

УДК 581.4: 582.47

## СИСТЕМЫ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ МОНОРИТМИЧЕСКИХ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ

Д.Л. МАТЮХИН

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

**Выявление структурной организации растений остается важной проблемой. Описано структурное разнообразие побегов и их систем у хвойных с использованием понятия система элементарных моноритмических побегов (СЭМП), предложенного Л.Е. Гатцук (1970). Установлены признаки для их описания, показан полиморфизм СЭМП в пределах особи одного вида и у разных семейств. Обсуждены возможные причины полиморфизма, адаптивное значение, происхождение, диагностическое и таксономическое значения СЭМП.**

*Ключевые слова:* хвойные, побег, системы побегов, элементарная единица побеговой системы.

В настоящее время растения, наряду с некоторыми сидячими животными, рассматриваются как модульные организмы [1, 3]. Модулем в данном случае считается повторяющийся структурный элемент, в объединении дающий тело растения [3]. Существует довольно развитая система представлений о разнообразии этих модулей (системы соподчиненных единиц [1,2]). К сожалению, основным объектом исследований традиционно являются двудольные цветковые умеренного климата, а именно для древесных цветковых Европы и Северной Америки характерны относительно простая организация побеговой системы, в частности, отсутствие силлептического ветвления. Вследствие этого структурной единицей, образующейся за один период внепочечного роста, оказывается элементарный побег. У хвойных, как и у тропических древесных цветковых, это обычно не так, и за один период внепочечного роста в результате силлепсиса формируется система побегов. Разнообразие структур, образующихся из покоящихся почек за один период видимого роста, и посвящена настоящая работа.

Проблема структурной единицы побеговой системы в связи с ритмом роста обсуждается в ботанической науке давно. Понятие «годовой побег», отражающее сезонные ритмы в структуре растения, было введено во второй половине XIX в. немецкими морфологами. Годичные побеги обычно отграничены друг от друга рубцами почечных чешуй, укороченными междоузлиями, недоразвитыми листьями и т.д. [9].

В начале XX в. в работе Шпета [4] отмечалось, что за один вегетационный период может образоваться не один прирост, а несколько, т.е. годичный побег имеет сложную структуру и может быть разбит на более мелкие единицы. Для обозначения этих единиц И.А. Грудзинской [4] был предложен термин «элементарный побег», под которым понималось «новообразование типа стебля, возникшее из почки за один

цикл роста (от почки до почки)». Границы таких элементарных побегов более или менее четко различимы по рубцам почечных чешуй, по укороченным междоузлиям, по недоразвитым листьям. В этом определении подчеркнута связь «элементарного побега» с ритмом роста и естественная ограниченность в качестве структурной единицы. В дальнейшей концепции элементарного побега как одной из основных структурных единиц побеговой системы была развита в работах Л.Е. Гатцук [2, 3].

Ещё Шпет указывал на существование так называемых силлептических побегов, «регулярно возникающих из пазушных почек растущего побега. Эти почки прорастают одновременно с продолжающимся ростом материнского побега, без предшествующего периода покоя» [4]. В этом случае «новообразованием типа стебля», возникающим за один цикл роста от почки до почки, будет не один элементарный побег, трактуемый в качестве структурной единицы [3], а многоосная система, начинающаяся от почечного кольца и завершающаяся терминальными почками основного (продолжающего моноподий) и боковых побегов (рис. 1). Рост боковых силлептических побегов выступает в этом случае как составная часть роста всей системы. В том случае, когда система представлена одним побегом, система совпадает с элементарным побегом, в понимании И.Л. Грудзинской (рис. 2). Для обозначения аналогичных систем Е.Л. Нухимовским [7] предлагался термин «сложный специальный побег», однако вопрос автором подробно не изучался.



**Рис. 1.** Разветвленная СЭМП *Taiwania cryptomerioides* с боковыми побегами первого порядка, доминированием материнской оси над боковыми, рассеянным расположением боковых побегов, без специализированных побегов. Нижняя граница СЭМП обозначена стрелкой



**Рис. 2.** Неразветвленная СЭМП *Picea abies*, с доминированием материнской оси над боковыми, рассеянным расположением боковых почек, без специализированных побегов. Тождественна элементарному побегу. Нижняя граница СЭМП обозначена стрелкой

Система элементарных моноритмических побегов (СЭМП) — система побегов, образующихся за один период видимого (внепочечного) роста. Понятие предложено Л.Е. Гатцук в 1970 г. в неопубликованных материалах диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук. В случае силлептического ветвления СЭМП разветвлена (иногда до 3-4-го порядка), при отсутствии ветвления тождественна элементарному побегу, по Грудзинской.

