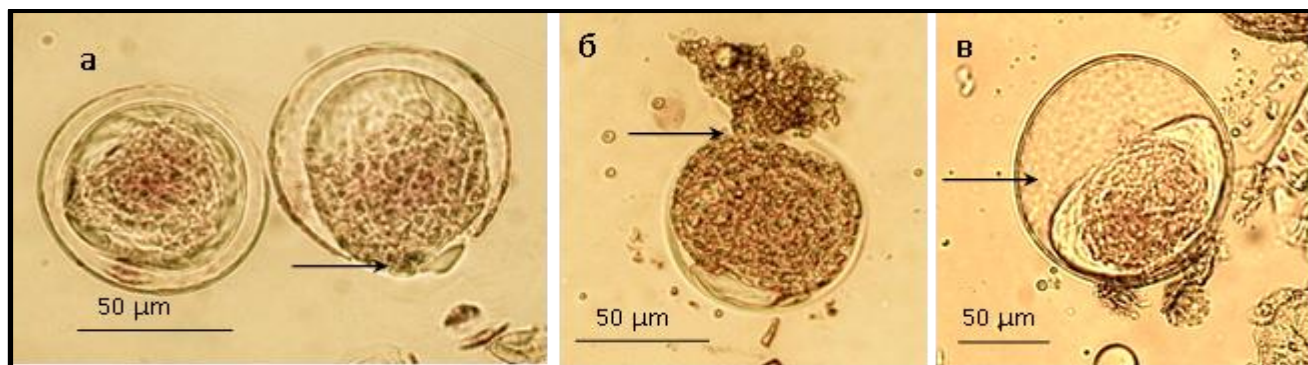


Рисунок 44. Нарушения пыльцевых зерен *L. sibirica*: а – разрыв экзины (указано стрелкой), происхождение “Марчелгаш”, крупношишечная форма; б – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/суходол”; в – плазмолиз цитоплазмы (указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/болото”.

По литературным данным (Тренин, 1986; Slobodník, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Калашник, 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018), у *L. sibirica* и близкородственных видов *L. decidua* и *L. sukazcewii* выявлены сходные типы нарушений пыльцы – пыльцевые зерна без содержимого, с редуцированным содержимым и признаками полной или частичной деградации ядра и цитоплазмы, нарушениями экзины, недоразвитые, мелкие, деформированные, гигантские, двойной микрогаметофит, полиспория. При этом отмечается, что тератологические изменения пыльцевых зерен и стерильность пыльцы *L. sibirica* могут быть вызваны нарушениями в процессе микроспорогенеза, неблагоприятными экологическими условиями, резкими изменениями погоды, а также техногенными выбросами различной природы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ

В естественных популяциях и искусственных насаждениях лиственницы сибирской, произрастающих в контрастных экологических условиях Южной Сибири, у внутривидовых форм и морфотипов деревьев, дифференцированных по окраске и размерам женских шишек с учетом их половой конституции, возраста, наличия пораженности лиственничной почковой галлицей, по сравнению с особями типичной формы, выявлен ряд особенностей морфологии пыльцы и аномалий ее развития:

1. У красношишечных форм деревьев *L. sibirica* (f. *rubriflora*, f. *rosea*) формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество нарушенной пыльцы, чему зеленошишечной формы (f. *viridiflora*).

2. Специфика крупношишечных форм деревьев *L. sibirica* проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы по сравнению с особями с мелкими по размеру шишками. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с нарушениями развития встречаются чаще, чем у типичных особей.

3. Молодые 30-летние деревья *L. sibirica* характеризуются достоверно более мелкой пыльцой, чем особи старших возрастов, не отличаясь от них по количеству нарушенных пыльцевых зерен. Образование более мелких пыльцевых зерен у молодых деревьев может быть связано не только с возрастом, но и с условно мужским типом их сексуализации, обуславливающей наличие многочисленных микростробилов и продуцирование большого количества пыльцы, что не обеспечивает ее крупные размеры.

4. Заселение *L. sibirica* лиственничной почковой галлицей не оказывает влияния на размер пыльцевых зерен и число нарушений их развития, однако у пораженного дерева выявлено изменение соотношения классов формы пыльцы.

5. Морфометрические показатели пыльцы *L. sibirica* изменяются в соответствии с контрастными различиями эколого-климатических факторов

исследованных подтаежного, предгорного, болотного и степного происхождений. Неблагоприятный температурный режим корнеобитаемого слоя торфяных криоземов в болотном экотопе, по всей вероятности, оказывает влияние на уменьшение размера пыльцы лиственницы и существенное возрастание числа нарушений ее развития. В степном экотопе условия засушливого климата и значительные колебания сезонных и суточных температур могут обуславливать увеличение количества нарушенной пыльцы.

7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

На территории г. Красноярска (район Академгородка) у деревьев, дифференцируемых на формовом уровне по окраски молодых женских шишек (мегастробилов), исследована изменчивость 2-х признаков вегетативных органов: количества хвоинок в пучке и длины хвоинок (рис.45).



Рисунок 45. Охвоенные побеги лиственницы сибирской (г. Красноярск, Академгородок).

В таблицах 8 приведены данные по изменчивости признаков вегетативных органов позволяющие оценить формовую специфичность морфогенеза хвои лиственницы в 2020, 2021, 2022 гг. Установлено, что изменчивость количества хвоинок в пучке и длина хвои варьируется по годам от среднего до повышенного уровня. Изменчивость количества хвоинок в пучке соответствует повышенному уровню ($\approx 20-26\%$) с некоторым уменьшением в сторону среднего уровня ($\approx 18\%$) в 2022 г. у краношишечной формы. Уровень изменчивости длины хвои ниже и

соответствует среднему уровню ($\approx 18-20\%$) с увеличением в сторону повышенного ($\approx 20-23\%$), наблюдается рост изменчивости с годами (табл. 8)

Таблица 8. Изменчивость признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек.

Внутривидовая форма	n, шт	Кол-во хвоинок в пучке, шт			Длина хвои, мм		
		Limit	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Limit	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %
2020							
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							
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							
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

Уровень абсолютных значений каждого из признаков также имеет погодичные особенности (таб.8). Так, в 2020 г. количество хвои было значимо выше у розовошишечной формы (33.6 ± 0.7 шт; $t_{\phi} = 4.5, 6.6$, соответственно) 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 хвои (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 хвои сохранялось: минимальное значение в разные годы наблюдалось у красношишечной формы ($t_{\phi} = 2.8-6.6$).

Зеленошишечная и розовошишечная формы по данному признаку значимо не различались ($t_{\phi}=0.1-0.3$).

