

УДК 581.4: 582. 47

О ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМАХ ОБРАЗОВАНИЯ ФОРМ В РОДЕ КИПАРИСОВИК (*CHAMAECYPARIS SPACH*)

Д.Л. Матюхин, А.В. Фролова

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

На основе изучения 70 форм 5 видов предложено считать одним из возможных механизмов формообразования в роде Кипарисовик гетеротопию. Рассмотрены конкретные механизмы формообразования у ювенильных, нитевидных, карликовых и папоротниковидных форм.

Ключевые слова: системы побегов, ювенильные формы, гетеротопия, *Chamaecyparis*.

Введение. С XVIII века в Европе известны формы древесных растений. Они отличаются от типовых форм видов (приведенных в первоописаниях типа) существенными отличиями в строении побегов, листьев, листорасположении и т.п. Такие формы поддерживаются искусственным вегетативным размножением. На наш взгляд, происхождение таких форм связано с гетеротопиями.

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 (Haeskel, 1981) и привлекалось для объяснения некоторых эволюционных преобразований (Мейен, 1986).

Цель работы – показать некоторые возможные механизмы образования нехарактерных для большинства особей вида признаков вегетативных органов.

Методика. Объектами исследования являлись: *Chamaecyparis formosensis* Matsum. (типовая форма), *Ch. lawsoniana* (A.Murr.) Parl. (31 форма), *Ch. obtusa* Siebold & Zucc. (14 форм), *Ch. pisifera* (Siebold & Zucc.) Endl. (22 формы) и *Ch. thyoides* (L.) Britton, Sterns & Poggenb. (2 формы) (Eckenwalder, 2009). Материал был собран с образцов из коллекций ботанических садов средней полосы России и Черноморского побережья Кавказа.

Результаты и обсуждение. Вегетативное тело форм древесных Сипрессасеae представляет собой комбинацию побегов, формирующихся в разных частях тела в разные фазы онтогенеза

типовой формы. Для выделения подобных программ рассмотрим структуру побеговой системы 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. Они функционально соответствуют сложным листьям, и, вслед за Вильгельмом Троллем (Halle et al., 1978), предлагается называть их платикладиями. Ростовые побеги имеют более длинные междоузлия, со временем либо формируют скелетные ветви, либо завершаются платикладием. Их основной функцией является захват пространства.

Для побегов видов и форм рода *Chamaecyparis* характерно наличие нескольких типов листьев, весьма отличающихся по структуре. 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 полоски. На ростовых побегах развиваются листья иного строения: с низбегающим на междоузлие основанием и чешуевидной пластинкой (отгибом). 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 полоски на обеих сторонах листа.

Ниже приведены примеры форм побеговые системы которых могут рассматриваться как результат гетеротопий.

- Ювенильные формы

Chamaecyparis pisifera 'Squarrosa'. Растения высотой 10-12 м. Крона широкая, слабо коническая. Ветви отстоящие с повисающими верхушками. Листья простые, игловидные, сверху серо-зеленые, снизу серебристо-белые, длиной до 5 мм, шириной до 1 мм. Листья накрест супротивные. Длина междоузлий до 1 см (рисунок).

Перенос программы развития ювенильных игловидных листьев на все листья растения свидетельствует в пользу гетеротопии именно листьев, а не ювенильных побегов в целом.

Сходную структуру имеют системы побегов «ювенильных»

форм всех изученных видов (кроме *Ch. formosensis*, ювенильные формы которого авторам недоступны).

- «Нитевидные» формы

Chamaecyparis pisifera 'Filifera'. Дерево с широкояйцевидной рыхлой кроной, обычно высотой и шириной до 5 м.. Скелетные ветви повислые или отстоящие, веточки тонкие, повисающие. Листья чешуевидные, треугольно-ланцетные, заострённые. На каждом листе по обе стороны по одному белому устьичному пятну. Листья в 2-3 раза меньше междоузлия, поэтому побеги очень вытянутые и ветвление редкое. Верхушки побегов свисающие. Листья ростовых побегов сильно отстоящие, расположены близко друг к другу (рисунок).

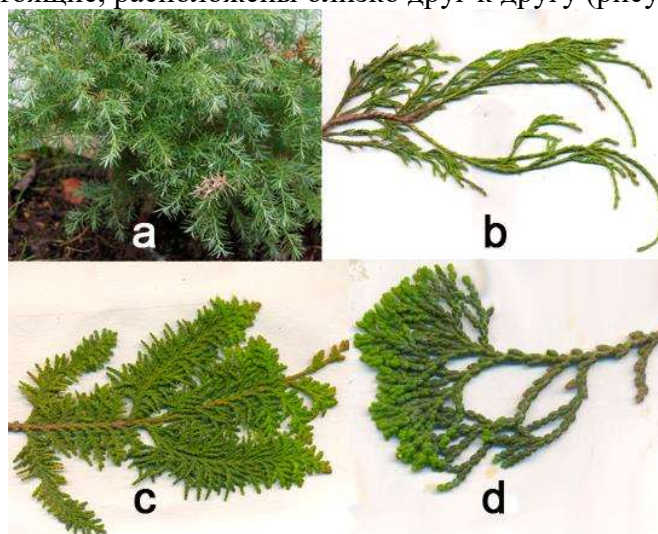


Рисунок. а – *Ch. pisifera* 'Squarrosa', б – *Ch. pisifera* 'Filifera',
с – *Ch. obtusa* 'Filicoides', д – *Ch. obtusa* 'Nana Gracilis'

Возможным механизмом образования является перенос программы онтогенеза ростовых побегов на все прочие типы побегов. 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', 'Lycopodiodes', *Ch. pisifera* группы 'Filifera'.