Порядок ветвления той системы побегов, которая образуется за один период внепочечного роста, является важной характеристикой СЭМП. Порядок ветвления СЭМП зависит от типа побега, размещения его на растении и от типа листьев, которые несёт этот побег. Внутри разветвленных СЭМП целесообразно выделять основной (исходный, материнский) побег и боковые силлептические побеги.

### Объект и методика

Дифференциация побеговых систем у хвойных была изучена у 244 видов 42 родов хвойных (табл. 1). Изучались коллекции живых растений Батумского ботанического сада (1984-1989), Ботанического института РАН (1986-2003), Ботанического сада МГУ (1995-2010), Ботанического сада и Дендрария МСХА (1988-2010), Главного ботанического сада РАН (1985-2010), Государственного Никитского ботанического сада (1986), Сочинского дендрария (1988-2010), парка «Южные культуры» (1988-2010), Субтропического ботанического сада Кубани (2000-2010). Использовались также фонды гербариев Ботанического института РАН (1986) и кафедры ботаники МСХА (1998-2010).

Таблица 1

Перечень объектов исследования

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

\* Род рассматривается по [10], а не по [12] и [13].

Границы СЭМП определялись визуально по почечным кольцам. В том случае, когда почки открытого типа (*Araucaria*, *Cryptomeria*, *Dacrydium*, *Sequoiadendron*, *Taiwania*, б.ч. родов *Cupressaceae*), границы устанавливались по зонам листьев меньших размеров, а у некоторых *Cupressaceae* — по цвету коры побегов различного возраста и по результатам непосредственных наблюдений за ростом побегов в дендрарии Главного ботанического сада РАН и Дендрария МСХА. Для типичных в пределах рода или группы видов СЭМП составляли схемы.

### Результаты и их обсуждение

Прежде чем рассматривать СЭМП, необходимо остановиться на особенностях структурной организации побегов и их метамеров у хвойных. Первой такой особенностью, отмеченной ещё Гофмейстером [9], является отсутствие у хвойных в пазухе каждого листа оформленных боковых почек или силлептических побегов. У двудоль-

ных деревьев и кустарников — даже у мелколистных видов, таких как *Leptospermum scoptriiim* (*Mvrtaceae*) или *Hake a sericea* (*Proteaceae*) — оформленные боковые почки или побеги имеются в пазухе каждого листа. Напротив, даже у хвойных относительно «крупнолистных» (виды *Agathis*, *Araucaria*, *Nageya*, *Podocarpus*) большая часть метамеров побега лишена пазушных почек.

В том случае, когда боковые почки или силлептические побеги присутствуют, они располагаются у верхней границы листовой подушки, а не непосредственно в пазухе листа. Между кроющим листом и почкой, или силлептическим побегом, отмечены два типа взаимоотношений: наличие пазушной почки вызывает уменьшение размера кроющего листа; наличие почки не влияет на кроющий лист. Первый характерен для относительно крупнолистных видов. Кроющий лист при этом может либо уменьшиться (*Cephalotaxus fortunei*, ювенильные побеги *Pinus canariensis*, *P. pinea*), либо редуцироваться до чешуевидного (*Sciadopitys verticillata*, виды *Agathis*, *Podocarpus*, *Pinus*). Во втором случае обратная корреляция в размерах почки и кроющего листа отсутствуют. Это характерно для относительно мелколистных видов (представители *Cupressaceae*, *Taxodiaceae*, родов *Abies*, *Araucaria*, *Dacrydium*, *Picea* и др.). Кроющий лист при этом не отличается от соседних с ним листьев, не имеющих пазушных почек.

Всё указанное относится только к сформированным почкам с хорошо выраженными чешуями или покровными предлистьями. Нельзя исключить присутствия у хвойных меристематических очагов или детерминированных для формирования меристемы клеток в пазухе каждого листа.

При описании разнообразия СЭМП у хвойных легли следующие внешне-морфологические признаки побеговых систем.

**Порядок ветвления.** Признак позволяет, во-первых, разграничить одно- и многоосные системы, а во-вторых, распределить многоосные СЭМП по степени сложности. Установлены одноосные СЭМП, без силлептических боковых побегов, и СЭМП, образующие боковые силлептические побеги первого, второго, редко — третьего и более высоких порядков ветвления.

