

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего  
образования  
«Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»

На правах рукописи

УДК 581.44+582.47



Матюхин Дмитрий Леонидович

**МОНОРИТМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ**

Специальность: 1.5.9.–Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2023

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПОБЕГОВ И ИХ СИСТЕМ.....	11
1.1. Побег и система побегов. Рост и структура системы побегов. Годичный и элементарный побег.....	11
1.2. Прерывистый и непрерывный рост.....	17
1.3. Конструктивные элементы систем побегов.....	18
1.4. Структурно-ритмологические элементы систем побегов. Модули, архитектурные блоки, архитектурные модели.....	20
1.5. Особенности дифференциации систем побегов у хвойных.....	22
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
ГЛАВА 3. ПОДРОБНЫЕ ОПИСАНИЯ МОНОРИТМИЧЕСКИХ СИСТЕМ ПОБЕГОВ У РОДОВ PINOPSIDA.....	46
ГЛАВА 4. ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ ФОРМ, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ОТ ТИПОВЫХ ПО СТРУКТУРЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ И ИХ СИСТЕМ.....	117
ГЛАВА 5. СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ ПОБЕГИ У ХВОЙНЫХ: БРАХИБЛАСТЫ, ФИЛЛОМОРФНЫЕ ВЕТВИ, ФИЛЛОКЛАДИИ.....	133
5.1. Брахибласты у хвойных.....	134
5.2. Типы филломорфных ветвей.....	140
5.3. Филлоклады.....	144
ГЛАВА 6. ПСЕВДОЦИКЛИЧЕСКОЕ СХОДСТВО ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ.....	148
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	166
ВЫВОДЫ.....	171
ЛИТЕРАТУРА.....	172
ПРИЛОЖЕНИЕ А. ОСНОВНЫЕ МОНОРИТМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ. ФОТОГРАФИИ.....	202

## ВВЕДЕНИЕ

Для устойчивого существования человечества необходимо восстановление природной среды, и прежде всего лесов, требуется исследование, как состава и структуры лесного полога в целом, так и жизни отдельных видов деревьев и кустарников. Этому способствуют фундаментальные разделы биологии – теоретическая биология и биоморфология и их концептуальный фундамент (Нотов, Жукова 2014): концепция дискретного описания онтогенеза, концепция модульной организации и концепция архитектурных моделей (Работнов, 1950; Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Уранов, 1975; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991, 2004; Гатцук, 1974, 1994; Антонова, Азова, 1999; Савиных, 1999; 2000; 2002 а, б; 2003, 2004, 2008). С середины XX века тщательные исследования биологии различных видов древесных растений привели к разработке универсальных подходов и методов оценки индивидуального развития (онтогенеза) деревьев (Работнов, 1950; Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Уранов, 1975; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Кутьина, 1987; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.) и кустарников (Мазуренко, 1973, 1978 а, б, 1981, 1984; Истомина и др., 1987; Ревякина, 1987; Балахонов, 1997; Широков, 1999; Диденко, Евстигнеев, 2002; Гаврилова, 2009; Сагалакова, Бардонова, 2011; Жиленко, Сорокопудов, 2014), что позволяет проводить сопоставимые демографические исследования их популяций и составлять прогнозы существования лесов на планете. Параллельно с онтогенетическим направлением развивались представления о структурно-функциональной и модульной организации жизненных форм древесных растений, в первую очередь, об организации их крон. Выявление закономерностей в конструкции крон древесных растений важно для решения задач как фундаментального, так и практического характера. Изучение структурной организации кроны и вариантов изменчивости побеговых систем в зависимости от климата и экологических условий позволяет: прогнозировать состояние особей видов

деревьев и кустарников в различных ценотических условиях (Millet et al., 1998; Balandier et al., 2000; Антонова и др., 2001); проводить сравнение побеговых систем у различных видов, из систематически далеких групп (Halle, 2004); рассчитывать продукцию углерода и фитомассы (Каплина, Лебков, 2006); описывать восстановление крон деревьев, поврежденных фитофагами (Уткина, Рубцов, 2008) и т.д.

Представление об онтогенезе и структурно-функциональной организации жизненных форм взрослых деревьев одновременно привело к разработке классификации архитектурных моделей видов тропических деревьев (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978; Barthelemy, Caraglio, 2007) и некоторых видов деревьев умеренных широт (Буланая, 1989; Костина, 2009; Гетманец, 2011).

С современной точки зрения для развития фундаментальных основ биоморфологии и популяционно-онтогенетического направления необходимо целенаправленно изучать разнообразие биоморф, онтогенезов и популяций позиций структурного и биологического многообразия.

Хвойные – широко распространенная группа растений, ее представители отличаются высокими декоративными качествами и широко используются в озеленении и в целях селекционной работы, но к сожалению, слабо изучены морфологически, что и определяет актуальность наших исследований. Особенно это касается структуры и ритмики развития вегетативных побегов и их систем. Представители класса Pinopsida являются эдификаторами зонального сообщества бореальных хвойных лесов – тайги. Хвойные – неизменный компонент горных лесов и редколесий на всех материках, кроме Антарктиды. Самое распространенное на Земле дерево – сосна, типовой род семейства и класса.

Современное число видов хвойных относительно невелико: 600-700 (Farjon, 2008, Eckenwalder, 2009). У хвойных лист – сильно редуцированный синтеломный макрофилл, что приводит к иному разнообразию листьев, чем у



цветковых. Отсутствие сетчатого жилкования и заметного краевого роста ограничивает возможности увеличения размеров листовой пластинки. Вегетативным побегам хвойных в литературе уделено мало внимания (Goebel, 1928-1933, Troll, 1937, Серебряков, И.Г., 1952, 1962), поэтому подробный анализ разнообразия специализированных трофических побегов, которые в настоящее время изучены недостаточно, становится очень важным. Описание, систематизация и выяснение происхождения этого разнообразия представляется актуальным.

Одной из причин ценотического успеха хвойных, на наш взгляд, являются структурные особенности вегетативных побегов, выявление которых, описание их разнообразия и установление этих особенностей – цель предлагаемой работы.

**Цель работы:** выявление принципов структурно-функциональной организации побегов и побеговых систем, образующихся за период видимого роста, у современных хвойных.

Задачи:

Для достижения цели решали следующие задачи:

1. Выявить структурно-ритмологические типы моноритмических систем побегов Pinopsida. Установить и охарактеризовать свойства моноритмических систем побегов 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 симплеических 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 области 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 являются метод наблюдений и сравнительно-морфологический метод. Главный принцип анализа – системный анализ: выделение в теле растения повторяющихся структурно-биологических единиц, выявление их взаимосвязи и размещения на шкале биологического времени. У древесных растений – это скелетная ось, первичный куст, парциальный куст (Серебряков, 1962), побег формирования и система побега формирования, побег ветвления и система побега ветвления, составная скелетная ось (Мазуренко, Хохряков, 1977), элементарная побеговая система (Антонова, Лагунова, 1999). Также для установления достоверности полученных данных и их сравнения использованы методы статистического анализа.

В связи с осознанием растения как модульного организма для характеристики структуры особей использовано несколько взаимосвязанных систем иерархически соподчиненных единиц: элементарный метамер, 12 единиц Л.Е. Гатцук (Гатцук, 2008), три категории модулей Н.П. Савиных (Савиных, 2008), повторяющаяся архитектурная единица (Bartelemy, Caraglio, 2007).

### **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 работы были представлены на ежегодных научных конференциях в РГАУ-МСХА с 2001 по 2020 гг.; IX и X школах по теоретической морфологии растений (2001, 2004 гг.); XXII научном совещании ботанических садов Северного Кавказа (2003 г.); VII и VIII Международных конференциях по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (2004, 2009 гг.); Международной научной конференции, посвященной 165-летию Сухумского

ботанического сада и 110 летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА (2006 г.); IV и V научная конференция «Растения в муссонном климате» (2007, 2009); конференция «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» в Петрозаводске (2008 г.); Международной научной конференции «Современная биология растений» в Луганске (2011 г.); Всероссийская конференция с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения академика Л.Н.Андреева (2011 г.); Международная научная конференция «Дендрология, цветоводство и садовое парковое строительство» в Ялте (2011 г.); Международная научная конференция, посвященная 95-летию кафедры ботаники ТГУ (2012 г.); XIII и XIV Съездах Русского ботанического общества (2013, 2018 гг.); на XIII Московском совещании по филогении растений (2015 г.); Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники ТГУ (2017 г.); Всероссийской научно-практической конференции «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения» (2017, 2019 гг.); «Актуальные теоретические и практические проблемы аграрной науки и пути их решения» в Ташкенте (2020 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 54 работы, из них в изданиях, рекомендованных ВАК РФ 10 статей, 32 – в материалах конференций разного уровня и научных изданиях, а также в 11 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 201 страницу (+ 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, родных, и всех неравнодушных, поддерживавших и понуждавших его к написанию данной работы.

## **ГЛАВА 1. СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПОБЕГОВ И ИХ СИСТЕМ.**

### **1.1. Побег и система побегов. Рост и структура системы побегов.**

#### **Годичный и элементарный побег.**

С XVIII-XIX 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).

В ботанике многие авторы указали, что формирование подобных структур является основой растительного организма. Среди них J.W. von Goethe (1790), вероятно, был первым, кто идентифицировал или, по крайней мере, четко описал, гомологию между различными частями, которые создали «тело» растительных организмов и способ, которым они преобразуются друг в друга. В своей книге «Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären», опубликованной в 1790 году, J.W. von Goethe рассматривал лист как несводимую к другим единицу и показывал природу таких частей, как лист, чашелистик, лепесток, тычинка, плодолистик. По J.W. von Goethe структура растения интерпретировалась как результат «метаморфоза» элементарных единиц, которые идентичны по своему принципу развития, но отличаются внешним видом. Это можно проиллюстрировать в случае теоретического растения, состоящего из одного побега, специально не определяя последний, заканчивающегося на цветке, в котором наблюдаемые различные органы являются только проявлениями одного типа образования и могут рассматриваться как модификации фундаментального основного органа – листа (Barthélemy, 1991, Гёте, 2014).

Представления о побеге как об основном вегетативном органе развиваются с начала XX века (Halle, 1986). В отечественной морфологии растений именно структуре побегов и побеговых систем придается ведущее

значение при описании жизненных форм и архитектурных моделей (Серебряков, 1952, 1962, и др.).

Классификации вегетативных побегов основаны: на длине междоузлий (Любименко, 1900; Dode, 1905; Warming, 1918; Закржевский, Коровин, 1935; Серебряков, 1949; Голубев, 1959, 1973, 1974; Кудряшов, Барыкина, 1970; Нухимовский, 1971; Серебрякова, 1977; Maillette, 1982; Паутов, 1984 и др.); на выполняемых функциях (Нечаева, 1973); на направлении роста (Зайцев, 1959; Мاستинская, 1971; Голубев, 1973; Серебрякова, 1977); на рядах сравнимых и взаимоисключающих признаков (Нухимовский, 1969; 1970, 1971, 1974 а,б; 1980); на длине междоузлий, возрасте элементов и наличии бокового ветвления (Бобровский, Бобровская, 1991).

С ритмичностью в жизни растений также связан главный разработанный И.Г. Серебряковым и широко примененный им метод – выявления в вегетативном теле растения повторяющихся частей разного масштаба (ряды структурно-биологических единиц: «годовой побег – ось возобновления – парциальный куст» для деревянистых растений и «годовой побег – монокарпический побег» для многолетних трав). Фактически эти ряды состоят из иерархически соподчиненных элементов; их выделение стало для И.Г. Серебрякова не только методом, не только практической задачей в каждом конкретном исследовании, но и общим принципом морфологического анализа, способом понять жизнь растения (Гатцук, 2008).

Годичный побег является одним из старейших понятий, используемых для анализа и описания побегового тела растений, у которых синхронизация и корреляция всех ростовых процессов и процессов, связанных с цветением, отмиранием и т.д. осуществляется главным образом за счет мощного давления внешних факторов. И.Г. Серебряков (1952) придавал годовым побегам статус четких структурных элементов, отмечая, что они «обычно



резко отграничены друг от друга зонами рубцов почечных чешуй, укороченными междоузлиями, недоразвитыми листьями и т.п. Годичные побеги легко различимы в кроне дерева, кустарника, кустарничка, а иногда и многолетних травянистых растений». Кроме того, многие исследователи (Гатцук, 1974; Шумова, 1980) подчеркивали, что годичный побег представляет собой единицу сезонного ритма развития

Такая ситуация возникает из-за разнообразия процессов летнего побегообразования. У растений за один вегетационный период формируются системы разной степени сложности. Впервые на ритмологическом аспекте формирования побегов и побеговых систем обратил внимание Н. L. Späth(1912), который установил, что обычно побеги древесных растений умеренной зоны имеют один период видимого роста, однако на протяжении вегетационного периода возможно возобновление роста побега из верхушечной почки несколько раз. Побег, выросший за один цикл роста (от почки до почки), И.Г. Грудзинская (1960, 1964) предложила называть элементарным (синоним: Побег моноритмичный, Побег ритма; в англоязычной литературе: growth unit, unit of extension, Tomlinson 2004, Barthélémy. Caraglio, 2007). Анализ работ И.Г. Грудзинской показывает, что понятие «элементарный побег» она использует применительно к побегам, формирующимся либо из зимующих почек, либо из почек, которые некоторое время находились в состоянии летнего покоя. Годичный побег у древесных растений умеренной зоны в большинстве случаев соответствует элементарному побегу, но может и состоять из двух или большего их числа. Элементарные побеги, как и годичные, благодаря наличию в их основании зоны укороченных междоузлий, почечных чешуй или недоразвитых листьев обычно хорошо различимы в теле большинства древесных растений. Элементарный побег, наряду с годичным, структурным элементом побегового тела древесного растения умеренной зоны (Цельникер и др., 2000), при выделении которого используется ритмологический критерий.

Л.Е. Гатцук (1974) называет элементарный побег побегом ритма, Э.М. Шумова (1980)- единицей роста.

Понятие «элементарный побег» рассматривали также Д. А. Сабинин (1963) и А.Б. Гурский с сотрудниками (1948, 1953, 1957), работавшие с субтропическими и тропическими растениями. В структуре элементарного побега отражается интенсивность роста в разные моменты его формирования, поэтому для элементарного побега в большинстве случаев характерна смена параметров метамеров по одновершинной кривой, названной Ю. Саксом «кривой большого периода роста» (Сабинин, 1963). Полицикличность роста у древесных растений умеренной зоны проявляется обычно только у немногих, более сильных побегов и имеет эндогенный характер. Наиболее распространено это явление у многих субтропических и тропических растений, у которых в течение вегетационного периода обычно наблюдается три и более периодов роста из верхушечных почек, как, например, у чая и цитрусовых культур (Гурский 1948, 1953; Сабинин, 1963). У тропических растений, особенно обитающих в бессезонном климате, ситуация иная. На границе прироста или в основании бокового побега могут отсутствовать почечные чешуи, катафиллы и иные листья отличные от типичных листьев срединной формации (Caraglio, Barthélémy, 1997, Barthélémy. Caraglio, 2007).

Элементарные побеги, формирующиеся из верхушечных (впрочем, и из пазушных почек тоже) после непродолжительного летнего покоя Н. L. Späth(1912) называл «Ивановыми». Кроме Ивановых побегов он различал также скрытые Ивановы побеги, которые возникают из верхушечных почек летом, непосредственно после замедления, реже после очень непродолжительной остановки роста весеннего побега. Обычно скрытый Иванов побег отделен от весеннего рядом метамеров с короткими междоузлиями и катафиллами. Е.Л. Нухимовский (1997) называл явление отрастания побегов после непродолжительного (30-40 дней) покоя

«пролонгацией».

Понятие «элементарный побег», широко используемое ботаниками России, не применяется в зарубежной ботанической литературе. Аналогами этого понятия там служат понятия “флеш - flush” и “прирост - shoot increment” (Михалевская, 2002).

Не менее сложные структуры развиваются за один вегетативный сезон при ветвлении годичного побега. Этот вопрос также впервые был освещен в работе Н. L. Späth(1912) о летнем побегообразовании. Развивая и углубляя ритмологический аспект ветвления, Н. L. Späthввел понятие "силлептический побег". Силлептические побеги развиваются одновременно с продолжающимся ростом материнского побега, из имеющих очень непродолжительный период покоя пазушных почек. Силлептические побеги также подразделяют на вегетативные и генеративные. К последним относят цветоносы и побеги обогащения (Гатцук, 1974). Силлептические вегетативные побеги можно наблюдать у всех древесных растений умеренной зоны, но частота их встречаемости у видов сильно различается (Späth, 1912; Грудзинская, 1960; Михалевская, 1995).

Кроме понятия «силлептический побег», Н. L. Späth(1912) ввел еще и понятие «пролептический побег», под которым понимал побег, развивающийся после длительного периода покоя из почек, уже подготовившихся к зиме. Он начинает расти поздно летом или осенью. При этом Н. L. Späth подчеркивал, что развитие побегов такого рода происходит при резких нарушениях обычных условий внешней среды. К пролептическим побегам Н. L. Späth(1912) относил как побеги, формирующиеся из боковых почек, так и побеги, развивающиеся из верхушечных почек материнского побега, называя последние «истинными пролептическими побегами» Также понимает пролепсис и Е.Л. Нухимовский (1997). Пролептическое (преждевременное) побегообразование Н. L. Späth(1912) противопоставлял летнему регулярному, к которому он относил Ивановы, скрытые Ивановы и

силлептические побеги.

Удлинение побега может происходить более одного раза в течение одного календарного года. У *Quercus ilex* или *Pinus halepensis* побеги имеют две волны роста: рост в первой волне может производить репродуктивных органов, тогда как второй формирует вегетативную часть годичного побега. На старых стеблях, наличие женских шишек или плодов на первых и основных частях прироста, а формирование боковых почек ложится на вторую волну роста (Barthelemy, Caraglio, 2007). Аналогичные структуры описывал С.Н. Горошкевич (Горошкевич, 2014) для *Pinus sibirica*, также указывая две волны роста: весеннюю и летнюю.

Когда несколько последовательных приростов образуются в том же ежегодном вегетативном цикле, эти единицы роста наиболее часто имеют отличительные черты; весенние побеги и летние или дополнительные побеги часто отличаются по структуре (Späth, 1912; Kozłowski, 1971; Cannell et al., 1976). В этой ситуации, последовательные элементарные побеги, полученные в том же году, таким образом, не идентичны.

В основании боковых силлептических побегов, как правило, отсутствуют проксимальные катафиллы и имеются собой относительно длинные междоузлия, ближайший к материнской оси называют гипоподиум (Tomlinson, Gill, 1973). Независимо от продолжительности паузы, в случае пролептического ветвления, запаздывающие ветви имеют в основании очень короткие междоузлия и один или несколько катафиллов в их проксимальной части (Hallé et al., 1978). В некоторых случаях, боковые покоящиеся почки могут быть "скрытыми", во время фазы покоя (Guedes, 1975, 1980) или боковые осб в зачаточной стадии, возможно, уже существуют внутри покоящейся почкой (Champagnat, 1965). И, наконец, было показано, что длительность задержки может быть от нескольких недель до одного года (Sabatier et al., 1995, 1998, 2003a, Puntieri et al., 1998; Heuret et al., 2003) и даже через несколько лет (Fink, 1983; Nicolini et al., 2001).

## 1.2. Прерывистый и непрерывный рост.

Рост побегов может происходить либо непрерывно (Bond, 1942), или чаще, ритмически (Hallé and Martin, 1968; Gill, 1971; Puntieri et al., 2002; Sabatier et al., 2003б). В последнем случае, было высказано предположение о том, что «единица морфогенеза» является частью, соответствующей непрерывной фазе органогенеза (Hallé and Martin, 1968). Несмотря на свою актуальность для понимания моделей роста растений, природа единицы морфогенеза неизвестна в большинстве случаев отчасти из-за долгой и кропотливой экспериментальной работы, необходимой для его идентификации.

Многие исследователи (Антонова, Азова, 1999; Федорова, 2003; Костина, 2009) отмечают, что применить концепцию архитектурных моделей, предложенную F.Halle с соавторами (Halle, Oldemann, 1970; Halle, 1975; Halle et al., 1978), к деревьям и кустарникам умеренной зоны невозможно. По мнению М.В. Костиной (2009), это связано с недостатками самой концепции, различиями в структуре и развитии древесных тропических растений и растений умеренной зоны. Авторы концепции архитектурных моделей с разных позиций подходят к описанию деревьев с малым и большим порядком ветвления. В частности, у сильноветвящихся деревьев, к которым относится большинство древесных растений умеренной зоны (архитектурные модели Rauh и Troll) при анализе строения осей видимых порядков ветвления не учитывают положение соцветий. Кроме того, в отличие от тропических деревьев, деревья умеренной зоны имеют длительный период сезонного покоя, благодаря чему в конструкции их побегового тела резко снижается доля участия силлептических и особенно пролептических побегов (Костина, 2009).

Большинство авторов вкладывают разный смысл в термины, характеризующие структурные единицы побеговых систем. Чаще всего их

связывают с периодичностью или ритмом роста, различая непрерывный и ритмичный рост. Так, D. Barthelemy (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 идеальный синхронность органогенеза и удлинения. Этот тип роста встречается редко и представлен лишь несколькими тропическими растениями (Hallé et al., 1978).

- 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. У единиц роста состав варьируется от одного вида к другому, но во всех случаях представляет собой истинную структурную и функциональную сущность, которая повторяется во время онтогенеза, чтобы нарастить ритмически растущую листовую ось. До сих пор рассматривался только случай оси с неопределенным ростом, т. е. где апикальный меристем имеет неограниченную способность к росту. В других случаях рост оси определенный: апикальная меристема трансформируется (например, в цветок) и, таким образом, перестает функционировать в данный момент. Схожая точка зрения была высказана им же вместе с Y. Caraglio (Barthelemy, Caraglio, 2007).

### **1.3. Конструктивные элементы систем побегов.**

В отечественной традиции морфология побегов и побеговых систем древесных растений связана с описанием иерархических систем. Исходным, первичным элементом таких систем представляется элементарный побег (Грудзинская, 1960). Первоначально в качестве минимального элемента рассматривался фитомер: узел+междоузлие+лист, иногда с пазушной почкой,

иногда без нее. Позже от этого уровня метамерии отказались из-за структурно-функциональной несамостоятельности фитомера. Л.Е.Гатцук (1974) предложила и обосновала систему соподчиненных единиц вегетативного тела растений, основанную на следующих принципах: метамерность; соподчиненность единиц; необязательность наличия всех элементов; разная степень автономности единиц; соблюдение приоритета в терминологии. Выделено семь структурных единиц побеговой системы растений: метамер; элементарный побег; моноподиальный побег; система скелетного моноподиального побега; система моноподиального побега оси закрепления и оси возобновления; первоначальный куст и куст замещения; первичный и парциальный куст замещения. Позже Л.Е.Гатцук (1994) модифицировала систему соподчиненных единиц, расширив ее до растительного организма и генета. Затем концепция была переработана с учетом развития взглядов о модульной структуре тела растений, подчеркивая значительное сходство понятий «модульность» и «метамерность» (Гатцук, 2008).

М.Т.Мазуренко и А.П.Хохряков (1991) предложили пять классов метамеров деревьев: сложная крона (совокупность простых крон, ярусов второго рода); простая крона (совокупность ярусов первого рода); ярус (совокупность приростов бластоидов ствола и производимых ими ветвей); бластоиды (совокупность годичных приростов скелетных побегов и их систем); простой побег или прирост. Наименьшей единицей является побег.

И.С.Антонова с учениками (Антонова, Азова, 1999, Антонова, Белова, 2008, и др.) предложила несколько уровней организации побеговой системы деревьев: побег (элементарный побег по И.А.Грудзинской, 1960); видоспецифичная повторяющаяся единица структуры ветви – малолетняя разветвленная система побегов; ветвь, отходящая от ствола; крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол; система крон многоствольного дерева. Позже для обозначения видоспецифичной

повторяющейся единицы структуры ветви был предложен термин элементарная побеговая система (Антонова, Николаев, 2004). Элементарная побеговая система – это специфичная регулярная структура, состоящая из материнской оси с многочисленными боковыми побегами, сходных по длине, числу листьев, положению на материнской оси, углам отхождения от нее и расположением генеративных органов. Это структура рассматривается как один из важнейших модулей организации кроны дерева. В дальнейшем эти идеи были развиты в представлениях о двулетней побеговой системе (Антонова и др., 2012, Антонова, Фатьянова, 2009, 2013, Антонова, 2014) и трехлетней побеговой системе (Недосеко, 2014б) в качестве одной из архитектурных единиц древесной кроны.

#### **1.4.. Структурно-ритмологические элементы систем побегов. Модули, архитектурные блоки, архитектурные модели.**

Позже были развиты представления о единицах конструкции как результате интеграции побегов в системы (Prevost, 1967, Halle, Oldeman, 1970, Harper, 1985). Изучение расположения и взаимодействия таких единиц привело к формулированию теории архитектурных моделей (Halle et al., 1978). Первоначально архитектурные модели были предложены для тропических растений, так как при меньшем, чем в умеренной зоне давлении абиотических факторов, там реализуются внутренние механизмы, определяющие структуру растения. Позже принципы описания архитектурных моделей были применены для деревьев умеренной зоны (Недосеко, 2014а, 2014б) и для растений других жизненных форм (Шулькина, 1993, Коломейцева, 2004).

Важным структурным преобразованием у деревьев является многократное повторение одних и тех же связанных элементов структуры (Braun, 1855, Halle, Oldeman, 1970, Oldeman, 1974, Halle, 1978, Halle et al.,



1978, Антонова, Азова, 1999). Они получили название «модули», причем не совсем в том смысле, который вкладывал в этот термин М.В. Prevost (1967). В настоящее время модульная структура побеговых систем является важным направлением исследований. Модульную организацию древесных растений изучали многие авторы (Prevost, 1967; Смирнова, 1969, 1970; Голубев, 1973, 1974; Oldeman, 1974; Gatsuk, 1975; Гатцук, 1974, 1994; Юрцев, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991, 2004; Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Шафранова, 1978, 1980, 1981, 1990, 1994; Gatsuk, Shafranov, 1985; Bobrovskaya, 1995, Bobrovskaya, Bobrovsky, 1999; Millet et al., 1998; Антонова, Азова, 1999; Антонова, Николаев, 2004; Савиных, 2004а, 2004б, 2008; Гетманец, 2006; 2009; Костина, 2008; Шаровкина, 2013, и др.). В зарубежной литературе в настоящее время подобные элементы строения кроны деревьев чаще называют «архитектурной единицей» (Barthélémy, 1991; Barthélémy et al., 1997; Caraglio and Barthélémy, 1997; Tomlinson, 2004; Barthelemy, Caraglio, 2007)

В дальнейшем была сформирована теория модульности у растений, сформировавшаяся в работе J. Harper и A. Bell (1979), где охарактеризованы модульные и унитарные организмы. У организмов с унитарной конструкцией рост является закрытым, количество частей детерминированное, типы органов многочисленны и различны по своим выполняемым функциям. Модульные организмы характеризуются открытым типом роста, количество частей недетерминированное, типов органов может быть несколько и каждая отдельно взятая часть может иметь разнообразные функции (Нотов, 1999, 2004, 2008, Notov, Kusnetzova, 2004, Марфенин, 2008, Notov, 2011).

Модуль – это «простая морфогенетическая побеговая единица с детерминированным ростом, постоянная в своем выражении, происходящая одна из другой в результате симподиального нарастания» (Prevost, 1978). Модули могут быть относительно просто организованы (неразветвленный побег с листьями и специализированными структурами не листовой

природы), а могут быть дифференцированными системами побегов с разным строением и функциями (Prevost, 1967). По F. Halle (1986) модуль – это «покрытая листьями ось, на которой осуществляется вся последовательность дифференциации, от инициации меристемы, которая создает ось, до репродуктивной дифференциации ее апекса».

Учитывая ритмологический аспект формирования побегов М.В. Костина (2008) выделяет 3 уровня сложности модулей: 1) модули низшего уровня – вегетативные и генеративные побеги, формирующиеся из почквозобновления за один цикл роста; 2) модули второго уровня – модули, формирующиеся за один вегетативный период; 3) модули третьего уровня – многолетние системы побегов, которые делятся на два подуровня: а) многолетние системы побегов, формирующиеся из почек регулярного возобновления (катаlepsис), б) многолетние побеговые системы, формирующиеся из спящих почек (гипноlepsис). По мнению М.В. Костиной (2008), на основе катаlepsиса построена «архитектурная» модель, а на основе гипноlepsиса происходит восстановление той или иной части «архитектурной» модели, отмирающей в результате старения или повреждений.

### 1.5. Особенности дифференциации систем побегов у хвойных.

Побеги и системы побегов хвойных привлекали внимание исследователей наравне с цветковыми (Серебряков, 1952, 1962,). Особое внимание исследователей привлекали необычные побеги у некоторых хвойных: брахибласты *Pinus*, *Sciadopitys* (Troll, 1937), филлокладии *Phyllocladus* (Goebel, 1908, 1928-1931, Troll, 1937, Tomlinson et al., 1989)

Для хвойных описаны следующие архитектурные модели (Halle et al., 1978): Massart - *Abies*, *Agathis*, *Araucaria*, *Cephalotaxus*, *Sequoia*, *Taxus*; Rauh - *Araucaria*, *Pinus*, *Podocarpus*; Attims модель – *Chamaecyparis*,

*Cupressus*; *Mangenot* – *Tsuga*. Они примерно такие же, что у двудольных древесных растений умеренной зоны (Halle et al., 1978, Edelin, 1981, Антонова, Азова, 1991).

Побеги и их метамеры у хвойных имеют особенности структурной организации. У хвойных в пазухе каждого листа могут отсутствовать оформленные боковые почки или силлептические побеги (Hofmeister, 1868, Goebel, 1928-1931, Серебряков, 1952). У двудольных деревьев и кустарников оформленные боковые почки или побеги имеются в пазухе каждого листа. Даже у относительно «крупнолистных» хвойных (виды *Agathis*, *Araucaria*, *Nageya*, *Podocarpus*), большая часть метамеров побега лишена пазушных почек.

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*). В этом случае обратная корреляция в размерах почки и кроющего листа отсутствует. Такое явление характерно для относительно мелколистных видов, (представители *Cupressaceae*, 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 многих хвойных меристематических очагов или детерминированных для формирования меристемы клеток в пазухе каждого листа (Fink 1983, 1984, Burrows, 1989, Burrows et al 2003). Возможно, в связи с этим, Л. Е. Гатцук (1974) отнесла хвойные к геммаксилярным растениям.

Описывая побеговые системы ели и сосны И.Г. Серебряков (1952, 1962), отмечал, что их структура зависит от направления роста, места в структуре тела растения, его возрастного состояния и условий произрастания. Для полиморфных по жизненным формам видов *Juniperus* он указывал на существенные отличия систем побегов для древесных и стланиковых форм роста (Серебряков, 1962).

Годичные побеги у хвойных могут состоять из одного или нескольких элементарных. Причина – либо силлептическое ветвление, либо несколько волн роста в сезон (Серебряков, 1952, Горошкевич, 2011).

Большинство отечественных работ описывающих системы побегов у хвойных было посвящено описанию возрастных состояний различных лесообразующих видов. Были описаны возрастные состояния *Abies alba* (Рипа, 1997), *A. sibirica* (Нухимовская, 1971), *Juniperus excelsa* (Киричок, 2016), *Picea abies* (Бобровская, 2001, Романовский, 2001), *P. ajanensis* (Ухваткина и др., 2010), *Pinus sibirica* (Горошкевич, 2011, Николаева и др. 2011), *P. sylvestris* (Серебряков, 1952) и др. Некоторые посвящены структурным особенностям специализированных побегов (Горошкевич, 2011), строению покоящихся почек и др.

Зарубежные авторы больше внимания уделяют структурным особенностям побеговых систем у различных родов хвойных..

J.-M. Veillon (1978, 1980) подробно описал системы побегов у 13 видов новокаледонских араукарий. Были описаны структура крон, способы регенерации повреждений, заполнения свободных объемов внутри кроны. Были показаны особенности расположения и способы формирования пыльцевых и семенных шишек. Были подробно описаны непрерывный рост и непрерывное, но строго детерминированное силлептическое ветвление, восстановление (реитерация кроны). Похожие явления были описаны J. Grosfeld на примере *Araucaria araucana* (Grosfeld, 1994, Grosfeld et al., 1999).

Структуру побегов и архитектурную модель *Piceamariana* изучали С. Begin и L. Filion (1999). Были описаны структурные элементы кроны, оси разных порядков ветвления. Показано их взаимодействие. Описаны ранние этапы онтогенеза и структура особи на этой стадии. На примере бореального вида хвойных подробно показана реитерация кроны, выделены единицы репликации, описаны оси четырех порядков. Описаны структура особей при перевершинивании. Интересно, что возрастные состояния эти исследователи не рассматривали, но рисунки почти тождественны отечественным работам (Романовский, 2001).

D. Bartelemy с соавторами (Bartelemyetal., 1999) описали структуру побеговых систем у четырех видов *Cupressus* (*C. arizonica*, *C. dupreziana*, *C. macrocarpa*, *C. sempervirens*). Рост кипариса потенциально является непрерывным процессом. Рост начинается весной и продолжается в течение длительного периода при благоприятных условиях. Однако, темп роста сильно зависит от условий окружающей среды: удлинение стебля замедляется или останавливается при неблагоприятных условиях (низкие температуры зимой или летняя засуха). Стебли кипарисов не имеют четко выраженных зимующих почек и растут почти непрерывно. Авторы указывают ветвление до пятого порядка.

S. Sabatier с соавторами (Sabatieretal., 2003) были изучены годовые побеги двух видов рода *Cedrus* (*C. atlantica* и *C. libani*), произрастающих в посадках на юге Франции и в Восточном Средиземноморье. Было установлено, что их годовые побеги (в смысле Späth, 1912) имеют разную структуру. Чаще всего годичный побег был представлен системой побегов, представленной основной осью и боковыми осями первого порядка ветвления. Причем последние могли образовываться как силлептически, так и пролемтически. Структура годичного побега осложнялась дополнительно многочисленными брахибластами, силлептическими, пролемтическими и неясной из приведенных схем природы.

J. Grosfeld'ом с соавторами (Grosfeld et al., 1999) были изучены особи разного возраста *Araucaria araucana* в естественных условиях. Рассматривалась архитектура побеговых систем. У *A. araucana* архитектурной единицей является очень стабильным и эндогенно обусловленным элементом. В условиях эдафических ограничений побеговые системы формируются на основе тех конструкций, что и в оптимальных. К моменту заложения женских шишек архитектурные единицы были практически одинаковы, хотя размеры растений различались существенно. В нормальных условиях они достигали высоты 6-8 м, а с эдафическими ограничениями менее 4 м. Внешний вид особей становится иным, но изменяются количественно параметры, характеризующие экспрессию эндогенной последовательности морфогенетического потенциала этого вида.

Таким образом, термин модуль утратил изначальный смысл – сложная побеговая конструкция, возникающая за период роста (Prevost, 1967). Чтобы избежать интерференции смыслов, на наш взгляд, для обозначения подобной структуры целесообразно использовать иной термин: моноритмическая система побегов (МСП).

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 элементы Л.Е. Гатцук в неопубликованных материалах своей диссертации (1970) назвала системами элементарных моноритмических побегов (СЭМП, подробнее см. Манина, Матюхин, 2010, Матюхин, 2012). 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 (Prevost, 1967). Такие системы позволяют отчасти компенсировать ограниченные размеры листьев и дают возможность наращивать

необходимую фотосинтетическую поверхность. Далее в предлагаемой работе они названы моноритмическими системами побегов (МСП).

Существуют два варианта границ таких структур. В случае прерывистого роста границами МСП служат почечные чешуи или иные катафиллы, зоны укороченных листьев и междоузлий. При непрерывном росте границы между МСП мало заметны и требуется разметка приростов. Описанию структуры таких систем побегов, их разнообразия и особенностей и посвящена предлагаемая работа.

## ГЛАВА 2. Материал и методы исследования.

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

1. в Батумском ботаническом саду (1984-1986, 1989 гг.),
2. в Фондовой оранжерее и Дендрарии Главного ботанического сада РАН (1985-2014 гг.),
3. в оранжерее Ботанического института РАН (1986, 2000 и 2003 гг.),
4. в Государственном Никитском ботаническом саду (1986 г),
5. в Ботаническом саду и Дендрарии МСХА (1988-2015 гг.),
6. в Сочинском дендрарии (1988-2014 гг.),
7. в парке «Южные культуры» (1988-2014 гг.),
8. в Ботаническом саду МГУ (1995-2014 гг.),
9. Субтропического ботаническом саду Кубани (2000-2014 гг.),
10. в Дендрарии ФГУП «Лесостепная опытно-селекционная станция» (2005 г.).

11. в Ставропольском ботаническом саду (2014)

Использовали также фонды гербариев:

12. Ботанического института РАН (1986) и
13. кафедры ботаники МСХА (1998-2014).

Структура побегов была изучена у 10 видов 3 родов семейства *Araucariaceae*, 63 видов 19 родов семейства *Cupressaceae*, 140 видов 9 родов семейства *Pinaceae*, 20 видов 6 родов семейства *Podocarpaceae*, единственный вид монотипного род семейства *Sciadopityaceae*, 18 видов 5 родов семейства *Taxaceae*. Ниже перечислены изученные виды, числами в скобках указаны источники материалов. Система хвойных принята по Farjon (2001), Eckenwalder (2009).



## Araucariaceae

- Agathislanceolata* O.Warburg, (2),  
*A.moorei* (Lindley) M.T.Masters, (2),  
*A. robusta* (C.Moore ex F.J.Mueller) F.M.Bailey, (5)  
*Araucaria angustifolia* (A.Bertoloni) O.Kuntze, (5, 9)  
*A. araucana* (G.Molina) K.Koch (9)  
*A.bidwillii* W.J.Hooker (1, 5)  
*A. columnaris* (J.R.Forster) W.J.Hooker, (3)  
*A. heterophylla* (Franco) R.A.Salisury (5)  
*Wollemia nobilis* W.G.Jones, K.Hill & J.M.Allen (2),

## Cupressaceae

- Callitris oblonga* A.Richard & L.Richard (1)  
*C. rhomboidea* R.Brown ex A.Richard & L.Richard (1, 3),  
*Calocedrus decurrens* (J.Torrey) Florin (1-3, 6, 9)  
*C. macrolepis* W.Kurz (3)  
*Chamaecyparis formosensis* J.Matsumura (9)  
*C. lawsoniana* (A.Murray) Parlatore (1, 2, 6, 7, 9)  
*C. obtusa* (P.Siebold & Zuccarini) Endlicher (5)  
*C. pisifera* (P.Siebold & Zuccarini) Endlicher (1, 2, 9)  
*C. thyoides* (L.) N.Britton, Sterns & Poggenburg (9)  
*Cryptomeria japonica* (L. fil.) D.Don (1-3, 5-7, 9)  
*Cunninghamia lanceolata* (A.Lambert) W.J.Hooker (1-3, 5-7, 9)  
*Cupressus arizonica* E.Greene (5, 9),  
*C. cashmeriana* Roule ex Carriere (6)  
*C. funebris* Endlicher (1, 9)  
*C. guadalupensis* S.Watson (9)  
*C. lusitanica* P.Miller (1, 5, 6, 9)  
*C. macrocarpa* K.Hartweg ex G.Gordon (6, 9)  
*C. nootkatensis* D.Don in A.Lambert (5, 8, 9)

- C. sempervirens* L. (1, 6, 7, 9)
- C. vietnamensis* (Farjon & T.H.Nguyễn) Silba (9)
- Fokieniahodginsii* (S.Dunn) A.Henry & H.H.Thomas(2)
- Glyptostrobus pensilis* (Staunton) K.Koch (2, 6),
- Juniperus cedrus* P.Webb & Berthelot (6)
- J. chinensis* L. (2, 5, 6, 8, 9)
- J. communis* L. (2, 5, 6, 8, 9)
- J. conferta* Parlato (8, 11).
- J. davurica* P.Pallas (2, 5, 6, 8, 9).
- J. drupacea* Labillardiere (6).
- J. excelsa* M.Bieberstein (6, 9, ЧПК).
- J. fargesii* V.Komarov (9).
- J. foetidissima* Willdenow (6, 9, ЧПК)
- J. horizontalis* Moench (2, 5, 6, 8, 9).
- J. oblonga* M.Bieberstein (8, ЧПК)
- J. oxycedrus* L. (ЧПК)
- J. phoenicea* L. (6)
- J. pinchotii* Sudworth (9)
- J. pingii* W.C.Cheng in de Ferre (9)
- J. procumbens* P.Siebold & Zuccarini (9).
- J. pseudosabina* F.E.L. Fischer & C.Meyer (5, 11).
- J. rigida* P.Siebold & Zuccarini (8, 11).
- J. sabina* L. (2, 5, 6, 8, 9, 11)
- J. sargentii* (A.Henry) G.Koidzumi (5, 8)
- J. scopulorum* C.Sargent (8).
- J. sibirica* Burgsdorf (9).
- J. squamata* Buchanan-Hamilton ex D.Don (10).
- J. turkestanica* V.Komarov (8).
- J. virginiana* L. (6).

