

УДК 634.13:631.535

ВЕГЕТАТИВНОЕ КОРНЕСОБСТВЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ГРУШИ

В. В. ФАУСТОВ, И. М. ПОСНОВА, М. Т. ТАРАСЕНКО

(Кафедра плодоводства)

Разработанная в Тимирязевской академии технология выращивания корнесобственного посадочного материала садовых растений с использованием методов зеленого черенкования в условиях искусственного туманообразования прошла длительную экспериментальную и производственную проверку и оказалась эффективной для многих плодовых и декоративных растений. В частности, для близкой в биологическом отношении к груше семечковой породы яблони зеленое черенкование является перспективным методом размножения, особенно для легкоукореняемых сортов яблони домашней и клоновых подвоев [1, 5, 6, 13]. Следует, однако, указать на немногочисленность исследований зеленого черенкования груши, хотя их проведение представляет определенный теоретический и практический интерес. В этой связи мы сочли необходимым провести детальные опыты, в которых изучались видовая и сортовая укореняемость зеленых черенков груши, а также анатомические особенности придаточного корнеобразования этой культуры.

Методика исследований

Опыты по черенкованию груши проводили в 1970—1978 гг. на Плодовой опытной станции ТСХА, используя результаты исследований, выполненных ранее сотрудниками Тимирязевской академии [11], апробированные методы отбора побегов на материнских растениях, оптимальные сроки черенкования и режимы среды укоренения черенков. При черенковании груши разных ботанических видов были взяты материнские разновозрастные растения семенного происхождения из коллекционных насаждений Плодовой опытной станции, учхоза ТСХА «Отрадное» и Главного ботанического сада АН СССР, а сортов — в основном из привитых насаждений в Мичуринском саду ТСХА. Было испытано 40 видов и сортов груши. В каждом варианте опыта ежегодно укореняли в зависимости от наличия исходного для черенкования маточного материала от 30—50 до 120—150 черенков. Статистическую обработку полученных данных проводили общепринятыми в биометрии методами [16].

Для черенкования брали боковые побеги на скелетных и полускелетных ветвях 2—3-го порядков ветвления в период начала затухания их интенсивного роста в длину. Черенки нарезали из средней части побегов. Вертикально растущие ростовые и водяные побеги не использовали. Такая специфика отбора обусловлена тем, что в результате предыдущих многолетних реко-

носпировочных опытов была выявлена лучшая укореняемость черенков, заготовленных из средней части боковых побегов в период окончания их интенсивного линейного роста. Черенки нарезали трехузловые, при этом нижний лист удаляли, а два расположенных выше оставляли без укорачивания листовой пластинки, т. е. так же, как при черенковании яблони [1, 5, 12]. Перед посадкой черенки обрабатывали водным раствором индолилмасляной кислоты концентрацией 30—50 мг/л в течение 16—20 ч. На укоренение их высаживали в малогабаритные пленочные укрытия, оборудованные системой искусственного туманообразования, в торфопесчаный субстрат в соответствии с методикой, описанной ранее [12].

Для регулирования температурного режима субстрата применяли низковольтный электрообогрев. Температуру субстрата на глубине 5—10 см поддерживали в пределах 25—30° в зависимости от погодных условий вегетационного периода.

При изучении замкнутости склеренхимного кольца и структурных особенностей формирования зелеными черенками придаточных корней базальные части стебля фиксировали в смеси этилового спирта с глицерином [23]. Анатомические срезы делали на ручном микротоме с последующим их окрашиванием гематоксилином по Делафилдью и при необходимости флороглюцином с соляной кислотой по Н. М. Прозиной [10].

Окрашенные временные препараты заключали в глицерин и затем просматривали с помощью бинокулярного микроскопа МБИ-3. Представленные в работе схематические рисунки скопированы с микросре-

зов, микрофотографий и фотопленок, причем в последнем случае изучение и копирование проводили при помощи фотоувеличителя.

Особенности размножения груши зелеными черенками

Проведенные нами опыты показали, что способность к регенерации адвентивных корней на стеблевых частях годичных побегов груши является довольно четким биологическим признаком, отражающим наследственную видовую принадлежность конкретных растительных особей [4, 8, 17, 21]. Так, семилетнее изучение укореняемости зеленых черенков груши уссурийской *Rugus ussuriensis* Maxim выявило, что растения этого вида, обладая высокой физиологической регенерацией сравнительно с другими таксономически близкими видами, проявляют слабую способность к репаративной регенерации (табл. 1).

Ранее [11, 18] мы отмечали, что филогенетически закрепленная регенерационная способность одновременно является адаптивным признаком, коррелятивно связанным с фенотипической организацией особи, ее приспособленностью к условиям среды обитания. Этим, вероятно, можно объяснить высокую укореняемость зеленых черенков груши лохолистной *P. elaeagrifolia* Pall., иволистной *P. salicifolia* Pall. и кайон *P. caioni* Zapr. в

противоположность груше кавказской *P. caucasica* Fed., Медведева *P. Medvedevii* Fed. и лесной *P. communis* L. Подобное утверждение, несмотря на ограниченное число опытов (24) и лет изучения (1—7 в зависимости от вида), можно считать обоснованным при более детальном исследовании сборного культивгена — груши домашней *P. domestica* Medik., представляющей искусственный таксон в ранге культурного вида и объединяющий возделываемые сорта и декоративные формы груши разного происхождения. Опыты по укоренению зеленых черенков груши домашней выявили значительный диапазон придаточного корнеобразования (от 0 до почти 100), определяемый наследственными особенностями сорта. По этому признаку мы считаем биологи-

Таблица 1

Укореняемость зеленых черенков разных видов груши (средние данные) за 1970—1978 гг.)