Этот признак косвенным образом указывает на стратегию вида в наращивании ассимилирующей поверхности. Если СЭМП одноосная, то наращивание поверхности происходит за счет листьев (рис. 3). Если имеются боковые силлептические побеги третьего и более высоких порядков ветвления, то оно происходит в основном за счет многочисленных побегов последнего порядка, несущих чешуевидные, иногда полностью прирастающие к осевой части, мелкие листья (*CalJitris*, *Tetraclinis* и др.). Если СЭМП включает в себя боковые сил-



**Рис. 3.** СЭМП *Nageia fleurii*, у которой преимущество в росте получают боковые силлептические побеги. Стрелкой обозначена укороченная часть главного побега выше отхождения бокового силлептического побега с двумя парами крупных листьев и слабо ветвящимися осями



**Рис. 4.** Разветвленная СЭМП *Cupressus forbesii* с боковыми побегами второго-третьего порядка и чешуевидными редуцированными листьями



**Рис. 5.** Укороченные многолетние побеги *Cedrus atlantica*. СЭМП без боковых почек и побегов

лептические побеги первого или второго порядка, то стратегия наращивания ассимилирующей поверхности промежуточная, с различным соотношением роли листьев и стебля (рис. 4).

**Наличие или отсутствие в составе СЭМП специализированных вегетативных побегов.** Этот признак, с одной стороны, также характеризует стратегию наращивания ассимилирующей поверхности; с другой — является показателем дифференциации вегетативных побегов, характеризует уровень организации побеговой системы [5].

**Наличие и расположение боковых почек и (или) побегов.** В противоположность цветковым у хвойных можно рассматривать варианты распределения метамеров с пазушными почками по длине побега. Установлено четыре варианта признака. Боковые пазушные структуры отсутствуют. Наблюдается у слабых побегов. Иногда такие побеги не имеют и верхушечной почки. Встречается также у некоторых укороченных побегов, образующих самостоятельные СЭМП (рис. 5).

Компактным расположением предлагается называть локализацию метамеров, имеющих пазушные почки (побеги), в определенной узкой зоне материнского побега (рис. 6). Компактное расположение боковых силлептических побегов отмечено у *Agathis*, *Araucaria*, некоторых видов *Podocarpus*, боковых почек — у *Abies*, *Picea*, *Torreya* и др. Для растений с компактным расположением боковых почек и побегов характерны ложные мутовки ветвей.

Соответственно под рассеянным расположением подразумевается более или менее равномерное распределение указанных метамеров по длине материнского побега. Примеры: боковые силлептические побеги у различных *Cupressaceae*, боковые почки на мощных побегах *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Tsuga*, *Taxus* и др. (рис. 7).

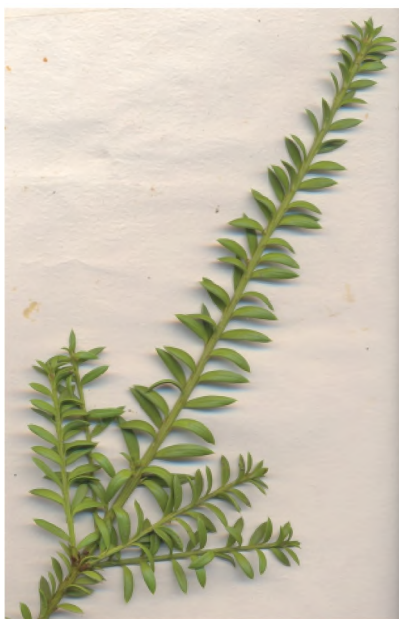
Случай, когда одни пазушные образования (например, почки) распределяются компактно, а другие (силлептические побеги) — рассеяно — рассматривается как смешанное расположение. Оно наблюдается у *Finns* (почки компактно, в виде почечной коронки, силлептические побеги — брахибласты — рассеяно) (рис. 8); *Cunninghamiact* (почки — рассеянно, силлептические побеги — компактно в средней части материнского побега).

