

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*581.15:582.477.6

**ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ШИШЕК  
ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ**

© 2011 г. С. Г. Князева

*Институт леса СО РАН им. В.Н. Сукачева*

*660036 Красноярск, Академгородок*

*E-mail: selection@forest.academ.ru*

Поступила в редакцию 14.10.2008 г.

Приведены результаты изучения внутривидовой изменчивости шишек лиственницы сибирской на территории Сибири. Для выделенных ранее форм шишек оценены морфометрические относительные показатели, позволяющие проводить на их основе кластерный анализ и идентифицировать формы шишек. Проведено исследование спектров форм шишек на эндогенном, внутривидовом и межвидовом уровнях.

*Внутривидовая изменчивость, лиственница сибирская, шишки.*

Исследование внутривидовой изменчивости и популяционной структуры видов имеет большое и теоретическое, и практическое значение. Такие исследования тесно связаны с проблемами происхождения и эволюции видов, поскольку именно на уровне отдельных внутривидовых группировок происходят микроэволюционные преобразования и возникновение новых видов. Они позволяют выявить генетические ресурсы видов, оценить их состояние в природе и разработать правильные меры по охране и рациональному использованию видов.

Изучение внутривидового полиморфизма лиственницы сибирской является весьма актуальным. Виды этого рода, с одной стороны, являются важными лесообразующими и хозяйственно-ценными породами на территории России, а с другой, имеется много нерешенных таксономических проблем. Различные исследователи выделяют разное количество видов лиственниц в пределах рода [4]. При рассмотрении синонимии вида Е.Г. Бобров [1] выделяет 20 синонимов, из них 12 видового ранга. Остаются спорными многие внутривидовые таксоны лиственниц. Так, с учетом формы шишек исследователи сводят их разнообразие к набору категорий, предлагая разное число градаций, но не указывая четкие параметры для их выделения.

Для подразделения шишек на формы используется, помимо глазомерного способа, вычисление отношений длины и ширины шишек. Например, В.С. Онучин [6] по отношению длины шишек к их ширине установил три градации для раскрытых шишек – широко-конусовидная, шаровидно-яйцевидная и яйцевидная, для закрытых – яйцевидная и яйцевидно-продолговатая. П.Б. Юрасов, А.И. Лобанов [7] выделяют по данному признаку 4 градации – эллиптические, конусовидные, усеченно-конусовидные, шаровидные и несколько переходных форм. Н.В. Дылис [2] для выделения форм шишек использовал такие показатели, как соотношение ширины и длины шишек, а также положение на шишке наиболее широкой части. Но он не дает четких критериев для выделения градаций и даже однозначных названий для них. Так, в одной работе Н.В. Дылис [2] для формы шишек лиственницы сибирской в одной главе выделяет градации: сплюснуто-яйцевидные, шаровидно-яйцевидные, широкояйцевидные, яйцевидные, овальные, продолговатые, в другой главе – шаровидные, широкояйцевидные, яйцевидные, овальные, удлинено-овальные, обратнояйцевидные.

Исследование полиморфизма и популяционной структуры лиственницы сибирской способствует решению проблем видовой и внутривидовой сис-

тематики вида. Это поможет также выявить морфометрические параметры шишек разных морфологических форм.

### ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Объектами исследования явились географические культуры лиственницы в дендрарии Института леса (30 деревьев) и гербарные сборы лаборатории лесной генетики и селекции из 13 различных мест произрастания на территории Сибири (табл. 1). С каждого дерева брали по

20–50 шишек и измеряли абсолютные размеры – длину шишек ( $H$ ), ширина шишек ( $D$ ), высоту положения самой широкой части шишки ( $h$ ), ширину верхушки шишки на расстоянии 0.5 мм ( $d$ ), а также относительные показатели формы шишек, выраженные в процентах, – отношение ширины шишки к длине ( $Cc$ ), отношение высоты положения самой широкой части шишки к ее длине ( $Ch$ ), отношение ширины верхушки шишки к ее ширине ( $Cd$ ) (табл. 2).