*Metasequoia glyptostroboides* H.H.Hu & W.C.Cheng (1-3, 5-7, 9),  
*Microbiota decussata* V.Komarov (5),  
*Platycladus orientalis* (L.) Franco (6)  
*Sequoia sempervirens* (D.Don) Endlicher (1-3, 6, 7, 9)  
*Sequoiadendron giganteum* (Lindley) J.Buchholz (1-3, 6, 7, 9)  
*Taiwania cryptomerioides* Hayata (7, 9)  
*Taxodium distichum* (L.) L.Richard (1, 6-9)  
*T. mucronatum* M.Tenore (1, 6, 7, 9)  
*Tetraclinis articulata* (M.H.Vahl) M.T.Masters (5, 9)  
*Thuja koraiensis* T.Nakai (6, 9),  
*T. occidentalis* L. (2, 5-11)  
*T. plicata* D.Don(5, 9)  
*T. standishii* (G.Gordon) Carriere(5, 9)  
*T. sutchuensis* Franchet (9)  
*Thujopsis dolabrata* (L.) P.Siebold & Zuccarini (5, 9)

## Pinaceae

*Abies alba* P.Miller (2, 10),  
*A. amabilis* D.Douglas ex Jas. Forbes(5)  
*A. arizonica* Merriam(2, 5, 10)  
*A. balsamea* (L.) P.Miller(2, 5, 8, 10)  
*A. ×borisii-regis* Mattfeld (9)  
*A. cephalonica* J.C.Loudon (6, 9)  
*A. cilicica* (F.Antoine & Kotschy) Carriere (6, 9)  
*A. concolor*(G.Gordon & Glendinning) F.G.Hildebrand (2, 5, 6, 8, 10)  
*A. firma*P.Siebold & Zuccarini (1, 6, 9)  
*A. fraseri* (Pursh) Poiret (10)  
*A. gracilis*V.Komarov (10)  
*A. grandis* (D.Douglas ex D.Don in A.Lambert) Lindley (10)

- A. holophylla* Maximowicz (2, 5)  
*A. homolepis* P. Siebold & Zuccarini (2, 5)  
*A. koreana* E. H. Wilson (2, 5)  
*A. lasiocarpa* (W. J. Hooker) T. Nuttall (10)  
*A. lowiana* (G. Gordon) A. Murray (5)  
*A. mayriana* K. Miyabe & Y. Kudo (2)  
*A. nephrolepis* (Trautvetter) Maximowicz (2, 5, 10)  
*A. nordmanniana* (Steven) Spach (2, 5-10)  
*A. numidica* de Lannoy ex Carriere (9)  
*A. pindrow* (Royle ex D. Don) Royle (7)  
*A. pinsapo* Boissier (4, 6, 9)  
*A. procera* Rehder (5)  
*A. recurvata* M. T. Masters (6)  
*A. sachalinensis* (Friedr. Schmidt) M. T. Masters (2)  
*A. semenovii* B. Fedtschenko (2)  
*A. sibirica* Ledebour (2, 5)  
*A. veitchii* Lindley (2)  
*Cedrus atlantica* (Endlicher) Carriere (9)  
*C. deodara* (D. Don) G. Don (1, 9)  
*C. libani* A. Richard (1, 9)  
*Keteleeria davidiana* (M. Bertrand) Beissner (1, 6)  
*K. fortune* (A. Murray) Carriere (1, 6)  
*Larix × amurensis* Kolesn. (10)  
*L. × chekanowskii* Szafer (10)  
*L. decidua* P. Miller (2)  
*L. gmelinii* (F. Ruprecht) Kuzeneva (2, 10)  
*L. kaempferi* (A. Lambert) Carriere (2, 10)  
*L. laricina* (Du Roi) K. Koch (2)

- L. occidentalis* T.Nuttal (5)  
*L. olgensis* A.Henry (10)  
*L. ×polonica* Racib. (10)  
*L.principis ruprechtii* H.Mayr(10)  
*L.sibirica* Ledebour (2, 5, 8, 10)  
*L. sukaczewii* Dylis (2, 10)  
*Picea abies* (L.) H.Karsten (2, 5, 8, 10)  
*P. ajanensis* (Lindley & G.Gordon) F.E.L.Fischer ex Carriere(2)  
*P. asperata* M.T.Masters (2)  
*P. bicolor* (Maximowicz) H.Mayr (2)  
*P. engelmannii* C.Parry ex Engelmann (2)  
*P. glauca* (Moench) A.Voss(2, 5, 8, 10)  
*P. glehnii* (Friedr.Schmidt) M.T.Masters (2)  
*P. hondoensis* H.Mayr (2)  
*P. jezoensis* (P.Siebold & Zuccarini) Carriere(2)  
*P. kamtschatkensis* Lacassagne (10)  
*P. koraiensis* T.Nakai (2)  
*P. koyamii* Shirasawa (2)  
*P. mariana* (P.Miller) N.Britton, Sterns & Poggenburg (2, 10)  
*P. ×mariorica* B.K.Boom(5)  
*P. meyeri* Rehder & E.H.Wilson(5)  
*P. obovata* Ledebour (2, 10)  
*P. omorica* (Pančić) Purkyně (2, 5, 8, 10)  
*P. orientalis* (L.) J.Link (1, 6, 7, 9)  
*P. polita* (P.Siebold & Zuccarini) Carriere (1, 6, 7, 9)  
*P. pungens* Engelmann (2, 5, 8, 10)  
*P. rubens* C.Sargent (2, 10)  
*P. schrenkiana* F.E.L.Fische & C. Meyer (2, 5, 8, 10)  
*P. sitchenses* (Bongard) Carriere (6)

- P. smithiana* (N.Wallich) Boissier (1, 6)  
*P. wilsonii* M.T.Masters(6)  
*Pinus aristata* Engelman (5)  
*P. armandii* Franchet (1, 9)  
*P. attenuata* J.Lemmon (6)  
*P. ayacahuite* C.G.Ehrenberg ex D.F.S.Schlechtendal (9)  
*P. banksiana* A.Lambert(2)  
*P. brutia* M.Tenore(1, 6, 9)  
*P. canariensis* R.Sweet ex K.Sprengel (1, 9)  
*P. cembra* L. (2, 5)  
*P. cembroides* Zuccarini (4)  
*P. contorta* D.Douglas ex J.C.Loudon (2)  
*P. contorta* D.Douglas ex J.C.Loudon var. *latifolia* Engelman (2, 5)  
*P. coulteri* D.Don (6)  
*P. densiflora* P.Siebold & Zuccarini (1, 9)  
*P. devoniana* Lindley (9)  
*P. echinata* P.Miller(6)  
*P. edulis* Engelman (4)  
*P. eldarica* J.Medwedew (6)  
*P. fenzeliana* Handel-Mazetti (6)  
*P. flexilis* E.James (2)  
*P. funebris* V.Komarov (2)  
*P. gerardiana* N.Wallich ex D.Don (1, 6)  
*P. halepensis* P.Miller(1, 6)  
*P. hartwegii* Lindley(5)  
*P. × holfordiana* A.B.Jakson (9)  
*P. jeffreyi* Grevill & J.Balfour (5)  
*P. koraiensis* P.Siebold & Zuccarini (1, 2, 5-10)  
*P. krempfii* P.Lecomte (2, 13)

- P.massoniana* A.Lambert (1)  
*P.monophylla* J.Torrey & Fremont  
*P.montezumae* A.Lambert (1)  
*P.monticola* D.Douglas ex D.Don (2)  
*P.mugo* Turra (2, 5, 6, 8, 10, 11)  
*P.muricata* D.Don (6)  
*P.murrayana* Grevill & J.Balfour (5)  
*P.nigra* J.F.Arnold (2, 5-10)  
*P.palustris* P.Miller (1, 7)  
*P.parviflora* P.Siebold & Zuccarini (1, 5)  
*P.patula* Schiede & Deppe ex D.F.L.Schlechtendal & Chamisso (1, 9)  
*P.peuce* Grisebach (2, 5-10)  
*P.pinaster* W.Aiton (1, 7)  
*P.pinea* L. (1, 9)  
*P.pityusa* Steven (9)  
*P.ponderosa* D.Douglas ex P.Lawson & C. Lawson (5)  
*P.pseudostrobus* Lindley (1)  
*P.pumila* (P.Pallas) E.Regel (5)  
*P.quadrifolia* Parlatore ex Sudworth (1)  
*P.radiata* D.Don (6)  
*P.resinosa* W.Aiton (2)  
*P.rigida* P.Miller (1, 6)  
*P.roxburghii* C.Sargent (1, 6)  
*P.sabiniana* D.Douglas ex D.Don (6)  
*P. × schwerinii* Fitschen (9)  
*P.scopulorum* Lemm. (2)  
*P.serotina* A.Michaux (6)  
*P.sibirica* Du Tour (5)  
*P.stankewiczii* (Sukaczew) Fomin (1)

- P.strobiformis* Engelmann (5)  
*P. strobis* L. (2, 5-10)  
*P.sylvestris*L. (2, 5-10)  
*P.tabuliformis* Carriere (1, 6)  
*P.taeda* L. (1, 6)  
*P.thunbergii* Parlato (1, 6, 9)  
*P.uncinata* Ramond ex A.P.de Candolle (6)  
*P.wallichiana* A.B.Jackson (1, 6, 7, 9)  
*P.yunnanensis* Franchet (1, 6)  
*Pseudolarix amabilis* (J.Nelson) Rehder (1, 6)  
*Pseudotsuga glauca* Mayr (2)  
*P. menziesii* (Mirbel) Franco (2, 5, 6, 8, 10, 11)  
*Tsuga canadensis* (L.) Carriere (2, 5, 6, 8, 10)  
*T. caroliniana* Engelmann (8)  
*T. diversifolia* (Maximowicz) M.T.Masters (8)  
*T. heterophylla* (Rafinesque) C.Sargent (5)  
*T. mertensiana* (Bongard) Carriere (5)  
*T. sieboldii* Carriere (1,8)

#### Podocarpaceae

- Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laubenfels (5)  
*Dacrydium araucarioides* Ad. Brongniart & Gris (12)  
*D. elatum* (Roxburgh) N.Wallich ex W.J.Hooker (5)  
*Nageya fleuryi* (P.Hickel) de Laubenfels (9)  
*N.nagi*(Thunberg) O.Kuntze (1, 3, 5, 6, 9)  
*Phyllocladus trichomanoides* D.Don (2, 5, 12),  
*Podocarpus acutifolius* T.Kirk (9)  
*P. dispersus*C.White (9)  
*P. elatus* R.Brown ex Endlicher (6)



- P. macrophyllus* (Thunberg) R.Sweet (9)  
*P. maki* (P.Siebold & Zuccarini) Gaussen (9)  
*P. nivalis* W.J.Hooker (9)  
*P. nubigenus* Lindley (9)  
*P. salignus* D.Don (SBSK)  
*P. spinulosus* (J.E.Smith) R.Brown ex Mirbel (6)  
*P. totara* G.Bennett ex D.Don (9)  
*Prumnopitys andina* (Poeppig ex Endlicher) de Laubenfels (4, 5)

#### Sciadopityaceae

- Sciadopitys verticillata* (Thunberg) P.Siebold & Zuccarini (1, 3, 5)

#### Taxaceae

- Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger (9)  
*Cephalotaxus alpina* (H.L.Li) L.K.Fu (9)  
*C. fortune* W.J.Hooker (9)  
*C. haringtonia* (J.Knight ex Jas.Forbes) K.Koch (9)  
*C. sinensis* (Rehder & E.H.Wilson) H.L.Li (9)  
*Pseudotaxus chienii* (W.C.Cheng) W.C.Cheng (7)  
*Taxus baccata* L. (2)  
*T. brevifolia* T.Nuttal (5)  
*T. canadensis* H.Marshall (2)  
*T. cuspidata* P.Siebold & Zuccarini (5)  
*T. ×media* Rehder (5)  
*T. globosa* D.F.L.Schlechtendal (9)  
*T. sumatrana* (Miquel) de Laubenfels (9)  
*T. wallichiana* Zuccarini (9)  
*Torreya californica* J.Torrey (9)  
*T. fargesii* Franchet (9)

*T. grandis* Fortune ex Lindley (9)

*T. nucifera* (L.) P.Siebold & Zuccarini (6)

Для выявления специфических закономерностей (параллелизмов, видо- и родоспецифичных структур) были изучены системы побегов у 65 форм рода *Chamaecyparis*, 88 форм рода *Juniperus*, 55 форм рода *Thuja*. Для сравнительного анализа рассматривались также побеги форм родов *Abies*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Platycladus*, *Taxus*, *Tsuga*. Источником материалов служили коллекции ранее указанных ботанических садов и растений из ассортимента:

14. фирмы «Европарк»

15. фирмы ТИС'С

*Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murray) Parlatores

Формы: 'Alumii'(9), 'Aurea Nova'(9), 'Aureovariegata'(9), 'Chilworth Silver'(9), 'Coerulescens'(9), 'Columnaris' (9), 'Columnaris Flavescens'(9), 'Compacta' (9), 'Ellwoodii'(9), 'Erecta Glaucescens'(9), 'Erecta Viridis' (9), 'Ericoides'(9), 'Filiformis Compacta' (9), 'Filiformis Erecta'(9), 'Fragrans'(9), 'Fraseri' (9), 'Glauca'(9, 10), 'Globosa'(10), 'Kooy' (9), 'Lane'(9), 'Lutea'(9), 'Minima'(9), 'Nana Glauca'(9), 'Pendula'(9), 'Pottenii'(9), 'Royal Gold'(9), 'Silver Queen'(9), 'Stewartii'(9), 'Triomf van Boskoop'(9), 'Westermanii'(9).

*C. obtusa* (P.Siebold & Zuccarini) Endlicher

Формы: 'Aonokujakuhiba' (9), 'Chilworth'(9), 'Coralliformis'(9), 'Compact Fernspray'(9), 'Filicoides'(9), 'Filicoides Aurea'(9), 'Filiformis'(9), 'Lycopodioides'(9), 'Lycopodioides Aurea'(9), 'Magnifica Aurea'(9), 'Nana Gracilis'(15), 'Souvenir de Carpoun'(9), 'Tetragona Aurea'(9).

*C. pisifera* (P.Siebold & Zuccarini) Endlicher

Формы: 'Aurea'(10), 'Boulevard'(9), 'Clouded Sky'(9), 'Ericoides'(9), 'Filifera'(2, 5, 7, 9), 'Filifera Aurea'(9), 'Filifera Aurea Nana'(9), 'Filifera

Aureovariegata'(9), 'Filifera Crispa'(9), 'Filifera Gracilis'(9), 'Filifera Sungold'(9), 'Perslorii'(15), 'Plumosa Albopicta'(9), 'Plumosa Aurea'(5, 9), 'Plumosa Aureovariegata'(14), 'Plumosa Flavescens'(9), 'Squarrosa'(2, 5, 8, 10), 'Squarrosa Dumosa'(9), 'Squarrosa Intermedia'(2, 5, 9), 'Squarrosa Lombardsii'(9), 'Squarrosa Sulphurea'(9)

*C. thyoides* (L.) N.Britton, Sterns & Poggenburg

Формы: 'Ericoides'(9)

*Cryptomeria japonica* (L. fil.) D.Don 11 форм

Формы: 'Aureovariegata'(9), 'Aurescens'(9), 'Compacta'(9), 'Dacrydioides'(9), 'Elegans'(6, 7, 9), 'Elegans Viridis'(9), 'Kusarisugi'(9), 'Monstrosa'(9), 'Plotnikow'(9), 'Pungens'(9), 'Yurisugi'(9).

*Cupressus nootkatensis* D.Don in A.Lambert 3 формы

Формы: 'Compacta'(6), 'Pendula'(9), 'Pendula Nana'(8).

*Juniperus chinensis* L.

Формы: 'Blaauw` (5), 'Blue Alps` (5), 'Blue Cloud` (5), 'Expansa Aureovariegata` (5), 'Expansa Variegata` (5), 'Gold Coast` (9), 'Gold Star` (14), 'Gold Vonder` (14), 'Hetzii` (5), 'Japonica` (9), 'Keteleeri` (9), 'Koizuka` (9), 'Kuriwao Gold` (5), 'Mint Julep` (5, 9), 'Monarch` (5), 'Old Gold` (5), 'Pfitzeriana` (9), 'Pfitzeriana Aurea` (9), 'Pfitzeriana Compacta` (9), 'Pfitzeriana Glauca` (14), 'Pfitzeriana Sochi` (9), 'Plumosa Aurea` (9), 'Plumosa Fremontia` (9), 'Spartan` (14), 'Stricta` (14), 'Variegata` (5, 9).

*J. communis* L.

Формы: 'Arnold`(14), 'Compacta`(8), 'Depressa`(10), 'Depressa Aurea`(5), 'Fontan`(9), 'Gold Carpet`(8), 'Green Carpet`(5), 'Hibernica`(14), 'Prostrata`(8), 'Repanda`(5), 'Scutinell`(5), 'Stavropol`(9), 'Tatra`(8).

*J. davurica* P.Pallas

Формы: 'Depressa Aurea`(9), 'Expansa`(9), 'Expansa Variegata`(5)

*J. foetidissima* Willdenow

Формы: 'Stricta` (6).

*J. horizontalis* Moench

Формы: `Alpina`(5), `Andorra Compacta`(5), `Andorra Compacta Variegata`(14), `Blue Chip`(5), `Blue Horizon`(9), `Hughes`(9), `Plumosa`(14), `Prince of Wales`(5), `Saxatilis`(9).

*J. sabina* L.

Формы: `Arcadia`(9), `Aurea`(9), `Backsanica`(9), `Blue Danube`(9), `Jade`(9), `Jungvirth`(5), `Mas`(5), `Prostrata`(5), `Rockery Gem`(9), `Scandia`(9), `Tamariscifolia`(10), `Tiszakurt`(14), `Variegata`(5).

*J. scopulorum* C.Sargent

Формы: `Helle`(5), `Moon Glow`(5), `Silver Star`(5), `Skyrocket`(5), `Wichita Blue`(14).

*J. squamata* Buchanan-Hamilton ex D.Don

Формы: `Blue Alps`(5), `Blue Carpet`(5), `Blue Star`(5), `Blue Shwede`(14), `Drim Joy`(5), `Holger`(14), `Hunnetorp`(5), `Meyerii`(5), `Wilsonii`(9).

*J. virginiana* L.

Формы: `Albospica`(9), `Aurea`(7), `Canaertii`(9), `Glauca`(14), `Grey Owl`(5, 6), `Tripartita`(5, 9).

*Platycladus orientalis* (L.) Franco 9 форм

Формы: `Beverleyensis`(9), `Conspicua`(9), `Cupressacea`(9), `Flagelliformis`(9), `Juniperoides`(6, 9), `Meldeensis`(9), `Pyramidalis Aurea`(9), `Sieboldii`(9), `Weimeri`(9)

*Thuja koraiensis* T.Nakai

Формы: `Aurea`(6)

*T. occidentalis* L.

Формы: `Alba`(9), `Albospicata`(10), `Aurea`(9, 10), `Aureospicata`(10), `Aureovariegata`(10), `Bodmeri`(5, 10), `Boothi`(10), `Bowling Ball`(8), `Brabant`(14), `Cloth of Gold`(15), `Columna`(5), `Cristata`(2), `Cristata Argenteovariegata`(9), `Danica`(15), `Douglasii Pyramidalis`(10), `Dumosa`

(8), 'Elegantissima' (10), 'Ellwangeriana' (9), 'Ellwangeriana Aurea' (6,9), 'Ericoides' (10), 'Fastigiata' (5, 15), 'Filicoides' (9), 'Filiformis' (5, 9), 'Globosa' (2, 5, 10), 'Globosa Nana' (5), 'Golden Globe' (15), 'Hollmstrup Yellow' (15), 'Hoseri' (14), 'Hoveyi' (9), 'Hugii' (9), 'Little Dorry' (15), 'Little Gem' (14), 'Little Giant' (14), 'Lutea' (9), 'Maloniana' (5, 9), 'Ohlendorffii' (9), 'Recurva Nana' (8), 'Riversii' (10), 'Rosenthalii' (9), 'Skogholm' (9), 'Smaragd' (14), 'Smaragd Witbout' (15), 'Spiralis' (9), 'Sunkist' (9), 'Teddy' (15), 'Tiny Tim' (5, 9), 'Umbraculifera' (5, 10), 'Wagneri' (10), 'Wareana' (10), 'Wareana Lutescens' (15), 'Yellow Ribbon' (15).

*Thuja plicata* D.Don - 3 формы

Формы: 'Aureospicata' (9), 'Semperaurea' (5, 9), 'Zebrina' (9)

*Abies balsamea* (L.) P.Miller - 1 форма

Формы: 'Nana' (14)

*A. concolor* (G.Gordon & Glendinning) F.G.Hildebrand - 2 формы

Формы: 'Compacta' (15), 'Violacea' (10)

*A. koreana* E.H.Wilson - 7 форм

Формы: 'Blauer Pfiff' (15), 'Brilliant' (14), 'Compact Dwarf' (14), 'Green Carpet' (14), 'Molli' (15), 'Nana' (15), 'Silberlocke' (14)

*A. nordmanniana* (Steven) Spach - 1 форма

Формы: 'Aurea' (9)

*A. procera* Rehder - 1 форма

Формы: 'Glauca' (14)

*Cedrus atlantica* (Endlicher) Carriere - 2 формы

Формы: 'Argentea' (6), 'Glauca' (4, 6)

*C. deodara* (D.Don) G.Don - 5 форм

Формы: 'Glauca' (9), 'Pactia' (9), 'Prostrata' (6), 'Robusta' (9), 'Viridis' (9)

*Larix decidua* P.Miller - 3 формы

Формы: 'Fastigiata' (10), 'Kornik' (10), 'Repens' (5, 10)

*L. kaempferi* (A.Lambert) Carriere - 8 форм

Формы: 'Blue Dwarf' (15), 'Blue Rabbit' (15), 'Diana' (5), 'Grey Pearl' (15), 'Horstmann Recurved' (15), 'Little Borge' (15), 'Pendula' (5), 'Tunis' (14),

*Picea abies* (L.) H.Karsten - 30 форм

Формы: 'Acrocona' (2, 5), 'Aurea' (8), 'Aureaspica' (14), 'Auresiana' (14), 'Barryi' (14), 'Cranstonii' (8), 'Cupressina' (15), 'Echiniformis' (14), 'Formanek' (14), 'Golden Star' (14), 'Inversa' (2, 5), 'Kotel' (14), 'Little Gem' (14), 'Maigold' (15), 'Marie Orffiaes' (15), 'Maxwellii' (14), 'Nana' (14), 'Nidiformis' (6, 14), 'Ohlendorffii' (2), 'Parviformis' (9), 'Procumbens' (9), 'Pumila Nigra' (15), 'Pusch' (14), 'Pygmaea' (2, 14), 'Remontii' (10), 'Tompa' (15), 'Viminalis' (6), 'Virgata' (2), 'Wartburg' (15), 'Wills Zwerg' (5).

*P. glauca* (Moench) A.Voss - 12 форм

Формы: 'Alberta Globe' (14), 'Biesenthaler Fruhling' (15), 'Blue Planet' (15), 'Blue Wonder' (15), 'Conica' (9), 'Conica Compacta' (15), 'Daisys White' (15), 'Echiniformis' (14), 'Laurin' (15), 'Piccolo' (15), 'Sander's Blue' (5), 'Zuckerhut' (15).

*P. mariana* (P.Miller) N.Britton, Sterns & Poggenburg - 1 форма

Формы: 'Nana' (14)

*P. ×mariorica* B.K.Boom - 1 форма

Формы: 'Machala' (14)

*P. omarica* (Pančić) Purkyně - 3 формы

Формы: 'Karel' (15), 'Nana' (14), 'Pendula' (15)

*P. pungens* Engelmann - 9 форм

Формы: 'Argentea' (10), 'Coerulea' (15), 'Compacta' (15), 'Fat Albert' (14), 'Glaucia' (2, 5), 'Glaucia Globosa' (15), 'Glaucia Sig' (14), 'Hoopsi' (14), 'Iseli Fastigiata' (14).

*Pinus mugo* Turra - 7 форм

Формы: 'Carstens Wintergold' (14), 'Columbo'(14), 'Gnom'(14), 'Humpy'(14), 'Mops'(14), 'Pumilio'(14), 'Winter Gold'(6)

*P.nigra*J.F.Arnold - 3 формы

Формы: 'Fastigiata' (14), 'Pierrick Bregeon'(14), 'Pyramidalis'(5)

*P.sibirica* Du Tour - 1 форма

Формы: 'Ikar' (5)

*P.sylvestris* L. - 4 формы

Формы: 'Argentea' (10), 'Fastigiata' (5), 'Globosa Viridis' (5), 'Watererii' (5)

*Tsuga canadensis* (L.) Carriere (2, 5) - 1 форма

Формы: 'Pendula'(5)

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

Формы: 'Fastigiata'(9)

*Taxus baccata* L. - 11 форм

Формы: 'Aureomarginata'(8), 'Aureovariegata'(9), 'Dovastoniana'(8), 'Elegantissima'(9), 'Epacridioides'(9), 'Erecta'(9), 'Erecta Marginata'(9), 'Fastigiata Robusta'(9), 'Hessei'(9), 'Horizontalis'(6), 'Nissen's Kadett'(9)

*T. cuspidata* P.Siebold & Zuccarini - 3 формы

Формы: 'Densa'(9), 'Microsperma'(9), 'Nana' (9)

*T. ×media* Rehder 2 формы

Формы: 'Hicksii'(5), 'Hillii'(5)

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). МСП – система побегов образующихся за один период видимого (внепочечного) роста. Схожее по смыслу понятие систем элементарных моноритмических побегов (СЭМП) было предложено Л.Е. Гатцук в 1970 году в неопубликованных материалах диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. В случае силлептического ветвления МСП разветвлена (иногда до 3-4 порядка), при отсутствии ветвления тождественна элементарному побегу, по Грудзинской (1960). В понимании Томлисона (Tomlinson, 2004), сходная структура называется единица расширения (units of extension).

Границы МСП определяли: у хвойных с закрытыми почками – по почечным кольцам, с открытыми – по метамерам с укороченными междоузлиями, меньшими по размерам листьями или цветку 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. У большинства объектов исследования были обнаружены МСП, отличающиеся друг от друга по порядку ветвления, распределению боковых почек и силлептических ветвей, наличию или отсутствию структурно и функционально специализированных побегов с ограниченным ростом. Все типы МСП, установленные для вида или формы, учитывали и рассматривали как единое упорядоченное множество, связанное общими закономерностями роста и морфогенеза. Фотографии и сканы изученных образцов приведены в приложении.

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, Николаева, 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. ПОДРОБНЫЕ ОПИСАНИЯ МОНОРИТМИЧЕСКИХ СИСТЕМ ПОБЕГОВ У РОДОВ PINOPSIDA.

Изученные роды имеют следующие наборы МСП:

#### *Abies*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 1а-в.). Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. У части видов (например, *A. firma*) есть ювенильные листья, отличающиеся от взрослых острыми раздвоенными верхушками. Специализированных укороченных побегов нет. У некоторых видов листья (*A. balsamea*, *A. sibirica* и др.) плагиотропных побегов последних порядков ветвления оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*, образуя за счет ориентации листьев.

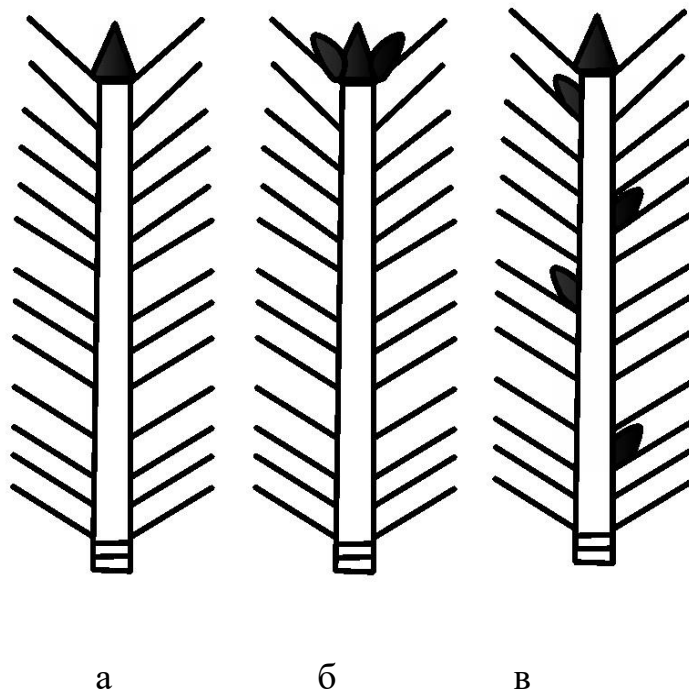


Рис. 1. Организация МСП у рода *Abies*

## Условные обозначения

### Почки



закрытая  
верхушечная  
почка



Закрытая  
боковая почка



открытая почка

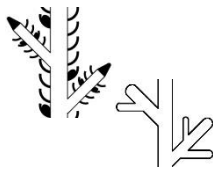


погибшая почка,  
прекращение  
роста



почечное  
кольцо в  
основании  
побега

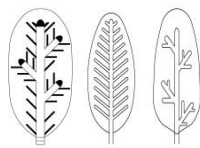
### Побеги



многолетние  
удлинённые  
силлептические  
побеги



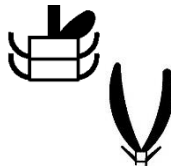
многолетние  
удлинённые  
пролептические  
побеги



система  
побегов  
в одной  
плоскости



однолетние  
удлинённые  
побеги

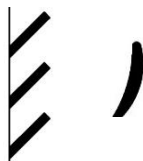


укороченные  
побеги



брахибласт  
сосен с  
катафиллами в  
основании

### Листья, филлоклады, филломорфные ветви



игловидные  
или  
шиловидные  
листья



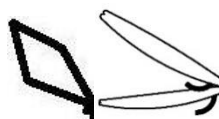
чешуевидные  
листья



зелёные листья  
со многими  
жилками



зелёные  
ювенильные  
листья  
сциадопитиса



филлоклады с  
катафиллами у  
основания



филломорфная  
ветвь

Почки закрытые, разнообразной формы: от полушаровидных и ширококонических до веретеновидных. Осмоление выражено в разной степени: от несмолистых до сильно смолистых, когда смола покрывает почку толстым слоем и почечные чешуи под ним неразличимы. Боковые почки в составе МСП, могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля свободна от приросших оснований листьев, голая или опушенная.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые или килеватые. После раскрытия почек чешуи опадают или остаются на коре в течение нескольких лет. Листья срединной формации линейные или узкоовальные, с округлым основанием, без явного черешка (имеется сужение в области перехода от основания к пластинке)

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис. А1. в Приложении А).

Для *Abies alba* указано заложение эндогенных почек в пазухах листьев (Fink, 1983, 1984). Возможно, они играют важную роль в реитерации побеговой системы у пихт.

### *Agathis*

Для рода установлено три типа МСП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей 1 порядка, последние либо ростовые побеги (Рис. 2а), либо филломорфные ветви (Рис. 2б). и неразветвленными элементарными побегами (Рис. 2в). Для всех типов побегов характерен прерывистый рост. Ростовые побеги радиально симметричные, со спиральным листорасположением. Трофические побеги дорсовентральные, с почти супротивным листорасположением. Ювенильные побеги не были изучены. Все побеги удлиненные, укороченные отсутствуют. Плагитропные

побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями (Рис.А2.).

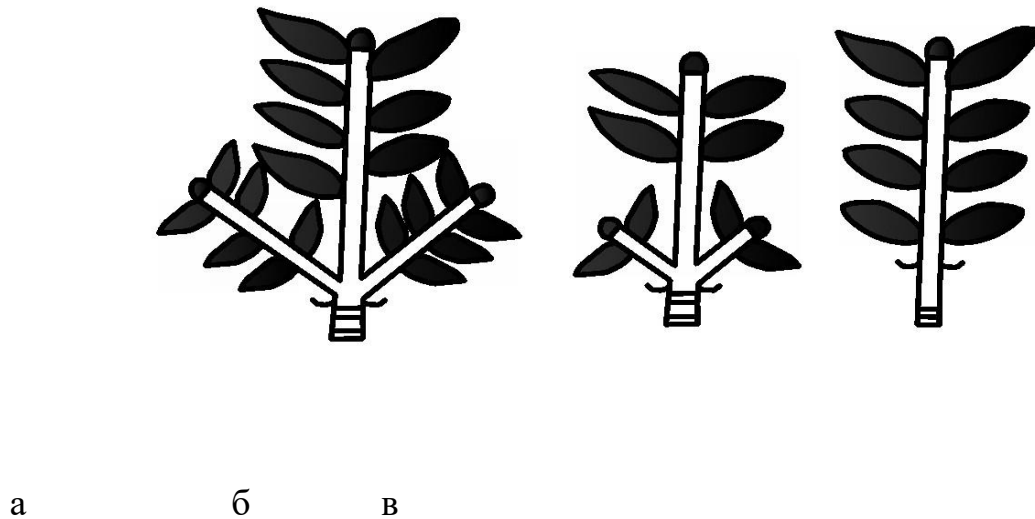


Рис. 2. Организация МСП у рода *Agathis*

Развитые боковые почки отсутствуют. Верхушечные почки округлые или полушаровидные, с бескилевыми, супротивными, опадающими при разворачивании побегов, чешуями. Боковые силлептические побеги развиваются в базальной части приростов, в области почечного кольца, в пазухах почечных чешуй или листьев срединной формации, обычно супротивные. Р.В. Tomlinson (2004) предположил, что у видов этого рода, как у *Araucaria* (см. ниже) в пазухах листьев возможно заложение эндогенных почек. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев, голая.

Листья представлены двумя формациями. Листья низовой формации – почечные чешуи бескилевые. После раскрытия чешуи почек опадают. Листья срединной формации со многим жилками, бесчерешковые, широколанцетные, овальные или яйцевидные с низбегающим, приросшим к

стеблю основанием. Как аномалии встречаются переходные формы листьев (катафиллы): они не дифференцированы на основание и листовую пластинку, напоминают зеленые чешуи, как и листья срединной формации, не формируют отдельный слой и опадают вместе с филломорфными ветвями.

### *Amentotaxus*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 3.). Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов на изученных экземплярах не выражена. Специализированных укороченных побегов нет. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями типа *Tsuga*.

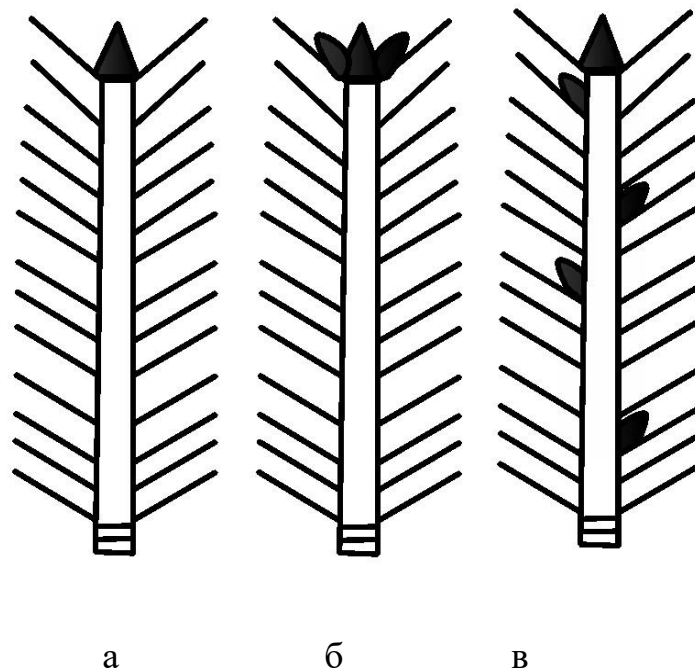


Рис. 3. Организация МСП у рода *Amentotaxus*

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 приросшими низбегающими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуи опадают. Листья срединной формации ланцетные, с низбегающим, приросшим к стеблю основанием, с коротким цилиндрическим черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное, иногда почти супротивное, на боковых трофических побегах (Рис.А3.).

### *Araucaria*

Для рода установлено четыре (пять) типа МСП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей первого или второго порядка и неразветвленными элементарными побегами.

Рост у ортотропных побегов прерывистый, у боковых, плагиотропных, либо непрерывный (*Araucaria columnaris*, *A. heterophylla*), либо прерывистый (*A. angustifolia*, *A. araucana*, *A. bidwillii*), в этом случае наблюдается более или менее четкая гетерофиллия (Рис.А4.). Трофические побеги нарастают либо непрерывно (в случае одного периода роста), либо прерывисто (в случае нескольких периодов роста).

Ортотропный верхушечный побег ( $ax_0$ , по Tomlinson, 2004) + ложная мутовка силлептических плагиотропных боковых побегов ( $ax_1$ ) + двурядные неразветвленные плагиотропные боковые побеги следующего порядка ( $ax_2$ ) (Рис. 4а); ортотропный верхушечный побег ( $ax_0$ ) + ложная мутовка силлептических плагиотропных боковых побегов ( $ax_1$ ) (Рис. 4б); плагиотропный силлептически ветвящийся боковой побег с прерывистым

ростом (ax1) + двурядные неразветвленные плагиотропные боковые побеги следующего порядка (ax2) (Рис. 4в); неразветвленные плагиотропные боковые побеги следующего порядка (ax2) (Рис. 4г). Согласно Tomlinson (2004), у *Araucaria cunninghamii* порядок ветвления может быть еще больше, но представители этого вида нам оказались недоступны. Очень редко при реитерации образуются ортотропные МСП с накрест супротивными силлептическими неразветвленными побегами (возможно отклонение в программе развития побегов ax1).

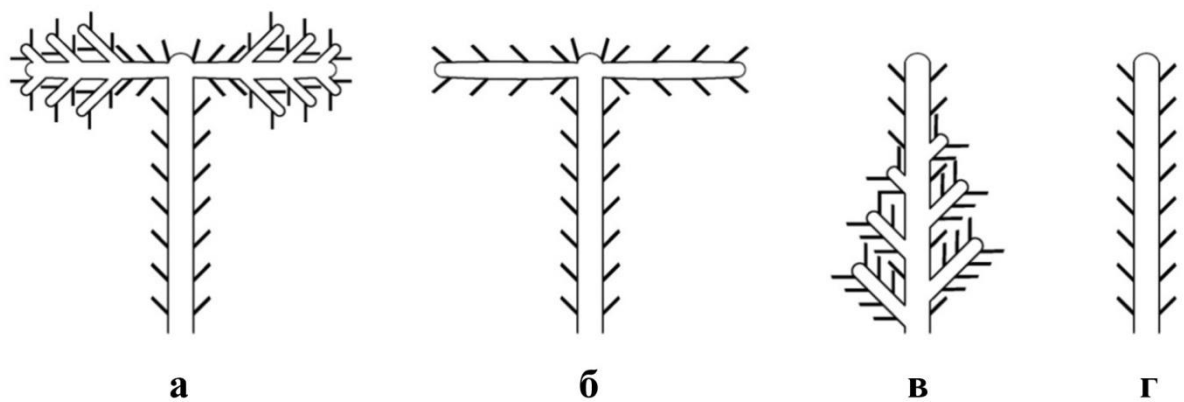


Рис. 4. Организация МСП у рода *Araucaria*

Дифференциация побегов очень существенная: имеются ростовые и трофические ортотропные и плагиотропные побеги (см. выше). Трофические побеги формально не являются укороченными, но имеют ограниченный рост и продолжительность жизни. Очень древняя конструкция, побеги с таким строением известны с карбона – *Lebachia piniformis* (Ботаника, 2007). Не смотря на радиальную симметрию ax2 и длительное нарастание ax1 такие системы побегов можно рассматривать как филломорфные ветви, у которых уплощение происходит за счёт ветвления в одной плоскости. У *A. angustifolia* и *A. araucana* такого уплощения не происходит, зато побеги последнего порядка ветвления (ax3) быстро прекращают рост в длину и вскоре опадают



(приобретают сходство дополнительное сходство с листьями). В данном случае наблюдается преобразование боковых осей в эфемерные ассимилирующие органы (Übergipfelung по Zimmermann, 1930, 1965). Уплотнение и срастание в данном случае не выражено

Дифференциация ювенильных побегов изучена у двух видов. У *A. heterophylla* с надземным прорастанием первый прирост главного побега короткий, боковые побеги первого порядка не ветвятся, по структуре соответствуют трофическим ( $ax_2$ , по Tomlinson, 2004). У *A. angustifolia* с подземным прорастанием первый прирост главного побега радиально симметричный с ложной мутовкой силлептических боковых побегов, конструкция МСП сходна с взрослыми растениями.

Стебли с приросшими основаниями листьев, голые.

Листья представлены только срединной формой. Встречаются либо шиловидные, либо широкие листья со многими жилками (Laubenfels, 1953, Мейен, 1987). Листья низовой формации отсутствуют. У *A. bidwillii* наблюдается гетерофилия, когда листья в пределах прироста побегов последнего порядка различаются размером и ориентацией относительно оси побега (Рис. А4.). В течение одного периода роста ортотропных ростовых побегов ( $ax_0$  и их реитерантов), боковые плагиотропные побеги ( $ax_1$ ) успевают сформировать несколько приростов и состоят из нескольких элементарных побегов, границы между которыми сформированы зонами треугольных коротких зеленых листьев, верхушки которых образуют поверхность цилиндра. Вне этих границ листья имеют различную длину и их верхушки не образуют цилиндрической поверхности. Побеги следующего порядка ветвления ( $ax_2$ ) у взрослых деревьев не ветвятся, часто уплощены и опадают целиком, формируя функциональные подобие филломорфных ветвей.

У *Araucaria* описано эндогенное заложение боковых почек (Burrows 1986, 1987, 1989, 1990). Активация этих почек происходит в случае

повреждения верхушечных почек, в результате реитерации образуются ортотропные побеги с прерывистым ростом и ложными мутовками боковых побегов, структурно сходные с  $ax_0$ . При повреждении плагиотропных боковых побегов первого порядка реитерация происходит за счет эндогенных боковых почек, но побеги эти плагиотропные, с непрерывным ростом и рассеянным боковым ветвлением (подобны  $ax_1$  и  $ax_2$  по Tomlinson, 2004). У *A. angustifolia* в случае реитерации часто образуются почти супротивные побеги, по расположению весьма сходные с микростробилами (Fink, 1983, 1984).

### *Callitris*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов четвертого (пятого) порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные. Имеется полиморфизм вегетативных побегов: они дифференцированы на взрослые и ювенильные. У первых листья чешуевидные, иногда с почти полностью редуцированной пластинкой и в этом случае представлены

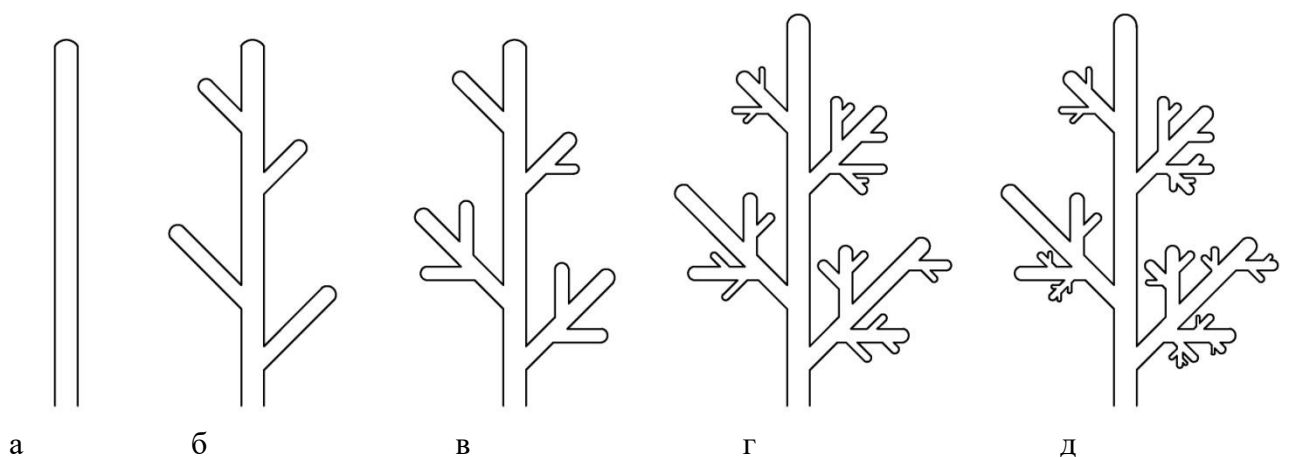


Рис. 5. Организация МСП у рода *Callitris*

приросшим к стеблю шестиугольным основанием. Ювенильные листья линейные, у некоторых видов (*Callitris macleyana* по Engler, Prantl, 1926) формируются на всех типах побегов. Трофические побеги радиально симметричные. Специализированных вегетативных побегов нет (Рис. 5а-д).

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации, одиночные, супротивные или мутовчатые, по 3 или 4 в мутовке. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение мутовчатое, по три, четыре, шесть, восемь листьев в мутовке на побегах, в зависимости от его положения в структуре кроны (Eckenwalder, 2007).

### *Calocedrus*

Для рода установлено шесть типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов четвертого (пятого) порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Соседние пары листьев сближены, образуют ложные мутовки. Если ростовые побеги плагиотропные, то боковые силлептические трофические побеги в такой ложной мутовке развиваются по одному и расположены двурядно. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены очень своеобразными филломорфными ветвями, в которых наращивание ассимилирующей поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными, листьями в соседних узлах. Трофические побеги с диморфными листьями и уплощённым стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости, после завершения роста (обычно 2-3 сезона) через несколько лет отмирают и

оппадают целиком. Их основной функцией является фотосинтетическая деятельность (Рис. 6 а-е).

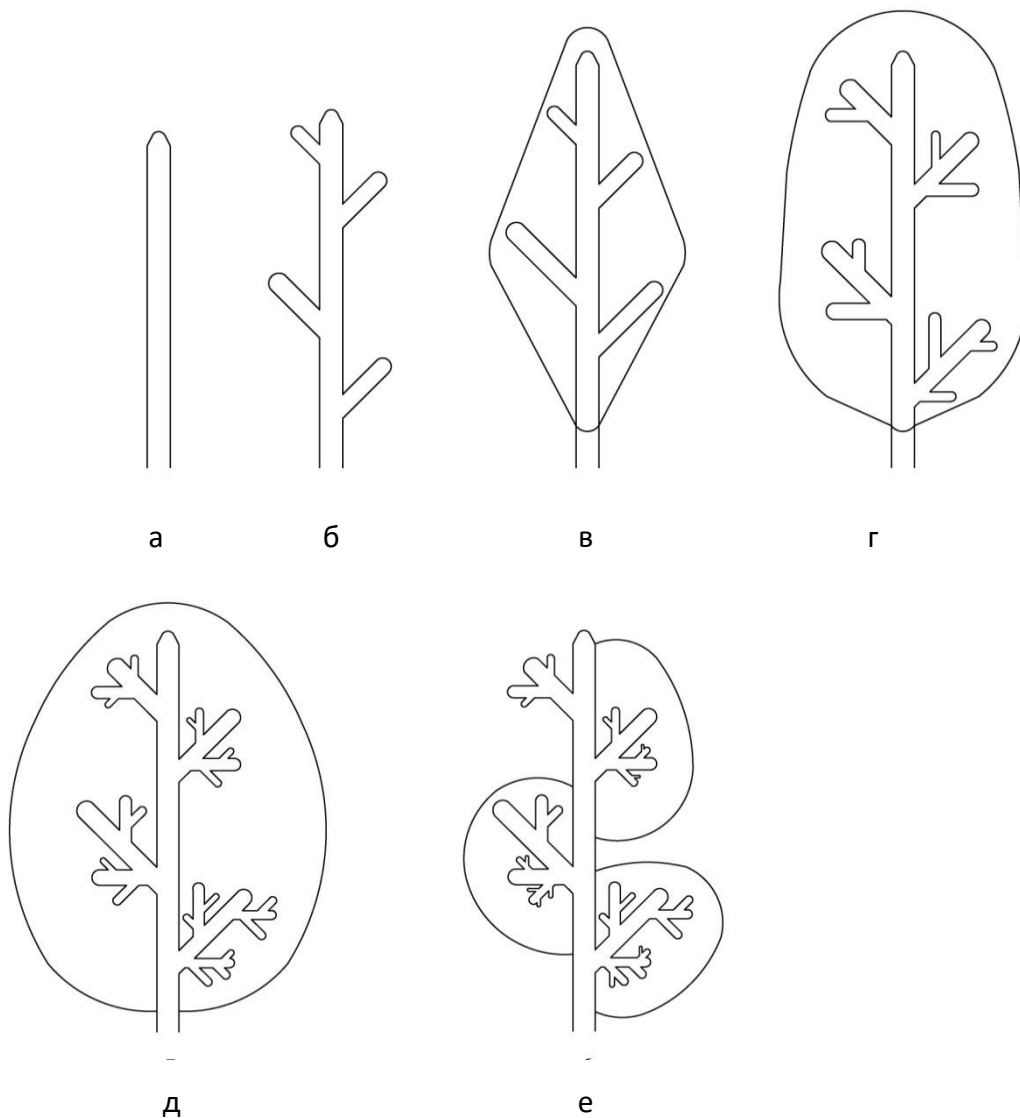


Рис. 1.6. Организация МСП у рода *Calocedrus*.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение супротивное. Имеются четыре типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов. Ювенильные

листья, в рамках данного исследования, не изучались. Листья ростовых побегов с вытянутым, приросшим к стеблю основанием и миниатюрной пластинкой, узлы соседних метамеров сближены и выглядят как почти мутовчатые. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю.

### *Cedrus*

Для рода установлено пять типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, удлиненными и укороченными, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка (Рис.7а-д). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибластами, образующимися силлептически или пролептически из закрытых почек, после периода покоя разной продолжительности. Дифференциация ювенильных побегов слабая.

Почки яйцевидные, на брахибластах иногда полушаровидные. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля покрыта приросшими низбегающими основаниями листьев, голая.

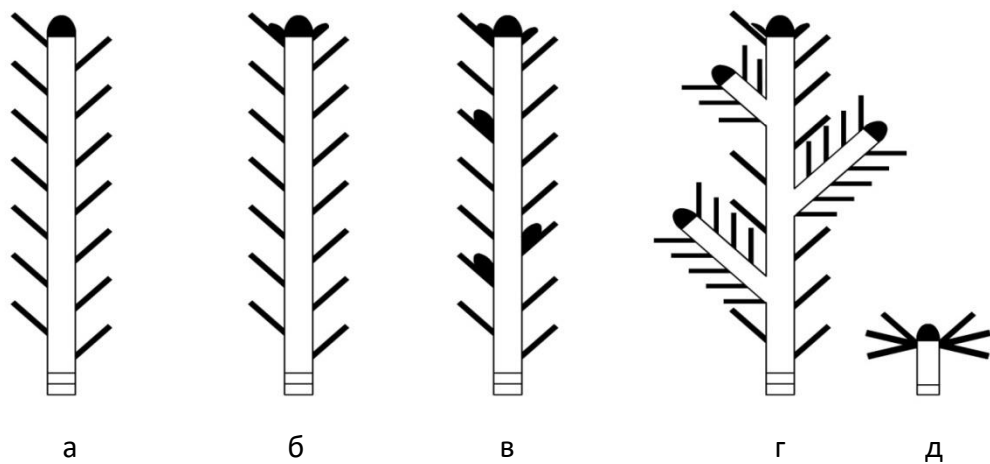


Рис. 7. Организация МСП у рода *Cedrus*.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые, от полукруглых до линейно-ланцетных. После раскрывания почек чешуи остаются на коре в течение нескольких лет. Листья срединной формации линейные, с низбегающим основанием и явным черешком. Отделительный слой образуется на границе черешка и пластинки, опробковевшие основания и черешки остаются на стебле в течение нескольких лет (Рис. А5.).

