

УДК 581.143.5:581.155."1 2

## РОЛЬ КАМБИЯ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ

П. Н. ОРЛОВ

(Кафедра ботаники)

На анатомическом материале прослежена деятельность камбия в период укоренения зеленых черенков. Показано, что корнеобразованию предшествует реактивация камбия в базальной зоне стебля зеленого черенка, где его производные формируют несколько слоев клеток ксилемы. В процессе тканевой дифференциации этой ксилемы изменяется концентрическая топография камбиального кольца в области сердцевинных лучей, что приводит к локальным изменениям в ориентации камбиальных инициалей и их ближайших производных. В результате последующих аддитивных делений камбия формируются примордии придаточных корней в радиальной проекции сердцевинного луча и устанавливается тканевая связь придаточного корня с образовавшим его стеблем.

В производственных условиях зеленые черенки древесно-кустарниковых растений получают не только от побегов разных порядков ветвления, но и из разных их частей (метамеров) по длине, поэтому в массе своей они не могут быть идентичными. У каждого из высаженных черенков с заведомо различным состоянием ростовых процессов индивидуальные потенции образования придаточных корней реализуются в разных микроэкологических условиях среды укоренения, поэтому в пределах легко-, средне- или трудноукореняемого вида процесс новообразования корней у черенков осуществляется на основе той системы тканей, которая оформилась в данной части побега ко времени черенкования, отчего он своеобразен в каждом отдельном случае.

Побег материнского растения, используемый затем для черенкования, формируется в обычном для себя направлении, образуя именно те тканевые комплексы, которые обеспечивают его структурное и функциональное назначение в системе целостного растения. Готовность побега к зеленому черенкованию определяется его морфологической зрелостью и состоянием роста, когда завершается образование листьев, затухает линейный рост, заканчивается дифференциация тканей сердцевины, центрального цилиндра, первичной коры и покровной ткани, а камбий и его производные детерминированы соответственно в качестве латеральной меристемы и вторичных элементов ксилемы и флоэмы. При этом по длине побега в его стебле наблюдается убывающая активность радиального роста благодаря изменению продолжительности делений камбия. Возникновение придаточных корней на базе постоянных тканей стебля, прошедших морфологическую дифференцировку, представляется маловероятным в силу глубокой и необратимой специализации последних, и лишь меристематически активные молодые элементы тканей стебля и камбий реально способны к перестройкам в направлении новообразования корней.

Роль камбия в формировании придаточных корней уже отмечалась нами ранее [10, 11], однако в указанных работах остались невыясненными существенные этапы корнеобразовательного процесса, в частности участие камбия в формировании прокамбиальной стели придаточного корня. Практически осталась неисследованной органогенная деятельность камбия в создаваемой тканями стебля системе «стебель — придаточный корень» у вегетативно размножаемых двудольных растений, в основе размножения которых лежит образование придаточных корней стеблем зеленого черенка. Выявлению органогенной деятельности камбия и была посвящена настоящая работа.

### Методика

Опыты по размножению садовых культур зелеными черенками в условиях искусственного тумана проводили на Плодовой опытной станции Тимирязевской академии.

Заготовку маточных побегов, черенкование и высадку зеленых черенков на укоренение вели в оптимальные сроки по методике, принятой в ТСХА [19]. Стебли черенков по длине маточного побега фиксировали в смеси этилового спирта с глицерином (периодичность 1—3—5 дней) в течение всего периода укоренения и в конце вегетации, перез закладкой укорененных растений на хранение. Таким же способом фиксировали базальную часть корнесобственных саженцев после года дорастивания укорененных черенков в поле питомника. Анатомические срезы стебля с придаточными корнями производили на ручном микротоме, при этом поперечные срезы делали на трех уровнях оси зоны корнеобразования, а продольные — вдоль оси, получая серии вначале тангентальных и затем радиальных срезов. На расстоянии 0,5—0,8 см от нижнего конца саженца по оси делали поперечные срезы стебля и придаточного корня, а продольные делали по длине стебля так, что-

бы в конце срез проходил поперек отходящего от стебля придаточного корня в одном случае и вдоль корня, но поперек стебля — в другом. В результате получалось на одном непрерывном срезе вначале тангентальный срез стебля и поперечный корня, а затем — тангентальный корня и поперечный стебля. Промеры срезов, тканей, клеток и статистическую обработку полученных данных проводили общепринятыми методами [15, 21]. Стандартные обозначения элементов древесины даны по методике А. А. Яценко-Хмелевского [28], срезы окрашены преимущественно сафранином или хризоидином с водным синим по М. Н. Прозиной [15]. Правильную ориентацию и отбор стеблекорневых препаратов выполняли под бинокулярном, просматривали срезы в глицерине с помощью микроскопа МБИ-3 с апохроматными объективами 10, 20, 40. Рисунки и фотографии выполняли с помощью рисовального аппарата и фотонасадки.

## Результаты

Накопление эмпирических данных об оптимальных для образования придаточных корней состоянии побегов и параметрах экологических условий среды укоренения [2, 5, 17, 18] позволило углубить представления о корнеобразовательном процессе, сопровождающих его метаболических и структурных перестройках в пределах листостебельного черенка [7—9, 20, 22, 26]. Наряду с классическими данными о топографии заложения адвентивных корней [1, 38] получены новые сведения о локальной активности камбия стебля в зоне образования придаточных корней [13, 14, 25], в частности о тканевой дифференцировке его производных в период от посадки черенков на укоренение до новообразования корней. На основе анализа дифференцировки производных камбия не только установлена закономерная последовательность гистогенеза [11], но и дана возрастная характеристика тканей, через которые осуществляется связь между проводящими путями стебля и придаточного корня [12]. Эти данные показали, что вторичные ткани стебля и придаточного корня дифференцируются в неразрывной связи друг с другом и ксилема основания придаточного корня оказывается погруженной в ксилему стебля. Радиальный прирост тканей этих двух взаимно перпендикулярных органов — стебля и придаточного корня — осуществляется на всем протяжении камбием, т. е. его производные синхронно и пропорционально образуют прирост комплексов ксилемы и флоэмы материнского стебля, придаточного корня и зоны перехода между ними (рис. 1).

