

УДК 582.475.2(571.65-2)

НЕТИПИЧНОЕ РАЗВИТИЕ ШИШЕК У ЛИСТВЕННИЦЫ КАЯНДЕРА (*LARIX CAJANDERI*) В г. МАГАДАН

Докучаева В. Б.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: vbdok@ibpn.ru

Впервые приводятся данные о нетипичном развитии женских шишек у лиственницы Каяндера в посадках г. Магадан – проросших вегетирующим побегом. Чаше встречаются единичные деревья с немногочисленными шишками с побегом, но в одном районе центральной части города отмечены лиственницы, у которых этот феномен проявляется особенно сильно. Вне города такие шишки не были обнаружены. Рассматриваются возможные причины данного явления.

Ключевые слова: лиственница Каяндера, *Larix cajanderi*, шишки, нетипичное развитие, пролиферация.

DOI: 10.34078/1814-0998-2023-4-104-109

Лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) – основная лесообразующая порода Северо-Восточной Азии (Реутт, 1970; Абаимов, Коропачинский, 1984). Она широко используется в озеленении Магадана как хорошо приспособленный к местным условиям, морозостойчивый, долговечный и достаточно декоративный вид (Докучаева, 2022). Посадочный материал всегда брался из природы. Возраст лиственниц в городских насаждениях значительно различается. В основном это взрослые молодые и среднего возраста деревья, имеется также много лиственниц, достигших 100–150 и более лет. В целом лиственницы в городе, как правило, хорошего жизненного состояния, регулярно плодоносят. В последние два года на некоторых деревьях в разных местах города были обнаружены шишки с растущим из верхушки побегом. Такого рода отклонения в развитии женских шишек приводятся для европейской лиственницы (*Larix decidua* Mill.) в Белоруссии (Тупик, Ребко, 2015), для сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) в Западной Сибири (Буглова, 2008) и для лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в Якутии (Медведева, 1972). В Интернете можно найти фотографии шишек лиственницы с побегом, но без обсуждения причин такого рода аномалии, равно как в некоторых учебниках (Культиасов, 1955) и справочных материалах (Биологический..., 1986). Впервые пролиферацию верхушки шишки у лиственницы европейской зарегистрировал В. Н. Сукачев (Дендрология..., 1938).

В Магаданской области у лиственниц в условиях естественного произрастания в ходе многолетних ботанических исследований, проводившихся в континентальных и прибрежных районах, проросших побегом шишек ранее не отмечалось. В литературе, касающейся лиственницы Каяндера, такие сведения также отсутствуют.

Цель данного сообщения – обратить внимание на необычное развитие шишек у лиственниц в Магадане, указать на морфологические особенности шишек с побегом и возможные причины этого явления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лиственница с нетипичным развитием шишек (с пролиферирующим побегом) в Магадане в первый раз была отмечена в 2022 г. в посадках во дворе дома № 10 по улице Якутская. В 2023 г. на этой лиственнице (назовем ее модельной) почти все шишки (за редким исключением) были с торчащими из верхушек побегами-ауксибластами (рис. 1). На некоторых растущих рядом лиственницах отмечались лишь единичные шишки с побегом. Обследование лиственниц в 2023 г. показало, что такие же нетипично развивающиеся шишки в разном количестве встречаются и в других местах города. Наибольшее количество шишек с побегом было обнаружено на лиственницах в районе улицы Якутская и проспекта Карла Маркса.

С модельной лиственницы было отобрано на исследование 30 шишек для измерения длины самих шишек и побегов на них. Часть шишек была разрезана для оценки состояния семян. В качестве контрольного было выбрано дерево с нор-

мально развивающимися шишками, с которого также было промерено 30 шишек (таблица). Статистическая обработка проведена с использованием программы Statist.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо адаптированные к условиям города лиственницы регулярно плодоносят, зачастую обильно. Как и в природе, молодые шишки городских деревьев (женские стробилы) различаются цветом. Незрелые шишки чаще бывают красного цвета, но могут быть зеленого и промежуточных оттенков: от розовато-фиолетового до желтовато-зеленого или буровато-зеленого. На каждом конкретном дереве шишки всегда определенного цвета. Е. Г. Бобров (1978) объяснял сильную изменчивость лиственниц и наличие многочисленных переходных форм интенсивными процессами естественной гибридизации. В условиях Магадана, где лиственница Каяндера является основным видом городских насаждений, это многообразие более заметно, чем в природных условиях, т. к. взятые из разных мест деревья сконцентрированы на небольшом пространстве.