- «Папоротниковидные» формы.

Chamaecyparis obtusa 'Filicoides'. Дерево медленно растущее до 16 метров высотой. Крона яйцевидная, кустистая. Скелетные ветви длинные и тонкие, плоские, по обеим сторонам и по всей длине покрыты короткими, одинаковой длины побегами. Платикладии сверху тёмно-зелёные, снизу голубовато-зелёные. Листья чешуевидные,

мелкие, яйцевидные, вьющиеся, толстые, тупые, четырехрядно-черепитчатые, темно-зеленые, блестящие.

Верхняя сторона: латеральные листья имеют прямую немного выпуклую спинку с крючковидно-тупой верхушкой, основанием смыкаются. Фациальные листья ромбической формы, выпуклые, с тупой верхушкой, желобок овальный плохо заметный. На нижней стороне вдоль основания латерального и фациального листьев расположена тонкая белая устьичная полоска. Листья ростовых побегов немного отходящие, оранжево-коричневые, шестигранной формы, заострённые (рисунок).

Возможным механизмом образования является перенос программы онтогенеза трофических побегов-платикладиев на каждый узел ростового побега последнего порядка ветвления. У типовых форм изученных видов платикладии развиваются в пазухах латеральных листьев через 2-3-4 метамера. У форм этой группы – в соседних, или разделенных только одним узлом. Часто в пазухах пары листьев одного узла образуются супротивные платикладии. В результате интенсивность ветвления увеличивается.

Подобная структура побегов имеется также у форм *Chamaecyparis lawsoniana* 'Royal Gold', *Ch. obtusa* 'Aonokujakuhiba', 'Compact Fernspray', 'Filicoides' и др.

- Карликовые формы.

Chamaecyparis obtusa 'Nana Gracilis'. Форма карликовая, старые экземпляры широкие, высотой до 3 м, молодые – неравномерно округлые. Скелетные ветви горизонтальные, побеги неравномерно расположенные; платикладии ракушкообразные. Листья светло-зеленые, блестящие, чешуевидные. На верхней стороне платикладия латеральные листья с выпуклой спинкой и тупой прилегающей верхушкой, смыкаются основаниями, вдоль места их смыкания расположена устьичная полоска; фациальные листья шестигранной формы с тупой верхушкой, желобок округлый темно-зеленый. На нижней стороне вдоль основания латерального и фациального листьев расположена ярко-белая устьичная полоска (рисунок).

Возможным механизмом образования этой формы и схожих с ней, является перенос программы онтогенеза трофических побегов на все прочие типы побегов. Ростовые побеги становятся подобны трофическим. У многих форм с такого типа гетеротопией, ростовые побеги закручиваются вокруг продольной оси, с очень короткими приростами. Платикладии обычно превосходят в длину вышерасположенную часть ростового побега, отчего 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.

Сходную структуру имеют системы побегов карликовых форм всех изученных видов (кроме *Ch. formosensis*, карликовые формы которого авторам недоступны; у *Ch. thyoides* такого типа формы известны) (Troll, 1937).

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что гетеротопии являются одним из важнейших и весьма распространенным механизмов формообразования в роде *Chamaecyparis*. Возникающие морфозы не являются неадаптивными мутациями, приводящими к снижению приспособленности к внешней среде.

Выводы: 1. Формы у рода *Chamaecyparis* представляют собой результат перераспределения признаков побегов типовой формы в пределах организма.

2. Формы отличаются перераспределением признаков побегов с нарушением корреляций установившихся для разных типов побегов в составе кроны дикого типа.

3. Такое явление можно рассматривать как проявление гетеротопий (переноса отдельных признаков из одного места организма в другое)

Список литературы

- Мейен С.В. 1986. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннетитов путем гамогетеротопии // Журн. общ. биологии. Т. 47. № 3. С. 291-308.
- Eckenwalder J.E. 2009. Conifers of the World. The complete referens. Portland, London: Timber Press. 720 p.
- Haeckel E. 1891. Antropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl., 1. Teil: Keimesgeschichte oder Ontogenie. Leipzig: Engelmann Verlag, 426 s.
- Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlison P.B. 1978. Tropical Trees and Forests an architectural analysis. Berlin, Heidelberg, NY.: Springer-Vlg. 441 p.
- Troll W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, Vegetationsorgane. Teil I. Bornträger Vlg., Berlin. 955 p.

POSSIBLE MECHANISMS OF MORPHOGENESIS IN THE GENUS *CHAMAECYPARIS* SPACH

D.L. Matyukhin, A.V. Frolova

Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow

We studied 70 forms, 5 species of the genus *Chamaecyparis*. We propose heterotopy as one of the possible mechanisms of morphogenesis in this genus. We also describe specific mechanisms of morphogenesis in juvenile, filamentous, dwarfish and fern-shaped stages.

Keywords: *systems of branches, juvenile forms, heterotopy, Chamaecyparis.*

Об авторах:

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

ФРОЛОВА Александра Валерьевна – магистрант кафедры декоративного садоводства и газоноведения, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: Aleks-Sanechka@mail.ru.

Матюхин Д.Л. О возможных механизмах образования форм в роде Кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach.) / Д.Л. Матюхин, А.В. Фролова // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2017. № 2. С. 224-229.