

Е. А. Пугач

### О новой форме лиственницы Сукачева

(Уральский лесотехнический институт)

В данном сообщении излагается пример наиболее интересной морфологической изменчивости генеративных органов и частично вегетативных у лиственницы Сукачева на Среднем Урале. Поскольку изменчивость коснулась таких важных органов, как генеративных, нам кажется возможным выделить обнаруженные деревья лиственницы в особую форму — отогнуточешуйчатую. По нашим сведениям, выделенные формы по тем особенностям в строении шишек и чешуй, которые излагаются ниже, у лиственницы Сукачева ранее не проводилось.

Отличие этой формы от обычной заключается в ярко выраженном отгибе семенных чешуй к наружи, а в средней и верхней частях шишки такой отгиб носит характер загиба (заворота). На рис. 1 показана эта особенность строения шишек в сравнении с «обычной» формой.

Деревья отогнуточешуйчатой формы обнаружены к настоящему времени в 3 точках Среднего Урала на удалении одна от другой в пределах 4—70 км.

Наиболее представительно по количеству деревьев этой формы — Монетное лесничество Березовского лесхоза, в 10 квартале которого обнаружено 15 деревьев этой формы. Посадение (лиственничник разнотравный), в котором растут указанные деревья, было неоднократно пройдено рубками разного назначения (на прииск, санитарные) и в настоящее время имеет состав 8Л1С1Б с полнотой 0,4—0,5. Средний возраст по лиственнице и сосне колеблется в пределах 120—160 лет.

Другая группа деревьев располагается несколько в стороне от первой (3—4 км южнее) и представлена только тремя деревьями выделяемой формы. В настоящее время окружение данной группы деревьев довольно разнообразное (бе-

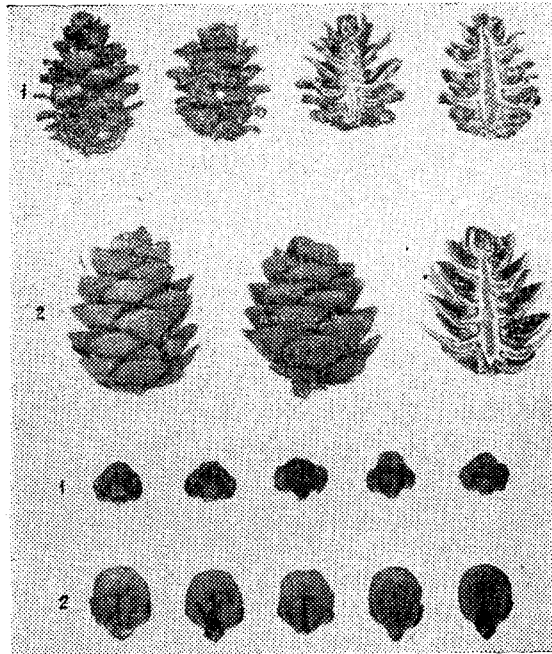


Рис. 1. Шишки и семенные чешуи у лиственницы:  
1—отогнуточешуйчатые формы; 2—обычные формы.

реза, ель) и установить более или менее достаточно очерченный тип леса нам не удалось. При грубом приближении можно отнести эту часть насаждения к ельнику-кисличнику.

Последним местом обнаружения отогнуточешуйчатой формы является 106 квартал Уральского учебно-опытного лесхоза (окр. г. Свердловска), удаленный от первых двух на расстояние около 70 километров. Здесь нам удалось обнаружить лишь одно дерево этой формы в типе леса сосняк ягодниковый. Состав насаждения 7С2Л1Б ед. Ос, полнота 06—07 и средний возраст по лиственнице 120—160 лет.

Приведенная характеристика условий местопроизрастания деревьев отогнуточешуйчатой формы довольно типична для Среднего Урала и не может быть принята доказательной в объяснении модификационной изменчивости в строении шишек. Крайне редкий характер встречаемости этих деревьев дополнительно отвергает подобное объяснение и требует поисков ответа в ином плане.

### Методика и результаты исследования

Несмотря на явную обособленность деревьев выделяемой формы от обычных характером строения шишек, формой семенных чешуй, мы сочли необходимым провести и сравнительный биометрический анализ количественных показателей этих морфологических признаков, поскольку в изучении индивидуальной изменчивости лиственницы ему уделяется значительное внимание всеми исследователями (В. Н. Сукачев, Н. В. Дылис, Е. П. Верховцев и др.).

