

УДК 581.4: 582. 47

СИЛЛЕПСИС КАК ОСНОВА ПОЛИМОРФИЗМА СТРУКТУР В СИСТЕМАХ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ

Д.Л. Матюхин

Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва

У хвойных широко распространено силлептическое ветвление систем побегов. Это позволяет дифференцировать побеги по функциям: часть адаптировано к освоению пространства, часть – создает лабильные ассимилирующие поверхности, аналогичные листьям. Существует не менее четырех вариантов образования таких систем: силлептические побеги примерно однородные с ограниченным порядком ветвления; интенсивно ветвящиеся, с непрерывным ростом и неограниченным порядком ветвления; включающие в себя крайне специализированные трофические побеги с ограниченным ростом; араукариодные побеги с детерминированным статусом. Такие системы побегов обеспечивают адаптацию представителей группы в современных условиях.

Ключевые слова: *силлепсис, хвойные, ветвление.*

DOI : 10.26456/vtbio16

Важной характеристикой ветвления является наличие паузы при отрастании боковых побегов: если паузы нет, говорят о силлептическом ветвлении, если есть – о пролептическом. Ключевым структурным признаком, по которому можно установить силлептическое ветвление, является наличие удлиненного междоузлия – гипоподия – в основании бокового побега (Späth, 1912, Грудзинская, 1960, Hallé et al., 1978, Müller-Doblies, Weberling, 1984, Barthélémy, Caraglio, 2007). В случае пролептического ветвления в основании бокового побега располагается зона метамеров с укороченными междоузлиями и катафиллами (почечными чешуями) в узлах. Эти два варианта ветвления описаны первоначально у тропических древесных цветковых (Hallé et al., 1978, Barthélémy, Caraglio, 2007), они же характерны для побегов и их систем у хвойных.

Для корректного сравнения в качестве элемента структуры у хвойных следует рассматривать не побег как универсальную единицу 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 (СЭМП, подробнее см. Манина, Матюхин, 2010; Матюхин, 2012). Они могут быть неразветвленными и тогда тождественны элементарным побегам (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974), 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. Сходные структуры Tomlinson (2004) назвал «единицей расширения» (в оригинале – unit of extension).

В 1986-2016 гг. на базе коллекций отечественных ботанических садов были изучены вегетативные побеги 252 видов 42 родов хвойных. Границы приростов определяли по почечным кольцам, по зонам недостаточно развитых листьев и относительно коротких междоузлий, либо по отметкам границ побегов в момент завершения вегетации. У 11 родов отмечено только пролептическое ветвление, у 31 наблюдается либо только силлептическое, либо сочетание пролептического и силлептического, либо переходные формы, связанные с особенностями дифференциации побегов.

Только пролептическое ветвление наблюдается у рода *Abies* (то же у *Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Keteleeria*, *Picea*, *Prumnopitys*, *Pseudolarix*, *Pseudotaxus*, *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Torreya*). Приросты представлены элементарными побегам, разделенными кольцами, на месте опавших, хорошо выраженных почечных чешуй. Если годичный прирост состоит из нескольких волн роста, то они разделены почечными кольцами (Серебряков, 1952).

Силлептическое ветвление у хвойных весьма разнообразно. Оно может быть локализовано в узкой зоне почечного кольца, а может более или менее равномерно распределяться по длине прироста. Заметными характеристиками являются распределение боковых почек и побегов по длине оси. В связи с такими структурными особенностями побегов как небольшие листья, у хвойных не всегда возможно четко различить пролептическое и силлептическое ветвление. Так, для большинства *Agasagiaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae* характерны открытые почки и отсутствие заметной разницы между катафиллами и трофическими листьями. Из-за сильной дифференциации побегов в составе особей трудно обнаружить границы приростов.

У изученных хвойных обнаружены следующие варианты силлептического ветвления в рамках систем элементарных моноритмических побегов:

1. Классический. В основании бокового побега нет катафиллов, но есть гипоподий. Ростовые мощные системы

- побегов у *Cryptomeria*, *Juniperus*, *Sequoiadendron* и *Taiwania*.
2. Открытая система роста, когда система побегов растет и одновременно ветвится. Cupressaceae и Podocarpaceae с зелеными чешуевидными листьями. Годичный прирост может быть до 5 и более порядков.
 3. С крайне специализированными вегетативными побегами (почти листьями). *Pinus*, *Phyllocladus*, *Sciadopitys*.
 4. Araucariaceae.

