

## Биология, морфология и систематика гидробионтов

УДК 58.009

### К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ *MYRICA GALE* L.

И. О. Толченникова, И. С. Антонова

Санкт-Петербургский Государственный Университет

199034, Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, [ultaseae@mail.ru](mailto:ultaseae@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.03.2021

Изучена морфология надземной части *Myrica gale* L., 1753 в критических для нее условиях северной границы ареала. Выявлены основные структурные особенности зрелых генеративных ветвей, в которых классифицированы длинные, средние, короткие побеги, приведена их морфофункциональная характеристика. Изучены листовые серии побегов различных типов, отмечена особенность заложения большого количества листовых органов, часть из которых видоизменяется в защитные почечные чешуи, число которых достигает 10 и представлено 4 одревесневающими непадающими и 6 частично одревесневающими чешуями. Листовые серии коротких и средних побегов характеризуются значительной асимметрией по сравнению с листовыми сериями длинных побегов и являются неполными. Адаптации к распространению в более холодных условиях среды проявляются в особенностях структурно-функциональной организации ветви и всей особи, закономерностях формирования защитных листовых органов почки и динамике развития листовой серии.

*Ключевые слова:* *Myrica gale*, морфология побегов, защитные листовые органы, вегетативные почки, эволюция растений, адаптации растений к условиям среды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-52-62

#### ВВЕДЕНИЕ

Массовое изучение структурной организации растений в России и за рубежом началось в середине прошлого столетия [Савиных, 2008 (Savinykh, 2008)]. Вопросу изучения адаптаций растений к условиям среды обитания посвящено множество работ, среди которых особое место занимают классические труды И.Г. Серебрякова по экологической морфологии растений [Серебряков, 1962 (Serebryakov, 1962)]. Жизненная форма вырабатывается в ходе вековой эволюции видов и характеризует адаптацию вида к определенному образу жизни. Большинство проводимых исследований растительного покрова различных климатических поясов подтверждают теорию о смене жизненных форм в процессе перехода растений из одной климатической зоны в другую [Halle, 1978]. Эволюционно подобные переходы можно рассматривать как естественное стремление растительных популяций к расселению, ограничиваемое различными факторами среды, среди которых значительную роль играет гидротермический режим. Хорошо известно, что в последнее время побег рассматривают как сложную структурно-функциональную (интегрированную и саморегулирующуюся) систему, обеспечивающую растению выполнение основных жизненно важных процессов ассимиляции и репродукции [Лапиров, Беляков, 2019 (Lapirov, Belyakov, 2019)].

Порядок Myricales, к которому принадлежит *M. gale*, содержит единственное монофилетическое семейство Myricaceae, включающее 4 рода и до 60 видов древесных и кустарниковых растений.

Представители семейства произрастают преимущественно в регионах с теплым влажным субтропическим и тропическим климатом, и лишь немногим из них удалось распространиться в более северные широты. Ареал *M. gale* простирается вплоть до северного побережья Великобритании, где распространение вида обусловлено влиянием Гольфстрима и приурочено к регулярно затапливаемым прибрежно-водным местообитаниям, характеризующимся более мягкими условиями среды по сравнению с плакорами. В России *M. gale* находится на северо-восточной границе ареала, является уязвимым видом сокращающимся в численности и включена в Красную книгу Российской Федерации [Kamelin et al., 2008 (Камелин и др., 2008)]. Исследование вида на северной границе ареала может позволить выделить особенности, способствующие расселению в северном направлении, а также обратить внимание на свойства среды, препятствующие такому расселению, что всегда представляет большой интерес.

Невозможно не заметить внешнее сходство габитусов кустарниковых и древесных форм среди представителей рода *Myrica*. Известно, что растения, растущие в сезонном климате, должны корректировать морфологию и активность своих обновляющихся структур и побегов, чтобы максимизировать выживаемость и продуктивность [Meloche and Diggle, 2001]. Понимание этой особенности имеет решающее значение для определения экологиче-

ских стратегий растений [Nitta, Ohsawa, 1999]. Изучение строения крон древесных растений способствует решению множества задач как практического, так и фундаментального характера, в том числе, в контексте проблемы адаптации растений к условиям внешней среды [Недосеко, Викторов, 2017 (Nedoseko, Viktorov, 2017)].

Цель настоящего исследования – добавление подробностей характеристики морфологии надземных частей *M. gale* в критических

для нее условиях северной границы ареала и обсуждение структурных особенностей кроны этого вида.

Предполагая субтропическое и тропическое происхождение вида, необходимо, также, обратить особое внимание на строение почки и видоизменения листовых органов в связи с возложением на них дополнительной функции по защите зачатка побега в более холодных условиях среды.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были изучены малочисленные популяции *M. gale*, произрастающие на побережье Финского залива, наблюдение за которыми было начато в сентябре 1978 года и с перерывами продолжается до настоящего времени. *Myrica gale* является федеральным охраняемым объектом и имеет двойную категорию охраны [Камелин и др., 2008 (Kamelin et al., 2008)]. В данной работе использованы материалы по побеговым комплексам и почкам, собранные в 1984 году. Материалы по листовым последовательностям и междоузлиям собирались в течение 2019–2020 гг. без изъятия из окружающей среды и нарушения целостности растения. Площадь основной площадки, располагающейся в заказнике Лебяжье, составляет 25 м<sup>2</sup>. Обследованные популяции произрастают на побережье Финского залива в небольших межрядовых понижениях. Ежегодно эти территории затапливаются на 1.5–4 см более чем на 60 сут, а корневая система находится в обильно обводненном субстрате в общей сложности до 260 дней в году. Наблюдения проводились с периодичностью 1 раз в неделю.