Гистогенная роль камбия в образовании придаточного корня. Непрерывность инициального слоя камбия в стебле и придаточным корне предполагает морфологическую идентичность его производных в области стебля и в области придаточного корня, совместный радиальный рост которых протекает в почвенной среде. Погруженный в почву участок стебля и его придаточный корень обладают в зоне взаимного перехода синхронным радиальным ростом, поэтому производные камбия собственно стебля и собственно корня одновременно формируют тканевые комплексы вторичной ксилемы и флоэмы. На тангентальных срезах через стебель и корень можно наблюдать непрерывные тяжи трахей, волокон либриформа, осевой и лучевой паренхимы, что свидетельствует о структурной однотипности этих элементов. Детальные промеры тканей ксилемы стебля и придаточного корня показали, что последние различаются по длине члеников сосудов, мощности развития сердцевинных лучей, осевой паренхимы. Это указывает на различия в длине веретеновидных инициалей камбия в стебле и корне и на разное соотношение веретеновидных инициалей с изодиаметрическими в инициальном

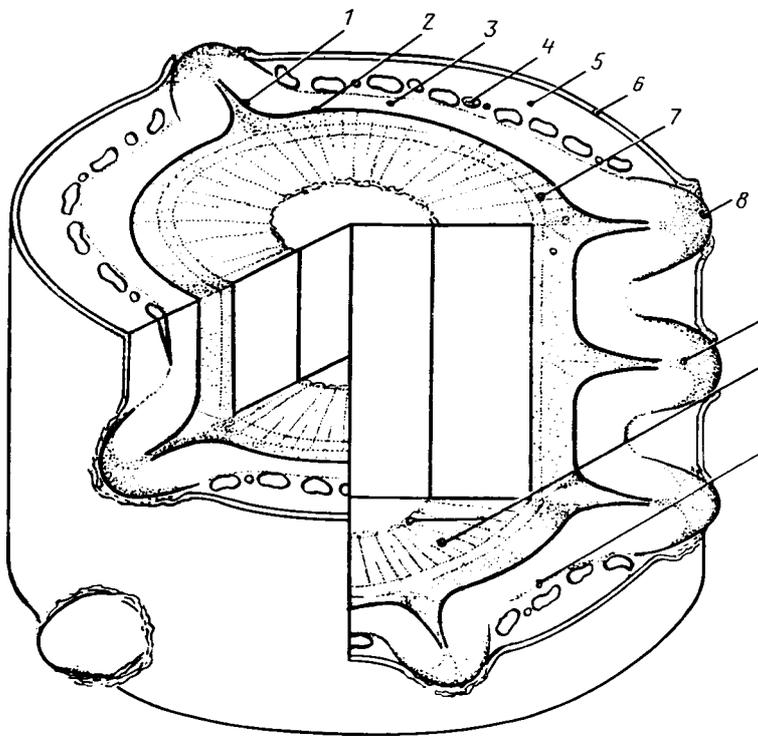


Рис. 1. Схема общего строения и топография корневых зачатков на поперечном, радиальном и радиально-поперечном срезах стебля зеленого черенка.

1 и 2 — инициальный слой камбия соответственно в корневом зачатке и стебле зеленого черенка; 3 — вторичная флоэма; 4 — периваскулярная склеренхима; 5 — первичная кора; 6 — эпидерма; 7 — ксилема, образованная камбием в процессе регенерации придаточных корней; 8 — апекс корневого зачатка; 9 — прокамбиальная стель корневого зачатка; 10 — первичная и вторичная ксилема стебля зеленого черенка перед его посадкой на укоренение; 11 — область заложения феллогена в зоне корнеобразования.

слое камбия этих органов. Однако указанные различия практически не выходят за пределы стандартных обозначений одинаковых элементов вторичной ксилемы (таблица).

В области взаимного перехода стебель и придаточный корень мало различаются по тканевому составу вторичной коры и покровной ткани. У груши, сливы, яблони, вишни, жимолости склеренхимные волокна в коре идут непрерывно в придаточных корнях и стебле, прирост и сбрасывание склеренхимы происходит у них одинаково по мере развития вторичных ростовых процессов. Однако у актинидии склеренхима стебля проникает в придаточный корень только на 0,3—0,5 см, тканевый состав вторичной коры корня изменяется при удалении от стебля. Отмеченное сходство древесины, коры, покровной ткани стебля и развившегося на нем придаточного корня, а также нарушение структурного сходства вторичной коры в корне на некотором расстоянии от стебля предполагают, с одной стороны, идентичность производных камбия в комплексе стебель — придаточный корень, а с другой — специфические изменения структуры камбия и его производных в собственно корне. Как было показано ранее [10], первый камбий в придаточном корне развивается из инициального слоя камбия стебля, и только после выхода зачатка корня за пределы коры стебля в нем осуществляется переход от первичного ко вторичному строению. Камбиальное кольцо собственно корня формируется под индуктивным воздействием уже имеющегося в корне камбия стеблевого происхождения и это воздействие проявляется постоянно у садовых культур со стелярным синхронным типом перехода придаточного корня ко вторичному строению; при индивидуальном вторичном росте

**Анатомические элементы древесины вишни обыкновенной в зоне перехода стебля  
в придаточный корень**

Показатель	Стебель		Корень	
	Сред- нее	Стандартные обо- значения	Сред- нее	Стандартные обо- значения
Количество сосудов на 1 мм <sup>2</sup>	72,2	Очень много	68,0	Очень много
Длина члеников сосудов, мкм	155,8	Чрезвычайно ко- роткая	254,1	Очень короткая
Просветы сосудов, мкм	23,0	Чрезвычайно ма- лые	24,1	Чрезвычайно ма- лые
Высота перфорационной пластин- ки, мкм	30,4	—	30,4	—
Количество лучей на 1 мм <sup>2</sup> :				
однорядные	12,1	Очень много	8,1	Много
многорядных	4,3	Умеренно много	4,2	Умеренно много
Максимальная высота лучей, мкм				
однорядных	208,3	Чрезвычайно низ- кая	711,3	Очень низкая
многорядных	436,9	Чрезвычайно низ- кая	558,9	Очень низкая
Максимальная ширина лучей, мкм:				
однорядных	15,2	Очень узкие	19,8	Очень узкие
многорядных	44,7	Средние	35,4	Средние
Размеры клеток луча на танген- тальном и поперечном срезе, мкм:				
однорядные:				
высота	12,7	—	11,2	—
ширина	16,0	—	19,6	—
длина	32,9	—	20,5	—
многорядные:				
высота	12,7	—	11,2	—
ширина	19,4	—	21,5	—
длина	34,8	—	43,1	—
Соотношение тканей, %:				
механические	62	—	36	—
водопроводящие	8	—	9	—
паренхимные	30	—	55	—

корня состав его вторичных тканей ксилемы и флоэмы практически такой же, как в стебле. У садовых культур с кортикально-стебельным типом перехода корней ко вторичному строению (например, у актинидии [24]) состав вторичных тканей коры придаточного корня может быть иным, чем в коре стебля, благодаря существенным различиям их онтогенеза.

