

## ТИПОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ В КЛАССЕ PINOPSIDA

Д.Л. МАТЮХИН

(Кафедра ботаники РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева)

**Описаны и систематизированы специализированные вегетативные побеги современных хвойных. Показано широкое распространение у этой группы филломорфных ветвей, предложен специфический для кипарисовых тип филломорфных ветвей — платикладии. Рассмотрено распространение отдельных типов специализированных вегетативных побегов в семействах хвойных, отмечена корреляция наличия морфогенетически продвинутых типов с филогенией. Высказано предположение о причинах конвергентного сходства специализированных вегетативных побегов хвойных с крупными сложными и рассеченными листьями цветковых.**

*Ключевые слова:* хвойные, брахибласты, филломорфные ветви, филлокладии.

Хвойные (Pinopsida) представляют собой древнюю, достаточно обособленную группу семенных растений, от 600 до 800 видов, современные хвойные преимущественно деревья и кустарники, очень редко — кустарнички и паразиты. При несопоставимом с цветковыми числе древесных видов по разнообразию вегетативных побегов хвойные им практически не уступают. Некоторые типы вегетативных побегов хвойных встречаются только у них и не имеют подобий у других высших растений.

Специализированные вегетативные побеги хвойных неоднократно описаны при характеристиках конкретных таксонов. В фундаментальных сводках Гебеля [7] и Тролля [11] специализированные вегетативные побеги хвойных описаны наряду с побегами цветковых, в т.ч. травянистых, что затрудняет выделение их специфических особенностей. Наиболее полное описание разнообразия этих побегов, их сопоставление, морфогения и ана-

лиз эволюционных преобразований побеговых систем у хвойных и составляет цель предлагаемой статьи.

Многие хвойные не имеют заметной дифференциации вегетативных побегов. У многих видов, принадлежащих к родам *Abies*, *Araucaria*, *Juniperus*, *Picea* и др., они различаются только по мощности: длине и диаметру стебля, числу метамеров, размерам листьев, числу боковых почек. Напротив, у других хвойных наблюдается существенная дифференциация вегетативных побегов. Они могут отличаться друг от друга по целому ряду признаков: симметрии, направлению роста, расположению, длине и числу метамеров, относительному развитию частей, продолжительности жизни, а также общей структурой побеговой системы растения.

**Объект и методика**

Дифференциация побеговых систем у хвойных была изучена у 243 видов 41 рода хвойных (табл. 1). Изу-

чали коллекции живых растений Батумского ботанического сада (1984-1989), Ботанического института РАН (1986-2003), Ботанического сада МГУ (1995-2008), Ботанического сада и дендрария МСХА (1988-2008), Главного ботанического сада РАН (1985—2008), Государственного Никитского ботанического сада (1986), Сочинского дендрария (1988-2008), парка «Южные культуры» (1988-2008), Субтропического ботанического сада Кубани (2000-2008). Использовали также фонды гербариев Ботанического института РАН (1986) и кафедры ботаники МСХА (1998-2008).

Специализированные вегетативные побеги можно разделить на брахибласты, филломорфные ветви и филлокладии. Все эти побеги характеризуются следующими общими признаками: укороченными вследствие задержки роста в длину междуузлиями и ограниченной способностью к нарастанию. Подавляющее большинство специализированных вегетативных побегов имеет один или два периода роста.

Брахибласты (укороченные побеги) имеют существенно более короткие по сравнению с ауксибластами (ростовыми или удлиненными побегами) междуузлия. У многих хвойных из-за

незначительной длины междуузлий трудно различать укороченные и удлиненные побеги по этому признаку. В отдельных случаях (виды рода *Dacrycarpus*) брахибласты и ауксибласты по длине междуузлий не отличаются.

Кроме этого, укороченные побеги в большинстве случаев отличаются от ростовых побегов формой и структурой листьев. Так, у видов рода *Pinus* L. удлиненные побеги несут чешуевидные листья, сходные с почечными чешуями (у ювенильных побегов игловидные или узкотриугольные зеленые листья), а укороченные — пленчатые чешуевидные и линейные, интеркалярно нарастающие, зеленые листья.