Из-за особенностей вегетативного размножения установление точного количества особей затруднено, в связи с чем работа опирается на анализ прямостоящих ветвей. В общей сложности были изучены 32 ветви возрастом от 1 до 11 лет. Основные методы исследо-

вания: наблюдение в течение годового цикла, измерение, исследование общепринятыми методами световой микроскопии образцов, собранных в начале 1980-х годов, фотофиксация и зарисовка. Высота ветвей, размеры пробных площадок, длины корневищ замерялись рулеткой с ценой наименьшего деления в 1 мм. Длины побегов, листовых органов, междоузлий измерялись с помощью линейки с наименьшей ценой деления в 1 мм. Диаметр материнского побега у основания измерялся с помощью штангенциркуля. Площадь листовых органов вычислялась с помощью миллиметровой бумаги. Исследованы листовые серии каждого из типов побегов, отмечены размеры листовых органов их взаимное расположение, количество и некоторые другие морфофункциональные особенности. Структура почек, почечных чешуй исследовалась под бинокуляром, микроструктура стебля была изучена путем приготовления препарата (без окраски) поперечного среза побега с последующим исследованием под световым микроскопом. Все образцы для микроскопии взяты из фиксированного в 70°-ном спирте материала 1980-х годов. Полученные данные вносились в таблицы Excel, построение гистограмм листовых серий осуществлялось с использованием встроенных алгоритмов графического представления анализа данных Excel.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В целом, анатомия и морфология *M. gale* изучены достаточно подробно [Skene et al., 2000]. При этом, вопросы, касающиеся пространственной и функциональной структуры побегов, динамики побегообразования, строения почек, особенностей листовых серий и особенностей онтогенетических состояний (кроме ранних стадий), включая продолжительность жизни, в литературе отсутствуют.

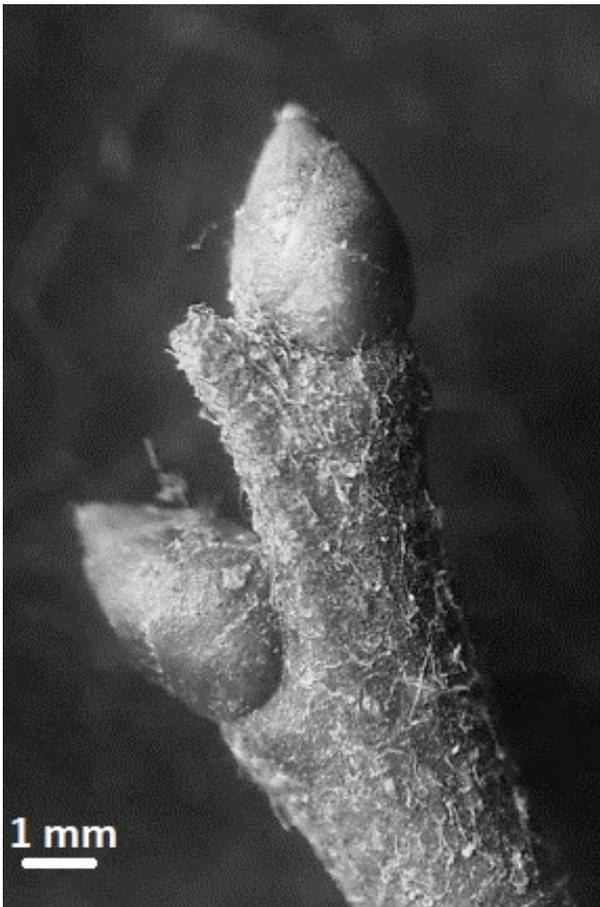
Подземная часть зрелого генеративного растения представлена корневищем и системой придаточных корней. От длинного стелющегося в подстилке корневища отходят вер-

тикальные побеги разного возраста. Глубина залегания корневища охватывает всю толщину подстилки.

Максимальная высота исследованных вертикальных ветвей зрелых генеративных особей составила 139 см при возрасте 11 лет. Средняя высота ветвей варьирует: так, на первом году жизни она составляет – 14±1 см, на 2 год – 33±1,5 см, на 4 год – 71±4 см, на 5 год – 73±13 см, на 6 год – 85±14 см, на 7 год – 76±20 см, на 8 год – 122±18 см, на 9 год – 136±17 см соответственно.

Первая материнская ось вертикальной ветви, как правило, имеет больший диаметр по сравнению со всеми остальными побегами, но не характеризуется значительной длиной. Диаметр материнского побега у ветви 11 лет составляет 9 мм, у ветви 2 лет – 4.5 мм.

Вертикальные ветви *Myrica gale* характеризуются симподиальным нарастанием побегов и акротонией (рис. 1). Расположение боковых побегов спиральное, что обуславливает многомерность ветви в пространстве. Условно побеги можно разделить на группы по их размерным характеристикам, так, встречаются длинные ростовые побеги, средние и короткие (рис. 2).



**Рис. 1.** Vegetative buds at the top of a shoot. Терминальная почка отмирает уже через 4–6 сут после разворачивания материнского побега, что обуславливает симподиальное нарастание. Vegetative buds are protected by fully and partially ligneous scales.

**Fig. 1.** Vegetative buds at the top of a shoot. The terminal bud dies within 4–6 days after the unfolding of the mother shoot, which determines the sympodial growth of the shoots. Vegetative buds are protected by fully and partially ligneous scales.