Сходство элементов вторичной ксилемы, а затем вторичной флоэмы стебля и придаточного корня в зоне взаимного перехода одного органа в другой позволяет иначе интерпретировать гистологические изменения вторичной ксилемы, возникающей в стебле в начале процесса укоренения зеленых черенков. Повторно формируясь камбием в течение сезона вегетации, вновь образуемая и еще не дифференцированная ксилема стебля является тканевой основой образующихся вблизи зачатков придаточных корней, затем идет совместная дифференциация одновозрастных проводящих комплексов стебля и молодых придаточных корней. Количественные показатели развития ксилемы, вновь образуемой стеблем черенка, находятся в прямой коррелятивной связи с продолжительностью укоренения и укореняемостью размножаемых зелеными черенками видов растений [2, 5]. Указанная ксилема по сравнению с комплексом ксилемы стебля черенков, сформировавшимся перед их посадкой на укоренение, отличается более интенсивным развитием осевой и лучевой паренхимы; ее проводящие и механические элементы становятся короче в 1,5—2 раза [12, 25]. Развитие подобной ксилемы перед заложением придаточных корней является первым, морфологически видимым результатом регенерации, что послужило основанием назвать ее «регенерированной», т. е. возникающей в процессе новообразования (регенерации) придаточ-

ных корней. Вместе с тем следует отметить весьма значительную условность данного названия, поскольку оно не указывает на закономерные изменения структуры и морфологического состава тканей вновь образуемого стеблем комплекса ксилемы, на идентичность его с развивающейся в дальнейшем ксилемой придаточного корня, т. е. не раскрывает реаль-

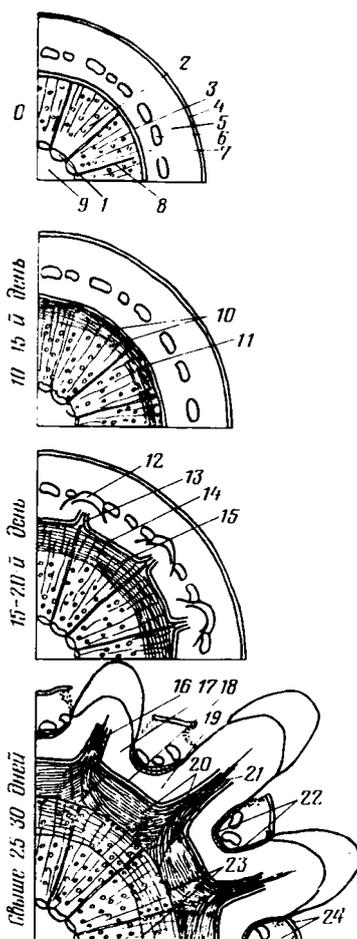


Рис. 2. Последовательные этапы заложения придаточных корней в стебле зеленого черенка.

0 — схема микроскопического строения стебля зеленого черенка перед посадкой на укоренение: 1 и 2 — первичная и вторичная ксилема, 3 — камбиальная зона, 4 — эпидерма, 5 — первичная кора, 6 — периваскулярная склеренхима, 7 — вторичная и первичная флоэма, 8 — первичный сердцевинный луч, 9 — сердцевинная паренхима;

10—15-й день — период формирования проторизной ксилемы в результате реактивации камбия: 10 — проторизная ксилема, 11 — инициальный слой камбия;

15—20-й день — период образования корневых зачатков: 12 — апикальная меристема корневого зачатка, 13 — инициальный слой камбия корневого зачатка, 14 — инициальный слой камбия стебля, 15 — участок проторизной ксилемы;

свыше 25—30 дней — схема микроскопического строения стебля и придаточных корней в зоне корнеобразования: 16 — камбиальная зона придаточного корня, 17 — вторичная флоэма корня, 18 — камбиальная зона стебля, 19 — вторичная флоэма стебля, 20 — каулеризная (стеблекорневая) ксилема, 21 — вторичная и первичная ксилема корня, 22 — пробковый слой перидермы, 23 — массив дифференцированной проторизной ксилемы, 24 — отторгаемые перидермой ткани стебля: первичная флоэма, периваскулярная склеренхима, первичная кора, эпидерма.

ное содержание связей, существующих между стеблем, с одной стороны, и придаточным корнем — с другой.

Новые производные ксилемы, формируемые индиялами камбия в первые дни после посадки зеленых черенков на укоренение, составляют

изначально слои паренхимных клеток, обеспечивающие радиальный рост стебля. Затем на базе этого прироста по мере увеличения числа слоев клеток, составляющих его, появляются меристемы придаточных корней, вместе с развитием которых продолжается совместный рост вторичной ксилемы стебля и придаточных корней. Иными словами, в базальной части стебля зеленых черенков прослеживается этапность прироста новых элементов вторичной ксилемы. Поэтому регенерированную ксилему на первом этапе ее роста (до образования придаточных корней) вернее называть проторизной (подчеркивая этим, что камби стебля формирует молодые элементы ксилемы перед образованием меристемы придаточных корней), а на следующем этапе — каулеризной (стеблекор-

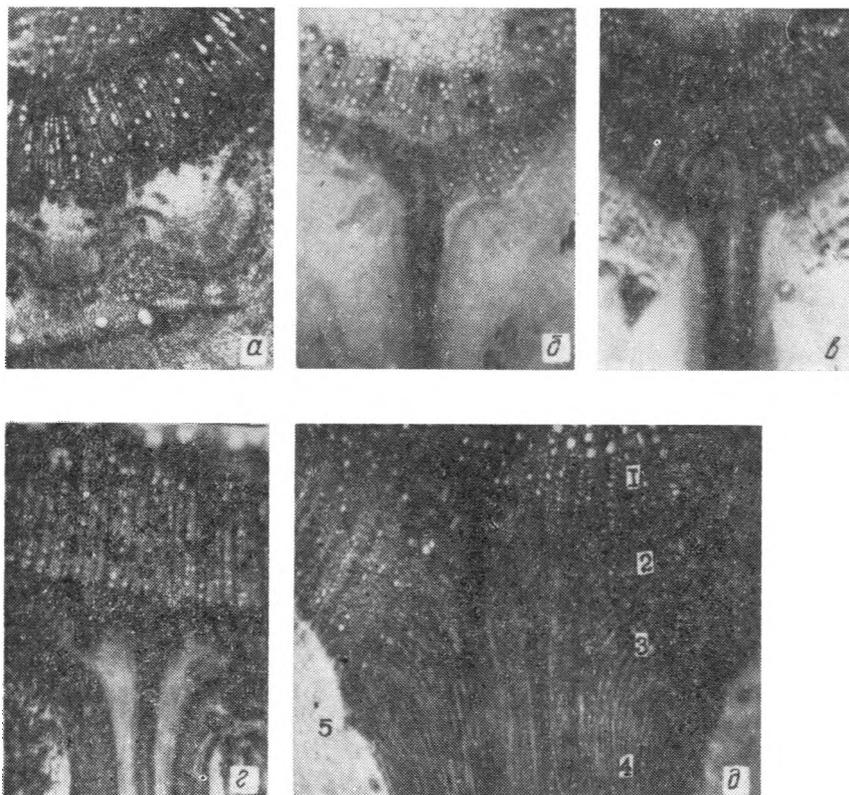


Рис. 3. Гистоструктура базипетальной связи придаточного корня со стеблем на поперечных срезах зоны корнеобразования зеленых черенков.

*а* — корневые зачатки унаби, X70 (обратить внимание на внедрение камбия стебля в основание корневого зачатка); *б* — поперечный срез стебля и продольный радиальный срез придаточного корня яблони (X70); *в* — вишни (X70); *г* — жимолости, X70 (обратить внимание на коническую форму ксилемы корня, погруженной в ксилему стебля; по мере синхронного радиального роста стебля и корня основание конуса становится шире); *д* — микроструктура каулеризной ксилемы зеленого черенка жимолости в зоне базипетальной связи с придаточным корнем (X280): 1 — проторизная ксилема, 2 — ксилема собственно стебля, 3 — сосудистые трахены переходной зоны, 4 — ксилема собственно корня, 5 — стеблекорневая вторичная флоэма.