К этой группе относятся также СЭМП, включающие в себя силлептические побеги разных типов. У *Scictodopitys verticillata* на мощных ростовых побегах филлогладии расположены компактно, а боковые ауксибласты — рассеянно. Кроме того, в СЭМП, имеющих силлептические побеги второго и больших порядков, на старшей оси может встречаться один тип расположения побегов, а на боковых осях — другой (рассеяно). Такие СЭМП характерны для *Phyllocladus* и видов *Araucaria* (*A. colnmnaris*, *A. cunninghamiana*, *A. heterophylla* и др.)

**Соотношение мощности бокового побега и части материнской оси, расположенной выше его основания.** Этот признак характеризует одну из сторон явления апикального доминирования внутри СЭМП.

Установлены два варианта структуры: боковые оси первого порядка уступают по мощности части материнской оси, расположенной выше их оснований; боковые оси первого порядка превосходят по мощности часть материнской оси, расположенную выше их основания. В пределах боковые побеги могут существенно превосходить по мощности и весь основной побег.

В первом случае мы наблюдаем обычные отношения между основной и боковыми осями.



**Рис. 6.** Разветвленная СЭМП *Podocarpus nivalis* с компактным расположением боковых побегов в области почечного кольца



**Рис. 7.** Разветвленная СЭМП *Cupressus austrotibetica* с рассеянным расположением боковых побегов



**Рис. 8.** Разветвленная СЭМП *Pinus devoniana* с рассеянным расположением боковых побегов-брахибластов и компактным боковым почкам ауксибластов (на фото весеннее начало роста)

К этой группе СЭМП относятся все одноосные единицы (в этом случае наблюдается полное апикальное доминирование в пределах СЭМП) и большая часть многоосных, в т.ч. все несущие укороченные побеги на материнской оси (см. рис. 4, 6, 7).

Во втором случае на определенном этапе развитие материнского побега тормозится, и преимущество в росте получают боковые силлептические побеги. СЭМП этой группы отмечены у ростовых побегов — будущих скелетных осях у *Agathis*, *Araucaria*, *Cephalotaxus*, *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Thujopsis*, *Nageia*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*, *Cimninghamia*, *Sequoia* (см. рис. 3). Возможно, это явление связано с детерминацией боковой системы побегов в качестве плагиотропной ветви — аналога листа.

Существуют формы силлептического ветвления, неточно соответствующие определению Шпета (см. выше). Это ветвление в области почечного кольца и араукариоидное ветвление.

Силлептическое ветвление в области почечного кольца (см. рис. 6) характеризуется тем, что боковые побеги начинают разворачиваться вместе с материнским. Такие системы побегов характерны для многих видов рода *Podocarpus*.

Силлептическое араукариоидное ветвление (рис. 9) характеризуется тем, что боковые побеги начинают разворачиваться сразу после того, как тормозится разворачивание материнского побега. Поскольку они расположены непосредственно у затормозившейся верхушки, единство периода роста всей системы сохраняется. Это явление можно рассматривать как один из вариантов силлептического ветвления. Такой способ ветвления встречается у представителей рода *Araucaria* и у многих ископаемых родов (*Lebachia* и др.). Внутри системы побегов (СЭМП) наблюдается то же, что и в дифференцирующихся системах теломов, согласно теломной теории В. Циммерманна [6], где такая дифференциация — выделение среди более или менее одинаковых осей, особой, имеющей иной, привилегированный статус, названа «*Ubergipfelung*». В результате этого морфогенетического преобразования происходит разделение осевых радиальносимметричных теломов (будущего стебля) и боковых, интенсивно ветвящихся, с ограниченным ростом (будущих листьев). В СЭМП наблюдается тот же «*Ubergipfelung*», при котором выделяется ростовой побег (будущая скелетная ветвь) и боковые системы побегов с ограниченным ростом (будущие филломорфные ветви или эфемерные трофические побеги).



Рис. 9. Силлептическое араукариоидное ветвление у *Araucaria araucaria*

Далеко не всегда для боковых силлептических побегов характерно продолжение листовой серии материнского. В некоторых случаях (например, у *Cryptomeria japonica*) листовая серия у них начинается заново. Возможно, это связано с малой первоначальной мощностью апекса силлептического побега.

СЭМП изученных видов были проанализированы по перечисленным признакам.