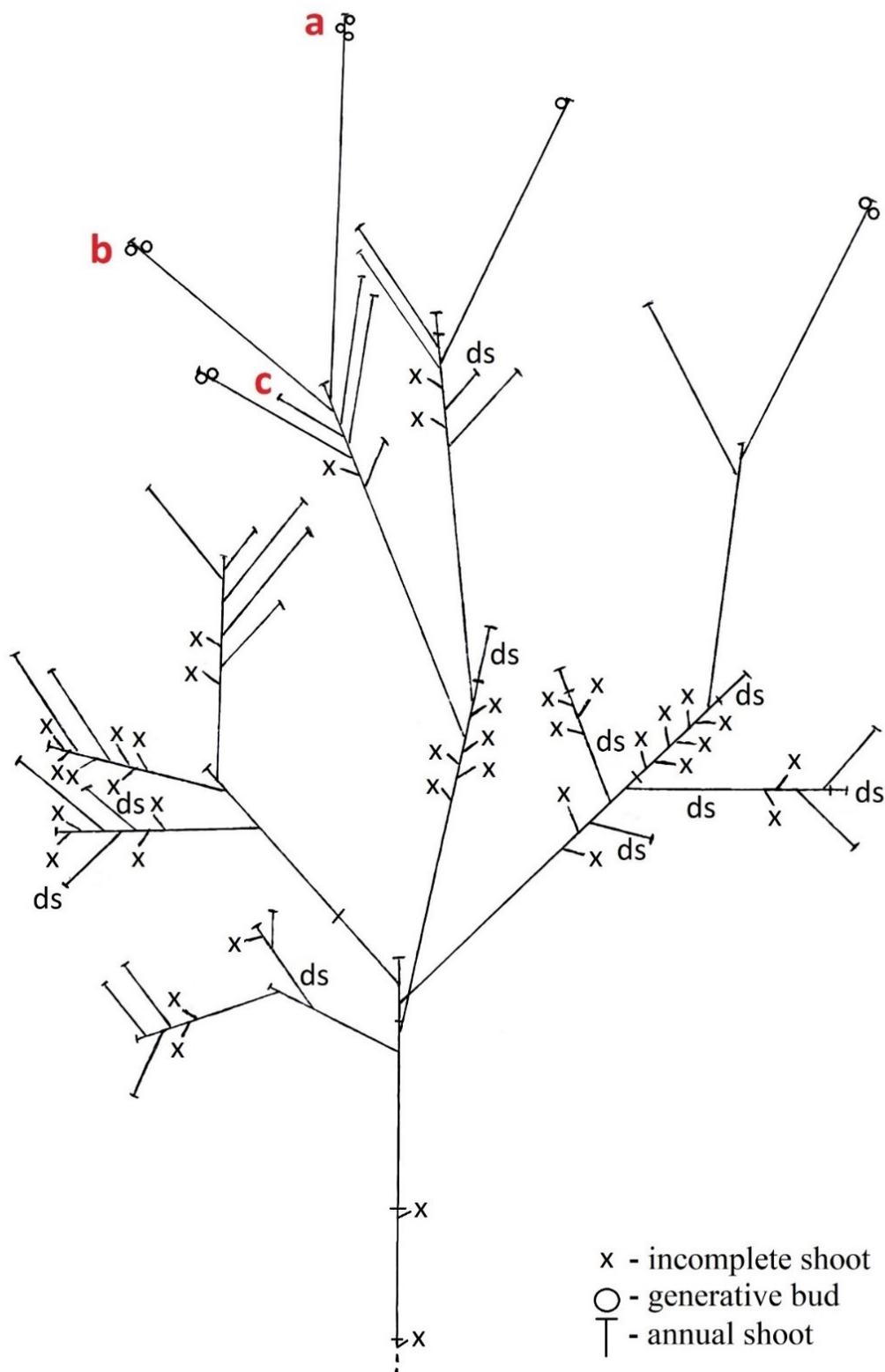
Основными структурообразующими элементами кроны являются длинные ростовые побеги. Обычно, ветвь представлена 7–

8 длинными, следующими друг за другом побегами, на которых развиваются комплексы боковых средних и коротких побегов, формирующих крону. Лидирующая ось выделяется по диаметру среди прочих в нижней части кроны, однако, вторичное утолщение стеблей незначительно и относительно постоянно в течение всей жизни ветви. Это делает практически невозможным определение лидирующего побега в верхней части кроны среди длинных побегов текущего года жизни. При этом, ксилемные элементы и элементы коры стебля мелкоклеточные и имеют по годичному кольцу сходный мелкий просвет (рис. 3).

Крона состоит из нескольких побеговых комплексов. Нижние из них развиваются на материнских побегах, являющихся боковыми побегами средней длины на лидирующей оси. На каждом подобном 2- или 3-летнем комплексе развиваются 5–6 боковых побегов, из которых нижние короткие, а остальные – средней длины. Длинные ростовые побеги в этой части кроны не развиваются. Эти комплексы выполняют фотосинтетическую функцию. Генеративные почки здесь не закладываются. Ветроопыление, свойственное *M. gale*, предполагает развитие генеративных почек на самых высоко расположенных длинных побегах.

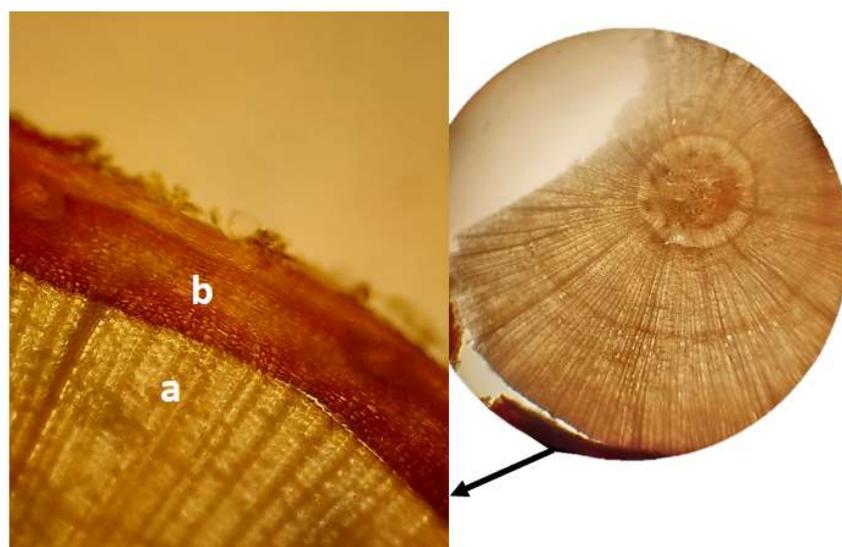
Верхняя часть кроны представлена 2- и 3-летними немногочисленными побеговыми комплексами, развивающимися на основе длинных ростовых побегов. Появление длинных ростовых побегов – свойство именно этой части кроны. Они располагаются в верхней части материнского побега и развиваются из самых крупных почек, в то время как расположенные ниже побеги средней длины и очень малочисленные короткие побеги развиваются из почек меньшего размера. Верхушечная почка любого ростового побега также закономерно отмирает, непосредственно под ней закладываются генеративные почки (рис. 2). Ниже на длинных побегах закладываются крупные вегетативные почки, инициирующие развитие ростовых побегов, а ниже за ними – более мелкие почки, из которых образуются средние и короткие боковые побеги. Нижняя довольно протяженная часть побегов формирует спящие почки. Таким образом, генеративные побеги не изменяют план формирования 2-летних побеговых систем в сравнении с вегетативными.