Виды груши	Количество		Варьирование укореняемости по годам, %	Средняя укореняемость, %
	лет изучения	опытов		
Кайон	2	2	76—86	80,9
Иволистная	2	2	61—76	68,6
Лохолистная	2	2	40—83	61,5
Лесная	1	1	17	17,0
Уссурийская	7	13	0—62	16,3
Медведева	1	2	0—2	1,1
Кавказская	1	2	0	0

Таблица 2

Укореняемость и развитие зеленых черенков культурных форм и сортов груши домашней (средние данные за 1970—1978 гг.)

Группа	Число испытанных сортов	Варьирование укореняемости по годам, %	Средняя укореняемость, %	Период укоренения, дней	Среднее число корней 1-го порядка на черенок, шт.	Средняя длина корня 1-го порядка, см
Трудноукореняемая	10	0—35	1,5—17,2	35—50	1,9—2,4	7,9—10,6
Среднеукореняемая	7	0—82	21,2—36,7	30—35	3,0—5,1	6,5—9,9
Легкоукореняемая	8	3—84	46,0—62,5	20—30	1,6—5,4	5,9—10,4

Укореняемость зеленых черенков разных сортов груши
(средние данные за 1970—1978 гг.)

Сорт	Число лет изучения	Число опытов	Варьирование укореняемости по годам, %	Средняя укореняемость, %
Трудноукореняемая группа				
Любимица Яковлева	4	6	0—4	1,5
Сеянец С. Т. Чигова № 64-55	2	2	0—5	2,5
Финляндская желтая	2	3	0—11	3,9
Поля	4	5	0—35	9,8
Сеянец С. Т. Чигова № 83-22	3	3	0—25	11,3
Бере зимняя Мичурина	7	10	4—28	11,3
Груша Петрова	3	5	4—16	11,4
Тонковетка	6	8	2—24	11,6
Лида	5	7	9—21	15,4
Северянка	3	5	7—32	17,2
Среднеукореняемая группа				
Зеленая сладкая	2	3	16—31	21,2
Сеянец С. Т. Чигова № 61-82	4	5	0—44	21,7
Московская осенняя	5	7	4—82	28,3
Бессемянка	6	10	0—67	28,6
Вильямс	1	2	30—36	33,0
Бере прекокс	3	4	0—53	34,9
Тема	7	13	8—71	36,7
Легкоукореняемая группа				
Сеянец С. Т. Чигова № 31-76	4	5	16—63	43,9
Бере Жиффар	3	4	36—65	46,0
Осенняя Яковлева	3	3	33—84	50,9
Ранняя из Загорья	3	5	33—66	51,9
Малгоржатка русская	6	9	13—78	52,0
Нарядная Ефимова	7	10	15—75	52,9
Бергамот осенний	5	7	3—80	58,4
Колхозная	4	6	50—84	62,5

чески обоснованным разделением сортов на три производственные группы, различающиеся между собой по способности к восстановлению придаточных корней (табл. 2).

Так, за все годы исследований взятые для изучения сорта, несмотря на относительное варьирование укореняемости по годам и конкретным опытам, все-таки проявляли довольно устойчивую репарационную способность к формированию зелеными черенками придаточных корней (табл. 3). Мы полагаем, что ранее высказанное на примере с яблоней предположение о том, что адвентивное корнеобразование и в более общем плане способность к регенерации придаточных корней и придаточных почек, являясь генетическим, внутри одного и того же вида или сорта может изменяться в широком диапазоне ([13], с. 140), относится и к груше, естественно, с учетом отличительных биологических особенностей этой культуры и генеалогических нюансов морфологического становления отдельных видов, форм и сортов этой породы, до настоящего времени практически не исследованных. Важно отметить, что виды и сорта груши, различаясь между собой по укореняемости зеленых черенков, формируют почти однотипную придаточную корневую систему с небольшим числом корней 1-го порядка ветвления, средняя длина которых составляет 6—10 см (табл. 4). В этом отношении зеленые черенки груши резко отличаются от типичных подземно ветвящихся (геоксилных) кустарников и лиановых растений, у которых, как пра-

Развитие укорененных черенков разных видов и сортов груши
в зависимости от их укореняемости