Изучению были подвергнуты зрелые шишки одного года урожая с деревьев обычной формы и рядом растущих — отогнуточешуйчатой формы. Хвоя для изучения бралась также с этих деревьев, с одной высоты и с побегов одного возраста.

Методика изучения изменчивости шишек, чешуй, хвои, коры и кроны использовалась общепринятая с некоторыми дополнениями, ранее нами описанными [7, 8].

Полученные результаты в целях компактности расположения материала помещаются в таблицах 1 и 2, в которых по каждому признаку даются статистические показатели по «обычной» форме и «отогнуточешуйчатой» с вычислением в необходимых случаях показателя существенного различия между ними ( $t$ ).

#### Генеративные органы (табл. 1)

а) По длине шишек отмечено существенное различие ( $t = 14,2$ , т. е. более 3). Эти формы отличаются и по амплитуде колебаний крайних значений. Она выше у обычной формы.

б) По ширине шишек существенного различия не установлено ( $t < 3$ ).

в) По форме шишек (в закрытом состоянии) отогнуточешуйчатые хорошо вписываются в продолговатую и яйцевидную с показателем отношения ширины к длине шишек, равным 0,75 (от 0,64 до 0,91). У обычной — форма шишек более продолговата, показатель равен 0,66 (от 0,54 до 0,80).

В раскрытом состоянии формы шишек как бы меняют свою принадлежность и на рис. 1 отчетливо видна явная продолговатость отогнуточешуйчатых и яйцевидность у обычных деревьев лиственницы.

г) Число чешуй также отграничивает обе рассматриваемые формы. Обычная форма существенно отличается как по средневариационному значению чешуй в одной шишке ( $t = 16,2$ ), так и по крайним значениям и амплитуде колебаний их.

д) Длина и ширина семенных чешуй. По длине установлен показатель различия, равный 34,4, а по ширине — 3,8. На рис. 1 эта особенность хорошо видна у отогнуточешуйчатой формы, у которой длина чешуй равна ширине. По форме они приближаются к круглой (отношение ширины к длине равно 0,85—1,00 и даже более 1,00), а по очертанию хорошо подходят под щитовидную форму.

е) Длина и ширина кроющих чешуй принимает большие размеры у отогнуточешуйчатой формы. Особенно хорошо это подчеркивают показатели различия, равные 27,7 и 38,1.

Таблица 1

Сравнительная характеристика изменчивости генеративных органов у обычной и отогнуточешуйчатой форм

Признаки формы	<i>n</i>	Крайние варианты	$M \pm m$	$\pm \sigma$	C, %	P, %	<i>t</i>
<b>Длина шишек:</b>							
отогнуточешуйчатая	450	17—34	25,6 $\pm$ 0,21	4,30	16,8	0,82	14,2
обычная	420	19—40	29,3 $\pm$ 0,19	3,95	13,4	0,67	
<b>Ширина шишек:</b>							
отогнуточешуйчатая	450	15—26	19,4 $\pm$ 0,11	2,30	9,0	0,57	2,3
обычная	420	14—24	19,0 $\pm$ 0,09	1,89	9,9	0,48	
<b>Отношение <math>\frac{\text{ширина}}{\text{длина}}</math>:</b>							
отогнуточешуйчатая	450	0,64— 0,91	0,75 $\pm$ 0,003	0,06	8,4	0,40	22,5
обычная	420	0,54— 0,80	0,66 $\pm$ 0,003	0,06	9,6	0,45	
<b>Число семейных чешуй:</b>							
отогнуточешуйчатая	450	21—27	24,0 $\pm$ 0,07	1,41	5,9	0,29	16,2
обычная	420	24—38	31,3 $\pm$ 0,15	3,12	9,9	0,48	
<b>Длина семенных чешуй:</b>							
отогнуточешуйчатая	503	8—12	9,0 $\pm$ 0,04	0,92	10,2	0,45	34,4
обычная	540	9—15	12,1 $\pm$ 0,09	1,08	8,9	0,75	
<b>Ширина семенных чешуй:</b>							
отогнуточешуйчатая	503	9—11	10,5 $\pm$ 0,03	0,67	6,4	0,28	3,8
обычная	540	8—12	10,3 $\pm$ 0,05	1,04	10,1	0,48	
<b>Длина кроющих чешуй:</b>							
отогнуточешуйчатая	303	6— 8	7,1 $\pm$ 0,01	0,28	3,9	0,20	27,7
обычная	244	6— 7	6,6 $\pm$ 0,02	0,40	6,4	0,31	
<b>Ширина кроющих чешуй:</b>							
отогнуточешуйчатая	303	4— 5	4,83 $\pm$ 0,01	0,25	3,3	0,20	38,1
обычная	244	4— 5	4,25 $\pm$ 0,01	0,22	5,2	0,22	