Классический. В основании бокового побега нет катафиллов, но есть гипоподий. У родов *Cryptomeria*, *Juniperus*, *Sequoiadendron* и *Taiwania* наблюдается плавный переход от признаков типичных для силлептически ветвящихся систем побегов к неясным переходным формам. Ростовые побеги имеют все признаки непрерывного равномерного роста (одинаковые листья и междуузлия, один период роста для всей системы побегов). Трофические побеги имеют один период роста для всей системы побегов, но размеры листьев меняются в соответствии с одновершинной кривой. Эти листья отличаются от других листьев побега только размерами и не являются катафиллами. Возможно, это связано с изначально малым диаметром пазушной структуры или с дифференциацией бокового побега как подчиненной структуры с ограниченным ростом и продолжительностью жизни.

Для рода *Cryptomeria* установлено пять типов СЭМП, представленные силлептически ветвящимися до третьего порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. 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' и др.). Специализированных укороченных побегов нет.

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 СЭМП 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, или игловидные с приросшей к стеблю низбегающим основанием. Листья низовой формации отсутствуют. Почки открытые.

Такие же СЭМП наблюдаются у *Juniperus*, *Sequoiadendron* и *Taiwania*. Очень схожие, но с меньшим порядком ветвления, у *Cedrus*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* на мощных ростовых побегах.

Открытая система роста. Несколько иначе образуются силлептические побеги у Cupressaceae и Podocarpaceae с чешуевидными листьями, например, у *Chamaecyparis*, боковые побеги формируются регулярно, подобно листьям, через определенное число метамеров (Матюхин, Фролова, 2015). Гипоподий не выражен, катафиллы отсутствуют, так как все листья побегов чешуевидные, а почки открытые, почечных колец нет. Такие системы побегов могут иметь различную симметрию, направление роста и место в структуре кроны. В их состав могут входить глубоко специализированные побеги: филломорфные ветви (*Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus* и др.) или филлокладии (*Phyllocladus*).

Для рода *Cupressus* установлено девять типов СЭМП, представленные силлептически ветвящимися до четвертого-пятого порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или косо вверх восходящие.

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. Специализированных вегетативных побегов нет. У *C. cashmeriana* имеются плагиотропные СЭМП, с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная или поникающая ветвь. Побеги последнего порядка ветвления радиальносимметричные, 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 у *C. nootkatensis* силлептическое ветвление происходит в одной

плоскости. Верхняя и нижняя стороны филломорфной ветви одинаковые. Латеральные листья имеют выпуклую спинку, плотно прилегающие друг к другу. Фациальные листья ромбической формы, меньше латерального листа.

У *C. vietnamensis* есть деление на ювенильные, взрослые и переходные побеги. Ювенильные побеги имеют треугольно-ланцетные листья, собранные в пяти- или шестичленные мутовки. На нижней стороне листа две широкие бело-голубые полоски. 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 *Sactaceae*. 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.

Для рода *Pinus* установлено четыре типа СЭМП, представленные силлептически ветвящимися до боковых побегов первого (второго) порядка. Ювенильные побеги с открытыми почками, шиловидными листьями, представлены либо элементарными побегами, либо силлептически ветвящимися до первого порядка СЭМП. В пазухах ювенильных листьев могут формироваться боковые силлептические побеги, сходные по строению с материнскими, видоспецифичные брахибласты, почки ауксибластов. У *P. canariensis* и *P. pinea* ювенильные побеги могут 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'), брахибласты – чешуевидные и зеленые. При этом брахибласты развиваются как силлептические, несмотря на чешуи в основании и отсутствие гипоподия (Halle et al., 1978, Михалевская, 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 СЭМП с боковыми силлептическими побегами второго порядка.

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

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

Стебли ауксибластов с приросшими основаниями 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 избегающие основания, переходящие в листовые подушки. Чешуи брахибластов пленчатые, способны к продолжительному интеркалярному росту. Основными типами листьев срединной формации являются линейные сидячие листья брахибластов; у *P. krempfii* они ланцетные. У части сосен ювенильные листья шиловидные (с восходящей и нисходящей относительно места прикрепления листовой пластинки частями основания) или линейные с избегающим 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.

У *Sciadopitys* для взрослых побегов характерно развитие исключительно чешуевидных листьев, в пазухах которых развиваются листоподобные побеги – филлокладии. Зеленые листья имеются только у проростков (семядоли) и ювенильных растений. Ювенильные листья линейные, с нераздельными, в отличие от

филлокладиев верхушками, способны к интеркалярному росту. Филлокладий, образован в результате интеркалярного роста зачатка бокового побега с двумя супротивными листьями (предлистьями). Меристема локализована ниже примордиев (Troll, 1937). Сходство филлокладия с ювенильными листьям и семядолями обусловлено гомеозисом. На наш взгляд, филлокладий *Sciadopitys* представляют собой, как и у *Phyllocladus*, тотально разросшийся зачаток пазушного побега, состоящий только из одного метамера. В данном случае филлокладии отрастают силлептически; на это накладывается силлептическое ветвление ростовых осей.