Филлокладии — это уплощенные листоподобные зеленые побеги с ограниченным ростом (имеют один период внепочечного роста и фиксированные видоспецифичные размеры). Могут быть чисто вегетативными или образовывать генеративные органы.

Филломорфные ветви (термин ввел Э. Кернер в 1953 г.) — это уплощенные дорсовентральные побеги с утолщенной осью и супротивными или очередными двурядными листьями [8]. Эти специализированные побеги имеют, как правило, ограниченный рост

Т а б л и ц а 1

**Объекты исследования**

Семейство	Род (число изученных видов)
Araucariaceae	Agathis (3), Araucaria (6), Wollemia (1)
Cephalotaxaceae	Cephalotaxus (4)
Cupressaceae	Callitris (3), Calocedrus (2), Chamaecyparis (6), Cupressus (7), Fokienia (1), Juniperus (25), Microbiota (1), Platycladus (1), Tetraclinis (1), Thuja (5), Thujopsis (1)
Pinaceae	Abies (24), Cedrus (4), Keteleeria (2), Larix (10), Picea (25), Pinus (51), Pseudolarix (2), Pseudotsuga (2), Tsuga (4)
Podocarpaceae	Dacrycarpus (1), Dacrydium (2), Nageya (2), Phyllocladus (3), Podocarpus (6), Prumnopitys (2)
Taxaceae	Taxus (10), Torreya (4)
Taxodiaceae	Cryptomeria (2), Cunninghamia (1), Glyptostrobus (1), Metasequoia (1), Sciadopitys (1), Sequoia (1), Sequoiadendron (1), Taiwania (1), Taxodium (3)

в длину, могут быть чисто вегетативными или нести репродуктивные органы. Продолжительность жизни филломорфных ветвей невелика и они обычно опадают фрагментарно (отдельно листья или филокладии, отдельно ось). Описаны для цветковых, особенно разнообразны филломорфные ветви в роде *Phyllanthus* из семейства *Euphorbiaceae* [8, 11].

### Результаты и их обсуждение

У рассмотренных хвойных имеются следующие типы брахибластов.

1. Радиальные листостебельные побеги с недетерминированным числом листьев (тип *Larix*). Побеги этой группы отличаются от удлиненных ростовых побегов тех же растений, только значительно меньшей длиной междоузлий и отсутствием боковых почек. Всегда имеется оформленная верхушечная почка. Характерны для родов *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*, некоторых видов родов *Tsuga* (*Pinaceae*) и *Podocarpus* (*Podocarpaceae*).

У видов родов *Cedrus* и *Pseudolarix* укороченные побеги имеют цилиндрические многолетние стебли с хорошо заметными после опадания листьев границами приростов (почечными кольцами). Число зеленых листьев до 30 и более. У кедров они располагаются объемно (даже в пределах одного прироста листья сохраняются 3~4 года), у *Pseudolarix* в один ряд по образующей конуса (рис. 1). Нарастание таких побегов у *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don в условиях Черноморского побережья Кавказа может продолжаться не менее 20 лет. У видов рода *Larix* стебли укороченных побегов до 3~5 лет полушаровидные, затем цилиндрические, без явных границ приростов. Укороченные побеги несут от 15 до 50 зеленых листьев.

Радиальные листостебельные укороченные побеги с недетерминированным числом листьев имеются также у видов рода *Tsuga*. Они могут формироваться на удлиненных побегах как



Рис. 1. Укороченный побег *Pseudolarix amabilis* Rehder (по Beissner)

силлептически, во время роста этих побегов, так и пролептически из почек, сформированных на предыдущем приросте. Укороченные побеги имеют 5-10 метамеров с зелеными листьями и верхушечную почку. Длина междоузлий сопоставима с таковой у ростовых побегов, но число метамеров значительно меньше. Укороченный побег либо не дает приростов (пролептические, в тени), либо из его верхушечной почки образуется удлиненный побег (силлептические, хорошо освещенные).