невой). Такое уточнение названий ксилемы позволяет отразить не только причинную зависимость придаточного корня от стебля, но и структурно-функциональную последовательность воспроизведения стеблем придаточного корня (рис. 2, и 3, *а*). Связанная с регенерацией корня ксилема, образуемая камбием или другими меристематически активными тканями в узловой части стебля зеленого черенка, в проводящих элементах листа, в лакуне почки, может называться проторизной (а затем фоллиоризной, гемморизной), поскольку именно эта ксилема, возникающая перед образованием придаточных корней, служит связующим звеном между вновь образуемой ксилемой придаточного корня и уже существующей ксилемой органа, образующего его (стеблем, листом, почкой).

Формируемая стеблем проторизная (промежуточная) ксилема по составляющим ее тканям и их соотношению в этом комплексе соответствует будущей ксилеме развивающегося вблизи придаточного корня. В этой ксилеме первоочередное развитие получают проводящие элементы. В самом начале возникновения придаточного корня связь проводящих элементов ксилемы обоих комплексов осуществляется путем одновременной дифференциации молодых производных собственно стебля, ориентированных параллельно его продольной оси, и производных собственно корня, располагающихся параллельно его продольной оси, но перпендикулярно к оси стебля. Между этими закономерно ориентированными проводящими элементами стебля и придаточного корня развивается переходный тип сосудистых трахеид, соединяющих проводящие гистологические элементы в непрерывную стеблекорневую систему (рис. 3).

Первые проводящие ткани придаточного корня и соединяемые с ними самые молодые проводящие ткани образуются производными стеблевого камбия, деление которых обеспечивает радиальный прирост того и другого органа (рис. 3, а—г). Благодаря одновременной активности камбия в области стебля и базальной части придаточного корня материнские клетки ксилемы на этих участках органов характеризуются одновозрастностью, вполне определенной топографией и морфологической идентичностью, что обеспечивает согласованную дифференциацию и быстрое вызревание ксилемы в переходной зоне. Созревание первых проводящих элементов осуществляется в стебле центробежно, а в корне и радиальном направлении — также центробежно и акропетально вдоль оси. Подобная дифференцировка отмечается и в дальнейшем (рис. 3, Д). В связи с ростом придаточного корня как целевого обособляется его собственная прокамбиальная стель. По мере установления тканевой связи со стеблем собственная вторичная ксилема придаточного корня дифференцируется по длине совместно с прокамбиальными элементами своей развивающейся первичной ксилемой.

Базипетальная связь придаточного корня со стеблем варьирует по степени сложности. Она устанавливается между ранее и позже заложившимися сосудами и продолжается довольно долго благодаря превращению паренхимных клеток в трахеальные элементы. Последовательность и длительность заключительного этапа дифференциации первых элементов стеблекорневой ксилемы своеобразен не только в пределах разных черенков одного и того же вида, но и для одного черенка, придаточные корни которого различаются размерами и, следовательно, числом, объемом паренхимных клеток, локализованных на их проксимальном конце.

Органогенная роль камбия при образовании придаточных корней. Образованию придаточного корня как морфологически и функционально целостного органа предшествует формирование апикальной меристемы специфические производные которой специализируются и разграничиваются в типичные тканевые структуры, что и является фактическим образованием придаточного корня. Развитие апикальной меристемы придаточного корня в стебле зеленого черенка осуществляется из первоначально возникающего в камбиальной зоне примордия в форме сферической группы меристематических клеток. Примордий, или первичный бугорок корневого зачатка, образуется обычно в камбиальной зоне сердцевинного луча [10]. Это послужило веским основанием постулировать образование апикальной меристемы придаточного корня изодиаметрическими (лучевыми) инициалами камбия [11, 23]. Однако из-за отсутствия фактических сведений о начальных этапах заложения первичного бугорка корневого зачатка и слабой морфологической дифференциации тканей его заложения не удавалось с полной очевидностью рассматривать камбий стебля как органогенную меристему, последовательные деления клеток которой приводят к образованию апикальной меристемы придаточного корня.

При анализе значительной серии анатомических срезов стебля зеленого черенка, сделанных с достаточной периодичностью за время от

посадки на укоренение до выхода придаточных корней в субстрат, была выявлена на начальных этапах корнеобразования группа делящихся меристематических клеток. Определенная последовательность формирования меристемы массы и апекса придаточного корня из группы меристематических клеток, а также типичное однообразие этого процесса в разнокачественном ряду зеленых черенков с заведомо различным состоянием роста дают основание утверждать, что исходное развитие примордия придаточного корня у древесных двудольных происходит не из одной, а из группы камбиальных клеток.

Развитие представлений о заложении придаточных корней у антофитов не одной клеткой, а группой меристематических клеток прослеживается на протяжении столетия [1, 22, 23, 33, 37 и др.], причем одни анатомы видят заложение примордиев придаточных корней во флоэмной области [32], другие — в непосредственной близости к дифференцирующейся ксилеме [33, 35] или в камбиальной зоне, межпучковой паренхиме, радиальных лучах [34] и т. п. Такая существенная топографическая неопределенность заложения корневых меристем в стебле относительно его постоянных комплексов и в пределах меняющейся камбиальной зоны объясняется, очевидно, закономерными изменениями строения корнеобразующей части стебля зеленого черенка. Заглубленная в субстрат часть стебля черенка, или зона корнеобразования, заметно утолщается в процессе укоренения благодаря деятельности камбия, активно производящего вначале проторизную, а затем каулеризную ксилему. Радиальное разрастание камбиальной зоны за счет молодой ксилемы создает гистологическую неопределенность положения инициального слоя камбия, поскольку его производные еще морфологически не дифференцированы и отличаются от него. Одновременно активный радиальный рост древесины вызывает тангентальное растяжение тканей флоэмы, периваскулярной склеренхимы, первичной коры и эпидермы вплоть до растрескивания, что несколько изменяет анатомическую картину этих элементов стебля. Понятно, что в процессе таких динамических изменений стебля быстротечное и многократное заложение первичных бугорков корневых зачатков топографически выглядит неопределенным или, по крайней мере, неоднотипным. Точное выяснение места образования придаточных корней в пределах камбиальной зоны дает возможность определить гистогенную природу примордия адвентивных корней. Найти в пределах мощного кольца морфологически идентичных паренхимных клеток прироста камбиальной зоны исходную группу инициалей, которая образует вначале примордий, затем меристему массы и наконец трансформируется в апикальную меристему придаточного корня, довольно сложно, особенно если учесть, что процесс развития первичного бугорка корневого зачатка в апикальную меристему сопровождается растяжением клеток на проксимальном полюсе и смещением, хорошо различимого мелкоклеточного апекса от места заложения через кору к пограничным покровным тканям стебля. В наблюдениях гистогенеза примордия адвентивных корней методически важны не только полнота анатомических данных по конкретному образцу и достаточная периодичность отбора образцов во времени, но и определенное понимание положения инициального слоя камбия в камбиальной зоне, а именно — между ксилемными и флоэмными производными. Очевидно, функциональное состояние камбия и его производных в стебле детерминированы еще в материнском побеге, и реактивация инициального слоя камбия в зоне корнеобразования зеленого черенка в период укоренения реализуется от достигнутого в побеге состояния теми же путями, что и в целостном растении.