Показатель  $Cc$  характеризует отношение двух основных характеристик шишки – длины и ши-

**Таблица 1.** Пункты сбора материала

Пункт сбора	Координаты			Число шишек
	широта	долгота	высота над ур. моря, м	
Г. Снежногорск (Красноярский край)	68°06'	87°44'	42	28
П. Невонка (Богучанский лесхоз, Красноярский край)	58°27'	98°18'	361	30
Г. Киренск (Киренский лесхоз, Иркутская обл.)	57°47'	107°56'	370	30
Перевал Тарбагатай (Казахстан)	51°30'	107°22'	721	50
П. Ина (Бурятия)	53°23'	110°22'	1411	50
С. Жигалово (Жигаловский лесхоз, Иркутская обл.)	54°51'	105°09'	775	30
Верхне-Катунский лесхоз (Алтай)	52°12'	86°15'	508	30
п. Сон (Хакасия)	54°09'	90°11'	856	60
р. Курей (Алтай)	50°33'	86°56'	1882	40
Тува	50°55'	96°12'	1454	50
Д. Аксеново (Кежемский лесхоз, Красноярский край)	58°55'	101°35'	179	30
П. Болтурино (Проспихинский лесхоз, Красноярский край)	58°18'	99°59'	205	50
П. Туруханск (Красноярский край)	65°49'	87°58'	51	50
Географические культуры дендрария	56°	92°46'	370	300

**Таблица 2.** Относительные показатели для различных форм шишек лиственницы сибирской

Градация	$Cc$	$Ch$	$Cd$
Узкоовальная	50–70	40–60	40–60
Узкояйцевидная	50–70	20–40	20–40
Овальная	70–90	40–60	40–60
Яйцевидная	70–90	20–40	20–40
Шаровидная	90–110	40–60	40–60
Шаровидно-яйцевидная	90–110	20–40	20–40 (50)
Широкоовальная	110–130	40–60	40–60
Широкояйцевидная	110–130	20–40	20–40 (50)

Примечание:  $Cc$  – отношение ширины шишки к ее длине, %;  $Cd$  – отношение ширины верхушки шишки к длине шишки, %;  $Ch$  – отношение высоты положения самой высокой части шишки и длине шишки, %.

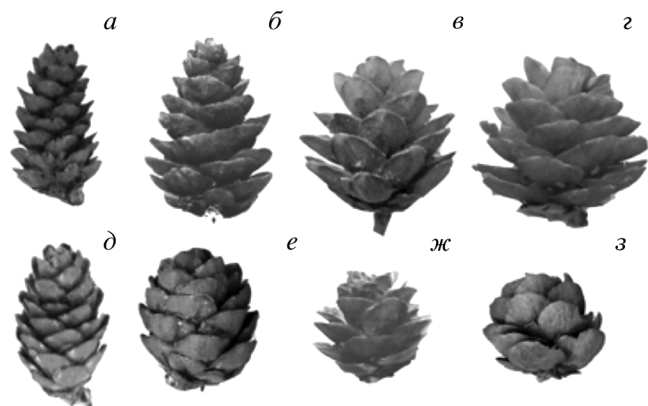


Рис. 1. Примеры шишек разных форм: (а – узкояйцевидная, б – узкоовальная, в – яйцевидная, г – овальная, д – шаровидно-яйцевидная, е – шаровидная, ж – широкояйцевидная, з – широкоовальная.