Укороченные побеги, очень сходные с побегами двудольных деревьев (*Populus*, *Malus* и др.), образуются у *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) D. Don и у близких по структуре побегов видов того же рода.

2. Радиальные листостебельные побеги с детерминированным числом листьев (тип *Pinus*) характерны для рода *Pinus* (*Pinaceae*). Укороченные побеги с диморфными (пленчатыми и зелеными ассимилирующими) листьями (рис. 2). Пленчатые листья у разных видов в числе 8~20, очередные, ассимилирующие — по 2, 3, 5 (ред-

ко по 1 или 4), почти супротивные или в ложных мутовках. Сохраняется верхушечная меристема, способная, в случае повреждения почек ауксибласта, формировать почку. Зеленые ассимилирующие листья линейные, по длине значительно превосходят осевую часть побега, а по ширине равны или меньше ее диаметра, способны к продолжительному интеркалярному росту за счет «влагной камеры», созданной чехлом из пленчатых листьев. У *Pinus krempfii* Lecomte (*Ducampopinus krempfii* (Lecomte) A.Cheval.) брахибласты по структуре сходны, но ассимилирующие листья ланцетные или линейно-ланцетные, их ширина значительно (в 3-5 раз) превосходит диаметр осевой части укороченного побега (см. рис. 2в). Это, на наш взгляд, свидетельствует о наличии краевого внепочечного роста листа, что не характерно для брахибластов других сосен. Пленчатые листья отмирают в течение текущего периода вегетации и либо опадают, либо остаются на брахибласте до его собственного опадения, образуя «влагалище». Зеленые ассимилирующие листья живут в течение 2 и более лет, в зависимости от особенностей вида и внешних условий и опадают вместе с осью брахибласта



**Рис. 2.** Укороченные побеги: а — *Pinus sylvestris* L.; б — *Pinus strobus* L.; в — *Pinus krempfii* Lecomte (*Ducampopinus krempfii* (Lecomte) A. Cheval.)

(иногда часть листьев может опадать самостоятельно).

3. Билатеральные листостебельные брахибласты с недетерминированным числом листьев (тип *Taxodium*). Укороченные побеги с относительно тонкой осью и двурядно расположенными листьями. Могут иметь оформленную верхушечную почку, боковую почку в базальной части побега и не иметь оформленных почек. Характерны для родов *Glyptostrobus*, *Metasequoja*, *Taxodium* (*Taxodiaceae*), некоторых видов рода *Dacrycarpus* de Laubenf. (*Podocarpaceae*).

Однолетние билатеральные листостебельные брахибласты имеются у родов *Glyptostrobus* и *Taxodium*. Они образуются либо на растущих удлиненных побегах в результате сиплептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах (рис. 3а). Боковые почки на ростовых побегах образуются в пазухах листьев (у *Glyptostrobus* — чешуевидных, у *Taxodium* — ланцетных или линейно-ланцетных, т.н. игловидных) и за один сезон реализуются лишь частично. Возможно, почки в пазухе листа (на границе листовой подушки) могут формироваться неоднократно. Боковые почки, из которых весной отрастают пролептические брахибласты, осенью практически неразличимы. Брахибласты несут 30~50 зеленых очередных листьев, расположенных двурядно в одной плоскости. Стебель неутолщенный, возможно, не имеет вторичного роста в диаметре. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходует, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отделительного слоя.

Однолетние или многолетние с базисимподиальным возобновлением билатеральные листостебельные брахибласты имеются у *Metasequoja glyptostroboides* Hu et Cheng. Они образуются либо на растущих удлинен-



**Рис. 3.** Укороченные побеги: а — *Taxodium distichum* Rich. (по Beissner); б — *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich.) De Laubenf. (по Engler)

ных побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах (обычно сериальных по отношению к силлептическим боковым ауксипластам), либо из почки возобновления брахибласта предыдущего года. Почка возобновления брахибласта формируется — в пазухе одной из почечных чешуй, у силлептического побега в пазухе предлиста или сериально по отношению к самому брахибласту. Базисимподиальное нарастание возможно в течение 3–5 лет, при этом образуется хорошо заметный «пенек» из оснований предыдущих побегов. Брахибласты несут 30–50 супротивных зеленых листьев, расположенных в одной плоскости. Стебель неутолщенный, возможно, не имеет вторичного роста в диаметре (кроме основания). Отделительный слой образуется выше почки возобновления.