По второму из анализируемых признаков – длине хвои – в 2020 г. выявлены следующие формовые особенности: наибольшее значение длины хвои 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 ($t_{\phi}=0.7$). В 2021 г. зафиксировано значительное уменьшение длины хвои 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 ($t_{\phi}=0.04$). В 2022 г. наблюдались наиболее выровненные значения длины хвои среди форм. Максимальная длина хвои 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 ($t_{\phi}=0.8$).

За 2020, 2021 и 2022 г. наблюдается устойчивая тенденция красношишечной формы к продуцированию меньшего количества хвоинок в пучке, а также их меньшая изменчивость, по данному признаку, в сравнении с другими формами. Установленные в ходе настоящего исследования уровень изменчивости и абсолютные значения количества хвоинок в пучке и длины хвои у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраски молодых женских шишек, соответствуют ранее диагностированным для вида величинам: количество хвоинок в пучке – 7–52 шт., длина хвоинок – 10–58 мм (Круклис, Милютин, 1977; Abaimov, 1998; Барченков, Милютин, 2007).

Рассматривая среднюю изменчивость признаков за 3 года (2020-2022) были установлены следующие закономерности (табл. 9). Изменчивость количества хвоинок в пучке соответствует повышенному уровню у всех форм (от 21.3% до 24.3%). Наименьшая изменчивость (21.3%) зафиксирована у красношишечной формы при близких значениях у зеленошишечной и розовошишечной форм

(23.8% и 24.3%, соответственно). Уровень изменчивости длины хвои соответствует высокому уровню у близких красно- и розовошишечной формы (21.2%, 21.7%) и среднему у зеленошишечной формы (19.4%) – наименьшее значение.

Таблица 9. 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.).

Внутривидовая форма	n, шт	Количество хвоинок в пучке, шт			Длина хвои, мм		
		Limit	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Limit	$X_{cp} \pm m_x$	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

Уровень абсолютных значений каждого из признаков имеет следующие особенности (табл. 9). Минимальные значения количества хвои и их длины выявлены у красношишечной формы (28.6±0.3 шт. и 28.0±0.3 мм соответственно). Средние показатели количества хвои и длины хвои 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 хвои и длине хвои у зелено-, красно- и розовошишечных форм достоверны.

В контексте общебиологического представления о хвое, как наиболее чувствительном органе, оперативно реагирующем на изменения условий окружающей среды (Сукачев, 1924; Милютин, 1983), результаты проведенного исследования позволяют заключить, что изменчивость количества хвоинок в пучке и длины хвоинок у деревьев зеленошишечной, красношишечной и розовошишечной форм лиственницы сибирской имеет выраженные погодичную и, возможно, генотипическую (формовую) составляющие, определяющие

популяционную структуру и сохранение вида в условиях погоднo-климатических флуктуаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ

При изучении вегетативных органов были выявлены следующие особенности:

1. Уровень изменчивости количества хвоинок в пучке и длины хвои как по годам, так и в среднем за три года, варьируется от среднего до повышенного уровня.

2. Уровень абсолютных значений рассматриваемых признаков, их изменчивость и достоверность, имеют погодичные особенности.

3. За 2020, 2021 и 2022 г. наблюдается устойчивая тенденция красношишечной формы к продуцированию меньшего количества хвоинок в пучке, а также их меньшая изменчивость, по данному признаку, в сравнении с другими формами. Также красношишечная форма имеет наименьшие значения среднегодовой длины хвоинок и количества хвоинок в пучке,

4. Среднегодовые различия по количеству хвои и длине хвои у зелено-, красно- и розовошишечных форм достоверны.

ВЫВОДЫ

По результатам исследований внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской из различных лесорастительных условиях 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 происхождения 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 особей 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.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов А.П. Лиственничные леса и редколесья севера Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16, 03.00.05 – Новосибирск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1997. – 32 с.
2. Абаимов А.П. О границах ареалов сибирских видов лиственницы/ Абаимов А.П., Карпель Б.А., Коропачинский И.Ю. // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 1. – С. 118 – 120.
3. Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю. Лиственница Гмелина и Каяндера.– Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. – 120 с.
4. Авров Ф.Д. Опыт создания прививочных лесосеменных плантаций лиственницы в Сибири // Лесное хозяйство. – 1969. – № 7. – С. 81–83.
5. Авров Ф.Д. Полиморфизм и наследуемость признаков лиственницы // Генетика. – 1990. – Т. 26. – № 12. – С. 2191–2199.
6. Авров Ф.Д. Пыльцевая продуктивность различных видов и экотипов лиственницы Сибирской // Экология семенного размножения хвойных Сибири.– Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. – С. 10–79.
7. Авров Ф.Д. Экология и селекция лиственницы // Проблемы региональной экологии. Выпуск 7. – Томск: Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1996. – 213 с.
8. Альбенский А.В. Селекция древесных пород и семеноводство. – М.: Гослесбумиздат, 1959. – 305 с.
9. Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов пихты сибирской, пораженной ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботанический журн. – 2005. – Т. 90. – № 5. – С.696–702.
10. Баранчиков Ю.Н. Генеративный потенциал деревьев лиственницы сибирской, пораженных почковой галлицей / Баранчиков Ю.Н., Третьякова И.Н., Буглова Л.В. // Лесной вестник. – 2009. – Т. 68. – № 5. – С.134–137.

11. Барченков А.П. Внутривидовая изменчивость семенных чешуй лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. // Сибирский лесной журнал. – 2016. – №6. – С.126–132.
12. Барченков А.П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27. – №1–2. – С. 36–42.
13. Барченков А.П., Милютин Л.И., Жемьянсурен С. Морфологическая изменчивость генеративных органов лиственницы Сибирской восточной Сибири и северо-восточной Монголии // Хвойные бореальные зоны. – 2012. – С.16–20.
14. Барченков А.П. Изменчивость семян сибирских видов лиственницы / Барченков А.П., Милютин Л.И., Исаев А.П. // Лесоведенье. – 2007. – №2. – С.65–69.
15. Барченков А.П. Морфологическая изменчивость лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в различных экологических условиях произрастания юга Сибири / Барченков А.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В., Аверьянов А.С. // Матеріалиviii міжнародної наукової конференції «Селекційно-генетична наука і освіта» (Парієві читання) – Умань, 2020. – С. 18-23.
16. Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. Ред. С.П. Ефремов, Л.И. Милютин; Рос.акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2010. – 159с.
17. Бирюков В.И. К вопросам о биологических формах лиственницы сибирской и их лесосеменном значении. // Лиственницы. Труды Сибирского технологического института. – 1964. – Сборник 39. – С. 71–74.
18. Бобров Е.Г. История и систематика лиственницы.– Л.: Наука. Ленинград.отд-ние, 1972. – 96 с.
19. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР.– Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. – 189 с.