Короткие побеги имеют наименьшую продолжительность жизни и отмирают после 1 вегетационного сезона. Средние побеги живут около 3 лет, в то время как длинные побеги, являясь структурообразующими элементами ветви, способны существовать до 8–11 лет.



**Рис. 2.** Зрелая генеративная ветвь *Myrica gale*. Побег: а – длинный, b – средний, c – короткий; ds – погибший побег.

**Fig. 2.** Mature generative branch of *Myrica gale*. Shoots: a – long, b – medium, c – short; ds – dead shoot.



**Рис. 3.** Поперечный срез стебля 3-летней ветви: а – элементы проводящих тканей, б – элементы коры.

**Fig. 3.** Cross section of the stem of a 3-year-old branch: a – elements of conductive tissue, b – elements of the bark.

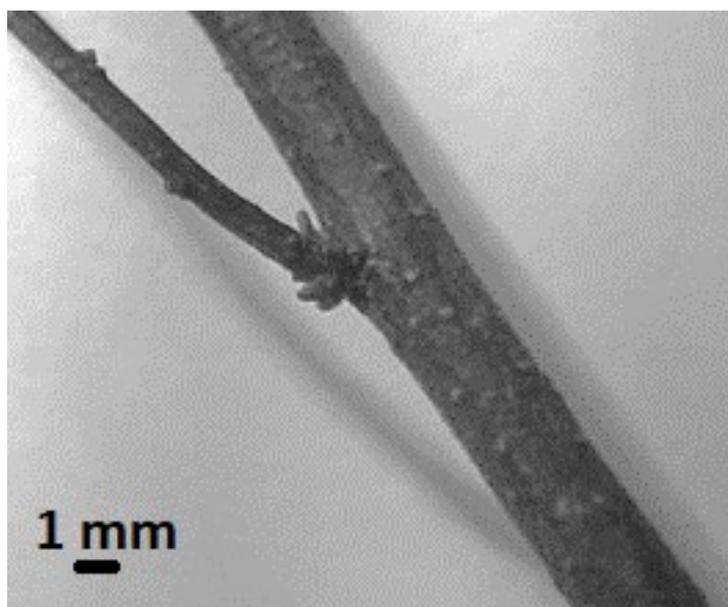
Сформировавшись, 2–3-летние побеговые системы тормозятся в развитии и последовательно отмирают. Короткие побеги отмирают быстрее средних и длинных, что приводит к постепенному “оголению” нижней части кроны. По мере старения ветви происходит отмирание и замена отдельных побегов или целых комплексов за счет нижележащих спящих почек. Периодическая активность спящих почек возобновления различных порядков усложняет пространственно-временную оценку развития ветви. Необходимо отметить, что *M. gale* проявляет удивительную способность поддерживать структурное пространственное постоянство за счет формирования вторичной кроны, что отражается в габитусе этого растения.

Междоузлия у основания любого побега укорочены. Их длина достигает максимума в срединной зоне, а затем снова уменьшается, образуя у длинных побегов почти симметричную кривую изменения длины междоузлий. Длина листовых пластинок изменяется сходным образом. Наиболее крупные почки располагаются в верхней трети побега и закладываются в пазухах тех листьев, у которых отчетливо проявляется динамика уменьшения площади листовой пластинки. На длинном генеративном побеге формируется до 5 генеративных почек (17% общего количества), 5–7 крупных вегетативных почек (17–21% общего количества) и до 20 мелких вегетативных почек (>60% общего количества), большинство из которых является длительно спящими и не трогается в рост в течение следующего вегетационного сезона. Спящие почки очень важны при расселении в умеренном поясе, в том чис-

ле, потому что определяют морфологическую пластичность вида, проявляющуюся в развитии побеговых систем разного строения [Серебряков, 1962 (Serebryakov, 1962); Фатьянова, Антонова, 2010 (Fatianova, Antonova, 2010)].

Листовая серия всех побегов начинается с почечных чешуй, из которых 4 – пергаментобразные неоппадающие полностью одревесневающие. Расположенные за ними еще 6 чешуй – пленчатые вытягивающиеся при распускании (рис. 4). Они имеют частично одревесневающие вершины. Отличия чешуй от ассимилирующих листовых органов заключаются степени одревеснения, отсутствии железистых волосков по краю чешуи и на ее поверхности, а также отсутствии черешка и выраженной центральной жилки. Пленчатые чешуи мягкие, на просвет прозрачные, что свидетельствует о слабом развитии мезофилла, и, в свою очередь, также существенно отличает их от настоящих листьев. В пазухах более длинных верхних пленчатых чешуй могут закладываться мелкие почки, в то время как в пазухах неоппадающих коротких чешуй этого не происходит. Количество настоящих листьев варьирует и зависит от характеристик побега. Ассимилирующие листья характеризуются малой изменчивостью формы листовой пластинки.