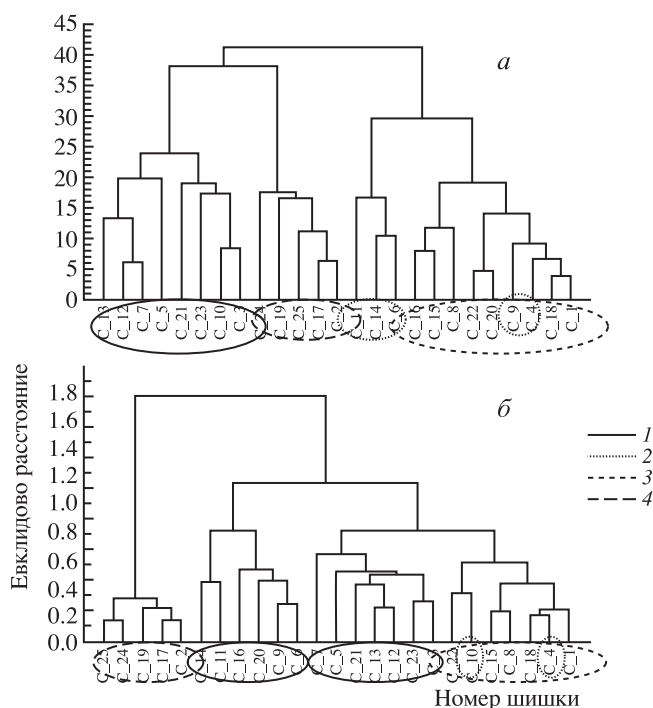


Рис. 2. Разделение на формы по относительным (а) и абсолютным показателям (б): 1 – широкояйцевидная, 2 – яйцевидная, 3 – овальная, 4 – шаровидная.

рины – и является главным. Низкие значения этого показателя иллюстрируют, насколько шишка вытянута в длину, высокие – насколько она приплюснута. Измерения показывают, что если показатель  $C_s$  около 90–110% шишка воспринимается шаровидной, если меньше – овальной, больше – сплюснутой.

Показатель  $C_d$ , характеризующий положение на шишке наиболее широкой ее части, позволяет

выявить степень ее “яйцевидности”. Если показатель имеет значения в пределах 20–40%, то шишка воспринимается как яйцевидная.

Показатель  $Ch$ , наиболее изменчивый и трудно измеримый, характеризует степень острровершинности или туповершинности шишки. Если  $h$  имеет значения менее 10 мм ( $Ch = 20–40\%$ ) шишка воспринимается как острровершинная, если больше 10 мм ( $Ch > 50\%$ ) – как туповершинная.

Полученные данные обрабатывались статистическими методами. Для каждого признака находились: среднеарифметическое ( $\bar{x}$ ), стандартное квадратичное отклонение ( $\sigma$ ), ошибка среднего ( $s_{\bar{x}}$ ). Оценка степени варьирования признаков производилась с помощью коэффициента вариации ( $C.V.$ , %). Амплитуда изменчивости признаков определялась по шкале, предложенной С.А. Мамаевым [5]. Для проверки правильности выделения категорий использовался кластерный анализ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследователи лиственницы сибирской отмечают, что форма шишек – довольно строго наследуемый признак [2]. На отдельном дереве существует несколько форм шишек, одна преобладающая и несколько сопутствующих, и соотношения этих форм могут меняться от года к году. В пределах популяции изменчивость в форме шишек увеличивается. Еще больше она возрастает при рассмотрении популяций из разных мест произрастания.

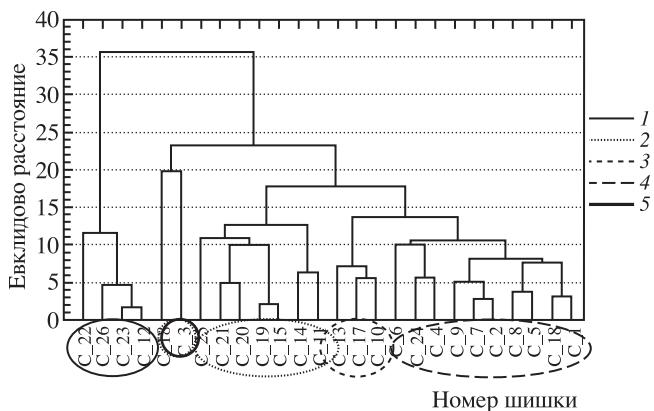


Рис. 3. Разделение на формы по относительным показателям образцов шишек: 1 – шаровидная, 2 – яйцевидная, 3 – широкояйцевидная, 4 – овальная, 5 – узкояйцевидная.