Листорасположение очередное, спиральное, на удлиненных побегах, на укороченных в виде компактной сжатой спирали.

### *Cephalotaxus*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 8.). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Специализированных укороченных побегов нет. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями типа *Tsuga*.

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

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрывания чешуи почек опадают. 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).

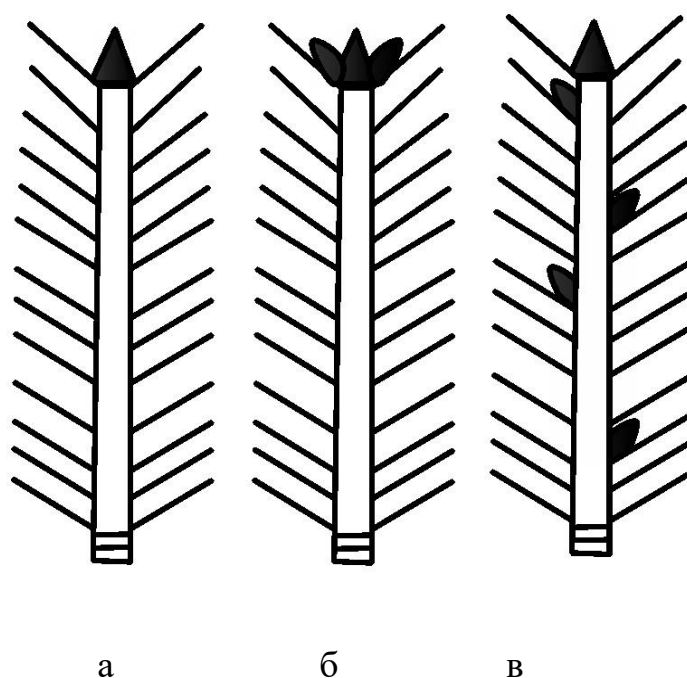


Рис. 8. Организация МСП у рода *Cephalotaxus*

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

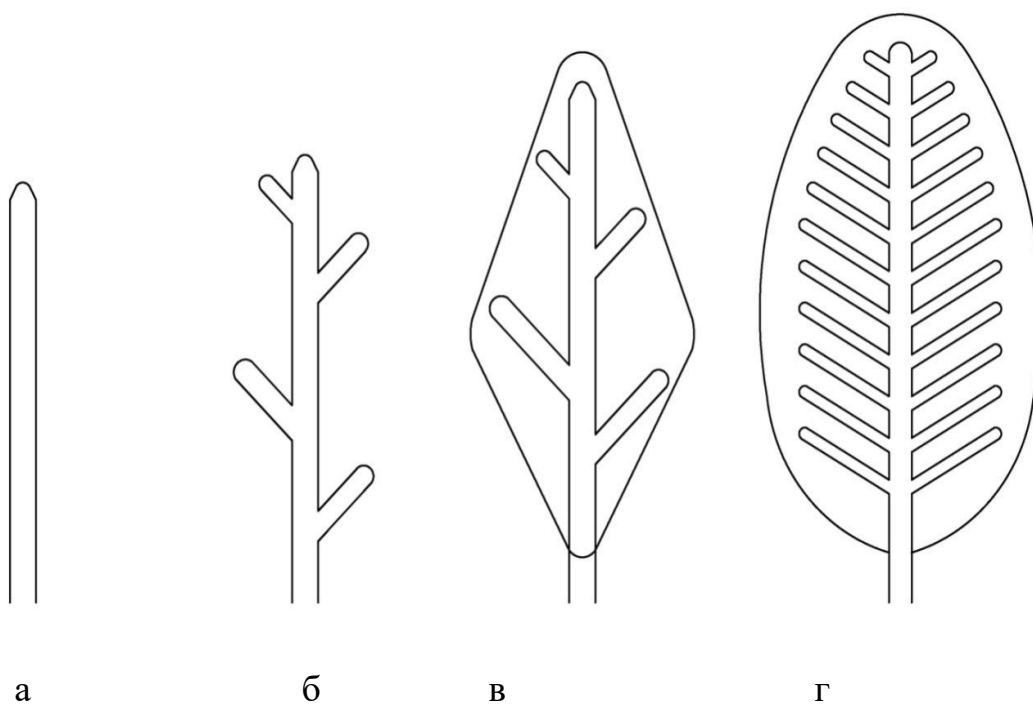
### *Chamaecyparis*

Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 9а-ж). Рост непрерывный. 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. Эти филломорфные ветви такие же как у *Calocedrus*. У группы форм

*Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa' имеются плагиотропные МСП, с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная ветвь (Рис.9г,А7.), типичная для *Araucaria*. Побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричные, с цилиндрическим стеблем.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение накрест-супротивное. У проростков и ювенильных растений на главном побеге могут быть листья в мутовках по 4. У *C. thyoides* возможны игловидные листья в мутовках по три. Имеются пять типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов, листья форм группы 'Plumosa'. Ювенильные листья игловидные, уплощенные сидячие, с низбегающим основанием развиваются на главном и побегах первого





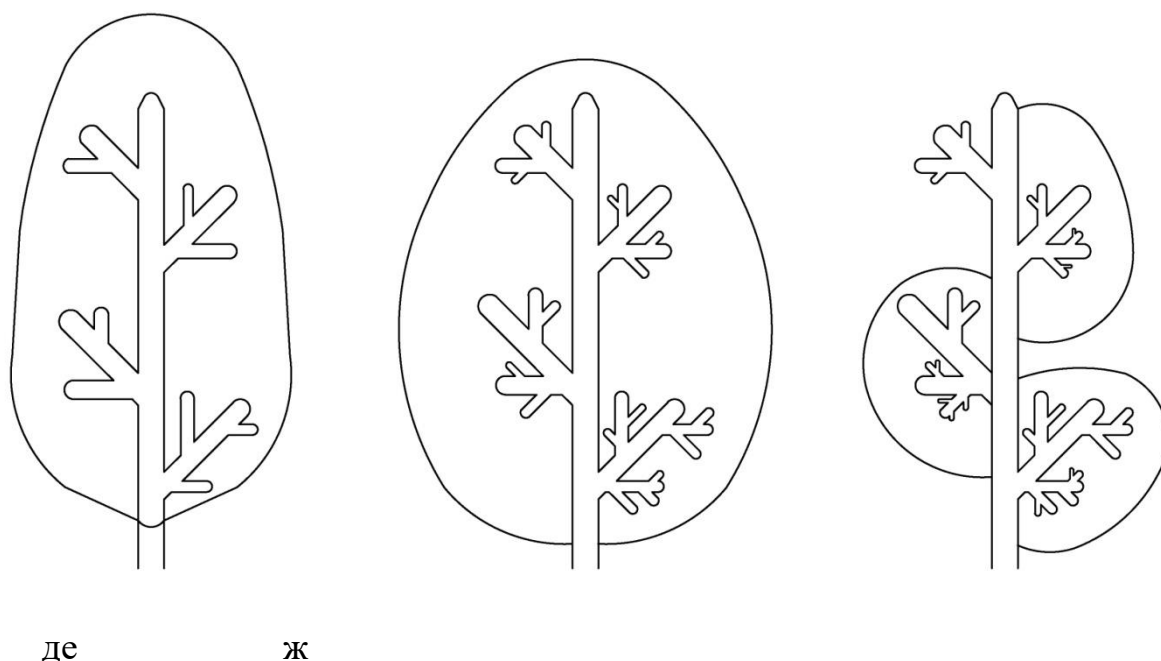


Рис. 9. Организация МСП у рода *Chamaecyparis*

порядка ветвления у проростков и ювенильных растений, а также у так называемых «ювенильных» форм. Эти листья линейные или линейно-ланцетные, уплощенные, с низбегающим основанием. Устьичные полосы на обеих сторонах листа. Листья ростовых побегов с вытянутым, приросшим к стеблю основанием и миниатюрной, обычно треугольной листовой пластинкой. У кипарисовиков эта пластинка с колючкой на верхушке, основания листьев могут смыкаться или нет. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю. Листья форм группы 'Plumosa' коротко игловидны. Верхняя сторона вогнутая, нижняя – выпуклая, коническая. Диморфизм листьев в соседних узлах отсутствует.

### *Cryptomeria*

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

побегами (Рис. 10а-д). Побеги с низким порядком ветвления (главный, первого порядка ветвления, замещающие их при реитерации) растут непрерывно, более высоких порядков – прерывисто. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги косо вверх восходящие. Ювенильные побеги с игловидными листьями, схожими с семядолями, у разных особей (клонов) могут быть выражены по разному: от полного отсутствия до всех побегов дерева (формы группы ‘Elegans’ Рис. А8. и др.). Специализированных укороченных побегов нет.

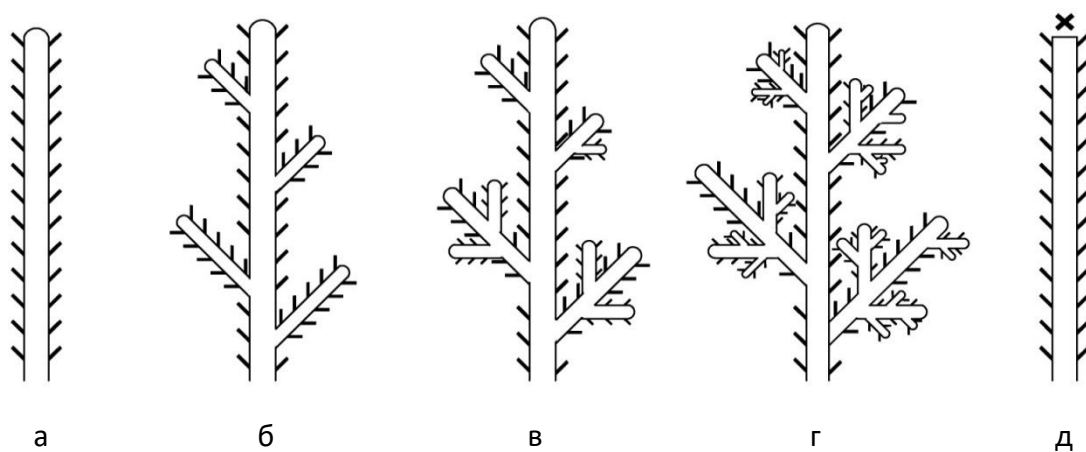


Рис. 10. Организация МСП у рода *Cryptomeria*

Боковые побеги чаще возникают в результате силлептического ветвления. На мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии, длина листьев на протяжении прироста одинакова. У менее развитых трофических МСП наблюдается увеличение листа к середине прироста, с последующим уменьшением его размеров к верхушке. Одновременный рост боковых и материнского побега сохраняется, боковые побеги силлептические, длинный гипоподий не выражен. Боковые побеги распределяются по длине прироста рассеянно компактных зон ветвления нет. Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения.

Листья срединной формации шиловидные, с восходящей и низбегающей частью основания, обычно сжатые с боков, или игловидные с

приросшей к стеблю низбегающим основанием. Листья низовой формации отсутствуют. Почки открытые (Рис. 2.9.).

### *Cunninghamia*

Для рода установлено три типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до первого порядка боковыми побегами, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 11а-в). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные или повисающие, пролептические. Ювенильные не отличаются от взрослых. Специализированных укороченных побегов нет. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

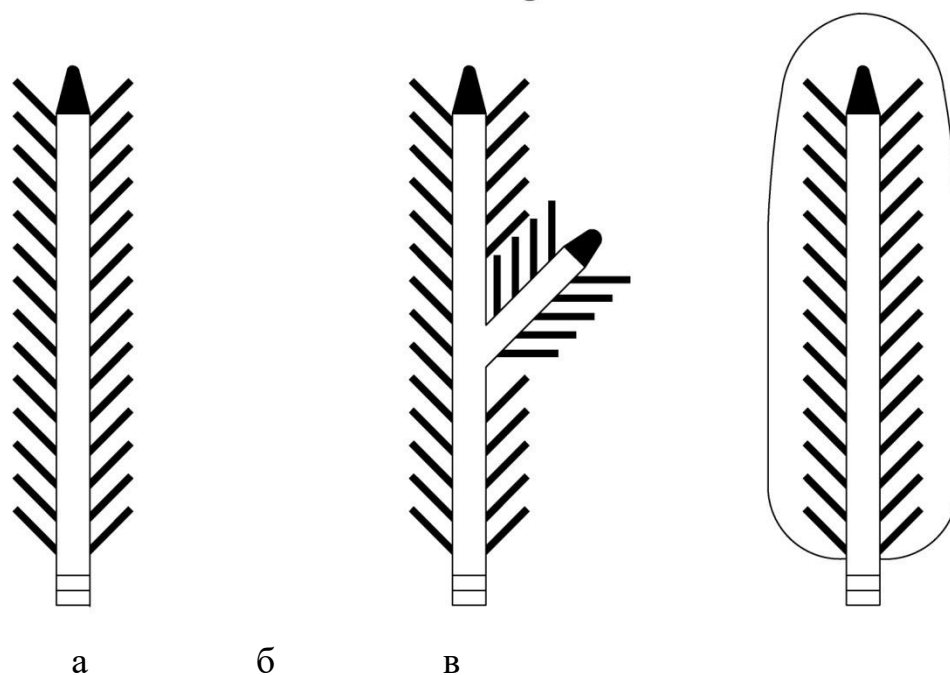


Рис. 11. Организация МСП у рода *Cunninghamia*

Боковые силлептические побеги образуют в середине прироста компактную зону. Закрытые боковые почки сосредоточены в верхней части прироста. Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения.

Листья срединной формации игловидные с приросшей к стеблю низбегающим основанием. Почки закрытые, несмолистые. Почечные чешуи

на вегетативных побегах треугольные, зеленые, мало отличаются от ассимилирующих листьев.

### *Cupressus*

Для рода установлено девять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 12 а-и). Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или косо вверх восходящие.

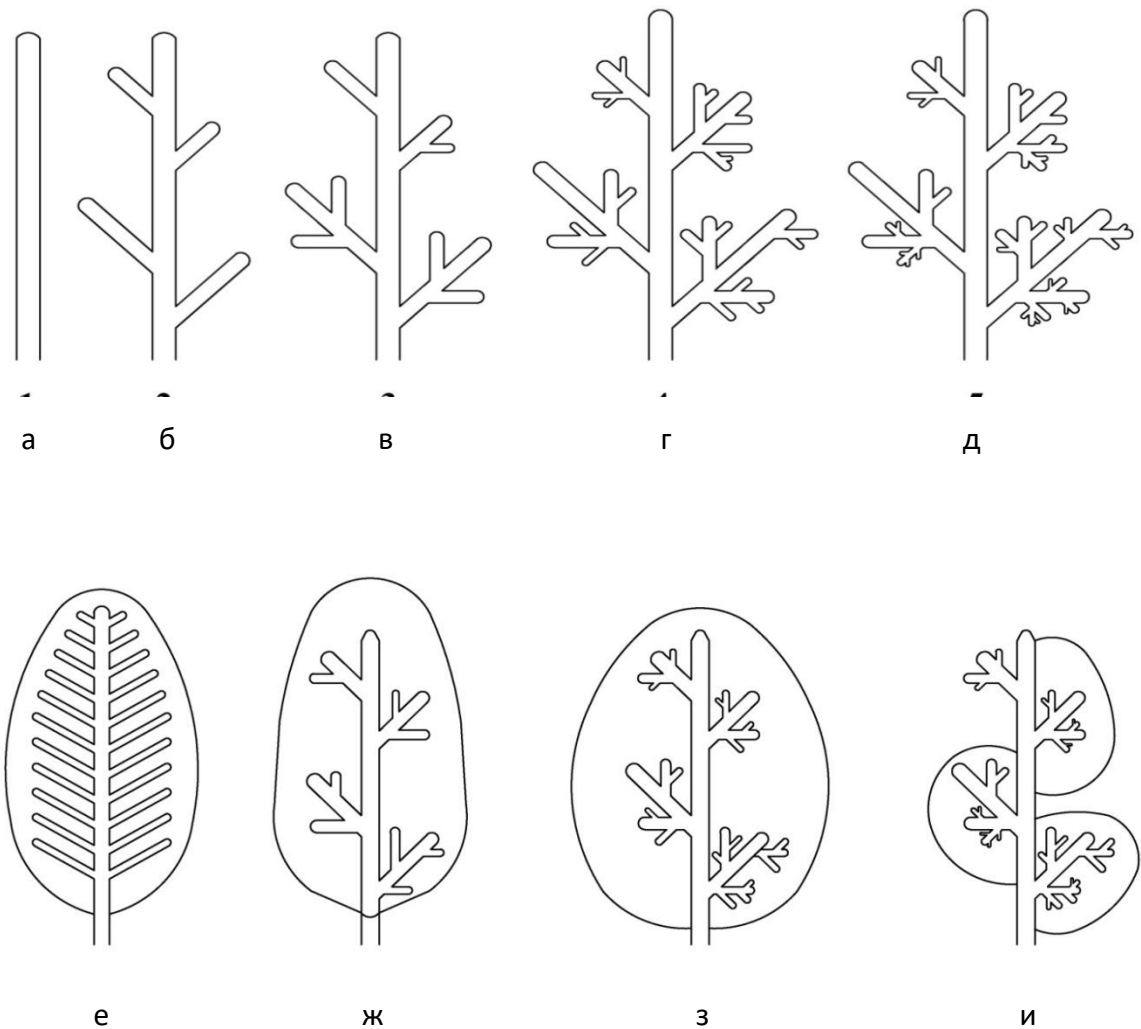


Рис. 12. Организация МСП у рода *Cupressus*

Имеется полиморфизм вегетативных побегов: они дифференцированы на взрослые и ювенильные. У ювенильных побегов листья линейные, супротивные с низбегающим основанием. На главном побеге ювенильные листья в мутовках по 4. Ювенильные листья линейные, у некоторых видов формируются на всех типах побегов. Кроме того, у разных видов, а часто и в пределах одного вида имеются существенные структурные различия. У *Cupressus sempervirens* и большинства других видов рода трофические побеги радиально симметричные, ветвятся в нескольких плоскостях. Листья чешуевидные, накрест супротивные (Рис. А10.). Специализированных вегетативных побегов нет. У *C. cashmeriana* (Рис. А11) имеются плагиотропные МСП, с билептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная или поникающая ветвь. Побеги последнего порядка ветвления радиально симметричные, с цилиндрическим стеблем либо уплощенные. В последнем случае есть дифференциация листьев на фациальные и латеральные и можно говорить о формировании филломорфных ветвей. У *C. funebris* и *C. nootkatensis* билептическое ветвление происходит в одной плоскости (Рис. А12). Верхняя и нижняя стороны филломорфной ветви одинаковые. Латеральные листья имеют выпуклую спинку, плотно прилегают друг к другу. Фациальные листья ромбической формы, меньше латеральных.

У *C. vietnamensis* есть деление на ювенильные, взрослые и переходные побеги (Рис. А13). 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 листьями – явление, на наш взгляд, для *Cupressus sensu latissima* уникальное. Переходные побеги делятся на ростовые и трофические. Ростовые побеги

несут чешуевидные или короткие игловидные супротивные листья и существенно не отличаются от ростовых побегов видов рода *Chamaecyparis*. 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 или с кладодиями некоторых эпифитных *Cactaceae*. Взрослые побеги известны по первоописанию (Farjon et al., 2002), изученные экземпляры еще не достигли должного возрастного состояния.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации, одиночные, супротивные или мутовчатые. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

### *Dacrycarpus*

Для рода установлено четыре типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или косо вверх восходящие. Трофические побеги представлены пролептическими билатеральными побегами, сходными с филломорфными ветвями *Tsuga* и *Sequoia*, (или с брахибластами *Taxodium*) с ложнодвурядным листорасположением. Они же могут рассматриваться как специализированные укороченные побеги. Боковые почки и побеги расположены рассеянно, на ортотропных побегах радиально, на плагиотропных двурядно. Почки с зелеными чешуями, неотличимыми от листьев ростовых побегов (Рис. 13 а-в).

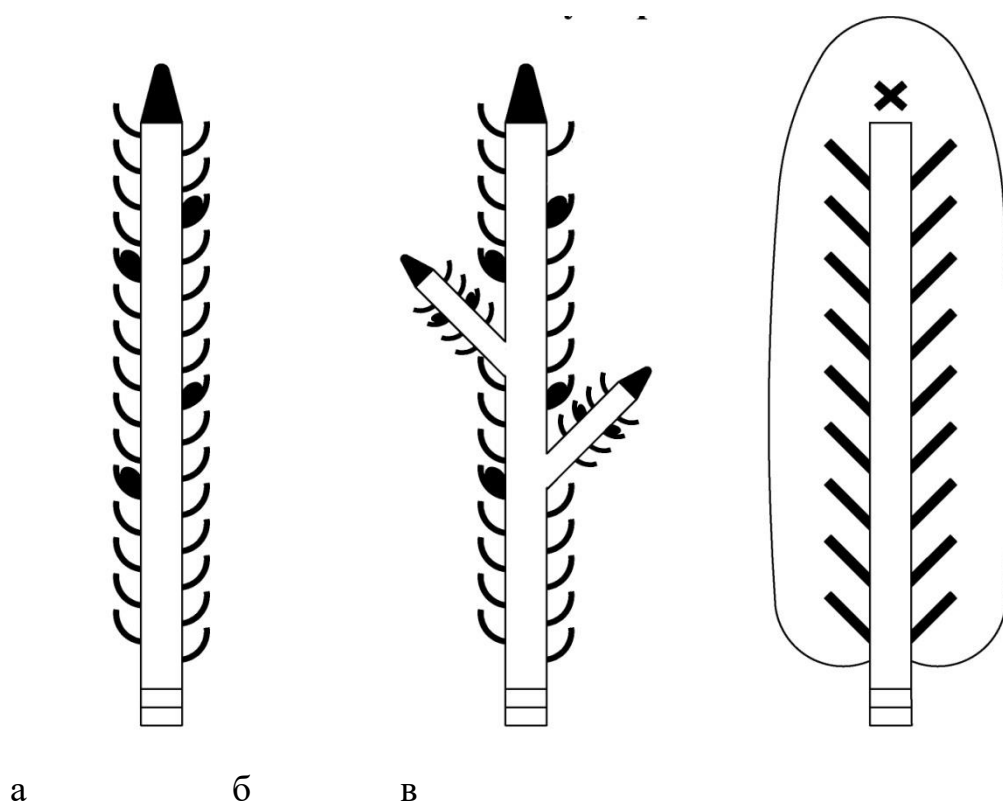


Рис. 13. Организация МСП у рода *Dacrycarpus*

Стебли округлые в сечении или уплощенные, голые, с приросшими основаниями листьев.

Листья на ростовых побегах чешуевидные, с низбегающими основаниями, черепитчатые. На трофических побегах листья шиловидные, сжатые с боков, бесчерешковые, устьичные полосы с топографически нижней стороны (Рис. А14.).

### *Dacrydium*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. У *D. elatum* рост непрерывный, у *D. araucarioides* побеги с низким порядком ветвления (главный, первого порядка ветвления, замещающие их при реитерации) растут прерывисто, более высоких порядков – непрерывно. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги косо вверх восходящие.

Ювенильные побеги с шиловидными или игловидными листьями, взрослые с чешуевидными. Специализированных укороченных побегов нет (Рис. 14а-д).

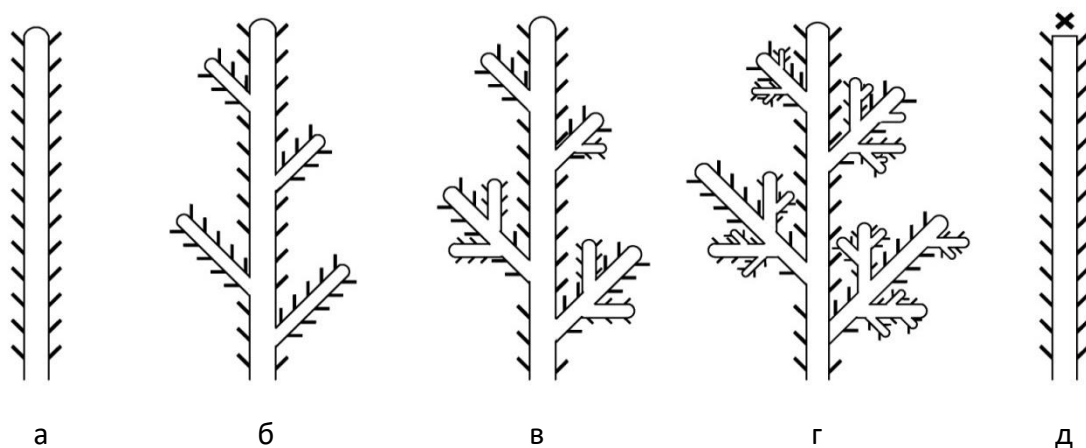


Рис. 14. Организация МСП у рода *Dacrydium*

Боковые побеги возникают в результате силлептического ветвления. На мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии, длина листьев на протяжении прироста одинакова. У менее развитых трофических МСП наблюдается увеличение листа к середине прироста, с последующим уменьшением его размеров к верхушке. Одновременный рост боковых и материнского побега сохраняется, боковые побеги силлептические, длинный гипоподий не выражен. Боковые побеги распределяются по длине прироста рассеянно, компактные зоны ветвления только на ортотропных побегах у .

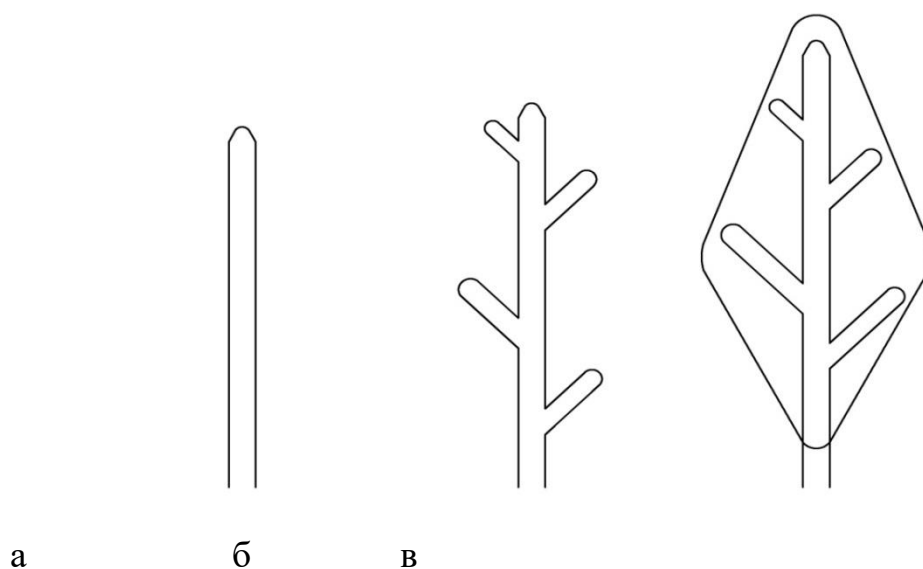
Листья срединной формации шиловидные, с восходящей и низбегающей частью основания, или игловидные с приросшей к стеблю низбегающим основанием. У *Dacrydium araucarioides* почти чешуевидные, с широкой пластинкой. У *D. elatum* (из Камбоджи) ювенильные листья прямые, тонкие, шиловидные. Листья низовой формации у изученных образцов отсутствуют. Почки открытые.

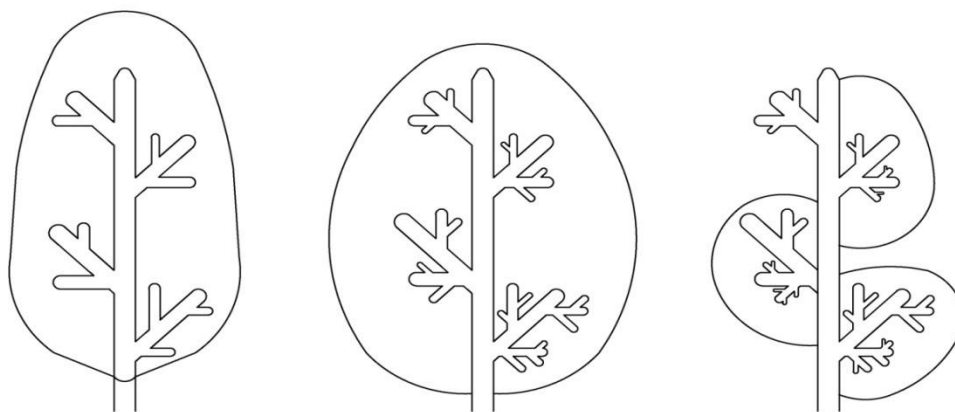
### *Fokienia*



Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет плоских побегов с фациальными и латеральными листьями в соседних узлах (Рис. 15а-е). Латеральные листья сложены вдоль и значительно шире фациальных. Эти побеги с диморфными листьями и уплощённым стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости до второго порядка. После завершения роста (обычно 2-3 сезона) через несколько лет отмирают и опадают целиком.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации, латеральных или листьев ростовых побегов, по одному, редко по два на метамер. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.





где

Рис. 15. Организация МСП у рода *Fokienia*

Листорасположение супротивное. Имеются пять типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов. Ювенильные листья не изучены. Листья ростовых побегов с вытянутым, приросшим к стеблю основанием и миниатюрной пластинкой. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю (Рис. А15.).

### *Glyptostrobus*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибластами, которые лишены оформленных верхушечных и боковых почек. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. Боковые почки на ростовых побегах образуются в пазухах чешуевидных листьев. Брахибласты несут 30-50 зелёных очередных листьев,

расположенных двурядно. Стебель у них тонкий и, возможно, не имеет вторичного утолщения. При отращании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отдельного слоя. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Sequoia* и *Tsuga*, но имеют детерминированный рост и живут один сезон.

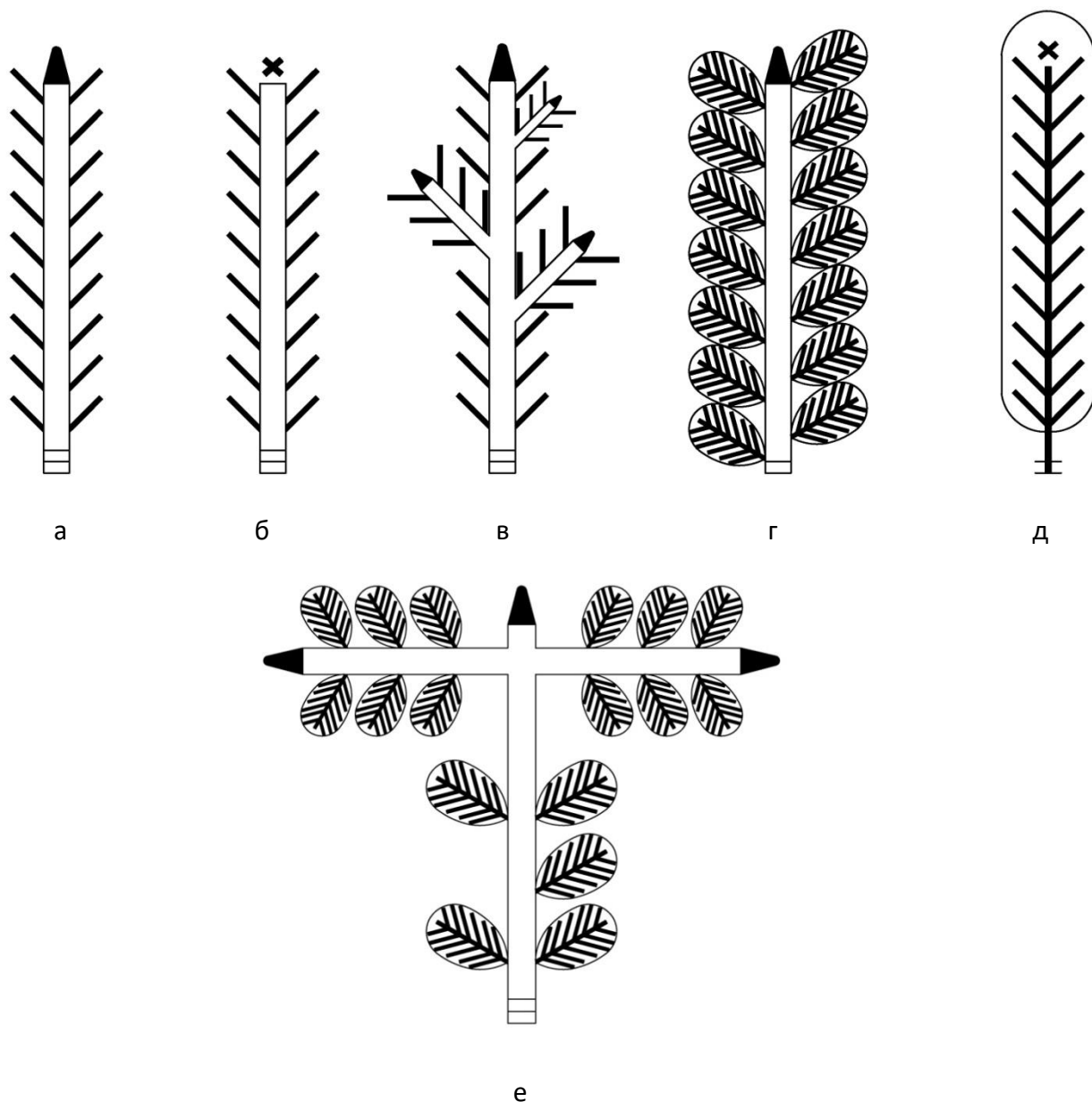


Рис. 16. Организация МСП у рода *Glyptostrobus*

Укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям: сначала опадают отдельные брахибласты, затем оси, на которых они располагались, как рахисы дважды перистосложных листьев (Рис. 16 а-е).

Стебли с приросшими основаниями листьев, голые. Кора долго остается зеленой.

Листья очередные, на ростовых побегах чешуевидные, на укороченных побегах коротко черешковые или почти сидячие, двурядные.

### *Juniperus*

Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, плагиотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги, плагиотропные или косо вверх восходящие. По структуре существенно отличаются побеги двух подродов: *Juniperus* и *Sabina*. Ювенильные побеги с игловидными листьями, схожими с семядолями, в обоих под родах практически одинаковы. Листорасположение мутовчатое или супротивное (Рис. 17а-ж).

У подрода *Juniperus*, (включая *J. drupacea*) описано пять типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до первого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. А16.). Покоящиеся почки закрытые. Боковые силлептические побеги и почки могут быть расположены компактно или рассеянно, либо в сочетании того и другого. Специализированных укороченных побегов нет. На плагиотропных побегах

наблюдается ветвление в одной плоскости. Иногда образуются слабо специализированные брахибласты с ограниченным числом метамеров.

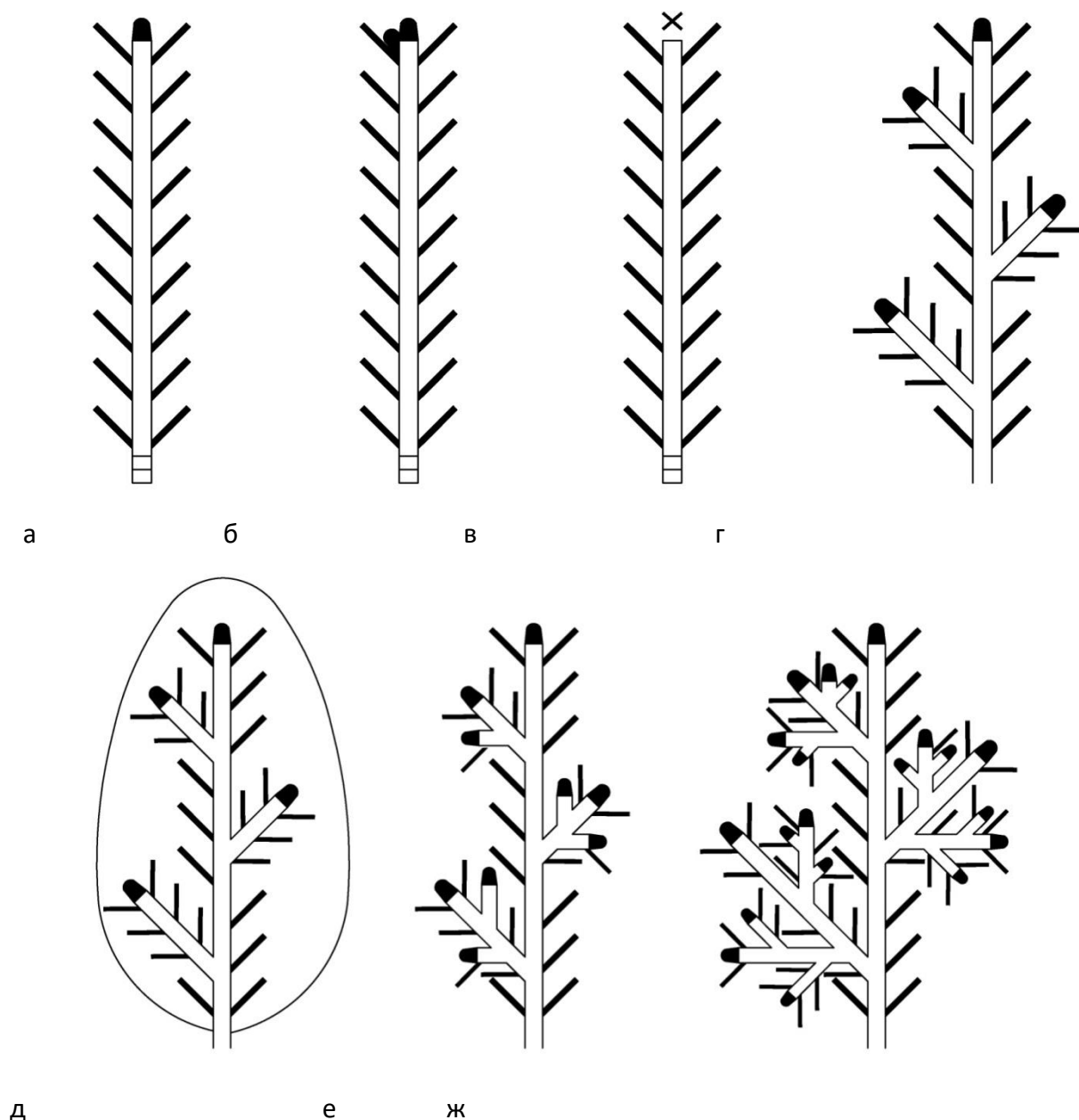


Рис. 17. Организация МСП у рода *Juniperus*

Листья низовой формации представлены килеватыми почечными чешуями, к концу сезона опробковевающими. Листья срединной формации игловидные, устьицами на верхней стороне, иногда на низбегающем основании листа. Последние к концу сезона опробковевают, зеленой остается

только пластинка многолетнего листа. Листорасположение мутовчатое. У некоторых форм почечные чешуи могут оставаться зелеными.

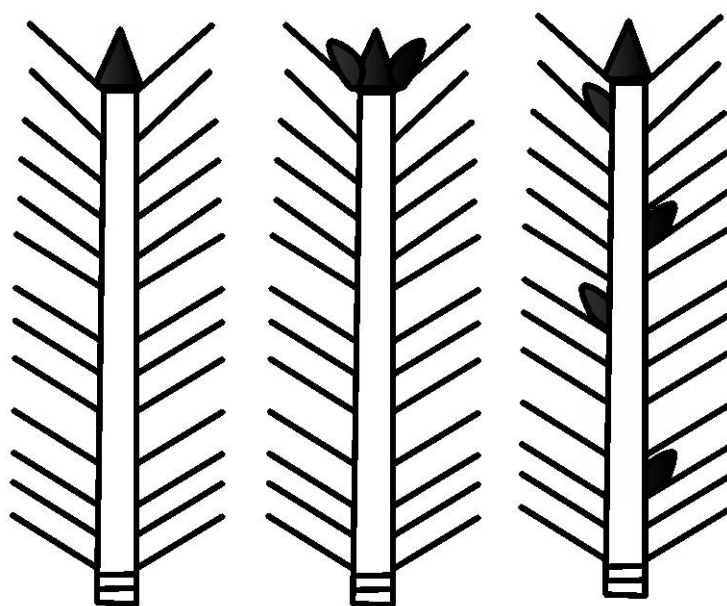
У подрода *Sabina* описано пять типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. А17.). Покоящиеся почки открытые. Боковые силлептические побеги и почки расположены рассеянно. Специализированных укороченных побегов нет. На плагиотропных побегах боковые ветви располагаются в одной плоскости. Иногда образуются слабо специализированные брахибласты с ограниченным числом метамеров. Боковые побеги возникают в результате силлептического ветвления. На мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии, длина листьев на протяжении прироста одинакова.

Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения.

Листья срединной формации шиловидные, с восходящей и низбегающей частью основания, или игловидные с приросшей к стеблю низбегающим основанием, либо чешуевидные. Обычно на одной особи можно наблюдать несколько типов листьев. Листорасположение мутовчатое или супротивное. Листья низовой формации отсутствуют. Почки открытые.

### *Keteleeria*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. В основании главного побега имеется зона чешуевидных листьев. Прорастание подземное. Специализированных укороченных побегов и филломорфных ветвей нет (Рис. 18 а-в).



а                      б                      в

Рис. 18. Организация МСП у рода *Keteleeria*

Почки овальные или шаровидные. Осмоление отсутствует. Боковые почки в составе МСП расположены рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля свободна от приросших оснований листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуи опадают. Листья срединной формации линейные или узкоовальные, с округлым основанием, без явного черешка (имеется сужение в области перехода от основания к пластинке) или с коротким уплощенным черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах. На побегах последних порядков ветвления листорасположение также спиральное (Рис. А18.).

*Larix*

Для рода установлено пять типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, удлинненными и укороченными, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибастами, образующимися из закрытых почек, после периода покоя разной продолжительности. Отличия ювенильных побегов от взрослых невелики (Рис. 19а-д).

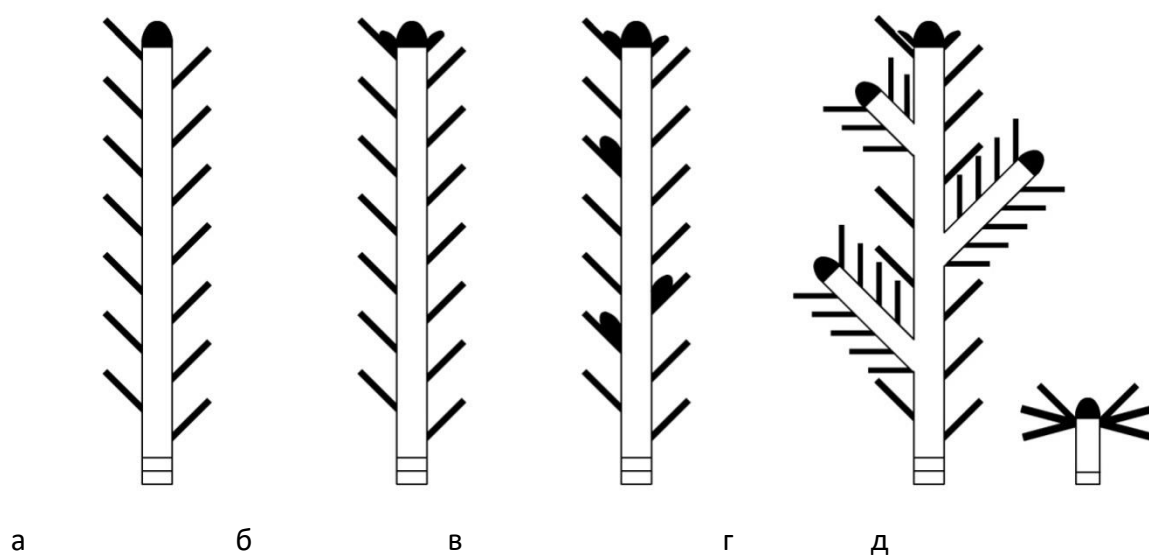


Рис. 19. Организация МСП у рода *Larix*.