Конкретное сочетание значений четырех признаков названо типом СЭМП. Например, на рисунке 1 представлена разветвленная СЭМП *Taiwania cryptomerioides* с боковыми побегами первого порядка, доминированием материнской оси над боковыми, рассеянным расположением боковых побегов, без специализированных побегов, а на рисунке 7 — разветвленная СЭМП *Cupressus austrotibetica* с боковыми побегами второго порядка, доминированием материнской оси над боковыми, рассеянным расположением боковых побегов, наличием специализированных побегов — филломорфных ветвей. Значения рассмотренных признаков создают пространство их возможных сочетаний. Оно является вырожденным, так как не все возможные сочетания обнаружены. Всего обнаружено 24 типа СЭМП (из 64 теоретически возможных).

При рассмотрении полученной системы СЭМП у хвойных была выявлена множественность вариантов систем у одного вида. У подавляющего большинства изученных видов обнаружен не один тип СЭМП, а несколько, которые могут различаться по всем рассмотренным признакам. Например, у *Araucaria heterophylla* для главного побега характерна СЭМП с преимущественным развитием боковых силлептических ветвей первого порядка (но без перевершинивания!), расположенных компактно, с рассеянным расположением силлептических ветвей второго порядка; для боковых ветвей первого порядка — СЭМП с преимущественным развитием основной оси и рассеянным расположением силлептических боковых ветвей; для веточки последнего порядка нарастают без ветвления и закладки боковых почек. У *Sciadopitys verticillata* для главного (ростового) побега характерна СЭМП с доминированием материнской оси, рассеянным расположением боковых силлептических ростовых побегов и компактным расположением филлокладиев. Для боковых ветвей низких порядков — такие же, но с меньшим порядком ветвления ростовых побегов, для боковых веточек высоких порядков — с неразветвленным ауксибластом и ложной мутовкой филлокладиев. У *Picea abies* для главного и мощных побегов — неветвящиеся СЭМП с рассеянным расположением боковых почек; для побегов предпоследнего порядка ветвления — неветвящиеся СЭМП с компактным расположением боковых почек; для побегов последнего порядка ветвления — неветвящиеся СЭМП без боковых почек и т.д. Исключением из этой закономерности являются только виды рода *Pinus*. у которых в норме все СЭМП одинаковы: почки расположены компактно, в виде почечной коронки, силлептические побеги (брахибласты) — рассеяно.

Различия в структуре СЭМП наблюдаются, прежде всего, между ростовыми побегами низких порядков ветвления и побегами высших порядков ветвления. Первые обычно образуют ствол или скелетные ветви, вторые — выполняют функции трофических побегов, продолжительность их жизни невелика. Различие в пределах растения, возможно, связано с различным обеспечением светом. Это подтверждается отсутствием сложных вариантов СЭМП в нижних, затененных, частях кроны при относительно большей частоте их встречаемости в верхних частях кроны. Наряду с этим важную роль должны играть корреляции между побегами разных порядков внутри кроны. СЭМП, в которых материнский побег уступает по мощности и длине боковым силлептическим побегам, встречаются только на терминальных побегах скелетных осей.

Среди указанных типов также можно выделить наиболее распространенные (встречающиеся у наибольшего числа видов): неспециализированные одноосные СЭМП (встречаются у очень многих родов, чаще всего это слабые побеги последнего порядка, реже — мощные ростовые); многоосные СЭМП без укороченных побегов



с боковыми силлептическими побегами второго-третьего порядка ветвления (обычны для ростовых побегов *Cupressaceae*).

Результаты анализа встречаемости различных типов СЭМП говорят о неравноценности их в приспособительном отношении.

**Распространение типов СЭМП в семействах хвойных.** Установлено, что каждое семейство имеет свой набор типов СЭМП и может быть охарактеризовано либо по наличию специфических типов, либо по частоте встречаемости наиболее распространенных типов.

**Семейство *Araucariaceae*.** Набор типов СЭМП невелик (5). Специфическими для семейства являются СЭМП с компактным и смешанным расположением силлептических побегов, причем боковые побеги первого порядка превосходят по мощности и длине вышерасположенную часть материнского побега. В составе СЭМП представителей семейства отсутствуют боковые почки — ветвление осуществляется за счет силлептических побегов, т.е. все покоящиеся почки верхушечные. Отсутствуют также укороченные побеги.

У представителей семейства обычно наблюдаются четкая дифференциация типов СЭМП у побегов различных порядков ветвления: на главном и боковых побегах низких порядков ветвления — с преимущественным развитием боковых силлептических ветвей первого порядка, расположенных компактно (*Agathis*, *Araucaria*) и с рассеянным расположением силлептических ветвей второго порядка (*Araucaria*, *Wollemia*); для боковых ветвей первого порядка — СЭМП с преимущественным развитием старшей оси и рассеянным (*Araucaria*, *Wollemia*) или компактным (*Agathis*) расположением силлептических боковых ветвей; для веточки последнего порядка нарастают без ветвления и закладки боковых почек.