У длинного ростового побега развивается полная листовая серия, которая содержит более 40 листовых органов, достигающих в длину 55 мм с черешком в 3 мм. Динамика изменения размеров листовых органов в полной листовой серии представлена равноплечей кривой постепенного увеличения длины листовых органов, а затем такой же плавный спад.



**Рис. 4.** После развития побега из почки полностью одревесневшие чешуи не опадают. Часто можно наблюдать их и после отмирания побега.

**Fig. 4.** Completely lignified scales do not fall after the development of the shoot from the bud. It is often possible to observe them after the death of the shoot.

Листовая серия среднего побега состоит из 28–35 листовых органов, достигающих в длину 40 мм с черешком в 3 мм. Кривая распределения длин неполная, представлена сначала постепенным увеличением длины листовых органов, затем следует резкий спад. На подавляющем большинстве средних побегов генеративные почки не образуются. Изредка на них закладываются 1–3 генеративные почки (5–10%). В случае вегетативного развития они имеют 4–6 крупных почек (23–30%) и до 18 мелких почек (около 70%).

Листовая серия короткого побега представлена 6–8 ассимилирующими листьями, достигающими в длину 13–15 мм с черешком

в 1 мм и 10 чешуями. В кривой распределения длин отсутствуют “плечи”, она отражает сначала резкий подъем, а затем – такой же резкий спад. На коротких побегах генеративные почки не закладываются, крупных почек 3–4 (20–30%), мелких до 14 (70–80%). Закономерное самообновление ветви происходит за счет разворачивания спящих почек на побегах нижней части кроны, тогда как при более серьезных повреждениях могут быть задействованы длительно спящие почки, в том числе, материнской оси. Отмечена способность почек текущего года заложения трогаться в рост, что соотносится с формированием дополнительных придаточных корней.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В литературе сем. Myricaceae и, в частности, род *Myrica* известны тем, что на них длительное время исследовали симбиотические отношения высших растений и азотфиксирующих микроорганизмов. Обитание в холодной и слабоаэрируемой почве требовало выработки механизмов, способствующих независимости высших растений от недостатка питательных веществ в почве, в частности, от дефицита доступных для поглощения корнями азотистых соединений. Недостаточность азотистого питания не позволяла сформировать крупную вегетативную часть растения, что, в конечном счете, привело многие группы цветковых растений к образованию симбиотических связей с бактериями и гри-

бами. В частности, такими отношениями характеризуются род *Alnus* и некоторые другие. *Myrica gale* присуще образование эктомикоризы с азотфиксирующими бактериями, преимущественно, представителями рода *Frankia* [St-Laurent, Lalonde, 1987], для которых древние представители Myricaceae, по мнению некоторых ученых, стали первыми симбионтами среди цветковых растений [Maggia, Bousquet, 1994]. На степень развития корневой системы влияет активность нитрогеназы, обусловленная, в свою очередь, степенью развития клубеньковых везикул, чувствительных как к степени аэрации, так и к количеству почвенной воды [VandenBosch, Torrey, 1985].

Механизм поступления кислорода в бактериальные везикулы изучался достаточно тщательно [Tjerkema, 1978, 1983]. Известно, что свободный кислород сильно подавляет функцию нитрогеназы, при этом, азотфиксация поддерживается только в условиях быстрого потока кислорода при низких его концентрациях [Robson, Postgate, 1980; Shaw, 1984]. Структурные исследования клубеньковых корней показывают, что их кора у *M. gale* очень аэренхиматозна [Torrey, Callaham, 1978; Sprent, Scott, 1979]. На имеющемся у нас поперечном срезе нижней части первого вертикального побега 3-летней ветви (рис. 3) помимо отчетливой мелкоклеточности элементов прослеживается отсутствие аэренхимы, что связано с сезонным характером затопления местообитаний *M. gale*. Вертикальные ветви большую часть года находятся в сухих условиях и совсем недолго частично погружены в воду, в то время как корни с клубеньковыми везикулами вынуждены существовать в условиях длительного затопления. Эти структурные особенности в некоторой степени определяют расположение корневищ *M. gale* в подстилке.

В условиях недостатка азота происходит формирование некрупных надземных органов и, в целом, в среднем, некрупных растений. Можно предположить, что регулярное и быстрое отмирание побеговых комплексов может быть связано с необходимостью перераспределять азот.

Обитание в более холодном климате привело к появлению листопадности у *M. gale* и существенному уменьшению размеров особи по сравнению с тропическими и субтропическими видами, высота которых зачастую достигает 5–6 м. По-видимому, листопадность появляется в числе крайних признаков уже после значительного уменьшения размеров особи, среди видов, у которых она также отмечена, значительный интерес представляет *M. pennsylvanica* Mirb. – по ряду признаков она проявляет схожую с *Myrica gale* стратегию адаптации к холодным условиям среды обитания, произрастая, тем не менее, значительно южнее и лишь изредка заходя в районы южного побережья Гудзонова залива [Kartesz, Meacham, 1999]. По размерным характеристикам *M. pennsylvanica* значительно превосходит *M. gale* и представляет собой кустарник высотой до 4.5 м.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