ж) В отличие от обычной формы у отогнуточешуйчатой семенные чешуи голые, блестящие и лишены того бурного опушения рыжеватыми волосками, который свойственен первой форме. Проведенная регистрация при созревании шишек на протяжении всего вегетационного периода показала, что опушение несвойственно и молодым шишкам.

з) У отогнуточешуйчатой формы семенные кроющие чешуйки и крылатки более темной пигментации. Более темная окраска отмечена и в цвете хвои.

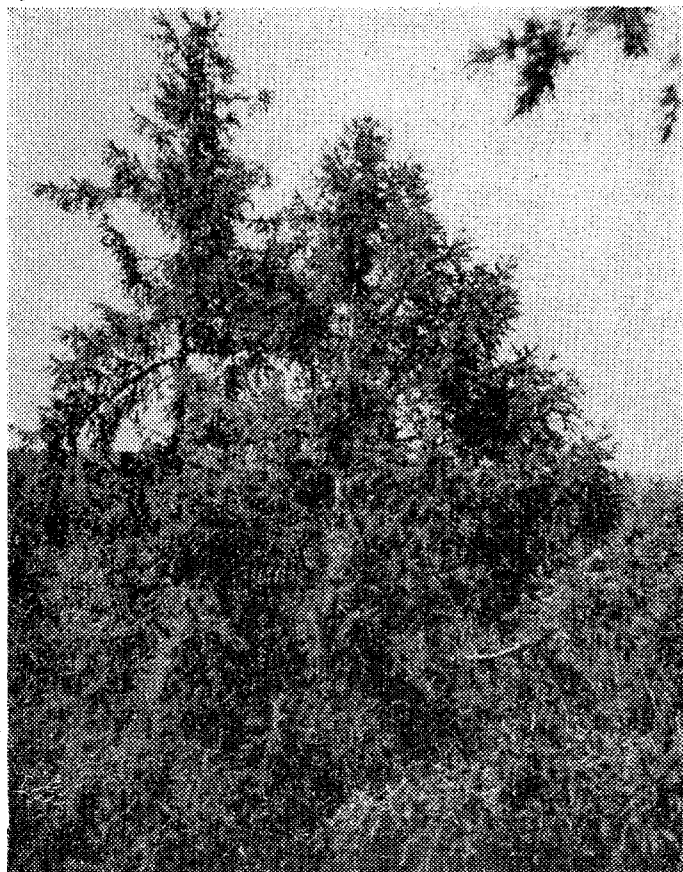


Рис. 2. Строение и форма крон: слева—у отогнуточешуйчатой формы, справа — у обычной формы.

### Вегетативные органы

Изучению были подвергнуты следующие признаки: размер хвои и число хвоинок в пучке; характер строения коры, строение и форма кроны. Полученные данные помещены в таблицу 2, анализ которых позволяет отметить следующие особенности:

а) по длине хвои преимущество принадлежит деревьям обычной формы (показатель различия равен 9,3);

б) по числу хвоинок в одном пучке различие несущественно, но у обычной формы возможны большие колебания крайних значений признака (15—51 и 15—47);

в) в строении и форме кроны также обнаружены отличия, которые хорошо переданы на рис. 2. Рыхлое строение, неясная конфигурация кроны свойственны отогнуточешуйчатой форме;

г) дерево отогнуточешуйчатой формы отличается правильным симметричным рисунком корковых пластин и мелкобороздчатостью. Дерево обычной формы имеет кору с глубокими, неправильно идущими по стволу бороздками. На рис. 3 отчетливо видны эти особенности в строении коры. Непосредственная близость деревьев обеих форм сводит на нет предположение модификационной изменчивости как в строении кроны, так и коры.