Биология лиственниц к настоящему времени довольно хорошо изучена (Поздняков, 1975; Карпель, Медведева, 1977 и др.). У лиственниц имеется два типа побегов: укороченные – брахибласты и удлиненные – ауксибласты, в целом представляющие очень лабильную систему. Рост побегов идет по моноподиальному типу. В дальнейшем из части почек на брахибластах образуются побеговые почки, которые при своем развитии дают ауксибласты. Подобно спящим почкам, брахибласты длительный период медленно нарастают, а при определенных условиях дают побег (рис. 2). Моноподиальный тип ветвления под влиянием разных факторов может смениться симподиальным, акротония – базитонией (Меженный, 1971, 1976).

Заложение и развитие разного типа почек, мужских и женских шишек и хвои у лиственниц детально рассмотрены якутскими ботаниками (Медведева, 1972; Карпель, Медведева, 1977). С момента вступления лиственницы в фазу летней вегетации начинается развитие всех типов почек – генеративных и вегетативных. Вокруг конуса нарастания идет заложение меристематических бугорков – зачатков покровных чешуй. В это время генеративные и вегетативные почки анатомически еще не дифференцированы. В начале июля почки лиственницы начинают различаться по величине. Из более крупных развиваются генеративные почки и почки, из которых впоследствии образуются верхушечные и боковые удлиненные побеги (ауксибласты). Большинство почек мелкие, с небольшим ко-

нусом роста, образующие в дальнейшем укороченные побеги (брахибласты). Позднее покровные чешуи у почек, закладываемых на побеге, приобретают коричневую окраску, в это время в точках роста крупных почек уже можно наблюдать начало формирования зачатков генеративных органов, т. е. в числе крупных почек уже можно выделить почки генеративные. Первыми всегда формируются мужские генеративные почки с микроспорофиллами, а затем – женские. Заложение зачатков женских шишек идет медленнее, чем мужских. Полностью заложение зачатков будущих семяпочек заканчивается в августе. В таком состоянии женская шишка уходит в зиму. Одновременно с заложением почек идет созревание семян урожая текущего года. Образование зачатков хвоинок заканчивается к концу июля, и в это время можно наблюдать вполне сформированные вегетативные почки укороченных побегов, которые будут развиваться в следующем году.

Хвоя разворачивается сразу после окончания пыления или не позднее чем через два дня (когда минимальные температуры не опускаются ниже -5°C). Шишки гораздо чувствительнее к изменению температур, чем хвоя (Карпель, Медведева, 1977). На пролиферирующих побегах хвои, подобно ювенильной хвое проростков, закладывается спирально и располагается по одной, не достигая размеров хвои нормальных побегов.

Женские шишки крупнее и устроены сложнее, чем мужские колосковидные собрания стробилов. Их чешуи не являются мегаспорофиллами, а представляют собой целые видоизмененные укороченные побеги, включающие кроме семенной чешуи с двумя семязачатками на верхней поверхности кроющую стерильную чешую. Они располагаются спирально вокруг оси шишки. Таким образом, женская шишка – это видоизмененный побег.

Нарушение дифференцировки чешуй шишек, когда главные оси их видоизменяются, представляя собой обычные вегетативные побеги, рассматривается как пример, иллюстрирующий типичный атавистический порок развития в растительном мире, доказывающий происхождение шишек голосеменных, как и цветков покрытосеменных растений, из вегетативных побегов (Биология..., 2020).

В ряде работ по биологии лиственницы сибирской указывается на проявление пролиферации под воздействием лиственничной почковой галлицы (*Dasineura rozkovi* Mat. et Nik.), изменяющей структурообразовательные процессы и ростовой потенциал конуса нарастания зараженных почек (Баранчиков, Милютина, 1987; Буглова, 1998, 2008). При заражении галлицей пролиферирующие женские шишки формиру-



Рис. 1. Модельная лиственница с шишками с побегом (22.07.2023).

Fig. 1. Model larch tree that has cones with shoots (July 22, 2023).

ют, как правило, пустые семена – до 100 % (Буглова, 1998). В другой работе (Буглова, 2008) указывается, что шишки с побегом у сибирской лиственницы развиваются и без воздействия почковой галлицы. Отмечается, что этот тип пролиферации встречается только у 3–5 % деревьев в популяции. При этом семенных чешуй в шишках столько же, сколько у шишек без побегов. Не уступают они также обычным шишкам по весу и качеству семян. В нашем случае каких-либо отклонений в развитии центрального стержня шишек, подтверждающих воздействие галлообразователей, не обнаружено. В шишках с побегами семена развивались так же, как у нормальных шишек (рис. 3).