Вид, сорт	1971 г.		1972 г.		Среднее за 1971—1972 гг.	
	А	Б	А	Б	А	Б
Трудноукореняемая группа						
Груша уссурийская	2,0±0,26	13,4±1,47	1,7±0,26	9,2±1,70	1,9	11,3
Тонковетка	3,1±0,98	7,5±0,73	2,0±0,46	10,4±1,01	2,6	9,0
Бере зимняя Мичу- рина	2,2±0,31	12,2±0,90	2,1±0,57	9,9±0,84	2,2	11,1
Поля	2,5±0,43	10,6±1,45	1,4±0,23	7,0±2,35	2,0	8,8
Среднеукореняемая группа						
Бере прекокс	1,5±0,49	7,9±1,02	4,6±1,35	9,2±1,50	3,1	8,6
Бессемянка	4,2±0,64	7,7±0,48	2,8±0,52	10,9±0,86	3,5	9,3
Московская осенняя	5,5±0,92	9,8±0,96	7,0±0,80	10,3±0,83	6,3	10,1
Тема	5,5±0,81	7,7±0,50	2,1±0,23	10,6±0,53	3,8	9,2
Зеленая сладкая	3,6±0,75	7,9±0,70	2,5±0,30	7,1±0,91	3,0	7,5
Легкоукореняемая группа						
Груша лохлистная	5,2±0,64	4,7±0,41	1,8±0,48	7,1±1,64	3,5	5,9
Груша иволлистная	1,7±0,17	5,9±1,24	1,5±0,50	10,0±0,60	1,6	7,9
Груша кайон	1,4±0,30	8,2±1,26	4,3±0,66	10,5±0,59	2,9	9,3
Бере Жиффар	3,1±0,72	9,5±0,71	4,9±0,11	9,4±1,64	4,0	9,5
Колхозная	3,1±0,44	9,8±0,80	3,9±0,49	7,9±1,01	3,5	8,9
Нарядная Ефимова	3,4±0,65	9,2±1,90	3,9±0,40	11,9±1,03	3,7	10,5
Бергамот осенний	3,8±0,41	8,2±0,50	6,6±0,76	11,6±1,32	5,4	9,9
Малгоржатка русская	4,4±0,60	9,3±0,50	2,3±0,39	9,8±1,26	3,3	9,5
Осенняя Яковлева	6,4±0,75	7,5±0,37	5,0±0,60	10,2±1,02	5,7	8,9
Ранняя из Загорья	5,6±0,85	9,6±0,65	7,1±0,72	10,6±0,98	6,4	10,1

Примечание. А — число придаточных корней, шт. на 1 черенок; Б — длина одного корня 1-го порядка ветвления, см.

вило, в однотипных условиях внешней среды укоренения образуется значительное число обильно ветвящихся придаточных корней. В сравнении с ними грушу следует отнести к трудноукореняемым породам — типа яблони. Необходимо, однако, учесть, что при детальном изучении большого числа видов, форм и сортов яблони (более 100) выявлены отдельные формы, обладающие высокой восстановительной способностью [5].

Исходя из известных положений о морфологическом параллелизме П. Г. Шитта и гомологическом проявлении признаков в родственных таксонах у высших растений Н. И. Вавилова, можно полагать, что целенаправленные опыты по выявлению культурных форм и сортов груши, обладающих способностью легко размножаться зелеными черенками, являются теоретически обоснованными и такие исследования следует продолжить с более широким привлечением и детальным изучением наиболее перспективных форм и сортов груши домашней. О правомерности такой постановки вопроса свидетельствуют, по нашему мнению, результаты приведенных в настоящей работе девятилетних опытов по зеленому черенкованию груши на 40 сортах и видах этой важной промышленной породы.

Влияние обогрева субстрата на укореняемость зеленых черенков

Ранее на примере укоренения зеленых черенков отдельных косточковых, семечковых и субтропических культур была выявлена их положительная реакция на постоянную температуру в зоне корнеобразова-

Таблица 5

Укореняемость зеленых черенков груши (% от числа высаженных на укоренение) в зависимости от обогрева субстрата

Сорт, вид	1972	1973	1974	1975	Средняя укореняемость
Груша уссурийская	19,6	38,0	0	13,3	17,7
	2,5	33,0	0	2,5	9,5
Тонковетка	—	15,0	2,2	—	8,6
	—	11,9	2,0	—	6,9
Бере зимняя Мичурина	7,6	28,0	4,1	12,5	13,0
	6,4	21,0	4,0	0,4	7,9
Бессемянка	21,0	20,0	9,1	66,7	29,2
	19,5	33,4	25,0	0	19,5
Московская осенняя	57,0	—	—	10,2	33,6
	11,5	—	—	10,0	10,7
Поля	5,0	—	5,2	—	5,1
	0	—	3,5	—	1,7
Тема	63,0	20,4	53,5	40,0	44,2
	47,0	13,8	45,0	35,0	35,2
Лида	14,3	13,6	16,0	9,1	13,2
	18,0	19,0	21,0	15,0	18,2
Груша Петрова	16,0	—	4,0	11,1	10,4
	15,2	—	16,0	10,7	13,9
Нарядная Ефимова	73,0	—	62,5	33,8	56,4
	75,4	—	57,0	15,0	49,1
Малгоржатка русская	48,5	74,0	52,0	63,2	59,4
	13,3	76,5	27,0	31,2	37,0
Любимица Яковлева	—	0	3,1	0	1,0
	—	1,6	4,1	0	1,9
Северянка	—	14,0	25,0	9,3	16,1
	—	12,8	32,0	6,7	17,2
Сеянец С. Т. Чижова № 31-76	—	—	25,0	53,5	39,2
	—	—	0	16,2	8,1
Сеянец С. Т. Чижова № 61-82	—	—	18,0	26,3	22,1
	—	—	0	0	0

Примечание. В числителе — с обогревом, в знаменателе — без обогрева субстрата (контроль).