Таблица 2

Признаки	Обычная форма		Отогнуточешуйчатая форма		
	$M \pm m$	крайние варианты	$M \pm m$	крайние варианты	$t$
Длина хвои (мм)	$37,1 \pm 0,81$	24—52	$26,8 \pm 0,62$	18—38	9,3
Число в пучке (шт.)	$29,3 \pm 1,17$	15—51	$29,3 \pm 0,78$	15—47	0,42
Форма и строение кроны	Пирамидальная, компактная, плотная		Неясно широкопирамидальная, рыхлая, асимметричная		
Строение коры (глубина и направление борозд по стволу)	Глубокобороздчатое с неправильным расположением борозд		Мелкобороздчатое с правильным (угловатым) расположением борозд		

Выделяемая форма отличается еще одним биологическим свойством — более ранним созреванием семян и быстротечным процессом их выпадения осенью того же года.

Причиной тому является строение шишки, при котором отход семенных чешуй при созревании происходит под прямым или близким к нему углом. Отогнутый конец чешуйки



Рис. 3. Строение коры: слева — у отогнуточешуйчатой, справа — у обычной формы.

облегчает доступ к семени тепла, света и процесс вылета семян по созреванию.

Обычная форма лишена этих преимуществ. Отчетливо выраженная «ложковидность» ее семенных чешуй и малый угол отхода ( $45-60^\circ$ ) в значительной степени затрудняют процесс выпадения семян.

Приведенные примеры глубокого отличия выделяемой формы от обычных достаточно убедительны и безусловно нуждаются в определенном объяснении их происхождения. С этой целью удобным будет обратиться к работам ряда известных исследователей лиственниц, которые в разное время обращали внимание на подобную отогнутость семенных чешуй у отдельных видов лиственницы.

Э. А. Регель (1872) в своей монографии по лиственницам указывает на видовую принадлежность отогнутости краев семенных чешуй для *Larix Kaempferia*.

В. Н. Сукачев [10] признаку отогнутости семенных чешуй уделяет довольно существенное внимание. Разбирая видовую принадлежность отогнутости чешуй для *Larix Kaempferia*, он рассматривает данный признак как новообразование, не наблюдавшееся у более древних форм: *L. Potanini*, *L. chinensis*.

Отмечая проявление отогнутости семенных чешуй у по-

месных форм между *Larix sibirica* и *Larix dahurica* (описаны Шафером под именем *Larix Czekanowskii*), он делает предположение, что «...лиственницам вообще свойственна тенденция к загибанию наружу семенных чешуй, находящаяся однако у большинства видов в скрытом состоянии, но у *Larix Kaempferi* проявляющаяся всегда и составляющая ее характерный признак» (стр. 39). Одновременно он указывает, что «в исключительных случаях эта тенденция может выявиться и у других видов, как это мы видим при гибридизации *L. sibirica* и *L. dahurica*».

Несколько иного мнения по рассматриваемому признаку придерживается Б. П. Колесников [6]. Разбирая причины проявления данного признака у охотской лиственницы, он выдвигает гипотезу появления его в глубокой древности у анцестральных форм, донныне сохранившегося лишь у немногих современных видов, унаследовавших его от своих удаленных общих предков. Появление же отогнутости чешуй у *L. Czekanowskii* он рассматривает как проявление атавизма. Им делается попытка установления закономерной связи отогнутости семенных чешуй с окенистическим обликом лиственниц Дальнего Востока, как определенного характера приспособления к влажному туманному приморскому климату. Отогнутость семенных чешуй, по его мнению, «...облегчает доступ переносимой влажными токами воздуха пыльцы к семечкам... Ложковидность же семенных чешуй и некоторая завернутость внутрь верхнего края в указанных условиях менее благоприятны...».

Много внимания отогнутости семенных чешуй было уделено Н. В. Дылисом [2, 3, 4]. Он отмечает, что по всей линии стыка ареалов сибирской и даурской лиственниц, особенно в районе оз. Байкал, наблюдается появление отвороченности семенных чешуй кнаружи, вызванное к жизни гибридогенными явлениями. В данном случае мы имеем дело с гибридными формами *Larix Czekanowskii*. В монографии по лиственнице Восточной Сибири и Дальнего Востока Н. В. Дылис вновь возвращается к отогнутости семенных чешуй.

