

На правах рукописи



Матюхин Дмитрий Леонидович

МОНОРИТМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ

Специальность: 1.5.9. – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре ботаники, селекции и семеноводства садовых растений Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»

Официальные оппоненты

Савиных Наталья Павловна, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и методики обучения биологии, ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет».

Горошкевич Сергей Николаевич, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН.

Брынцев Владимир Альбертович, доктор сельскохозяйственных наук, доцент, главный научный сотрудник Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН.

Ведущая организация

Кафедра ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета

Защита состоится _____ 2023 г. на заседании диссертационного совета 24.1.022.01. при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127276, г.Москва, ул. Ботаническая, д.4, конференц-зал.
Факс: 8-499-977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru.

Автореферат разослан _____ 2023г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



А.С.Рябченко

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Структура систем побегов древесных растений - это одно из важнейших направлений исследований в морфологии растений. У цветковых растений элементы такой структуры и ее организация достаточно хорошо изучены. Предложена иерархическая классификация систем побегов, в основе которой лежит неразветвленный элементарный побег (Гатцук, 1974, 1994, 2008, Антонова, Азова, 1999) или ветвящиеся системы побегов (Михалевская, 1994, 1995).

Напротив, для древесных растений класса Pinopsida, занимающих важное место в растительном покрове нашей страны, подобная классификация до сих пор не разработана. Элементы побеговых систем, возникающие за один период непрерывного роста, оказываются вне внимания большинства авторов. Разнообразие, особенности строения и значение систем побегов хвойных практически не изучены, имеются лишь фрагментарные сведения (Goebel, 1928-1931, Малеев, 1949, Серебряков, 1952, 1962, Горошкевич, 2011). Отсутствует подробное описание разветвленных элементов побеговых систем, не установлены закономерности, определяющие их разнообразие. Все это делает изучение систем побегов и их элементарных структур у древесных растений класса Pinopsida важным и актуальным.

Степень разработанности темы. Морфология побегов хвойных в настоящее время остается относительно малоизученной. Хвойные – это растения с особой, оригинальной организацией побеговой системы, которая изучена недостаточно. Литературные сведения по морфологии побегов хвойных фрагментарны, требуется изучение особенностей роста и структуры отрастающих элементов в объеме всего класса. Настоящая работа является итогом многолетних исследований структуры побеговой системы растений класса Pinopsida.

Цель и задачи исследования. Цель – выявление принципов структурно-функциональной организации побегов и побеговых систем, образующихся за период видимого роста, у современных хвойных.

Для достижения цели решали следующие задачи:

1. Выявить структурно-ритмологические типы моноритмических систем побегов Pinopsida. Установить и охарактеризовать свойства моноритмических систем побегов у Pinopsida: порядок ветвления, распределение боковых почек и/или побегов, наличие специализированных вегетативных структур, периодичность или непрерывность роста и нарастания.
2. Охарактеризовать структурно-функциональное разнообразие моноритмических систем побегов у современных родов Pinopsida.
3. Выявить и описать варианты организации специализированных вегетативных побегов: брахибластов, филломорфных ветвей, филлокладиев. Показать их структурное разнообразие в пределах современного понимания объема класса.
4. Описать и интерпретировать псевдоциклическое сходство у единиц роста побеговых систем у Pinopsida.
5. Установить на основании морфологического анализа возможные механизмы образования форм у хвойных, оценить их эволюционное значение.

Научная новизна исследования.

Впервые:

- охарактеризовано разнообразие систем побегов, образующихся из закрытых или открытых почек за период внепочечного роста у представителей класса Pinopsida;
- показана степень ветвления таких систем, дифференциация побегов внутри них, в зависимости от порядка ветвления и функциональной специализации;
- установлено структурное разнообразие боковых силлептических побегов, связанное с увеличением фотосинтетической поверхности и ростовыми процессами;
- описаны трофические боковые системы побегов, выполняющие функции листьев, но структурно и по происхождению не сходные с ними;

- показано псевдоциклическое сходство трофических систем побегов с синтеломными структурами предшественниками макрофиллов;
- предложены возможные механизмы возникновения «уклоняющихся» форм: перенос программы развития ростовых побегов на трофические, и, наоборот, с трофических на ростовые, смена листорасположения, формирование ювенильных листьев на взрослых побегах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят существенный вклад в биоморфологию, так как углубляют представления о структуре побеговой системы, о модульной и архитектурной организации растений, расширяют представления об их разнообразии.

Предложена новая классификация вегетативных специализированных побегов, описаны новые варианты строения брахибластов и филломорфных ветвей.

Показан возможный механизм образования декоративных форм путем гетеротопии специализированных побегов, из одной части моноритмической системы побегов в другую, с формированием нового сочетания признаков.

Обнаружено псевдоциклическое сходство моноритмических систем побегов хвойных с листьями-макрофиллами. Описаны четыре варианта псевдоциклов у изученных родов.

Проведенное исследование имеет практическое значение в садоводстве, в озеленении, в работах по укреплению разного рода склонов, терриконов и т.д. Автором подготовлена серия книг и пособий в области использования разнообразных видов и форм хвойных в декоративном садоводстве.

Полученные результаты исследования используются в процессе преподавания вузовских курсов морфологии, систематики растений и экологии в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева.

Методология и методы исследования. В исследовании основными принципами системного анализа: выделение в теле растения повторяющихся

структурно-биологических единиц, выявление их взаимосвязи и размещения на шкале биологического времени.

Положения выносимые на защиту:

1. Моноритмические системы побегов (МСП) – это набор вариантов структур, связанных взаимными переходами и образующихся за один акт внепочечного роста. МСП могут быть одноосными или многоосными и отличаться распределением боковых почек и/или побегов.

2. У хвойных имеются силлептически разветвленные МСП с дифференцированными боковыми ветвями, которые могут быть представлены брахибластами разной степени дифференциации, филломорфными ветвями или филлокладиями. Специализированные боковые побеги компенсируют ограниченные возможности чешуевидных и игловидных листьев по увеличению ассимилирующей поверхности.

3. Разные порядки и семейства хвойных имеют специфические элементы МСП или их сочетание: способы ветвления, тип симметрии, особенности листорасположения. Части моноритмических систем побегов у хвойных псевдоциклически сходны с листьями цветковых и вайями папоротников.

Апробация результатов исследования: результаты были доложены на 39 международных и всероссийских конференциях в 2001-2021 гг.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 56 работы, из них в изданиях, рекомендованных ВАК РФ 10 статей, 33 – в материалах конференций разного уровня и научных изданиях, а также в 12 монографиях. Общий объем публикаций 149,63 п.л. (монографии 133,88 + 15,75 статьи = 149,63 п. л.).

Структура и объем диссертации. Текст диссертации содержит 203 страницы (+ 45 страниц – Приложение) и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и приложения; содержит 4 таблицы, 46 рисунков, 80 фотографий. Список литературы представлен 282 источниками, в том числе 102 – на иностранных языках.