Многолетние билатеральные листостебельные брахибласты имеются у рода *Dacrycarpus*. Они образуются пролептически за один период роста на радиальносимметричных, силлептически ветвящихся ростовых побегах с чешуевидными листьями. Укорочен-

ные побеги несут иглоподобные листья, расположенные в одной плоскости, сходные с листьями других мелколистных *Podocarpaceae* (рис. 3б). При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Брахибласты живут 3–5 лет, затем отмирают и опадают целиком. Отделительный слой возникает в основании укороченного побега. Эти побеги лишь условно можно назвать укороченными, так как длина междоузлий практически не отличается от таковой ростовых побегов, скорее, это очень своеобразные филломорфные ветви (см. ниже).

У рассмотренных хвойных имеются следующие варианты строения филлокладиев.

1. Дорсивентральные филлокладии — плоские листоподобные органы стеблевого происхождения с ограниченным ростом (тип *Phyllocladus*). Во взрослом состоянии не имеют выраженного метамерного строения. Характерны для рода *Phyllocladus* (*Podocarpaceae*, иногда выделяются в отдельное семейство *Phyllocladaceae*). Филлокладии у взрослых растений развиваются в пазухах бесхлорофильных чешуй, у ювенильных растений — в пазухах зеленых иглоподобных листьев главного побега (рис. 4а). Располагаются на ортотропных побегах по спирали, на филломорфных ветвях дурядно (рис. 4б).

Филлокладии представляют собой сросшиеся осевые и листовые части боковых систем побегов, ветвящихся в одной плоскости до 2–3-го порядка. Сравнение зачатков филлокладиев *Phyllocladus* и их строения по завершении отрастания [11] позволяет предположить их равномерный поверхностный рост, при котором в формировании конечной структуры свой вклад вносят и зачатки листьев и зачатки осей.

Филлокладии типа *Phyllocladus* демонстрируют наивысшую степень интеграции систем вегетативных по-

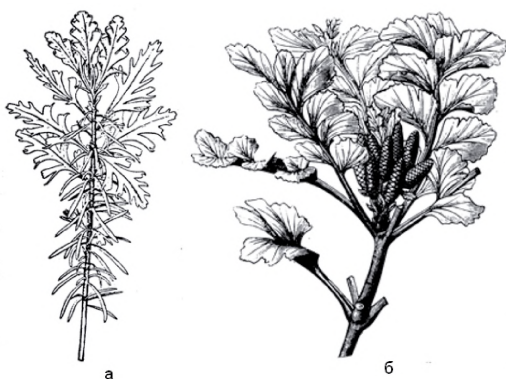


Рис. 4. Дорсивентральные филлокладии:  
а — *Phyllocladus trichomanoides* Don.

Переход от игловидных ювенильных листьев к филлокладиям (по Goebel); б — *Phyllocladus trichomanoides* Don (по Engler)

бегов у хвойных. Кроме *Phyllocladus* такие филлокладии указаны для ископаемого рода *Protophyllocladus* (*Cupressaceae*) [3, 4].

2. Билатеральные филлокладии с детерминированным числом метамеров (тип *Sciadopitys*). Плоские линейные укороченные побеги, большая часть которых образована сросшимися листьями (рис. 5). У *Sciadopitys verticillata* Siebold et Zucc. (*Taxodiaceae*) эти линейные уплощенные листоподобные органы формируются в пазухах чешуевидных листьев на ростовых побегах (сходны с филлокладиями *Asparagus*). Верхушки этих специализированных побегов раздвоены, на обеих сторонах имеются желобки. На абаксиальной стороне желобок с папиллами, между которых располагаются устьца.