Женские шишки у *Larix cajanderi* созревают осенью в год цветения, имеют яйцевидную или продолговато-округлую форму. В Магаданской области (район пос. Сеймчан) средняя длина шишек у лиственницы составляла 17.4 ± 0.25 мм при размахе от 13 до 21 мм ($n = 60$) (Абаимов, Коропачинский, 1984). В нашей выборке (таблица) «нормальные» шишки были немного длиннее – 18.8 ± 0.15 мм. На модельной лиственнице Каяндера шишки имели побеги длиной от 3.8 до 66.1 мм (рис. 4, таблица). При этом можно видеть, что чем длиннее побег, тем длиннее и сама

Рис. 3. Шишка лиственницы с побегом в разрезе.

Fig. 3. Cross-section of a larch cone with a shoot.



Рис. 2. Ауксипласты на шишках (а) и брахибластах (а, б).

Fig. 2. Auxiblasts on cones (a) and brachyblasts (a, б).





Рис. 4. Шишки с побегом с модельной лиственницы.

Fig. 4. Cones with shoots from the model larch tree.

Таблица. Размеры (мм) шишек с модельной лиственницы и лиственницы с обычными шишками (без побегов)

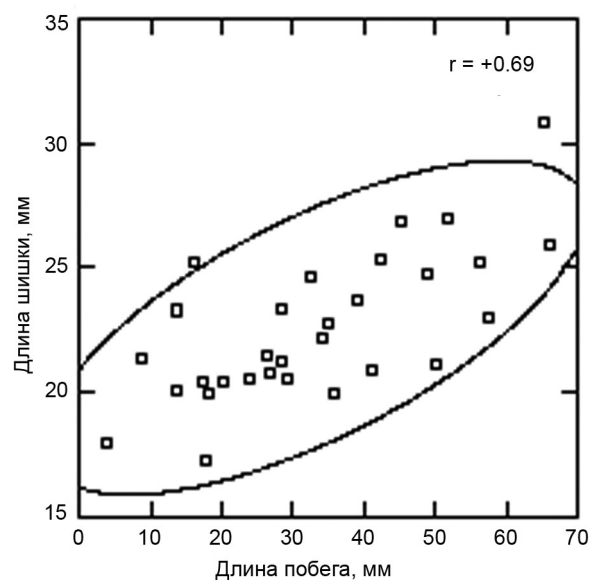
Table. Size (mm) of cones from the model larch and a larch with normal cones (without shoots)

Промеры:	n	Средняя арифметическая	Пределы	Коэффициент вариации (CV)
Модельная лиственница				
Общая длина шишки с побегом	30	55.7 ± 3.45	21.8–96.3	33.9
Длина шишки	30	22.6 ± 0.54	17.3–30.8	13.0
Длина побега	30	33.1 ± 3.05	3.8–66.1	50.5
Лиственница с обычными шишками				
Длина шишки	30	18.8 ± 0.15	17.0–20.2	4.2

шишка. Коэффициент корреляции между этими показателями составил: $r = +0.69$ ($p < 0.001$) (рис. 5). Средняя длина шишек с побегом была достоверно больше (22.6 ± 0.54 мм, при размахе от 17.3 до 30.8 мм), чем шишек без побега. Изменчивость длины «нормальных» шишек была в три раза меньше. Коэффициент вариации шишек с побегом и нормальных шишек достигал 13.0 и 4.2 % соответственно. Лиственницы сбрасывают всю хвою в конце каждого вегетационного периода. Побег, проросший из шишки, также живет один вегетационный сезон.

Рис. 5. Зависимость длины шишек лиственницы от длины побега на ней (доверительный уровень – 90 %).

Fig. 5. Dependence of larch cone length on the length of the shoot on it (confidence level – 90 %).