Почки яйцевидные, на брахибластах иногда полушаровидные. Боковые почки в составе МСП обычно расположены рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля покрыта приросшими низбегающими основаниями листьев, голая или опушенная.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуи остаются на коре в течение нескольких лет. Листья срединной формации линейные, с низбегающим основанием и явным черешком. Отделительный образуется на границе черешка и пластинки,



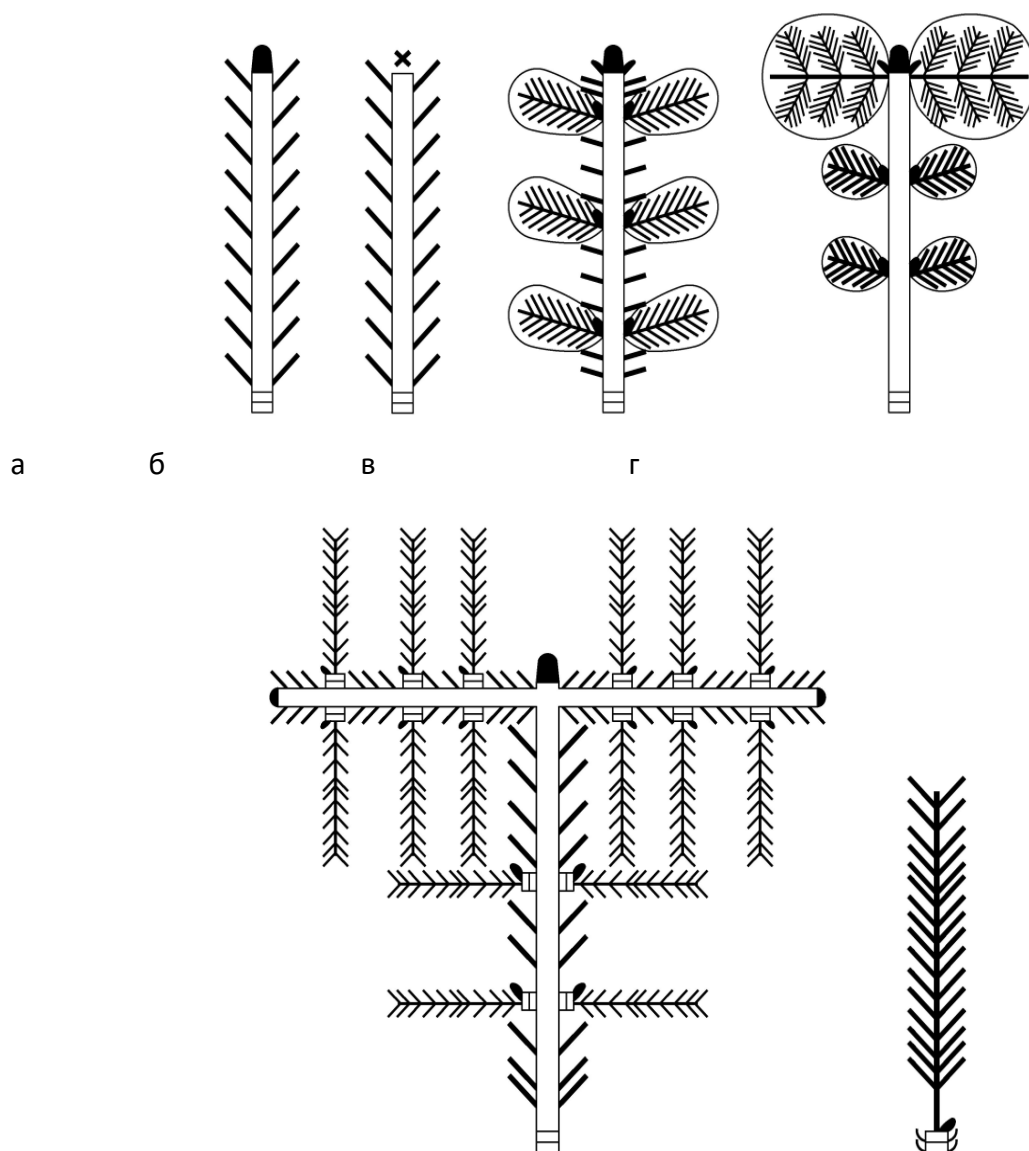
опробковевшие основания и черешки остаются на стебле в течение нескольких лет. На мощных ростовых побегах иногда листья узко-треугольные, с расширенной в зоне перехода к основанию пластинкой (Рис. А19.).

Листорасположение очередное, спиральное на удлинённых побегах, на укороченных в виде компактной сжатой спирали.

### *Metasequoia*

Для рода установлено шесть типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 20а-д). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или плагиотропные. Мощные способны к силлептическому ветвлению, образуют боковые ростовые побеги следующего порядка ветвления. Трофические побеги представлены брахибластами. Они имеют оформленную боковую почку в базальной части побега. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отдельного слоя и зимующей почки в пазухе почечной чешуи. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Sequoia* и *Tsuga*, но имеют детерминированный рост и живут один сезон. Билатеральносимметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям: сначала опадают отдельные

брахибласты, затем оси, на которых они располагались, подобно рахисам дважды перистосложных листьев (Рис. А20).



де

Рис. 20. Организация МСП у рода *Metasequoia*.

Боковые почки яйцевидно-конические, развиваются либо в пазухах листьев, либо сериально по отношению к боковым побегам, как ростовым, так и брахибластам. На ростовых побегах расположены рассеянно, на брахибластах компактно – в пазухе одной из верхней пары почечных чешуй.

Стебли с приросшими основаниями листьев, голые.

Листья супротивные, двух формаций. Низовая формация представлена почечными чешуями и зелеными катафиллами на ростовых побегах. Листья срединной формации коротко черешковые или почти сидячие, на укороченных побегах супротивные и двурядные.

### *Microbiota*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до второго-третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Рост непрерывный (Рис. 21а-д). Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, плагиотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги, плагиотропные. Ювенильные побеги с игловидными листьями, схожими с семядолями. Листорасположение супротивное (Рис. А21.).

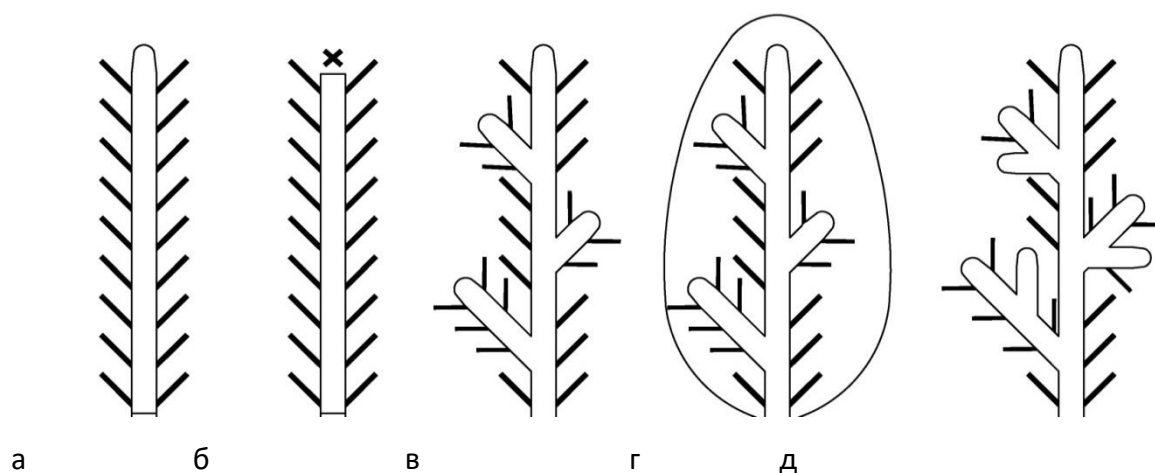


Рис. 21. Организация МСП у рода *Microbiota*.

Покоящиеся почки открытые. Боковые силлептические побеги и почки расположены рассеянно. Специализированных укороченных побегов нет. На плагиотропных побегах боковые ветви располагаются в одной плоскости. Боковые побеги возникают в результате силлептического ветвления. На

мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии, длина листьев на протяжении прироста одинакова.

Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения.

Листья срединной формации чешуевидные с приросшей к стеблю низбегающим основанием. Листья низовой формации отсутствуют.

### *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. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, со спиральным листорасположением. Трофические побеги дорсовентральные, с почти супротивным листорасположением. Ювенильные побеги не отличаются от взрослых. Все побеги удлиненные, укороченные отсутствуют. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями (Рис. 22 а-г)..

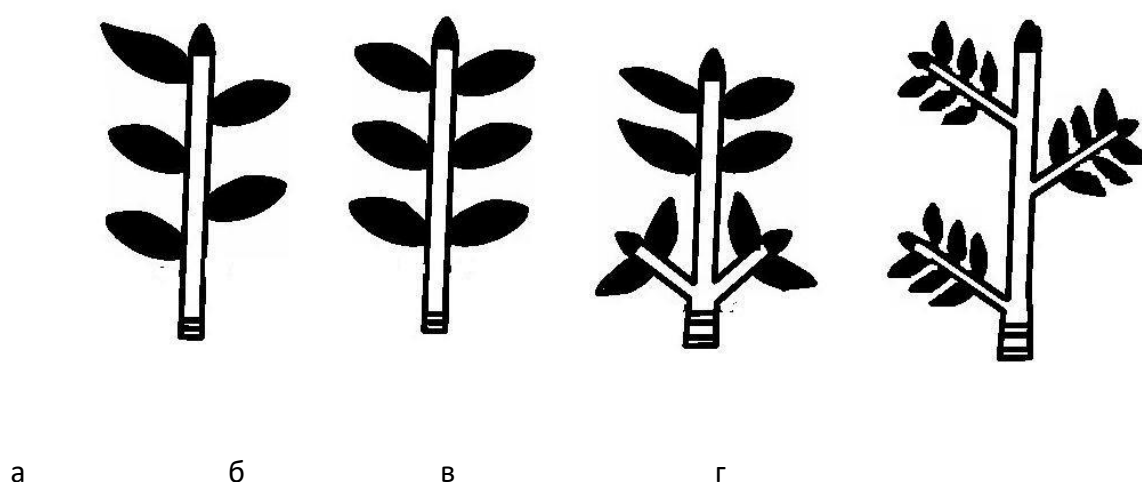


Рис. 22. Организация МСП у рода *Nageya*

Развитые боковые почки яйцевидно-конические. Верхушечные конические или яйцевидно-конические, с бескилевыми, очередными, опадающими при разворачивании побегов, чешуями. Боковые

силлептические побеги у плагиотропных ветвей развиваются в базальной части приростов, в области почечного кольца, в пазухах почечных чешуй или листьев срединной формации, обычно супротивные. У ортотропных побегов листорасположение спиральное, они могут нести либо листья только срединной, либо только низовой формации, либо и те, и другие. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев, голая.

Листья представлены двумя формациями. Листья низовой формации – почечные чешуи – бескилевые, с острыми верхушками. После раскрытия чешуи почек опадают. Листья срединной формации со многим жилками, бесчерешковые, широколанцетные, овальные или яйцевидные с низбегающим, приросшим к стеблю основанием, не формируют отдельный слой и опадают вместе с филломорфными ветвями. (Рис. А22.). Конструктивно сходно с МСП рода *Agathis*.

### *Phyllocladus*

Для рода установлено пять типа МСП, важным структурным элементом которых являются филлокладии (Рис. 23а-д). Рост прерывистый. У данного рода филлокладии представляют собой систему сросшихся боками осей с кроющими листьями. В их состав входят боковые оси первого и второго порядка ветвления (Troll, 1937, Tomlison et al., 1999), иногда включается и материнская ось, как у «определенных филлокладиев» (по Tomlison et al., 1999) с детерминированным ростом. Для ювенильных растений характерна МСП, состоящая из неразветвленного главного побега, несущего игловидные листья. У взрослых растений МСП всегда включает филлокладии. Ростовые оси силлептически ветвятся, образуя в верхней части прироста ложную мутовку из радиальносимметричных боковых силлептических осей первого порядка, существенно превосходящих вышерасположенную часть оси нулевого порядка (материнской оси), на которых двурядно расположены «определенные филлокладии». Завершаются

они почкой. Из таких почек развиваются также ростовые побеги не несущие ростовых силлептических боковых побегов, а только спирально расположенные филлокладии без оформленных почек, либо филломорфные ветви с двурядными филлокладиями (Рис.А23.).

В состав МСП могут входить филлокладии и филломорфные ветви состоящие из цилиндрических осей с двурядными филлокладиями.

Боковые почки и силлептические побеги (не филлокладии!) расположены компактно, «определенные филлокладии» равномерно рассеяны по всей длине прироста, либо сгруппированы у верхушечной почки в ложную мутовку.

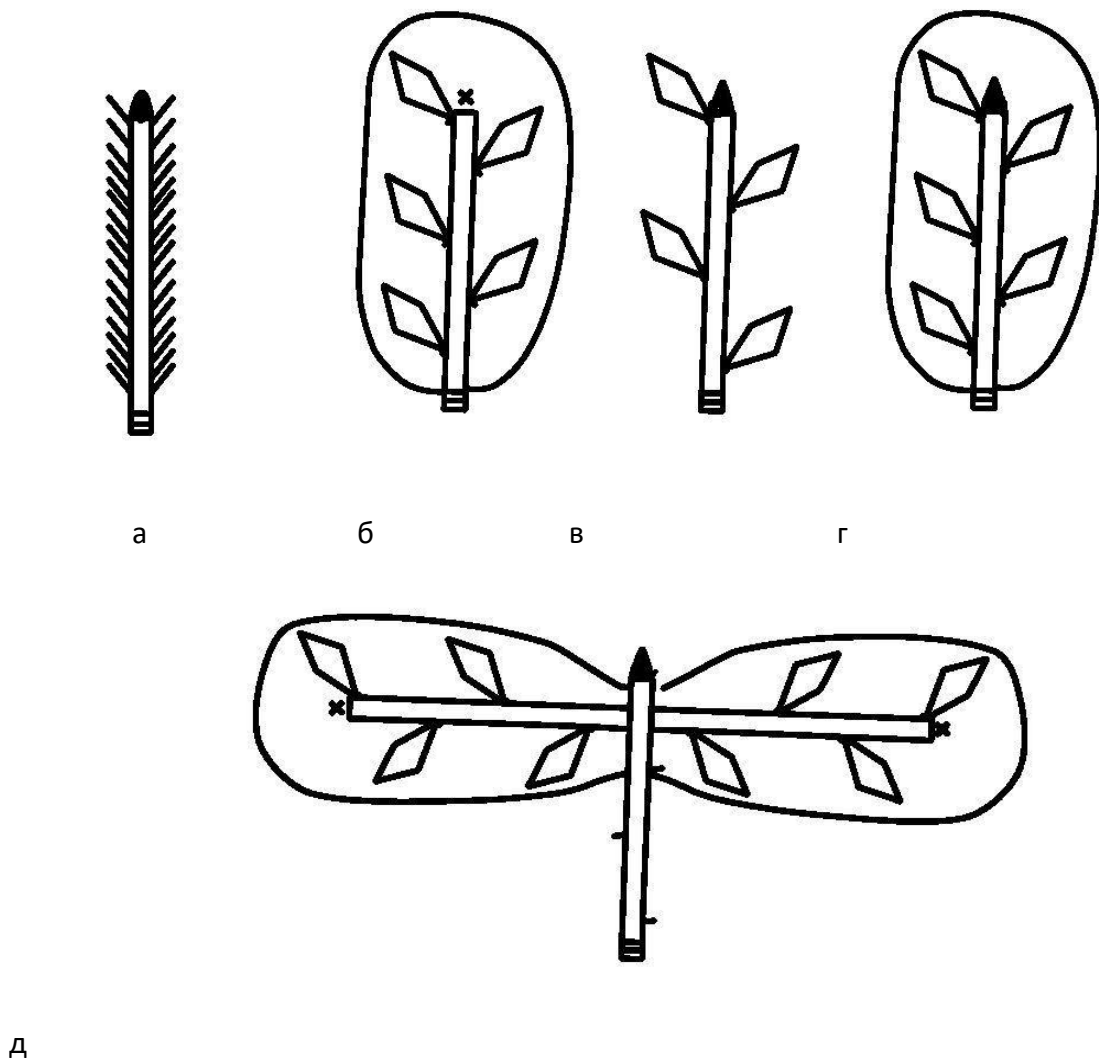
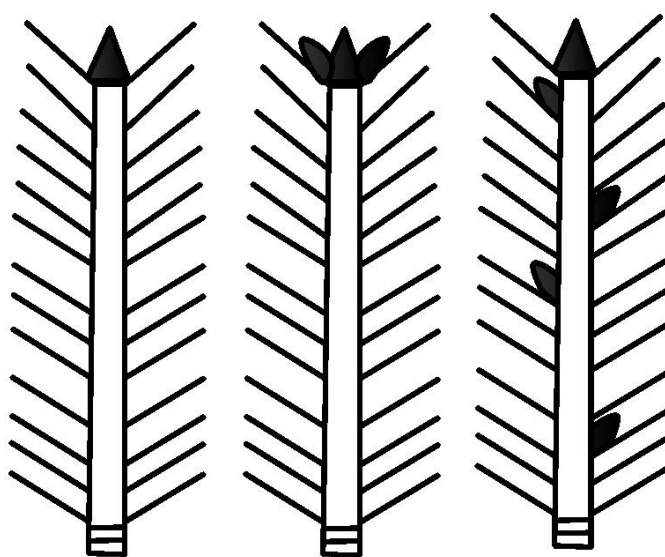


Рис. 23. Организация МСП у рода *Phyllocladus*.

Стебли или цилиндрические (у ростовых побегов), или уплощенные (у филломорфных ветвей и филлокладиев). Основания листьев прирастают к стеблю. Есть тенденция к срастанию осей и листьев, свободные листовые пластинки только у ювенильных растений на главном побеге.

### *Picea*

Для рода установлено три типа МСП представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 24 а-в). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Четких отличий ювенильных листьев от взрослых нет. Специализированных укороченных побегов нет. У некоторых видов



а

б

в

Рис. 24. Организация МСП у рода *Picea*

плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

Почки разнообразной формы: от шаровидных и ширококонических до веретеновидных. Осмоление выражено в разной степени: от несмолистых до сильно смолистых, когда смола покрывает почку толстым слоем и почечные чешуи под ним неразличимы. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, бороздчатая, голая или опушенная.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые или килеватые. После раскрытия почек чешуи опадают или остаются на коре в течение нескольких лет. Основными типом листьев срединной формации являются шиловидные изолатеральные листья, сжатые с боков (Рис. А24.) или уплощенные (Рис. А25.), с выраженными черешками или сидячие. Основание листа образует листовую подушку с восходящей и нисходящей относительно черешка частью. У видов с листьями срединной формации (*Picea ajanensis* и др.) с низбегающим основанием наблюдается плавный переход от таких листьев к чешуям. У листьев вблизи почечного кольца (как и у верхушечной почки) основание сжатое вдоль продольной оси стебля и представляет собой поперечную дугу или сегмент очень небольшой протяженности. Производными типами являются черешковые дорсовентральные листья и листья с более или менее редуцированными пластинками. При этом черешковые дорсовентральные листья *Picea* не тождественны таковым у *Abies* и *Tsuga*, прежде всего, из-за опробковевшего черешка и устьиц, располагающихся на морфологически верхней стороне.

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



*Pinus*

Для рода установлено четыре типа МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов первого (второго) порядка (Рис. 25 а-г). Рост ауксибластов прерывистый, у некоторых тропических и внетропических видов непрерывный. Непрерывный рост характерен для ювенильных ветвящихся МСП, а также для сложных почек ряда видов (*P. canariensis*, *P. roxburghii* др.). Ювенильные побеги с открытыми почками, шиловидными листьями, представлены либо элементарными побегами, либо силлептически ветвящимися до первого порядка МСП. В пазухах ювенильных листьев могут формироваться боковые силлептические побеги, сходные по строению с материнским, видоспецифичные брахибласты, почки ауксибластов. У *P. canariensis* и *P. pinea* ювенильные побегимогут формироваться на протяжении десятков лет. Побеги взрослой морфологии дифференцированы на ростовые побеги (ауксибласты) и брахибласты. С началом вегетации одновременно начинают рост и ауксибласты и брахибласты. Ауксибласты несут только чешуевидные листья (зеленые, как аномалия, только у некоторых форм – *P. sylvestris* 'Globosa Viridis' (Рис. А26.)), брахибласты – чешуевидные и зеленые. При этом брахибласты развиваются как силлептические, несмотря на чешуи в основании и отсутствие гипоподия (Tomlison, Gill, 1973, Halle et al., 1978, Михалевская, 1995, 2002). Собственных покоящихся почек брахибластов нет, они входят в состав сложных почек ауксибластов. У *P. banksiana*, *P. contorta* и некоторых других видов ауксибласты силлептически ветвятся, образуя МСП с боковыми силлептическими побегами первого порядка (Рис. А27).

Брахибласты сосен несут видоспецифичное число зеленых листьев, по строению сильно отличающихся от всех других («псевдофиллы» по Gaussen, 1961). Опадают целиком благодаря отделительному слою.

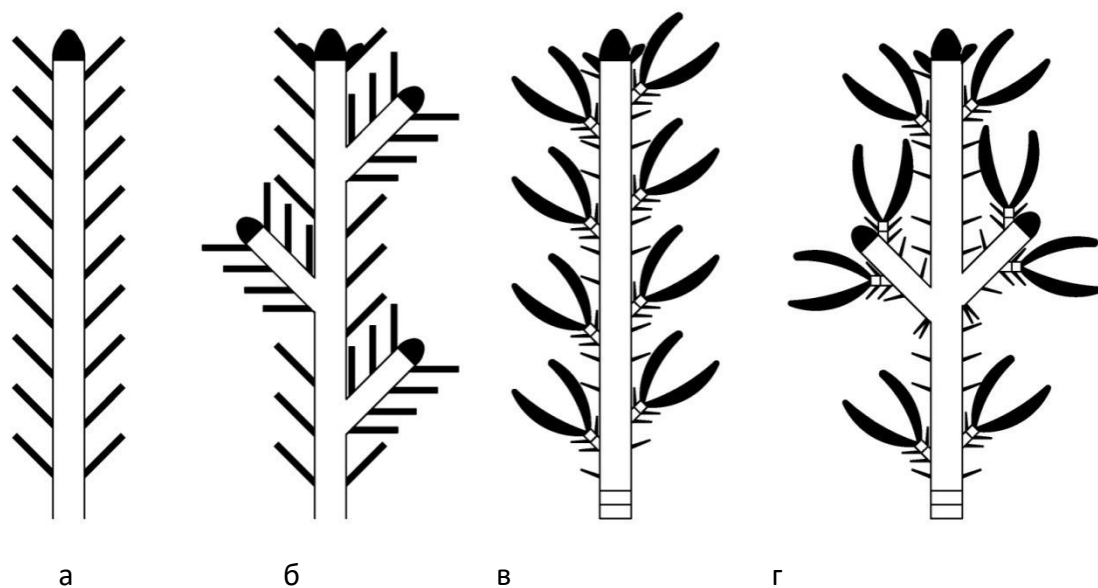


Рис. 25. Организация МСП у рода *Pinus*

Боковые почки обычно расположены компактно в виде почечной коронки, реже подобными зонами в середине прироста. Брахибласты расположены рассеяно, по всей длине прироста.

Стебли ауксибластов с приросшими основаниями чешуевидных листьев, образовавшими листовые подушки, обычно голые или с восковым налетом.

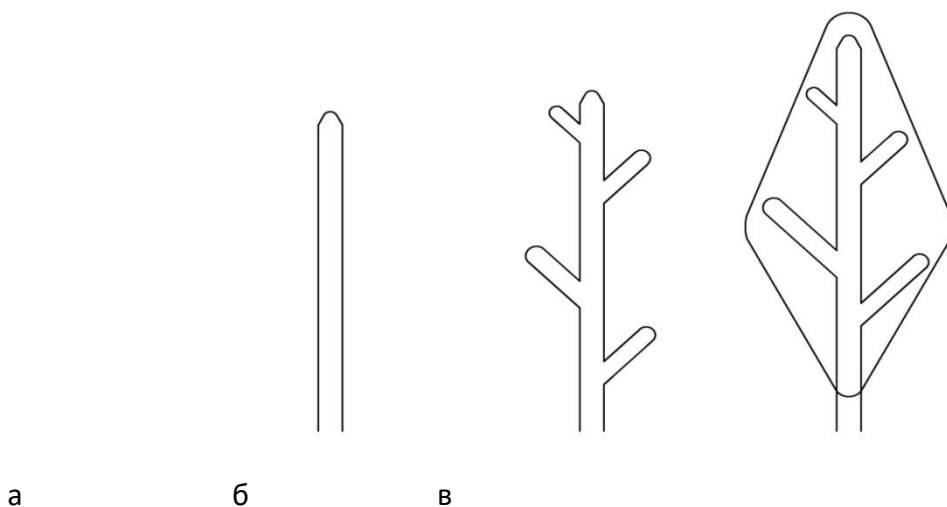
Листья низовой формации представлены собственно почечными чешуями, чешуями ауксибластов и брахибластов. Все они бескилевые. Чешуи ауксибластов имеют низбегающие основания, переходящие в листовые подушки. Чешуи брахибластов плёнчатые, способны к продолжительному интеркалярному росту. Основными типами листьев срединной формации являются линейные сидячие листья брахибластов; у *P. krempfii* они ланцетные увеличение ассимилирующей поверхности достигается путем сдвига зеленых листьев относительно друг друга (Матюхин, 2010, 2011, Платонова, Филин, 2013). У части сосен ювенильные листья шиловидные (с восходящей и нисходящей относительно места прикрепления листовой пластинки частями основания) или линейные с

низбегающим основанием. Листовые пластинки при этом ромбические или неясно округлые в сечении. У других видов – ювенильные листья треугольно-ланцетные. Первый тип строения сходен с семядолями, второй – с почечными чешуями. Внешне с последними сходны зелёные листья ауксибластов *P. sylvestris* ‘Globosa Viridis’, но последние отмирают ко второй половине первого сезона вегетации, что говорит о их большем сходстве с почечными чешуями.

### *Platycladus*

Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо элементарными побегами (Рис. 26а-е). Рост непрерывный. 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. Трофические побеги с диморфными листьями и уплощённым стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости, после завершения роста (обычно 2-3 сезона) через несколько лет отмирают и опадают целиком (Рис. А28.).



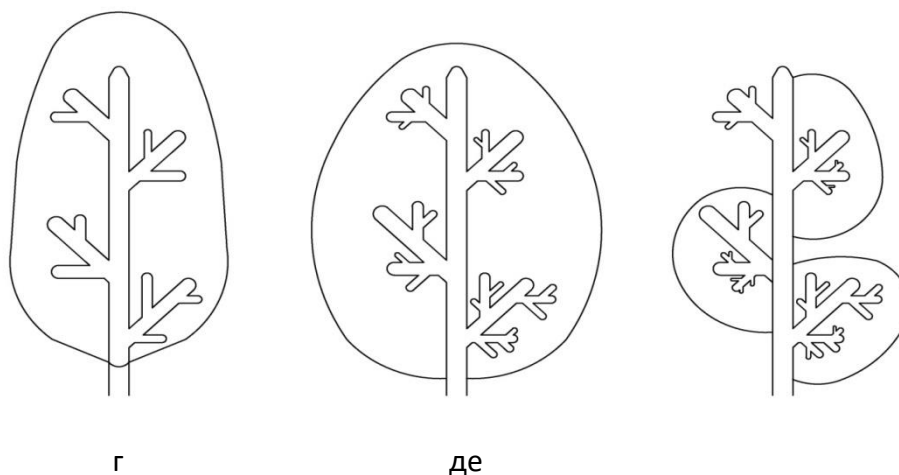


Рис. 26. Организация МСП у рода *Platycladus*

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение супротивное. Имеются четыре типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов. Ювенильные листья игловидные, уплощенные сидячие, с низбегающим основанием. Листья ростовых побегов с протяженным, приросшим к стеблю основанием и миниатюрной пластинкой. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю.

### *Podocarpus*

Для рода установлено шесть типов МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами и силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка (у мелколистных видов *Podocarpus acutifolius*, *P. totara*, и др.). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные или восходящие. Укороченных побеги слабо

специализированные, пролептические, радиальносимметричные. Контрастных ювенильных побегов нет (Рис. 27 а-е).

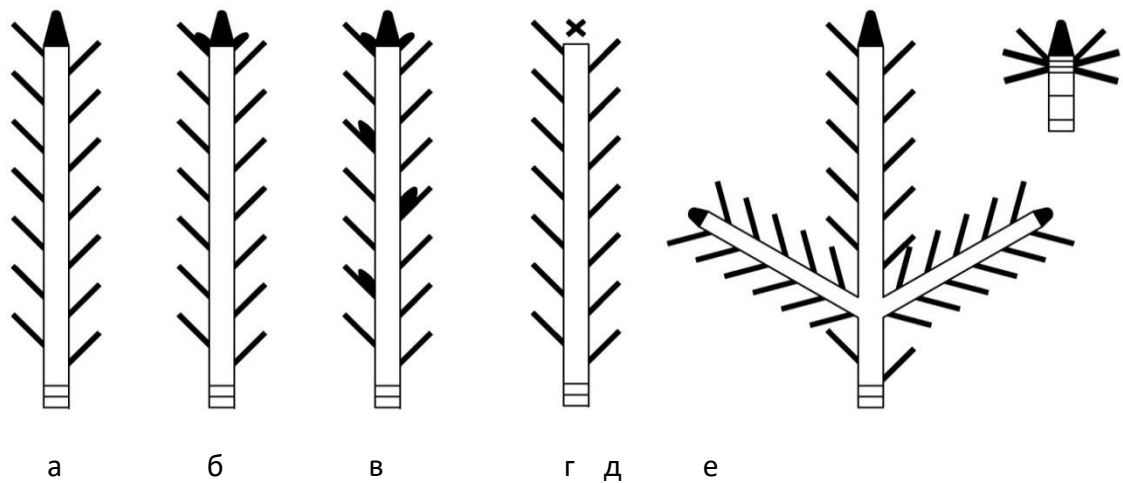


Рис. 27. Организация МСП у рода *Podocarpus*

Почки разнообразной формы: от полушаровидных и ширококонических до яйцевидных, несмолистые. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

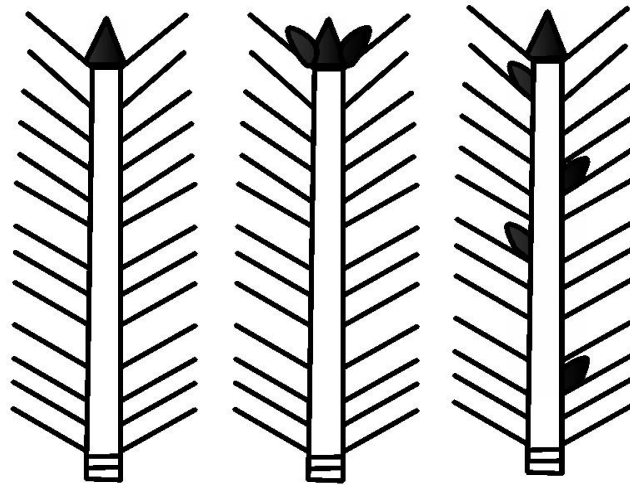
Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрывания почек чешуи опадают. Листья срединной формации линейные, ланцетные или узкоовальные, с округлым клиновидным основанием пластинки, чаще с явным цилиндрическим черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис. А29.).

### *Prumnopitys*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 28 а-в). Рост прерывистый.

Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги восходящие.



а

б

в

Рис. 28. Организация МСП у рода *Prumnopitys*

Почки яйцевидные, закрытые с зелеными чешуями. Боковые почки в составе МСП расположены рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев. После раскрытия почек чешуи быстро опадают. Листья срединной формации ланцетные или узкоовальные, с округлым основанием, с коротким черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис.А30.).

### *Pseudolarix*

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

порядка(Рис. 29 а-д). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги предсвлены брахибастами, образующимися из закрытых почек, после периода покоя разной продолжительности.

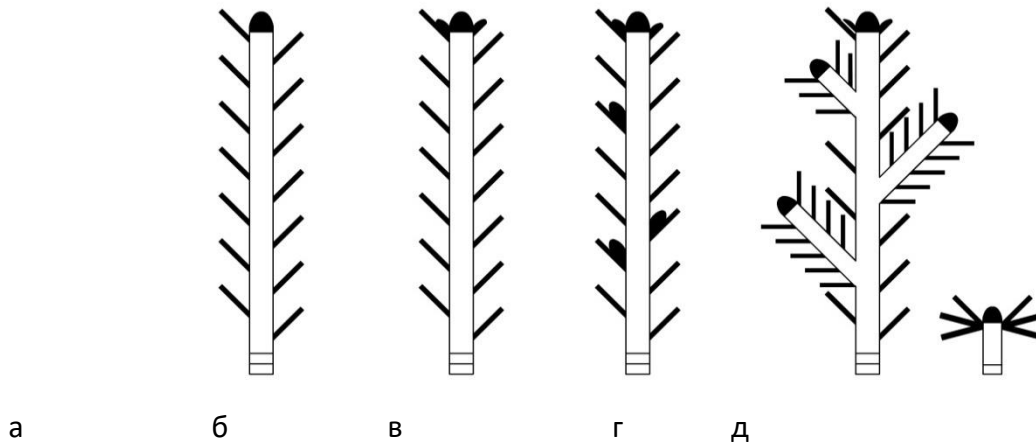


Рис. 29. Организация МСП у рода *Pseudolarix*.

Почки яйцевидноконические, с оттянутой верхушкой, несмолистые. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля покрыта приросшими низбегающими основаниями листьев (Рис. А31), голая.

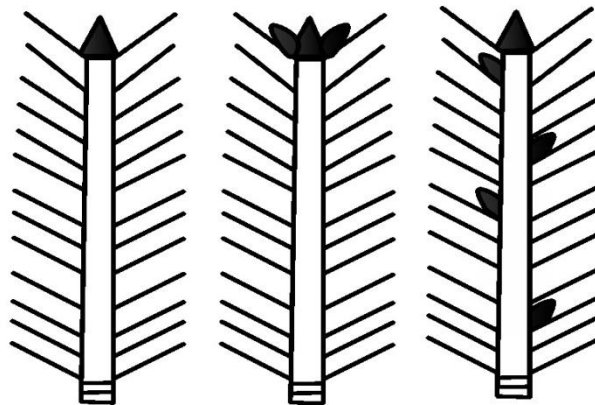
Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечнае чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрывания почек чешуи остаются на коре в течение нескольких лет. На брахибластах неоппадающие чешуи образуют заметные границы приростов. Листья срединной формации линейные, с низбегающим основанием сидячие, осенью опадают.

Листорасположение очередное, спиральное на удлиненных побегах, на укороченных в виде компактной сжатой спирали, размещены по образующей конуса (Рис. А31).

*Pseudotaxus*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 30 а-в). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Специализированных укороченных побегов нет. У единственного вид рода плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga*.

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



а

б

в

Рис. 30. Организация МСП у рода *Pseudotaxus*.

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.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, двурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис. А32.).

### *Pseudotsuga*

Для рода установлено четыре типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка. Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Отличия ювенильных побегов от взрослых невелики. Специализированных укороченных побегов нет. У некоторых видов, плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости и напоминают филломорфные ветви типа *Tsuga* (Рис. 31 а-г).

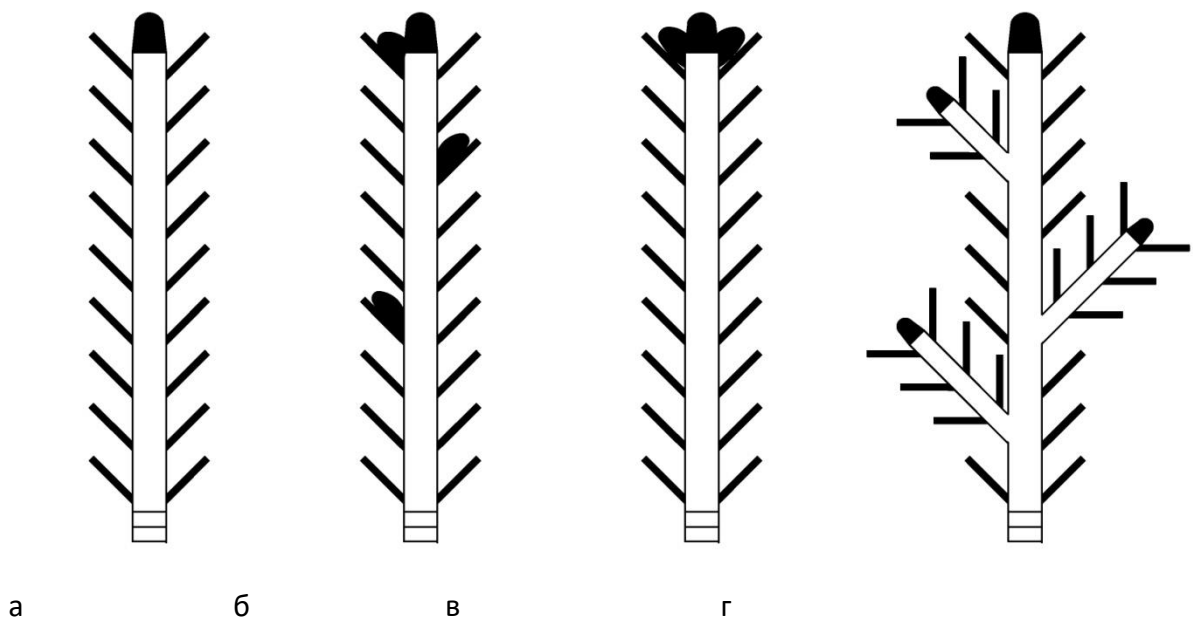


Рис. 31. Организация МСП у рода *Pseudotsuga*

Почки яйцевидно-конических с острыми верхушками. Осмоления нет. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими оснований листьев, голая или опушенная.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи, представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрытия почек чешуи опадают в течение сезона. Листья срединной формации линейные или узкоовальные, с коротким, уплощенным черешком.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах, ложнодвурядное на боковых трофических, со многими переходными вариантами (Рис. А33.).

### *Sciadopitys*

Для рода установлено четыре типа МСП, представленных очень короткими неразветвленными ювенильными элементарными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов третьего порядка, несущими филлокладии. Рост прерывистый. Ювенильный побег единственный, он часть главного, несет листья, схожие с семядолями с простой нераздельной верхушкой. У некоторых проростков ювенильные листья вообще отсутствуют, вместо них развиваются побеги с пазушными филлокладиями. Взрослые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные, всегда несут сближенные филлокладии в верхушечной розетке, развивающихся в пазухах чешуевидных листьев (Рис. 32 а-г). Ниже верхушечной розетки междоузлия длиннее, в узлах чешуевидные листья, в пазухах которых нет ни филлокладиев, ни оформленных почек. На мощных ростовых побегах развиваются боковые силлептические побеги, ветвящиеся до второго порядка (возможно и больше), и формирующие собственные верхушечные розетки из филлокладиев.

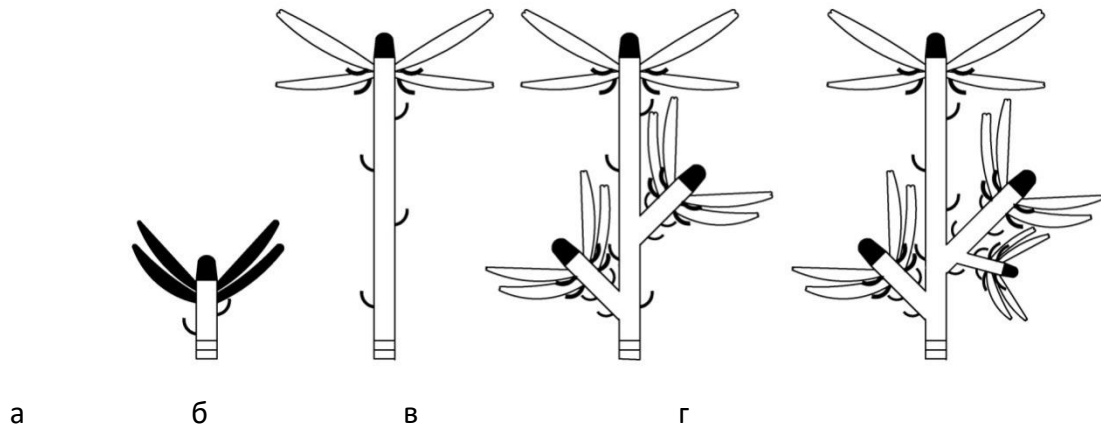


Рис. 32. Организация МСП у рода *Sciadopitys*

Филлокладии представляют собой боковые побеги со сросшимися предлистьями, которые после заложения растут как единое целое с помощью интеркалярной меристемы (Troll, 1937, Ботаника, 2007). Они абсолютно несамостоятельны, образуются только в составе МСП, имеющих ростовые оси.

Боковые почки располагаются компактно в вилке почечной коронки, боковые силлептические побеги – рассеянно по всей длине материнского (Рис. А34.), филлокладии – в верхушечных розетках. Стебли с приросшими основаниями чешуевидных листьев, голые.

### *Sequoia*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 33а-д). Рост непрерывный у ростовых побегов низких порядков ветвления и прерывистый у трофических. На ортотропных ростовых побегах наблюдается прерывистый рост (как на а0 у *Araucaria*) с образованием боковых силлептических побегов первого порядка (Рис. 2.35.). Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или плагиотропные. Трофические побеги

силлептические и пролептические, представленные билатеральными филломорфными ветвями типа *Tsuga* (Рис. А36.) с верхушечными почками, их видоизменение недетерминировано, и при изменении условий побеги могут становиться ортотропными и радиальносимметричными. Филломорфные ветви могут нарастать несколько лет. Отличия ювенильных побегов от взрослых невелики.

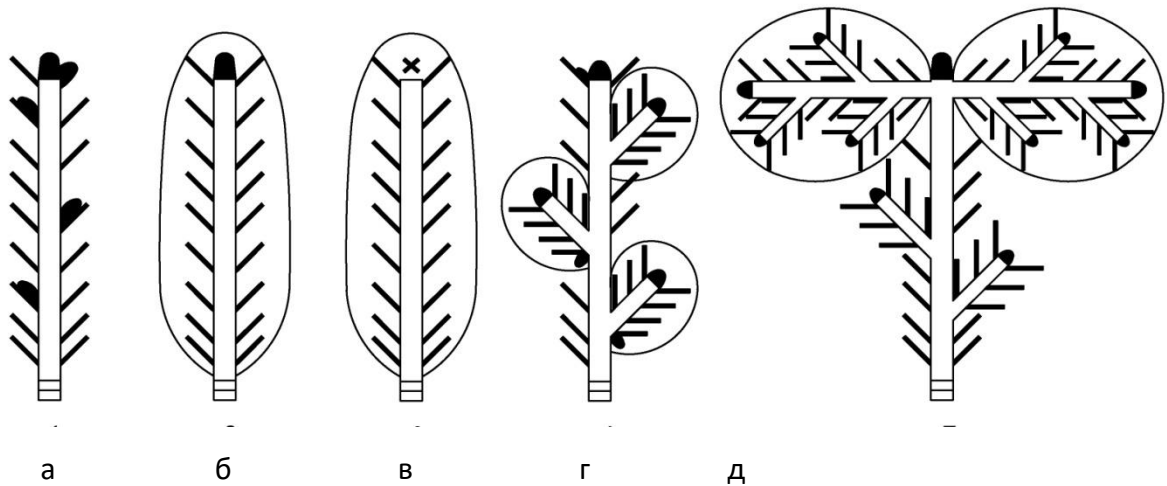


Рис. 33. Организация МСП у рода *Sequoia*

Почки закрытые, яйцевидные или яйцевидно-конические. Почечные чешуи килеватые. Осмоление отсутствует. Часто встречаются сериальные почки, реже сериальные силлептические побеги. Боковые почки и силлептические побеги в составе МСП расположены рассеянно по всей длине побега, очень редко компактно в верхушечной ложной мутовке. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

Листья низовой формации представлены почечными чешуями. Листья срединной формации игловидные, с низбегающими основаниями. Явный черешок отсутствует, его заменяет поворот пластинки.

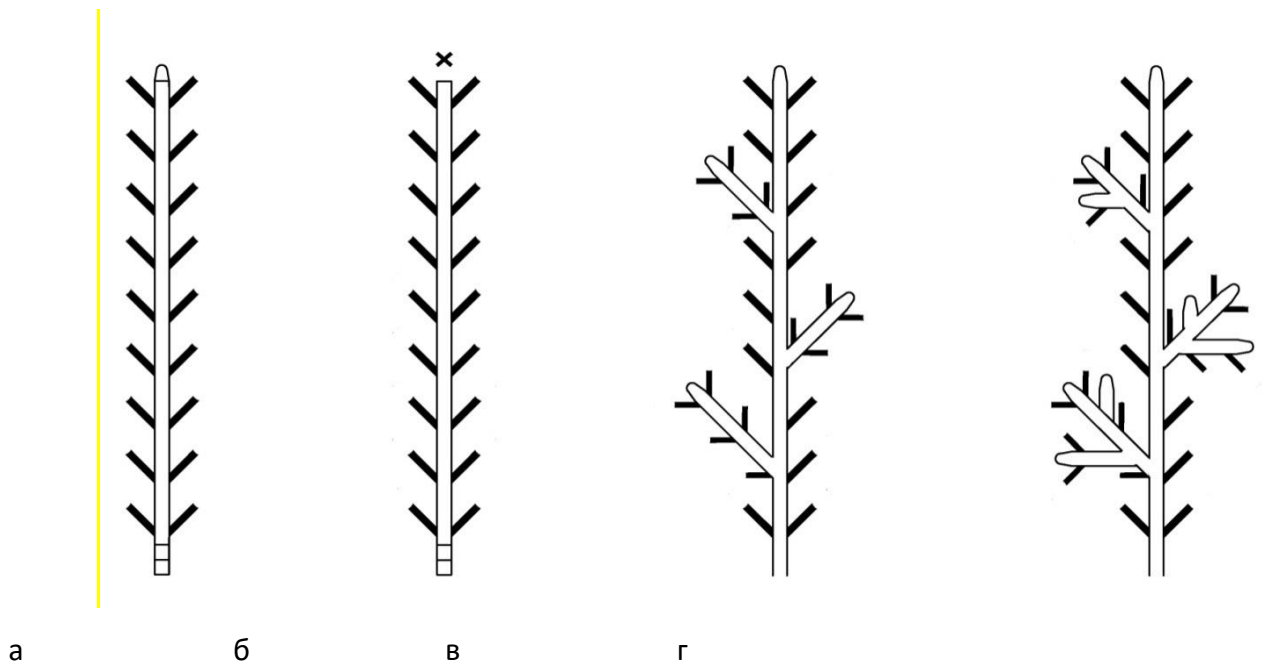
### *Sequoiadendron*

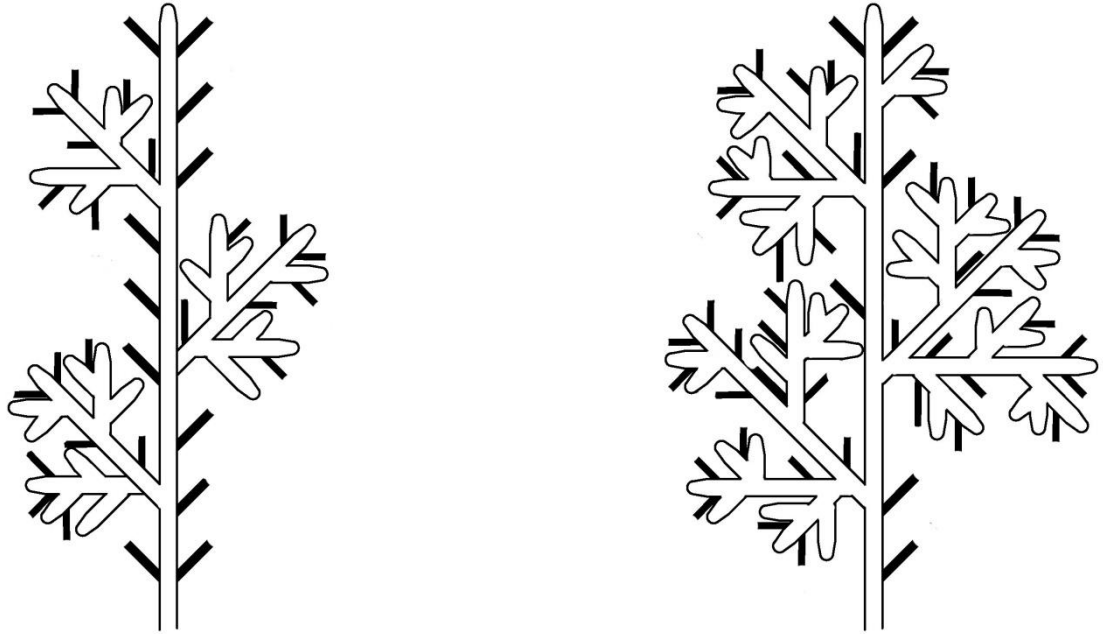
Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными

элементарными побегами (Рис. 34 а-е). Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги косо вверх восходящие. Ювенильные побеги не изучены. Специализированных укороченных побегов и филломорфных ветвей нет.