ния в пределах 25—30° [5, 11, 15, 22]. Более высокие требования зеленых черенков, особенно древесных и кустарниковых пород с длительным и часто растянутым периодом укоренения и низкой общей укореняемостью, к температуре субстрата объясняются, вероятно, необходимостью поддержания определенной направленности обменных процессов, приводящих, в свою очередь, к дифференциации придаточных корней.

В табл. 5 приведены данные о влиянии температуры субстрата на укореняемость зеленых черенков 15 сортов, гибридных сеянцев и видов груши. Интересно отметить, что почти все сорта, за исключением сортов Лида и груши Петрова, положительно реагируют на обогрев субстрата. При этом продолжительность укоренения черенков сокращается в 1,2—1,6 раза по сравнению с контролем (без обогрева субстрата). В отдельные годы, особенно при низкой среднесуточной температуре субстрата и воздуха, в необогреваемых пленочных укрытиях наблюдалась полная гибель черенков груши, преимущественно сортов с продол-

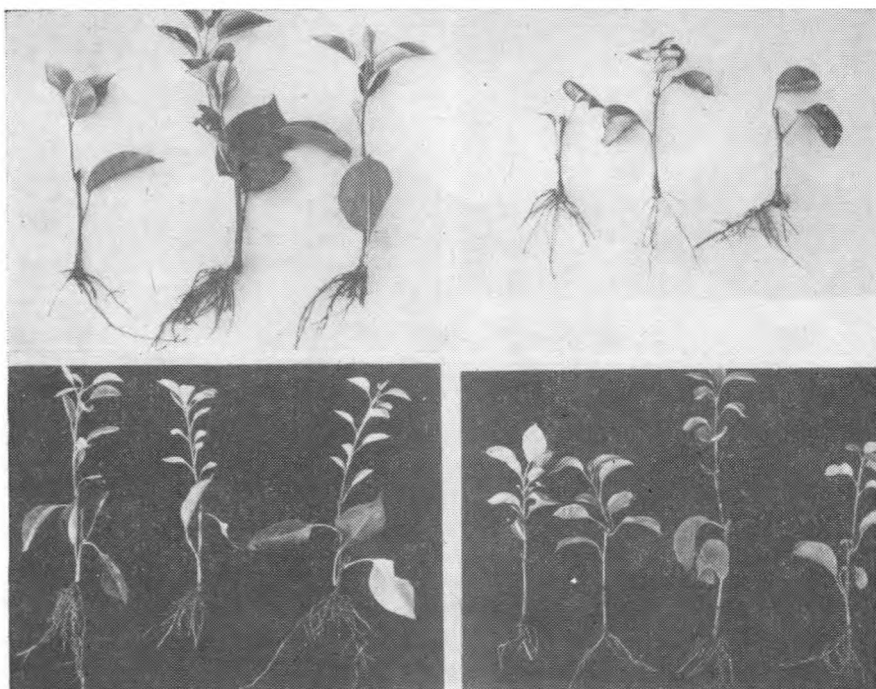


Рис. 1. Развитие укорененных зеленых черенков груши сортов Поля (*вверху*) и Кolkхозная (*внизу*). Слева — с обогревом, справа — без обогрева субстрата.

жительным периодом укоренения и пониженной способностью к регенерации придаточных корней (рис. 1).

Исходя из результатов наших более ранних исследований влияния обогрева субстрата на укореняемость черенков вишни, яблони и других культур [7, 11], мы полагаем, что обработка зеленых черенков регуляторами роста в условиях повышенной температуры в зоне корнеобразования уже на ранних этапах придаточного ризогенеза способствует перестройке направленности метаболизма, что приводит, в свою очередь, к детерминированному заложению зачатков придаточных корней и последующему их росту. При повышении температуры скорость ферментативных реакций и скорость передвижения энергопластических веществ возрастают.

Учитывая разницу в абсолютных значениях физиологически оптимальных температур для процессов роста и дифференциации органических структур у древесных растений, можно считать, что наблюдаемое в наших опытах повышение укореняемости черенков груши при обогреве субстрата объясняется усилением иммобилизации органических соединений и их накоплением в зоне корнеобразования. Как известно, для направленного проявления индукционного воздействия ауксинов (регуляторов роста) на процессы придаточного корнеобразования требуется наряду с физиологически оптимальной температурой наличие легко мобилизуемых пластических веществ, особенно растворимых углеводов [2, 3, 7, 14].