Личный вклад автора:

Весь материал, представленный в диссертации, собран и проанализирован автором в течение более чем 30 лет – с 1985 по 2017 гг. Самостоятельно выбраны направление исследования, основные методы и подходы, выполнена камеральная обработка собранного материала. Доля участия автора в подготовке основных публикаций составила 100%, в публикациях, написанных совместно, – более 50 %.

Благодарности. Автор благодарен коллективу кафедры ботаники, селекции и семеноводства садовых растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Автор благодарит коллективы ботанического сада имени С.И. Ростовцева, дендрологического сада имени Р.И. Шредера, факультета Садоводства и ландшафтной архитектуры РГАУ-МСХА, сотрудников ботанических садов, создавших и сохранявших коллекции хвойных, родных, и всех равнодушных, поддерживавших и понуждавших его к написанию данной работы.

ГЛАВА 1. СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПОБЕГОВ И ИХ СИСТЕМ

С XVIII-XIX века тело растений рассматривали как объединение некоторых структурных единиц, сравнивая его с колонией полипов (Darwin, 1800). Элементами, составляющими такие колонии, единицами конструкции, признавали побеги (Gray, 1849, Braun, 1855).

Большинство авторов вкладывают разный смысл в термины, характеризующие структурные единицы побеговых систем. Так, D. Barteley (1991) писал, что рост оси может происходить двумя основными способами:

- в простейшем случае рост оси является непрерывным, т. е. показывает полное отсутствие периода покоя, предполагая синхронность органогенеза и удлинения. Этот тип роста встречается редко и представлен лишь несколькими тропическими растениями.

- чаще, рост оси ритмичен и отображает регулярное чередование периодов удлинения и покоя. В этом случае единица роста соответствует части оси, которая развивается в течение периода удлинения. Эту единицу роста обычно легко идентифицировать, поскольку она обычно ограничена двумя зонами листовых чешуй, которые защищают апикальную меристему в почке в течение периода покоя.

В отечественной традиции морфология побегов и побеговых систем древесных растений связана с описанием иерархических систем. Первичным элементом таких систем представляется элементарный побег (Грудзинская, 1960). Л.Е.Гатцук (1974) предложила и обосновала систему соподчиненных единиц вегетативного тела растений, подчеркивая значительное сходство понятий «модульность» и «метамерность» (Гатцук, 2008).

Побеги и системы побегов хвойных привлекали внимание исследователей наравне с цветковыми, особенно необычные побеги у некоторых хвойных: брахибласты *Pinus* (Thomson, 1914, Troll, 1937, Lahondere, Neville, 1959, и др.), *Sciadopitys* (Troll, 1937), филлокладии *Phyllocladus* (Tomlinson et al., 1999).

На наш взгляд, для корректного сравнения в качестве единицы структуры следует рассматривать не побег как универсальную единицу тела растения (Гатцук, 1974, Кузнецова, 1995), а системы побегов, возникающие за один период внепочечного роста. Эти системы могут быть неразветвленными и тогда тождественны элементарным побегам (Грудзинская, 1960, Гатцук, 1974), а могут состоять из многих осей, формирующихся за счет силлептического ветвления, и тогда они соответствуют модулям в исходном смысле: система побегов, отрастающая за период роста (Prevost, 1967). Далее в работе они названы **моноритмическими системами побегов**. Описанию структуры таких систем побегов, их разнообразия и особенностей и посвящена предлагаемая работа.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследований был собран с 1986 по 2014 годы в коллекциях следующих ботанических садов СССР и Российской Федерации. Сбор материала осуществляли:

в Батумском ботаническом саду (1984-1986, 1989 гг.), в Фондовой оранжерее и Дендрарии Главного ботанического сада РАН (1985-2014 гг.), в оранжерее Ботанического института РАН (1986, 2000 и 2003 гг.), в Государственном Никитском ботаническом саду (1986 г), в Ботаническом саду и Дендрарии МСХА (1988-2015 гг.), в Сочинском дендрарии (1988-2014 гг.), в парке «Южные культуры»

(1988-2014 гг.), в Ботаническом саду МГУ (1995-2014 гг.), в Субтропическом ботаническом саду Кубани (2000-2014 гг.), в Дендрарии «Лесостепная опытно-селекционная станция» (2005 г.), в Ставропольском ботаническом саду (2014).

Использовали также фонды гербариев: Ботанического института РАН (1986) и кафедры ботаники МСХА (1998-2014).

Структура побегов была изучена у 252 видов 43 родов современных хвойных. Система хвойных принята по Farjon (2001) и Eckenwalder (2009).

Для выявления специфических закономерностей (параллелизмов, видо- и родоспецифичных структур) были изучены системы побегов у 352 форм родов *Abies*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Platycladus*, *Taxus*, *Thuja*, *Tsuga*. Источником материалов служили коллекции ранее указанных ботанических садов и растений из ассортимента фирмы ТИС'С и «Европарк»

Видовую и формовую принадлежность объектов определяли по опубликованным каталогам (Деревья и кустарники ББС, 1988, Каталог коллекции живых растений Ботанического сада БИН АН СССР, 1989, Каталог культивируемых древесных растений России, 1999, Каталог культивируемых древесных растений Северного Кавказа, 1999, Древесные растения ГБС РАН, 2005, Субтропический ботанический сад Кубани. Каталог., 2012, и др.) или по внутренней документации коллекций.

У изученных объектов визуально, либо с помощью бинокля МБС-1 или МБС-10, определяли границы моноритмических систем побегов (МСП). В понимании Томлинсона (Tomlinson, 2004), сходная структура называется единица расширения (unitsofextension).

Границы МСП определяли: у хвойных с закрытыми почками – по почечным кольцам, с открытыми – по метамерам с укороченными междоузлиями, 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 (ложные мутовки

силлептических боковых побегов, зоны коротких междоузлий и т.п.). Выделенные МСП фиксировали в виде схем на бумаге, с помощью цифровых фотоаппаратов Olympus, Canon, Nikon или сканера HP 3600. Все типы МСП, установленные для вида или формы, учитывали и рассматривали как единое упорядоченное множество, связанное общими закономерностями роста и морфогенеза.

Основным методом исследований являлся сравнительный морфологический анализ систем побегов. При проведении исследований использовали методы структурного анализа листа хвойных (Laubenfels, 1953, Мейен, 1987), побегов и их систем (Гатцук, 1974, 2008, Антонова, Азова, 1999, Антонова, Николаев, 2004). Сравнение множеств МСП проводили по моделям, предложенным С.В. Мейеном (2010), и общепринятым методикам анализа множеств. Терминологию при описании применяли в соответствии с «Атласом по описательной морфологии высших растений» (Федоров, 1956, 1962, Федоров, Артюшенко, 1975, 1979).

ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ И ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ МОНОРИТМИЧЕСКИХ СИСТЕМ ПОБЕГОВ У РОДОВ PINOPSIDA

Изученные роды имеют следующие наборы МСП:

Abies. Установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, отличающихся друг от друга расположением боковых почек. У некоторых видов лиственницы (*A. balsamea*, *A. sibirica* и др.) плагиотропных побегов последних порядков ветвления оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Agathis. Установлено три типа МСП, представленных силлептически ветвящимися до боковых побегов 1 порядка и неразветвленными элементарными побегами. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями.