Боковые побеги возникают в результате силлептического ветвления. На мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии (Рис. А37.), длина листьев на протяжении прироста одинакова. У менее развитых трофических МСП наблюдается увеличение листа к середине прироста, с последующим уменьшением его размеров к верхушке. Одновременный рост боковых и материнского побега сохраняется, боковые побеги силлептические, длинный гипоподий не выражен. Боковые побеги распределяются по длине прироста рассеянно компактных зон ветвления нет. Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения. Почки открытые.

Листья срединной формации чешуевидные, с приросшей к стеблю низбегающим основанием. Листья низовой формации отсутствуют.





д е

Рис. 34. Организация МСП у рода *Sequoiadendron**Taiwania*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 35а-д). Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или приподнимающиеся. Трофические побеги косо вверх восходящие, в сечении асимметричные (Рис. А38). Ювенильные побеги не изучены. Специализированных укороченных побегов нет.

Боковые побеги возникают в результате силлептического ветвления. На мощных ростовых побегах образуются заметные гипоподии, длина листьев на протяжении прироста одинакова. У менее развитых трофических МСП наблюдается увеличение листа к середине прироста, с последующим уменьшением его размеров к верхушке. Одновременный рост боковых и материнского побега сохраняется. Боковые побеги распределяются по длине

прироста рассеянно, компактных зон ветвления нет. Стебли с приросшими основаниями листьев, без опушения.

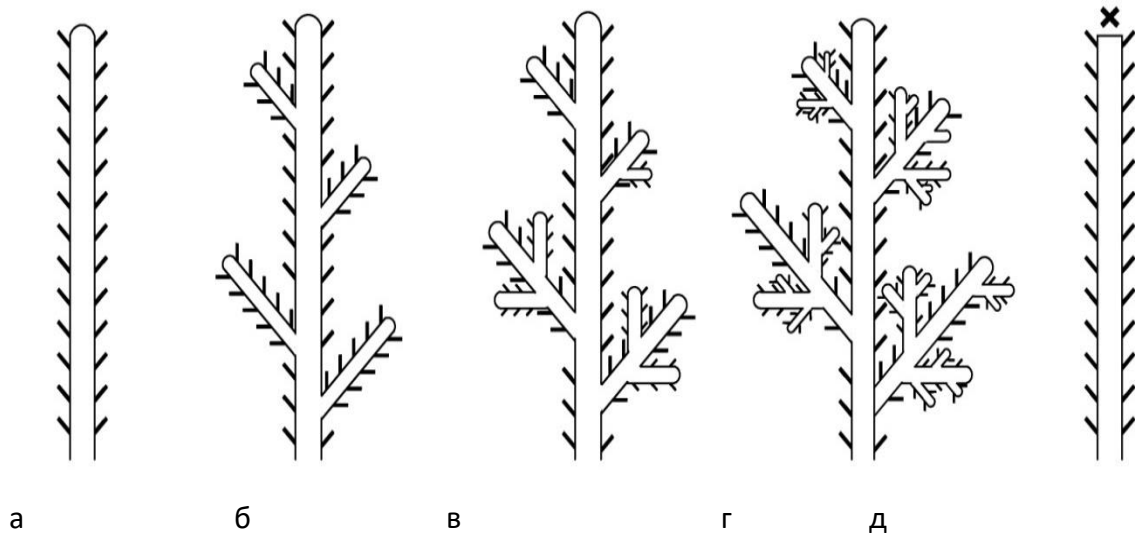


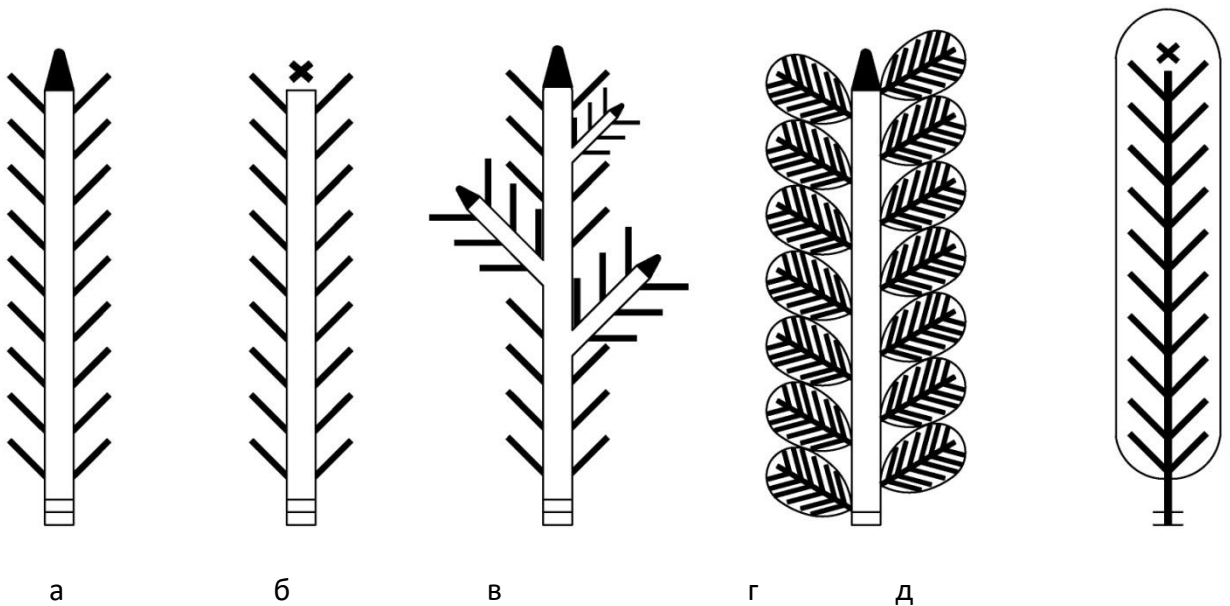
Рис. 35. Организация МСП у рода *Taiwania*

Листья срединной формации шоловидные, с восходящей и низбегающей частью основания. Листья низовой формации отсутствуют. Почки открытые.

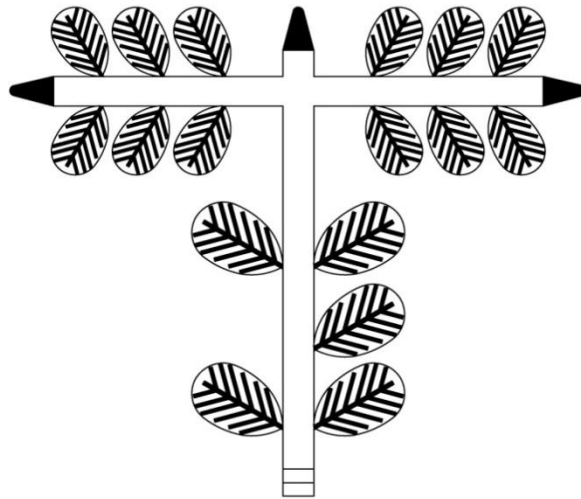
#### *Taxodium*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 36 а-). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибластами. Оформленных боковых почек на поверхности стебля нет. Возможно, боковые почки образуются в пазухах листьев эндогенно, под первичной корой (Doak, 1935), как у *Araucariaceae* (Burrows 1986, 1987, 1989, 1990) и *Sequoia* (DelTredichi, 1999). Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате

силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах (Рис. А39). Боковые почки, из которых весной отрастают пролептические брахибласты, осенью практически не различимы на поверхности. Брахибласты несут 30-50 зелёных очерёдных листьев, расположенных двурядно. Стебель у них тонкий и, возможно, не имеет вторичного утолщения. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отдельного слоя (Рис. А40). Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Sequoia* и *Tsuga*, но имеют детерминированный рост и живут один сезон. Билатеральносимметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям: сначала опадают отдельные брахибласты, затем оси, на которых они располагались, подобно рахисам дважды перистосложных листьев.







е

Рис. 36. Организация МСП у рода *Taxodium*

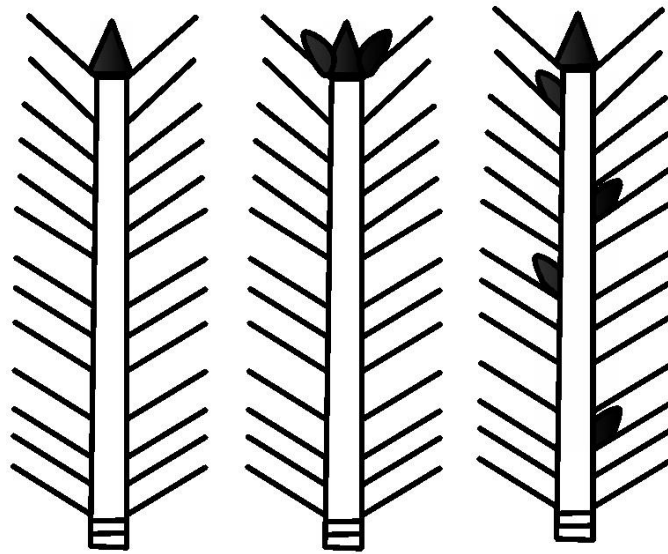
Боковые почки яйцевидно-конические, развиваются либо в пазухах листьев, либо сериально по отношению к боковым побегам, как ростовым, так и брахибластам. На ростовых побегах расположены рассеянно.

Стебли с приросшими основаниями листьев, голые.

Листья очередные, коротко черешковые или почти сидячие, на укороченных побегах двурядные.

### *Taxis*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 37а-в). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или билатеральные плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления образуют филломорфные ветви типа *Tsuga* (Рис. А41.).



а

б

в

Рис. 37. Организация МСП у рода *Taxus*

Почки яйцевидные. Осмоление отсутствует. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля с приросшими основаниями листьев, голая.

Есть деление листьев на две 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.

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

*Tetraclinis*

Для рода установлено пять типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 38а-д). Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные. Имеется полиморфизм вегетативных побегов: они дифференцированы на взрослые и ювенильные. У первых листья чешуевидные, иногда с почти полностью редуцированной пластинкой и в этом случае представлены приросшим к стеблю шестиугольным основанием (Рис. А42.). Ювенильные листья линейные. Трофические побеги радиально симметричные. Специализированных вегетативных побегов нет.

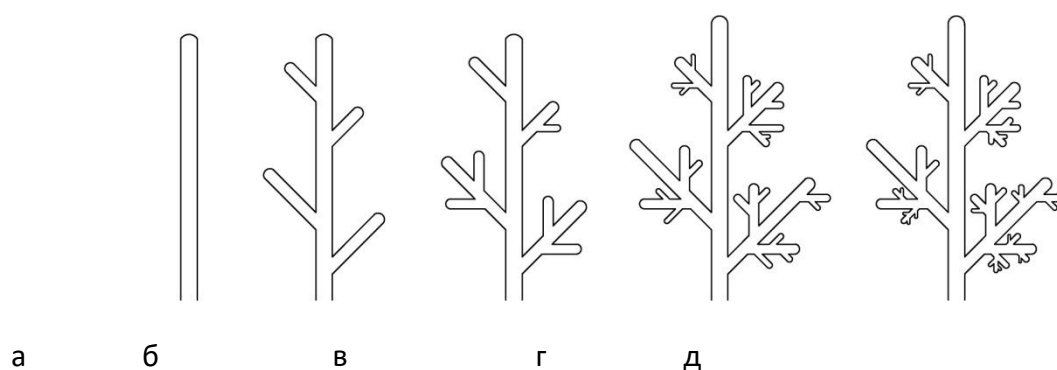


Рис. 38. Организация МСП у рода *Tetraclinis*

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации, одиночные, супротивные или мутовчатые. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение мутовчатое, по три, четыре, шесть, восемь листьев в мутовке на побегах, в зависимости от их положения в структуре кроны (Eckenwalder, 2007).

## *Thuja*

Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 39 а-е). Рост непрерывный, зимой неяркий. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные, тогда дорсовентральные. 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 (как у *Calocedrus*). Трофические побеги с диморфными листьями и уплощённым стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости, после завершения роста (обычно 2-3 сезона) через несколько лет отмирают и опадают целиком (Рис. А43.). Их основной функцией является фотосинтез. У ряда форм (*T. occidentalis* 'Bodmeri', 'Filiformis', 'Ohlendorffii' и др.) побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричные, с цилиндрическим стеблем.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение супротивное или мутовчатое (у главного побега и некоторых форм), редко спиральное. Имеются четыре типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов. Ювенильные листья игловидные, уплощенные сидячие, с низбегающим основанием. Листья ростовых побегов с вытянутым, приросшим к стеблю основанием иминиатурной пластинкой, узлы соседних метамеров сближены и выглядят как почти мутовчатые. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю.

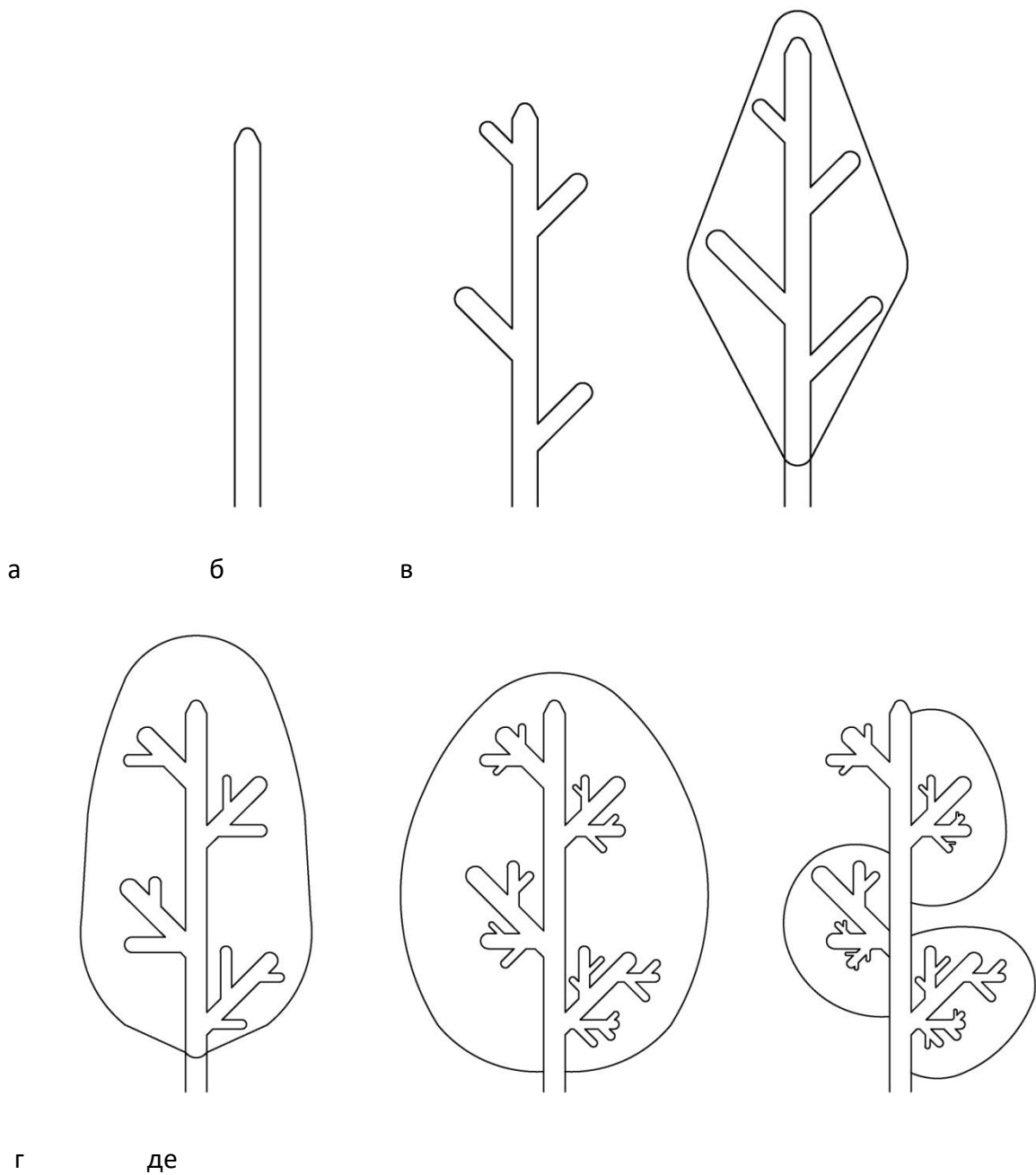


Рис. 39. Организация МСП у рода *Thuja*

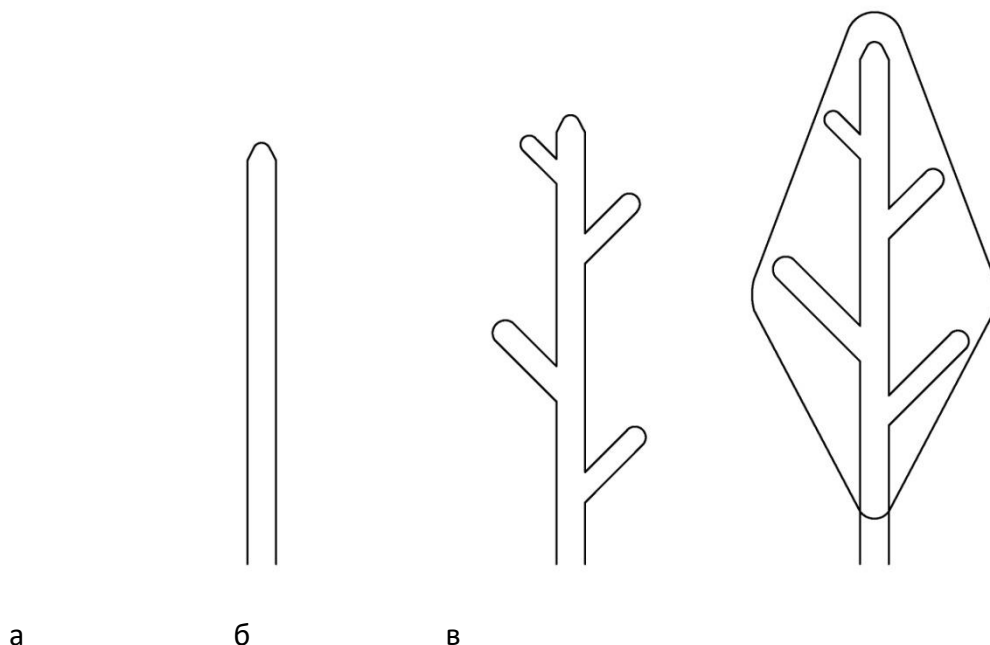
### *Thujopsis*

Для рода установлено семь типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до третьего-четвертого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис. 40 а-е). Рост непрерывный. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные,

дорсовентральные. Трофические побеги билатерально симметричные, представлены филломорфными ветвями, в которых наращивание поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными (Рис. А44.), листьями в соседних узлах, после завершения роста (обычно 2-3 сезона) через несколько лет отмирают и опадают целиком, оставляя веточные рубцы.

Почки, как верхушечные так и боковые, открытые. Боковые силлептические побеги развиваются по всей длине приростов в пазухах листьев срединной формации. Поверхность стебля с приросшими низбегающими основаниями листьев.

Листорасположение супротивное. Имеются четыре типа листьев: ювенильные игловидные; чешуевидные листья ростовых побегов; латеральные и фациальные листья трофических побегов. Ювенильные листья не были изучены. Листья ростовых побегов с вытянутым, приросшим к стеблю основанием и миниатюрной пластинкой, узлы соседних метамеров



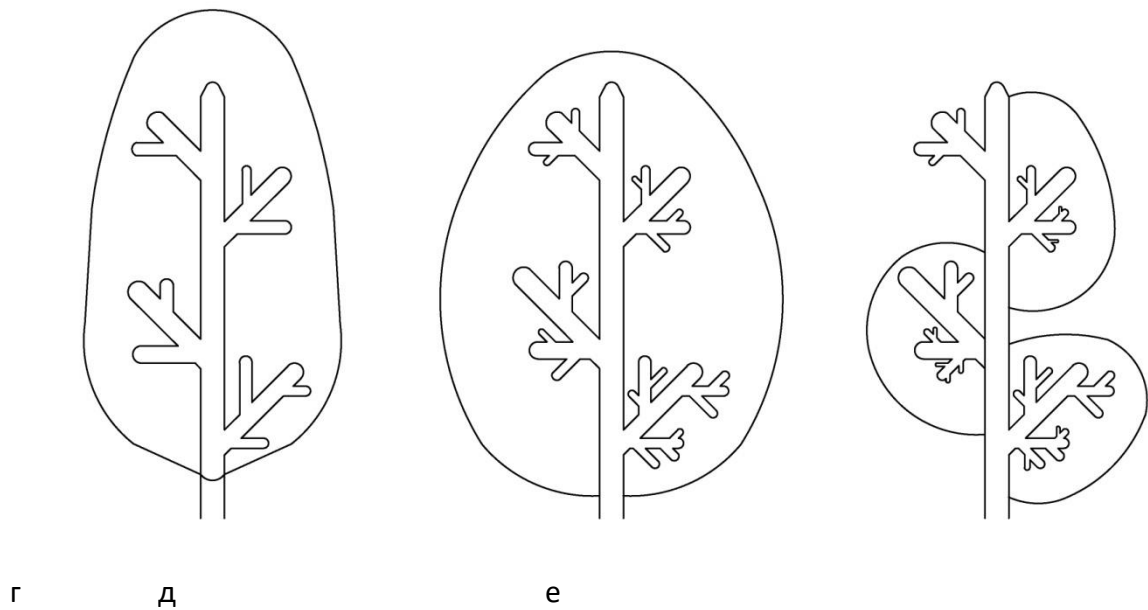


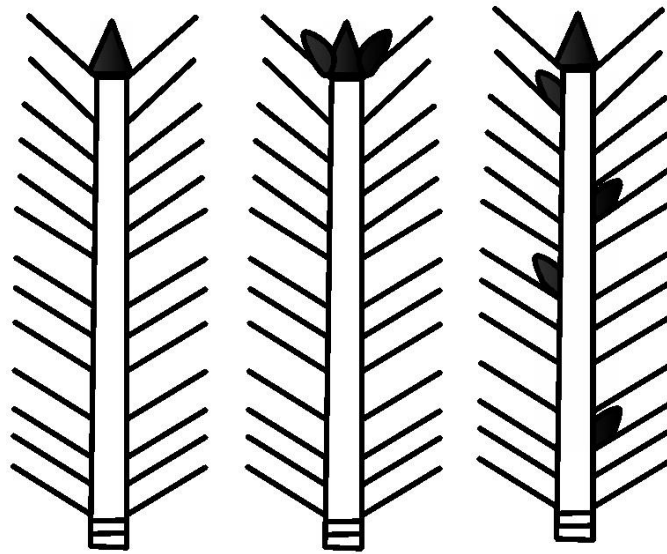
Рис. 40. Организация МСП у рода *Thujaopsis*

сближены и выглядят как почти мутовчатые. Латеральные листья сложены вдоль, треугольные в плане. Фациальные листья дельтавидные, приросшие к стеблю.

#### *Torreya*

Для рода установлено три типа МСП, представленных неразветвленными элементарными побегами (Рис. 41 а-в). 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. А45.).

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



а

б

в

Рис. 41. Организация МСП у рода *Torreya*

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые. После раскрывания 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.

### *Tsuga*

Для рода установлено шесть типов МСП, представленные силлептически ветвящимися до удлинённых и укороченных боковых побегов первого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами (Рис.42 а-е). Рост прерывистый. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги плагиотропные. Дифференциация ювенильных побегов слабая. Специализированные



укороченные побеги имеют меньшее число метамеров, чем удлиненные, без существенного укорочения междоузлий (Рис.А46.). У плагиотропные побеги последних порядков ветвления листья оказываются в одной плоскости (Рис.А47.) и являются филломорфные ветви типа *Tsuga* (Halle et al., 1978).

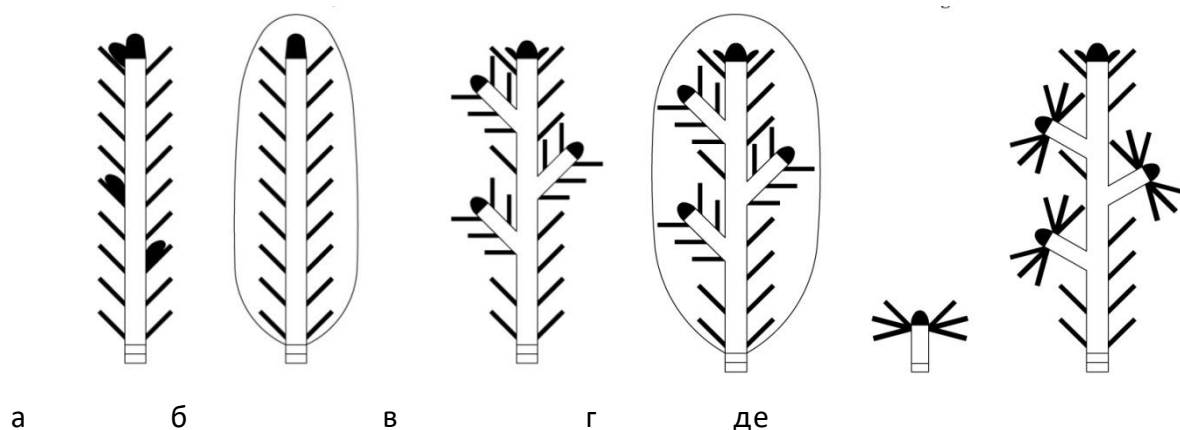


Рис. 42. Организация МСП у рода *Tsuga*

Почки яйцевидные, несмолистые. Боковые почки в составе МСП могут быть расположены компактно, в виде почечной коронки, либо рассеянно по всей длине побега. Поверхность стебля свободна от приросших оснований листьев, голая или опушенная.

Есть деление листьев на две формации. Листья низовой формации – почечные чешуи представлены основаниями листьев, бескилевые или килеватые. После раскрывания почек чешуи опадают. Листья срединной формации линейные или узкоовальные, с округлым основанием и цилиндрическим черешком. У части видов (*Tsuga canadensis*, *T. heterophylla* др.) листья дорсовентральные, гипостомные, с явными устьичными полосками, у части (*T. mertensiana*) с одинаковыми сторонами.

Листорасположение очередное, спиральное на ростовых ортотропных побегах. У плагиотропных побегов за счет разворота листьев почти двурядное на боковых трофических, на топографически верхней стороне ветви листья абаксиальной прижат к стеблю.

### Группы МСП у родов.

У изученных хвойных существуют родоспецифичные множества вариантов строения моноритмических побегов, элементы которых связаны закономерными переходами. Число элементов таких множеств зависит от продолжительности периодов роста и особенностей ветвления у конкретных родов (см. таблицу 1).

Таблица 1

Разнообразие типов моноритмических систем побегов (МСП) в изученных родах Pinopsida

Род	Число вариантов СЭМП		
	общее	с силлептическими боковыми побегами	с листоподобными побегами
<i>Abies</i>	3	-	-
<i>Agathis</i>	3	2	2*
<i>Amentotaxus</i>	3	-	-
<i>Araucaria</i>	5	3	-
<i>Callitris</i>	5	3	-
<i>Calocedrus</i>	6	4	4*
<i>Cedrus</i>	5	1	1**
<i>Cephalotaxus</i>	4	-	1*
<i>Chamaecyparis</i>	7	4	4*
<i>Cryptomeria</i>	5	4	-
<i>Cunninghamia</i>	3	-	-
<i>Cupressus</i>	9	6	4*
<i>Dacrycarpus</i>	4	1	1***
<i>Dacrydium</i>	5	4	-
<i>Fokienia</i>	7	4	4*
<i>Glyptostrobus</i>	5	3	4****
<i>Juniperus</i>	6	3	-
<i>Keteleeria</i>	3	-	-
<i>Larix</i>	5	1	1**
<i>Metasequoia</i>	5	4	4****
<i>Microbiota</i>	4	2	-
<i>Nageya</i>	4	3	2*
<i>Phyllocladus</i>	7	6	6*****
<i>Picea</i>	3	-	-
<i>Pinus</i>	4	2	2**

<i>Platycladus</i>	7	4	4*
<i>Podocarpus</i>	6	2	1**
<i>Prumnopitys</i>	3	-	-
<i>Pseudolarix</i>	3	-	1**
<i>Pseudotaxus</i>	3	-	-
<i>Pseudotsuga</i>	3	-	-
<i>Sciadopitys</i>	4	3	3****
<i>Sequoia</i>	5	2	2*
<i>Sequoiadendron</i>	5	4	-
<i>Taiwania</i>	5	4	-
<i>Taxodium</i>	4	3	3***
<i>Taxus</i>	3	-	1*
<i>Tetracclinis</i>	5	3	-
<i>Thuja</i>	7	4	4*
<i>Thujopsis</i>	7	4	4*
<i>Torreya</i>	3	-	-
<i>Tsuga</i>	5	1	2*****

\* Филломорфные ветви разнообразного строения. \*\*

Радиальносимметричные брахибласты. \*\*\* Однолетние перистые брахибласты. \*\*\*\* Филлокладии. \*\*\*\*\* Филломорфные ветви и радиальносимметричные брахибласты.

**Открытые и детерминированные системы роста.** Вегетативные побеги обычно представлены открытыми системами роста, когда число частей побега не predetermined и может меняться в широких пределах. МСП может быть строго организована в связи с продолжительностью и структурой роста. В почке структура МСП может быть полностью сформирована (*Agathis*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*), а может содержать только ранние по времени разворачивания структуры (мелколиственные Cupressaceae: *Callitris*, *Chamaecyparis*, *Cupressus* и др. ). У ряда родов существуют переходные варианты, когда детерминирован сам принцип организации побеговой системы, а конкретное воплощение зависит от внешних факторов (*Araucaria bidwillii*, ауксибласты части видов *Pinus*). Для

формирования таких МСП необходима глубокая дифференциация вегетативных побегов на ростовые и трофические.

Таблица 2

## Способы роста побеговых систем

Признаки роста	Роды
Детерминированные системы роста	<i>Agathis, Phyllocladus, Podocarpus</i>
Переходные системы роста	<i>Araucaria, Dacrycarpus, Pinus</i>
Открытые системы роста	<i>Araucaria, Callitris, Calocedrus, Cedrus, Chamaecyparis, Cryptomeria, Cupressus, Dacrydium, Fokienia, Glyptostrobus, Juniperus, Larix, Metasequoia, Microbiota, Platycladus, Sequoia, Sequoiadendron, Taiwania, Taxodium, Tetraclinis, Thuja, Thujopsis</i>

Моноритмические системы побегов могут быть собраны в группы, объединенные по существенным признакам организации. Такими признаками являются: наличие и интенсивность силлептического ветвления в пределах МСП.

Таблица 3

## Признаки ветвления побеговых систем

Признаки ветвления	Роды
Без силлепсиса	<i>Abies, Amentotaxus, Cephalotaxus, Keteleeria, Picea, Prumnopitys, Pseudolarix, Pseudotaxus, Taxus, Torreya</i>
С умеренно интенсивным силлепсисом без брахибластов (максимум боковые побеги 1 порядка)	<i>Agathis, Cunninghamia, Juniperus**, Nageya, Phyllocladus***, Podocarpus, Pseudotsuga, Tsuga</i>
С умеренно интенсивным силлепсисом со специализированными брахибластами (максимум боковые побеги 1 порядка)	<i>Cedrus*, Dacrycarpus, Glyptostrobus*, Larix*, Metasequoia*, Pinus*, Podocarpus, Taxodium*</i>

С интенсивным силлепсисом (максимум боковые побеги 2 и более порядков, открытые системы роста)	<i>Araucaria, Callitris, Calocedrus, Chamaecyparis, Cryptomeria, Cupressus, Dacrydium, Fokienia, Juniperus****, Microbiota, Platycladus, Sequoia, Sequoiadendron, Taiwania, Tetraclinis, Thuja, Thujopsis</i>
--	---

\* - силлепсис только у ауксибластов

\*\* - у подрода *Juniperus*

\*\*\* - побеги 2 и более высоких порядков срastaются в филлокладии

\*\*\*\* - у подрода *Sabina*

Для более эффективного использования света происходит дифференциация вегетативных побегов на ростовые и трофические. Основная функция первых – захват пространства, вторых – увеличение фотосинтетической поверхности. В пределах эта тенденция приводит к формированию крайне специализированных систем побегов, которые рассмотрены ниже в главе 5, но переходные стадии имеет смысл обсудить предварительно, как элементы мало специализированных МСП.

Уплощение «цилиндра». Верхушки листьев одного побега в совокупности образуют поверхность. Обычно она представляет собой цилиндр или эллипсоид вращения, ось которого более или менее совпадает с осью элементарного побега (стеблем). Такой побег будем называть радиально симметричным. У ортотропных побегов ось цилиндра, образованного верхушками листьев совпадает с осью стебля. У плагиотропных побегов часто ось цилиндра (или большая ось эллипсоида вращения) не совпадает с осью стебля, а оказывается параллельно ей.

В роде *Abies* радиально симметричные плагиотропные побеги характерны для *A. pinsapo* и структурно близких видов. У большинства видов рода (*A. alba*, *A. balsamea*, *A. sibirica*, и др.) плагиотропные побеги либо цилиндрические, с осью не вполне совпадающей со стеблем, либо уплощенные до ложнодвурядного. У *A. amabilis* листья, расположенные на топографически верхней стороне плагиотропного побега, оказываются прижаты к верхней стороне стебля и образуют, по сравнению с краевыми

листьями почти плоской ветви, другую плоскость фотосинтетической поверхности (Рис. А48.).

В роде *Picea* радиально симметричные плагиотропные побеги характерны для *P. pungens* и близких видов. У елей ось цилиндрической поверхности, образованной точками верхушек листьев плагиотропных побегов, обычно не совпадает с осью стебля, а параллельна ей. У *P. abies* 'Virgata' симметрия бокового элементарного или годичного побега радиальная, у типовой формы дорсовентральная, стремится к ложно двурядному. У видов с двусторонне симметричными листьями (*P. omorica* и близкие к ней) сходство элементарного побега с листом усиливается за счет ориентации устьичных полосок.

Предельным состоянием специализации бокового плагиотропного побега является филломорфная ветвь типа *Tsuga* (Halle et al., 1978), характерная также для родов из семейства Taxaceae: *Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Pseudotaxus*, *Taxus*, *Torreya*. Очень похожие конструкции характерны для рода *Dacrycarpus*. Главные отличия заключаются в том, что листоподобные побеги пролептические и уплощение распространяется и на стеблевую часть побега.

В результате весь прирост оказывается аналогом крупного листа-макрофилла, характерного для цветковых и папоротникообразных.

Другим способом увеличения ассимилирующей поверхности является ветвление. У большей части видов рода *Cupressus* (*C. guadalupensis*, *C. lusitanica*, *C. macrocarpa*, *C. sempervirens* и др.) боковые побеги МСП, образовавшиеся в результате силлептического ветвления, не уплощены и располагаются во взаимно перпендикулярных плоскостях. Они имеют ограниченный рост и выполняют трофическую функцию. В итоге формируются системы побегов функционально сходные с листьями-макрофиллами. Такие же МСП характерны для родов *Callitris*, *Juniperus*, *Microbiota*, *Tetraclinis*. На наш взгляд, это первый этап формирования

филломорфных ветвей типа *Chamaecyparis* (см. главы 5 и 6 ниже). Основной прирост фотосинтетической поверхности происходит за счет первичной коры стеблей и приросших оснований листьев (Kaplan, 2001).

Сходные явления наблюдаются у боковых побегов МСП *Cryptomeria* (а также у *Araucaria*, *Dacrydium*, *Juniperus*, *Microbiota*, *Sequoiadendron*, *Taiwania*). Боковые трофические побеги радиальносимметричные, с ограниченным ростом, имеют четкую листостебельную организацию, как правило, лишены боковых почек. Эти побеги имеют незначительный срок жизни и опадают целиком, оставляя веточные рубцы. Функционально они листоподобны, но имеют листостебельную организацию и радиальную симметрию.

Наращивание ассимилирующей поверхности может осуществляться обычным для семенных растений способом: укорочением междоузлий и формированием брахибластов У родов *Cedrus*, *Larix*, *Podocarpus*, *Tsuga* имеются побеги переходного строения между ауксибластами и брахибластами.

У группы форм *Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa' имеются плагиотропные МСП с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная ветвь (Рис. А49.), нарастающая неограниченно. Побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричные, с цилиндрическим стеблем и ограниченным ростом и незначительной продолжительностью жизни. Побеги с таким строением известны с карбона – *Lebachia piniformis* (Основы палеоботаники, 1963 Мейен, 1987). В настоящее время такие системы побегов типичны для *Araucaria*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Dacrydium*. Они обладают неограниченным ростом по одной оси, и их можно назвать вайеподобными.

Для каждого рода характерно упорядоченное множество МСП. Элементы множества имеют общий план строения и обусловлены местом и закономерностями заложения боковых почек или силлептических побегов, особенностями роста и ветвления.



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

Морфология побегов форм позволяет изучить пространство возможности разных состояний структуры. Состояния практически равноадаптивны, варианты, отличающиеся по структуре вегетативных побегов не элиминируются. Разнообразие таких структур поддерживается искусственным отбором. Возникают варианты спонтанно, но не имея адаптивных преимуществ сохраняются как минорные.

Растения – модульные организмы, и в разных частях организма у них протекают разные морфогенетические процессы. Для вегетативных побегов это выражается в многообразии форм внутри вида (Вавилов, 1987, Кренке, 1933-1935, 1940, 1950). У хвойных описано множество форм (Beissner, Fitschen, 1930, Krüssmann, 1970-1972, 1979, 1985 и др.), различающихся строением вегетативных органов. Они могут отличаться листьями, типами листорасположения, длиной междоузлий, порядком ветвления и соотношением мощности ветвей разных порядков в составе МСП. Морфология побегов у форм, отличных от типовых форм видов позволяет оценить пространство изменчивости в таксонах надвидовых рангов. В структуре органов у форм могут появляться признаки, свойственные другим видам, родам, семействам (*Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa Aurea'). Совокупность форм показывает все разнообразие структуры органов.

Формы древесных растений, отличных по каким-либо признакам от типовых экземпляров, характерных для видов, начали описывать, начиная с появлением формальных биологических описаний видов (Beissner, Fitschen, 1930) – со второй половины XVIII в. Они отличаются от типовых форм видов (приведенных в первоописаниях типовых особей) существенными изменениями в строении побегов. Современное разнообразие форм хвойных

отражено нами в ряде работ (Матюхин, 2002, 2003, 2004а, 2004б, 2004в, 2006а, 2006б, 2007, 2008, 2010б 2013; Матюхин, Манина, 2004, 2006, 2007 2009а, 2009б, 2014, 2015; Матюхин, Невидимова, 2006; Матюхин и др., 2006а, 2006б, 2009а, 2009б; Матюхин, Сысоева, 2009; Фролова, Матюхин, 2015). Формы у хвойных, чаще всего, представляют собой клоны, полученные в результате вегетативного размножения аномальных экземпляров, обнаруженных в природе, посадках или питомниках. Такие формы поддерживаются искусственным вегетативным размножением: черенкованием, отводками, прививкой и т.п. Особое разнообразие форм при этом возникает у видов, легко размножающихся черенкованием побегов, а именно у представителей родов *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Picea*, *Taxus*, *Thuja* и др. Несколько менее распространены формы видов, не склонных к образованию придаточных корней, и размножаемых прививкой: представители родов *Abies*, *Cedrus*, *Larix*, *Pinus* и др.

Вегетативное тело форм древесных Cupressaceae представляет собой комбинацию 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. 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 либо замирают, либо превращаются в микростробилы, через несколько лет эти системы побегов отмирают и опадают целиком. Они функционально соответствуют сложным листьям, и, вслед за Вильгельмом Троллем (Troll, 1937), предлагается называть их платикладиями. Ростовые побеги имеют более длинные междоузлия, со временем либо формируют скелетные ветви, либо завершаются платикладием.

Для побегов видов и форм рода *Chamaecyparis* характерно наличие нескольких типов листьев, весьма отличающихся по структуре (Матюхин, Манина, 2015, Фролова, Матюхин, 2015). На платикладиях в соседних узлах чередуются два типа чешуевидных листьев: приросшие к плоской части уплощенной оси – фациальные, а также сложенные продольно и отстоящие от оси – латеральные. На нижней стороне ветви фациальный лист и половинки латеральных листьев несут устьичные полосы. На ростовых побегах развиваются листья иного строения: с низбегающим на междоузлие основанием и чешуевидной пластинкой. У кипарисовиков это обычно треугольная пластинка с острой или тупой верхушкой. Игловидные листья развиваются на главном и побегах первого порядка ветвления у проростков и ювенильных растений, а также у так называемых «ювенильных» форм. Эти листья линейные или линейно-ланцетные, уплощенные, с низбегающим основанием. Устьичные полосы на обеих сторонах листа. Для побегов кипарисовиков характерно накрест-супротивное листорасположение. У проростков и ювенильных растений на главном побеге листья обычно располагаются в мутовках по 4.

Вегетативное тело форм *Chamaecyparis* представляет собой комбинацию побегов, формирующихся в разных частях тела в разные фазы онтогенеза типовой формы. У видов рода известны группы форм, отличающиеся по структуре побегов. Ниже приведены примеры форм побеговые системы, которых могут рассматриваться как результат гетеротопий. Гетеротопия – перенос органа (или программы онтогенеза органа, что у растений важнее, из-за ограниченного числа основных вегетативных органов) 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 (Haeckel, 1891) и привлекалось для объяснения некоторых эволюционных преобразований у растений (Мейен, 1986).

Ювенильные формы: перенос программы развития ювенильных игловидных листьев на все листья растения (Рис.А50.). Листорасположение при этом остается супротивным, а не в мутовках по 4, что характерно для главных побегов у проростков. Сходную структуру имеют системы побегов «ювенильных» форм всех изученных Cupressaceae.

«Нитевидные» формы: перенос программы онтогенеза ростовых побегов на все прочие типы побегов (Рис.А51). Побеги высоких порядков ветвления при этом становятся радиально симметричными, интенсивность ветвления падает, уменьшается различие фациальных и латеральных листьев. Подобная структура побегов имеется также у форм *Chamaecyparis lawsoniana* группы 'Filiformis', *Ch. obtusa* 'Coralliformis', 'Filiformis', 'Lycopodioides', *Ch. pisifera* группы 'Filifera'.

«Папоротниковидные» формы: перенос программы онтогенеза трофических побегов-платикладиев на каждый узел ростового побега последнего порядка ветвления (Рис.А52.). У типовых форм изученных видов платикладии развиваются в пазухах латеральных листьев через 2-3-4 метамера. У форм этой группы – в соседних. Часто в пазухах пары листьев одного узла образуются супротивные платикладии. Подобная структура побегов имеется у форм *Chamaecyparis lawsoniana* 'Royal Gold', *Ch. obtusa* 'Aonokujakuhiba', 'Compact Fernspray', 'Filicoides' и др.

Карликовые формы: механизмом образования некоторых из них является перенос программы онтогенеза трофических побегов на все прочие типы побегов. Ростовые побеги по длине междоузлий становятся подобны трофическим. У многих форм с такого типа гетеротопией, ростовые побеги закручиваются вокруг продольной оси, что свойственно ростовым ортотропным побегам Cupressaceae, сами будучи с очень короткими приростами. Платикладии у таких форм обычно превосходят в длину вышерасположенную часть ростового побега, в результате чего на поверхности кроны заметны «воронки», на дне которых расположены

верхушки ростовых побегов. При этом прирост ростовых побегов резко уменьшается по числу метамеров и общей длине, но сохраняется тип симметрии и закручивание побега вокруг продольной оси. Подобная структура побегов имеется у форм *Chamaecyparis lawsoniana* ‘Elegant Pearl’, ‘Globe’ и др., *Ch. obtusa* ‘Elf’, ‘Juniperoides’ и др. (Gelderen, 1996)

Аналогичное явление наблюдается в роде *Thuja*.

Для побегов видов и форм рода *Thuja* характерно наличие нескольких типов листьев, весьма отличающихся по структуре (Матюхин и др., 2009б). На платикладиях в соседних узлах чередуются два типа чешуевидных листьев: приросшие к плоской части уплощенной оси – фациальные, а также сложенные продольно и отстоящие от оси – латеральные. На нижней стороне ветви фациальный лист и половинки латеральных листьев несут устьичные полосы. У туи фациальные листья на обеих сторонах платикладия имеют смоляную железку. Если спинки латеральных листьев на побегах последнего порядка выпуклые, то такие побеги выглядят как четки. На ростовых побегах развиваются листья специфического строения: с низбегающим на междоузлие основанием и чешуевидной пластинкой. У туи эта пластинка с колючкой на верхушке, одной или несколькими смоляными железками. У всех указанных типов листьев край в очертании часто напоминает участок синусоиды или латинскую букву S. В отдельных случаях край латерального листа может быть прямым. Игловидные листья развиваются на главном побеге и побегах первого порядка ветвления у проростков и ювенильных растений, а также у так называемых «ювенильных» форм. Эти листья линейные или линейно-ланцетные, уплощенные, с низбегающим основанием. Устьичные полосы на обеих сторонах листа. Для побегов в роде туя характерно накрест-супротивное листорасположение. У проростков и ювенильных растений на главном побеге листья обычно располагаются в мутовках по 4.