Анатомические особенности формирования придаточных корней

В период черенкования стебель побегов груши имеет вторичное анатомическое строение с непучковыми кольцами флоэмы и ксилемы (рис. 2). При переходе во вторичное строение первичная кора сохраняется, в последующем в ее субэпидермальной части закладывается пробковый камбий, формирующий перидерму стебля. Сердцевинная парен-

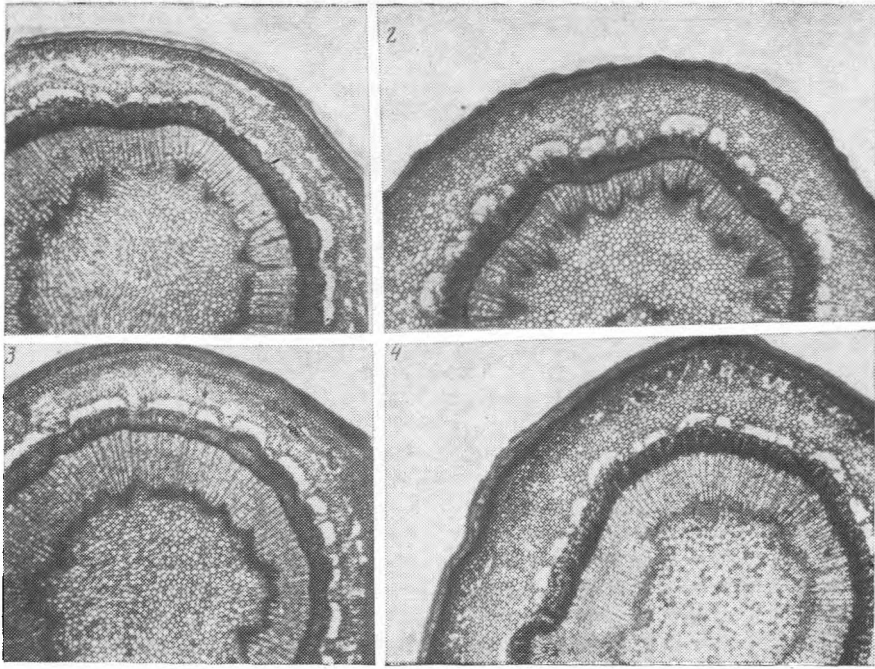


Рис. 2. Анатомическое строение стебля зеленых черенков груши перед их посадкой на укоренение ($\times 50$, поперечные разрезы). Обратите внимание на высокую замкнутость периваскулярного склеренхимного кольца у разных по укореняемости сортов.

1 — Ранняя из Загорья; 2 — Бере Жиффар; 3 — Московская осенняя; 4 — Осенняя Яковлева.

хима гомогенная, с выраженной на периферии перимедуллярной зоной. Паренхимные клетки этой зоны мельче, часто они тангентально вытянуты и заполнены пластическими веществами в отличие от более крупных изодиаметричных клеток медуллярной паренхимы стебля. Первичные сердцевинные лучи обычно однорядные, однако встречаются двухрядные и вторичные лучи. Осевая паренхима вторичной ксилемы диффузная, скудно рассеянная среди либриформа, трахейных и трахеидных элементов древесины. Перициклическая паренхима центрального цилиндра еще при первичном строении дифференцируется в первичную периваскулярную склеренхиму. Многорядное склеренхимное кольцо прерывистое, его замкнутость зависит от сорта и вида груши. Проведенные нами наблюдения позволяют считать, что развитие экстраксиллярной склеренхимы может быть неодинаковым по длине побега и в пределах одного сорта, причем ее разное развитие и соответственно разная замкнутость склеренхимного кольца не влияют на заложение и затем рост придаточных корней (табл. 6).

У всех изученных нами сортов и видов груши в стеблях годовичных побегов корневых зачатков не имеется, как и у большинства плодовых деревьев и аэроксильных кустарников. Через 5—8 дней после посадки черенков на укоренение в их базальной части наблюдается формирование кольцевого каллюсного наплыва, особенно в его прикамбиальной зоне. В дальнейшем каллюс разрастается и зачастую полностью закрывает срез, а в отдельных случаях достигает значительных размеров и превышает по диаметру в 2—3 раза диаметр стебля. Гистологическое изучение возникновения каллюса в динамике у черенков груши позволяет выделить три фазы его формирования (рис. 3).

1. Начальный рост каллюса. В первые 10—12 дней после посадки черенков на укоренение в нижней части стебля формирует-

Замкнутость склеренхимного кольца (%) в стеблях зеленых черенков груши

Вид, сорт	Замкнутость склеренхимного кольца	Вид, сорт	Замкнутость склеренхимного кольца
Трудноукореняемая группа		Легкоукореняемая группа	
Груша лесная	68,2±2,16	Груша лохолистная	75,9±0,79
Груша уссурийская	84,5±4,28	Груша иволлистная	83,3±3,61
Тонковетка	70,3±1,50	Груша кайон	69,2±2,05
Ильинка	57,9±1,10	Ранняя из Загорья	83,5±1,39
Бере зимняя Мичурина	76,4±7,89	Колхозная	73,9±1,14
Среднеукореняемая группа		Малгоржатка русская	
Бессемянка	70,8±2,38	Бергамот осенний	71,0±2,00
Московская осенняя	77,5±4,67	Нарядная Ефимова	83,4±3,27
		Осенняя Яковлева	69,1±0,62

ся округлый каллюсный наплыв, локализованный в прикамбиальной зоне и частично во флоэмной и ксилемной областях, примыкающих к камбию.