Проблемы в определении форм шишек в большей мере связаны с отсутствием единой методики. Первое затруднение связано с тем, что шишка не является абсолютно радиально-симметричной, в ней можно выделить внешнюю, внутреннюю и боковую стороны. Одни шишки отличаются большей степенью симметричности, другие – меньшей. Выбор стороны шишки может повлиять на результаты измерений и отнесение шишки к той или иной категории. Поэтому важно производить измерения с одной стороны шишек, например, с внешней.

Еще одним затруднением в описании форм шишек является тот факт, что шишки при высыхании раскрываются и форма их изменяется. Таким образом, можно говорить о форме раскрытых и закрытых шишек. Закрытые шишки менее разнообразны по форме, чем открытые. Все разнообразие закрытых шишек можно охарактеризовать тремя формами: узкоовальная, узкояйцевидная и овальная. Узкояйцевидные чаще превращаются в яйцевидные и шаровидно-яйцевидные или широкояйцевидные, узкоовальные – в овальные и широкоовальные или широкояйце-

**Таблица 3.** Абсолютные и относительные параметры шишек и категории, к которым отнесены образцы двумя способами

№ шишки	Абсолютные параметры				Относительные показатели			оп	кл
	<i>H</i>	<i>D</i>	<i>d</i>	<i>h</i>	<i>Cc</i>	<i>Ch</i>	<i>Cd</i>		
1	3.4	2.6	1.2	1.2	76.5	35.3	46.2	4	3
2	3.3	2.7	1.3	1.4	81.8	42.4	48.1	3	3
3	4.0	2.5	1.1	1.1	62.5	27.5	44.0	2	2
4	3.2	2.5	1.3	1.3	78.1	40.6	52.0	3	3
5	3.2	2.4	1.1	1.4	75.0	43.7	45.8	3	3
6	2.9	2.6	1.4	1.4	89.7	48.3	53.8	3	3
7	2.6	2.2	1.0	1.1	84.6	42.3	45.5	3	3
8	3.3	2.6	1.1	1.5	78.8	45.5	42.3	3	3
9	3.0	2.6	1.1	1.4	86.7	46.7	42.3	3	3
10	3.3	3.2	1.3	1.5	97.0	42.4	40.6	6	6
11	3.5	3.1	1.2	1.1	88.6	31.4	38.7	4	4
12	2.2	2.4	1.1	1.2	109	54.5	45.8	5	5
13	3.1	2.9	1.3	1.5	93.5	48.4	43.3	6	6
14	3.2	2.7	1.0	0.80	84.4	25.0	37.0	4	4
15	3.9	2.9	0.70	1.4	74.4	35.9	24.1	4	4
16	4.5	2.9	0.70	1.6	64.4	35.6	24.1	2	2
17	3.5	3.2	1.2	1.4	91.4	40.0	37.5	4	6
18	3.3	2.6	1.0	1.5	78.8	38.5	45.5	3	3
19	4.3	3.2	0.70	1.6	74.4	37.2	21.9	4	4
20	3.9	3.1	0.80	1.0	79.5	25.6	25.8	4	4
21	3.6	3.0	0.80	1.1	83.3	30.6	26.7	4	4
22	1.8	2.0	1.1	1.2	111.1	48.1	55.4	5	5
23	2.8	3.1	1.4	1.3	110.7	55.6	46.4	5	5
24	3.2	2.6	1.2	1.5	81.3	46.2	57.7	3	3
25	3.8	3.0	1.0	1.5	78.9	39.5	33.3	4	4
26	2.7	2.9	1.2	1.4	107	51.9	41.4	5	5

Примечание. *H* – длина шишек; *D* – ширина шишек; *h* – высота положения самой высокой части шишки; *d* – ширина верхушки шишки на расстоянии 0.5 мм; *Cc* – отношение ширины шишки к ее длине, %; *Cd* – отношение ширины верхушки шишки к длине шишки, %; *Ch* – отношение высоты положения самой высокой части шишки и длине шишки, %; *оп* – по относительным параметрам глазомерно, *кл* – по относительным параметрам кластерным анализом.