Типы СЭМП, характерные для семейства, если судить по перечисленным особенностям, очень древние. Исходя из реконструкции Флорина, они имелись у палеозойского хвойного *Lebachiapiniiformis* [8, 11].

**Семейство *Cephalotaxaceae*.** Представители семейства обладают ограниченным набором типов СЭМП (3), среди них отсутствуют сильно разветвленные и включающие в свой состав укороченные побеги. Специфических для семейства типов нет. Ветвление осуществляется за счет оформленных пазушных почек.

Наблюдается также некоторое разграничение по типам СЭМП главного (расположение боковых почек всегда компактное, боковые ветви образуют ложную мутовку) и боковых побегов (боковые почки компактные либо рассеянные, либо отсутствуют).

**Семейство *Cupressaceae*.** Представители этого семейства достаточно разнообразны. Встречается 8 типов СЭМП. Подавляющее большинство изученных родов имеет только многоосные СЭМП, среди которых доминируют сильно разветвленные. Специфическим типом СЭМП семейства можно считать многоосные с боковыми силлептическими побегами второго-третьего порядка ветвления. Характерно отсутствие компактного и смешанного расположения боковых почек и побегов (см. рис. 4, 7).

Распространение одноосных СЭМП ограничено. Специализированные вегетативные побеги только одного, специфического для кипарисовых типа — филломорфные ветви. СЭМП с преимуществом боковых осей над главной встречается у родов с филломорфными ветвями.

**Семейство *Pinaceae*.** Для семейства установлено 7 типов СЭМП. Наиболее распространены одноосные, силлептическое ветвление только у 4 родов. Встречаются радиально симметричные укороченные побеги, причем они могут быть частью

СЭМП или составлять ее целиком. СЭМП с преимущественным развитием боковых осей отсутствуют. Специфический тип для семейства: почки расположены компактно, в виде почечной коронки, силлептические побеги (брахибласты) — рассеяно. Существенных отличий между побегами высоких и низких порядков ветвления обычно нет (они отличаются не более чем по одному признаку).

**Семейство Podocarpaceae.** Для семейства характерно большое разнообразие СЭМП. Установлено 12 типов — половина от известных у хвойных. Наиболее характерны СЭМП с доминированием главной оси над боковыми. Рассеянное и компактное расположение почек и побегов равновероятно. Такие же отношения наблюдаются между одноосными и многоосными СЭМП. Имеются специализированные вегетативные побеги трех типов (брахибласты двух вариантов и филлокладии [5]). У большинства изученных видов больших различий между побегами низших и высших порядков ветвления не наблюдается.

**Семейство Taxaceae.** Отличается от других ограниченным набором и однообразием типов СЭМП. Все их установленные типы (3) одноосные, специализированные вегетативные побеги отсутствуют. Для одного из изученных родов (*Toggeya*) характерно только компактное расположение боковых почек, для другого (*Tctxus*) — рассеянное и компактное. Различия между главным и боковыми побегами слабо выражены.

**Семейство Taxodiaceae.** Это семейство имеет наиболее разнообразные СЭМП. Установлено 16 типов СЭМП; для представителей семейства характерно силлептическое ветвление. Широко распространены билатерально симметричные специализированные вегетативные побеги, в большинстве своем живущие один вегетационный период. Наиболее распространены СЭМП со специализированными побегами (56% от имеющихся). Специфические типы силлептически ветвящиеся до 2-3-го порядка СЭМП с билатерально симметричными брахибластами (*Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Tctxodium*) и своеобразными филлокладиями (*Sciadopitys*), а также однолетние (*Glyptostrobus*, *Tctxodium*) и базисимподиально нарастающие брахибласты (*Metasequoia*). Интересно, что *Metasequoia glyptostroboides* и *Sequoia sempervirens* имеют по 4-6 типов СЭМП, т.е. превосходят в этом отношении семейства *Araucariaceae*, *Cephalotcixaceae* и *Taxaceae*.

Семейства хвойных существенно отличаются друг от друга набором типов СЭМП. Спектр СЭМП семейства связан с его историческим развитием и современным ареалом.