Сопоставляя период опыления и развития семенных чешуй, он не соглашается с предположением Б. П. Колесникова об адаптивной роли отгиба чешуй в процессе опыления и считает возможным предположить подсобную адаптацию в смысле приспособления к более раннему созреванию и выпадению семян в условиях влажного и теплого климата. Но в то же время он считает, что «... и такое объяснение не исчерпывающее, поскольку отгиб верхушек чешуй у лиственниц явление, безусловно, гетерагенное и, помимо приморских районов Евразии, нередко встречается у гибридных растений



континентальных местностей Восточной Сибири. Вопрос, таким образом, недостаточно ясен и нуждается в дальнейшем изучении» [6, стр. 76].

Других сведений по данному вопросу нам в литературе обнаружить не удалось, но и приведенного вполне достаточно, чтобы представить исключительно важное филогенетическое и систематическое значение подобной изменчивости.

Подытоживая все вышеизложенное, можно отметить, что отогнутость семенных чешуй — видовой признак *L. Kaempferia* и частично проявляется у гибридных форм при скрещивании *L. sibirica* и *L. dahurica* [3, 6, 10]. Отогнутость более свойственна приморским лиственницам и появление ее может рассматриваться, как определенная адаптация к условиям влажного приморского климата [3]. И, наконец, «...лиственницам восбще свойственна тенденция к загибанию наружу семенных чешуй, находящаяся, однако, у большинства видов в скрытом состоянии» [10].

Нетрудно, заметить, что все предположения были высказаны для лиственниц Востока (сибирской, даурской, охотской, японской) и в объяснениях участвуют факторы, свойственные этому району. Для Урала и Европейской части подобной изменчивости ранее не отмечалось и поэтому нам трудно отдать предпочтение тому или иному объяснению. Но исходя из некоторых общебиологических свойств лиственницы попытаемся проанализировать приемлемость этих предположений для объяснения подобной изменчивости у лиственницы Урала. Остановимся на следующих четырех предположениях, до нашему мнению, возможных к принятию в качестве рабочих гипотез.

Первое предположение заключается в объяснении появления отогнутости семенных чешуй в результате естественного скрещивания. Если согласиться с мнением К. Н. Игошиной [5] о совместном произрастании на Урале лиственниц сибирской и Сукачева и на стыке ареалов по границе Северного и Среднего Урала, то это хорошо согласуется с изменчивостью такого же характера у гибридных форм между *Larix sibirica* и *L. dahurica*.

В таком случае границу ареалов обеих лиственниц следует сместить на юг, до 59° с. ш. (до района обнаруженных деревьев отогнуточешуйчатой формы), т. е. более чем на 400 км. Настаивая на выделении лиственницы Северного Урала в качестве сибирской, К. Н. Игошина не приводит биометрических сведений по генеративным органам, хотя в обоснование расчленения лиственницы Урала на два вида, они, судя по тексту, участвуют. Отсутствие этих сведений за-

трудняет проведение сравнительного анализа между лиственницей Северного и Среднего Урала. Из Среднего Урала мы располагаем обширным материалом и могли бы с помощью дисперсионного метода установить, так ли это на самом деле. К сожалению, автор также не дает более подробной характеристики названных ею «гибридных» форм, обнаруженных на стыке ареалов обеих лиственниц и нам осталось неясным существо этой «гибридности».

Попутно отметим, что при консультации с исследователями изменчивости шишек лиственницы на Северном, Полярном и Южном Урале (Ю. И. Новеженов, С. Г. Шиятов и др.) ими не было отмечено подобной изменчивости. Полученный от них обширный гербарный материал при осмотре не дал утешительных результатов. Шишек с подобным отгибом не обнаружено.

По примеру же гибридных форм между *L. sibirica* и *L. dahurica* встречаемость отогнуточешуйчатых форм должна быть достаточно высокой именно по границе стыка ареалов. Этого нами не обнаружено.

Второе предположение заключается в том, что отогнутость семенных чешуй у лиственницы Сукачева может быть объяснена проявлением изменчивости, вызванной к жизни сходными условиями среды и происходит вне связи с миграцией. Подобный параллелизм в изменчивости чешуй вполне согласуется с основными положениями закона гомологических рядов Н. И. Вавилова [1].

Для полноты укажем, что для уральской флоры подобная региональная изменчивость была отмечена В. Б. Сочавой [11].