Таблица 4. Показатели шишек (мм) и уровни их изменчивости (%) для разных пунктов сбора

Пункт сбора	<i>H</i>	<i>D</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>Cc</i>	<i>Ch</i>	<i>Cd</i>
г. Снежногорск	3.38±0.09	2.97±0.06	1.39±0.04	1.39±0.055	88.4±1.03	41.2±1.07	47±1.26
п. Невонка	13.7	11.3	14.8	17.9	6.16	13.8	14.1
	3.34±0.08	3.38±0.07	1.64±0.03	1.42±0.04	94.5±1.19	46.1±0.8	42±0.9
г. Киренск	14.1	12.42	10.24	18.79	6.95	9.19	12.68
	2.42±0.06	2.33±0.07	1.18±0.05	1.23±0.03	96.76±1.24	49.6±1.9	52.7±1.42
п. Тарбагатай	12.07	10.12	17.69	17.18	7.32	14.9	16.51
	2.77±0.05	2.45±0.05	1.23±0.03	1.34±0.03	89±1.84	45.5±1.5	55.4±1.5
д. Ина	13.3	14.5	17.1	14.9	14.6	24.8	19.6
	2.09±0.05	1.92±0.04	1.12±0.03	0.98±0.03	92.5±1.21	46.3±0.85	58.3±1.5
с. Жигалово	17.5	15.7	21.1	24.5	9.25	13	18.3
	3.07±0.05	2.6±0.04	1.26±0.02	1.43±0.03	84.9±1.4	46.9±1.05	48.8±1.2
В. Катунский лесхоз	9	8.82	10.5	12.5	9.1	12.3	14.5
	3.6±0.1	2.98±0.07	1.3±0.04	1.42±0.04	82.1±2.09	36.6±1.4	47.7±1.2
п. Сон	14.7	12.5	17.6	16.7	14	21.7	14.1
	3.04±0.07	2.52±0.05	1.27±0.02	13±0.03	84.1±1.4	44.2±0.7	50.6±0.8
р. Курей	18.5	14.9	16	17.5	12.6	13.2	11.9
	2.9±0.07	2.4±0.06	1.05±0.03	1.25±0.04	82.1±1.9	36.2±1.2	52.7±1.2
Тува	14.2	14.7	20.2	20.1	15.1	21.8	15
	3.2±0.05	2.6±0.04	1.2±0.02	1.36±0.03	83.2±1.2	37.2±0.9	51±0.9
с. Аксеново	10.4	8.76	13.1	13.2	8.86	16.4	11.4
	3.3±0.08	2.9±0.06	1.4±0.03	1.5±0.05	89.5±1.9	43.6±1.6	52.95±1.7
п. Болтурино	14.1	11.7	11.5	17.7	11.8	20.3	18.5
	3.5±0.04	3.14±0.03	1.42±0.03	1.4±0.2	88.5±0.7	40.1±0.6	46.0.4±0.6
п. Туруханск	9.55	7.13	13.4	10	6.36	11.07	10.25
	2.7±0.06	2.38±0.05	1.13±0.03	1.16±0.04	88.03±1.0	42.04±0.8	48.8±1.5
Географические куль- туры	14.6	14.9	14.01	20.9	7.1	11.7	19.2
	3.03±0.04	2.5±0.04	1.07±0.01	1.15±0.01	82.6±1.3	38.24±0.5	48.08±0.8
	21.2	28.08	20.4	18	25.4	21.8	27.3

Примечание. *H* – длина шишек; *D* – ширина шишек; *h* – высота положения самой высокой части шишки; *d* – ширина верхушки шишки на расстоянии 0,5 мм; *Cc* – отношение ширины шишки к ее длине, %; *Cd* – отношение ширины верхушки шишки к длине шишки, %; *Ch* – отношение высоты положения самой высокой части шишки и длине шишки, %. Для каждого показателя верхняя строка –  $\bar{x} \pm S_x$ , нижняя строка – *C. V.*

видные, а овальные – в шаровидные и широкоовальные.

Для характеристики формы раскрытых шишек нами использованы 8 градаций с названиями, предложенными Н.В. Дылисом [2]. Для того чтобы найти численные морфометрические характеристики каждой формы, были определены длина и ширина образцов шишек, высота расположения самой широкой части шишки и ширина вершинки шишки на расстоянии 0.5 мм. После предварительного исследования и проведения кластерного анализа составлена таблица с относительными параметрами для каждой формы шишек (табл. 2, рис. 1).