Побеговая система ряда форм представляет собой рекомбинацию перечисленных типов побегов и листьев и сходна с формами

*Chamaecyparis*. Ювенильные формы: *Thuja occidentalis* 'BowlingBall', 'Ericoides', 'Teddy'. «Нитевидные» формы: *T. o.* 'Filiformis', 'Spaethii'. «Папоротниковидные» формы: *T. o.* 'Filicoides'. Карликовые формы: *T. o.* 'GlobosaNana', 'LittleGem', 'TinyTim' и др.

Ювенильные побеги – *T. o.* 'Ericoides' (Рис. А53.)

Карликовая кустовидная форма до 1 м высотой. Крона закругленная, ширококоническая, многовершинная, у молодых растений - шаровидная. Побеги тонкие, гибкие, прямые или изогнутые, многочисленные. Листья игловидные, до 8 мм длиной, линейно-ланцетные, без киля, с острой прямой верхушкой, мягкие, сверху матово-желто-зеленые, снизу серо-зеленые, зимой коричневатые. Железка незаметна или выглядит темной полоской (в области средней жилки) на спинке листа. Устьичные полосы плохо заметны. Возможным механизмом образования такой формы может быть перенос программы развития ювенильных игловидных листьев на все листья растения. Листорасположение при этом остается супротивным, а не в мутовках по 4, что характерно для главных побегов у проростков *Thuja*. Это свидетельствует в пользу гетеротопии именно листьев, а не ювенильных побегов в целом.

Ростовые побеги – *T. o.* 'Filiformis' (Рис. А54.)

Небольшое, медленнорастущее дерево до 1,5 м высотой. Крона густая, ширококоническая или округлая. Побеги длинные, свисающие, нитевидные слабоветвленные. Листья зеленые. Молодые листья чешуевидные, светло-зеленые с четко выраженными смолистыми железами. Зимой они становятся коричневыми. Спинка латерального листа прямая, верхушка прямая, тупая или острая, край прямой (не S-образный). Фациальные листья с заостренной верхушкой, железка на спинке смещена к верхушке листа. У ростовых побегов верхушки листьев треугольные. Устьичные полосы незаметны. Четковидные побеги последнего порядка имеются, бывают в разной степени уплощенные. Некоторые побеги четырехгранные, несут

однотипные листья, не разделенные на фациальные и латеральные. Образует зрелые шишки.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы онтогенеза ростовых побегов на все прочие типы побегов. Побег высоких порядков ветвления при этом становятся радиально симметричными, интенсивность ветвления падает, исчезает разделение листьев на фациальные и латеральные.

Боковые трофические платикладии – ‘Tiny Tim’(Рис. А55.)

Карликовая форма. Высота 0,5 - 1 м, диаметр кроны 1 - 1,5 м. В 10 лет высота растений этой формы 30 см, диаметр кроны 40 см. Крона шаровидная, побеги короткие и густые, верхняя и нижняя стороны сильно различаются. Кора красноватая или серовато-коричневая, отслаивающаяся. Ростовые побеги с очень короткими приростами закручиваются вокруг продольной оси. Платикладии обычно превосходят в длину вышерасположенную часть ростового побега, отчего на поверхности кроны заметны «воронки», на дне которых расположены верхушки ростовых побегов. Листья чешуевидные, темно-зеленые, зимой коричневые. Латеральные листья с выпуклой спинкой, прямой тупой верхушкой, прямым или s-образно изогнутым краем. Фациальные листья с тупой, реже заостренной верхушкой и железкой, смещенной ближе к верхушке листа.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы онтогенеза платикладиев на ростовые побеги, проявлением чего является ограничение роста. При этом прирост ростовых побегов резко уменьшается по числу метамеров и общей длине, но сохраняется тип симметрии и закручивание побега вокруг продольной оси.

Боковые трофические платикладии ‘Filicoides’(Рис. А56.)

Форма с ширококонической рыхлой, ажурной, иногда растрёпанной темно-зеленой кроной. Побеги расположены редко, но листья на них очень густые. Нижняя и верхняя стороны побега сильно различаются, низ намного

светлее. Латеральные листья с выпуклой спинкой, прямой и острой верхушкой, прямым или слабо изогнутым краем. Фациальные листья с заостренной верхушкой и железкой на спинке. Листья ростовых побегов с острой игловидной верхушкой и очень крупной железкой на спинке. Устьичные полосы хорошо заметны в виде широких треугольников на нижней стороне платикладиев. Четковидные побеги последнего порядка.

Механизмом образования этой формы является гетеротопия системы ветвления платикладиев на боковые ростовые побеги последнего порядка. В результате образуются ветви с плотно сидящими (через 1-2 метамера с латеральными листьями) платикладиями.

#### Боковые трофические платикладии ‘Umbraculifera’

Карликовая форма до 2,5 м высотой и до 3 м в диаметре. Крона плотная, плоско-закругленная, сверху почти зонтиковидная. Побеги прямые. Верхушки веточек тонкие, закругленные, слегка повислые. Листья темно-зеленые с голубоватым оттенком. Латеральные листья с выпуклой или изогнутой у верхушки спинкой, острой крючковидно изогнутой верхушкой и краем S-образной формы. Фациальные листья с заострённой верхушкой и железкой в центре спинки. Верхушки листьев ростовых побегов острые, треугольные. Устьичные полосы в виде желтоватых полос и треугольников, заметны. Четковидные побеги последнего порядка есть.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы онтогенеза платикладиев (торможение) на ростовые побеги. При этом прирост ростовых побегов уменьшается по числу метамеров и общей длине, которая становится практически равна длине боковых платикладиев. Закручивание ростовых побегов вокруг продольной оси выражено слабее, чем у ‘Tiny Tim’.

У формы *Thuja occidentalis* ‘Bodmeri’ на боковых побегах последнего порядка происходит смена листорасположения с супротивного на мутовчатое (мутовки по 3 или по 4 листа), при этом деление на фациальные и



латеральные листья в соседних узлах сохраняется (Рис. А57.). В результате побег на поперечном срезе приобретает форму четырехлучевой или трехлучевой звезды. На ростовых побегах у этой формы листорасположение становится мутовчатым (мутовки по 6-8 листьев) или спиральным, сами же листья чешуевидные с низбегающим основанием и почти полностью приросшие к стеблю. В отличие от листьев ростовых побегов типовой формы, они лишены колючей верхушки и железки. Механизмом образования этой формы является гетеротопия листорасположения главного побега (мутовки по 4) на все побеги растения. Такое листорасположение известно и для других родов (Eckenwalder, 2009). Переходы к другим типам листорасположения объясняются иными механизмами: переход к мутовкам по 3 – редукция числа примордиев из-за уменьшения диаметра апекса; к спиральному листорасположению – атавизмом. Очень схожее явление описано С.В.Мейеном (2009, с. 63) «...в целом для членистостебельных свойственно мутовчатое расположение листьев, а для плауновидных – геликоидальное. Однако известны тераты *Equisetum* с геликоидальным филлотаксисом. Среди плауновидных типичные мутовки листьев характерны для *Eleutherophyllum* [Мейен, 1987, рис. 16, к-м], у которого и листья сильно редуцированы до небольших зубцов (как у *Equisetum*). Эти плауновидные были первоначально описаны как *Equisetites*». Геликоидальное листорасположение у мощных ростовых побегов *Thujaoccidentalis* ‘Bodmeri’ показывает структурное подобие программ филлотаксиса у всех растений с мелкими листьями, независимо от их фило- и морфогении.

Ростовые побеги + боковые трофические платикладии – ‘Maloniana’ (Рис. А58.).

Острове́ршинная, узкоколонновидная форма 10 – 15 м высотой. Боковые побеги короткие, коричневые, густо ветвятся, плоские, расположены плотно. Нижняя сторона платикладиев заметно светлее верхней. Латеральные листья с выпуклой, редко прямой спинкой, прямой

тупой верхушкой, прямым или слабо изогнутым краем. Фациальные листья с тупой верхушкой и железкой на спинке. Листья ростовых побегов с игловидными верхушками, иногда несут по 2 железки. Устьичные полосы желтоватые в виде широких полос, заметны. Четковидные побеги есть.

Механизмом образования этой формы является гетеротопия системы роста платикладиев на боковые ростовые побеги первого порядка. В результате диаметр кроны увеличивается очень медленно и она становится колонновидной.

Для рода *Picea* достаточно подробно описана структура побеговых систем в связи с возрастными состояниями ели европейской (Серебряков, 1954, 1962; Smirnova et al., 1999; Романовский, 2001), сведения о начальных этапах развития ели сибирской приведены в работах В.И. Алексеева (1978), А.Н. Давыдычева и А.Ю. Кулагина (2007), о возрастных состояниях ели аянской в работе Ухваткиной и др. (2010).

Для рода *Picea* известен ряд форм, происхождение которых связано с гетеротопиями программ развития побегов разных фаз онтогенеза. Облик и структура побегов этих форм соответствует определенным фазам онтогенеза. Подобие чаще всего неполное, так как программы развития побегов реализуется в других местах и условиях питания.

Установлены следующие формы, в основе образования которых присутствовали гетеротопии.

Формы *Picea abies*.

*Picea abies* 'Nidiformis' (Рис. А59.).

Карликовая форма, широкая и плотная, равномерно растущая, гнездовое углубление в середине объясняется тем, что в центре растут косо поднимающиеся ветви первого порядка. Побеги многочисленные, отстоящие друг от друга и на верхушке поникающие. Молодые побеги желто-оранжевые, со слабым блеском, без опушения, с выраженными листовыми подушками. Годичный прирост составляет 3–4 см. Почки мелкие,

коричневые, яйцевидные, несмолистые, расположены на верхушке и в середине побега. Почечные чешуи круглые, плотно прижатые. Листья изолатерального типа, старые зелёные, молодые зелёные либо светло-зелёные, длиной 7–10 мм, интегралообразные, сечение плоскоромбовидное, блестящие. Верхушка листа заостренная, под лупой 20-кратного увеличения видны по краю 8–10 острых более или менее выраженных зубчиков, по которым эту форму легко отличить от других. Устьичные полосы сверху по 1–3 ряда, снизу по 2–5 рядов.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза побегов квазисенильных особей (Smirnova et al., 1999). Фактически плоская крона квазисенильной особи в имматурном (im2) или виргинильном (v1) возрастном состоянии оказалась на собственных корнях, утратив многолетний ствол. Сходны по структуре и механизму формирования у форм *Picea abies* 'Echiniformis', 'Formanek', 'Nana', 'MarieOrffiaes', 'LittleGem', 'Parviformis', 'Procumbens', 'Pumila Nigra' и др.

#### *Picea abies* 'Maigold'

Карликовая форма габитуально сходная с *Picea glauca* 'Conica'. Молодые побеги жёлто-серые, без блеска, без опушения, с короткими плоскими листовыми подушками. Почки мелкие, тёмно-коричневые, яйцевидные, несмолистые, расположены на верхушке и в середине побега. Листья изолатерального типа, старые тёмно-зелёные, молодые жёлтые, длиной 1,0–1,5 см, слегка изогнутые, без блеска, сечение ромбовидное. Верхушка листа заостренная, «колючка». Устьичные полосы с четырех сторон по 1–3 ряда (Рис. А60.).

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза побегов раннего имматурного (im1) возрастного состояния на все прочие типы побегов. Все побеги

становятся грацильными, с относительно небольшими приростами, что способствует образованию карликовой формы. Нарастание и ветвление вполне соответствует виргинильному возрастному состоянию (v1, v2). Сходны по структуре и механизму формирования у форм *Picea abies* 'Pusch', 'Ohlendorffii', 'Pygmaea', 'Remontii',

### *Picea abies* 'Virgata'

Высокое дерево, иногда кустарник, со сквозным ведущим побегом; ветви первого порядка чаще одиночные или неодинаково мутовчатые, длинные, горизонтально отстоящие друг от друга, часто растут друг через друга, верхние направлены вверх, нижние свисают, часто без боковых почек, поэтому почки в основном находятся на верхушках побегов. Молодые побеги жёлто-серые, блестящие, без опушения, с удлинёнными выраженными листовыми подушками. Почки мелкие, светло-коричневые, яйцевидные, смолистые, расположены на верхушке побега. Листья изолатерального типа, старые тёмно-зелёные, молодые зелёные, длиной 2,0–2,5 см и более, прямые, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, блестящие, около 10 лет остаются на побегах. Устьичные полосы с четырех сторон по 1–3 ряда (Рис. А61.).

Природная форма довольно распространенная в лесах Европы. Впервые обнаружена в 1853 г. во Франции, позднее в Германии, Скандинавии, Швейцарии (Krüssmann, 1972, 1979, 1985). Часто встречается в культуре.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза ростовых побегов низких порядков ветвления на все прочие типы побегов. Это сопровождается снижением интенсивности ветвления (уменьшается число боковых ветвей на единицу длины материнской), увеличением диаметра осевой части укрупнением листьев.

*Piceaglauca*

К сожалению, по этому виду нам не известны описания возрастных состояний в онтогенезе (возможно, из-за иной концепции естествознания в странах Северной Америки, см. Kaplan, 2001). Сходство побегов и их систем с уже упомянутыми видами *Picea*: *P. abies*, *P. ajanensis*, *P. obovata*, позволяет предполагать аналогичные по структуре возрастные состояния.

*Picea glauca* ‘Alberta Globe’

Карликовая форма с шаровидной кроной. Молодые побеги коричневые, блестящие, без опушения, с короткими плоскими листовыми подушками. Почки мелкие, коричневые, яйцевидные, несмолистые, боковые расположены на верхушке, в середине и у основания побега. Листья изолатерального типа, старые зелёные, молодые светло-зелёные, длиной менее 1,0-1,5 см, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, блестящие либо без блеска. Верхушка листа заостренная. Устьичные полосы сверху по 1-3 ряда, снизу по 2-5 рядов (Рис. А62.).

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза имматурных побегов на все прочие типы побегов, сопровождающую мутацию типа «ведьминой метлы», при которой интенсивность ветвления возрастает, апикальное доминирование не выражено. То же у *Picea glauca* ‘Echiniformis’.

*Piceaglauca* ‘BluePlanet’

Простёртая, очень низкая форма, округлая в плане. Молодые побеги жёлто-серые, со слабым блеском, без опушения, с плоскими листовыми подушками. Почки несмолистые, боковые расположены у верхушки прироста. Листья изолатерального типа, старые темно- либо голубовато-зеленые, молодые желто-зеленые, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, блестящие. Верхушка листа острая. Устьичные полосы с четырех сторон по 1-3 ряда.

Возможным механизмом образования этой формы является перенос программы морфогенеза побегов квазисенильных особей. Фактически плоская крона квазисенильной особи в имматурном (im) возрастном состоянии оказалась на собственных корнях, утратив многолетний ствол. Приросты очень невелики, возможно укоренение плагиотропных ветвей.

### *Picea glauca* 'Conica'

Карликовая форма, самая старая в Европе, рост очень медленный. Крона плотная коническая или яйцевидно-коническая, равномерная. Молодые побеги жёлто-серые, со слабым блеском, в бороздках слегка опушенные. Почки мелкие, коричневые, яйцевидные, несмолистые, боковые расположены на верхушке побега. Листья изолатерального типа, старые тёмно-зелёные, молодые зелёные, длиной 1,0-1,5 см, прямые, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, без блеска. Верхушка листа заостренная. Устьичные полосы сверху по 1-3 ряда, снизу по 2-5 рядов (Рис. А63.).

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза побегов раннего имматурного (im1) возрастного состояния на все прочие типы побегов. Все побеги становятся грацильными, с относительно небольшими приростами, что способствует образованию карликовой формы. Нарастание и ветвление вполне соответствует виргинильному возрастному состоянию (v1, v2). Такого типа гетеротопии лежат в основе образования форм 'Biesenthaler Fruhling', 'Conica Compacta', 'Daisys White', 'Laurin', 'Piccolo', 'Sander's Blue', 'Zuckerhut'

### *Picea pungens* 'Compacta'

Стелющаяся форма с подушковидной кроной. Старые экземпляры достигают 2 м высоты и 6 м в диаметре. Молодые побеги светло-коричневые. Почки мелкие, яйцевидные, несмолистые, боковые расположены

наверхушке и в середине побега. Листья изолатерального типа, старые тёмно-зелёные, прямые, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, без блеска. Верхушка листа заострённая.

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза побегов квазисенильных особей. Фактически плоская крона квазисенильной особи в имматурном (im2) или виргинильном (v1) возрастном состоянии оказалась на собственных корнях, утратив многолетний ствол.

### *Picea pungens* 'Glauca Globosa'.

Карликовая форма, вначале слегка рыхлая и неравномерная, вскоре плоскозакругленная и очень плотная, до 1 м высотой и 1,5 м шириной и более; годовые приросты 5—8 см длиной. Молодые побеги коричневые либо жёлто-оранжевые, без блеска, без опушения, с короткими выраженными листовыми подушками. Почки мелкие, светло-коричневые либо оранжево-коричневые, яйцевидные либо яйцевидно-конические, несмолистые, расположены равномерно на верхушке побега. Листья изолатерального типа, старые тёмно- либо голубовато-зелёные, молодые голубовато-зелёные либо серебристые, длиной 1.0-1.5 см, слегка изогнутые, в сечении ромбовидные, блестящие. Верхушка листа заостренная. Устьичные полосы с четырех сторон по 1-3 ряда (Рис. А64.).

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы морфогенеза трофических побегов последнего порядка ветвления на все типы побегов.

Гетеротопия – перенос органа (или программы онтогенеза органа, что у растений важнее, из-за ограниченного числа основных вегетативных органов) позволяет реализовывать уже отработанные в других частях организма морфогенетические «связки» структур. Часто это приводит к некоторым изменениям набора функций (примеры *Pinusi*, *Sciadopitys*).

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что гетеротопии являются одним из важнейших и весьма распространенным механизмов формообразования в родах *Chamaecyparis*, *Picea* и *Thuja*. Возникающие морфозы не являются неадаптивными мутациями, приводящими к снижению приспособленности к условиям окружающей среды.

Описанное разнообразие побегов свидетельствует о том, что формирование силлептически разветвленных МСП позволяет хвойным в широких пределах менять структуру и параметры побеговых систем, прежде всего общую фотосинтетическую поверхность боковых побегов.

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. Необычный облик повышает привлекательность форм в глазах человека, что увеличивает долю мутантных генов в искусственных популяциях. Мутанты пылят и распространяют собственные гены.



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

Листья хвойных имеют ограниченные возможности по увеличению размеров и фотосинтетической поверхности. Для компенсации ограниченности возможностей листьев сформировалось множество специализированных вегетативных побегов. Специализация заключается в изменениях структуры, связанных с изменением 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, вследствие задержки роста в длину, 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. Укороченные побеги, в большинстве случаев, отличаются от ростовых побегов формой и структурой листьев. Так, например, у видов рода *Pinus* удлиненные побеги несут чешуевидные листья, сходные с почечными чешуями (у ювенильных побегов игловидные или узкотреугольные зеленые листья), а укороченные – пленчатые чешуевидные и линейные, интеркалярно растущие, зеленые листья.

Филломорфные ветви (термин ввел Э. Кернер в 1953 г.) – это уплощенные дорсовентральные побеги с неутолщенной осью и

супротивными или очередными двурядными листьями (Halle et al., 1978). Эти специализированные побеги имеют, как правило, ограниченный рост в длину, могут быть чисто вегетативными или нести репродуктивные органы. Продолжительность жизни филломорфных ветвей невелика и они обычно опадают фрагментарно (отдельно листья или филлокладии, отдельно ось). Описаны для цветковых, особенно разнообразны филломорфные ветви в роде *Phyllanthus* из *Euphorbiaceae* (Troll, 1937).

Филлокладии – это уплощенные листоподобные зеленые побеги с ограниченным ростом (имеют один период внепочечного роста и фиксированные видоспецифичные размеры). Филлокладии могут быть чисто вегетативными, могут образовывать генеративные органы (Troll, 1937, Halle et al., 1978).

### 5.1. Брахибласты у хвойных.

У изученных родов хвойных установлены следующие варианты **брахибластов**.

*Радиальносимметричные укороченные побеги с ограниченным числом листьев* имеются у видов рода *Tsuga* (Матюхин, 19126, 19156). Они могут формироваться на удлинённых побегах как силлептически, во время роста этих побегов, так и пролептически из почек, сформированных на прошлогоднем прирост. Укороченные побеги имеют 5-10 метамеров с зелеными листьями и верхушечную почку. Длина междоузлий сопоставима с таковой у ростовых побегов, но число метамеров значительно меньше (Рис. А65.). Функционируют как побеги обогащения и как резерв почек на случай повреждения верхушки ростового побега. В следующий сезон прорастают в ростовые побеги или не растут, осуществляя трофические функции.

Похожие побеги образуются силлептически на ростовых побегах *Cedrus* и *Larix* (Рис. А66.).

Укороченные побеги очень сходные с побегами двудольных деревьев образуют *Podocarpus dispersus*, *P. elatus*, *P. macrophyllus* и близкие по структуре побегов виды того же рода (Рис. А67.). Они многолетние, на одном приросте образуется 5-7 почечных чешуй, 2-4 катафилла, в пазухах которых формируются репродуктивные органы, и 5-7 листьев срединной формации, несколько меньших по размеру, чем листья ростовых побегов. Такие брахибласты формируются в области почечных колец ростовых побегов и нарастают в течение нескольких сезонов. Свойственны генеративным и постгенеративным особям.

У видов рода *Taxus* очень похожие побеги несут терминальные семязачатки, а после созревания семян функционируют как вегетативные.

*Радиальные побеги с недетерминированным большим числом листьев.* Побеги этой группы отличаются от удлинённых ростовых побегов тех же растений значительно меньшей длиной междоузлий и отсутствием боковых почек. Всегда имеется оформленная верхушечная почка. Характерны для родов *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*.

У видов *Cedrus* и *Pseudolarix* укороченные многолетние побеги имеют цилиндрические стебли с хорошо заметными после опадения листьев границами приростов, возникающими за счёт сближенных черешков опавших листьев срединной формации (Рис. А68.). Число зелёных листьев до 30 и более. У кедров они располагаются объёмно (даже в пределах одного прироста, листья сохраняются 3-4 года), у *Pseudolarix* в один ряд по образующей конуса. Нарастание таких побегов у *Cedrus deodara* в условиях Черноморского побережья Кавказа может продолжаться не менее 20 лет. У видов *Larix* стебли укороченных побегов до 3-5 лет полушаровидные, затем цилиндрические, без явных границ приростов. Укороченные побеги несут от 15 до 50 зелёных листьев (Матюхин, 1915б).

*Радиальные листостебельные побеги с детерминированным числом листьев.* Характерны для рода *Pinus* L. (Матюхин, 2011, 2012, 2015а, 2015б).

Укороченные побеги с диморфным (пленчатыми и зелеными ассимилирующими) листьями. Пленчатые листья у разных видов в числе 8 – 20, очередные, ассимилирующие – по 2, 3, 5 (редко по 1 или 4) почти супротивные или в ложных мутовках (Рис. А69, А70.). Зеленые ассимилирующие листья линейные, по длине значительно превосходят осевую часть побега, а по ширине равны или меньше её диаметра, способны к продолжительному интеркалярному росту за счет «влажной камеры», созданной чехлом из пленчатых листьев. У *Pinus krempfii* брахибласты по структуре сходны, но ассимилирующие листья ланцетные или линейно-ланцетные, их ширина значительно (в 3-5 раз) превосходит диаметр осевой части укороченного побега (Рис. А69в.). При разворачивании таких брахибластов ассимилирующие зеленые листья сдвигаются относительно друг друга, в результате меньше взаимно затеняются, формируют подобие листа с раздвоенной верхушкой. Пленчатые листья отмирают в течение текущего периода вегетации и, либо опадают, либо остаются на брахибласте до его собственного опадения, образуя «влагалище». Зеленые ассимилирующие листья живут в течение 2 и более лет, в зависимости от особенностей вида и внешних условий, и опадают вместе с осью брахибласта (иногда часть листьев может опадать самостоятельно).

Дискуссионным остается вопрос о происхождении брахибласта сосен. Для Pinaceae характерно спиральное листорасположение. Этот признак очень консервативен и, в отличие от Cupressaceae, другие типы листорасположения у них не встречаются. Исключением из этого являются только предлистья, семядоли и зеленые листья брахибластов.

Зеленые листья брахибластов существенно отличаются от чешуевидных по расположению (мутовкой, а не по спирали), поперечным сечением, отсутствием лакун в стеле (Gaussen, 1961). На верхушке брахибласта имеется апикальная меристема (в случае повреждения почек ауксисбластов может выходить из состояния покоя и формирует зачатки

листьев, а затем собственную верхушечную почку, которая развивается в новый ауксибласт), но у большинства в норме остающаяся неактивной, либо полностью расходуется на формирование ассимилирующих зеленых листьев. Мутовчатое или почти мутовчатое расположение листьев нехарактерно для всех прочих родов семейства, и обнаруживается только в составе одной структуры: семядольного узла. Отличие зеленых листьев брахибластов от других листьев сосен велико: они почти радиальные, обнаруживают сходство с корой стебля. Это позволило Н.Gaussen'у (1961) назвать их псевдофиллами. Непостоянное в пределах рода число зеленых листьев на брахибласте схоже с непостоянным числом семядолей у зародышей. Апикальные меристемы брахибластов, если не расходуются, то формируют ауксибласты почти также как и у проростков. Так же формирование ювенильных листьев и чешуй на главном побеге наступает после определенной паузы. Все эти признаки сближают верхушку брахибласта, несущую зелёные листья, с семядольным узлом, что позволяет предполагать образование этой структуры в результате переноса программы развития, сформированной в одной части организма для выполнения определенной функции (лизис эндосперма и, позже, фотосинтез) на другую часть. Возникновение брахибластов *Pinus* – результат гетеротопии семядольного узла на верхушку брахибласта типа *Cedrus* или *Larix*. Различия в числе листьев брахибластов (1-5, до 7) и числа семядолей (2-15) незначительны и могут быть объяснены редукцией части листьев.

В данном случае зеленые листья брахибластов выполняют функции опорных точек в системе координат, задающих филлотаксис пазушного побега, подобие предлистьев и других филломонов(Чуб, 2001).

Способность семядолей к значительному удлинению в сочетании с совокупностью чешуевидных листьев, образующих «влажную камеру» представляет собой очень удачное в адаптивном плане решение, так как даёт возможность в широких пределах менять удельную поверхность ассимилирующих листьев. Этим, на наш взгляд, обеспечиваются широкие

пределы адаптации листового аппарата сосен, позволяющие видам этого рода успешно произрастать от арктических тундр до экваториальных приморских сообществ (Eckenwalder, 2009).

В пользу этой точки зрения свидетельствует перенос программ развития семядолей на другие органы листовой природы, широко представленный у Cupressaceae. Таковы истинные ювенильные листья у *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Thuja*, типовые формы некоторых видов (*Callitris macleyana*, по Engler, Prantl, 1926), неоднозначные «ювенильные» формы (*Cryptomeria japonica* ‘Elegans’). В последнем случае вообще не ясен смысл применения термина «ювенильный», так как первые листья проростка шиловидные, как у взрослых. Возможно гетеротопия семядольных листьев один из путей формирования игловидных листьев у Pinopsida (второй – уплощение шиловидных листьев).

Брахибласты *Pinus* представляют собой результат переноса программы развития семядольного узла на верхушку укороченного побега, изначально имевшего неопределенное число зеленых листьев. В данном случае, этот брахибласт можно рассматривать как интегрированный модуль, аналогичный листу. На наш взгляд, именно различия в программе развития семядолей и иных листьев создали предпосылки для интеграции брахибласта у *Pinus* в структуру конвергентно сходную с листом, своеобразный радиально симметричный аналог или параллелизм с филлокладиями *Phyllocladus* и *Sciadopitys*.

Билатеральные листостебельные брахибласты с недетерминированным числом листьев. Укороченные побеги с относительно тонкой осью и двурядно расположенными листьями. Могут иметь оформленную верхушечную почку, боковую почку в базальной части побега или не иметь оформленных почек. Характерны для родов *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium*, некоторых видов рода *Dacrycarpus*.

Однолетние билатеральные листостебельные брахибласты имеются у родов *Glyptostrobus* и *Taxodium* (Рис. А71.). Они образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. Боковые почки на ростовых побегах образуются в пазухах листьев (у *Glyptostrobus* – чешуевидных, у *Taxodium* – ланцетных или линейно-ланцетных) и за один сезон реализуются лишь частично. Возможно, почки в пазухе листа (на границе листовой подушки) могут формироваться неоднократно. Боковые почки, из которых весной отрастают пролептические брахибласты, осенью практически не различимы. У *Taxodium* почка возобновления брахибласта формируется под корой в результате базитонного ветвления (Doak, 1935). Брахибласты несут 30-50 зелёных очередных листьев, расположенных двурядно в одной плоскости. Стебель неутолщённый. При отрастании апикальная меристема брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отдельного слоя и веточного рубца.

Однолетние или многолетние с базисимподиальным возобновлением билатеральные брахибласты имеются у *Metasequoia glyptostroboides* (Рис. А72.). Они образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах (обычно сериальных по отношению к силлептическим боковым ауксибластам), либо из почки возобновления брахибласта предыдущего года. Почка возобновления брахибласта формируется в пазухе одной из почечных чешуй, у силлептического побега в пазухе предлиста или сериально по отношению к самому брахибласту. Базисимподиальное нарастание возможно в течение 3-5 лет, при этом сохраняется хорошо заметное основание предыдущего побега из нескольких метамеров. Брахибласты несут 30-50 супротивных зелёных листьев,

расположенных в одной плоскости. Отделительный слой образуется выше почки возобновления.

## 5.2. Типы филломорфных ветвей

У изученных хвойных имеются следующие варианты строения **филломорфных ветвей** (Матюхин, 2010).

*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, с. 308), но практически тождественные структуры характерны для других видов *Tsuga*, а также родов *Abies*, *Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Keteleeria*, *Picea*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Pseudotaxus*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Taxus*, *Torreya* (Матюхин, 20126, 2017).

У многих видов *Abies* и представителей других указанных родов из-за поворота черешков и дифференцированного роста листовые пластинки размещаются преимущественно в одной плоскости (Рис. А73.). Побег растет горизонтально или перпендикулярно основному световому потоку.

Очень сходны с предыдущими филломорфные ветви родов *Agathis* и *Nageya*. У этих родов филломорфные ветви имеют ограниченный рост - один или два периода роста, после чего верхушечная почка тормозится и отмирает. Листья широкие, со многими дихотомирующими при основании пластинки жилками. Листорасположение супротивное или почти супротивное, у ростовых побегов – спиральное. Филломорфные ветви у этих родов опадают целиком или фрагментарно, оставляя веточный рубец.

У *Abies amabilis* и видов *Tsuga* листья, расположенные на верхней стороне оси побега укорачиваются и разворачиваются вдоль этой оси (Рис. А73.). В обоих случаях устьичные полосы находятся на



морфологически нижней стороне. У *Abies amabilis*, как и у всех пихт, листья над верхней поверхностью стебля проворачиваются вокруг продольной оси и к световому потоку оказывается обращена сторона без устьичных полосок. У видов *Tsuga* листья на верхней поверхности стебля плагиотропных побегов расположены устьичными полосками вверх. «Гетерофиллия» такого типа для филломорфных ветвей других родов не характерна.

Схожие по структуре функционированию филломорфные ветви наблюдаются у изученных родов семейства *Taxaceae* (*Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Pseudotaxus*, *Taxus*, *Torreya*). У указанных родов плагиотропные дорсовентральные боковые ветви несут ложно двурядные листья расположенные в горизонтальной плоскости. К моменту отрастания их дальнейшая судьба неопределенна, из них могут сформироваться как скелетные оси, так и недолгоживущие трофические побеги, которые можно рассматривать как филломорфные ветви типа *Tsuga*.

У *Sequoiasempervirens* боковые побеги последнего порядка ветвления по строению также соответствуют филломорфным ветвям типа *Tsuga*, но могут формироваться из сериальных боковых почек (Рис. А74.). Верхушечная почка после отрастания такого побега может полностью расходоваться.

Многолетние билатеральные филломорфные ветви имеются у видов рода *Dacrycarpus*, таких, как *D. imbricatus*. Филломорфные ветви образуются пролептически за один период роста на радиальносимметричных, силлептически ветвящихся ростовых побегах с чешуевидными листьями (Рис. А75.). Филломорфные ветви несут игловидные листья, расположенные в одной плоскости, сходные с листьями других мелколистных *Podocarpaceae*, но сжатые с боков. При отрастании верхушка полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Филломорфные ветви живут 3-5 лет, затем отмирают и опадают целиком. Отделительный слой возникает в основании побега. Филломорфные ветви у этого рода испытывают существенные

преобразования: у них уплощается стебель, практически образует с листьями единую перистую структуру.

*Разветвленные филломорфные ветви, подобные дваждыперистосложным листьям.* У родов *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium* билатеральносимметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвленных филломорфных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, либо фрагментарно, оставляя веточные рубцы.

У видов рода *Phyllocladus*, начиная с виргинильного возрастного состояния, боковые ассимилирующие побеги представлены филломорфными ветвями, в состав которых вместо листьев входят филлокладии. Эти ветви вполне подобны филломорфным ветвям родов *Agathis* и *Nageya*, но на месте супротивных листьев со многими жилками располагаются филлокладии (Рис. А76).

*Филломорфные ветви в виде дорсивентральных, разветвленных в одной плоскости систем побегов.* Эти системы побегов с тонкой уплощенной осью и чешуевидными, плотно прилегающими к ней диморфными (фациальными и латеральными) листьями. Интенсивно, до третьего-четвертого порядка, ветвятся в одной плоскости. Число таких боковых, ветвящихся в одной плоскости систем побегов у *Chamaecyparis* может достигать более 20 за один период роста (Матюхин, Фролова, 2015, Фролова, Матюхин, 2018а, 2018б). Обычно нарастание продолжается 2-3 года (Рис. А77.). Верхушки боковых побегов в этих системах либо прекращают свою деятельность, оставаясь вегетативными, либо формируют микростробилы, которые после рассеивания пыльцы отмирают. 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 дорсовентральные системы побегов, с ограниченным ростом и относительно

небольшой продолжительностью жизни, аналогичны сложным или простым рассеченным листьям. Это позволяет считать эти системы побегов одним из вариантов филломорфных ветвей.

Такие филломорфные ветви характерны для родов: *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, части видов *Cupressus*, *Fokienia*, части видов *Juniperus*, *Microbiota*, *Platycladus*, *Thuja*, *Thujopsis*.

У *Cupressus vietnamensis* (впервые был описан под другим названием – см. Farjon et al., 2002) в побеговой системе четко различаются радиально-симметричные ростовые побеги и дорсовентральные трофические побеги с ограниченным ростом. Трофические побеги с диморфными листьями и уплощенным стеблем объединены в системы, ветвящиеся в одной плоскости, после завершения роста через несколько лет отмирают и опадают целиком. Ростовые побеги имеют более длинные междоузлия, со временем либо формируют скелетные ветви, либо завершаются укороченным побегом (Рис. А78.). На трофических побегах в соседних узлах чередуются два типа чешуевидных листьев: приросшие к плоской части уплощенной оси – фациальные, а также сложенные продольно и отстоящие от оси – латеральные. На нижней стороне ветви фациальный лист и половинки латеральных листьев несут устьичные полосы

Трофические побеги образуют филломорфные ветви с очень своеобразными побегами последнего порядка (Матюхин, 2011в). Эти побеги сильно уплощенные, с диморфными листьями. Фациальные листья ромбические, прижатые, латеральные – сложенные вдоль, очень длинные (верхушки листьев, N-ной пары оказываются на уровне оснований пары N+3), оказываются вложенными друг в друга (Рис. А79). В результате получается листоподобный неразветвленный побег, габитуально сходный с крупнозубчатой листовой пластинкой или с кладодиями некоторых эпифитных *Cactaceae*.

«Перистые» филломорфные ветви *Chamaecyparispisifera* 'Plumosa'.

Листья у таких побегов одинаковой длины, с округлой спинкой, с широкими основаниями, равномерно сужающиеся, и притупленной немного отходящей верхушкой (Рис. А80.). Они сходны с шиловидными листьями, обычными для части родов кипарисовых и араукариевых (Laubenfels, 1953, Мейен, 1987). В отличие от шиловидных листьев, листья 'Plumosa'-типа не имеют восходящей части основания листа (есть только нисходящая) и не образуют листовых подушек. Такие листья располагаются супротивно на веточках последнего порядка, входящих в системы побегов, с продолжительно нарастающей центральной осью и боковыми веточками с ограниченным ростом. Такие побеги характерны для большинства араукарий, только у последних шиловидные листья. Листья ростовых побегов сильно заостренные и отходят от оси под большим углом.

Такие же системы побегов известны у некоторых кипарисов (*Cupressus cashmeriana* и др.), листья которых сходны с листьями указанных форм кипарисовиков. Можно предположить, что этот тип листьев у кипарисовиков результат онтогенетической программы, общей с кипарисами, и иллюстрирует закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И.Вавилова и «правила Кренке» (Мейен, 1978). Такое морфогенетическое преобразование не гетеротопия в узком смысле, но показывает сходное явление.

### 5.3. Филлокладии

У изученных хвойных имеются следующие варианты строения **филлокладиев**.

*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). У ювенильных растений в пазухах зеленых игловидных листьев главного побега (Troll, 1937). Располагаются на ортотропных побегах по спирали, на филломорфных ветвях двурядно (Рис. А23, А76). Филлокладии представляют собой сросшиеся осевые и листовые части боковых систем побегов, ветвящихся в одной плоскости до третьего порядка. Сравнивая зачатки филлокладиев *Phyllocladus* и их строение по завершении отрастания, можно предполагать их равномерный поверхностный рост, при котором в формирование конечной структуры свой вклад вносят и зачатки листьев, и зачатки осей. Кроме *Phyllocladus* такие филлокладии указаны для ископаемого рода *Protophyllocladus* (Cupressaceae) (Основы палеонтологии, 1963, Мейен, 1987, Nosova, Golovneva, 2014).

*Билатеральные филлокладии с детерминированным числом метамеров* (тип *Sciadopitys*). Плоские линейные укороченные побеги, большая часть которых образована сросшимися листьями. У *Sciadopitysverticillata* Siebold et Zucc. эти линейные уплощенные листоподобные органы формируются в пазухах чешуевидных листьев на ростовых побегах (Рис. А34). Верхушки этих специализированных побегов раздвоены, на верхней и нижней сторонах имеются желобки. На абаксиальной стороне желобок с папиллами, между которых располагаются устьица.

По мнению W. Troll (Troll, 1937), эти побеги образуются в результате интеркалярного роста за счет меристемы, локализованной ниже двух бугорков – зачатков листьев пазушного брахибласта. Пазушный комплекс оказывается частично сходным с брахибластами сосен, но, в отличие от них не имеет чешуевидных листьев и сохраняющегося апекса, интеркалярная меристема локализована не в основании отдельного ассимилирующего листа,

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

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

Эти побеги имеют ограниченный рост (один-два периода внепочечного роста, по завершении которого верхушечная меристема отмирает), радиальную симметрию и четко выраженную дифференциацию на осевую часть и листья. Последние относительно крупнее листьев ростовых побегов, оси тоньше. Часто эти побеги повислые. После нескольких лет жизни отмирают и опадают целиком, с образованием веточных рубцов. Могут быть силлептические и пролептические. Исходя из перечисленных свойств, такие побеги можно считать аналогами рассеченных листьев.

Характерны для *Cryptomeria*, *Sequoiadendron*, *Taiwania*, части видов *Athrotaxis*, *Dacrydium*. Это побеги последнего порядка на боковых скелетных ветвях. При хорошем освещении в пазухах листьев у некоторых образуются микростробилы.

Очень сходные побеги образуются у ювенильных особей *Araucaria* секции *Eutacta* и *Intermedia*, *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Platycladus*, *Tetraclinis*, *Widdringtonia*. У кипарисовых такие побеги образуются только в первые годы жизни (до 5, максимум до 10 лет), несут игловидные ювенильные листья. У видов *Araucaria* (*A.heterophylla*, *A.columnaris* и др.) побеги такого типа несут шиловидные листья.

Специализированные вегетативные трофические побеги имеются у 28 родов из 43 изученных и встречаются во всех современных семействах хвойных.

Специализированные трофические побеги у хвойных подобны крупным листьям цветковых (*Palmae*, *Parapa*, *Araceae* и др.) и вайям папоротниковидных (*Polypodiopsida*) и схожи с ними по ряду свойств (тип симметрии, продолжительность роста, срок жизни). Одновременно, разветвленные системы побегов негомологичны макрофилльным листьям. В данном случае, возможно обсуждать псевдоциклическое сходство структур, чему посвящена следующая глава.

## ГЛАВА 6. ПСЕВДОЦИКЛИЧЕСКОЕ СХОДСТВО ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ.

В настоящее время возрождается интерес к псевдоциклическим явлениям в эволюции растений (Нотов, 1999, Федорова, 2001 и др.). Концепция эволюции по типу псевдоциклов, как и само понятие «псевдоцикл», предложено Анри Госаном в 50-е годы XX века (Gaussen, 1952). Она заключается в повторяющихся преобразованиях с сочетанием усложнения и редукции, что возникает сходство цветка и соцветия. Такие внешне сходные формы могут периодически возникать на протяжении сравнительно-морфологического ряда, который при этом уподобляется спирали. Один виток этой спирали, заключенный между двумя сходными формами, назван псевдоциклом. В ходе эволюции структура (а возможно, и организм в целом) проходит поочередно три стадии: примитивную, эволюированную и сверхэволюированную. В результате сверхэволюированная структура оказывается сходной с примитивной, но сходство это внешнее, так как сверхэволюированная структура построена из других элементов и находится на более высоком эволюционном уровне. Такой отрезок эволюционного пути от примитивной структуры до подобной, но не идентичной ей, сверхэволюированной, назван псевдоциклом, так как он представляет собой не настоящий замкнутый цикл, а виток спирали. Псевдоциклы в эволюции структуры могут иметь место не однажды, причем сверхэволюированная структура выступает в качестве примитивной в следующем псевдоцикле, являясь основанием его (Кузнецова, 1986).

Нами были рассмотрены псевдоциклическое сходство вегетативных побегов хвойных (Pinopsida). Насчитывая, по разным оценкам, от 546 до 630 видов (Farjon, 2001, Eckenwalder, 2009), современные хвойные преимущественно деревья и кустарники, очень редко кустарнички и



паразиты. При несопоставимом с цветковыми числе древесных видов, они практически не уступают им по разнообразию вегетативных побегов. Некоторые типы специализированных вегетативных побегов хвойных не имеют подобных у других высших растений.

Для корректного сравнения в качестве объекта у хвойных следует рассматривать не побег как универсальную единицу структуры тела растения (Гатцук, 1974, Кузнецова, 1995), а системы побегов, возникающие за один период внепочечного роста. Эти структуры Л.Е.Гатцук в неопубликованных материалах своей диссертации (1970) назвала системами элементарных моноритмических побегов (подробнее см. Манина, Матюхин 2010, Матюхин, 2012), а в данной работе как моноритмические системы побегов (МСП). Они могут быть неразветвленными и тогда тождественны элементарным побегам (Грудзинская, 1960, Гатцук, 1974, 2008), а могут состоять из многих осей, формирующихся за счет силлептического ветвления. Такие системы позволяют отчасти компенсировать ограниченные размеры листьев и дают возможность наращивать необходимую фотосинтетическую поверхность.

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).

Эволюцию по типу псевдоцикла, на наш взгляд, имеет смысл рассматривать в пределах семейств, которые, согласно современным представлениям (Farjon, 2008), представляют собой древние монофилетические группы. Особенности морфологии ныне живущих представителей дают возможность показать морфогенетическую возможность конкретных траекторий эволюции по типу псевдоциклов.

Среди современных представителей класса центральной, стволовой группой можно считать семейство Cupressaceae. В пределах этого семейства можно построить несколько структурно-морфологических рядов, которые могут рассматриваться как псевдоциклы. Первым таким примером может быть ряд: *Juniperus* – *Cupressus cashmeriana* – *Platycladus* – *Protophyllocladus* (Рис. 43). Последний элемент ряда – вымерший род, но приводится как характеризующий потенциальные возможности семейства.

В этом ряду первый псевдоцикл начинается с радиальносимметричного побега, листья которого имеют достаточно развитые пластинки. Эта структура может рассматриваться как примитивная форма в этом псевдоцикле. Такие побеги представлены у видов рода *Juniperus*, особенно у относительно крупнолистных (*J. drupacea*, *J. rigida* и др.). Очень близкие по структуре побеги имеются у ювенильных особей *Neocallitropsis pancherii* и *Cupressus vietnamensis*, а также трофические побеги последнего порядка ветвления у *Chamaecyparis pisifera* ‘Boulevard’ и некоторых других форм этого вида (Рис. 43а).

Первыми эволюированными формами можно считать разветвлённые до первого-второго порядка МСП, образующиеся у *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Platycladus*, *Tetraclinis*, *Taiwania*. У части кипарисовых такие побеги образуются только в первые годы жизни (до 5, максимум до 10 лет), несут игловидные ювенильные листья, у других – в любой период онтогенеза. Боковые побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричны и чётко дифференцированы на осевую часть и листья. Последние относительно крупнее листьев ростовых побегов, они тоньше. Часто эти побеги повислые. После нескольких лет жизни отмирают и опадают целиком, с образованием веточных рубцов (Рис. 43б).

