

13. Структура приростов у хвойных семейства *Taxaceae* (Д.Л.Матюхин)

Интродукция и изучение биологии интродуцентов в новых для них условиях представляет актуальнейшую проблему для современной биологии, а для ботанических садов тем более. Особо интересно изучение реликтовых родов, ископаемые следы которых известны с триасового периода. К таковым относятся представители семейства Тисовых. Типовой род семейства *Taxus* L. представлен в естественных насаждениях: *Taxus baccata* L. в лесах на Кавказе, *Taxus cuspidata* P.Siebold & Zuccarini - на Дальнем Востоке. Представители других родов – *Amentotaxus* Pilger, *Cephalotaxus* P.Siebold & Zuccarini, *Pseudotaxus* W.C.Cheng, *Torreya* G.Arnott, а также экзотические виды *Taxus*, культивируются только в ботанических садах. Морфологически тисовые не вполне хвойные, так как не имеют характернейших для них женских шишек-констробиллов. В силу перечисленного изучение морфологии побегов и побеговых систем у *Taxaceae* представляется актуальным.

Объектом исследования послужили виды и формы *Taxaceae*, выращиваемые в открытом грунте на территории Российской Федерации. Представители семейства довольно теплолюбивы, поэтому большая часть видов и форм было изучено на Черноморском побережье, на Кавказе и в Крыму. На широте Москвы успешно произрастают только часть видов рода *Taxus* (*T. baccata*, *T. canadensis*, *T. cuspidata*, *T. ×media*), которые также изучались в коллекциях ботанических садов и фирм, торгующих посадочным материалом декоративных растений.

Структура побегов была изучена у 18 видов 5 родов семейства *Taxaceae*, названия приведены по Eckenwalder (2009) и Krüssmann (1985):

Amentotaxus argotaenia (Hance) Pilger (растения были изучены в Субтропическом ботаническом саду Кубани, далее СБСК)

Cephalotaxus alpina (H.L.Li) L.K.Fu (СБСК)

C. fortune W.J.Hooker (СБСК, Сочинском Дендрарии - далее СД)

C. haringtonia (J.Knight ex Jas.Forbes) K.Koch (СБСК, СД, Парк «Южные культуры» - далее ЮК)

C. sinensis (Rehder & E.H.Wilson) H.L.Li (СБСК)

Pseudotaxus chienii (W.C.Cheng) W.C.Cheng (ЮК)

Taxus baccata L. (Главный ботанический сад РАН, Ботанический сад МГУ, Дендрарий им. Р.И. Шредера, СБСК, СД, ЮК, Хостинская тиссо-самшитовая роща)

T. cuspidata P.Siebold & Zuccarini (Дендрарий им. Р.И. Шредера)

T. ×media Rehder (Ботанический сад МГУ)

T. globosa D.F.L.Schlechtendal (СБСК)

T. sumatrana (Miquel) de Laubenfels (СБСК)

T. wallichiana Zuccarini (СБСК)

Torreya californica J.Torrey (СБСК)

T. fargesii Franchet (СБСК)

T. grandis Fortune ex Lindley (СБСК)

T. nucifera (L.) P.Siebold & Zuccarini (СД)

Были изучены некоторые формы следующих видов:

Cephalotaxus haringtonia (J.Knight ex Jas.Forbes) K.Koch - 1 форма

Формы: «Fastigiata»(СБСК, СД, ЮК)

Taxus baccata L. - 12 форм

Формы: «Aureomarginata» (Ботанический сад МГУ), «Aureovariegata» (СБСК), «Dovastoniana» (Ботанический сад МГУ), «Elegantissima» (СБСК), «Epacridioides» (СБСК), «Erecta» (СБСК), «Erecta Marginata» (СБСК), «Fastigiata Robusta» (СБСК), «Hessei» (СБСК), «Horizontalis» (СД), «Nissen»s Kadett» (СБСК), «Procumbens» (СД).

T. cuspidata P.Siebold & Zuccarini - 3 формы

Формы: «Densa» (СБСК), «Microsperma» (СБСК), «Nana» (СБСК)

T. ×media Rehder 2 формы

Формы: «Hicksii» (Ботанический сад РГАУ-МСХА), «Hillii» (5)

У изученных объектов визуально, либо с помощью бинокля МБС-1 или МБС-10, определяли границы приростов.