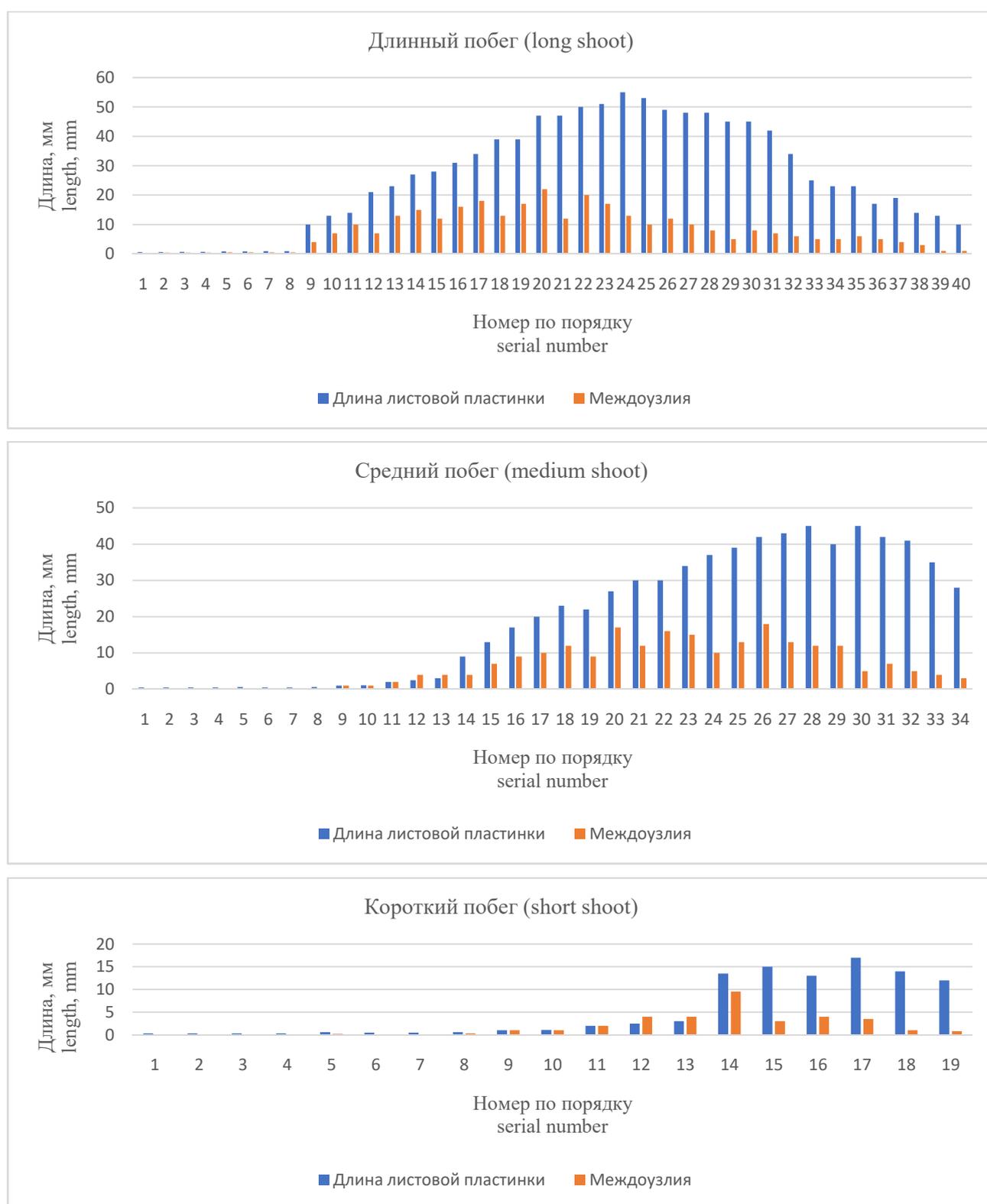
Таким образом, зрелые генеративные ветви *M. gale* состоят из структурно различных элементов. Выделяются длинные ростовые, средние и короткие побеги, которые различа-

ются как по размерным характеристикам, так и по положению на материнской оси, а также представлены листовыми сериями различной степени полноты.

Листовые серии коротких и средних побегов характеризуются значительной асимметрией по сравнению с листовыми сериями длинных побегов и являются неполными (рис. 5). Большое количество зачатков листовых органов обуславливает постепенное заложение почек, а несовершенство строения чешуй отражает слабую защитную способность данных органов. Оба признака свидетельствуют о глубокой древности вида и сложности в адаптации к условиям среды.

Помимо количества листовых органов длинные, средние и короткие побеги отличаются положением на материнском побеге. Так, длинные ростовые побеги развиваются из верхних наиболее крупных вегетативных почек и определяют направление развития всей системы побегов. Их количество в системе крупной ветви невелико, и они явно выполняют скелетную функцию, существуя в ветви длительное время, а также выносят к солнцу и ветру генеративные органы. Средние и короткие побеги являются по сути своей заполняющими, они развиваются из значительно более мелких почек, расположенных ниже по оси материнского побега, и выполняют в основном фотосинтетическую функцию. Мелкие побеги являются наиболее короткоживущими и достаточно быстро сменяются в кроне.

В классической работе Ричардса “Тропический дождевой лес” [Richards, 1952] отмечается, что в тропических лесах кустарники зачастую приобретают вид маленьких деревьев. Зрелые генеративные ветви *M. gale* по габитусу подобны маленьким деревцам: от материнской оси, стволика, отходят побеги, образующие кружевную структуру – крону. Из-за особенностей онтогенеза отдельных побегов и различной продолжительности их жизни происходит постоянное отмирание побегов и самообновление ветви за счет спящих почек, при этом структурное и функциональное единство системы сохраняется. Генетически запрограммированная морфология и архитектура побега, отличающаяся большой вариабельностью признаков и не меньшей пластичностью структурных элементов, определяет габитус растения и в большинстве случаев его жизненную форму [Берко, Козий, 1987 (Berko, Kozij, 1987)].



**Рис. 5.** Листовые серии длинного, среднего и короткого побегов.

**Fig. 5.** Leaf series of long, medium and short shoots. Blue column – the length of the leaf, red column – the length of internodes.