Отмечаемое явление прорастания шишек у разных видов лиственниц вегетативным побегом (пролиферация, обусловленная неполной дифференциацией клеток меристемы) некоторыми авторами связывается с неблагоприятными экологическими условиями мест произрастания деревьев (Биология..., 2020). Поскольку в пригородных лесах Магадана шишек с побегом не обнаружено, возможную причину явления следует искать в городских условиях. Здесь лиственницы испытывают разные негативные воздействия (атмосферные и почвенные загрязнения, электромагнитные излучения и пр.). В частности, в Магадане в последние годы резко возросла численность тихоокеанской чайки (*Larus schistisagus*), гнездящейся на крышах зданий (Зеленская, 2019). Особенно много чаек отмечается на крышах домов по улице Якутская и проспекту Карла Маркса. Именно здесь находится одна из самых старых и крупных колоний птиц. Там же обнаружено наибольшее число лиственниц с множеством пролиферирующих шишек. Известно, что влияние морских птиц на растения, связанное с привносом биогенных элементов, может быть благоприятным, но при их избытке – негативным. У большинства видов растений постоянная органическая подкормка приводит к чрезмерному развитию вегетативных органов, в некоторых случаях за счет генеративной сферы. Отмечается также аномальное ветвление, усиленное побегообразование, значительное разрастание корневищ и каудекса (Хорева, Мочалова, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В уличных и дворовых посадках Магадана обнаружены лиственницы с нетипичным развитием шишек – проросших побегом. Показано, что у шишек с побегом изменяются морфологические признаки, в частности, увеличивается длина. Причем чем длиннее побег, тем длиннее и шишка. При этом уклонений в развитии семян в шишках с побегами не выявлено. Причины пролиферации шишек остаются нераскрытыми. Наиболее вероятно, что рассматриваемый феномен обусловлен негативными городскими условиями, в первую очередь загрязнением воздуха и почвы выхлопными газами автотранспорта, а также избыточным привносом биогенных элементов птицами.

Неразрывно связанные вегетативная и генеративная системы лиственниц чутко реагируют на изменения состояния среды. Уклоняющееся развитие женских шишек может служить своего рода индикатором экологических последствий климатических изменений, биогенных или антропогенных воздействий.

Исследование проведено в ходе выполнения государственного задания по теме «Биоразнообразие сосудистых растений, мохообразных, лишай-

ников, грибов на Севере Дальнего Востока России, его динамика и ресурсный потенциал в геопро странстве экологических факторов», № регистрации 1022040500936-0 (Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук).

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственница Гмелина и Каяндера. Новосибирск : Наука. 1984. 121 с.
- Баранчиков Ю. Н., Малютин В. С. Рост почек и устойчивость лиственниц к поражению галлицей // Лесоведение. 1987. № 3. С. 39–45.
- Биологический энциклопедический словарь. Москва : Советская энциклопедия, 1986. 831 с.
- Биология : учебник / Под ред. В. Н. Ярыгина. Москва : ГЭОТАР-Медиа, 2020. Т. 2. 560 с.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Москва : Наука, 1978. 189 с.
- Буглова Л. В. Адаптивные структурные изменения у *Larix sibirica* (Pinaceae) при заражении галлицей *Dasineura rozkovi* // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 2. С. 281–288.
- Буглова Л. В. Развитие жизнеспособных галлов лиственницы сибирской // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 1. Санкт-Петербург : Ботанический институт РАН, 1998. С. 16–17.
- Дендрология с основами лесной геоботаники. Изд. 2-е, испр. и доп. / Под общ. ред. В. Н. Сукачева. Ленинград : Гослестехиздат, 1938. 574 с.
- Докучаева В. Б. История и современное состояние озеленения города Магадана // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2022. № 4. С. 57–69. DOI: 10.34078/1814-0998-2022-4-57-69
- Зеленская Л. А. Экология урбанизированной популяции тихоокеанской чайки (*Larus schistisagus*) в сравнении с естественными колониями. 1. Особенности размещения гнезд и продуктивность // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 4. С. 420–436. DOI: 10.1134/S0044513419040184.
- Карпель Б. А., Медведева Н. С. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск : Наука. 1977. 119 с.
- Культиасов М. В. Ботаника. Систематика растений. Ч. II. Москва : Советская наука, 1955. 631 с.
- Медведева Н. С. О формировании генеративных почек у лиственницы даурской на севере Якутии // Почвенные и ботанические исследования в Якутии. Якутск : Кн. изд-во, 1972. С. 70–73.
- Меженный А. А. К биологии лиственницы Каяндера на ее северном пределе в долине реки Омолой // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. С. 198–212. (Труды Северо-Восточного комплексного института ДВНЦ АН СССР. Вып. 42).
- Меженный А. А. Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 64–79.

Поздняков Л. К. Даурская лиственница. Москва : Наука, 1975. 312 с.

Реутт А. Т. Растительность // Север Дальнего Востока. Москва : Наука, 1970. С. 257–299.

Тупик П. В., Ребко С. В. Селекция лиственницы европейской на семенную продуктивность // Труды Бе-

лорусского государственного технологического университета. Лесное хозяйство. 2015. № 1. С. 170–173.