Камбиальная зона побега в целостном растении направленно изменяется в течение сезона вегетации. Эти изменения связаны с одновременным формированием камбия по длине побега, с радиальным ростом стебля, когда в камбии наблюдаются мультипликативные деления, увеличивающие число инициалей, и аддитивные деления, которые добавляют клетки к ксилеме и флоэме [16, 27]. Затухание активности камбия, как и реактивация его деятельности, осуществляется в побеге и в целост-

пом растении в базипетальном направлении [30, 36] и наступает в годичных побегах на 1—2 мес раньше, чем в корнях [29]. Камбиальная зона стебля относительно инициального слоя камбия изменяется по мере морфологического созревания всех частей побега. С прекращением верхушечного и радиального роста в стебле образование камбием новых клеток не происходит, но продолжается дифференциация проводящих тканей вблизи инициального слоя в области ксилемы. Здесь проявляют свое действие нативные регуляторы роста, а также продукты лизиса протопластов и деградации макромолекул трахеальных структур ксилемы, обладающие гормональной активностью [4, 6, 7]. Ко времени черенкования побегов в их стебле между зрелыми элементами ксилемы и флоэмы остается, помимо инициального слоя камбия, часть проводящей ткани в незрелом состоянии. Эта ткань камбиальной зоны представлена в основном недифференцированными клетками флоэмы, а инициальный слой камбия находится вблизи ксилемы. В зависимости от сроков черенкования, разнокачественности побегов и разнокачественности черенков по длине побегов, взятых для черенкования, структурное состояние камбиальной зоны бывает неодинаковым, однако во время укоренения черенков, когда начинается реактивация камбия, в зоне корнеобразования периклиальные деления концентрируются в инициальном слое, а затем происходят в материнских клетках ксилемы. Наблюдаемый в начале укоренения радиальный прирост стебля в зоне корнеобразования зеленых черенков идет за счет роста проторизной ксилемы, молодые клетки которой затем первыми участвуют в установлении тканевой проводящей связи с придаточными корнями. Увеличение числа слоев клеток проторизной ксилемы сопровождается их ростом и растяжением.

Значительному радиальному растяжению подвергаются лежащие клетки сердцевидных лучей ксилемы, особенно первичные многорядные. У зеленых черенков яблони клетки сердцевинного луча, прилегающие к инициальному слою камбия, удлиняются на одну треть, у вишни войлочной, крыжовника, жимолости — в 2, а отдельные клетки многорядных лучей жимолости — в 4 раза. В результате активного растяжения лучевой паренхимы в пределах проторизной ксилемы находящаяся перед сердцевинными лучами камбиальная зона смещается вместе с ними в радиальном направлении, образуя в проекции сердцевинного луча и по его высоте бугорки, состоящие из меристематических клеток камбиальной зоны. На разных уровнях от основания к вершине по оси бугорка находятся неодинаковые клетки инициального слоя камбия: латерально и у основания — веретеновидные, а на вершине — изодиаметрические; внутрь от веретеновидных и лучевых инициалей — материнские клетки ксилемы, а снаружки — материнские клетки флоэмы. Периклиальные (тангентальные) деления этих клеток, как и всех других клеток камбиальной зоны, стабильно детерминированы [25]. В результате одного-двух митотических делений клеток на вершине бугорка изодиаметрические инициали камбия образуют меристему массы, которая растет за счет клеточных делений, происходящих во всех плоскостях, формируя сфероидальное тело. Одновременно в основании бугорка веретеновидные инициали камбия производят внутрь ксилему, а снаружки флоэму будущего корня (рис. 4, 1—1А).

Морфологическая дифференцировка зачатка придаточного корня из первичного бугорка (примордия) осуществляется в течение полутора-двух суток. За это время обособляется и сфероидально разрастается мелкоклеточная структура его дистального полюса, а на проксимальном полюсе инициальный слой камбия и его производные образуют первые проводящие ткани тела придаточного корня. Апекс корневого зачатка формируется по существу из лучевых инициалей камбия благодаря сложившейся ориентации этих клеток на вершине бугорка, когда их деления происходили во всех плоскостях по отношению к оси бугорка. При объемном росте апикальной меристемы быстро достигается число клеток, необходимое для взаимодействия и функционирования [6, 31] при гистогенной деятельности. Ближайшие к апексу производные в сторону тела

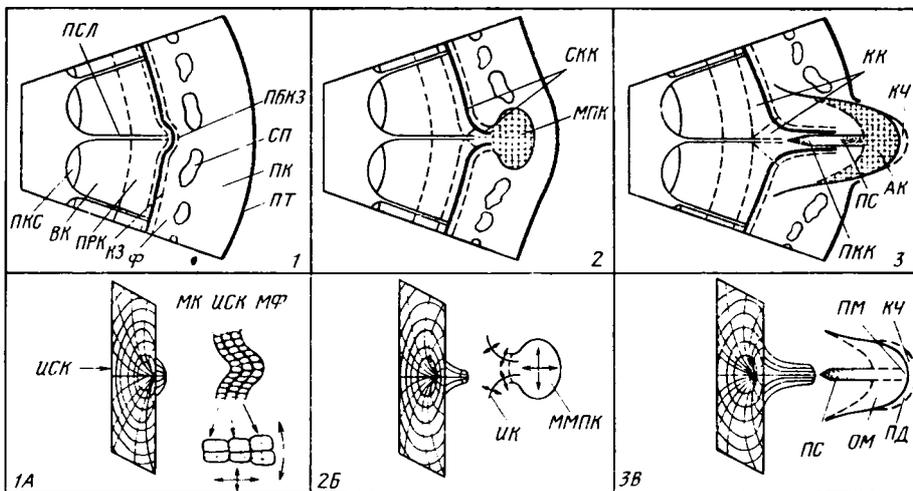


Рис. 4. Основные этапы эндогенного заложения (1, 1А) и последующего роста (2, 2Б и 3, 3В) придаточного корня в тканях коры зеленого черенка.