Полная листовая серия характерна для длинных побегов, в то время как у средних и коротких побегов “плечи” кривой либо выражено асимметрично, либо практически отсутствуют. Установлено, что часть листовых органов видоизменилась в защитные структуры

почки и теперь представлена неоппадающими полностью одревесневающими и частично одревесневающими пленчатыми почечными чешуями. Адаптации к распространению в более холодных условиях среды проявляются в особенностях структурно-функциональной органи-

зации ветви и всей особи, закономерностях формирования защитных листовых органов почки и динамике развития листовой серии и, вне всяких сомнений, нуждаются в более детальном изучении. Семейство Мугисасеае принадлежит к древним семействам цветковых растений, что проявляется в строении цветков и древесины, а также в большом количестве листовых органов [Skene et al., 2000]. По ряду признаков: цветение до распускания, наименее разветвленные соцветия среди всех представителей семейства, субдизция, общее большое количество листовых органов, строение цветков и древесины, ароматические железы и воск, листопадность, – можно предположить, что *M. gale* является переходной формой, возникшей в результате продвижения теплолюбивого тропического и субтропического семейства Мугисасеае на север.

Архитектура растения зависит от его генетических особенностей, а также от взаимного расположения и влияния всех его частей, в лю-

бой момент времени эта морфологическая характеристика являет собой равновесие между эндогенными ростовыми процессами и экзогенными ограничениями, которые накладывает окружающая среда [Barthelemy, Caraglio, 2007]. Годичный побег является основным структурным элементом многолетнего растения [Серебряков, 1952 (Serebryakov, 1952)]. Его изучение имеет большое значение для решения вопросов эволюции растений [Хохряков, 1975, 1981 (Нохряков, 1975, 1981)], их экологии [Василевская, 1954 (Vasilevskaja, 1954)].

Морфологические исследования побегов являются одним из основополагающих направлений анализа архитектуры растения, целью которого становится отделение эндогенных процессов от потенциальной и реализованной пластичности, находящейся под влиянием внешних факторов, для понимания эволюционных процессов и их роли в пространственной организации растений в различных условиях среды.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берко И.Н., Козий Б.И. О методике моделирования морфологического строения монокарпического побега травянистых многолетников // V Всесоюз. шк. по теорет. морф. раст. Львов: Львовский гос. ун-т., 1987. С. 29–33.
- Василевская В. К. Стебель // Анатомия растений. М.: Советская наука, 1954. 184 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Лапиров А., Беляков Е. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений // Журнал общей биологии. 2019. № 80. С. 427–438.
- Недосеко О.И., Викторов В.П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 1 (17). С. 14–27.
- Савиных Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Лобань, 2008. С. 47–69.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
- Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Разнообразие почек у побегов разных морфофункциональных типов в кроне хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) на поздней генеративной стадии // Биологические типы Христиана Раункиера и современная ботаника: Материалы Всероссийской научной конференции “Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера”. Киров, ВятГГУ, 2010. С. 392–397.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1975. 202 с.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees // Tropical trees as living systems. / Cambridge University Press, Cambridge. 1978. P. 209–222.
- Kartesz J., Meacham C. *Myrica pensylvanica* Synthesis of the North American Flora: Nomenclatural innovations, Version 1.0. Chapel Hill, NC. 1999. Vol. 18
- Maggia L., Bousquet J. Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host promiscuity towards Frankia // Mol. Ecol. 1994. Vol. 3. P. 459–467.
- Meloche C.G., Diggle P.K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae) // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88, №6, P. 980–991.
- Nitta I., Ohsawa M. Bud and module of evergreen broad-leaved trees in Anaga cloud forests // Anaga cloud forest. A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan. Chiba: Laboratory of Ecology, Chiba University. 1999. P. 139–146.
- Richards P.W. The Tropical Rain Forest // Cambridge: Cambridge University Press, 1952. 450 p.
- Robson R., Postgate J. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation // Annu. Rev. Microbiol. 1980. Vol. 34. P. 183–207.

- Shaw B. Oxygen control mechanism in nitrogen-fixing systems // *Current developments in biological nitrogen fixation*. London: Cambridge University Press, 1984. P. 111–134.
- Skene K., Sprent J., Raven J., Herdman L. Biological flora of the British Isles: *Myrica gale* L. // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88. P. 1079–1094.
- Sprent J., Scott R. The nitrogen economy of *Myrica gale* and its possible significance for the afforestation of peat soils // *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*. Cowallis: Forest Research Laboratory, Oregon State University. 1979. P. 234–242.
- St-Laurent L., Lalonde M. Isolation and characterization of Frankia strains isolated from *Myrica gale* // *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. P. 1356–1363.
- Tjepkema J. Oxygen concentration within the nitrogen-fixing root nodules of *Myrica gale* L. // *Am. J. Bot.* 1983. Vol. 70. P. 59–63.
- Tjepkema J. The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale* // *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 56. P. 1365–1371.
- Torrey J., Callahan D. Determinate development of nodule roots in actinomycete-induced root nodules of *Myrica gale* // *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 56. P. 1357–1364.
- Vandenbosch K., Torrey J. The development of endophytic sporangia in field and laboratory-grown nodules of *Comptonia peregrina* and *Myrica gale* // *Am. J. Bot.* 1985. Vol. 72. P. 99–108.