Amentotaxus. Установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями типа *Tsuga*.

Araucaria. Установлено четыре типа МСП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей 1 и 2 порядка и неразветвленными элементарными побегами. Имеется преимущество в росте плагиотропных боковых побегов 1 порядка перед материнскими ортотропными осями.

Callitris. Установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов четвертого (пятого) порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Calocedrus. Установлено шесть типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов четвертого (пятого) порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание ассимилирующей поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными, листьями в соседних узлах.

Cedrus. Для рода установлено пять типов МСП (Рис. 1), представленных неразветвленными элементарными побегами (рис. 1, а-в, д) удлинненными и укороченными, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка (рис. 1, г). Трофические побеги представлены брахибластами, образующимися силлептически или пролептически из закрытых почек (рис. 1, д).

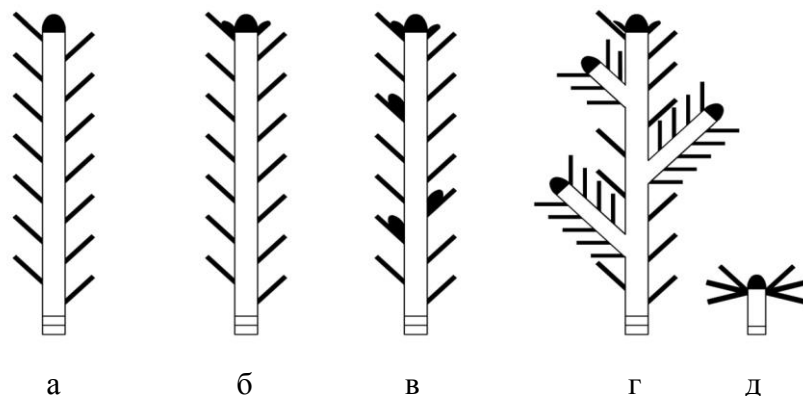


Рис. 1. Организация МСП у рода *Cedrus*.

Cephalotaxus. Установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями типа *Tsuga*.

Chamaecyparis. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными, листьями в соседних узлах. У группы форм *Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa' имеются плагиотропные МСП, с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная ветвь, типичная для *Araucaria*. Побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричные, с цилиндрическим стеблем.

Cryptomeria. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Побеги с низким порядком ветвления (главный, первого порядка ветвления, замещающие их при реитерации) растут непрерывно, более высоких порядков – прерывисто.

Cunninghamia. Для рода установлено три типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до первого порядка боковых побегов, либо неразветвленными элементарными побегами. Боковые силлептические побеги образуют в середине прироста компактную зону.

Cupressus. Для рода установлено девять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Имеется полиморфизм вегетативных побегов: они дифференцированы на взрослые и ювенильные. У *C. cashmeriana* имеются плагиотропные МСП, с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная или поникающая ветвь. У *C. vietnamensis* есть деление на ювенильные, взрослые и переходные побеги. Ювенильные побеги

имеют треугольно-ланцетные листья, собранные в пяти- или шестичленные мутовки. На нижней стороне листа две широкие бело-голубые полосы. Листья такого типа характерны для некоторых форм рода *Chamaecyparis* (*Ch. pisifera* 'Boulevard' и др.), мутовчатое листорасположение на боковых побегах с ювенильными. Трофические побеги образуют филломорфные ветви с очень своеобразными побегами последнего порядка. Эти побеги сильно уплощенные, с диморфными листьями. Фациальные листья ромбические, прожатые, латеральные – сложенные вдоль, очень длинные (верхушки листьев, N-ной пары оказываются на уровне оснований пары N+3), оказываются вложенными друг в друга. В результате получается листоподобный неразветвленный побег, габитуально сходный с крупнозубчатой листовой пластинкой.

Dacrycarpus. Для рода установлено три типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до первого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги представлены пролептическими билатеральными побегами, сходными с филломорфными ветвями *Tsuga* и *Sequoia*, (или с брахибластами *Taxodium*) с ложнодвурядным листорасположением.

Dacrydium. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Fokienia. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет плоских побегов с фациальными и латеральными листьями в соседних узлах.

Glyptostrobus. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате

силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах, имеют детерминированный рост и живут один сезон.

Juniperus. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. У подрода *Juniperus*, описано пять типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до первого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Почки закрытые. У подрода *Sabina* описано пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Почки открытые.

Keteleeria. Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. В основании главного побега имеется зона чешуевидных листьев. Прорастание подземное.

Larix. Для рода установлено пять типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, удлиненными и укороченными, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка.

Metasequoia. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги представлены брахибластами. Они имеют оформленную боковую почку в базальной части побега. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки.

Microbiota. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до второго-третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Nageya. Для рода установлено три типа МСП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей первого порядка (последние либо ростовые побеги, либо филломорфные ветви) и неразветвленными элементарными побегами. Все побеги удлиненные, укороченные отсутствуют.

Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями.

Phyllocladus. Для рода установлено пять типа МСП, важным структурным элементом которых являются филлокладии. У данного рода филлокладии представляют собой систему сросшихся боками осей с кроющими листьями. В их состав входят боковые оси первого и второго порядка ветвления.

Picea. Установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. У некоторых видов листья плагиотропных побегов последних порядков ветвления оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Pinus. Для рода установлено четыре типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов первого (второго) порядка (Рис. 2). Непрерывный рост характерен для ювенильных ветвящихся МСП, а также для сложных почек ряда видов (*P. canariensis*, *P. roxburghii* др.). Ювенильные побеги

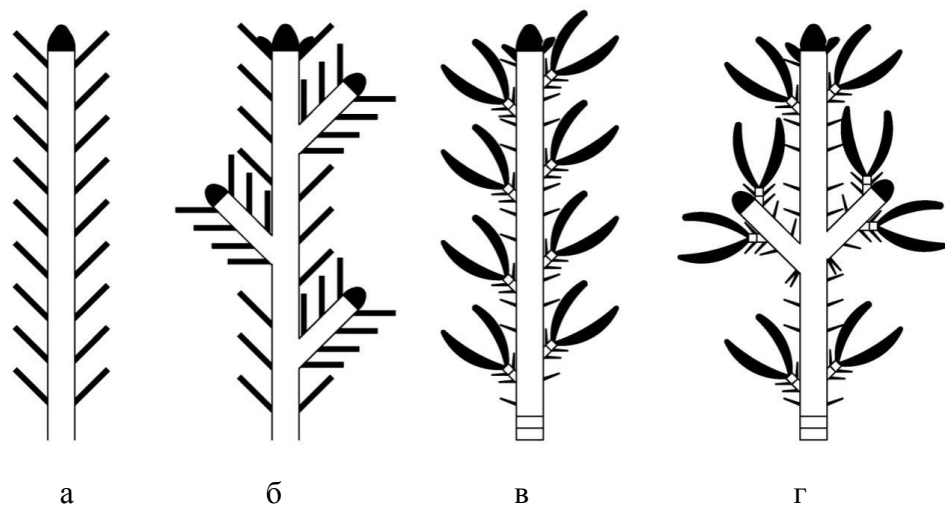


Рис. 2. Организация МСП у рода *Pinus*

с открытыми почками, шиловидными листьями, представлены либо элементарными побегами (рис. 2 а), либо силлептически ветвящимися до первого порядка МСП (рис. 2 б). Часто наблюдается силлептическое ветвление ауксибластов при развитых специализированных брахибластах (рис. 2 в,г).