По мнению [11], эти побеги образуются в результате интеркалярного роста за счет меристемы, локализованной ниже двух бугорков — зачатков листьев пазушного брахибласта. Пазушный комплекс оказывается частично сходным с брахибластами сосен, но в отличие от них не имеет чешуевидных листьев и сохраняющегося апекса, интеркалярная меристема локализована не в основании от-

дельного ассимилирующего листа, а ниже. В результате два листа развиваются как единое целое. По облику эти брахибласты сходны с ювенильными листьями, которые отличаются формой (линейно-ланцетные с острой нераздельной верхушкой) и двумя устьичными полосками на абаксиальной стороне.

Отечественные ботаники рассматривают ассимилирующие побеги *Sciadopitys verticillata* как брахибласты со сросшимися по краю листьями, чему есть тератологические подтверждения [2, 1]. Й.В. Кадерайт [1] считает эти побеги филлокладиями, что вполне согласуется с нашей точкой зрения.

У рассмотренных хвойных имеются следующие варианты строения филломорфных ветвей:

1. Филломорфные ветви, подобные перистосложным или пальмовидным листьям (тип *Tsuga*). У хвойных филломорфные ветви (уплощенные побеги с двурядным расположением листьев)



Рис. 5. Ростовые побеги с филлокладиями *Sciadopitys verticillata* Siebold et Zucc. (no Engler)

указываются для *Tsuga canadensis* Carr. [8], но практически тождественные структуры характерны для видов *Abies*, *Cephalotaxus*, *Podocarpus* s.l., *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Taxus*, *Torreya* и др. (рис. 6а). На наш взгляд, более интересны филломорфные ветви родов *Agathis* и *Nageya*. У этих родов филломорфные ветви имеют ограниченный рост (один или два периода роста, после чего верхушечная почка тормозится и отмирает), иное, чем на ростовых побегах, почти супротивное, а не спиральное листорасположение, опадают целиком или фрагментарно, оставляя веточный рубец. У видов рода *Phyllocladus*, начиная с виргинильного возрастного состояния, боковые ассимилирующие побеги представлены филломорфными ветвями, в состав которых вместо листьев входят филлокладии (см. рис. 4). Подобные филломорфные ветви имеются у *Phyllanthus* sect. *Xylophylla* [12]. У монотипных родов *Glyptostrobus* и *Metasequoja* билатерально-симметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвленных филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они часто опадают целиком, оставляют веточные рубцы.

2. Дорсивентральные листостебельные специализированные системы побегов с недетерминированным числом листьев (тип *Platycladus*). Эти системы побегов с тонкой уплощенной осью и чешуевидными, плотно прилегающими к ней диморфными (фациальными и латеральными) листьями, до третьего-четвертого порядка интенсивно ветвятся в одной плоскости (рис. 6б). Верхушки боковых побегов в этих системах либо прекращают свою деятельность, оставаясь вегетативными, либо формируют мужские шишки, которые после рассеивания пыльцы отмирают. Разветвленные системы побегов, прекратив рост, функционируют как трофические в течение нескольких лет, а затем, оказываясь в глубине кроны, отмира-

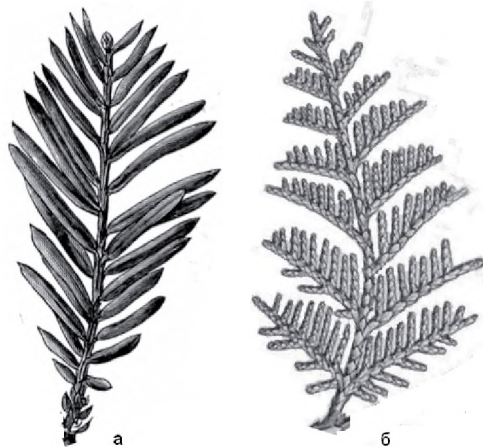


Рис. 6. Филломорфные ветви: а — *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (no Beissner); б — *Chamaecyparis lawsoniana* Siebold et Zucc. (no Sargent) (ветвь-платикладий)

ют и опадают целиком, оставляя на скелетной оси веточные рубцы.