Для рода *Sciadopitys* установлено четыре типа СЭМП, представленных очень короткими неразветвленными ювенильными элементарными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых побегов третьего порядка, несущими филлокладии. Ювенильный побег единственный, он часть главного побега, 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. 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.

Филлокладии представлены сросшимися предлистьями пазушного побега, которые после заложения растут как единое целое с помощью интеркалярной меристемы (Troll, 1937). Они абсолютно несамостоятельны, образуются только в составе СЭМП, имеющих ростовые оси.

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

Для рода *Araucaria* установлено четыре (пять) типа СЭМП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей первого или второго порядка и неразветвленными элементарными побегами. Тело растения сильно интегрировано. Скорее всего, есть механизм, регламентирующий образование ветвей разного порядка, подобный механизму заложения листьев. Ростовые побеги сильно дифференцированы: ортотропные радиально симметричные, с

ложными мутовками боковых ветвей первого порядка (*A. angustifolia*, *A. araucana*, *A. bidwillii*). У видов секции *Eutacta* (*A. columnaris*, *A. heterophylla*) боковые побеги первого порядка силлептически ветвятся, образуя боковые побеги второго порядка. Последние не ветвятся и позже становятся трофическими. Плагитропные ростовые имеются у *A. bidwillii*, *A. columnaris*, *A. heterophylla*. Укороченных побегов и филломорфных ветвей нет.

Верхушечные почки открытые. Боковые силлептические побеги на ортотропных побегах компактно расположены в ложных мутовках, существенно превосходят вышерасположенную часть оси нулевого порядка (материнской оси), на плагитропных – рассеянно двурядно или спирально. Явных боковых почек нет. Согласно Бэрроузу (Birgows 1986, 1987, 1989, 1990) пазушные меристемы формируют почки под первичной корой, которые активируются при повреждениях верхушек побегов. Такие боковые эндогенные почки в регулярном ветвлении не участвуют, существуют как спящие и активируются при реитерации. В формировании системы осей дерева принимает участие только силлептические ветви, возникающие мутовками на ортотропных побегах, или двурядно на плагитропных.

Для *Araucaria araucana* указывают силлептическое ветвление и непрерывный рост (Tourn et al., 1999, Barthélémy, Caraglio, 2007), но число приростов на боковых ветвях первого порядка превосходит число приростов центрального побега. Это легко определяется по зонам уменьшенных листьев. Кроме того, у других видов рода (*A. bidwillii*) границы приростов хорошо заметны за счет размеров листьев срединной формации, иного их строения, и независимого роста отдельных участков плагитропных ветвей.

У *Agathis* боковые побеги возникают в пазухах верхних пар почечных чешуй, или катафиллов по строению переходных между почечными чешуями и листьями срединной формации. Сформированных боковых покоящихся почек у этого рода вообще нет. У силлептических побегов хорошо выражен гипоподий. Боковые побеги, возникшие как силлептические, могут продолжать рост пролептически за счет верхушечных почек. Очень сходным образом происходит образование силлептических боковых побегов у *Podocarpus totara* и других мелколистных видов рода *Podocarpus*.

Для рода *Agathis* установлено три типа СЭМП, представленных силлептически ветвящимися до боковых ветвей 1 порядка (последние либо ростовые побеги, либо филломорфные ветви) и неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, со спиральным листорасположением. Трофические побеги дорсовентральные, с почти супротивным листорасположением. Ювенильные побеги не

были изучены. Все побеги удлиненные, укороченные отсутствуют. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями.

Развитые боковые почки отсутствуют. Согласно Burrows et al. (1988), в пазухах листьев под корой формируются латентные боковые почки, реализующиеся при реитерации. Верхушечные почки округлые или полусферовидные, 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. 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: они не дифференцированы на основание и листовую пластинку, напоминают зеленые чешуи, как и листья срединной формации, не формируют отделительный слой и опадают вместе с филломорфными ветвями.

Таким образом, у хвойных силлептическое ветвление встречается чаще, чем пролептическое. Существуют промежуточные типы ветвления, когда затруднено выделение гипоподия и катафиллов. Возможно, разрушения синдромов свойств силлепсиса – пролепсиса связано с утратой специализированными побегами способности к неограниченному нарастанию и превращению их в подобия листьев.