2. Интенсивный рост каллюса. Каллюсный наплыв активно разрастается в результате интенсификации деления камбиальных клеток, причем одновременно в формирование внешнего каллюса вовлекаются паренхимные клетки первичной коры, перимедуллярной и сердцевинной зон стебля. На начальных этапах каллюсные наплывы разного происхождения пространственно отделены друг от друга, но с увеличением в размерах вначале разобщенные между собою наплывы смыкаются и образуются наплыв с аморфной неорганизованной структурой, часто причудливой конфигурации. На этой фазе каллюс по цвету желтовато-белый, его цвет определяется начавшейся суберинизацией поверхностных слоев и заложением производных феллогена.

3. Окончание роста каллюса. В этой фазе каллюсный наплыв внешне в размерах не увеличивается, но его цвет меняется на коричневато-темный в результате суберинизации и затем отмирания защитных слоев опробковевших слоев феллемы. Эта фаза развития каллюса может у разных сортов груши наблюдаться в разное время, обычно у трудноукореняемых сортов она наступает через 40—60 дней после черенкования.

Следует отметить, что каллюс иногда формируется в зоне листового рубца при удалении нижнего листа, в зоне чечевичек коровой

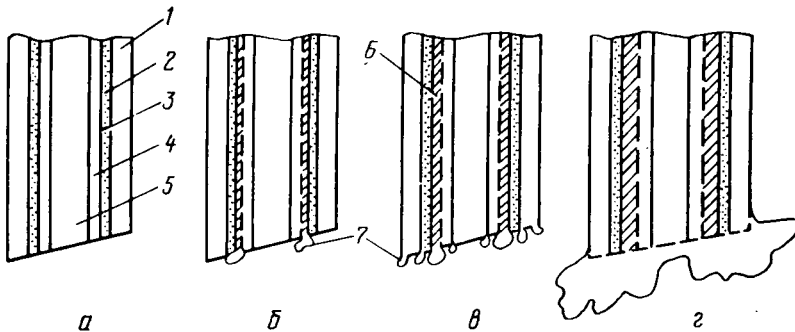


Рис. 3. Схема продольно-радиальных разрезов нижней части зеленого черенка груши.

а — начальное состояние в день черенкования; б — формирование каллюса камбиального происхождения; в — интенсивное формирование каллюса разными тканями стебля; г — формирование сплошного каллюсного наплыва в базальной части стебля; 1 — первичная кора стебля; 2 — флоэма; 3 — камбий; 4 — ксилема; 5 — сердцевина; 6 — молодая сильно паренхиматизированная вторичная ксилема (раневая древесина); 7 — каллюс.

части стебля, а при укоренении листьев — на черешке или в местах поранения главной и боковых жилок листовой пластинки.

На формирование каллюса требуются затраты пластических веществ, имеющих в зеленом черенке в ограниченном количестве. Поэтому возникновение значительных по своим размерам каллюсных образований может, по нашему мнению, косвенно влиять на укореняемость. Проведенные нами наблюдения особенностей формирования каллюса у различающихся между собою пород, видов и групп сортов садовых растений [9, 19, 20] позволяют считать, что с увеличением относительных размеров внешнего каллюса развитие придаточных корней и в целом укореняемость черенков листопадных плодовых культур снижаются. Особенно четко эта зависимость проявляется у черенков, не обработанных регуляторами роста, а также у черенков, высаженных на укоренение в поздние сроки.

Помимо развития каллюса на поверхности среза (внешний каллюс), внутри стебля наблюдается интенсивное деление клеток, приводящее к формированию внутреннего каллюса. Такой тип каллюсной ткани возникает в зоне камбия, раневой ксилемы, флоэмы, паренхимы первичной коры, включая крахмалоносное влагалище, и даже в пери-