Основными типами листьев срединной формации являются линейные или ланцетные сидячие листья брахибластов.

Platycladus. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов.

Podocarpus. Для рода установлено шесть типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами и силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка. Трофические побеги плагиотропные или восходящие. Укороченных побеги слабо специализированные, пролептические, радиальносимметричные.

Prumnopitys. Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами.

Pseudolarix. Для рода установлено шесть типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, удлиненными и укороченными, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка. Трофические побеги представлены брахибластами, образующимися из закрытых почек, после периода покоя разной продолжительности.

Pseudotaxus. Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, плагиотропные побеги последних порядков ветвления листа оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Pseudotsuga. Для рода установлено четыре типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка. У некоторых видов, плагиотропные побеги последних порядков ветвления листа оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Sciadopitys. Для рода установлено четыре типа МСП, представленных очень короткими неразветвленными ювенильными элементарными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов третьего порядка, несущими филлоклады. Взрослые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные, всегда несут сближенные филлоклады в верхушечной розетке. Филлоклады представляют собой боковые побеги со сросшимися предлистьями, которые после заложения растут как единое целое с помощью интеркалярной меристемы. Они абсолютно несамостоятельны, образуются только в составе МСП, имеющих ростовые оси.

Sequoia. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост непрерывный у ростовых побегов низких порядков ветвления и прерывистый у трофических. На ортотропных ростовых побегах наблюдается прерывистый рост с образованием боковых силлептических побегов первого порядка.

Sequoiadendron. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Taiwania. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Побеги с низким порядком ветвления (главный, первого порядка ветвления, замещающие их при реитерации) растут непрерывно, более высоких порядков – прерывисто.

Taxodium. Для рода установлено шесть типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Taxus. Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления образуют филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Tetraclinis. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами.

Thuja. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными, листьями.

Thujaopsis. Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными, листьями.

Torreya. Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления образуют филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Tsuga. Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до удлиненных и укороченных боковых побегов первого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Специализированные укороченные побеги имеют меньшее число метамеров, чем удлиненные, без существенного укорочения междоузлий. У плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и являются филломорфные ветви типа *Tsuga*.

ГЛАВА 4. ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ ФОРМ, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ОТ ТИПОВЫХ ПО СТРУКТУРЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ И ИХ СИСТЕМ

Морфология побегов форм позволяет изучить разнообразие структур побеговых систем. Растения – модульные организмы, и в разных частях у них протекают разные морфогенетические процессы. Для вегетативных побегов это выражается в многообразии форм внутри вида. У хвойных описано множество форм (Beissner, Fitschen, 1930, Krüssmann, 1970-1972, 1979, 1985 и др.), различающихся строением вегетативных органов. Морфология побегов у декоративных форм, отличных от типовых форм видов, позволяет оценить возможности изменчивости в таксонах надвидовых рангов. В структуре органов у форм проявляются признаки, свойственные другим видам, родам, семействам.

Формы древесных растений, отличных по каким-либо признакам от типовых экземпляров, характерных для видов, описывали, с появления формальных биологических описаний видов (Beissner, Fitschen, 1930). Эти формы у хвойных, чаще всего, представляют собой клоны, полученные в результате вегетативного размножения аномальных экземпляров, обнаруженных в природе, посадках или питомниках.

Необычные побеги форм древесных Cupressaceae являются комбинацией побегов, формирующихся у растения в разные фазы онтогенеза типовой формы. У *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Fokienia*, *Juniperus*, *Microbiota*, *Platycladus*, *Thuja*, *Thujopsis* в побеговой системе четко различаются радиально-симметричные ростовые побеги и дорсовентральные трофические побеги с ограниченным ростом.

Выше приведены примеры побеговых систем, которые могут рассматриваться как результат гетеротопий. Гетеротопия – перенос органа (или программы онтогенеза органа) позволяет реализовывать уже отработанные в других частях организма морфогенетические «связки» структур. Явление было описано для онтогенеза животных в 70-е годы XIX века Эрнстом Геккелем и

привлекалось для объяснения некоторых эволюционных преобразований у растений, в частности, происхождения цветка (Мейен, 1986).

Вегетативное тело форм *Chamaecyparis* и других Cupressaceae представляет собой комбинацию побегов, формирующихся в разных частях тела в разные фазы онтогенеза типовой формы. У кипарисовиков в побеговой системе четко различаются радиально-симметричные ростовые побеги и дорсовентральные трофические побеги с ограниченным ростом. У форм могут все или большая часть побегов развиваться одинаково (Рис. 3). Трофические побеги с диморфными листьями и уплощенным стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости. После завершения роста (обычно 1-2-3 сезона) апикальные меристемы



Thuja occidentalis 'Ericoides'

Thuja occidentalis 'Filiformis'



Thuja occidentalis 'Filicoides'

Thuja occidentalis 'Bodmeri'

Рис. 3. Формы образованные в результате гетеротопий

Части кроны дерева формируются и функционируют в разных условиях освещения и аэрации, к которым они адаптируются. В разные фазы онтогенеза функционируют разные программы формирования побеговых систем. Адаптивная

ценность их примерно одинакова, и перераспределение в пределах кроны существенно не влияет на жизнеспособность организма в целом.

ГЛАВА 5. СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ ПОБЕГИ ХВОЙНЫХ: БРАХИБЛАСТЫ, ФИЛЛОМОРФНЫЕ ВЕТВИ, ФИЛЛОКЛАДИИ

Специализация вегетативных побегов заключается в изменениях структуры, связанных с соотношения основных функций побега: трофической и освоения пространства. Специализированные трофические побеги у хвойных представлены брахибластами, филломорфными ветвями и филлокладиями (Матюхин, 2010а, 2012а). Все эти побеги характеризуются следующими общими признаками: ограниченной способностью к нарастанию и укороченными междоузлиями. 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) междоузлия. У многих хвойных из-за незначительной длины междоузлий трудно различать укороченные и удлиненные побеги по этому признаку.

Филломорфные ветви (термин ввел Э. Кернер в 1953 г.) – это уплощенные дорсовентральные побеги с неутолщенной осью и супротивными или очередными двурядными листьями. Эти специализированные побеги имеют, как правило, ограниченный рост, могут быть чисто вегетативными или нести генеративные органы. Продолжительность жизни филломорфных ветвей невелика, и они обычно опадают фрагментарно (отдельно листья или филлокладии, отдельно ось).