20. Булыгин Н.Е. Дендрология. – 2-е изд., перераб. и доп.–Л.: Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1991. – 352 с.
21. Буторова О.Ф. Выращивание сеянцев лиственницы сибирской // Лиственница (проблемы комплексной переработки): межвуз. сб. науч. тр.– Красноярск: КПИ, 1983. – С.36–40.
22. Василевская Н.В. Полиморфизм пыльцы *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb. города Мурманска / Василевская. Н.В. Домахина А.Д.// Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Биологические науки. – 2016. – №4. – С.13–20.
23. Верховцев Е.П. Плодоношение лиственницы сибирской в Восточных Саянах // Тр. СибТИ. «Лиственница». Вып. XXIX. – Красноярск: Сиб. технол. ин-т, 1962. – С.82–92.
24. Владышевский В.Л. Объем и сбег стволов сибирской лиственницы// Рационализация способов промышленной таксации растущего и срубленного леса. – М.: Гослестехиздат, 1933. – С. 143–177.
25. Вольф Э.Л. Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской частей СССР.–Л: Ленингр. лес. ин-т, 1925. – XVIII. – 173 с.
26. Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока.– М.: Наука, 1982. – 672 с.
27. Галдина Т.Е. Современное состояние географических культур лиственницы в Центральной лесостепи / Т.Е. Галдина, М.О. Токорева // Лесотехнический журнал. – 2012. – № 1. – С. 95–99.
28. Гиргидов Д.Я. Интродукция древесных пород на северо-западе СССР – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 48 с.
29. Гирс Г.И. Функциональное заболевание лиственницы сибирской после повреждения хвоелистогры-зующими насекомыми / Гирс Г.И., Каверзина Л.Н. // Биохимическая характеристика хвойных пород Сибири в связи с ростом и морфогенезом. – Новосибирск: Наука”, 1974. – С. 22–50.

30. Головкин В.В. Использование конфокальной сканирующей микроскопии для определения объема и плотности пыльцевых зёрен сибирских растений / Головкин В.В., Куценогий К.П., Истомина В.Л. // Дистанционные методы зондирования земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология. – Новосибирск: Изд-во СГГА, 2011. – Т. 4. – С.249–253.

31. Горячкина О.В. Морфология и качество пыльцы у видов рода *Picea* (*pinaceae*) из коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН / Горячкина О.В., Седаева М.И. // Растительный мир Азиатской России. – 2012. – Т. 10. – № 2. – С. 27–32.

32. Грибов С.Е. Оценка перспективности использования лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) в озеленении г. Вологды / Грибов С. Е., Карбасников А. А., Карбасникова Е. Б., Корчагов С. А. // ИВУЗ. Лесн. журн. – 2017. – № 2 (356). – С.95–106.

33. Гуков Г.В. К систематике видов лиственницы Сихотэ-Алиня // Сборник научных трудов Благовещенского сельскохозяйственного ин-та и Приморского сельскохозяйственного ин-та, вып. 27. – Благовещенск, 1973. – С. 28–34.

34. Гуков Г.В. Рекомендации по ведению хозяйства в лиственничных лесах Сихотэ-Алиня. – Владивосток: Приморский с.-х. ин-т; Приморское упр. Лесн. хоз-ва; приморское краевое правл. НТО лесн. пром-сти и лесн. хоз-ва, 1976. – 295 с.

35. Дерюжкина Р.И. Лесокультурное значение внутривидовой изменчивости лиственницы // Быстрорастущие и хозяйственно ценные древесные породы. – М.: Изд-во М-ва сел. Хоз-ва СССР, 1958. – С. 394–411.

36. Дылис Н.В. Лиственница восточной Сибири и Дальнего Востока. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 209 с.

37. Дылис Н.В. Лиственница. – М.: Лесная пром-сть, 1981. – 96 с.

38. Дылис Н.В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. – М.: Изд-во МОИП, 1947. – 137 с.

39. Ефремов С.П. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной согры и суходола / Ефремов С.П. Седельникова Т.С. Пименов А.В. // Хвойные бореальные зоны. – 2006. – № 2 – С. 223–227.
40. Ефремов С.П. Пионерные древостои осушенных болот – Новосибирск: Наука, 1987. – 248 с.
41. Ефремова Т.Т. Формирование почв при естественном облесении осушенных болот. – Новосибирск: Наука, 1975. – 126 с.
42. Заборовский Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 303с.
43. Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). – Киев: Аграрна наука, 2006. – 256 с.
44. Зеленьяк А.К. Качество семян лиственницы сибирской на клоновой лесосеменной плантации / Зеленьяк А.К., Морозова Е.В., Иозус А.П. // Успехи современного естествознания. – 2018. – № 1. – С.13–17.
45. Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. – М: Министерство Природных ресурсов РФ, 2004. – 181 с.
46. Ирошников А.И. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской и кедра сибирского // Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. – Пушкино, 1972. – С. 26–37.
47. Ирошников А.И. Интродукция лиственницы в Южной Сибири // Изменчивость и интродукция древесных растений. – Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. – С. 19–31.
48. Ирошников А.И. Некоторые механизмы адаптации лиственницы сибирской к условиям Севера / А.И. Ирошников, А.И. Федорова // IV симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов). – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. – Вып.5. – С. 5–13.

49. Ирошников А.И. Полиморфизм хвойных Сибири // Проблемы лесоведения Сибири. – Москва: Наука, 1977. – С.98 – 123.
50. Ирошников А.И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопросы лесоведения, т. I. – Красноярск, 1970а. – С. 283–302.
51. Исаев А.П. Естественная и антропогенная динамика лиственничных лесов криолитозоны (на примере Якутии): автореф. дисс. ... докт. биол. н. – Якутск, 2011. – 46 с.
52. Калашник Н.А. Аномалии пыльцы у лиственницы Сукачева в различных экологических условиях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13. – № 1 (14). – С.835–838.
53. Карасева М.А. Лиственница сибирская в Среднем Поволжье // Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. – 376 с.
54. Карпель Б.А. Плодоношение и качество семян лиственницы даурской в Юго-Западной Якутии // Исследование растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. – Якутск, 1971. – С. 52-68.
55. Карпель Б.А. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии / Карпель Б.А., Медведева Н.С. / Новосибирск: Наука, 1977. – 118 с.
56. Князева С.Г. Внутривидовой полиморфизм шишек лиственницы сибирской. // Лесоведение. – 2011. – № 1 – С. 38–44.
57. Ковылина О.П. Биометрические и весовые показатели шишек и семян лиственницы сибирской (*Larix sibirica* IdB.) в озеленительных насаждениях г. Красноярска / Ковылина О.П., Сергиякова Ю.Т., Кеня Е.С. // Актуальные проблемы лесного хозяйства. – 2016. – С. 1–4.
58. Ковылина О.П. Особенности семеношения лиственницы сибирской в искусственных фитоценозах лесостепи / Ковылина О.П., Ковылин Н.В., Познахирко П.Ш., Юркевич О.В. // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2012. – С.36–39.