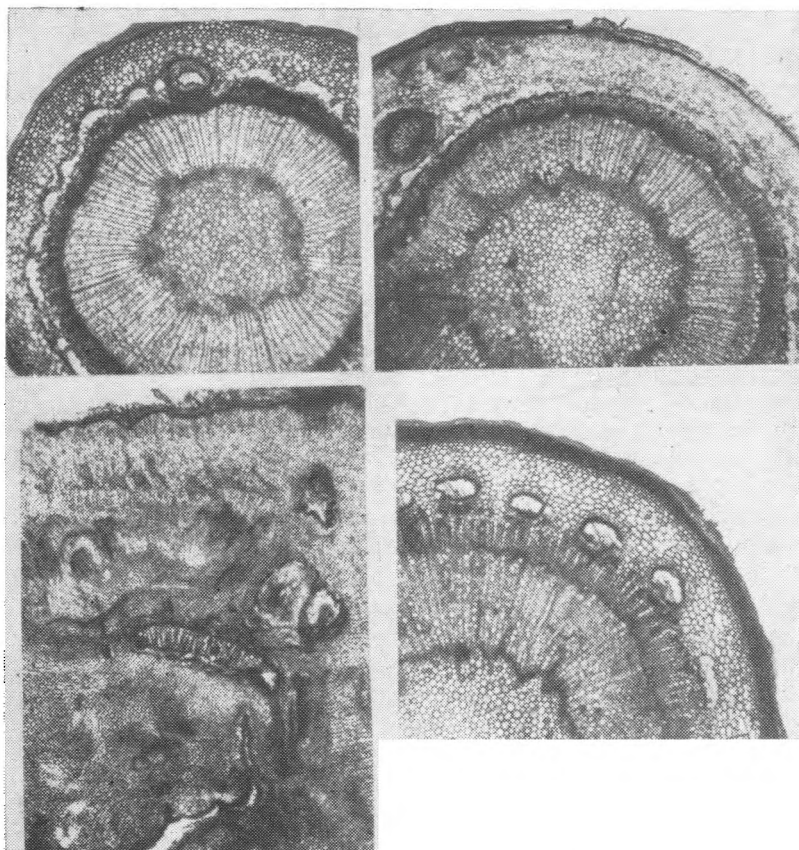


Рис. 4. Анатомические изменения в нижней части стебля зеленых черенков груши сорта Бере Жиффар.

Вверху — на 12-й день после посадки черенков на укоренение: *слева* — начальные этапы формирования пробковой ткани вокруг склеренхимных пучков; *справа* — то же вокруг бокового листового следа, входящего в центральный цилиндр стебля ($\times 28$); *внизу* — на 22-й день после посадки черенков; *слева* — поперечный разрез части стебля в зоне интенсивного формирования внешнего каллюса — преимущественный верхушечный рост паренхимных клеток каллюса; *справа* — поперечный разрез базальной части стебля — массовая изоляция склеренхимных пучков и интенсивное формирование сильно паренхиматизированной раневой ксилемы ($\times 56$).

медуллярной зоне сердцевины. Гистологически внутренний каллюс связан с внешним, что отчетливо видно на продольно-радиальных и тангентальных разрезах нижней части стебля. Для груши характерен длительный период укоренения и сравнительно с другими породами (смородина, актинидия, садовые розы и др.) более низкая корнеобразовательная способность, что приводит к значительному развитию внешнего и внутреннего каллюсов.

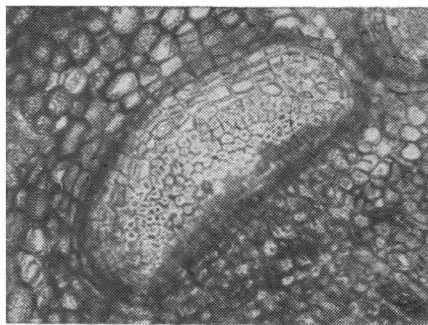


Рис. 5. Поперечный разрез нижней части стебля зеленого черенка груши сорта Бере Жиффар на 24-й день после посадки на укоренение (X150). Обратите внимание на изолированный внутренней перидермой многорядный пучок первичной периваскулярной склеренхимы.

При этом базальная часть стебля соответственно утолщается, а давление, оказываемое внутренним каллюсом радиально и вниз по оси стебля, приводит к увеличению размеров внешнего каллюса. Интенсивное нарастание внутри стебля каллюсной паренхимы вызывает частичное отчленение постоянных тканей, в результате чего отдельные их части оказываются локализованными внутри каллюса (рис. 4). При таком отчленении возникает своеобразная гистологическая неоднородность в зоне каллюса, ранее отмеченная отдельными исследователями [8, 15].

Склеренхимные волокна при вторичном строении стебля являются мертвыми механическими элементами, через которые при черенковании и затем в процессе укоренения возможно проникновение патогенных микроорганизмов. Вероятно, в защитных целях вокруг склеренхимных пучков и перерезанных листовых следов в зоне первичной коры и флоэмы формируется пробковая ткань, надежно изолирующая внутренние живые части стебля от проводящих пучков листа и тяжелой периваскулярной склеренхимы. О защитной функции внутренней перидермы свидетельствует направленность работы феллогена, в результате меристематической активности которого по направлению к склеренхиме дифференцируется феллема, а снаружи — соответственно живые клетки феллодермы, по форме мало отличимые от примыкающих к ним паренхимных клеток первичной коры (рис. 5).

В процессе укоренения зеленых черенков груши камбий стебля откладывает дочерние клетки, дифференцирующиеся во флоэмные и ксилемные производные этой вторичной меристемы. Внутрь от камбия наблюдается формирование молодой, слабодифференцированной ксилемы с большим содержанием трахеид и клеток осевой паренхимы. В последующем в камбиальной зоне, особенно в зоне лучевых инициалей, формируется корневой зачаток, состоящий из мелких, слабовакуолизованных паренхимных клеток, на основе которого происходит дифференциация гистогенов корня и соответственно формируется апикальная меристема придаточного корня. Позднее, с ростом внутри стебля этого корня, происходит воссоединение проводящих систем корня и стебля. При этом к продольно-удлиненным вдоль оси черенка молодым ксилемным и флоэмным элементам центрального цилиндра стебля почти перпендикулярно примыкают малодифференцированные клетки ксилемы и флоэмы, в последующем они согласованно во времени гистологически оформляются в соответствующие ткани. В этот период прилегающие друг к другу ксилемные элементы лигнифицируются с отложением вторичных клеточных оболочек и формируют точечно-сетчатые и кольчатые вторичные утолщения.