Следующей эволюированной формой являются МСП силлептически ветвящиеся в одной плоскости (Рис. 43в). У *Cupressus cashmeriana* такие системы побегов образуются в течении всей жизни, нарастают много

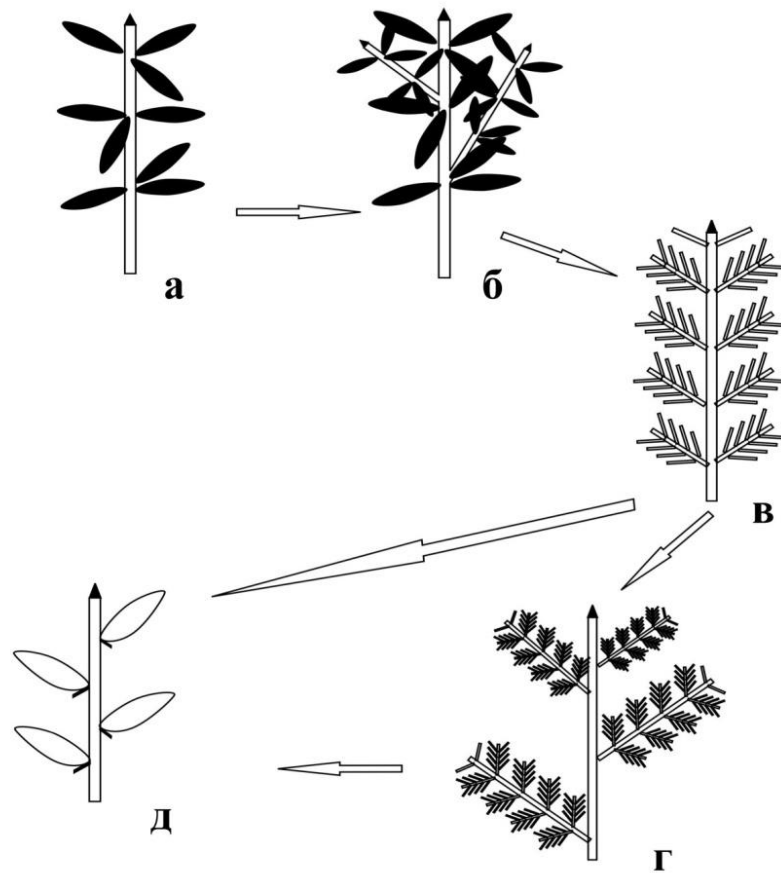


Рис. 43 Псевдоциклические структуры побегов в семействе Cupressaceae. а – неразветвленный побег у *Juniperus rigida*. б – моноритмическая система побегов (МСП) с силлептическими боковыми побегами первого порядка у *J. oxycedrus*. в – МСП с силлептическими боковыми побегами, ветвящимися до второго порядка у *Cupressus cashmeriana*. г – МСП с силлептическими боковыми побегами, ветвящимися до третьего порядка у *Platycladus orientalis*. д – побег с филлокладиями у рода *Protophyllocladus*. То же в сем. Podocarpaceae. а – неразветвленный побег у *Podocarpus elatus*. б – МСП с силлептическими боковыми побегами первого порядка у *P. acutifolius*. в – МСП с силлептическими боковыми побегами, ветвящимися до второго порядка у *Dacrydium lycopodioides*. г – МСП с силлептическими боковыми побегами, ветвящимися до третьего порядка у *Dacrycarpus imbricatus*. д – побег с филлокладиями у р. *Phyllocladus*.

сезонов, их центральные оси могут становиться скелетными. Сходные системы побегов имеются у плагиотропных ветвей *Cryptomeria*, *Juniperus*, *Taiwania*, форм из группы 'Plumosa' *Chamaecypariss pisifera*. Такие системы побегов наиболее известны у ювенильных особей видов *Araucaria* секции *Eutacta* (Araucariaceae). Силлептические боковые побеги образуются в одной плоскости, формируется своего рода «разветвленная филломорфная ветвь». Морфогенетические преобразования приведшие к этой эволюированной форме – полимерия (силлептическое ветвление) и планация (Zimmermann, 1930, 1965).

Следующей эволюированной формой рассматриваемого псевдоцикла можно считать системы побегов с тонкой уплощённой осью и чешуевидными, плотно прилегающими к ней диморфными (фациальными и латеральными) листьями. Такие системы побегов интенсивно ветвятся в одной плоскости до второго-третьего порядка (Рис. 43г). Верхушки боковых побегов в этих системах либо прекращают свою деятельность, оставаясь вегетативными, либо формируют мужские шишки, которые после рассеивания пыльцы отмирают. Разветвлённые 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 дорсовентральные системы побегов, с ограниченным ростом и относительно небольшой продолжительностью жизни, аналогичны сложным или простым рассечённым листьям. Это позволяет считать эти системы побегов одним из вариантов филломорфных ветвей.

Филлокладии типа *Protophyllocladus*, сходные с *Phyllocladus*, (Berry, 1903, Nosova, Golovneva 2014) демонстрируют наивысшую степень интеграции систем вегетативных побегов у хвойных (Рис. 43д). Согласно литературным данным (Troll, 1937), филлокладии *Phyllocladus trichomanoides*, представляют собой уплощенные сросшиеся системы

побегов, разветвленные до второго или третьего порядка (на рис. 43 переходы [в]→[д] и [г]→[д]). Более подробно структура филлокладиев у *Phyllocladus* описана П.Б. Томлинсоном и др. (Tomlinson et al., 1989)

Еще один пример псевдоциклического сходства у представителей семейства *Cupressaceae* можно наблюдать в ряду *Sequoia* – *Metasequoia* – *Glyptostrobus* (*Metasequoia*). В данном случае первый псевдоцикл начинается с радиальносимметричного побега (Рис. 44а), листья которого имеют достаточно развитые пластинки (например, ростовые ортотропные побеги *Sequoia*). У *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium* ростовые ортотропные побеги силлептически ветвятся, и рассмотрение их в качестве примитивной формы начала псевдоцикла, на наш взгляд, не вполне корректно. Эволюированной формой можно считать филломорфные ветви (в смысле Halle et al., 1978) *Sequoia* (Рис. 44б). Они уплощенные, подобны перистым листьям, но такая система побегов недетерминирована, и, при изменении условий, может становиться ортотропной и радиальносимметричной.

Сверхэволюированной формой являются билатеральные листостебельные брахибласты с недетерминированным числом листьев (укороченные побеги с относительно тонкой осью и двурядно расположенными листьями). У *Metasequoia* они имеют оформленную боковую почку в базальной части побега (Рис. 44в), у *Glyptostrobus* и *Taxodium* (Рис. 44г) оформленные почки скрыты под корой (Doak, 1935). Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. Боковые почки на ростовых побегах образуются в пазухах листьев и за один сезон реализуются лишь частично. Боковые почки, из которых весной отрастают пролептические брахибласты, осенью практически не различимы снаружи. Брахибласты несут 30-50 зелёных очередных листьев, расположенных двурядно. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходится, не

образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отдельного слоя. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Sequoia* и *Tsuga*, но имеют детерминированный

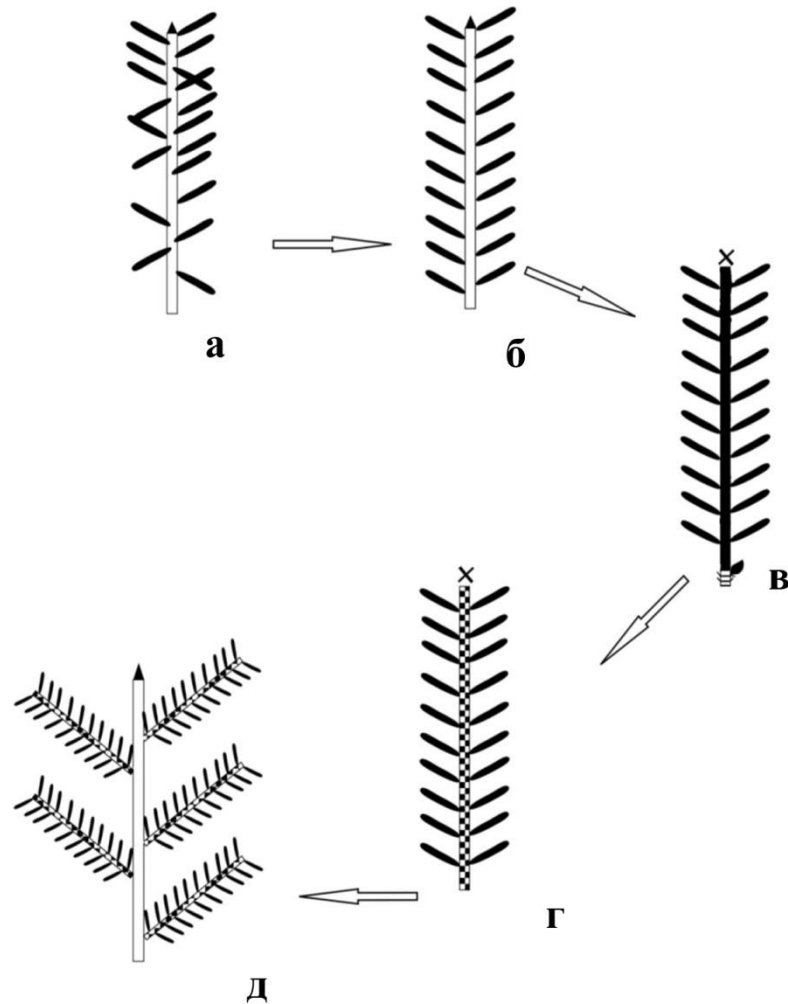


Рис. 44. Псевдоциклические структуры побегов в семействе Cupressaceae. а – неразветвленный радиально-симметричный побег у *Sequoia sempervirens*. б – уплощенная филломорфная ветвь у *S. sempervirens*. в – многолетний базисимподиальный перистый брахибласт *Metasequoia glyptostroboides* однолетней на большем протяжении осью и почкой возобновления в области почечного кольца. г – однолетний перистый брахибласт *Taxodium distichum*. д – моноритмическая система побегов с силлептическими перистыми однолетними брахибластами у *T. distichum*. Однолетние оси зачернены.

рост и живут один сезон. Брахибласты *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium* функционально соответствуют перистым листьям покрытосеменных растений.

У монотипных родов *Glyptostrobus* и *Metasequoia* билатеральносимметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям (Рис. 44д). Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям. Сначала опадают отдельные брахибласты, затем оси, на которых они располагались, подобно рахисам дважды перистосложных листьев. По отношению к этим структурам брахибласты *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium* следует рассматривать как примитивные формы второго псевдоцикла, а сами структуры – как его сверхэволюированные формы. Эти разветвленные однолетние системы побегов могут выступать как примитивные в следующем витке псевдоцикла, когда такие системы, возникшие за один период роста на очень мощных ветвях, образуют папоротниковидные вайеподобные системы побегов, ветвящиеся до 3 и более порядка, у которых брахибласты псевдоциклически сходны с «перышками» вайеподобных листьев.

В семействе Podocarpaceae родов *Dacrydium*, *Nageya*, *Phyllocladus*, *Podocarpus* можно наблюдать системы побегов, которые образуют псевдоциклы, сходные по структуре с псевдоциклами у Cupressaceae (Рис. 43).

Первый псевдоцикл начинается с радиальносимметричного побега, листья которого имеют достаточно развитые пластинки. Такие побеги представлены у видов рода *Podocarpus* s.str., особенно у относительно крупнолистных *P. elatus*, *P. macrophyllus*, *P. dispersus* и др. Эта структура может рассматриваться как примитивная форма в данном псевдоцикле (Рис.

43а). МСП с силлептически ветвящимися боковыми побегами имеются у многих мелколистных *Dacrydium* (*D. comosum*, *D. gracile*, и др.) и *Podocarpus* (*P. acutifolius*, *P. totara* и др.). Это эволюированная форма тождественная крупнолистным *Cupressaceae* (*Juniperus*, ювенильные побеги многих родов – Рис. 43б). Следующей эволюированной формой являются МСП силлептически ветвящиеся в одной плоскости (Рис. 43в, 43г). Такие системы побегов характерны для некоторых видов *Dacrydium* (*D. araucarioides*, *D. lycopodioides*) и тождественны таковым у *Cupressaceae*. Сверхэволюированной формой в этом псевдоцикле можно считать филлокладии *Phyllocladus* (Рис. 43д).

Для побеговых систем *Podocarpaceae* характерны и другие варианты псевдоциклического сходства. Как примитивную форму этого псевдоцикла можно рассматривать ростовые радиальносимметричные побеги рода *Nageya* (Рис. 45а). Первой эволюированной формой данного псевдоцикла 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. 45б, 45в). Последние имеют не более 2-3 периодов роста, функционируют как ассимилирующие органы несколько сезонов, а затем опадают, оставляя веточные рубцы.

Сверхэволюированной формой первого псевдоцикла такого типа у современных *Podocarpaceae* можно считать филлокладии рода *Phyllocladus* (Рис. 45г). 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, ветвящихся в одной плоскости до 2-3 порядка. Сравнивая зачатки филлокладиев *Phyllocladus* и их строение по завершении отрастания (Troll, 1937, Tomlinson et al., 1989), можно предполагать их равномерный



поверхностный рост, при котором в формирование конечной структуры свой вклад вносят и зачатки листьев и зачатки осей.

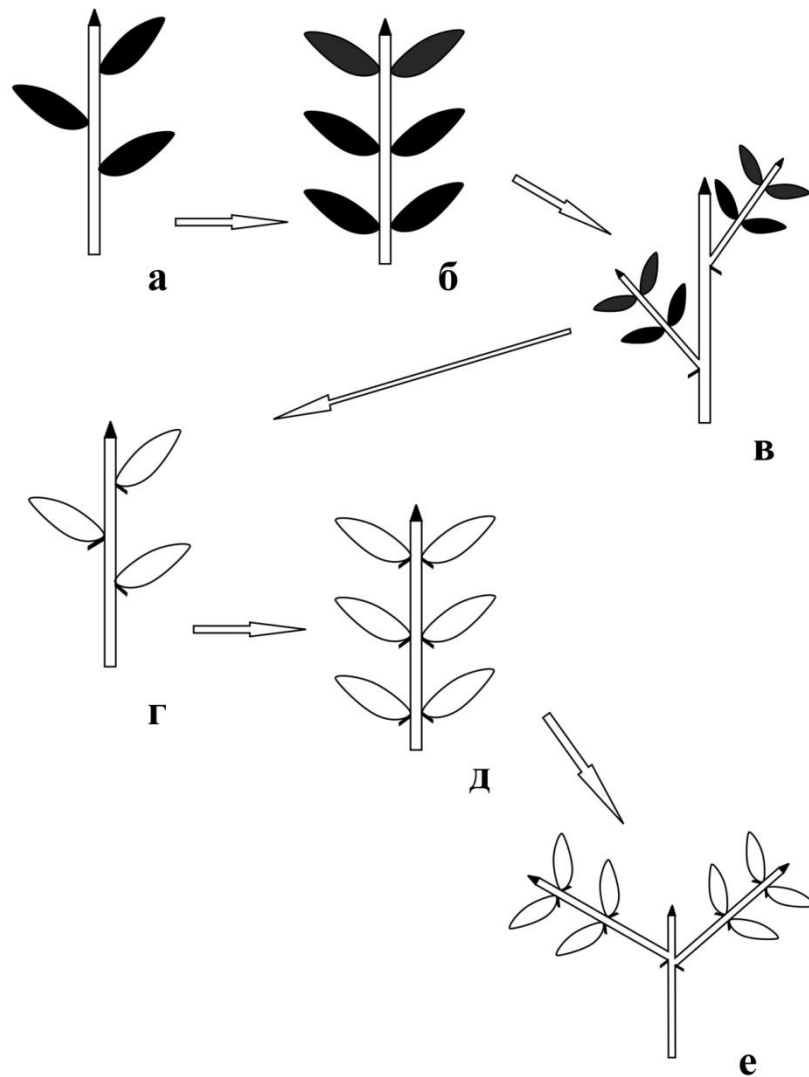


Рис. 45.. Псевдоциклические структуры побегов в семействе Podocarpaceae. а– ростовой радиально-симметричный побег у видов рода *Nageya*. б– уплощенная филломорфная ветвь у *Nageya*. в– МСП с силлептическими филломорфными ветвями у *Nageya*. г– ростовой радиально-симметричный побег с филлокладиями у рода *Phyllocladus*. д– уплощенная филломорфная ветвь с филлокладиями у *Phyllocladus*. е– МСП с силлептическими филломорфными ветвями, с филлокладами у *Phyllocladus*.

Одиночные филлоклады псевдоциклически сходны с листьями – макрофиллами синтеломного происхождения с развитыми пластинками, а сами они являются примитивной формой следующего псевдоцикла.

Эволюированной формой второго «витка» псевдоцикла являются филломорфные ветви у *Phyllocladus*, в состав которых вместо листьев входят филлоклады (Рис. 45д, 45е). Они псевдоциклически сходны с филломорфными ветвями *Nageya* (один «виток») и перистыми (сложными или рассеченными) листьями других семенных растений. Подобные филломорфные ветви имеются также у *Phyllanthus* sect. *Xylophylla* (Troll, 1937).

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 псевдоциклическом ряду побегов сосновых можно рассматривать взрослые радиальносимметричные побеги *Abies*, *Keteleeria*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* (Рис. 46а), а также ауксибласты *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix* и ювенильные побеги некоторых сосен (*Pinus canariensis*, *P. pinea* и др.).

Первая эволюированная форма псевдоцикла представлена укороченными побегами видов рода *Tsuga*. Они могут формироваться на удлинённых побегах как силлептически, во время роста этих побегов, так и пролептически из почек, сформированных на предыдущем приросте. Укороченные побеги имеют 5-10 метамеров с зелёными листьями и верхушечную почку (Рис. 46б). Длина междоузлий сопоставима с таковой у ростовых побегов, но число метамеров значительно меньше. Модус

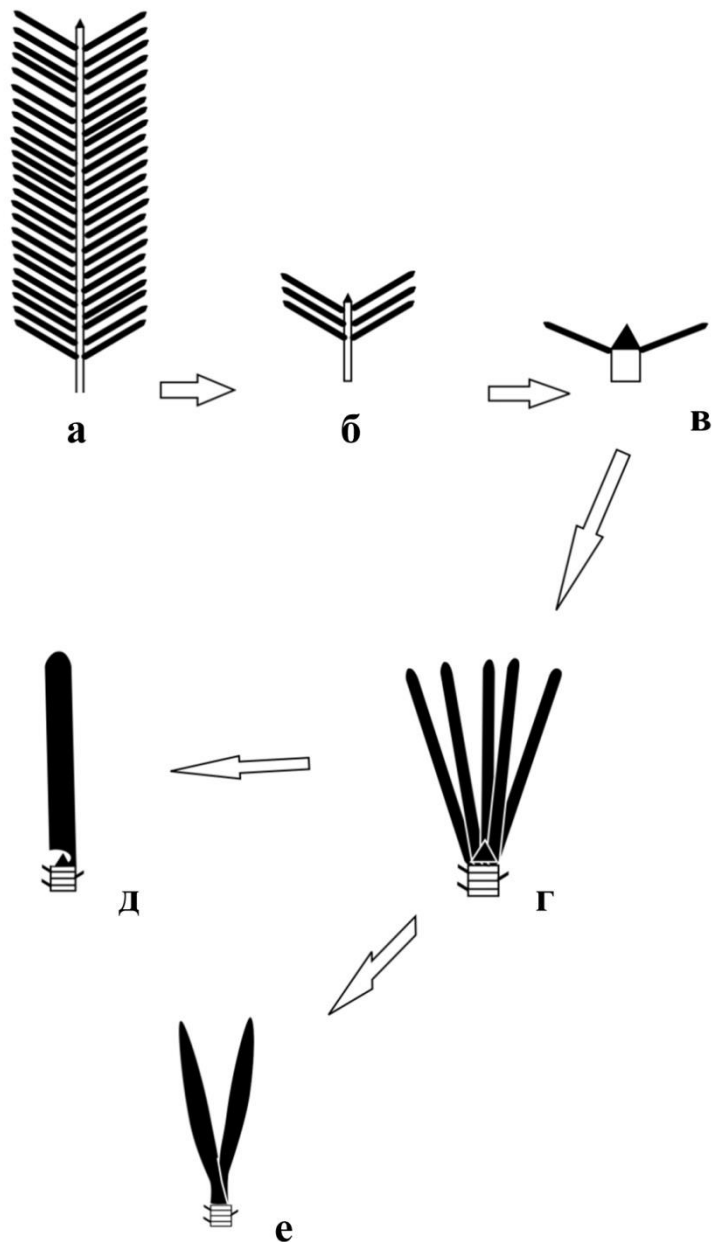


Рис. 46. Псевдоциклические ряды в семействе Pinaceae. а – удлиненный побег *Abies*. б – брахибласт *Tsuga* неопределенным числом метамеров и достаточно протяженными междоузлиями. в – брахибласт *Pseudolarix amabilis* неопределенным числом метамеров и листьями, ориентированным по образующей конуса. г – брахибласт *Pinus strobus* с пятью зелеными листьями. д – брахибласт *P. monophylla*. Ауксибласт, несущий такие брахибласты, псевдоциклически сходен с побегом *Abies* или *Picea*, несущем листья, а не брахибласты. е – брахибласт *P. krempfii*.

морфогенетического преобразования – редукция числа и, отчасти, длины междоузлия.

Вторая эволюированная форма псевдоцикла представлена укороченными побегами видов родов *Cedrus*, *Pseudolarix* и *Larix* (Рис. 46в). От первой эволюированной формы эти брахибласты отличаются сильно укороченными междоузлиями, длина которых меньше, чем у узлов. У *Cedrus* и *Pseudolarix* эти побеги имеют цилиндрические многолетние стебли с хорошо заметными после опадания листьев границами приростов (почечными кольцами). У *Larix* они до 3-5 лет полушаровидные, затем цилиндрические, без явных границ приростов. Число зеленых листьев до 30 и более. Нарастание таких побегов у *Cedrus deodara* в условиях Черноморского побережья Кавказа может продолжаться не менее 20 лет.

Третьей эволюированной формой являются радиальные побеги с детерминированным числом листьев. Они характерны для рода *Pinus*. Укороченные побеги с диморфными, плёнчатыми чешуевидными и зелёными ассимилирующими, листьями (Рис. 46г). Плёнчатые листья у разных видов в числе 8 – 20, очерёдные, ассимилирующие – по 2, 3, 5 (редко по 1 или 4) почти супротивные или в ложных мутовках (Troll, 1937, Gaussen. 1961). Сохраняется верхушечная меристема, способная, в случае повреждения почек ауксибласта, формировать почку. Зелёные ассимилирующие листья линейные, по длине значительно превосходят осевую часть побега, а по ширине равны или меньше её диаметра, способны к продолжительному интеркалярному росту за счёт «влажной камеры», созданной чехлом из плёнчатых листьев. Плёнчатые листья отмирают в течение текущего периода вегетации и, либо опадают, либо остаются на брахибласте до его собственного опадения, образуя «влагалище». Зелёные ассимилирующие листья живут в течение 2 и более лет, в зависимости от особенностей вида и внешних условий, и опадают вместе с осью брахибласта (иногда часть листьев может опадать самостоятельно).

Сверхэволюированной формой в рассматриваемом псевдоцикле являются системы побегов *Pinus monophylla* (Рис. 46д). У этой сосны развивается брахибласт, несущий один зелёный лист, брактя и чехол из катафиллов со временем отмирают. Однолистные брахибласты псевдоциклически сходны с игловидными листьями *Abies*, *Picea* и др.

Как еще одну сверхэволюированную форму данного псевдоцикла можно рассматривать брахибласты *Pinus krempfii* (Рис. 46е), по структуре сходные с типичными брахибластами других сосен. Ассимилирующие листья ланцетные или линейно-ланцетные, их ширина значительно (в 3-5 раз) превосходит диаметр осевой части укороченного побега. Для зелёных листьев также характерен интеркалярный рост. Чехол из плёнчатых листьев не цилиндрический, а уплощённый, по завершении роста опадает. Для таких брахибластов свойственны 2 зелёных листа, сдвинутых относительно друг друга подобно лезвиям ножниц (Платонова, Филин, 2013). Такой своеобразный брахибласт не характерен для других видов рода *Pinus* (Troll, 1954). Брахибласт *Pinus krempfii* целесообразно, на наш взгляд, рассматривать отдельно от брахибластов прочих сосен. Переход от многолистных (имеются ввиду ассимилирующие зеленые листья) брахибластов к однолистным типа *Pinus monophylla* является результатом редукции, а к уплощенным типа *Pinus krempfii* – планации в терминах теломной теории (Zimmermann, 1965). Это позволяет считать *P. krempfii* отдельной сверхэволюированной формой, псевдоциклически сходной не с листьями современных Pinaceae, а с более архаичными, вильчатыми на верхушке, листьями палеозойских *Buriadia* и *Lebachia* (Мейен, 1987).

У *Sciadopitysverticillata* (Sciadopityaceae) имеются плоские линейные пазушные структуры, большая часть которых образована сросшимися листьями. Эти линейные уплощенные листоподобные органы формируются в пазухах чешуевидных листьев на ростовых побегах. Верхушки этих специализированных побегов раздвоены, на верхней и нижней сторонах

имеются желобки. На абаксиальной стороне желобок с папиллами, между которых располагаются устьица.

По данным, приведенным В.Троллем (Troll, 1937), эти побеги образуются в результате интеркалярного роста за счет меристемы, локализованной ниже двух примордиев листьев пазушного побега. Пазушный комплекс оказывается частично сходным с брахибластами сосен, но, в отличие от них не имеет чешуевидных листьев, выраженной осевой части и сохраняющегося апекса. Интеркалярная меристема локализована не в основании отдельного ассимилирующего листа, а ниже. В результате два листа развиваются как единое целое, а пазушный побег может быть назван филлокладием.

По облику эти филлокладии сходны с ювенильными листьями, которые отличаются формой (линейно-ланцетные с острой нераздельной верхушкой) и двумя устьичными полосками на абаксиальной стороне. Такие листья образуются у части проростков выше семядолей, с которыми весьма сходны по строению. Остальные проростки сразу после семядольного узла формируют ростовой побег с филлокладиями. Вероятно, что наличие такого полиморфизма побегов можно рассматривать как псевдоцикл. Побеги с ювенильными листьями представляют собой примитивную форму, а с филлокладиями - сверхэволюционированную. Эволюционированные формы неизвестны.

Имеющиеся особенности организации побегов и побеговых систем у хвойных (брахибластов, филломорфных ветвей и филлокладиев разной организации и происхождения) а также их комбинаций (филломорфных ветвей из филлокладиев или филломофных ветвей) позволяют выявить морфологические ряды, демонстрирующие свойства псевдоциклов.

На наш взгляд, это явление связано с утратой листовой пластинки папоротниковидного листа (у хвойных листья либо чешуевидные, либо с

пластинкой филлодийного происхождения). Листья Pinopsida представляют собой филлодии – уплощенные листоподобные черешки сложно расчлененных листьев предковых форм (Мейен, 1987, 2009). Возможности по увеличению поверхности таких листьев ограничены, что привело при освоении гумидных местообитаний к формированию систем побегов, псевдоциклически сходных с листьями-макрофиллами.

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 (брахибласты, филломорфные ветви и т.п.) 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. Синкладный путь состоит в агрегации, дифференциации и срастании побегов. В результате формируется система побегов, своего рода «побег» из побегов, где боковые структуры с ограниченным ростом не листья, а сильно специализированные объединенные побеги.

В семействе Pinaceae имеется морфогенетический ряд, псевдоциклически сходный с последовательностью преобразований Циммермана, объясняющий происхождение листа путем редукции системы теломов в простую неразветвленную структуру. Такой псевдоцикл может быть назван редукционным. Такой путь – редукция осевой части побегов с агрегацией и уменьшением числа метамеров и утратой их частей. Подобное преобразование описывалось на примере соцветий как инволюция (Mangenot. 1952), т. е. редукция соподчиненных элементов флоральной единицы. Такие элементы представляют собой флоральные единицы предыдущей генерации, именно они часто подвергаются крайнему

упрощению (Кузнецова, 1986). В описанном случае происходит редукция осей системы побегов.

Морфологические ряды, состоящие из сходных стадий, прослеживаются у семейств *Araucariaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae*, что, возможно, свидетельствует в пользу их общего происхождения и длительной единой эволюции. Наличие специфичного псевдоцикла у *Pinaceae* свидетельствует в пользу их существенных отличий от других хвойных. У *Taxaceae* структуры типа псевдоциклов отсутствуют. У *Sciadopitysverticillata* имеется редуцированный псевдоцикл, состоящий только из примитивной и сверхэволюированной форм, а эволюированные формы неизвестны.

К сожалению, обсуждать значение псевдоциклического сходства для выяснения эволюционных отношений внутри семейств малопродуктивно. Так, например, род *Pinus*, демонстрирующий самые продвинутые сверхэволюированные элементы псевдоцикла, и род *Picea*, представляющий примитивную форму того же псевдоцикла, обнаруживаются в практически одновозрастных нижнемеловых отложениях (Klymiuk, Stockey, 2012; Falcon-Lang et al., 2016). У *Cupressaceae* филломорфные ветви сходного строения имеются независимо от систематического положения (Gadek et al., 2000) и у «северных» (*Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Fokienia*, *Platycladus*, *Thuja*, *Thujopsis*), и у «южных» (*Austrocedrus*, *Libocedrus*, *Papuacedrus*) родов. Они диффузно распределены в разных родах, свойственны только части видов рода (как у *Cupressus*). Это признаки побеговых систем всего семейства в целом и вряд ли возможно выстраивать последовательность изменения структуры псевдоциклов, сравнивая отдельные роды внутри семейства.

В силу ограниченности разнообразия систем вегетативных побегов у доступных *Taxaceae*, сближать их с той или иной филой, используя эту группу признаков, не представляется корректным. Возможно, отсутствие псевдоциклической эволюции побегов у этого семейства, объясняется его



близостью к базовой группе и свидетельствует о независимом происхождении от кордаитоподобных предков (Мейен, 1987).

В побеговых системах у хвойных выявлены морфологические ряды, демонстрирующие свойства псевдоциклов: боковые побеги приобретают отдельные свойства листьев (ограниченный рост, уплощение) и функционально замещают их; сами листья входят в их состав в качестве подчиненных структур.

Существуют, по меньшей мере, два типа таких псевдоциклов: синкладный, связанный с уплощением и срастанием побегов, и редукционный, связанный с утратой части осей.

Псевдоциклическое сходство побеговых систем у хвойных семейств *Araucariaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae* подобно и в значительной степени повторяется, что, на наш взгляд, свидетельствует в пользу их общего происхождения и длительной единой эволюции. Наличие специфичного псевдоцикла у *Pinaceae* свидетельствует об их довольно раннем обособлении от общего ствола эволюции всех хвойных.

Псевдоциклическое сходство в системах побегов *Pinopsida* наблюдается у специализированных трофических побегов и листьев: филломорфных ветвей *Agathis*, *Nageya*, в состав которых входят листья срединной формации, и у филломорфных ветвей *Phyllocladus*, в состав которых входят филлокладии. Псевдоциклически сходны ювенильные листья и филлокладии *Sciadopitys*, листья и брахибласты различной структуры у *Pinus*.

## 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 могут быть 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 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...

У многих родов, особенно с длительным периодом внепочечного роста, установлено силлептическое ветвление. Силлептически слабо разветвленные МСП имеют боковые ветви первого или второго порядка. Такое ветвление характерно как для ростовых, так и для трофических побеговых систем. Боковые ветви ростовых МСП позже образуют скелетные оси, трофических – быстро прекращают нарастание и через несколько лет опадают целиком.

Часто за один период роста побеги одновременно и нарастают и интенсивно ветвятся. Возникающие системы побегов оказываются разветвленными до пятого – шестого (редко больше порядка). Оси больших порядков ветвления могут ветвиться как в одной плоскости, так и в разных. Побеги последних порядков ветвления формируют боковые ветви с ограниченным ростом, опадающие целиком по завершении роста и функционирующие в течение нескольких лет как единый ассимилирующий орган.

У хвойных описаны силлептически разветвленные МСП с дифференцированными боковыми побегами. Это могут быть брахибласты разной степени дифференциации, филломорфные ветви и филлокладии.

Брахибласты представлены несколькими вариантами структуры. Мало специализированные, с несколькими периодами роста: с ограниченным числом метамеров (*Podocarpus*, *Tsuga*), которые почти неотличимы от метамеров ауксибластов; с неопределенным числом метамеров с укороченными междоузлиями (*Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*). У части родов хвойных имеются сильно специализированные, возникающие в результате силлептического ветвления, брахибласты с одним периодом роста: радиально симметричные многолистные (большинство видов *Pinus*), дорсивентральные, листья раздвигаются как лезвия ножниц (*P. krempfii*), однолистные радиально симметричные брахибласты (*P. monophylla*).

У хвойных обнаружены филломорфные ветви разного строения. Классические, у которых листья расположены в одной плоскости ложнодвурядно (*Tsuga*), двухэтажные, у которых кроме боковых рядов листьев, расположенных в одной плоскости, имеются сближенные, развернутые короткие листья на верхней стороне стебля филломорфной ветви (*Abies amabilis*), разветвленные опадающие (*Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium*), сильно ветвящиеся (*Chamaecyparis*), суккулентного облика (*Cupressus vietnamensis*), с филлокладиями (*Phyllocladus*).

У хвойных имеются листоподобные побеги с ограниченным ростом – филлокладии. По структуре они могут быть двух типов: синкладные, образующиеся в результате внутрипочечного срастания разветвленных осей (*Phyllocladus*), и редуccionные, возникающие как уплощение крайне специализированного бокового укороченного побега (*Sciadopitys*). Первый тип псевдоциклически сходен с листьями-макрофиллами цветковых и папоротников и представлен сросшимися системами боковых побегов образующимися из сильно разветвленных филломорфных ветвей типа

*Chamaecyparis*. Второй – псевдоциклически сходен с листьями-макрофиллами *Equisetopsida*, у которых срастание боковых систем осей сопровождалось редукцией возникающей структуры.

У форм, структурно отличающихся от типовых, часто обнаруживаются побеги с нехарактерным для типовых форм. Они отличаются листорасположением, симметрией, способом и местом ветвления, способом нарастания побегов. Так как адаптивные преимущества или недостатки таких систем невелики, а у особей много и иных вегетативных побегов, формируется и закрепляется отбором новые структуры. Создается возможность для дополнительной эволюционно перспективной изменчивости.

Вегетативное тело форм *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. 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 либо замирают, либо превращаются в микростробилы, через несколько лет эти системы побегов отмирают и опадают целиком.

Части кроны дерева формируются и функционируют в разных условиях освещения и аэрации. В разные фазы онтогенеза функционируют разные программы формирования побеговых систем. В результате переноса программ онтогенеза систем побегов, возникают разные формы в пределах видов. Адаптивная ценность их примерно одинакова и перераспределение в пределах кроны существенно не влияет на жизнеспособность организма в целом. Необычный облик повышает привлекательность форм в глазах человека, что увеличивает долю мутантных генов в искусственных

популяциях. Основной способ появления форм у хвойных – гетеротопия программ онтогенеза побегов.

Псевдоциклическое сходство боковых частей МСП с листьями. В побеговых системах у хвойных выявлены морфологические ряды, демонстрирующие свойства псевдоциклов: боковые побеги приобретают отдельные свойства листьев (ограниченный рост, уплощение) и функционально замещают их; сами листья входят в их состав в качестве подчиненных структур. В пределах хвойных существуют по меньшей мере два типа таких псевдоциклов: синкладный, связанный с уплощением и срастанием побегов, и редукционный, связанный с утратой части осей. Эволюция побеговых систем у хвойных по типу псевдоциклов обнаруживает значительное сходство у семейств Cupressaceae и Podocarpaceae, что, на наш взгляд, свидетельствует в пользу их общего происхождения и сходной эволюции систем побегов. Наличие специфичного псевдоцикла у Pinaceae свидетельствует об их довольно раннем обособлении от общего ствола эволюции всех хвойных. Псевдоциклическое сходство в системах побегов Pinopsida наблюдается у специализированных трофических побегов и листьев: филломорфных ветвей *Nageya*, в состав которых входят листья срединной формации, и у филломорфных ветвей *Phyllocladus*, в состав которых входят филлоклады. Псевдоциклически сходны ювенильные листья и филлоклады *Sciadopitys*, листья и брахибласты различной структуры у *Pinus*.

Моноритмические системы побегов приобретают черты надпобеговой организации: боковые силлептические ветви приобретают некоторые свойства листьев: ограниченный рост, дорсивентральную организацию, происходит дифференциация осей («суперстебли», «черешки», «рахисы»), малая продолжительность жизни.

Разные способы образования «сверхлистьев»: брахибласты сосен практически теряют способность к длительному нарастанию,

многочисленные зеленые листья брахибластов сокращаются в числе, меняется способ их расхождения (от «струй фонтана» до уплощенных «ножниц»). У «таксодиевых» филломорфная ветвь становится однолетней, точнее базисимподиально нарастающей системой побегов с почками возобновления в пазухах почечных чешуй, либо заметных (*Metasequoia*), либо скрытых под корой (*Taxodium*). Филлофункциональные ветви: малолетние побеги последнего порядка ветвления МСП у *Araucaria*, *Cryptomeria*, *Dacrydium*.

У многих родов, способных к вегетативному размножению, описано значительное число форм, отличающихся строением вегетативных побегов от типовых. Такие МСП могут быть тождественны МСП, характерным для родов других семейств. Перистые системы побегов кипарисовиков группы форм 'Plumosa' очень сходны с уплощенными системами побегов *Araucaria*, *Dacrydium*, ископаемого рода *Lebachia*. У Cupressaceae структура МСП форм часто связана с распространением программ развития отдельных типов побегов (ростовых, трофических, филломорфных ветвей и т.п.) на всю систему побегов.

У части хвойных обнаруживаются следующие особенности роста: на мощных ортотропных побегах образуются боковые силлептические ветви, которые продолжают рост плагиотропно. При этом рост исходного ортотропного побега тормозится без отмирания апекса. Перевершинивания при этом не происходит: крупная верхушечная почка продолжает формирование следующего прироста. Это явление свойственно не только араукариям, но и другим родам архаичных хвойных. Граничным условием этого является длинный безморозный вегетационный период: нужно время для отрастания ортотропной части системы побегов и для разворачивания горизонтальных плагиотропных частей прироста, обеспечивающие наращивание ассимилирующей поверхности, над уже развернутыми приростами.

## 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 пределе 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 редуционный, 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, В.И. Возобновление ели на вырубках. / В.И. Алексеев. – М., 1978. – 130 с.
2. Антонова, И.С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны. / И.С. Антонова. // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Том 2. под общей редакцией д.б.н. В.П. Викторова. – М., 2014. – С. 48-51.
3. Антонова, И.С. Архитектурные модели кроны древесных растений. / И.С. Антонова, О.В. Азова. // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 3. – С.10-32.
4. Антонова, И.С. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны. / И.С. Антонова, О.В. Азова, Е.В. Елсукова. // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3: Биология. – 2001. – Вып. 2. – № 11. – С. 67-78.
5. Антонова, И.С. О единицах морфологической структуры кроны древесных растений умеренной зоны. / И.С. Антонова, О.А. Белова. // Современные подходы к описанию структуры растения; под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. – Киров: Изд-во ВятГУ, 2008 а. – С. 94-102.
6. Антонова, И.С. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией. / И.С. Антонова, О.А. Белова. // Вестник ТверГУ. Сер.: Биология и экология. – 2008 б. – № 25 (85). – С.10-15.
7. Антонова, И.С. Об особенностях пространственно-временного строения побеговых систем некоторых древесных растений. / И.С. Антонова, О.А. Белова. // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М., 2009. – С.31-35.



8. Антонова, И.С. О модульной организации некоторых групп высших растений. / И.С. Антонова, Н.Г. Лагунова // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60. – № 1. – С.49-59.
9. Антонова, И.С. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны. / И.С. Антонова, Н.В. Николаев// Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений», Киров. – 2004. – С.10-12.
10. Антонова, И.С. Изменение кроны *Diospyrus lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем. / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология, – 2009. – № 12. – С.65-76.
11. Антонова, И.С. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно континентального климата. / И.С. Антонова, М.М. Шаровкина. // Ботанический журнал. – 2012. – Том 97. – Вып. 9. – С. 1192-1205.
12. Антонова, И.С. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях. / Антонова И.С., Гниловская А.А. // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. – №1. – С. 53-68.
13. Антонова, И.С., Руднева М.В. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth. на виргинильной стадии развития. / Антонова И.С., Руднева М.В. // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 301-307.
14. Балахонов, С.В. Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (*Daphne mezereum* L.) / С.В. Балахонов // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – С.40-47.

15. Баранецкий, О.В. О причинах направления ветвей деревьев и кустарников. / О.В. Баранецкий. // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – Т. 17. – 1901.
16. Баранов, П.А. Приспособительная эволюция виноградной лозы. / Баранов П.А. // Труды Главного бот. сада АН СССР – 1949. – Т. 1.
17. Бекетов, А.Н. // Курс ботаники. - СПб, 1862.
18. Бобровская, Н.Е. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. / Н.Е. Бобровская. – М.: 2001. – 20 с.
19. Бобровская, Н.Е. Модель детальной структуры лиственного дерева / Н.Е. Бобровская, М.В. Бобровский. // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: Научные труды МЛГИ. – 1991. – Вып. 242. – С.38-42.
20. Ботаника. Учебник для вузов: в 4 т. / П.Зитте, Э.В.Вайлер, Й.В.Кадемайт, А.Брезински, К.Кёрнер; на основе учебника Э.Страсбургера. // Т. 3. Эволюция и систематика. – М.: Изд. центр «Академия», 2007. – 576 с.
21. Буланая, М.В. Биология и фитоценотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Буланая Марина Владимировна. – М., 1989. – 17 с.
22. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: «Наука», 1987. – 256 с.
23. Васильев, А.Е. Анатомия и морфология растений. 2-е изд. / Васильев А.Е. Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.
24. Вахрамеева, М.Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена / М.Г. Вахрамеева // Вестник Московского ун-та. – Сер. 6. – 1975. – № 6. – С.116-119.

25. Гаврилова, М.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций ракитника русского в республике Марий Эл / М.Н. Гаврилова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – Вып. 4. – С.117-121.
26. Гатцук, Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. / Л.Е. Гатцук. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1974. – Т. 79. – Вып. 1. – С. 100-113.
27. Гатцук, Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. / Л.Е. Гатцук. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М., 1994. – С. 18-19.
28. Гатцук, Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез. / Л.Е. Гатцук. // Бот. Журн. – 1995. – Т. 80. – №6. – С. 1-4.
29. Гатцук, Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц. / Л.Е. Гатцук. // Современные подходы к описанию структуры растений. – Киров, 2008. – С. 26-47.
30. Гёте, И.В. Научные сочинения. – Т. 1. – М.: КМК, 2014. – 696 с.
31. Гетманец, И.А. Биоморфологические адаптации ивы (*Salix*) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири. / И.А. Гетманец. // Бюллетень ГБС. – М.: Наука, 2006. – Вып. 191. – С.149-156.
32. Гетманец, И.А. Морфологическая поливариантность биоморф ив и ее эволюционное значение. / И.А. Гетманец. // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: Прометей, 2009. – Т.1. – С.123-125.
33. Гетманец, И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... доктора биол. наук: 03.02.08 – экология. – Омск, 2011. – 330 с.

34. Голубев, В.Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам. / В.Н. Голубев. // Бюллетень МОИП. Отд. Биологический, 1959. – Т.64. – В. 5. – С. 49-60.
35. Голубев, В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам. / В.Н. Голубев. // Бюллетень МОИП. Отд. Биологический. – 1973. – Т. 78. – Вып. 5. – С. 90-106.
36. Голубев, В.Н. Сравнительный морфогенетический анализ поликарпической системы побегов деревянистых и травянистых форм безрозеточных растений покрытосеменных. / В.Н. Голубев. // Бюллетень МОИП. Отд. Биологический. – 1974. – Т. 79. – Вып. 4. – С. 120-136.
37. Горошкевич, С.Н. Структура и развитие элементарного побега кедра сибирского. // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2014. – № 4 (28). – С. 37–55.
38. Грудзинская, И.А, Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. / И.А.Грудзинская. // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45. – № 7. – С. 968-978.
39. Грудзинская, И.А. Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.). / И.А.Грудзинская. // Ботанический журнал. – 1964. – Т. 49. – № 3. – С. 321-327.
40. Гумбольдт, А. Идеи о географии растений. / А. Гумбольдт. // География растений. – М.-Л., 1936.
41. Гурский, А.В. Закономерности роста древесных растений. / А.В. Гурский. // Сообщ. Тадж. Фил. АН СССР. – 1948. – Т.4. – С. 19-20.
42. Гурский, А.В. Основные итоги интродукции растений в Памирском ботаническом саду. / А.В. Гурский, И.В. Каневская, Л.Ф. Остапович. // Труды АН Тадж. ССР. – Душанбе, 1953. – Т.16. – С. 1-95.
43. Гурский, А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. / А.В. Гурский. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 302 с.

44. Давыдычев А.Н. Характеристика ювенильного периода в большом жизненном цикле ели сибирской в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато. / Давыдычев А.Н., Кулагин А.Ю. // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2007. – № 1. – С. 27-33.
45. Деревья и кустарники Батумского ботанического сада. / В. Р. Папунидзе, Г. А. Морозова, Т. К. Цхоидзе и др.; Отв. ред. Н. М. Шарашидзе]. АН ГССР... – Тбилиси : Мецниереба, 1989. – 164 с.
46. Диденко Е.Г. Особенности онтогенеза и жизненных форм бузины красной в хвойно-широколиственных лесах Неруссо-Деснянского полесья / Е.Г. Диденко, О.И. Евстигнеев // Бюлетень МОИП. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107. – Вып. 3. – С. 63–69.
47. Древесные растения Главного Ботанического Сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. / отв. ред. А.С. Демидов; Гл. Ботан. Сад им. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 2005. – 586 с.
48. Деревья и кустарники СССР: Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. / [Ред.: д-р биол. наук проф. С. Я. Соколов. чл.-кор. АН СССР Б. К. Шишкин] ; АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1949-1965 (Ленинград). – Т. 1.
49. Жиленко, В.Ю. Некоторые особенности онтогенеза *Berberis vulgaris* L. в условиях Белгородской области / В.Ю. Жиленко, В.Н. Сорокопудов // Наука и современность. – 2014. – Вып. № 33. – С.19-23.
50. Зайцев, Г.Н. Результаты интродукции видов жимолости в Ленинграде. / Г.Н. Зайцев. // Бюллетень главного ботанического сада. – 1959. – № 33. – С. 18-28.
51. Закржевский, Б.С. Экологические особенности главнейших растений. / Б.С. Закржевский, Е.П. Коровин. // Труды Среднеазиатского ун-та. – 1935. – Сер. 8. : Ботаника. – Вып. 23. – 74 с.