Список литературы

- Гатцук Л.Е.* 1974. Геммаксилярные растения и система Соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.79. №1. С. 100-111.
- Грудзинская И.А.* 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. // Ботан. журнал. Т. 45. №7. С. 968-978.
- 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.
- Манина О.С., Матюхин Д.Л.* 2010. Структура побеговой системы некоторых сабиноидных можжевельников (*Juniperus* subgen. *Sabina*, Cupressaceae) в условиях интродукции // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер.: География, Геоэкология. № 2. С. 92-93.

- Марфенин Н.Н. 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 147-161.
- Матюхин Д.Л. 2012. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных // Изв. ТСХА. 2012. Вып.1. С. 142-152.
- Матюхин Д.Л., Фролова А.В. 2015. Структура годичных приростов у форм кипарисовика горохоплодного (*Chamaecyparis pisifera*) с различной длиной листа // Изв. ТСХА. Вып.4. С. 49-58.
- Михалевская О.Б. 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: МГПУ. 66 с.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений М.: Сов. наука. 392 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. // Ann. Bot. V. 99. № 3. P. 375-407.
- Burrows G.E. 1986. Axillary meristem ontogeny in *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don. // Australian Journal of Botany. V.34. P. 357-375.
- Burrows G.E. 1987. Leaf axil anatomy in the Araucariaceae. // Australian Journal of Botany. V. 35. P. 631-640.
- Burrows G.E. 1989. Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot apex decapitation in vitro and in vivo. // Botanical Gazette. V. 150. P. 369-377.
- Burrows G.E. 1990. The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii* // Botanical Gazette. V. 151. P. 293-301.
- Burrows, G.E., Doley, D.D., Haines, R.J., Nikles, D.G. 1988. In vitro propagation of *Araucaria cunninghamii* and other species of the Araucariaceae via axillary meristems // Australian Journal of Botany. V. 36. P. 665-676.
- Farjon A., Hiep N.T., Harder D.K., Loc P.K., Averyanov L. 2002. A new genus and species in the Cupressaceae (Coniferales) from northern Vietnam, *Xanthocyparis vietnamensis* // Novon. V. 12. P. 179-189.
- Gaussen H. 1961. Brachyblastes et pseudophylles // Bul. Soc.his.nat. Toulouse. V. 96. P. 22-32.
- Grosfeld J., Barthélémy D., Brion C. 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat // Kurmann M.H., Hemsley A.R. (eds.). The evolution of plant architecture. Royal Botanic Gardens. Kew. P. 109-122.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests. Berlin: Springer-Verlag. 441 p.
- Müller-Doblies D., Weberling F. 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitrage zur Biologie der Pflanzen. 1984. V. 59. S. 121-144.
- Späth H.L. 1912. Der Johannistrieb. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde, Friedrich-Wilhelms-Universität. Berlin.
- Tomlinson P.B. 2004. Crown structure in Araucariaceae. 16 p. (Available at website Proceedings of the International Dendrology Society Araucariaceae, Auckland).

- Tomlison P.B., Gill A.M.* 1973. Growth habits of tropical trees: some guiding principles // Meggers B.J., Ayensu E.S., Duckworth W.D. (eds.) Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review. Smithsonian Institution Press. Washington: D.C. P. 129-143.
- Tourn G.M., Barthélémy D., Grosfeld J.* 1999. Una aproximación a la arquitectura vegetal: conceptos, objetivos y metodología // Bol. Soc. Argent. Bot. V. 34. № 1–2. P. 85-99.
- Troll W.* 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, Vegetationsorgane. Teil I. Berlin: Borntraeger Vlg. 955 S.

SILLEPSIS AS A BASIS FOR STRUCTURAL POLYMORPHISM IN THE SYSTEMS OF SHOOTS IN CONIFERS

D.L. Matyukhin

Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow

Silleptic branching of shoot systems is widespread in conifers. This allows to differentiate shoots according to their functions: some are adapted to expansion, and some provide labile assimilating surfaces, similar to those in leaves. There are at least four options for the formation of such systems: silleptic shoots are approximately homogeneous with a limited order branching; intensively branching shoots with continuous growth and unlimited order of branching; system, that includes highly specialized trophic shoots with limited growth; araucaria-type shoots with deterministic status. Such systems of shoots provide adaptation of conifers to various environments.

Keywords: *sylepsis, conifers, branching.*

Об авторе

МАТЮХИН Дмитрий Леонидович – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: botanika@timacad.ru.

Матюхин Д.Л. Силлепсис как основа полиморфизма структур в системах побегов хвойных / Д.Л. Матюхин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 265-275.