Представляется, что такие дорсивентральные системы побегов, с ограниченным ростом и относительно небольшой продолжительностью жизни, аналогичны сложным или простым рассеченным листьям, что позволяет считать эти системы побегов одним из вариантов филломорфных ветвей. Такие филломорфные ветви (дорсивентральные боковые системы побегов, с уплощенными осями и ветвящиеся в одной плоскости), на наш взгляд, возможно называть платикладиями. Этот термин (буквально «плосковетки») широко применяется немецкими морфологами [1, 7, 11, 12] для совокупного обозначения кладодиев и филлокладиев. Нам представляется, что описанные выше системы побегов, прежде всего из-за уплощенных осей и ветвления в одной плоскости, также имеет смысл называть этим термином. Это тем более оправдано, что такие системы побегов характерны для рода *Platycladus* Franco. Также характерны для многих родов семейства *Cupressaceae*.

Кроме описанных выше специализированных побегов, имеющих заметные структурные отличия от ростовых (длина междоузлий, симметрия и т.д.), у хвойных распространены побеги, функционально и по ритму роста подобные листьям, но имеющие листостебельную организацию и радиальную симметрию (тип *Araucaria*).

Эти побеги имеют ограниченный рост (один-два периода внепочечного роста, по завершении которого верхушечная меристема отмирает), радиальную симметрию и четко выраженную дифференциацию на осевую часть и листья. Последние относительно крупнее листьев ростовых побегов, оси тоньше. Часто эти побеги повислые. После нескольких лет жизни отмирают и опадают целиком, с образованием веточных рубцов. Могут быть силлептические и пролептические. Исходя из перечисленных свойств такие побеги можно назвать филлофункциональными, аналогами рассеченных листьев. Характерны для *Cryptomeria*, *Sequoiadendron*, *Taiwania*, а также *Athrotaxis*, *Dacrydium* во взрослом состоянии. Это побеги последнего порядка на боковых скелетных ветвях. При хорошем освещении в пазухах листьев у некоторых образуются микростробилы. Очень сходные побеги образуются у ювенильных особей *Araucaria* секции *Eutacta* и *Intermedia*, *Calocedrus*, *Chamaecyparisy*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Platycladus*, *Tetraclinis*, *Widdringtonia*. У кипарисовых такие побеги образуются только в первые годы жизни (до 5, максимум до 10 лет), несут игловидные ювенильные листья. У видов *Araucaria* *A. heterophylla*, *A. columnaris* и др. побеги такого типа несут шиловидные листья.

Наличие специализированных вегетативных побегов обнаружено у 28 родов из 41 изученных и встречаются во всех современных семействах хвойных.

В семействе *Araucariaceae* для рода *Agathis* характерны филломорфные ветви типа *Tsuga*. Возможно, такие же филломорфные ветви имеются у *Wollemia nobilis* W.G. Jones, K.D. Hill et J.M. Allen, но по имеющемуся в оранжерее ГБС РАН молодому экземпляру однозначное суждение вынести затруднительно. Кроме того, у большинства видов рода *Araucaria* имеются побеги, функционально и по ритму роста подобные листьям, но имеющие листостебельную организацию и радиальную симметрию (тип *Araucaria*).

У всех известных автору видов рода *Cephalotaxus*, единственного в семействе *Cephalotaxaceae*, имеются филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Среди 11 изученных родов семейства *Cupressaceae* специализированные вегетативные побеги имеются у шести. Все они относятся к одному морфологическому типу (филломорфные ветви — платикладии) и имеют, как правило, один-два периода роста. Такие же системы побегов встречаются у родов *Austrocedrus*, *Libocedrus*, *Paruacedrus*, *Pilgerodendron* [5, 6, 9]. У видов *Cupressus*, *Juniperus*, *Microrobota* имеются системы побегов, ветвящиеся в одной плоскости, у которых нет диморфных листьев и уплощенного стебля, поэтому они не являются филломорфными ветвями — платикладиями. Даже с учетом этого факта филломорфные ветви — платикладии — имеются более чем у половины родов семейства (6 из 11 изученных, 10 из 19 имеющихся).