1 — схема микроскопического строения стебля зеленого черенка на этапе образования первичного бугорка корневого зачатка, формируемого путем радиального удлинения parenхимных клеток первичного сердцевинного луча, ПКС — первичная ксилема, ВК — вторичная ксилема, ПРК — проторизная ксилема, КЗ — камбиальная зона, Ф — вторичная и первичная флоэма, ПСЛ — первичный сердцевинный луч, ПБКЗ — первичный бугорок корневого зачатка, СП — склеренхима перидиклического происхождения, ПК — первичная кора, ПТ — покровная ткань;

1А слева — трехмерное изображение инициального слоя камбия в стебле и в области первичного бугорка корневого зачатка, справа выше — положение в камбиальной зоне инициального слоя камбия по отношению к материнским клеткам ксилемы и материнским клеткам флоэмы, ИСК — инициальный слой камбия, МК — материнские клетки ксилемы, МФ — материнские клетки флоэмы, справа ниже — 2 ряда клеток камбиальной зоны из центральной части первичного бугорка корневого зачатка (в пределах клеток штрихами показаны стабильно детерминированные направления делений): для материнских клеток флоэмной части сердцевинного луча направление делений радиальное (антиклинальное), для инициалей камбиального слоя — тангентальное (периклинальное) и радиальное (лабиально детерминированное), для материнских клеток ксилемной части сердцевинного луча — тангентальное. Следует обратить внимание: в пределах всего бугорка инициальные клетки камбия занимают разные уровни по длине оси бугорка, что при детерминированном делении всех клеток ведет к формированию меристемы массы, которая растет за счет клеточных делений, происходящих во всех плоскостях, образуя сферодальное тело;

2 — гистоструктура меристематических тканей придаточного корня на этапе сферодального разрастания его дистального полюса и смещения в центробежном направлении под действием роста клеток растяжением в области проксимального полюса, МПК — меристема массы на дистальном полюсе зачатка придаточного корня, СКК — стеблекорневой слой инициалей камбия на проксимальном полюсе зачатка придаточного корня;

2Б слева — трехмерное изображение инициального слоя камбия в стебле и проксимальной зоне растущего придаточного корня, справа — стрелками показаны направления делений инициалей камбия в области стебля и придаточного корня и направления делений клеток в меристеме массы зачатка придаточного корня, ИК — стеблекорневой слой инициалей камбия на проксимальном полюсе зачатка придаточного корня, ММПК — меристема массы на дистальном полюсе зачатка придаточного корня;

3 — схема тканевой организации апикальной меристемы придаточного корня и его базипетальной связи со стеблем на этапе выхода за пределы тканей зеленого черенка, КК — каулеризная ксилема, ПКК — дифференцированные проводящие элементы первичной ксилемы корня, ПС — участок прокамбиальной стели, не дифференцированной в проводящие ткани, АК — протомеристема апекса корня, КЧ — корневой чехлик;

3В слева — трехмерное изображение инициального слоя камбия стебля и придаточного корня, справа — схема тканевой организации апекса придаточного корня, ПМ — протомеристема, ПС — прокамбиальная стель, ОМ — основная меристема, ПД — протодерма, КЧ — клетки корневого чехлика.

придаточного корня дифференцируются на кору и центральный цилиндр благодаря клеточному делению и растяжению. Формируемая апексом прокамбиальная стель придаточного корня топографически является радиальным продолжением сердцевинного луча и находится в центре произведенного камбием массива клеток вторичной ксилемы. Клетки первичной коры на проксимальном полюсе придаточного корня концентрически соприкасаются с общим массивом вторичной флоэмы стебля и корня, а покрывающая молодой придаточный корень протодерма не образует тканевой связи с клетками стебля.

Придаточный корень рано переходит ко вторичному строению. В дифференцированной области его стели обособляется инициальный слой камбия под непосредственным индуктивным влиянием стеблевого камбия, изначально функционирующего на проксимальном полюсе зачатка придаточного корня. В дальнейшем вторичное строение осуществля-

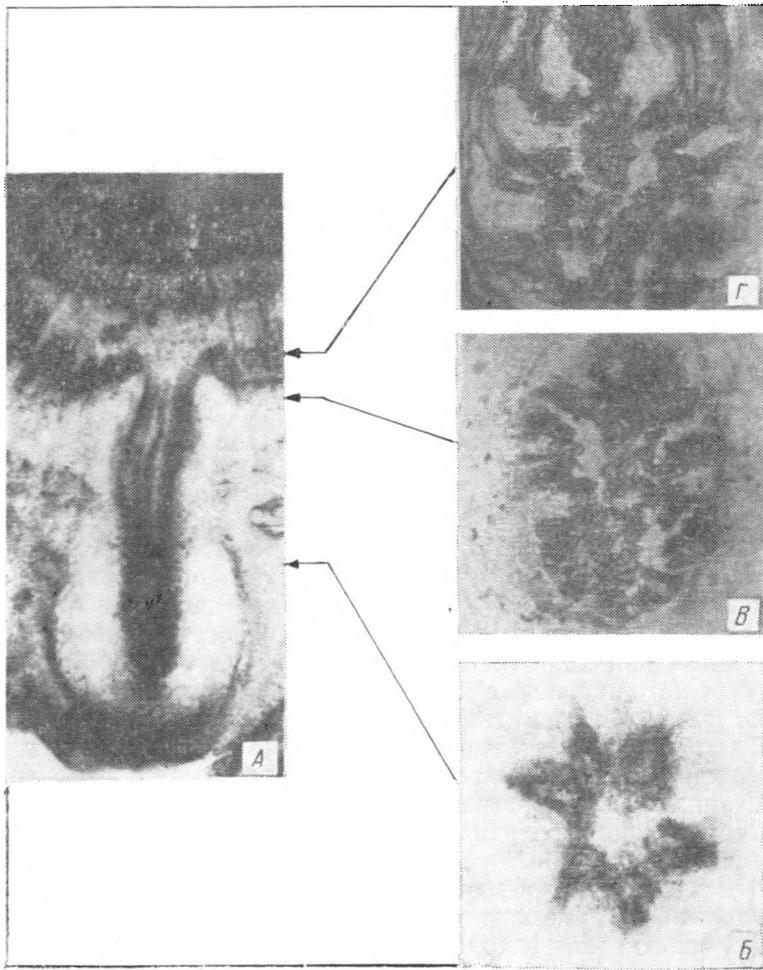


Рис. 5. Микроструктура корневого зачатка яблони на продольном радиальном срезе (А,  $\times 70$ ) и на поперечных срезах по длине его оси (Б, Б', Г,  $\times 280$ ).

А — продольный радиальный срез корневого зачатка, который еще не полностью пробился через ткани коры стебля (стрелками показаны уровни поперечных срезов); Б — центральный цилиндр корневого зачатка с 6 полюсами дифференциации ксилемы (следует обратить внимание на паренхиму сердцевинки и наличие камбия по периметру первичной ксилемы); Б' — вторичная ксилема, образованная камбием корня, в ее составе нет элементов первичной ксилемы; Г — ксилема проксимального конца корневого зачатка в окружении сосудистых трахейд и трахей стебля (следует обратить внимание на связь между сосудами ксилемы корня и стебля посредством равновозрастных сосудистых трахейд и одновременной дифференциации паренхимы в трахеальные элементы).

ется обычным путем акропетально по мере тканевой дифференциации центрального цилиндра и заложения в нем камбия (рис. 5).