Филлокладии – это уплощенные листовидные зеленые побеги с ограниченным ростом (имеют один период внепочечного роста и фиксированные видоспецифичные размеры). Филлокладии могут быть чисто вегетативными, могут образовывать генеративные органы.

5.1. Брахибласты у хвойных

Радиальносимметричные укороченные побеги с ограниченным числом листьев имеются у видов рода *Tsuga* (Рис. 4а).

Укороченные побеги очень сходные с брахибластами двудольных деревьев (*Malus*, *Populus*, *Ulmus* и др.), характерны для *Podocarpus macrophyllus* и близких по структуре побегов видов того же рода (Рис. 4б).

Радиальные побеги с недетерминированным большим числом листьев. Побеги этой группы отличаются от удлинённых ростовых побегов тех же растений значительно меньшей длиной междоузлий и часто отсутствием боковых почек. Характерны для родов *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix* (Рис. 4в).



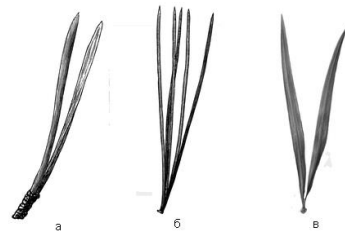
а *Tsuga diversifolia*



б *Podocarpus macrophyllus*



в *Cedrus deodara*



г Брахибласты *Pinus*: а - *P. sylvestris*,
б - *P. strobus*, в - *P. krempfii*.

Рис.4. Брахибласты у хвойных

Радиальные листостебельные побеги с детерминированным числом листьев. Характерны для рода *Pinus* (Рис. 4г).

5.2. Типы филломорфных ветвей

У изученных хвойных имеются следующие варианты строения филломорфных ветвей.

Неразветвленные филломорфные ветви, подобные перистосложным или перисторассеченным листьям. У хвойных филломорфные ветви (уплощенные побеги с двурядным или супротивным расположением листьев) указываются для *Tsuga canadensis* (Halle et al., 1978), но практически тождественные структуры характерны для других видов *Tsuga*, а также родов *Abies*, *Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Keteleeria*, *Picea*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Pseudotaxus*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Taxus*, *Torreya* (Рис. 5а).

Похожи на предыдущие филломорфные ветви родов *Agathis* и *Nageya* (Рис. 5в). У этих родов филломорфные ветви имеют ограниченный рост - один или два периода роста, после чего верхушечная почка отмирает.



а *Tsuga canadensis*



б *Abies amabilis*



в *Nageya fleuryi*



г *Dacrycarpus imbricatus*



д, е *Metasequoia glyptostroboides*



ж *Phyllocladus trichomanoides*



з *Chamaecyparis formosensis*

Рис. 5. Филломорфные ветви у хвойных

У *Abies amabilis* и видов *Tsuga* листья, расположенные на верхней стороне оси побега, укорачиваются и разворачиваются вдоль этой оси (Рис. 5б).

Многолетние билатеральные филломорфные ветви имеются у видов рода *Dacrycarpus* (Рис. 5г). Филломорфные ветви образуются пролептически в следующий период роста на радиальносимметричных, силлептически ветвящихся ростовых побегах с чешуевидными листьями.

Билатеральные филломорфные ветви с недетерминированным числом листьев. Побеги с относительно тонкой осью и двурядно расположенными листьями. Могут иметь оформленную боковую почку в базальной части побега или не иметь оформленных почек. Характерны для родов *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium* (Рис. 5д).

Разветвленные филломорфные ветви, подобные дваждыперистосложным листьям. У родов *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium* билатерально симметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвленных филломорфных ветвей (Рис. 5е).

У видов рода *Phyllocladus*, начиная с виргинильного возрастного состояния, боковые ассимилирующие побеги представлены филломорфными ветвями, в состав которых вместо листьев входят филлокладии (Рис. 5ж).

Филломорфные ветви в виде дорсовентральных, разветвленных в одной плоскости систем побегов. Эти системы побегов с тонкой уплощенной осью и чешуевидными, плотно прилегающими к ней диморфными листьями. Разветвленные системы побегов, прекратив рост, функционируют как трофические в течение нескольких лет, а затем, оказываясь в глубине кроны, отмирают и опадают целиком, оставляя на скелетной оси веточные рубцы. Такие филломорфные ветви характерны для родов: *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, части видов *Cupressus*, *Fokienia*, части видов *Juniperus*, *Microbiota*, *Platycladus*, *Thuja*, *Thujaopsis* (Рис. 5з).

5.3. Филлокладии

Дорсивентральные филлокладии с неопределенным числом метамеров – плоские листоподобные органы побегового происхождения с ограниченным ростом. Во взрослом состоянии не имеют выраженного метамерного строения. Характерны для рода *Phyllocladus*. Филлокладии у взрослых растений развиваются в пазухах чешуй, которые затем включаются в состав филлокладия (Tomlinson et al., 1989). Располагаются на ортотропных побегах по спирали, на филломорфных ветвях двурядно. Филлокладии представляют собой сросшиеся осевые и листовые части боковых систем побегов, ветвящихся в одной плоскости до третьего порядка (Рис. 6а).



а *Phyllocladus trichomanoides*

б *Sciadopitys verticillata*

Рис.6. Филлокладии у хвойных

Билатеральные филлокладии с детерминированным числом метамеров (тип *Sciadopitys*). Плоские линейные укороченные побеги, большая часть которых образована сросшимися листьями. У *Sciadopitys verticillata* Siebold et Zucc. эти линейные уплощенные листоподобные органы формируются в пазухах чешуевидных листьев на ростовых побегах (Рис. 6б). Верхушки этих специализированных побегов раздвоены, на верхней и нижней сторонах имеются желобки. По мнению W.Troll (Troll, 1937), эти побеги образуются в результате интеркалярного роста за счет меристемы, локализованной ниже двух бугорков –

зачатков листьев пазушного брахибласта. В результате два листа развиваются как единое целое.

ГЛАВА 6. ПСЕВДОЦИКЛИЧЕСКОЕ СХОДСТВО ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ

В настоящее время возрождается интерес к псевдоциклическому растений (Gaussen, 1952, Mangenot, 1952, Кузнецова, 1986, Нотов, 1999, Федорова, 2001 и др.). Концепция разнообразия структур по типу псевдоциклов, как и само понятие «псевдоцикл», предложены Анри Госаном в 50-е годы XX века (Gaussen, 1952). Она заключается в повторяющихся преобразованиях с таким сочетанием усложнения и редукции, что возникает сходство цветка и соцветия.

Исходной структурой для псевдоцикла в побеговых системах хвойных можно считать неразветвлённый побег, несущий листья. Именно такая форма организации побега будет рассмотрена нами как исходный привилегированный тип, используя термин, употреблявшийся автором псевдоциклической гипотезы в сходном смысле (Gaussen, 1952, по Кузнецова, 1986).