Семейство *Pinaceae*. Из девяти изученных родов укороченные побеги имеются у пяти. Встречаются радиальносимметричные брахибласты с детерминированным и недетерминированным числом листьев (соответственно типа *Pinus* и типа *Larix*). Первые всегда имеют один период роста, вторые — у *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix* — нарастают неопределенно долго, а у видов *Tsuga* обра-



зуются силлептически в базальной части ростовых побегов и обычно больше не растут либо нарастают еще один-два периода. Для рода *Tsuga* и для части видов *Abies*, *Keteleeria*, *Pseudotsuga* характерны филломорфные ветви типа *Tsuga*.

В семействе *Podocarpaceae* из шести изученных родов укороченные побеги с недетерминированным числом листьев имеются у *Podocarpus* (многолетние, радиальносимметричные) и у *Dacrydium* (многолетние, билатеральносимметричные). Все имеющиеся типы брахибластов вырастают за один цикл роста. Для *Phyllocladus* характерны дорсивентральные филлокладии. Филломорфные ветви типа *Tsuga* характерны для видов *Nageya*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*. С учетом недостаточного объема изученного материала у представителей семейства возможно предположить существование других типов специализированных вегетативных побегов.

У представителей семейства *Taxaceae*, как у непосредственно изученных родов (*Taxus*, *Torreya*), так и у *Amenthotaxus*, *Austrotaxus*, *Pseudotaxus*, имеются филломорфные ветви типа *Tsuga*. У *Taxus* встречаются радиальносимметричные брахибласты с неопределенным, но ограниченным, числом метамеров.

Семейство *Taxodiaceae*. Среди девяти изученных родов специализированные вегетативные побеги имеются у пяти. Билатерально симметричные, листостебельные, с недетерминированным числом листьев брахибласты имеются у *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium*. Брахибласты могут иметь или один цикл роста, либо нарастать неограниченно долго (базисимподиальные брахибласты *Metasequoia*), либо объединяться в однолетние филломорфные ветви (*Glyptostrobus*, *Metasequoia*). Филлокладии с детерминированным числом листьев имеются у *Sciadopitys*. Для рода *Sequoia* характерны филломорфные ветви

типа *Tsuga*. Кроме того, у родов *Gymnometria*, *Sequoiadendron*, *Taiwania* имеются побеги, функционально и по ритму роста подобные листьям, но листостебельной организацией и радиальной симметрией (тип *Araucaria*).

При анализе распространения разных типов специализированных вегетативных побегов обнаруживается их деление на две группы. В первую входят побеги, распространенные во всех или во многих семействах: филломорфные ветви типа *Tsuga* (во всех семействах), радиальносимметричные брахибласты с ограниченным недетерминированным числом метамеров (*Podocarpus*, *Taxus*, *Tsuga*), а также побеги, функционально и по ритму роста подобные листьям, но имеющие листостебельную организацию и радиальную симметрию (*Araucariaceae*, *Cupressaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae*). Возможно, широкое распространение таких побегов связано с их незначительными отличиями от неспециализированных и ростовых побегов.

Во вторую группу входят специфические для отдельных семейств вегетативные побеги. Для семейства *Cupressaceae* характерны филломорфные ветви типа *Platycladus*, для *Pinaceae* — радиальносимметричные брахибласты типа *Pinus* и типа *Larix* с сильно укороченными междоузлиями и большим числом метамеров, для *Podocarpaceae* — филлокладии типа *Phyllocladus* и брахибласты типа *Taxodium*, для *Taxodiaceae* — филлокладии типа *Sciadopitys* и брахибласты типа *Taxodium*. Эти побеги значительно видоизменены и существенно отличаются от неспециализированных и ростовых побегов.