## REFERENCES

- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny, *Ann. Bot.*, 2007, vol. 99, pp. 375–407.
- Berko I.N., Kozij B.I. On the method of modeling the morphological structure of the monocarpic shoot of herbaceous perennials. *V Al-Union School on Theoretical Plant Morphology (USSR)*. Lviv, LSU, 1987, pp. 29–33. [In Russian]
- Fatianova E.V., Antonova I.S. Variety of buds of shoots of different morphofunctional types in the crown systems of *Diospyros lotus* L. on the late generative stage. *Biological types of Raunkiaer C. and modern Botany: Materials of the All-Russian Scientific Conference "Biomorphological Readings on the 150th Anniversary of the Birth of C. Raunkiaer"*. Kirov, VyatSU, 2010, pp. 392–397. [In Russian]
- Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge. 1978, pp. 209–222.
- Hohryakov A.P. *Evoljucija biomorf rastenij* [Evolution of plant biomorphs]. M., Nauka, 1981, 168 p. [In Russian]
- Hohryakov A.P. *Zakonomernosti evolyucii rastenij* [Patterns of Plant Evolution]. Novosibirsk: Science, Siberian department, 1975, 202 p. [In Russian]
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rasteniya i griby)* [Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. M., KMK, 2008, 855 p. [In Russian]
- Kartesz J., Meacham C. *Myrica pensylvanica* *Synthesis of the North American Flora: Nomenclatural innovations, Version 1.0*. Chapel Hill, NC, 1999, vol. 18.
- Lapirov A., Belyakov E. On the applicability of a concept of modular and structural-functional organization of angiosperms to the analysis of shoots structure in certain groups of spore plants. *Journal of general biology*, 2019, vol. 80, no. 6, pp. 427–438. [In Russian]
- Maggia L., Bousquet J. Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host promiscuity towards Frankia. *Mol. Ecol.*, 1994, vol. 3, pp. 459–467.
- Meloche C.G., Diggle P.K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2001, vol. 88, no. 6, pp. 980–991.
- Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Architecture types of male and female crowns of *Salix acutifolia* L. *Izv. vysshikh uchebnykh zavedenii. Povolzhskii region. Natural Sciences. PSU*, 2017, no. 1 (17), pp. 14–27. [In Russian]
- Nitta I., Ohsawa M. Bud and module of evergreen broad-leaved trees in Anaga cloud forests. *Anaga cloud forest. A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan*. Chiba, Laboratory of Ecology, Chiba University, 1999, pp. 139–146.
- Richards P.W. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge, Cambridge University Press, 1952. 450 p.
- Robson R., Postgate J. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation. *Annu. Rev. Microbiol.*, 1980, vol. 34, pp. 183–207.
- Savinykh N.P. Application of the concept of modular organization to the description of plant structure. *Sovremennye podhody k opisaniyu struktury rastenij* [Modern approaches to the description of plant structure]. Kirov, Loban', 2008, pp. 47–69. [In Russian]
- Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenij* [Ecological morphology of Plants]. M., Vysshaya shkola, 1962. 377 p. [In Russian]
- Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshih rastenij* [Morphology of vegetative organs of higher plants]. M., Sovetskaya nauka, 1952. 391 p. [In Russian]
- Shaw B. Oxygen control mechanism in nitrogen-fixing systems. *Current developments in biological nitrogen fixation*. London, Cambridge University Press, 1984. pp. 111–134.
- Skene K., Sprent J., Raven J., Herdman L. Biological flora of the British Isles: *Myrica gale* L. *Journal of Ecology*, 2000, vol. 88, pp. 1079–1094.

- Sprent J., Scott R. The nitrogen economy of *Myrica gale* and its possible significance for the afforestation of peat soils. *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*. Cowallis, Forest Research Laboratory, Oregon State University, 1979, pp. 234–242.
- St-Laurent L., Lalonde M. Isolation and characterization of Frankia strains isolated from *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1987, vol. 65, pp. 1356–1363.
- Tjepkema J. Oxygen concentration within the nitrogen-fixing root nodules of *Myrica gale* L. *Am. J. Bot.*, 1983, vol. 70, pp. 59–63.
- Tjepkema J. The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, pp. 1365–1371.
- Torrey J., Callaham D. Determinate development of nodule roots in actinomycete-induced root nodules of *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, pp. 1357–1364.
- Vandenbosch K., Torrey J. The development of endophytic sporangia in field and laboratory-grown nodules of *Comptonia peregrina* and *Myrica gale*. *Am. J. Bot.*, 1985, vol. 72, pp. 99–108.
- Vasilevskaja V.K. Shoot. *Plant Anatomy*. M., Soviet Science, 1954, 184 p. [In Russian]

## TO THE QUESTION OF MORPHOLOGY OF *MYRICA GALE* L. GENERATIVE PLANTS

I. O. Tolchennikova, I. S. Antonova

*St. Petersburg State University*

199034 St. Petersburg, Russia, e-mail: [ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

The distribution of *Myrica gale* on the coast of the Gulf of Finland is confined to regularly flooded coastal habitats, characterized by milder environmental conditions compared to the uplands and under the residual influence of the Gulf Stream. In Russia, *M. gale* is located on the northeastern border of the range. The study of the features of the species that contribute to the dispersal in the northern direction, and the properties of the environment that prevent such dispersal, is always of great interest. Growth in colder conditions in comparison with other members of the family, mainly inhabitants of the tropical and subtropical areas, affected the formation of such adaptations as deciduousness, changes in the structure of flowers and bark, as well as the presence of a large number of protective leaf organs. Their quantitative and qualitative analysis made it possible to establish the presence of 4 lignified parchment-like scales that do not fall completely and 6 membranous with partially lignified tops scales that stretch out while unfolding. An attempt was made for the first time to analyze the spatial structure of the shoots of the species. A sympodial growth of shoots and the phenomenon of acrotonia, as well as a spiral formation of lateral shoots, were established. In the structure of the mature generative branch of *M. gale* there were identified 3 types of shoots: long growth, medium and short, and also their leaf series were analyzed.

Leaf series of short and medium shoots are characterized by significant asymmetry compared to leaf series of long shoots and are incomplete. The curves were constructed on the basis of such characteristics of leaf organs as their total number, length along the central vein, including the petioles (if they are presented), and internode lengths. A large number of rudiments of leaf organs determines the gradual formation of the buds, and the imperfection of the structure of the scales reflects the weak protective ability of these organs. Both features indicate the deep ancientness of the species and the difficulty in adapting to cold environmental conditions. Mature generative branches of *M. gale* are similar in habit to small trees, which is of particular interest in the context of modeling possible directions of adaptation during the spread of species of subtropical origin to more northern regions.

*Keywords:* *Myrica gale*, morphology of shoots, protective leaf organs, vegetative buds, plant evolution, plant adaptation to the environment