Но в таком случае возникает вопрос, какие же сходные факторы среды участвовали в появлении отогнутости чешуй, подобной *L. Kaempferia* у лиственницы Сукачева на Среднем Урале? Допуская возможность несколько высокой муссонности климата Урала, в сравнении с более континентальным в центральных районах Западной и Восточной Сибири, с продвижением на север к Ледовитому океану (с увеличением муссонности климата) мы должны были бы обнаружить повышенную встречаемость подобной отогнутости. На самом же деле места находки не выходят за пределы 59° с. ш. (район г. Свердловска), т. е. данная форма растет в довольно континентальной части Урала. Возможно лишь предположение адаптации лиственницы к условиям, существовавшим в прежние исторические эпохи, и обнаруженные формы с отогнутыми чешуйками являются отголосками этих эпох, когда быстротечный характер созревания и выпадения семян яв-

лялся жизненно-необходимым фактором в борьбе за существование.

История существования лиственницы на Урале в плиоцене, плейстоцене и ранние эпохи голоцена, возможно, проливает свет на реальность подобной адаптации лиственницы тех эпох к резко выраженному муссонному климату Урала, вызванному близостью водного бассейна Западной Сибири [3]. Крайняя редкость встречаемости деревьев с отогнутыми чешуйками навряд ли также может служить подтверждением этому предположению. Вероятно, нужны тщательные исследования пыльцевых и других остатков лиственниц в толщах земли тех дальних эпох.

Третье предположение, устно высказанное доктором биол. наук П. Л. Горчаковским, заключается в объяснении подобной изменчивости как вирусного заболевания. Из литературных источников нам не удалось обнаружить описания подобного заболевания у лиственницы и родственных ей древесных пород. Исключительная локальность его распространения (только в 3 пунктах и у 19 деревьев) делает это предположение весьма интересным с точки зрения возможности, после проведения экспериментального исследования, обнаружения нового возбудителя вирусного заболевания. Вместе с тем остается загадочным поражение только одного экземпляра лиственницы в насаждении с высокой примесью этой породы (до 20—30%), обнаруженного в учебно-опытном лесхозе (ст. Северка). Из более чем 100 лиственниц, только у одной из года в год шишки образуются с отогнутыми чешуйками. Таким образом, это предположение также требует своих доказательств, поскольку изменчивость коснулась многих морфологических признаков, включая и вегетативные органы.

И, наконец, четвертое предположение, по нашему мнению наиболее приемлемое на сегодня — это высказывание В. Н. Сукачева, что «...лиственницам вообще свойственна тенденция к загибанию наружу семенных чешуй, находящаяся, однако, у большинства видов в скрытом состоянии» [3]. Соглашаясь с В. Н. Сукачевым в объяснении этой изменчивости, мы одновременно не снимаем с себя задачи дальнейших поисков ответа путем более тщательных исследований биологии, физиологии и цитологии выделяемой формы.

Своеобразное строение семенных чешуй у отдельных деревьев *Larix Sukaczewii*, устойчиво сохраняющееся на протяжении всех возможных для наблюдения урожаев, позволяет нам выделить данные деревья в особую морфологическую форму — отогнуточешуйчатую и впредь именовать ее *Larix Sukaczewii* forma *lepidorecurva*.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Вавилов Н. И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Труды III Всерос. селекц. съезда в Саратове, 1920.
  2. **Дылис Н. В.** Новые данные по систематике и истории сибирской лиственницы. Докл. АН СССР, т. 6, 1945.
  3. **Дылис Н. В.** Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории, 1947.
  4. **Дылис Н. В.** О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской. Сообщ. АН СССР, 1959.
  5. **Игошина К. Н.** Лиственница на Урале. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963.
  6. **Колесников Б. П.** К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales Patsche*. Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. II, 1947.
  7. **Пугач Е. А.** Изменчивость таксационных показателей у деревьев лиственницы Сукачева с различными морфологическими признаками. Сб. трудов по лесной промышленности и лесному хозяйству, Свердловск, 1964.
  8. **Пугач Е. А.** Изменчивость морфологических признаков у лиственницы Сукачева на Среднем Урале. «Лиственница», том II, Сборник 39, Красноярск, 1964.
  9. **Сукачев В. Н.** О двух ценных для лесного хозяйства древесных породах. Труды и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности, вып. 10, Л., 1931.
  10. **Сукачев В. Н.** К истории развития лиственниц. В сб. «Лесное дело», М.-Л., 1924.
  11. **Сочаева В. Б.** Ареалы некоторых растений Уральской флоры. Ботанич. журнал, 1929.
- 