### Заключение

При рассмотрении возможной морфологии специализированных вегетативных побегов можно утверждать о

наличии по крайней мере двух ее различных путей. Характерные для Pinaceae радиальносимметричные брахибласты структурно весьма своеобразны и не встречаются у представителей других семейств. Их образование можно рассматривать как результат редукции оси, без уплощения и срастания. У представителей семейств Cupressaceae, Podocarpaceae, Taxodiaceae специализированные вегетативные побеги (за исключением филлокладиев Sciadopitys) сформировались в результате уплощения и срастания. Такие существенные различия в морфогении вегетативных побегов позволяют предполагать большую филогенетическую близость Cupressaceae, Podocarpaceae и Taxodiaceae и изолированность от них Pinaceae.

Филлокладии Sciadopitys, на наш взгляд, возникли в результате переноса программы роста листа на зачаток пазушного побега в стадии формирования предлистьев, но из-за билатеральной симметрии их следует отнести к характерной для Taxodiaceae линии эволюции.

Анализ географического распространения видов хвойных [5, 9], имеющих специализированные вегетативные

побеги, показал, что они встречаются преимущественно в областях с достаточным или избыточным увлажнением, по крайней мере, во время периода вегетации. На наш взгляд, это связано с продолжительным ростом сложно организованных специализированных вегетативных побегов, особенно филлокладиев и разветвленных филломорфных ветвей, представляющих собой аналоги крупных листьев цветковых и способных составить им конкуренцию в формировании фотосинтетической поверхности.

Первопричиной появления высоко специализированных вегетативных побегов, скорее всего, было ограничение роста листовой пластинки, связанное с происхождением. В результате редукции листовая пластинка была утрачена, а попытки восстановить ее на базе редуцированного филлодия оказались малорезультативны (например, листья Taxus и Podocarpus s.str.). Формирование разнообразного набора специализированных вегетативных побегов — аналогов крупных листьев — позволило хвойным успешно адаптироваться к различным экологическим нишам и конкурировать с древесными цветковыми.

### Библиографический список

1. Ботаника. Учебник для вузов. В 4 т. / П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кернер; на основе учебника Э. Страсбургера. Т. 3. Эволюция и систематика. М.: Изд. центр «Академия», 2007.
2. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987.
3. Основы палеонтологии. Справочник для геологов и палеонтологов СССР. Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963.
4. Beissner — Fitschen, Nadelholzkunde. Berlin: Paul Parey Vlg., 1930.
5. Gelderen D.M. van Conifers: the illustrated encyclopedia. Vol. 1, 2, Portland, Timber Press. 1996.
6. Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 3. Teil. Samenpflanzen. Jena, 1933. S. 1379-2078.
7. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlison P.B. Tropical Trees and Forests an architectural analysis. Berlin, Heidelberg, NY.: Springer-Vlg., 1978.
8. Krillsmann G. Manual of cultivated conifers. Portland, Oregon. Timber press, 1985.
9. Sargent C.S. The Silva of North America. Boston and NY, Houghton, Mifflin and Company, Riverside Press, Cambridge. Vol. X, 1896.
10. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen Bd. I, Vegetationsorgane. Teil I. Borntraeger Vlg., Berlin, 1937.

12. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. I Teil: Der vegetative Aufbau. Jena: VEB Gustav Fischer Vlg., 1954.

*Рецензент* — д. с.-х. н. В.К. Хлюстов

#### SUMMARY

Specialized, vegetative twigs in modern conifers have been described and systematized in the article. Wide spreading of phyllomorphous branches in this group is shown, specific type of phyllomorphous branches for the cypress has been offered. Spreading of separate types of specialized vegetative shoots in coniferous families is given consideration, correlation of morphogenetically advanced types presence with phylogeny is observed besides. An assumption of convergent likeness of specialized vegetative twigs reasons in conifers with big complex and divided leaves in flowering plants has been made.

**Key words:** conifers, brachyblasts, phyllomorphous branches.

**Матюхин Дмитрий Леонидович** — к. б. н. Тел. 976-16-18.

Эл. почта: [botanika@timacad.ru](mailto:botanika@timacad.ru); [rgau-botanika@timacad.ru](mailto:rgau-botanika@timacad.ru); [msxabotanika@timacad.ru](mailto:msxabotanika@timacad.ru)