Хорева М. Г., Мочалова О. А. Растения и птицы на берегах Охотского моря: равновесие, кризис, адаптации // Сибирский экологический журнал. 2009. № 1. С. 119–125.

Поступила в редакцию 25.09.2023.

Поступила после доработки 10.10.2023.

ATYPICAL DEVELOPMENT OF LARIX CAJANDERI CONES IN THE CITY OF MAGADAN

V. B. Dokuchaeva

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The first data on atypical development of female cones of the Kayander larch in Magadan city plantings, sprouted by vegetative shoots, are presented. Single trees with few cones with shoots occur more often, but in one of the downtown subdivisions there are larches in which this phenomenon is especially strongly manifested. Beyond the city boundaries, such cones have not been found. Possible reasons for this phenomenon are discussed in the article.

Keywords: Kayander larch, *Larix cajanderi*, cones, atypical development, proliferation.

REFERENCES

- Abaimov, A. P., Koropachinsky, I. Yu., 1984. Gmelin and Kayander Larch. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Baranchikov, Y. N., Malyutina, V. C., 1987. Bud Growth and Resistance of Larch Trees to the Gall Infestation, *Lesovedenie*. 3, 39–45 [In Russian].
- Biological Encyclopaedic Dictionary, 1986. Moscow, Soviet Encyclopaedia [In Russian].
- Biology : Textbook, 2020. Ed. V. N. Yarygin. Moscow, GEOTAR-Media, 2 [In Russian].
- Bobrov, E. G., 1978. Forest-Forming Conifers in the USSR. Moscow, Nauka [In Russian].
- Buglova, L. V., 2008. Adaptive Structural Changes in *Larix sibirica* (Pinaceae) When Infected with *Dasineura rozkovi*, *Botanicheskii Zhurnal*. 93, 2, 281–288 [In Russian].
- Buglova, L. V., 1998. Development of Viable Galls of the Siberian Larch, *Problems of the Botanical Sciences at the Boundary of 20th and 21st Centuries : Abstracts Presented to the 2nd (10th) Congress of the Russian Botanical Society (May 26–29, 1998, St. Petersburg)*. St. Petersburg, Komarov Botanical Institute, 2, 16–17 [In Russian].
- Dendrology with the Basics of Forest Geobotany, 1938. Ed. V. N. Sukachev. Leningrad, Goslestekhizdat [In Russian].
- Dokuchaeva, V. B., 2022. History and the Current Situation with Greening in the City of Magadan, *Bulletin NESR FEB RAS*. 4, 57–69. DOI: 10.34078/1814-0998-2022-4-57-69 [In Russian].
- Karpel, B. A., Medvedeva, N. S., 1977. Fruiting of the Daurian Larch in Yakutia. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Khoreva, M. G., Mochalova, O. A., 2009. Plants and Birds on the Coast of the Sea of Okhotsk: Equilibrium, Crisis, Adaptations, *Contemporary Problems of Ecology*. 1, 119–125 [In Russian].
- Kultiasov, M. V., 1955. Botany. Systematics of Plants, Part 2. Moscow, Sovetskaya Nauka [In Russian].
- Medvedeva, N. S., 1972. On the Formation of Generative Buds in the Daurian Larch in the North of Yakutia, *Soil and Botanical Studies in Yakutia*. Yakutsk, 70–73 [In Russian].
- Mezhenny, A. A., 1976. Some Features of Morphogenesis and Ecology of Conifers and Their Distribution in the North-East of Asia, *Biology and Productivity of the Vegetation Cover in the North-East*. Vladivostok, FEB AS USSR, 64–79 [In Russian].
- Mezhenny, A. A., 1971. To the Biology of the Kayander Larch at Its Northern Limit in the Omoloy River Valley, *Biological Problems of the North*. Magadan, 198–212. (Proceedings of SVKNII DVNC AN USSR. Iss. 42) [In Russian].
- Pozdnyakov, L. K., 1975. Daurian Larch. Moscow, Nauka [In Russian].
- Reutt, A. T., 1970. Vegetation, *North of the Far East*. Moscow, Nauka [In Russian].
- Tupik, P. V., Rebko, S. V., 2015. Selection of the European Larch for Seed Productivity, *Proceedings of BSTU, Forestry*. 1, 170–173 [In Russian].
- Zelenskaya, L. A., 2019. Ecology of an Urban Population of the Slaty-Backed Gull (*Larus schistisagus*) in Comparison with Natural Colonies. 1. Features of Nest Location and Productivity, *Zoologicheskii Zhurnal*. 98, 4, 420–436. DOI: 10.1134/S0044513419040184 [In Russian].