Для побеговых систем *Podocarpaceae* характерен следующий вариант псевдоциклического сходства. Как примитивную форму этого псевдоцикла можно рассматривать ростовые радиальносимметричные побеги рода *Nageya* (Рис. 5а). Первыми эволюированными формами побегов можно считать филломорфные ветви *Nageya*. Для видов этого рода характерны как радиальносимметричные, со спиральным листорасположением, так и уплощенные, обычно плагиотропные, побеги с двурядными, почти супротивными, листьями – филломорфные ветви (Рис. 5б). Последние имеют не более 2-3 периодов роста, функционируют как ассимилирующие органы несколько сезонов, а затем опадают, оставляя веточные рубцы (Рис. 5в).

Сверхэволюированной формой первого псевдоцикла у современных *Podocarpaceae* можно считать филлокладии рода *Phyllocladus* (рис. 5 г). Филлокладии у взрослых растений развиваются в пазухах чешуй, у ювенильных

растений в пазухах зелёных игловидных листьев главного побега и представляют собой сросшиеся осевые и листовые части боковых систем побегов.

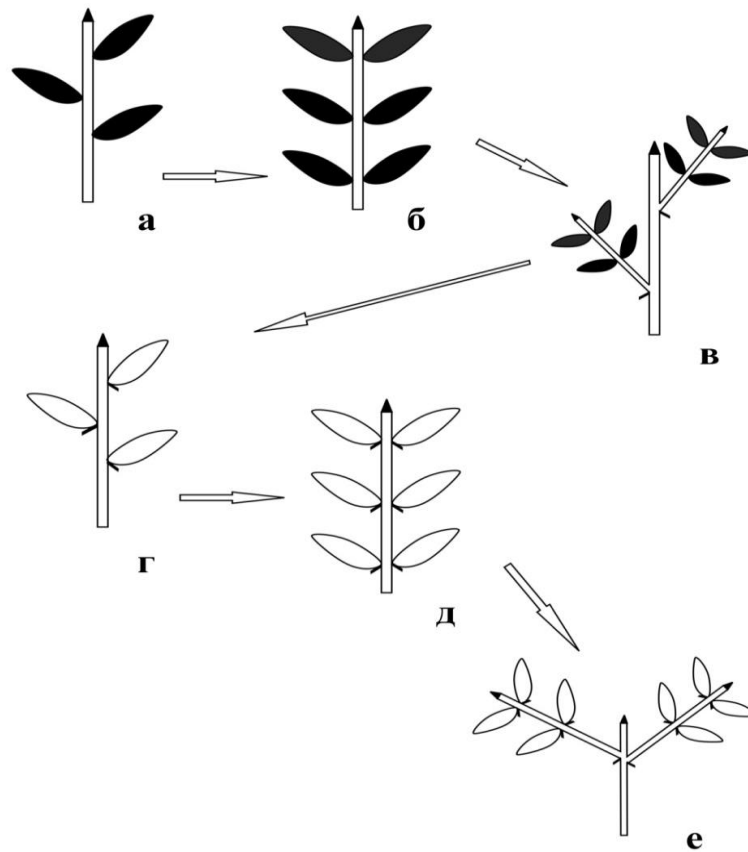


Рис. 5. Псевдоциклические структуры побегов в семействе Podocarpaceae. а – ростовой радиально-симметричный побег у видов рода *Nageya*. б – уплощенная филломорфная ветвь у *Nageya*. в – МСП с силлептическими филломорфными ветвями у *Nageya*. г – ростовой радиально-симметричный побег с филлокладами у рода *Phyllocladus*. д – уплощенная филломорфная ветвь с филлокладами у *Phyllocladus*. е – МСП с силлептическими филломорфными ветвями, с филлокладами у *Phyllocladus*.

Эволюированной формой второго «витка» псевдоцикла являются филломорфные ветви у *Phyllocladus* (рис. 5 д), в состав которых вместо листьев входят филлоклады (рис. 5.6). Они псевдоциклически сходны с филломорфными ветвями *Nageya*.

Морфологические ряды, упорядоченные в псевдоциклы, обнаруживаются и для МСП в семействе Pinaceae. Для этого семейства характерен ряд, в котором доминирующим морфологическим преобразованием является редукция в виде

сокращения числа метамеров, длины узлов и междоузлий (*Picea*– *Cedrus* – *Pseudolarix* – *Pinus strobus* – *Pinus monophylla* – *Pinus krempfii*).

Примитивной исходной формой в псевдоциклической эволюции побегов сосновых можно рассматривать радиальносимметричные побеги *Abies*, *Keteleeria*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*.

Первая эволюированная форма псевдоцикла представлена укороченными побегами видов рода *Tsuga*. Длина междоузлий сопоставима с таковой у ростовых побегов, но число метамеров значительно меньше.

Вторая эволюированная форма псевдоцикла представлена укороченными побегами видов родов *Cedrus*, *Pseudolarix* и *Larix*.

Третьей эволюированной формой являются радиальные побеги с детерминированным числом листьев.

Сверхэволюированной формой в рассматриваемом псевдоцикле являются системы побегов *Pinus monophylla*. У этой сосны развиваются брахибласты, несущие по одному зелёному листу, брактеи и чехлы из катафиллов со временем отмирают.

Как еще одну сверхэволюированную форму данного псевдоцикла можно рассматривать брахибласты *Pinus krempfii*. Ассимилирующие листья могут быть ланцетные или линейно-ланцетные, их ширина значительно превосходит диаметр осевой части укороченного побега. Чехол из плёнчатых листьев не цилиндрический, а уплощённый. Для таких брахибластов свойственны 2 зелёных листа, сдвинутых относительно друг друга подобно лезвиям ножниц (Платонова, Филин, 2013).

У современных хвойных обнаруживается несколько вариантов псевдоциклов. Большая часть их связана с ветвлением до высоких порядков, дифференциацией на ростовые побеги и побеги с ограниченным ростом и срастанием осей (филлокладии). На наш взгляд, в этих псевдоциклах повторяются явления, приведшие к формированию макрофиллов у семенных растений (Zimmermann, 1930, 1965). Такие псевдоциклы могут быть названы синкладными.

В семействе Pinaceae имеется морфогенетический ряд, псевдоциклически сходный с последовательностью преобразований Циммермана, объясняющий происхождение листа путем редукции системы теломов. Такой псевдоцикл может быть назван редукционным.

Изменения побеговых систем у хвойных по типу псевдоциклов обнаруживают значительное сходство у семейств *Araucariaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae*, что свидетельствует в пользу их общего происхождения и длительной единой эволюции. Наличие специфичного псевдоцикла у *Pinaceae* свидетельствует об их довольно раннем обособлении от всех хвойных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За один период роста у хвойных образуется система побегов, которая может быть неразветвленной, и тогда состоит из одного элементарного побега, а может силлептически ветвиться, и тогда она представлена моноритмической системой побегов (МСП).