Границы приростов определяли: у хвойных с закрытыми почками - по почечным кольцам, с открытыми - по метамерам с укороченными междуузлиями, меньшими по размерам листьями или цвету коры. У форм без видимых границ приростов они определялись по меткам, проставленным до начала вегетации, либо по специфическим структурным особенностям побегов. Выделенные приросты фиксировали в виде схем на бумаге, с помощью цифровых фотоаппаратов Olympus, Canon, Nikon или сканера HP 3600.

Основным методом исследований являлся сравнительный морфологический анализ систем побегов. При проведении исследований использовали методы структурного анализа побегов и их систем (Гатцук, 1974,). Терминологию при описании применяли в соответствии с «Атласом по описательной морфологии высших растений» (Федоров, 1979).

У всех изученных родов семейства Taxaceae приросты были представлены неразветвленными системами побегов. Когда ветвление побегов наблюдается, оно происходит за счет покоящихся почек, образовавшихся в предыдущий период роста. Таким образом, для семейства характерно исключительно пролептическое ветвление. Рассмотрим же побеговые системы конкретных родов.

Taxus

Для рода установлено три типа приростов, представленных неразветвленными элементарными побегами. Варианты приростов отличаются расположением боковых почек: либо их нет (Рис. 13.1а), либо расположены компактно, в виде коронки (Рис. 13.1б), либо рассеяны по всей длине прироста (Рис. 13.1в). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или билатеральные плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные, напоминают филломорфные ветви, но в отличие от них способны к неограниченному прерывистому росту и могут преобразовываться в

скелетные оси. Дифференциация ювенильных побегов слабая и явно не выражена.

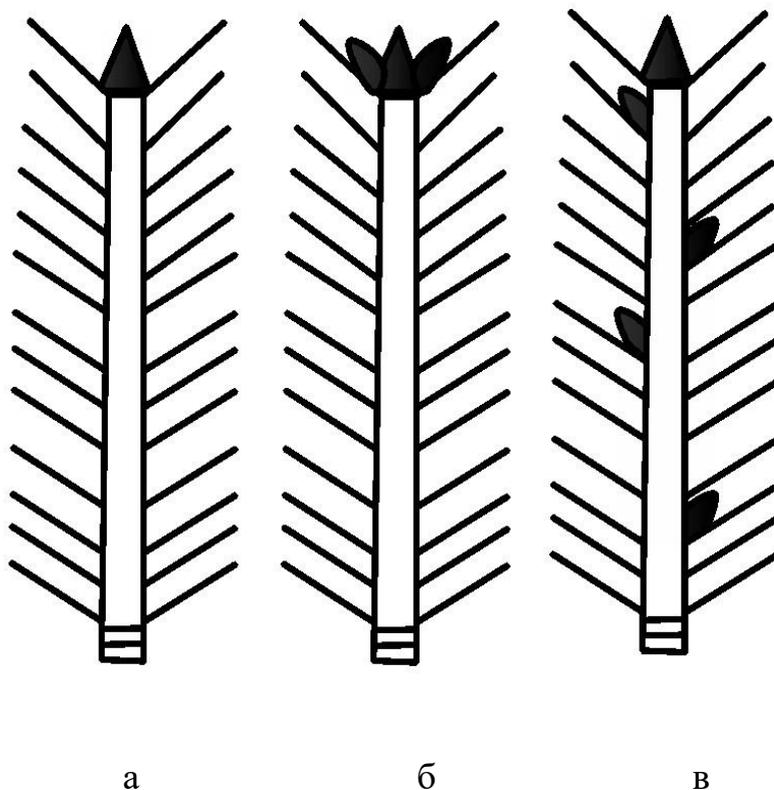


Рисунок 13.1. - Организация приростову рода *Taxus*

Плагитропные побеги последних порядков ветвления образуют филломорфные ветви, похожие на филломорфные ветви *Tsuga* или *Sequoia*, но нарастающих неограниченно (Рис. 13.2).



Рисунок 13.2. - *Taxus cuspidata* P.Siebold & Zuccarini

Почки яйцевидные. Осмоление отсутствует. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации - почечные чешуи представлены основаниями листа, плоские, бескилевые, кожистые. После раскрывания почек чешуи опадают. Листья срединной формации с линейными или серповидными пластинками, с округлым основанием, с цилиндрическим относительно длинным черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, почти двурядное на боковых трофических побегах, со многими переходными вариантами.