Строение тела придаточного корня в период его внутрискелетного роста через находящиеся перед ним ткани стебля имеет ряд особенностей. На разных уровнях по оси от места заложения до выхода за пределы покровных тканей стебля в субстрат микроскопическое строение его различно. Основание корня составляют вторичные ткани, образуемые стеблекорневым камбием, далее по оси корня идет участок с первичной и вторичной ксилемой, камбием, первичной и вторичной флоэмой, первичной корой и протодермой, а в непосредственной близости к апексу наблюдается типичное первичное строение: прокамбиальная стель, первичная кора и протодерма. Апикальная меристема придаточного корня обычно открытого типа. Под группой клеток протомеристемы хорошо разграничены первичные меристемы покровной ткани, коры и центрального цилиндра, по периферической части апекса расположены клетки корневого чехлика (рис. 4, 2—2Б, 3—3В).

Радиальный рост в основании корня осуществляется камбием стеблевого происхождения, который получает ориентацию в сторону придаточного корня еще при формировании первичного бугорка и затем осуществляет синхронный прирост вторичных проводящих тканей как в стебле, так и в корне. В образуемой камбием каулеризной ксилеме проводящие элементы стебля и корня ориентированы относительно друг друга почти под прямым углом. Каждый слой радиального прироста ксилемы этих взаимно перпендикулярных органов хорошо заметен на срезах по конической форме ксилемы корня, погруженной в ксилему стебля, основание которой становится шире с каждым новым слоем прироста (рис. 3, д). Тканевая непрерывность инициального слоя камбия в стебле и придаточном корне обеспечивает в дальнейшем согласованный рост этих органов в соответствии с внешними условиями среды обитания в конкретных экологических условиях постнатальной жизни.

### Обсуждение результатов

Способность семенных растений к образованию придаточных корней на стебле побегов вне связи с апикальными меристемами является значительным эволюционным приобретением. Все систематические группы высших споровых растений формируют придаточные корни вблизи апикальных меристем побегов и в определенных числовых отношениях к листьям [3], что сильно ограничивает пластичность корневых систем, их обновляемость при долговременном функционировании. Покрытосеменные и особенно двудольные наряду с многообразием жизненных форм обладают разнообразием типов корневых систем, высокой дифференциацией корней, способностью к периодическому обновлению в условиях сезонного климата с чередованием вегетации и зимнего покоя. Возникновение механизмов новообразования корней на стебле неограниченно повышает потенции вегетативного размножения, расселения, преодоления неблагоприятных сезонных условий путем обновления корневых систем. Деревья и кустарники образуют придаточные корни на стебле побега вне всякой связи с апексом благодаря активной деятельности камбия, его легкой реактивации в зоне корнеобразования такими внешними условиями роста, как этиоляция, повышенная влажность среды, надрезы коры, обработка регуляторами роста и др.

Образование придаточных корней на надземных аксиальных органах двудольных растений идет в определенной последовательности: установление тканевой связи со стеблем, формирование апексов придаточных корней и дальнейший согласованный со стеблем их вторичный рост. Эта естественная последовательность корнеобразования реализуется в стебле аддитивными делениями инициалей камбия и образования таким образом проторизной ксилемы, а также путем формирования первичного бугорка корневого зачатка под влиянием растяжения лежащих паренхимных клеток сердцевинного луча, дифференциации первичного бугорка на дистальный и проксимальный полюса. Внедрение стеблевого камбия в основание придаточного корня и формирование стеблекорневой (каулеризной) ксилемы происходит при формировании первичного бугорка корневого зачатка многорядным (обычно первичным) сердцевинным лучом. Когда же примордий придаточного корня образуется однорядным лучом и веретеновидные инициалы камбия не входят в состав первичного бугорка корневого зачатка, формируется придаточный корень первичного строения. Связь его ксилемы с ксилемой стебля ограничена областью недифференцированной проторизной ксилемы, а нижняя часть такого корня оказывается погруженной в нарастающую радиально каулеризную ксилему. При выходе в субстрат он отличается от других одновозрастных придаточных корней нитевидной формой и в дальнейшем оказывается недолговечным. Такие эфемерные корни часто формируются у черенков черной смородины, вишни, розы, земляники и др. Следует отметить также, что первичные бугорки корневого зачатка, формируемые в проекции однорядных лучей, разрастаются сфероидально, но

оказываются иногда погребенными в растущей ксилеме стебля в форме сферических тел, состоящих из паренхимных клеток.

Легкая или трудная укореняемость зеленых черенков находится, по-видимому, в прямой коррелятивной связи с микроскопическим строением стебля черенка. У видов растений с полисадными сердцевинными или с гетеротипными лучами, состоящими из лежачих и стоячих лучевых клеток, образование первичного бугорка корневого зачатка происходит медленнее, чем у видов с гомогенными лучами, состоящими из лежачих лучевых клеток. С учетом того факта, что легкоукореняемые растения перед образованием придаточных корней формируют 1—2 слоя проторизной ксилемы, а трудноукореняемые — 20—40 слоев [10], было проведено сравнительное определение сходства в строении зрелой ксилемы стебля и корня у легко- и трудноукореняемых растений. Предполагалось у первых найти большее совпадение в строении этих органов (как у плауна, например [3]), чем у последних, и на этой основе ввести диагностический тест легкого и трудного укоренения. Однако результаты сравнения без учета детального строения сердцевинных лучей оказались недостаточно четкими.

Придаточный корень, являясь продолжением оси стебля, проходит в своем развитии ряд этапов. Его генезис целиком зависит от камбия стебля, на основе которого формируется первичный бугорок корневого зачатка; деление клеток в пределах этого бугорка приводит к формированию апекса и придаточного корня как целого. На начальных этапах возникновения апикальной меристемы корня, во время образования сфероидального тела, его можно интерпретировать как состояние примордия. В этом состоянии он может находиться в пределах камбиальной зоны в неактивном (спящем) положении, перемещаясь с камбиальной зоной в ходе радиального роста стебля. Однако при переходе апикального полюса примордия к гистогенной деятельности начинается формирование первичного тела придаточного корня и морфологическое его созревание. Поэтому до периода дифференциации постоянных тканей корня его целесообразно называть «примордием придаточного корня». В целом же в процессе образования придаточных корней выделяются морфологически различимые состояния их роста: в период заложения камбием меристемы придаточного корня — первичный бугорок корневого зачатка; в период дифференциации первичного бугорка на дистальный и проксимальный полюса — примордий придаточного корня; в период эндогенного роста через пограничные ткани стебля — корневой зачаток; при выходе за пределы тканей стебля в субстрат — придаточный корень.

## Выводы

1. При укоренении зеленых черенков древесно-кустарниковых растений основное значение для новообразования корней имеет возобновление в стебле черенков митотической активности клеток инициального слоя камбия. В результате реактивации камбия его производные осуществляют в зоне корнеобразования прирост клеток проторизной ксилемы, заложение первичных бугорков корневых зачатков, совместный вторичный рост ксилемы и флоэмы стебля и корня. На различных этапах корнеобразования инициальный слой камбия выполняет тканеобразующую (гистогенную) и органогенную функции. На основе делений изодиаметрических по форме лучевых инициалей камбия развивается апикальная меристема придаточного корня.