59. Ковылина О.П. Оценка семеношения лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) в озеленительных насаждениях г. Красноярска. / Ковылина О.П. Кеня Е.С. // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – Красн., 2016. – Том 19. – № 19. – С. 31–35.
60. Ковылина О.П. Семеношение лиственницы сибирской в защитных насаждениях Хакасии / Ковылина О.П., Ковылин Н.В., Познахирко П.Ш. // Вестник КрасГАУ. – 2008. – №4. – С. 115–119.
61. Козлова Л.Н. Всхожесть семян лиственницы сибирской в пленочных укрытиях // Лиственница: межвуз. сб. науч. тр.–Красноярск: СибТИ, 1975. – Т. 6. – С.33–39.
62. Козубов Г.М. Аномалии микроспорогинеиз у лиственницы Сукачева на крайнем Севере / Козубов Г.М., Тренин В.В. // Полевая репродукция хвойных. – Новосибирск: Нука, 1973. – Т. 1. – С. 107–109.
63. Козубов Г.М. О краснопыльнековой форме сосны обыкновенной // Ботанический журнал. – 1962.– Т. 47. – №2.– С.276–280.
64. Козубов Г.М. О росте сосны узкокронной формы // Лесное хозяйство. – 1963. – № 10. – С. 23–25.
65. Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственницы секции *Panciseria bes Patschce* //Материалы по истории флоры и растительности СССР.– М., 1946.–Вып.2. – С. 321–364.
66. Комаров В.Л. Класс хвойные (Coniferales) // Флора СССР. –Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Т.1. – С. 130–195.
67. Коновалов Н.А. Основы лесной селекции и сортосеменоводства / Н.А. Коновалов, Е.А. Пугач. – М.: Лесн. пром-ть, 1978. – 37 с.
68. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Азиатской России / Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.

69. Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений / И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2006. – 223 с.
70. Коропачинский И.Ю. Лиственница. – *Larix Mill.* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. – Л.: Наука. Ленингр. Отд-ние, 1989. – С.17 – 20.
71. Коски В. Пустые семена – часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных. – Новосибирск, 1973. – Т. 2. – С. 23–30.
72. Круклис М.В. Развитие репродуктивных структур *Larix Mill.* // Половая репродукция хвойных. – Новосибирск, 1973. – Т. 1. – С.70–82.
73. Круклис М.В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanovskii Sz.*) // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 20–34.
74. Круклис М.В. Лиственница Чекановского / Круклис М.В., Милютин Л.И. – М.: Наука, 1977. – 210 с.
75. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 257 с.
76. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. – Томск, 1927. – Т. 1. – 331 с.
77. Кузьмина Н.А. Географическая изменчивость веса семян лиственницы Сибирской в Средней Сибири / Кузьмина Н.А., Черепнин В.Л. // Лесоведенье. – 1973. – С. 35–39.
78. Кулаков Е.Е. Микроспорогенез и образование пыльцы у лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii N. Dyl.*) на постоянном лесосеменном участке Семилукского лесопитомника / Кулаков Е.Е., Сиволапов А.И. // Лесной вестник. – 2021. – Т. 25. – № 3. – С. 42–48.
79. Лагов И.А. О качестве семян биологических форм лиственницы сибирской // Лесное хозяйство. – 1959. – № 2. – С. 135–143.

80. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
81. Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 368 с.
82. Лигачев И.Н. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР // Леса и лесное хозяйство Бурятской АССР. – М., Изд-во АН СССР, 1962. – С. 189–222.
83. Лоскутов Р.И. Интродукция декоративных древесных растений в южной части Средней Сибири. – Красноярск: ИлиД СО АН СССР, 1991. – 189 с.
84. Макаров В.П. Изменчивость морфологических видов и климатипов лиственницы в географических культурах (Восточное Забайкалье) // Лесоведение. – 2005.– № 4. – С.67–75.
85. Макаров В.П. Полиморфизм лиственницы в бассейне р. Хилок (Восточное Забайкалье) / Макаров В.П., Малых О.Ф., Захаров А.А., Желибо Т.В. // Вестник Крас ГАУ. – 2010.–№ 7. –С. 71–77.
86. Макогон И.В. Качество пыльцы в связи с генетическими особенностями *Picea abies* (L.) Karst. в интродукционном насаждении / Макогон И.В., Коршиков И.И. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2012. – Вып. 105. – С.107–112.
87. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. – Свердловск, 1969. – С. 3–38.
88. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений.–М.: Наука, 1972.– 283 с.
89. Манжос А.М. Биология цветения и оплодотворения лиственницы сибирской при ксеногамном и гейногамном опылении:авт. канд. дисс. – Москва: Ин-т леса. Акад. наук СССР, 1956. – 14 с.

90. Манжос А.М. Заложение и формирование микроспорофилловых колосков у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) в течение годового цикла развития // ДАН СССР. – 1957. – Т. 114. – № 1. – С. 195–198.

91. Манжос А.М. Особенности развития женского гаметофита у лиственницы сибирской при перекрестном опылении и самоопылении // ДАН СССР. – 1952. – Т.35. – № 2. – С. 421–424.

92. Манжос А.М. Типы почек лиственницы сибирской и их фенология // Ботан. журн. – 1959. – Т. 44. – № 8. – С. 1148–1154.

93. Матвеев А.В. Изменчивость качества семян лиственницы сибирской (*Larix Sibirica* Ledb.) на полярной границе леса / Матвеев А.В. Семерилов Л.Ф. // Экология. – 1995. – № 1. – С.13–19.

94. Матвеева Р.Н. Особенности выращивания посадочного материала и лесных культур хвойных пород в Восточной Сибири / Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. – Красноярск: КГТА, 1997.–200 с.

95. Медведева Н.С. Плодоношение лиственницы даурской на севере Якутии// Исследования растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР.– Якутск, 1971. – С. 69–75.

96. Мейер-Меликян Н.Р. Особенности строения пыльцевых зёрен некоторых представителей семейства *Pinaceae* по данным электронной микроскопии / Мейер-Меликян Н.Р., Токарев П.И. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2004. – Т. 109. – С.19–21.

97. Мельник П.Г. Рост различных видов лиственницы в Подмосковье // Леса Евразии – Уральские горы: Материалы V Международ. конф. молодых учёных, посвященной 175-летию первого лесоустройства на Урале и 160-летию со дня рождения лесоведа Ф.А. Теплоухова. – М.: МГУЛ, 2005б. – С. 125–127.

98. Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении: в 2 ч. Часть II. – СПб., 1877. – 884 с.

99. Милютин Л.И. Изменчивость качества семян лиственницы и сосны в Монголии и прилегающих районах России / Милютин Л.И., Жамъянсурен С., Барченков А. П., Новикова Т.Н., Бужинлхам Ц. // Лесоведение. – 2013. – № 1. – С.3–8.
100. Милютин Л.И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореальной зоны. – 2003. – Т. 21. – №1. – С. 1–4.
101. Милютин Л.И. Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зоне контакта их ареалов (на примерах лиственниц сибирской и даурской): автореф. дис. д-ра биол. наук. – Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СОАН СССР, 1983. – 45 с.
102. Милютин Л.И. Некоторые данные об изменчивости лиственницы Чекановского // Лиственница. – Тр. СибТИ, 1964. –Т.2. – С.15–79.
103. Милютин Л.И. Семеношение и качество семян лиственницы в Забайкалье // Экология семенного размножения хвойных Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. – С. 88–95.
104. Мишуков Н.П. Об узко- и ширококронных формах сосны в Приобских борах // Труды по лесному хозяйству Сибири. – 1964. – Вып. 8. – С. 134–138.
105. Монозон-Смолина М.Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Ботан. журн.– 1949. – № 4. – С.352–380.
106. Надеждин В.В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в подзоне хвойно-широко-лиственных лесов.– М.: Наука, 1971. – 129 с.
107. Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. – Новосибирск, 1960. – 131 с.
108. Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. – 168 с.
109. Николаев П.Н. Оценка белковости зерна и адаптивности коллекционных сортов ярового ячменя в условиях южной лесостепи Омской области / Николаев

П.Н., Юсова О.А., Аниськов Н.И., Сафонова И.В., Братцева Л.И. // Агрофизика. – 2019. – № 1. – С. 45–51.

110. Николаева М.А. Географическая изменчивость лиственницы в опытных лесных культурах Республики Башкортостан / Николаева М.А., Орлова Л.В., Крестьянов А.А., Каматов Д.Н. // Сиб. лесн. журн. – 2019. – № 1. – С. 30–43

111. Огиевский В.В. Об эффективности лесовосстановительных мероприятий в горных сосновых лесах Сибири и Забайкалья // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. – Чита: Изд-во Забайкал. филиала геогр. об-ва, 1971. – Вып. 2. – С.73–76.

112. Окунев П.П. Две биологические формы лиственницы сибирской и их лесосеменное значение // Лесное хозяйство. – 1953. – № 5. – С. 51.

113. Онучин В.С. О некоторых морфологических признаках Лиственницы сибирской, произрастающей в Туве // Лиственница (сборник статей). – 1962. ХХІХ. – С. 22–35.

114. Орленко Е.Г. Ранняя диагностика наследственных свойств плюсовых хвойных деревьев // Доклады ученых участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород.– Пушкино, 1972. – С. 71–78.

115. Павлов И.Н. Динамика посевных качеств семян *Larix sibirica* Ledeb.в насаждениях юга Сибири с 1936 по 2000 гг. / Павлов И.Н. Миронов А.Г.// Хвойные бореальные зоны. – 2003. – Вып. 3. – С.14–21.

116. Пак Л.Н. Особенности выращивания культур лиственницы Чекановско- го в Забайкальском крае / Пак Л.Н., Бобринев В.П., Банщикова Е.А. // Междунар. журн. прикл. и фундамент. иссл. – 2015. – № 2–1. –С. 91–95.

117. Пак Л.Н. Особенности выращивания сеянцев лиственницы в питомниках Байкальского бассейна / Пак Л.Н., Бобринев В.П.// Вестн. КрасГАУ. – 2013. – № 12. – С. 157–161.

118. Панин В.А. Биологические и лесоводственные особенности форм ели среднетаежной зоны европейской, территории СССР: автореф. канд. дис. – Новосибирск, 1960. – 21 с.
119. Петров С.А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений / Петров С.А., Драгавцев В.А. // Лесоведение. – 1969. – № 5. – С. 84–92.
120. Пименов А.В. Анализ посевных качеств семян и начальных этапов развития *Pinus sylvestris* L. в различных местообитаниях / Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. // Раст. ресурсы. – 2004. – Т. 40. – Вып. 2. – С.42–52.
121. Пименов А.В. Индивидуальная изменчивость качественных характеристик семенного потомства *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на евтрофном болоте / Пименов А.В., Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. // Бот.журн. – 2009. – Т. 94. – № 10. – С.1549–1554.
122. Пименов А.В., Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) / Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. // Ботан. журн. – 2011. – Т. 96. – № 3. – С.367–376.
123. Пименов А.В. Внутривидовая изменчивость качества семян и развития сеянцев *larix sibirica* ledeb. при посевном эксперименте. / Пименов А.В., Аверьянов А.С., Седельникова Т.С. // Сибирский лесной журнал – 2021. – № 3. – С. 17–26.
124. Поздняков Л.К. Даурская лиственница. – М.: Наука, 1975. – 310 с.
125. Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. – 1999. – № 1. – С.68–73.
126. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. – М.: Наука, 1964а. – 190 с.

127. Прокушкин С.Г. Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне центральной Эвенкии. / С.Г. Прокушкин., А.П. Абаимов, А.С. Прокушкин – Красноярск: ИЛ СО РАН «ДарМм-печать», 2008. – 161 с.
128. Протопопов Е.Н. Вегетативное размножение хвойных в Средней Сибири// Селекция хвойных пород Сибири. – Красн., 1978. – 170 с.
129. Пугач Е.А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале: автореф. канд. дис. – Свердловск, 1964. – 25 с.
130. Путенихин В.П. Внутривидовая фенотипическая изменчивость лиственницы Сукачевана на Урале / Путенихин В.П., Фарукшин Г.Г. // Лесоведение. – 2004. – № 1. – С.38–47.
131. Путенихин В.П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно генетическая структура. / Путенихин В.П., Фарукшин Г.Г., Шигапов З.Х. – М.: Наука, 2004. – 276 с.
132. Путенихин В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ РАН, 1993.– 195 с.
133. Путенихин В.П. Микроэволюционные аспекты внутривидовой дифференциации Лиственницы Сукачева на Урале // Хвойные бореальные зоны – 2003 – вып.1. – С. 21–27.
134. Репродуктивные структуры голосеменных.– Л: Наука, 1982. – 104 с.
135. Речин С.П. О видовом разнообразии лиственницы Сихотэ-Алиня // Политологические исследования на Дальнем Востоке. –Владивосток: ДВНЦ ФН СССР, 1987. – С.13–20.
136. Рождественский Ю.В.Микроспорогенез лиственницы сибирской в западно-сибирском заполярье / Рождественский Ю.В. Семериков Л.Ф. // Экология. – 1995. – №4 – С. 263–276.
137. Рожков А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. – М.: Наука, 1965. – 180 с.

138. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика – Минск: Высшая школа, 1967. – 320 с.
139. Романова Л.И. Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенной нагрузки / Романова Л.И., Третьякова И.Н. // Онтогенез. – 2005. – Т 36. – №2. – С.128.
140. Ромедер Э. Генетика и селекция лесных пород / Ромедер Э., Шёнбах Г. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 268 с.
141. Сапожников В.В. Монгольский Алтай в истоках Иртыша и Кобдо – Томск: Типо-литография Сибирского товарищества печатного дела, 1949.– 54 с.
142. Седельникова Т.С. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири / Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П. // Ботан. журн. – 2004б. – Т. 89. – № 5. – С. 718–733.
143. Седельникова Т.С. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяции *Larix sibirica* (Pinaceae) из западной Сибири / Седельникова Т.С., Пименов А.В. // Ботан. журнал. – 2005. – Т.90. – № 4. – С. 582–593.
144. Седельникова Т.С. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. // Лесоведение – 2004а. – № 6. – С.1–5.
145. Седельникова Т.С. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. // Лесоведение – 2007. – № 4. – С.44–50.
146. Седельникова Т.С. Репродуктивные показатели хвойных в болотной согре и на суходоле / Седельникова Т.С., Пименов А.В. // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2006. – № 7. – С.116–121.
147. Седельникова Т.С. Качество семян морфотипов лиственницы сибирской в контрастных экотопах юга Сибири / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Аверьянов А.С. // Материалы всероссийской научно-практической конференции

«Технологии и оборудования садово-паркового и ландшафтного строительства». – Красноярск, 2016. – С. 101–104.

148. Седельникова Т.С. Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия / Седельникова Т.С., Пименов А.В. // Бот. журн.–2017. – Т. 102. – № 5. – С.693–697.

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

150. Семериков Л.Ф. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России /Л.Ф.Семериков, Ю.Н.Исаков, В.В.Тараканов, В.Л.Семериков, Н.В.Глотов // Лесохозяйственная информация. – 1998. – №9. – С.3–12; №10. – С.29–40.

151. Сиволапов А.И. Соблюдение правил лесосеменного районирования и устойчивость и качество лесных культур // Подготовка кадров в условиях перехода на инновационный путь развития лесного хозяйства: научнопрактическая конференция. – Воронеж, 2021. – С. 372–374.

152. Сизых О.А. Формовое разнообразие и кариологические особенности лиственницы сибирской (*Larix Sibirica* Led) юга Сибири / Сизых О.А., Квитко О.В., Муратова Е.Н., Тихонова И.В. // Хвойные бореальные зоны. – 2006. – Том 13. – № 2 – С. 202–210.

153. Сизых О.А. Формовое разнообразие лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в природных популяциях юга Сибири / Сизых О.А., Тихонова И.В., Муратова Е.Н. // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2009. – №1. – С. 88–92.

154. Сныткин Г.В. Запас горючих материалов в опаде, напочвенном покрове и древостое лиственничных молодняков Охотского побережья и верхнего течения р. Колымы // Исследования растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. – Якутск, 1971. – С. 83–93.

155. Соколов С.Я. Хорология древесных растений СССР / Соколов С.Я., Связева О.А. – М.–Л.: Наука, 1965. – 38 с.
156. Стариков Г.Ф. Леса северной части Хабаровского края (низовья Амура и Охотское побережье). – Благовещенск: Хабар.кн. Изд-во, 1961. – 208 с.
157. Сукачев В.Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. – М.–Л.: Новая деревня, 1924. – С. 12–44.
158. Сукачев В.Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах // Труды и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности. – Л., 1931. – Вып. 10. – С. 47–56.
159. Сукачев В.Н. Что такое фитоценоз // Сов.бот. – 1934. – № 5. – С. 4–18.
160. Сурсо М.В. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги / Сурсо М.В., Барабин А.И., Болотов И.Н., Филиппов Б.Ю. // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2012. – № 6. – С.7–15.
161. Сурсо М.В. Внутривидовой полиморфизм и генетическая изменчивость лиственницы в природных популяциях на севере европейской части России // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. научн. тр. – Архангельск: изд-во АГТУ, 2003. – Вып. 6. – С. 115–122.
162. Сурсо М.В. Морфология пыльцевых зерен и особенности прорастания *in vitro* пыльцы некоторых видов голосеменных // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. научн. тр.– Архангельск: изд-во АГТУ, 2003. – Вып. 6. – С. 105-114.
163. Сурсо М.В. Пыльцевой режим в хвойных насаждениях Севера // Лесной вестник. – 2009. – 3(66). – С. 33–38.
164. Телятников М.Ю. Особенности прорастания семян лиственницы сибирской на северном пределе ее ареала в Западной Сибири / Телятников М.Ю., Пристяжнюк С.А. // Лесоведение. – 1999. – № 4. – С. 73–76.
165. Темботова Ф.А. Изменчивость пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка

“Приэльбрусье” (Центральный Кавказ) / Темботова Ф.А., Моллаева М.З., Пшегусов Р.Х. // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2017. – Т. 11. – С.55–61.

166. Тимофеев В.П. Лиственница в культуре. – М.-Л.: Гослестехиздат, 1947. – 296 с.

167. Тимофеев В.П. Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 160 с.

168. Тимофеев В.П. Лесные культуры лиственницы – М.: Лесн. пром-сть, 1977. – 216 с.

169. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 599 с.

170. Токарев П.И. Палинология древесных растений, произрастающих на территории России: автореф. дис. докт. биол. наук. – М.: МГУ, 2004. – 55 с.

171. Тольский А.П. Частное лесоводство // Лесное семеноведение. Часть 1. – Л., 1927. – 276 с.

172. Тренин В.В. Цитоэмбриология лиственницы. – Л.: Наука, 1986. – 88 с.

173. Третьякова И.Н. Особенности формирования генеративных органов лиственницы сибирской и их морфогенетический потенциал / Третьякова И.Н., Баранчиков Ю.Н., Буглова Л.В., Белорусова А.С., Романова Л.И. // Успехи современной биологии– 2006. – Том 126. – №5 – С. 472–480.

174. Третьякова И.Н. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса / Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. // Экология. – 2004. – №1. – С. 1–8.

175. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. – Новосибирск: Наука, 1990. – 157 с.