52. Заугольнова, Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. / Л.Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их ценопопуляций, 1968. – С. 81-102.
53. Истомина, И.И. Морфологическая пластичность и ценотическая роль некоторых лесных кустарников / И.И. Истомина, Н.Н. Богомолова, М.А. Шашурина // Межвузовский сборник научных трудов: Морфогенез и ритм развития высших растений. – М., 1987. – С. 116-117.
54. Каплина, Н.Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосковья / Н.Ф. Каплина, В.Ф., Лебков // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева. – М., 2006. – С.195-212.
55. Каталог коллекции живых растений Ботанического сада БИН АН СССР. /Сост. Н.Н. Арнауты и др. АН СССР, Ботан. Ин-т им. В.Л. Комарова. – Л.: Наука: Ленингр. Отд-е, 1989. – 142с.
56. Каталог культивируемых древесных растений России. / В.А.Аксенова, Н.А.Аксенова, М.С.Александрова З.Р.Алферова, П.С.Антонов и др., всего 143 человека. – Сочи-Петрозаводск. 1999. 174 с.
57. Каталог культивируемых древесных растений Северного Кавказа. / Карпун Ю.Н. – Сочи, 2003. – 100 с.
58. Киричок, Е.И. Онтогенез можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb.) в редколесьях Черноморского побережья Крыма и Кавказа. / Е.И. Киричок. // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1(3). – P. 1-22.
59. Коломейцева, Г.Л. Биоморфы орхидных и модели их развития. / Г.Л. Коломейцева. // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2004. – Вып. 188. – С. 129-146.
60. Костина, М.В. Значение генеративных побегов в выделении архитектурных моделей у древесных растений умеренной зоны. / Коллективная монография «Современные подходы к описанию структуры растения». – Киров, 2008. – 355 с.

61. Костина, М.В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны / М.В. Костина // Вестник Тверского ГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 114-118.
62. Костина, М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореф. дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05 / Костина Марина Викторовна. – М., 2009. – 40 с.
63. Кренке, Н.П. Соматические показатели и факторы формообразования. / Н.П. Кренке (ред.). // Феногенетическая изменчивость. Т. 1. – М.: Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, 1933-1935. – С. 11 - 415.
64. Кренке, Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. / Н.П. Кренке. – М., 1940.
65. Кренке, Н.П. Регенерация растений. / Н.П. Кренке. – М., 1950.
66. Кудряшов, А.В. Морфогенез и старение взрослых растений, относящихся к жизненной форме стланиковых кустарников. / А.В. Кудряшов, Р.П. Барыкина. // Всесоюз. симпозиум морфологич. основ онтогенеза высших травянистых растений. Реферат доклада. – Ставрополь, 1970. – С. 38-41.
67. Кузнецова Т.В., 1986. О явлении псевдоциклического сходства у высших растений // Журн. общ. биологии. Т. 47. № 2. С. 218-234.
68. Кузнецова Т.В., 1995. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Ботан. журн. Т. 80. № 7. С. 1-11.
69. Любименко, В.П. О спящих почках. / В.П. Любименко. // Труды СПб общества естествоиспытателей. Отдел биологический. – 1900. – Т. 30. – Отд. Биол. – Вып. 3. – 66 с.
70. Любименко, В.Н. Курс общей ботаники. / В.Н. Любименко. – Берлин, 1923. – 1042 с.
71. Любименко, В. И. О спящих почках. / В.Н. Любименко. // Труды Спб. об-ва естествоиспытателей. – 1990. – т. 30. – Отд. Биол. – Вып. 3.

72. Мазуренко, М.Т. Системы побегов и циклы их развития у кустарников семейства жимолостных: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Мазуренко Майя Темофеевна. – М., 1973, – 31 с.
73. Мазуренко, М.Т. Онтогенез жимолости камчатской в условиях глубокого затенения. / М.Т. Мазуренко // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1978 а. – Вып. 1. – С.99-105.
74. Мазуренко, М.Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений / М.Т. Мазуренко // Ботанический журнал. – 1978 б. – Том 63. – №4. – С.593-603.
75. Мазуренко, М.Т. Онтогенез багульника стелющегося в различных экологических условиях / М.Т. Мазуренко // Экология. – 1981. – № 1. – С.27-32.
76. Мазуренко, М.Т. Биоморфологическая изменчивость северных кустарничков в зависимости от субстрата / М.Т. Мазуренко // Экология. – 1984. – № 5. – С.73-76.
77. Мазуренко, М.Т. К характеристике модулей древесных растений. Современные подходы к описанию структуры растений. / М.Т. Мазуренко. – Киров, 2008. – С. 83 - 94.
78. Мазуренко, М.Т. Модульная организация дерева. / Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. // Материалы X школы по теоретической, морфологии раст. «Конструктивные единицы в морфологии растений». – Киров, 2004. – С. 62-72.
79. Мазуренко, М.Т. Некоторые понятия биоморфологии. / Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. // Ботан. сад-институт ДВО РАН. Владивосток, 2010. – Вып. 5. – С. 106-116.
80. Мазуренко, М.Т. Структура и морфогенез кустарничков. / Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. – М., 1977. – 160 с.



81. Мазуренко, М.Т. Классы метамеров деревьев. / Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. // Журн. общ. Биологии. – 1991. – Т. 52. – №3. – С. 409-508.
82. Мазуренко, М.Т. Модульная организация дерева. / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». – Киров, 2004. – С.10-12.
83. Манина, О.С. Структура побеговой системы некоторых сабиноидных можжевельников (*Juniperus*, Subgen, *Sabina*, *Cupressaceae*) в условиях интродукции. / Манина О.С., Матюхин Д.Л. // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. – 2010. – № 2. – С. 92-93.
84. Марфенин, Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. / Н.Н. Марфенин. // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С.147-161.
85. Мاستинская, Р.А. Морфогенез и некоторые биологические особенности ежевики сизой (*Rubuscaesius* L.) на северо-восточной границе ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 094 / Мастинская Р.А. – М., 1971. – 15 с.
86. Матюхин, Д.Л. Модель морфогенеза некоторых форм в родах *Chamaecyparis*, *Platyclusus* и *Thuja*. / Д.Л. Матюхин // Докл. ТСХА. – 2002. – Вып. 274. – С. 74-77.
87. 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.
88. Матюхин, Д.Л. Типология вегетативных побегов в классе *Pinopsida*. / Матюхин Д.Л. // Известия ТСХА. – 2010а. – Вып. 5. – С. 46-56
89. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм лиственниц. Методическое пособие. / Д.Л. Матюхин. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2010б – 29 с.

90. 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, 2010в. – С. 483-485.
91. Матюхин, Д.Л. Укороченные побеги Сосновых - новое осмысление разнообразия. / Матюхин Д.Л. // Вестник Воронежского гос. Ун-та. Серия: География, Геоэкология. – 2011а. – №2, июль-декабрь. – С. 82-83.
92. 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, 2011б. – С. 603-605.
93. Матюхин, Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Известия ТСХА. – Вып.1. – 2012а. – С. 142-152.
94. 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.
95. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм пихт: учебное пособие. / Д.Л. Матюхин . – М.: Изд. РГАУ-МСХА, 2013. – 61 с.
96. 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, 2015а. – С. 182-184.
97. Матюхин, Д.Л. О структуре брахибластов у хвойных. / Матюхин Д.Л. // Глобальный научный потенциал. № 10. – 2015б. – С. 87-88.
98. 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.
99. 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.

100. Матюхин, Д.Л. Структурные особенности побегов у видов и форм можжевельников (*Juniperus* L.), происходящих из регионов с муссонным климатом. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. // Растения в муссонном климате. IV. Материалы Четвертой научной конференции, «Растения в муссонном климате». (Владивосток, 10-13 октября 2006 г.)/ Ред. С.Б.Гончарова. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 383-384.

101. 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.

102. 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.

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

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

105. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм елей. / Д.Л. Матюхин, Е.С.Сысоева. – М.: Издательство РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2009в. – 91 с.

106. Матюхин, Д.Л. Определитель видов и форм кипарисовиков. / Д.Л. Матюхин, О.С. Манина. – М.: РГАУ-МСХА им. К.А.Тимирязева, 2014. – 35 с.

107. 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, 2009а. – 259 с.
108. 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, 2009б. – 288 с.
109. 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.
110. Мейен, С.В. Основные аспекты типологии организмов. / Мейен С.В. // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39. – №4. – С. 495–508.
111. Мейен, С.В. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой). / С.В.Мейен // Журнал общей биологии. – 1986. – Т. 47. – №3. – С. 291–309.
112. Мейен, С.В. Основы палеоботаники. / С.В. Мейен. – М.: Недра, 1987. – 380 с.
113. Мейен, С.В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» М., Недра, 1987) / Под ред. Игнатьев И.А. и Мосейчик Ю.В. – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.
114. Михалевская, О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге. / Михалевская О.Б. // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. – М.: Прометей, 1995. – С. 70-76.
115. Михалевская, О.Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. / Михалевская О.Б. – М.: МГПУ, 2002. – 66 с.
116. Недосеко, О.И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы: монография. / О.И. Недосеко. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014 а. – 426 с.

117. Недосеко, О.И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix*. / О.И. Недосеко // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2. – М.: МПГУ, 2014 б. – С.323-326.
118. Николаева, С.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. / С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук. // *Journal of Siberian Federal University. Biology* 1. – 2011. – № 4. – С. 3-22.
119. Нотов, А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. / А.А. Нотов. // Журнал общей биологии. – 1999. – Т.60. – № 1. – С.60-79.
120. Нотов, А.А. Концепция фракталов как средство выяснения специфики организации высших растений. / А.А. Нотов. // *Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы*. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – С.36-38.
121. Нотов, А.А. Модулярная организация как модельный объект в биологических исследованиях / А.А. Нотов. // *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология»*. – 2008. – Вып.9. – С.162-176.
122. Нухимовская, Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской в условиях Подмосковья. / Ю.Д. Нухимовская. // *Бюлл. МОИП. Отд. Биологии*. – 1971. – Т. 76. – Вып. 2. – С. 105-112.
123. Нухимовский, Е. Л. О термине и понятии «каудекс». Современное состояние вопроса. / Е.Л. Нухимовский. // *Вестник МГУ. Серия биология-почвоведение*. – 1969. – № 1. – С. 55-62.
124. Нухимовский, Е.Л. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.094 / Нухимовский Ефим Львович. – М., 1970. – 15 с.
125. Нухимовский, Е.Л. Осевая и побеговая системы семенных растений. / Е.Л. Нухимовский. // *Известия ТСХА*. – 1971. – Вып. 1. – С. 54-66.

126. Нухимовский, Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их прорастания. 2. *Rhodiola rosea* L. / Е.Л. Нухимовский. // Растительные ресурсы. – 1974-а. – Т. 10. – Вып 4. – С.499-516.
127. Нухимовский, Е.Л. Ветвление и кущение семенных растений. / Е.Л. Нухимовский. // Известие ТСХА. – 1974-б. –Вып. 2. – С. 50-62.
128. Нухимовский, Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений. / Е.Л. Нухимовский. // Успехи современной биологии. – 1980. – Вып.2. – С.286-307.
129. Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. / Е.Л. Нухимовский. – М. ОАО: Изд-во Недра, 1997. – Т.1. – 618 с.
130. Основы палеонтологии. Справочник для геологов и палеонтологов СССР., т.15, М., Госгеолтехиздат, 1963.
131. Паутов, А.А. Строение удлиненных и укороченных побегов (*Populus alba*). / А.А. Паутов. // Вестник ЛГУ. – 1984. – № 15. – Вып. 3. – С. 48-53.
132. Полтинкина, И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР / И.В. Полтинкина // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1985. – Т.90. – Вып. 2. – С.79-88.
133. Платонова, А.Г. Морфология зеленых листьев брахибластов сосны Кремпфа – *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae). / Платонова А.Г., Филин В.Р. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2013. – Т. 118. – Вып. 2. – С. 57-65.
134. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. / Т.А. Работнов. // Труды Ботанического института АН СССР им. В.Л. Комарова, Сер.3 (Геоботаника). – 1950. – Вып.6. – С.7-204.
135. Ревякина, М.П. Биоморфология и ценотическая роль караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаирском кряже: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Ревякина Марина Павловна. – Новосибирск, 1988. – 257 с.

136. Рипа, С.И. Популяционно-ценотический анализ горных буковых и смешанных лесов украинских Карпат. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. / С.И. Рипа. – М., 1997. – 16 с.
137. Романовский, А.М. Поливариантность отогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье. / А.М. Романовский. // Ботанический журнал. – 2001. – Том 86. – № 8. – С.72-85.
138. Сабинин, Д.А. Физиология развития растений. / Д.А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 196 с.
139. Савиных, Н.П. О модульной организации *Veronica L.* / Н.П. Савиных // Материалы X Московского совещания по филогении растений. – М., 1999. – С.144-147.
140. Савиных, Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Савиных Наталья Павловна. – М., 2000. – 32 с.
141. Савиных, Н.П. Модули у растений / Н.П. Савиных / Международная конференция по анатомии и морфологии растений. – СПб, 2002 а. – С.95-96.
142. Савиных, Н.П. Ресурсы продуцентов, природопользование и охрана природы / Н.П. Савиных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы международной научно-практической 475 конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28-31.5. 2002). – Киров, 2002 б. – С.89-91.
143. Савиных, Н.П. О жизненных формах водных растений / Н.П. Савиных // Гидрботаника: методология, методы: материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003. – С.39-48
144. Савиных, Н.П. Модели побегообразования и архитектурны модели с позиций модульной организации. / Н.П. Савиных. // Материалы X Школы по теоретической морфологии растений: «Конструктивные единицы в морфологии растений». – Киров, 2004а. – С. 89-96.

145. Савиных, Н.П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение. / Н.П. Савиных. // Методы популяционной биологии: сборник материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004б. – Ч.1. – С.186-187.
146. Савиных, Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения. / Н.П. Савиных. // Современные подходы к описанию структуры растения. / под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. – Киров: Изд-во ВятГУ, 2008. – С. 47-69.
147. Сагалакова, Л.С. Онтогенез *Nipporphae rhamnoides* / Л.С. Сагалакова, Л.К. Бардонова // Вестник Бурятского государственного университета. – 2011. – Вып. 4. – С.88-92.
148. Серебряков, И.Г. Материалы по фенологии подмосковных лесов и зарастающих вырубок. / И.Г. Серебряков. // Вестник МГУ, Серия физико-математических и естественных наук. – 1949. – № 6. – С. 159-176.
149. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. / И.Г. Серебряков. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.
150. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. / И.Г. Серебряков. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
151. Серебрякова, Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых растений и модусах преобразования. / Т.И. Серебрякова. // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1977. – Т. 82. – № 5. – С. 112-125.
152. Смирнова, Е.С. Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков. / Е.С. Смирнова. // Журнал Общей биологии. – 1970. – Т. 31. – № 5. – С. 578-588.
153. Смирнова, Е.С. Типы морфологического строения вегетативной сферы. / Е.С. Смирнова. // Тропические и субтропические растения. – М.: 1974. – С.197-203.
154. Субтропический ботанический сад Кубани. Каталог. / Карпун Ю.Н., Кувайцев М.В., Бобровская А.К.. // – 2012. – 84 с.



155. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С.7-34.
156. Уткина, И.А. Влияние архитектурных моделей растений на их взаимодействие с насекомыми-фитофагами / Уткина И.А., Рубцов В.В. // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С.262-266.
157. Ухваткина, О.Н. Онтоморфогенез ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) в условиях среднегорного пояса южного Сихоте-Алиня. / О.Н.Ухваткина, Т.А.Комарова, А.Д.Трофимова // Бюл. бот. сада-института ДВО РАН [Электронный ресурс] : науч. журн. – 2010. – Вып. 5. – С. 150-159.
158. Фёдоров, Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. / Фёдоров Ал. А., Кирпичников М. Э. и Артюшенко З. Т. // Академия наук СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова. Под общ. ред. чл.-кор. АН СССР П. А. Баранова. Фотографии В. Е. Синельникова. – Изд-во Академии наук СССР, 1956. – 303 с.
159. Фёдоров, Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. / Фёдоров Ал. А., Кирпичников М. Э. и Артюшенко З. Т. // Академия наук СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова. Под общ. ред. чл.-корр. АН СССР П. А. Баранова. Фотографии М. Б. Журманова. – М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1962. – 352 с.
160. Фёдоров, Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. / Фёдоров Ал. А. Артюшенко З. Т. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1975. – 350 с.
161. Фёдоров, Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. / Фёдоров Ал. А. Артюшенко З. Т. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1979. – 295 с.
162. Федорова, А.И. Тополя в озеленении городов. / А.И. Федорова. // Экология большого города: альманах. Вып. 8. – М.: ОАО Прима, 2003. – С.126-129.

163. Фролова, А.В. Структура годичных приростов у форм кипарисовика горохоплодного (*Chamaecyparis pisifera*) с различной длиной листа. / А.В. Фролова, Д.Л. Матюхин. // Известия ТСХА. – Вып.4. – 2015. – С. 49-58.
164. Фролова, А.В. Структура годичных приростов у сеянцев некоторых форм *Chamaecyparis lawsoniana* и *Chamaecyparis pisifera*. / А.В. Фролова, Д.Л. Матюхин. // Ботаника в современном мире. Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18-23 июня 2018 г.). Т.3: Споровые растения. Микология. Структурная ботаника. Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений. – Махачкала: АЛЕФ, 2018а. – С.181-183.
165. Фролова, А.В. Структура годичных приростов у сеянцев представителей рода *Chamaecyparis* Spach. / А.В. Фролова, Д.Л. Матюхин. // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22-29 апреля 2018 года. – СПб.: БИН РАН, 2018б. – С. 58.
166. Фролова, А.В. Особенности прироста и формирования кроны у представителей рода *Chamaecyparis* семенного происхождения. / А.В.Фролова, Д.Л. Матюхин. // Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых, г. Москва, 27-30 ноября 2019 г. Том 3. / под общ. ред. В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2019. – С.130-135.
167. Цельникер, Ю.Л. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. / Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. – М., 2000. – 93 с.
168. Чистякова, А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1978. – Т.83. – Вып.2. – С.129-137.
169. Чуб, В.В. Проблема гомологизации предлиста и семядоли. / В.В. Чуб. // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической

морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений» – СПб.: Санкт-Петербургский союз учёных. – 2001. – С. 164-169.

170. Шаровкина, М.М. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. В разных экологических условиях. / М.М. Шаровкина, И.С. Антонова. // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 2013. – Сер. 3. – Вып. 3. – С.26-36.

171. Шафранова, Л.М. Об общих принципах организации автотрофного растения. / Л.М. Шафранова. // Тезисы докладов VI Делегатского Съезда ВБО (Кишнев). – М.:Наука, 1978. – 34 с.

172. Шафранова, Л.М. О метамерности и метамерах у растений. / Л.М. Шафранова. // Журнал общей биологии. – 1980. – Т.41. – № 3. – С.437-447.

173. Шафранова, Л.М. Ветвление растений: процесс и результат. / Л.М. Шафранова. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С.179-213.

174. Шафранова, Л.М. Растение как жизненная форма. / Л.М. Шафранова. // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 1. – С. 72-80.

175. Шафранова, Л.М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С.6-7.

176. Широков, А.И. Особенности организации синузии кустарников в ненарушенных пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья / А.И. Широков // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. – 1999. – № 1. – С.15-20.

177. Шулькина, Т.В. Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений. / Т.В. Шулькина. // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. – М., 1993. – С. 163-168.

178. Шумова, Э.М. К вопросу о побеговой системе у покрытосеменных растений. / Э.М. Шумова. // Доклады ТСХА. – 1980. – Вып. 264. – С. 107-112.
179. Юрцев, Б.А. Жизненные формы – один из узловых объектов ботаники. / Б.А. Юрцев. // Проблемы экологической морфологии растений. Труды МОИП. Отдел Биологический. – Сер. Ботаника. – 1976. – Т. 42. – С. 9-44.
180. Balandier, P. SIMWAL: A structural-funktional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning / P. Balandier, A. Lacointe, Le Roux. et.al. // Ann. For. Sci.. – 2000. – Vol. 57. – P.571-585.
181. Barthélémy D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. / D.Barthélémy // Acta Biotheoretica 39: – 1991. – 309–323.
182. Barthelemy D. Architecture, gradients morphogenetiques et âge physiologique chez les vegetaux. / Barthelemy D, Caraglio Y, Costes E. // In: Bouchon J, de Reffye P, Barthelemy D eds. Modelisation et simulation de l'architecture des vegetaux. Sciences Update. – Paris: Editions INRA. – 1997. – 89-136.
183. Barthélémy D. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. / Barthélémy D., Caraglio Y. // Annals of botany. – 2007. – Vol. 99. – Issue 3. – P. 375-407.
184. Bartelemy D. Biology, growth and development./ Bartelemy D., Grosfeld J., Bouroulet-Hallard F., Ducatillion C. // In: Teissier du Gros E. eds. Cypress. A Practical Handbook.Florence: Studio Leonardo,– 1999. – P. 27-34.
185. Bégin C. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. /Bégin C., Filion L. // Can. J. Bot. 77: – 1999. – 664-672.
186. Beissner. Handbuch der Nadelholzkunde. / Beissner, Fitschen. 3.Aufl., Berlin. – 1930. – 765 S.
187. Berry E. W., The American Species Referred to *Thinnfeldia* // Bull. Torrey Bot. Club. V. 30. №8. – 1903.–P. 438-445
188. Bobrovskaya, N.E. Modular structure of monopodial tree crowns. / N.E. Bobrovskaya // The evolution of plant architecture. – Kew, U K. – 1995. – P.4.

189. Bobrovskaya, N.E. Monopodial tree crowns. / Bobrovskaya, N.E., Bobrovsky M.V. // The evolution of plant architecture. – Royal Botanic Garden, Kew. – 1999. – P. 159-168.
190. Bond T.E.T. Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (*Camellia thea* Link.) with special reference to the phloem. I. The flush shoot. / Bond // *Annals of Botany* 9. – 1942. – 183-216.
191. Braun A. The vegetable individuals in it's relation to species. / A.Braun. // *Annals and magazine of Natural History*. – 1855. – Vol. 16. – № 2. – P. 233-256, 333-354.
192. Burrows, G.E. Axillary meristem ontogeny in *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don. / G.E. Burrows. // *Australian Journal of Botany* 34. – 1986. – 357-375.
193. Burrows, G.E. Leaf axil anatomy in the *Araucariaceae*. / G.E. Burrows. // *Australian Journal of Botany* 35. – 1987. – 631-640.
194. Burrows, G.E. Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot apex decapitation in vitro and in vivo. / G.E. Burrows. // *Botanical Gazette* 150. – 1989. – 369-377.
195. Burrows, G.E. The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii*. / G.E. Burrows. // *Botanical Gazette* 151. – 1990. – 293-301.
196. Burrows G.E. Axillary meristems and the development of epicormic buds in Wollemi pine (*Wollemia nobilis*). / Burrows G.E., Offord C.A., Meagher P.F., Ashton K. // *Annals of Botany* 92. – 2003. – 835-844.
197. Cannell M.G.R. An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. / Cannell M.G.R., Thompson S., Lines R. // In: Cannell M.G.R., Last F.T. eds. *Tree physiology and yield improvement*. – New York: Academic Press, 1976. – 223-243.
198. Caraglio Y. Revue critique des termes relatifs a la croissance et a la ramification des tiges des vegetaux vasculaires. / Caraglio Y, Barthélémy D. // In:

- Bouchon J, de Reffye Ph, Barthélémy D eds. Modelisation et simulation de l'Architecture des vegetaux. – Sciences Update, Editions Inra. – 1997. – 11-88.
199. Champagnat P. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phenomenes analogues. / Champagnat P. // In: Rühland W ed. Encyclopedia of plant physiology, Volume 15 (1). – Berlin: Springer-Verlag, 1965. – 1106-1171.
200. Darwin E. Phytologia; or, the philosophy of agriculture and gardening. / Darwin E. – London, 1800. – 612 p.
201. Del Tredici, P. Lignotubers in *Sequoia sempervirens*: Development and ecological significance. / Del Tredici, P. // Madroflo 45. – 1998. – 255-260.
202. Doak C.C. Evolution of foliar types, dwarf shoots, and cone scales of *Pinus*, with remarks concerning similar structures in related forms. / Doak C.C. // Illinois biological monographs 13, 3: - 1935. - P. 7-95.
203. Dode, L.A. Extra its d une monographie unedite du genre *Populus* / L.A. Dode. // Extra its des Mem. Soc. Histoire nater. Autumm. – Paris, 1905. – T. 18.
204. Eckenwalder J.E. Conifers of the World. The complete referens. / Eckenwalder J.E. – Portland, London.: Timber Press, 2009. – 720 p.
205. Edelin, C. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. / Edelin C. // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. – 1981. – V. 128. – N3. – P. 177-188.
206. Evstigneev, O.I. Ontogenetic stages of trees: an overview. / O.I. Evstigneev, V.N. Korotkov. // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – P. 1- 31.
207. Falcon-Lang H. J. The oldest *Pinus* and its preservation by fire. / Falcon-Lang H. J., Mages V., Collinson M., // - 2016. -www.gsapubs.org.
208. Farjon A. World checklist and bibliography of conifers. / Farjon A. // – Kew: The Royal Botanic Gardens. – 2001. – 309 p.

209. Farjon, A. A new genus and species in the Cupressaceae (Coniferales) from northern Vietnam *Xanthocyparis vietnamensis*. / Farjon A, Hiep NT, Harder DK, Loc PK, Averyanov L. // *Novon* 12. –2002. – 179-189.
210. Farjon A. A Natural History of Conifers./ Farjon A. //— Portland: Timber Press. – 2008. – 304 p.
211. Fink, S. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. / S. Fink . // *American Journal of Botany* 70. – 1983. – 532-542.
212. Fink, S. Some cases of delayed or induced development of axillare buds from persisting detached meristems in conifers. / S. Fink . // *Amer. J. Bot.* 71(1). – 1984. – 44-51.
213. Gadek P.A.Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. /Gadek P.A., Alpers D.L., Heslewood M.M., Quinn C.J. // *Am. J. Bot.* V. 87. №7. - 2000. – P. 1044-1057.
214. Gatzuk, L. E. Hierarchicsystemofshootbodyunitsinseedplants. / L. E. Gatzuk. // XIIМеждународныйботаническийконгресс: Тезисыдокладов. – 1975. – С. 214.
215. Gatsuk, L.E. Plant as space-time metamer (modular) system. / L.E. Gatsuk, L.M. Shafranova. // *Growth and form of modular organism. Discus. Meet. Royal Soc. Poster Abstract. London*,– 1985. – P.1102-1118 .
216. Gaussen H.,L'evolutionpseudocyclique. / H. Gaussen. // *Annee biol. T.* 28,. №7-8. - 1952. - P. 207-225.
217. Gaussen H. Brachyblastes et pseudophylles. / H. Gaussen. // *Bul. Soc.his.nat. Toulouse*, T.96.. – 1961. — P. 22-32.
218. Gelderen D.M., van. Conifers: the illustrated encyclopedia. Vol. 1. / D.M. Gelderen. – Portland, Timber Press., 1996. – 362 p.
219. Gill A.M. The formation, growth and fate of buds of *Fraxinus americana* L. in Central Massachusetts. / A.M.Gill. // *Harvard Forest Paper* 20, 1971. – 1–16.

220. Goebel K. von. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipz. U. – Berlin, 1908.
221. Goebel, K., von. Organographie der Pflanzen. 3rd ed., parts 1–3. – Gustav Fischer, Jena. – 1928-1933.
222. Goethe, J.W. von (1790). La métamorphose des plantes. Traduction de M. Bideau, 1975. – Paris, Editions Triades, – 272p.
223. Goethe, J. W. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Ettinger, Gotha, Germany.
224. Gray A. On the composition of the plant by phytos, and some applications of phyllotaxis. / A. Gray. // Proc. Am. Assoc. Adv. Sci. – 1849. – P. 438-444.
225. Grosfeld J. Arquitectura y dinámica de crecimiento de *Araucaria araucana* (Mol.) K.Koch (Araucariaceae). Degree Thesis. / J.Grosfeld. // Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 1994. – 250 pp.
226. Grosfeld J. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Ph.D. Thesis. / J.Grosfeld. // Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 2002. – 298 pp.
227. Grosfeld, J. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: Kurmann, M.H., Hemsley, A.R. (Eds.), *The Evolution of Plant Architecture*. / Grosfeld, J., Barthélémy, D., Brion, C. // Royal Botanical Gardens, Kew, 1999. – pp. 109-122.
228. Guédés M. Modalités du développement sympodial chez quelques végétaux ligneux tempérés. / Guédés M. // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. – Paris. – 1975. – 281. – 527-530.
229. Guédés M. Endorhythmic development in *Choisya ternata* Kunth. (Rutaceae), with a further elucidation of lammas shoots, as well as sylleptic and proleptic shoots. / Guédés M. // Botanical Journal of the Linnean Society 7. – 1980. – 109-155.



230. Haeckel E. Antropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl., 1. / Haeckel E. // Teil: Keimesgeschichte oder Ontogenie. – Leipzig: Engelmann Verlag. – 1891. – 426 S.
231. Halle, F. The concept of architectural models in vascular plants. / F. Halle. // XII Международный Ботанический конгресс. Тезисы доклада. – Л.: Наука. – 1975. – Т.1. – С.216.
232. Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees. /F. Halle. // Tropical trees as living systems. – Cambridge, 1978. – P. 209-221.
233. Halle F. Modular growth in seed plants. / F. Halle. // Phil. Trans. Roy. Soc. Lon., 1986. – B. Vol. 331. – N 1159. – P. 77-78.
234. Halle, F. Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg (Euphorbiaceae – Crotonoïdees). / Halle F, Martin R. // *Adansonia*, Serie 2 8. – 1968. – 475-503.
235. Halle, F. Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbre tropicaux. / Halle F., Oldeman R.A. – Paris, 1970. – 210 p.
236. Halle, F. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux / F. Halle, R.A.A. Oldemann // Paris: Masson, 1970. – 178 p.
237. Hallé F. Tropical Trees and Forests. / Hallé F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. – Berlin: Springer-Verlag; 1978. – 441 p.
238. Halle, F. Eloge de plante / F. Halle // Pour une nouvelle biologie. – Paris, 2004. – 117p.
239. Harper JL. Modules, branches, and the capture of resources./ Harper JL. // In: Population biology and evolution of clonal organisms. – New Haven, CT: Yale University Press, 1985. – 1-33.
240. Harper J.L. The population dynamics of growth form in organism with modular growth. / Harper J.L., Bell A.D. // Population dynamics. – Oxford, 1979. – P. 29-52.

241. Heuret P. Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). / Heuret P, Guedon Y, Guerard N, Barthelemy D. // Annals of Botany 91.–2003. – 479-492.
242. Hofmeister N. Allgemeinmorphologie der Gewachse. / Hofmeister N. – Leipzig, 1868.
243. Kaplan D.R. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. / Kaplan D.R. // American Journal of Botany 88(10). – 2001. – 1711-1741.
244. Klymiuk, A.A. A Lower Cretaceous (Valanginian) seed cone provides the earliest fossil record for *Picea* (Pinaceae). /Klymiuk A.A., Stockey R.A. //American Journal of Botany V. 99. №6.– 2012. – P. 1069–1082
245. Kozłowski T.T. Growth and development in trees, vol. 1: seed germination, ontogeny, and shoot growth. / Kozłowski T.T. – New York: Academic Press., 1971.
246. Krüssmann G. Handbuch der Nadelgehölze:... / Krüssmann G. – Berlin: Parey, 1970-1972. – 366 S.
247. Krüssmann G. Die Nadelgehölze:. Nadelholzkunde für Praxis – 3. neubearb. – Aufl. Berlin, Hamburg: Parey, 1979. – 264 S.
248. Krüssmann G. Manual of cultivated conifers. / Krüssmann G. // – Portland, Oregon. Timber press, 1985. – 362 p.
249. Laubenfels D.J. The external morphology of coniferous leaves. / Laubenfels D.J. // Phytomorphology 3. – 1953. – 1-20.
250. Maillette L. Needle demography and growth pattern of Corsian pine. / Maillette L. // Can. J. Bot. 1982. – Vol. 60. – N 2. – P. 105-116.
251. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. I. The fate of buds. II. A matrix model of the bud population. / Maillette L. // J. Appl. Ecol. – 1982. – Vol. 19. – N 2. – P. 203-238.
252. Mangenot G.,L'evolution de l'ovule, du pistil et du fruit./ Mangenot G.,// Annee biol. T. 28. V. 7-8. - 1952. - P. 149-162.

253. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest / J. Millet, A. Bouchard, C. Edelin. // *Can. J. Bot.* – 1998. – Vol. 76. – P. 2100-2118.
254. Nicolini E, Chanson B, Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understorey Beech trees (*Fagus sylvatica* L.). / Nicolini E, Chanson B, Bonne F. // *Annals of Botany*, Vol. 87. – 2001. – P. 737-750.
255. Nosova N. The Mesozoic genus *Protophyllocladus* Berry (Pinopsida) / Nosova N., Golovneva L. // *Review of Palaeobotany and Palynology*. V. 210. - 2014. – P. 77–88
256. Notov A.A. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in *Alchemillinae*. / A.A. Notov, T. V. Kusnetzova. // *Wulfenia* 11. – 2004. – 85-130.
257. Notov A.A. Modular organization – a model for biological research. / A.A. Notov. // *Wulfenia*. – 2011. – V. 18. – P. 113-131.
258. Oldeman, R.A.A. L'architecture de la forêt guyanaise. / R.A.A. Oldeman. // *Memoire no. 73*. Paris: O.R.S.T.O.M. – 1974.
259. Pretzsch, H. *Forest Dynamics, Growth and Yield. From Measurement to Model*. / Pretzsch H. // Springer, 2010. – 664 p.
260. Prevost, M. F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses. / M. F. Prevost. // *Mem. Soc. Bot. Fr.* – 1967. – Vol.4. – P. 24-36.
261. Prévost, M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. / M. F. Prevost. // *Tropical trees as living systems*. – Cambridge, 1978. – P. 223-321.
262. Puntieri, J. Annual–shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). / Puntieri J, Barthélémy D, Martinez P, Raffaele E, Brion C. // *Canadian Journal of Botany* 76. – 1998. – 673-685.
263. Puntieri, J. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothofagaceae). / Puntieri J, Barthe'le'my D, Mazzini C, Brion C. // *Annals of Botany* 89. – 2002a. – 115-124.

264. Sabatier S, Barthélémy D. Architecture du Cedre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). / Sabatier S, Barthélémy D. // In: Bouchon J eds. Architecture des Arbres Fruitiers et Forestiers, Montpellier (FRA), 23–25 Novembre 1993. – Les Colloques no. 74, Paris: INRA Editions, 1995. – 157-173.
265. Sabatier S. Modalites d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. 'Lara' (Juglandaceae). / Sabatier S, Barthélémy D, Ducousso I, Germain E. // Canadian Journal of Botany 76. – 1998. – 1253-1264.
266. Sabatier S., Barthélémy D. Growth Dynamics and morphology of Annual Shoots, According to their Architectural Position, in Young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). / Sabatier S., Barthélémy D. // Annals of Botany, 1999. – Vol. 84 – Issue 3. – P. 387-392.
267. Sabatier S, Baradat P, Barthélémy D. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). / Sabatier S, Baradat P, Barthélémy D. // Annals of Forest Science 60. – 2003a. – 19-29.
268. Sabatier S, Barthélémy D, Ducousso I. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). / Sabatier S, Barthélémy D, Ducousso I. // Annals of Botany 9. – 2003b. – 1-8.
269. Smirnova, O.V. Ontogeny of a tree. / O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova, L.B. Zaugolnova, O.I. Evstigneev, R.V. Popadiouk, A.M. Romanovskii. // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 12. – С. 8-19.
270. Spät H.L. Der Johannistrieb, Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Docketorwurde. / Spät H.L. // Friedrich-Wilhelms-Universat, Berlin, 1912. – 91 pp.
271. Tomlinson, F.B. Branching and axis differentiation in tropical trees / F.B. Tomlinson // Tropical trees as living systems. – Gambridge: Univ. Press., 1978. – F.187- 207.

272. Tomlinson, P.B. Crown structure in Araucariaceae. / Tomlinson, P.B. // Available at website Proceedings of the International Dendrology Society 2003, Araucariaceae, Auckland. 16 pp.
273. Tomlinson P.B., Gill A.M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles. /Tomlinson P.B., Gill A.M. // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review: A comparative review. Wash. (D. C.): Smithsonian Inst., 1973. – P. 129-143.
274. Tomlinson, P.B. Developmental shoot morphology in Phyllocladus (Podocarpaceae). / Tomlinson, P.B. Takaso, T. Rattenbury, J.A. // Botanical Journal of the Linnean Society. V. 99: -1989. - P. 223-248.
275. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I. Vegetationsorgane. Teil I. B.: Borntraeger. –1937. – 955 s.
276. Veillon, J-M. Architecture of the New Caledonian species of Araucaria. / J-M. Veillon. // In Tomlinson, P.B.; Zimmermann, M.H. (eds.). Tropical trees as living systems. – Cambridge University Press, Cambridge. – 1978. – pp. 233-245.
277. Veillon, J-M. 1980. Architecture des espèces néocalédoniennes du genre Araucaria. /J-M. Veillon. // Candollea 35. – 609-640.
278. Warming, E. Om Jórdudloebene / E. Warming. - Kgl. Danske vid. selskab. Biol. Skr. Kjøbenhavn, 1918. – Ser. 8. II. – № 6. – S. 117-140.
279. Williams G.C. Retrospect on modular organism. / Williams G.C. // Phill. Trans. Roy. Soc. Lond. – 1986. – B. Vol. 313. – N 1159. – P. 245-250.
280. Wilson B.F. Tree branches as populations of twigs. / Wilson B.F. // Can. J. Bot. – 1989. – Vol. 67. – N. 2. – P. 434-442.
281. Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. – Jena: Gustav Fischer, 1930. – 454 s.
282. Zimmermann W. Die Telomtheorie. Stuttgart: Gustav Fischer, 1965. – 236 s.

ПРИЛОЖЕНИЕ А. ОСНОВНЫЕ МОНОРИТМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ  
ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ. ФОТОГРАФИИ.



Рисунок А1. *Abies alba* Mill. Верхушка побега, вид сверху.



Рисунок А2. *Agathis robusta* (C. Moore ex F. J. Mueller) F. M. Bailey





Рисунок А3. *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger



Рисунок А4. *Araucaria bidwillii* W.J. Hooker





Рисунок А5. *Cedrus deodara* (D. Don) G. Don



Рисунок А6. *Cephalotaxus fortunei* W. J. Hooker





Рисунок А7. *Chamaecyparis formosensis* J. Matsumura



Рисунок А8. *Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don 'Elegans'





Рисунок А9. *Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don





Рисунок А10. *Cupressus guadalupensis* S. Watson



Рисунок А11. *Cupressus cashmeriana* Roule ex Carriere





Рисунок А12. *Cupressus funebris* Endlicher



Рисунок А13. *Cupressus vietnamensis* (Farjon & Т.Н.Нгуєн) Silba, побег промежуточного возрастного состояния





Рисунок А14. *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laubenfels



Рисунок А15. *Fokienia hodginsii*(S.Dunn) A.Henry & H.H.Thomas



Рисунок А16. *Juniperus oxycedrus* L.



Рисунок А17. *Juniperus phoenicea* L.





Рисунок А18. *Keteleeria fortunei* (A.Murray) Carriere



Рисунок А19. *Larix gmelinii* (F.Ruprecht) Kuzeneva





Рисунок А20. *Metasequoia glyptostroboides* H.H.Hu & W.C.Cheng





РисунокА21. *Microbiota decussata* V. Komarov



РисунокА22. *Nageya fleuryi* (P. Hickel) de Laubenfels





РисунокА23. *Phyllocladus trichomanoides* D.Don



РисунокА24. *Picea abies* (L.) Н.Karsten. Изолатеральные листья



Рисунок А25. *Picea ajanensis* (Lindley & G.Gordon) F.E.L.Fischer ex Carriere. Дорсовентральные листья. Слева вид сверху, справа вид снизу.



Рисунок А26. *Pinus sylvestris* 'Globosa Viridis' аномальные листья на ауксибласте.



РисунокА27. *Pinus contorta* D.Douglas exJ.C.Loudon. Силпетически ветвящиеся ауксибласты.



РисунокА28. *Platycladus orientalis* (L.) Franco





РисунокА29. *Podocarpus macrophyllus* (Thunberg) R.Sweet



РисунокА30. *Prumnopitys andina* (Poeppig ex Endlicher) de Laubenfels





Рисунок А31. *Pseudolarix amabilis* (J.Nelson) Rehder



Рисунок А32. *Pseudotaxus chienii* (W.C.Cheng) W.C.Cheng



Рисунок А33. *Pseudotsuga glauca* Mayr



Рисунок А34. *Sciadopitys verticillata* (Thunberg) P. Siebold & Zuccarini





Рисунок А35. *Sequoia sempervirens* (D.Don) Endlicher. Силлептически ветвящийся ростовой побег.





Рисунок А36. *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endlicher



Рисунок А37. *Sequoiadendron giganteum* (Lindley) J. Buchholz





Рисунок А38. *Taiwania cryptomerioides* Hayata



Рисунок А39. *Taxodium distichum* (L.) L. Richard





Рисунок А40. *Taxodium mucronatum* М. Tenore



Рисунок А41. *Taxus cuspidata* P.Siebold & Zuccarini



Рисунок А42. *Tetraclinis articulata* (M.H.Vahl) M.T.Masters





Рисунок А43. *Thuja sutchuensis* Franchet



Рисунок А44. *Thujopsis dolabrata* (L.) P. Siebold & Zuccarini



Рисунок А45. *Torreya californica* J. Torrey



Рисунок А46. *Tsuga diversifolia* (Maximowicz) M. T. Masters





Рисунок А47. *Tsuga canadensis* (L.) Carriere





РисунокА48. *Abies amabilis* D.Douglas ex Jas. Forbes. Филломорфная ветвь.



РисунокА49. *Chamaecyparis pisifera* (P.Siebold&Zuccarini) Endlicher 'Plumosa Flavescens'





РисунокА50. *Chamaecyparis pisifera* 'Squarrosa Lombardsii'



РисунокА51. *Chamaecyparis pisifera* 'Filifera', Система побегов.





РисунокА52. *Chamaecyparis obtusa* 'Filicoides'



РисунокА53. *Thuja occidentalis* 'Ericoides'



РисунокА54. *Thuja occidentalis* 'Filiformis' Участок кроны.



РисунокА55. *Thuja occidentalis* 'Tiny Tim'.





Рисунок А56. *Thuja occidentalis* 'Filicoides' Система побегов.



Рисунок А57. *Thuja occidentalis* 'Bodmeri'.





Рисунок А58. *Thuja occidentalis* 'Malopiana'.





РисунокА59. *Picea abies* 'Nidiformis'.



РисунокА60. *Picea abies* 'Maigold'.





РисунокА61. *Picea abies* 'Virgata'.



РисунокА62. *Picea glauca* 'Alberta Globe'





Рисунок А63. *Picea glauca* 'Conica'





Рисунок А64. *Picea pungens* 'Glaucia Globosa'





Рисунок А65. Брахибласты *Tsuga diversifolia* (Maximowicz) M.T.Masters.



Рисунок А66. Брахибласты *Cedrus deodara* (D.Don) G.Don



Рисунок А67. *Podocarpus macrophyllus* (Thunberg) R.Sweet



Рисунок А68. *Cedrus deodara* (D.Don) G.Don. Многолетние брахибласты.



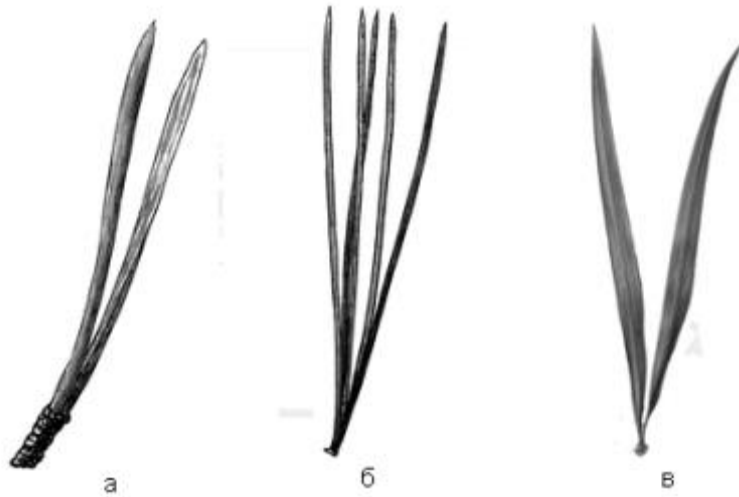


Рисунок А69. Брахибласты *Pinus*: а - *P. Sylvestris* L., б - *P. strobus* L., в - *P. krempfii* P.Lecomte.



Рисунок А70. Брахибласты *Pinus monophylla* J.Torrey & Fremont



Рисунок А71. *Taxodium mucronatum* М. Tenore. Хорошо видны округлые рубцы от прошлогодних брахибластов.





Рисунок А72. *Metasequoia glyptostroboides* H.H.Hu & W.C.Cheng



Рисунок А73. *Abies sibirica* Ledebour



РисунокА73. *Abies amabilis* D.Douglas ex Jas. Forbes



РисунокА74. *Sequoia sempervirens* (D.Don) Endlicher





Рисунок А75. *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laubenfels



Рисунок А76. *Phyllocladus trichomanoides* D.Don. Филломорфная ветвь.





Рисунок А77. *Chamaecyparis lawsoniana* 'Minima'



Рисунок А78. *Cupressus vietnamensis* (Farjon & T.H. Nguyễn) Silba



Рисунок А79. *Cupressus vietnamensis* (Farjon & T.H. Nguyễn) Silba.  
Филломорфные ветви, подобные суккулентным листьям.



Рисунок А80. *Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa Flavescens'