2. Базипетальная тканевая связь придаточного корня со стеблем осуществляется камбием, инициальный слой которого непрерывно продолжается из стебля в корень. В базальной области придаточного корня и в стебле радиальный прирост вторичных тканей происходит синхронно и пропорционально, при этом образуются непрерывные стеблекорневые ксилема и флоэма.

3. Переход ко вторичному строению в центральном цилиндре корневого зачатка осуществляется прежде, чем придаточный корень появится на поверхности стебля. Прокамбиальная стель придаточного корня дифференцируется в окружении молодых производных камбия. Центростремительная дифференциация проводящих элементов экзархной первичной ксилемы и центробежная — вторичной ксилемы осуществляется в акропетальной последовательности по обычному типу перехода корней от первичного ко вторичному строению.

4. Продуктивность корнеобразовательного процесса и длительность формирования придаточных корней стеблем зеленого черенка зависят от строения первичных сердцевинных лучей. Успешно укореняются зеленые черенки видов с одно-, многорядно-гомогенными лучами, состоящими из лежащих паренхимных клеток.

5. При определении сроков зеленого черенкования необходимо учитывать состояние активности камбиальной зоны черенкуемых побегов. Сроки укоренения зеленых черенков могут быть значительно сокращены при использовании для черенкования побегов со слабо дифференцированной камбиальной зоной в области ксилемы. Специальные агротехнические приемы подготовки маточных растений, получение для черенкования ювенильных побегов, частная и общая этиоляция маточников, увеличение метамерности черенков направлены в период черенкования на продление активности камбиальной зоны и легкую реактивацию камбия.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова Е. А. Закономерности образования придаточных корней у растений. — Тр. Гос. бот. сада АН СССР, 1951, т. 2, с. 168—193. — 2. Вехов Н. К., Ильин М. П. Vegetativное размножение древесных растений летними черенками. — Л.: Изд-во ВИР, 1934. — 3. Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений. — В кн.: Ученые записки. — Калуга, 1964, вып. 13, с. 3—179. — 4. Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. — Л.: Наука, 1972. — 5. Гартман Х. Т., Кестер Д. Е. Размножение садовых растений. — М.: Сельхозгиздат, 1963. — 6. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. — М.: Наука, 1974. — 7. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — М.: Наука, 1974. — 8. Лотова Л. И. Анатомические исследования процессов корнеобразования при вегетативном размножении карликовых подвоев яблони. — Докл. АН СССР, 1957, т. 113, № 6, с. 1369—1371. — 9. Маслова В. А. Анатомия корнеобразования у зеленых черенков яблони. — Докл. ТСХА, 1972, вып. 186, с. 55—60. — 10. Орлов П. Н. Корнеобразовательный процесс у легко- и трудноукореняемых садовых роз при размножении их зелеными черенками. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 142—152. — 11. Орлов П. Н. Особенности эндогенного развития придаточных корней у зеленых черенков роз. — Докл. ТСХА, 1978, вып. 239, с. 71—76. — 12. Орлов П. Н., Фаустов В. В., Асадулаев З. М. Последовательность дифференциации ксилемы в зоне корнеобразования зеленых черенков древесно-кустарниковых пород. — В кн.: Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур. — М.: ТСХА, 1984, с. 103—111. — 13. Орлов П. Н., Фаустов В. В. Роль периваскулярных волокон в образовании придаточных корней у зеленых черенков садовых растений. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 6, с. 102—115. — 14. Орлов П. Н., Самощенок Е. Г. Особенности укоренения зеленых черенков сливы. — В кн.: Проблемы вегетативного размножения в садоводстве. — М.: ТСХА, 1985, с. 70—75. — 15. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. — М.: Высшая школа, 1960. — 16. Синнот Э. Морфогенез растений. — М.: ИЛ, 1963. — 17. Тарасенко М. Т. Размножение растений зелеными черенками. — М.: Колос, 1967. — 18. Тарасенко М. Т. Новая технология зеленого черенкования. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 4, с. 119—136. — 19. Тарасенко М. Т., Ермаков Б. С., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Новая технология размножения растений зелеными черенками / Метод. пособие. — М.: ТСХА, 1968. — 20. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 21. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 22. Усевич И. Е. Некоторые анатомические особенности корнеобразования у зеленых черенков вишни. — Докл. ТСХА, 1970, вып. 165, с. 57—60. — 23. Фаустов В. В. Заложение перидермы и ритидома в стеблях черной смородины. — В сб.: Новые приемы возделывания плодовых растений. — М.: ТСХА, 1981, с. 47—54. — 24. Фаустов В. В., Орлов П. Н. Биологические особенности формирования проводящих корней у плодовых растений. — В кн.: Прогрессивные технологии в плодоводстве и виноградарстве. — М.: ТСХА, 1982, с. 3—12. — 25. Фаустов В. В., Орлов П. Н. Начальные этапы дифференциации придаточных корней у зеленых черенков садовых растений при обработке регуляторами роста. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 123—138. — 26. Юсуфов А. Г. Происхождение и эволюция явлений регенерации у растений (к проблеме эволюции отогенеза). — Успехи современной биологии, 1982, вып. 1, т. 93,

с. 89—104. — 27. Эсау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1969. — 28. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 29. Cockerham G. — Leads Phil. Lit. Soc. Proc., 1930, vol. 2, p. 64—80. — 30. Ladefoged K. — Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Scr., 1952, t. 7, s. 1—98. — 31. Macleod R. D., Thompson A. — Ann. Bot., 1979, vol. 44, p. 435—449. — 32. Petri P. S., Mazzi S., Strigoli P. — Nuovo Gior. Bot. Ital., 1960, vol. 67, p. 131—175. —

33. Prestley J. H., Swingle C. F. — U. S. Dept. Agr. Tech. Bul., 1929, p. 151. — 34. Smith A. T. — Amer. J. Bot., 1936, vol. 23, p. 511—515. — 35. Swingle C. F. — Bot. Rev., 1940, vol. 6, p. 301—355. — 36. Wareing P. F. — Physiol. Plantarum, 1951, vol. 4, p. 546—562. — 37. Van Tieghem Ph. Traité de Botanique. — Paris, F. Savy, 1882. — 38. Van Tieghem Ph. Traité de Botanique. — Paris, 1891.

*Статья поступила 12 февраля 1988 г.*

#### SUMMARY

Histogenic and organogenic role of cambium in formation of additional roots in green cuttings of woody and bushy plants is discussed. Changes in cambial stem zone resulting in formation of root embryo primary knob are shown on anatomical material. Initial cambium layer in primary knob is so orientated that radial cambium initials are on the top of the knob, and spindle-shaped initials are disposed laterally and in the base. With further growth, radial cambium initials form apical meristem of root embryo, and spindle-shaped ones form conductive tissues of its proximal terminal in combination with stem tissues. As a result, cambial initials and their derivatives accomplish basipetal connection between additional root and stem and participate in formation of its apical meristem.