176. Усольцев В.А. Этюды о наших лесных деревьях. – Екатеринбург: Банк культурной информации, 2008. – 183 с.

177. Уфимцев М.Д., Терёхина Н.В. Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистемы Санкт-Петербурга. – СПб: Наука, 2005. – 339 с.

178. Уханов В.В. Лиственница // Деревья и кустарники СССР. – М.-Л: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 1. – 464 с.
179. Шрёдер Р. Указатель растений Дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. – М.: Типолитография И.И. Кушнера, 1899. – 78 с.
180. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. – Красноярск: Красноярское книжн. издат., 1965. – 35 с.
181. Юрасов П.Б. Геометрический способ определения формы шишек лиственницы сибирской / Юрасов П.Б. Лобанов А.Л. // Лесоведение. – 2004. – № 2 – С. 76–79.
182. Яблоков А.С. Селекция древесных пород. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 487 с.
183. Abaimov, A.P. Variability and Ecology of Siberian Larch Species / Abaimov A.P.; Lesinski J.A.; Martinsson O.; Milyutin L.I.// Swedish University of Agricultural Sciences. –1998. –Vol. 43. – P. 123.
184. Anderson Ø.M. Anthocyanins from reproductive structures in *Pinaceae* // Biochemical Systematics & Ecology. –1992.– Vol. 20.– P. 145–148.
185. Andersson E. A summary of meiotic investigations in conifers / Andersson E., Ekberg I. and Eriksson G. // Stud. For. Suec. – 1969. – N 70 – P. 1–20.
186. Bell B.A. Cedrus atlantica pollen morphology and investigation of grain size variability using laser diffraction granulometry / Bell B.A., Bishop T.H., Fletcher W.J., Ryan P., Ilmen R. // Palynology.– 2018.– Vol. 42.– N 3.– P. 339–353.
187. Chandler C., Mavrodineanu S. Meiosis in *Larix laricina* Koch // Contrib. Boyce Thompson Inst. – 1965. – Vol. 23. – № 4. – P. 67–76.
188. Chira E. The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Pinus sylvestris* // Biologia.– 1973.– Vol. 28.– № 7.– P. 515–527.
189. Christiansen H. On the development of pollen and the fertilization mechanism of *Picea abies* (L.) Karst. // Silvae Genetica.– 1972.– Bd 21.– H.1-2.– P. 51-61.

190. Danti R. Old world and new world Cupressus pollen: morphological and cytological remarks / Danti R., Della Rocca G., Mori B., Torraca G., Calamassi R., Mariotti Lippi M. // Plant Systematics & Evolution.– 2010.– Vol. 287.– № 3.– P. 167–177.
191. Depciuch J. Identification of birch pollen species using FTIR spectroscopy / Depciuch J., Kasprzyk I., Drzymała E., Parlinska-Wojtan M. // Aerobiologia.– 2018.– V. 34.– Iss. 4.– P. 525–538.
192. Dzyuba O.F. Natural polymorphism of pollen grains of race *Larix Hill* representatives and indication of the environment quality. / Dzyuba O.F., Kondakova O.V., Tokarev P.I., Leunova V.M. // Palinologiya: stratigrafiya geokologiya i geokologiya.– St. Peterburg, 2008.– Vol. 1.– P.237–246.
193. Ekberg I. Meiosis and pollen fotation in *Larix* / Ekberg I., Eriksson G., Sulikova Z. // Ibid.– 1968.– Vol. 59.– № 2/3.– P. 427–138.
194. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L., with an addition on pollen-morphological terminology // Svensk Botanisk Tidskrift. – 1945. – 39.– P. 279–285.
195. Erdtman G. Pollen Morphology and Plant Taxonomy–Angiosperms. Almqvist and Wiksell, Stockholm, 1952.–539 p.
196. Eriksson G. Meiosis inverstigation in pollen mother cell of Norway spruce cultivated in a plastic greenhouse / Eriksson G., Ekberg I. and Jonsson A. // Hereditas.– 1970. – Vol. 66.– N 1.– P.1-20.
197. Eriksson G. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation // Stud. Forest. Suec. – 1968. – N 63. – P. 1-131.
198. Foff V. Growth response of European larch (*Larix decidua* Mill.) populations to climate transfer / Foff V., Weiser F., Foggová E., Gömöry D // Silvae Genet.– 2014. – Vol. 63. – N. 1–2. – P. 67–75.
199. Gaussen H. Les gymnospermes actuelles et fossils // Trav. Lab. forest. (Toulouse). – 1960. – T. 2. – Vol. 1. – P. 1–272.

200. Gore P.L. Unilateral cross incompatibility in *Eucalyptus*: the case of hybridisation between *E. globulus* and *E. nitens* / Gore P.L., Potts B.M., Volker P.W., Megalos J. // *Australian Journal of Botany*. – 1990. – Vol. 38. – P. 383–394.
201. Griesbach R. Anthocyanins in cones of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* and *Tsuga* (Pinaceae) / Griesbach R., Santamour F.S. // *Biochemical Systematics & Ecology*. – 2003. – Vol. 31. – № 3. – P. 261–268.
202. Halbritter H. Illustrated pollen terminology / Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. – Vienna: Springer, 2018. – 483 p.
203. Hall J.P. Microsporogenesis in *Larix laricina* // *Can. J. Bot.* – 1982. – Vol. 60. – № 6. – P. 797–805.
204. Hall J.P. Microsporogenesis, pollination and potential yield of seed of *Larix* in N.E. Scotland / Hall J.P., Brown I.R. // *Silvae genet.* – 1976. – Vol.25. – N 3–4. – P. 132–137.
205. Hicks RR.Jr. Evaluation of morphological characters for use in identifying loblolly pine, shortleaf pine and loblolly × shortleaf hybrids // *Castanea*. – 1973. – Vol. 38. – N 82. – P. 182–189.
206. Ho R.H. Pollen Germination of *Larix sibirica in vitro* / Ho R.H., Rouse G.E. // *Can. J. Bot.* – 1970. – Vol 48. – № 2. – P.213–215.
207. Karlman L. Juvenile growth of provenances and open pollinated families of four Russian larch species (*Larix mill.*) in Swedish field tests / Karlman L., Martinsson O., Fries A., Westin J. // *Silvae Genetica*. – 2011. – T. 60. – N. 5. – P. 165–177.
208. Khalil M.A. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // *Can. J. Bot.* – 1974. – Vol. 52. – N. 1. – P. 15–21.
209. Knight Ch. A. On the relationship between pollen size and genome size / Knight Ch. A., Clancy R.B., Gotzenberger L., Dann L., Beaulieu J.M. // *Journal of Botany*. – 2010. – Article ID 612017. – P. 1–7.