Неразветвленные МСП у ростовых побегов, в том числе на главной оси, могут быть в системах побегов высоких порядков ветвления. Рост таких МСП может быть детерминирован (и тогда они завершаются генеративными структурами, или верхушка полностью расходуется на формирование вегетативного побега), может быть неопределенным. В первом случае это часто филломорфная ветвь, либо ее недостаточно уплощенный аналог. Их разнообразие обусловлено структурными особенностями: длиной междоузлий, распределением боковых почек, длительностью жизни оси.

Идеальная структура МСП – обратный конус. Именно она обеспечивает максимальное использование светового потока. Чем выше максимальная площадь органов фотосинтеза, тем эффективнее этот процесс. Поэтому обратноконические МСП у ортотропных побегов *Araucaria* и *Sequoia* образуются за один продолжительный период роста. Это происходит в безморозном климате, когда возможен длительный срок вегетации. В климате с продолжительным холодным сезоном это же явление разделяется на два сезона: в первый отрастает

вертикальную часть системы, а во второй – обратный конус из боковых побегов. Все это происходит за 2 относительно коротких периода роста в разные сезоны вегетации. Похожие конструкции известны для разных групп растений архитектурные модели Holtum, Corner, Tomlinson, Schoute, Massart, Cook, Rauh, Attims, Troll

ВЫВОДЫ

1. Моноритмические системы побегов (МСП) представлены у *Pinopsida* неразветвленными или силлептически ветвящимися до седьмого порядка системами побегов. Боковые почки и силлептические побеги могут располагаться компактно или рассеяно. В состав МСП входят специализированные боковые побеги или МСП могут быть целиком представлены филломорфными ветвями, филлокладиями или брахибластами.

2. Число вариантов МСП в пределах рода может варьировать от 3 до 9. Для каждого рода существует ограниченное число вариантов, которые сходны в пределах семейств. Наибольшее разнообразие вариантов строения моноритмических систем побегов характерно для семейства *Cupressaceae*.

3. Моноритмические системы побегов дифференцированы на ростовые и трофические. Последние имеют ограниченный рост и продолжительность жизни. В пределах специализации моноритмические системы представлены брахибластами, филломорфными ветвями и филлокладиями. Установлено четыре варианта строения брахибластов, семь вариантов строения филломорфных ветвей, два варианта строения филлокладиев.

4. У моноритмических побеговых систем *Pinopsida* представлены два типа псевдоциклов, приводящих к листоподобным системам побегов: синкладный, характерен для *Araucariaceae*, *Cupressaceae*, *Podocarpaceae* и редукционный, характерен для *Pinaceae*.

5. Один из механизмов формирования культивируемых форм состоит в преимущественной реализации одной из программ МСП. Развитие МСП, характерных для родов других семейств, может рассматриваться как результат

гетеротопий. Проявление признаков других семейств свидетельствует о близком родстве и одинаковых принципах организации побеговых систем у хвойных.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК Министерства образования и науки РФ:

1. Матюхин Д.Л. Типология вегетативных побегов в классе *Pinopsida*. / Матюхин Д.Л. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2010. – № 5. – С. 46-56.
2. Матюхин Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. – № 1. – С. 142-152.
3. Матюхин Д.Л. Разнообразие листьев у хвойных семейства Pinaceae. / Матюхин Д.Л. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – Отдел биологический. – 2014. – Т. 119. – № 6. – С. 42-48.
4. Матюхин Д.Л. Структура годичных приростов у форм кипарисовика горохоплодного (*Chamaecyparis pisifera*) с различной длиной листа. / Матюхин Д.Л., Фролова А.В. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2015. – № 4. – С. 49-58.
5. Матюхин Д.Л. О возможных механизмах происхождения некоторых типов листьев у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Перспективы науки. – 2015. – № 11 (74). – С. 82-84.
6. Матюхин Д.Л. О структуре брахибластов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Глобальный научный потенциал. – 2015. – № 10 (55). – С. 87-88.
7. Матюхин Д.Л. Псевдоциклы и псевдоциклическое сходство побеговых систем у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Журнал общей биологии. – 2017. – Т. 78. – № 3. – С. 43-53.
8. Матюхин Д.Л. Силлепсис как основа полиморфизма структур в системах побегов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2018. – № 3. – С. 265-275.

9. Матюхин Д.Л. Ещё раз о филломорфных ветвях у хвойных / Матюхин Д.Л., Симахин М.В. // Естественные и технические науки. – 2020. – №11 (149). – С. 47-50.
10. Матюхин Д.Л. Разнообразие побеговых структур у сосен (*Pinus L.*) / Матюхин Д.Л., Симахин М.В. // Естественные и технические науки. – 2020. – №11 (149). – С. 51-57.

Публикации в иных изданиях:

Статьи

1. Матюхин, Д.Л. Модель морфогении некоторых форм в родах *Chamaecyparis*, *Platycladus* и *Thuja*. / Д.Л. Матюхин // Докл. ТСХА. – 2002. – Вып. 274. – С. 74-77.
2. Матюхин, Д.Л. Особенности морфогении форм елей. / Д.Л. Матюхин. // Доклады ТСХА. Вып. 276. – М.: Изд-во МСХА. – 2004. – С. 3-6.
3. Матюхин, Д.Л. Проблема возраста и возрастного состояния у «ювенильных» форм хвойных. / Д.Л. Матюхин. // Доклады ТСХА. Вып. 278. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева. – 2006. – С. 7-9.
4. Матюхин, Д.Л. Формы хвойных как морфогенетическая и филогенетическая модель. / Д.Л. Матюхин. // Доклады ТСХА. Вып. 279, ч. 1. В 2-х ч. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева. – 2007. – С. 542-544
5. Матюхин, Д.Л. Филломорфные ветви у хвойных. /Матюхин Д.Л. // Доклады ТСХА. Вып. 282. Часть 1. – М.: Изд-во РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева, 2010. – С. 483-485.
6. Структура побеговой системы некоторых сабиноидных можжевельников (*Juniperus*, subgen. *Sabina*, *Cupressaceae*) в условиях интродукции. /Матюхин Д.Л. Манина О.С. // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. – 2010. – №2. – С.92-93.
7. Матюхин, Д.Л. Укороченные побеги Сосновых - новое осмысление разнообразия. / Матюхин Д.Л. // Вестник Воронежского гос. Ун-та. Серия: География, Геоэкология. – 2011. – №2, июль-декабрь. – С. 82-83.