На первом этапе использованы фотографии шишек, относящихся к выделенным Н.В. Дылисом формам [2, 3]. Были измерены и рассчитаны все параметры шишек. Кластерный анализ показал, что относительные признаки более информативны при выделении форм, чем абсолютные (рис. 2). В первом случае было два образца, отнесенных кластерным анализом к другой категории, чем это было сделано Н.В. Дылисом, во втором – 4. Но эти два образца, действительно, являются спорными, и глазомерно трудно определить, к какой категории их правильнее отнести. По остальным образцам наблюдалось совпадение, что говорит о правильном выборе шкал значений для форм.

На втором этапе исследованы шишки деревьев, произрастающих на территории дендрария Института леса СО РАН. Исследование шишек в географических культурах показало, что в пределах одного дерева существуют шишки нескольких форм: одна является преобладающей и 2–3 – сопутствующие. Каждое дерево характеризуется своим набором форм, который остается более или менее постоянным от сезона к сезону. Изменчивость спектра форм шишек от дерева к дереву определяется, в первую очередь, генетическими факторами. По данным Н.В. Дылиса [2], при выращивании географических культур дерева воспроизводят форму шишек, характерную для родительских растений. Изменения же от сезона к сезону определяются, в первую очередь, изменениями условий в каждый вегетационный период.

Ниже приведен пример работы по определению формы шишек (табл. 3, рис. 3). В табл. 3 сопоставляются результаты, полученные с использованием таблицы форм и кластерного анализа.

Как правило, результаты различаются незначительно.

Далее были исследованы шишки гербарных сборов лиственницы сибирской из 13 пунктов, расположенных на территории Сибири (табл. 4). Самые крупные шишки обнаружены в сборах с Алтая (Верхняя Катунь), центральных районах Красноярского края (Проспихинский лесхоз) и с Таймыра (Снежногорск). Самые мелкие шишки – в сборах из Бурятии. Измерения показали, что размеры шишек несколько уменьшаются с продвижением за восток.

Спектр форм шишек особенно широк для горных популяций (перевал Тарбагатай, Алтай). Преобладающей формой для всех популяций – овальная, изредка шаровидная, причем с продвижением на восток число шаровидных шишек несколько увеличивается.

**Заключение.** В результате проведенных исследований определены относительные значения морфометрических показателей шишек лиственницы сибирской для выявления их форм с использованием градаций, выделенных Н.В. Дылисом. Это позволяет проводить кластерный анализ при определении принадлежности образцов к той или иной форме.

Установлено, что форма шишек является довольно изменчивым признаком. Даже на одном дереве можно обнаружить шишки разной формы. Но от года к году спектр форм шишек на дереве изменяется мало, тогда как от дерева к дереву может значительно изменяться. Еще более широким спектром обладают популяции. Рассмотрение эколого-географической изменчивости не выявило четких закономерностей. Можно отметить некоторое уменьшение размеров шишек и преобладание шаровидной формы их с продвижением на восток.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
2. Дылис Н.В. Сибирская лиственница. М.: Изд-во московского общества испытателей природы, 1947. 138 с.
3. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.
4. Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. Состояние и перспективы. М.: ВНИИЛМ, 2004. Ч. 1. 182 с.

5. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с. Туве // Лиственница. Красноярск: СТИ, 1962. Т. 29. Вып. 1. С. 22–35.
6. *Онучин В.С.* О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в 7. *Юрасов П.Б., Лобанов А.И.* Геометрический способ определения формы шишек лиственницы сибирской // Лесоведение. 2004. № 2. С 76–79.

## **Intraspecific Polymorphism of Siberian Larch Cones**

**S. G. Knyazeva**

The data on the intraspecific variability of Siberian larch cones are presented. The relative morphometric indices for the different cone forms selected before are assessed. They allow performing the cluster analysis and identifying the cone forms. Spectra of cone forms are investigated on the endogenous, intrapopulation and interpopulation levels.