210. Kruse S. High gene flow and complex treeline dynamics of *Larix* Mill. stands on the Taymyr Peninsula (north-central Siberia) revealed by nuclear microsatellites / Kruse S., Epp L.S., Wieczorec M., Pstryakova L.A., Stoof-Leichsenring K.R., Herzschuh U. // *Tree Genetics & Genomes*. – 2018. – Vol.14. – N.19. (<https://doi.org/10.1007/s11295-018-1235-3>).
211. Langner W. Zum Problem des Misswuchsanteils in Larch nachkommenschaften // *Allgem. Forstzeitschrift*. – 1966. – Bd 77. – N5. – P. 90–92.
212. Ledebour C.F. *Flora Altaica* – Berlin, 1833. – Vol. 4. – 336 p.
213. Linnaei C. *Species plantarum*. – Stockholm, 1753.– T. 2. – 1200 p.
214. Lukkarinen A.J. Survival, height growth and damages of Siberian (*Larix sibirica* Ledeb.) and Dahurian (*Larix gmelinii* Rupr.) larch provenances in field trials located in southern and northern Finland / Lukkarinen A. J., Ruotsalainen S., Nikkanen T., Peltola H. // *Silva Fenn*. – 2010. – Vol. 44. – N. 5. – P. 727–747.
215. Matziris D. Genetic variation in cone and seed characteristics in a clonal seed orchard of Aleppo pine grown in Greece // *Silvae Genet*. – 1998. – Bd. 47. – H. 1. – P. 37–41.
216. Mayer H. *Fremdlandische Wald- und Parkbaume in Europa* – Berlin, 1906. – 662 p.
217. Mayer H. *Monographie der Abietineen des Japanischen Reiches* – Munchen, 1890. – 104 p.
218. Miller P. *The Gardeners Dictionary* – London, 1754. – Vol. 1. – Edition 4. – 529 p.
219. Ostenfeld C.H. *Larix* Miller / Ostenfeld C.H., C. Syrach-Larsen. // *Die Pflanzenareale*. – Jena, 1930a. – H.7. – Karte 62–64.
220. Ostenfeld C.H. The species of the genus *Larix* and their geographical distribution / Ostenfeld C.H., C. Syrach-Larsen. // *Kongelige Danske Videnskabernes-Selkabs Biologiske Meddelelser*. – Kobenhavn, 1930b. – H.9. – Karte 1–107.

221. Owens J.N. Reproductive biology of larch // Ecology and Management of *larix* Forests – USA, 1992. – P. 97–109.
222. Parlatore Ph. *Pinus* L. in Casimir de Candolle, Prodrromus systematis naturalis Regni Vegetabilis. – 1868. – Vol.16. – Pt. 2. – P. 378-407.
223. Patschke W. Über die extratropischen ostasiatischen Koniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens // Bot. Jahrb. Syst. – 1913. –T.48. – 626–776p.
224. Pilger R. *Larix* // Die natürlichen Pflancenfamilien. – Leipzig, 1926.– Vol. 13. – P. 326–329.
225. Pollen terminology: An illustrated handbook / Eds. Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. – Vienna; N.Y.: Springer-Verlag, 2009. – 264 p.
226. Powell G.R. The pollination mechanism and development after bud burst of cones of *Larix laricina*/ Powell G.R. Kathleen J. Tosh. // Can. J. Bot. – 1991. – Vol 69. – P. 1179–1187.
227. Regel E. Bemerkungen und Untersuchungen über die Arten der Gattung *Larix* // Gartenflora. – 1871a. – Vol. 20. – P. 127–200.
228. Regel E. Revisio specierum generis *Laricis* // Trudy Imp – S.-Peterburgsk. Bot. Sada, 1871b.– V.1– P.55–61.
229. Rehder A. Bibliography of cultivated trees and shrubs // The Macmillan Company – New York, 1949. – 996 p.
230. Ruprecht F.J. Flores Samojedorum Cisuralensium // Материалы к ближайшему познанию прозябаемости Российской империи – 1845. –Vol. 2. – P. 1–67.
231. Schafer W. Beitrag zur Kenntnis der Larchen Eur-Asiens mit besonderer Berücksichtigung der polnischen Larche // Kosmos.– 1913.– №38. – P. 1281– 1322.
232. Schafer W. Beitrag zur Kenntnis der Larchen Eur-Asiens mit besonderer Berücksichtigung der polnischen Larche // Kosmos.– 1913.–№38.– P. 1281-1322.
233. Schiffel A. Form und inhalt der lärche – Wien, 1905. – 136 p.

234. Schweppenderg H.G. Sysematik der Gattung *Larix* // Mitteil. der Dtsch. Dendrol. Ges. – 1935.– Vol 47. – S 8.
235. Sedel'nikova T.S. Chromosomal mutations in Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) on Taimyr Penin- sula /Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. // Biol. Bull. – 2007. – V. 34. – N. 2. – P. 198–201.
236. Sedel'nikova T.S. Karyological Study of Siberian Larch Species *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* in Taimyr/ Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. // Cytology and Genetics. – 2019. – Vol. 53. – No. 3. – P.202–211.
237. Sharma R. Estimates of genetic parameters of cone and seed characters of *Pinus roxburghii* Sargent / Sharma R., Bhalaik R.R. Tembhurne B.V. // J. Tropical For. Sci.– 1999.– Vol. 15.– N. 2.– P. 108–111.
238. Singh H. Embryology of Gymnosperms – Berlin, 1978.– 303 p.
239. Slobodník B. The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.) // Forest genetics.– 2002.– V. 9.– № 4.– P. 309–314.
240. Steven H.M. The native pine woods of Scotland / Steven H.M., Carlisl A. – Edinburg-London, 1959. – 368 p.
241. Varis S. The size and germinability of Scots pine pollen in different temperatures in vitro /Varis S., Reiniharju J., Santanen A., Ranta H., Pulkkinen P. // Grana.– 2011.– Vol. 50.– № 2.– P. 129–135.
242. Vasilevskaya N.V. Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (*Pinaceae* Lindl.) in the Arctic urbanized territory / Vasilevskaya N.V., Domakhina A.D. // Czech Polar Reports.–2018.– Vol. 8.– № 1.– P. 24–36.
243. Wrońska-Pilarek D. Comparative pollen morphological analysis and its systematic implications on three European oak (*Quercus* L., Fagaceae) species and their spontaneous hybrids / Wrońska-Pilarek D., Danielewicz W., Bocianowski J., Maliński T., Janyszek M. // PLoS One. – 2016. –Vol.11. –№8–:e0161762. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161762>.

244. Zederbauer E. Versuche über individuelle Auslese bei Waldbäumen// Cbl. Ges.Forstwesen.– 1912. –Vol. 38, S. 197–204.