По своему происхождению и топографически проводящие ткани стебля и ткани молодого придаточного корня являются производными

разных меристем, соответственно вторичной — камбия и первичной — плеромы, однако в результате значительного радиального разрастания корня его базальная часть оказывается «погруженной» в молодую раневую ксилему стебля. Естественно, что при такой пространственной организации между проводящими системами стебля и корнем быстро устанавливается функциональная связь и этим обеспечивается последующий рост придаточного корня — вначале эндогенный, а затем и экзогенный.

Выводы

1. При размножении груши зелеными черенками в условиях искусственного тумана следует учитывать разную способность видов и сортов в пределах породы к придаточному корнеобразованию, зависящую от их биологических особенностей. При применении обогрева субстрата укореняемость черенков и развитие придаточных корней повышаются, особенно у сортов с продолжительным периодом укоренения и у трудноукореняемых сортов. Способность к регенерации придаточных корней, являясь генетическим признаком, может меняться в широком диапазоне в зависимости от внешних условий.

2. В стеблях побегов груши формируется прерывистое кольцо первичной склеренхимы перициклического происхождения, замкнутость которого зависит от фазы развития побега и от систематической принадлежности сорта или формы. Однако разное развитие внексилемной склеренхимы и соответственно ее замкнутость не оказывают прямого влияния на заложение и затем рост придаточных корней у зеленых черенков груши.

3. Заложение корневого зачатка в виде группы малодифференцированных клеток происходит в прикамбиальной зоне и является результатом меристематической активности инициалей камбия стебля. В последующем с формированием апикальной меристемы зачатка рост молодого придаточного корня осуществляется в результате функционирования гистогенов апекса этого корня с одновременным воссоединением проводящих систем стебля и корня.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакун В. К. Влияние этиолирования материнских растений на укоренение зеленых черенков сортов и клоновых подвоев яблони. — Автореф. канд. дис. М., 1975. — 2. Гамбург К. З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений. Новосибирск: Наука, 1976. — 3. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1973. — 4. Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. — 5. Маслова В. А. Размножение яблони зелеными черенками в условиях искусственного тумана. — Автореф. канд. дис. М., 1974. — 6. Маслова В. А., Тарасенко М. Т. Некоторые биологические особенности корнесобственной яблони, полученной из зеленых черенков. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 2, с. 125—135. — 7. Матушкин А. Г., Фаустов В. В. Влияние обогрева субстрата на укореняемость зеленых черенков вишни. — Докл. ТСХА, 1976, вып. 216, с. 73—77. — 8. Орлов П. Н. Корнеобразовательный процесс у легко- и трудноукореняемых садовых роз при размножении их зелеными черенками. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 142—152. — 9. Поснова И. М., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Гистология но-
вообразования придаточных корней у герани. — Докл. ТСХА, 1971, вып. 170, с. 145—152. — 10. Прошина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. — 11. Тарасенко М. Т. Размножение растений зелеными черенками. М.: Колос, 1967. — 12. Тарасенко М. Т., Ермаков Б. С., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Новая технология размножения растений зелеными черенками. ТСХА, 1969. — 13. Тарасенко М. Т., Маслова В. А. Вегетативное корнесобственное размножение яблони. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 3, с. 127—142. — 14. Тихонов В. А. Период покоя и особенности вегетативного размножения груши. — Автореф. канд. дис. Горки, 1973. — 15. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 16. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 17. Фадеева Т. С., Козырева О. Г., Лутова Л. А. Регенерация у растений как генетический признак. — В сб.: Исследования по генетике. М.: Наука, 1979, с. 160—170. — 18. Фаустов В. В. Биологические основы размноже-

ния растений. — В кн.: Плодоводство. М.: Колос, 1979, с. 170—191. — 19. Фаустов В. В., Поснова И. М. Структурные изменения придаточных корней, происходящие при регенерации клематиса зелеными черенками. — Докл. ТСХА, 1979, вып. 251, с. 74—80. — 20. Фаустов В. В., Сизенко Ю. М., Агафонова С. Н., Кублицкая Н. В. Ускоренное размножение актинидии зелеными черенками. — Докл. ТСХА, 1979, вып. 251, с. 81—87. — 21. Фло-

ров Б. П. Размножение груши черенками. — Садоводство, 1961, № 6, с. 20—21. — 22. Шаумаров Х. Б. Влияние обогрева субстрата и типа черенка на укореняемость зеленых черенков унаби. — Докл. ТСХА, 1976, вып. 216, с. 83—89. — 23. Юрцев В. Н. К методике изучения морфолого-анатомического развития структур из вторичных меристем при зеленом черенковании. — В сб.: Новое в размножении садовых растений. М.: ТСХА, 1969, с. 256—264.

Статья поступила 2 апреля 1981 г.

SUMMARY

Vegetative root propagation of 40 species and varieties of pear was being studied for eight years at the Fruit Experimental Station of the Timiryazev Academy; investigations were conducted by means of softwood cutting under conditions of artificial fog formation. It is shown that the ability to regenerate adventitious roots, being a genetic characteristic, may vary widely with plant peculiarities and environmental conditions. In different varieties and species, different development of extra-xylem sclerenchyma and respectively its closeness, which do not directly affect the establishment and the subsequent growth of adventitious roots in green cuttings of pear, are found.