Amentotaxus Для рода установлено три типа приростов, представленных неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов на изученных экземплярах не выражена. Специализированных укороченных побегов нет, чем *Amentotaxus* в вегетативном состоянии легко отличается от видов *Podocarpus* с листьями таких же размеров. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями, похожие на филломорфные ветви *Tsuga* или *Sequoia*, но нарастающих неограниченно (Рис. 13.3).



Рисунок 13.3. - *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger

Почки овальные, яйцевидные или яйцевидно-конические, несмолистые. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приростами низбегающими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации - почечная чешуя представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуя опадает. Листья срединной формации ланцетные, с низбегающим, приросшим к стеблю основанием, с коротким цилиндрическим черешком. По размерам существенно превосходят листья других изученных нами родов *Taxaceae*.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное, иногда почти супротивное, на боковых трофических побегах.

Cephalotaxus

Для рода установлено три типа приростов, представленных неразветвленными элементарными побегами. Рост чаще прерывистый, но у ортотропных ростовых побегов может быть непрерывным. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Специализированных укороченных побегов нет. Плагиотропные побеги, похожие на филломорфные ветви *Tsuga* или *Sequoia*, но нарастающих неограниченно (Рис. 13.4).

Почки яйцевидные, округлые или овальные, несмолистые. Боковые почки в составе прироста могут быть расположены компактно или рассеяно. Из рассеянных по всей длине побега почек образуются собрания микростробиллов. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации - почечная чешуя зеленые, чешуевидные, представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуя опадает. Листья срединной формации ланцетные, с низбегающим, приросшим к стеблю основанием, в виде листовой подушки; черешки плоские, очень короткие (имеется сужение в области перехода от основания к пластинке).

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное (или ложнодвурядное?) на боковых трофических побегах, при этом листовые подушки расположены по спирали, а пластинки оказываются в одной плоскости (Рис. 13.4).



Рисунок 13.4. - *Cephalotaxus fortune* W.J.Hooker

Pseudotaxus

Для рода установлено три типа приростов, представленных неразветвленными элементарными побегами. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов не установлена. Специализированных укороченных побегов нет. У единственного вида рода плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви *Tsuga* или *Sequoia*.

Почки закрытые, яйцевидные или яйцевидно-конические. Осмоление отсутствует. Боковые почки в составе прироста расположены рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на три формации. Листья низовой формации - почечные чешуи представлены основаниями, бескилевые. После раскрытия почек чешуи опадают. Листья срединной формации линейные или серповидные, с округлым основанием, с цилиндрическим относительно длинным черешком. Микростробилы окружены широкими округлыми сидячими листьями верховой формации (Рис. 13.5).



Рисунок 13.5. - *Pseudotaxus chienii* (W.C.Cheng) W.C.Cheng

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис. 13.6.).



Рисунок 13.6. - *Pseudotaxus chienii* (W.C.Cheng) W.C.Cheng

По устным сообщениям сотрудников парка «Южные культуры» при организации парка коллекция пополнялась за счет репараций после конфликта на КВЖД в 1929 году с одного из сепаратных «государств», возникших на территории Китая. Растение явно двудомное, экземпляр формирует пыльцевые шишки, которые образуются на верхушках побегов прошлого сезона, что не характерно для настоящих тисов рода *Taxus*.

Torreya

Для рода установлено три типа приростов, представленных неразветвленными элементарными побегами. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Специализированных укороченных

побегов нет. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga* (Рис. 13.7).



Рисунок 13.7. - *Torreya californica* J.Torrey

Почки яйцевидные, несмолистые. Боковые почки в составе прироста могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, на ростовых побегах рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими оснований листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации - почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуи опадают или остаются на коре в течение нескольких лет. Листья срединной формации линейные или узкоовальные, с округлым основанием пластинки, с коротким черешком.

Листорасположение очередное, спиральное, на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами.

Формы видов родов *Cephalotaxus* и *Taxus*.

Форма *Cephalotaxus haringtonia* «Fastigiata» возникла скорее всего в результате явления гетеротопии – переноса программы развития ростового ортотропного побега на все побеги растения. Таким способом сформировался кустарник, или кустовидное дерево. Побеги вертикальные. Ветвление редкое преимущественно из спящих почек в основании приростов (рис. 13.8).