8. Матюхин, Д.Л. О некоторых особенностях побеговой системы *Xanthocyparis vietnamensis*. / Матюхин Д.Л. // Доклады ТСХА. Вып. 283. Часть 1. – М.: Изд. РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева, 2011в. – С. 603-605.
9. Матюхин, Д.Л. Особенности побеговой системы видов рода *Tsuga* Carr. / Матюхин Д.Л. // Доклады ТСХА. Вып. 284. Часть 1. – М.: Изд. РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева, 2012б. – С. 545-547.
10. Матюхин, Д.Л. О происхождении глубоко специализированных побегов *Pinus* L. и *Sciadopitys* Siebold et Zucc. / Матюхин Д.Л. // Доклады ТСХА: Сборник статей. Вып. 286. Часть 1. – М.: Изд. РГАУ – МСХА, 2015б. – С. 182-184.
11. Матюхин, Д.Л. Пролептическое и силлептическое ветвление побегов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники ТГУ (г. Тверь, 8-11 ноября 2017 г.) / отв.ред. А.А. Нотов. – Тверь: Твер. Гос. Ун-т, 2017. – С. 237-239.
12. Матюхин, Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у видов и форм можжевельников. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. // Доклады ТСХА. Вып. 278. М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева, 2006. – С. 10-12.
13. Матюхин, Д.Л. Особенности структуры побеговых систем у видов и форм кипарисовиков (*Chamaecyparis* Spach). / Д.Л. Матюхин, Е.С.Невидимова. // Доклады ТСХА. Вып. 278. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А.Тимирязева, 2006. – С. 13-16.
14. Матюхин Д.Л. Разнообразие побегов у сосен (*Pinus* L.) / Д.Л. Матюхин // Доклады ТСХА. 2020. –С.199- 202.
15. Матюхин Д.Л. Боковое ветвление на ранних этапах онтогенеза у Кипарисовиков *Chamaecyparis* Spach / Д.Л. Матюхин, А.В Фролова // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II Международной конференции (к 90-летию со дня рождения профессора А.Г. Еленевского), г. Москва, 5-8 декабря 2018 г. Том 3 / под общ. ред. В.П. Викторова. – Москва: МПГУ, 2018. – С.94-97.

16. Матюхин Д.Л. Возможные способы происхождения боковых почек у хвойных: адвентивное или редукция силлептического бокового побега? / Д.Л. Матюхин // Сборник статей II Международной научно-практической конференции «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения», г. Киров, 27-31 мая. – Киров: ВятГУ, 2019. С. 343-346

17. Матюхин Д.Л. Анализ внутривидовых таксонов *Pinus mugo* Turra по морфологическим признакам / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин, Л.М. Голенева // Сборник статей II Международной научно-практической конференции «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения», г. Киров, 27-31 мая. – Киров: ВятГУ, 2019. С. 359-362

18. Матюхин Д.Л. Особенности морфологических признаков почек видов рода *Pinus* из подрода *Pinus* / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин, Н.Г.Ракипов, С.В.Тазина // Сборник статей II Международной научно-практической конференции «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения», г. Киров, 27-31 мая. – Киров: ВятГУ, 2019. С. 355-358

19. Матюхин Д.Л. Анализ видов и форм сосен, рекомендуемых для выращивания на территории Московского региона / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин, А.В.Исачкин, А.Г.Хайдуков, В.А. Крючкова // Доклады ТСХА, выпуск 291 (часть 2), Москва, 2019

20. Матюхин Д.Л. Особенности морфологических признаков почек двуххвойных видов рода *Pinus* из подрода *Pinus* / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин, А.Г.Хайдуков // Матер. II межд. конф. «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского). Т. 3. — М.: МПГУ, 2018.

21. Матюхин Д.Л. Становление жизненной формы у *Pinus mugo* Turra на ранних этапах онтогенеза / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин // Матер. II межд. конф. «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского). Т. 3. — М.: МПГУ, 2018.

22. Матюхин Д.Л. Оценка значимости морфологических и анатомических признаков брахибластов таксонов рода *Pinus* L. методом таксономического анализа Смирнова / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин, А.В. Исачкин, С.В. Тазина, В.А. Крючкова // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета. – 2019, №2
23. Матюхин Д.Л. Таксономический анализ представителей рода *Pinus* L., культивируемых на территории России / Д.Л. Матюхин, В.А. Крючкова, М.В. Симахин // АгроЭкоИнфо № 3 (29). 2017. С.28
24. Матюхин Д.Л. Анализ сопряженности морфологических признаков представителей рода *Pinus* L., культивируемых на территории России / Д.Л. Матюхин, В.А. Крючкова, М.В. Симахин // АгроЭкоИнфо № 2 (28). 2017. С.24
25. Матюхин Д.Л. О возможных механизмах образования форм в роде Кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach) / Д.Л. Матюхин, А.В. Фролова // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2017. №2 С. 224-229
26. Матюхин Д.Л. Изучение таксонов *Pinus tugo* – комплекса, культивируемых в условиях Московской области / Д.Л. Матюхин, В.А. Крючкова, М.В. Симахин // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 130-134.
27. Матюхин Д.Л. Особенности строения годичных приростов у *Chamaecyparis pisifera* Siebold & Zucc. / Д.Л. Матюхин А.В. Фролова // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции. – Киров: «Радуга-ПРЕСС», 2017. – С. 338-341.
28. Матюхин Д.Л. Структура побегов *Pinus tugo* на ранних этапах онтогенеза / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции. – Киров: «Радуга-ПРЕСС», 2017. – С. 316-319.

29. Матюхин Д.Л. О дифференциации разветвленных систем элементарных моноритмических побегов у хвойных / Д.Л. Матюхин // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции. – Киров: «Радуга-ПРЕСС», 2017. – С. 292-295.

30. Матюхин Д.Л. О происхождении некоторых типов листьев у хвойных путем переноса программы развития семядолей на исходные филломы / Д.Л. Матюхин // Доклады ТСХА: Сборник статей. Вып. 287. Том 1. Часть 1. М., Изд. РГАУ – МСХА, 2016. С. 147-148.

31. Матюхин Д.Л. О возможных механизмах образования форм в роде Кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach) / Д.Л. Матюхин // Доклады ТСХА: Сборник статей. Вып. 288. Часть 1. М., Изд. РГАУ – МСХА, 2016. С. 395-397

Монографии

32. Матюхин, Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 1. *Juniperus* L., *Cephalotaxus* Sieb. Et Zucc., *Taxus* L., *Torreya* Arn. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина, Н.С. Королева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 259 с.

33. Матюхин, Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 1. *Juniperus* L., *Cephalotaxus* Sieb. Et Zucc., *Taxus* L., *Torreya* Arn. 2 изд. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина, Н.С. Королева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 259 с.

34. Матюхин, Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 2. *Picea* A.Dietr., *Thuja* L. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина, Е.С. Сысоева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 288 с.

35. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм можжевельников. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина – М.: Издательство РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2009. – 88 с.

36. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм туи. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. – М.: Издательство РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2009. – 65 с.

37. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм лиственниц. Методическое пособие. / Д.Л. Матюхин. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2010 – 29 с.
38. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм пихт: учебное пособие. / Д.Л. Матюхин. – М.: Изд. РГАУ-МСХА, 2013. – 61 с.
39. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм кипарисовиков. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. – М.: РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2014. – 35 с.
40. Матюхин, Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 3. *Abies* Mill., *Chamaecyparis* Spach / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 283 с.
41. Матюхин Д.Л. Определитель видов и форм сосен. Учеб. пособие для студ. / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин // - М.:Издательство Цифровичок – 2019,-192 с.
42. Матюхин, Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 4. *Pinus* L. / Д.Л. Матюхин, М.В. Симахин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 283 с.