Изучение структуры СЭМП важно не только для теоретической морфологии, систематики и филогении. На наш взгляд, оно имеет большое практическое значение. СЭМП характеризуют возрастное состояние хвойных. Так, у можжевельников под рода *Oxycedrus* (*Juniperus communis*, *J. oxycedrus*) переход в генеративное состояние сопровождается появлением на ростовых побегах СЭМП с боковыми силлептическими ветвями первого порядка (гомологи боковых микростробиллов и шишкоягод), что важно для оценки состояния посадок. Анализ структуры СЭМП может быть использован для диагностики видов и форм в вегетативном состоянии. В частности, формы *J. communis* легко отличимы от форм *J. chinensis* с игловидными листьями и форм *J. squamata* по порядку ветвления СЭМП (у первого силлептические ветви не более чем первого порядка, у последних — второго или третьего).

Структура СЭМП главной оси может служить средством для ранней диагностики плюсовых деревьев. Так, у быстрорастущих лиственниц главный побег начинает раньше образовывать силлептические ветви, что позволяет выделять их в посадках.

## Выводы

1. СЭМП в побеговой системе у хвойных не совпадает с элементарным побегом, чаще она является разветвленной системой побегов, образуемая из покоящейся почки за один период видимого роста.

2. Выявлено значительное структурное разнообразие СЭМП у хвойных. В пределах предложенной классификации установлено 24 типа, отличающихся по порядку ветвления, расположению боковых почек и побегов, соотношению мощности главной и боковых осей, по наличию или отсутствию специализированных вегетативных побегов.

3. За исключением представителей рода *Pinus*, каждый вид хвойных реализует несколько типов СЭМП. Выявлена следующая закономерность в распределении СЭМП внутри организма одноствольного дерева: главный и боковые побеги низких порядков ветвления, с одной стороны, и боковые побеги последнего порядка — с другой, имеют, как правило, разные типы СЭМП.

4. Семейства хвойных сильно различаются по числу и разнообразию типов СЭМП, каждое семейство характеризуется своим более или менее специфическим набором СЭМП.

5. Изучение структуры СЭМП имеет значение для выявления разных возрастных состояний, диагностики видов и форм, выявления плюсовых деревьев на ранних этапах онтогенеза.

## Библиографический список

1. Антонова И.С., Лагунова Н.Г. // Журнал общей биологии, 1990. Т. 60. № 1. С. 49-59.
2. Гатцук Л.Е. Бюллетень МОИП, отд. биологии, 1974. Т. 79. № 1. С. 100-111.
3. Гатцук Л.Е. // Вестник Тверского государственного университета, 2008. № 25 (85). С. 25-36.
4. Грудзинская Н.А. // Ботанический журнал, 1960. Т. 45. № 7. С. 968-978.
5. Матюхин Д.Л. // Известия ТСХА, 2010. Вып.5. С. 46-56.
6. Мейер К.И. Морфогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 255 с.
7. Нухимовский Е.Л. // Известия ТСХА, 1971. Вып. 1. С. 54-66.
8. Основы палеонтологии. Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 743 с.
9. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
10. Farjon A., Niep N.T., Harder D.K., loc P.K., & Averyanov L. // Novon, 2002, 12. P. 179-189.
11. Florin R. // Paleontographica, 85 (B), 1938-45. P. 1-729.
12. little D.P. // Systematic Botany 31(3), 2006. P. 461-480.
13. little D.P., Schwarzbach A.E., Adams R.P., Hsieh C.-F. // American Journal of Botany 91(11), 2004. P. 1872-1881.

Рецензент — д. с.-х. н. В.К. Хлюстов

## SUMMARY

The problem of revealing plant structural organization remains an important one. Structural diversity of both shoots and shoot systems in conifers is described, concept of elementary monorhythmic shoots (SEMS) system, suggested by L.E. Gatsuk (1970), being used. Traits essential for describing SEMS are identified and SEMS polymorphism within an individual of a certain species, as well as in various families, is found. The reasons for this polymorphism are discussed, alongside with the origin and adaptive, diagnostic and taxonomic significance of these shoot systems.

*Key words:* conifers, shoot, shoot systems, elementary unit of a shoot system.

Матюхин Дмитрий Леонидович — к. б. н., доц. кафедры ботаники РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел. (499) 976-09-66; e-mail: rgau-botanika@timacad.m, msxa-botanika@timacad.ru).