Рисунок 13.8. - *Cephalotaxus haringtonia* «Fastigiata»

Листорасположение спиральное, на верхушках молодых побегов многорядное. Хвоя прямая, может быть слегка подкручена на верхушке, или ширина – 3-4 мм. В приделах прироста размер хвои меняется по одноименной

выгнута дугой. Верхушка оканчивается шипиком. Цвет хвои темно-зеленый, снизу беловатый налет. Срединная жилка хорошо видна как сверху, так и снизу, не выпуклая. Черешок короткий отогнутый. Длина листа 35-40 мм, кривой. Возможно размер хвои зависит от условий. При неблагоприятных условиях хвоя либо сильно укорачивается, либо опадает. Боковые почки орасполагается по длине всего побега. Почечного кольца отсутствуют.

У данной формы все побеги развиваются как ростовые. Возможно, именно с этой программой развития побега связано и отсутствие боковых плагиотропных побегов.

Формы видов рода *Taxus*

В роде *Taxus* известно очень много форм. Структурно они примерно соответствуют тем же формам что описаны для *Cephalotaxus*, но у них менее *Taxus baccata* «*Epracridioides*» (рис. 13.9).



Рисунок 13.9. - *Taxus baccata* «Epracridioides»

Кустарник чашевидной формы. Побеги первого порядка косо вверх восходящие, побеги второго порядка отходят от первых под углом примерно 45° , побеги третьего порядка вертикально повисающие. Первоначально побег растет вертикально, в последствии рост опережает одревеснение и побег повисает.

Расположение хвои на побегах третьего порядка спирально пока побег растет вертикально, далее двурядно, на остальных - спирально. В большей своей массе хвоинки на побегах третьего порядка, взрослые побеги 1 и 2-го порядков практически оголены. На концах молодых побегов хвоинки расположены веерно. Форма хвоинки слегка саблевидная, верхушка остроконечие с шипиком. Черешок изогнут, угол отклонения хвоинки примерно 45° . Жилка выступает как с верхней, так и с нижней стороны. Окраска хвоинки темно-зеленая сверху, и светло-зеленая снизу, поверхность

глянцевая, молодые хвоинки слегка светлее взрослых. Длина хвоинки 10-15мм, ширина 3-4мм.

Почки расположены не равномерно по всей длине побега, спящие почки на побегах всех порядков.

Опробковение коры начинается с 3-го, и даже со 2-го года.

Можно использовать как в одиночных, так и в групповых посадках, хорошо будет смотреться на газоне.

Четко дифференцированы побеги. Ростовые отличаются от трофических только большей мощностью. При этом есть разделение побегов по направлению роста и кроны могут иметь разную форму.

Т в «Horizontalis» - кустарник с распростертой формой кроны. Карликовая форма 0,8 м высотой, в ширину разрастается сильно. Побеги раскидистые, далеко отстоящие друг от друга. Верхушки побегов загнутые. Побеги горизонтальные, слегка приподнимающиеся, молодые побеги растут вертикально, со временем принимая горизонтальное положение. Хвоя на побегах расположена двурядно с V - образным пробором, на молодых побегах спирально, на верхушке молодых побегов веерно. Хвоинка с легким саблевидным изгибом, верхушка хвоинки остроконечная с шипиком, на некоторых хвоинках шипик загибается вниз. Окраска темно – зеленая с сизым отливом сверху, снизу светло-зеленая, поверхность матовая, молодые хвоинки светло-зеленые. Жилка выступает с верхней стороны, на молодых побегах не выделяется. Черешок изогнут, Длина хвоинки 25-40 мм, ширина 2-3 мм, по побегу длина хвоинки различная, у основания и у верхушки побега более короткая, чем в середине побега. С возрастом разница не выравнивается (рис. 13.10).



Рисунок 13.10. - *Taxus baccata* «Horizontalis»

Почки расположены не равномерно по всему побегу, много спящих почек. Почечные чешуи молодые зеленые, далее коричневые, в процессе роста не опадают, хорошо различимы.

Опробковение начинается на второй год - пятнами. Кора вначале бурая, затем буро-серая.

В культуре известна с 1850 г., появилась впервые в Версале (Франция). Размножают черенками (56%).

Рекомендуется для каменистых горок. Выращивается в контейнерах для озеленения балконов. Группами можно высаживать на партерном газоне парка.

В результате проведенных исследований установлено, что у вегетативных побегов Тахасеае, имеющих в коллекциях отечественных ботанических садов имеются следующие свойства:

- эти системы побегов, образовавшиеся за один период роста, не разветвленные, у них отсутствует силлептическое ветвление;

- для большинства родов характерны закрытые почки с зелеными чешуями, что косвенно является признаком низкой зимостойкости; открытые только у некоторых ростовых побегов рода *Cephalotaxus*.