

УДК 634.1/.8:631.535

РОЛЬ ПЕРИВАСКУЛЯРНЫХ ВОЛОКОН В ОБРАЗОВАНИИ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ

П. Н. ОРЛОВ, В. В. ФАУСТОВ

(Кафедра плодоводства)

Способность растительного организма воссоздавать любую удаленную часть и таким образом восстанавливать целостность можно рассматривать с разных позиций в связи с факторами, прямо или косвенно влияющими на возникновение у растений или их частей способности к новообразованию придаточных органов и регулируемыми направленность протекания органообразовательных процессов [9, 11]. Возникновение структур, ведущее к образованию нового органа, совершается на основе физиолого-анатомического преобразования воспроизводящей его части.

Последовательно рассматривая возникновение и последующие взаимоотношения придаточного корня с тканями стебля зеленого черенка, можно, по нашему мнению, представить в общих чертах схему протекания процессов образования придаточных корней, а также выявить ткани стебля, непосредственно участвующие в этом процессе или мешающие его развитию. В частности, периваскулярные волокна стебля, выполняющие в основном механические функции, не участвуют в новообразовании корней, однако косвенно могут оказывать влияние на процессы придаточного корнеобразования [8, 25, 26]. Это объясняется тем, что придаточные корни древесных и травянистых растений формируются стеблем зеленого черенка эндогенно, в области камбия сердцевинного луча. Прошедшие ряд делений лучевые инициалы сердцевинного луча могут дифференцироваться, в результате чего формируется меристема придаточного корня [20—22]. При дальнейшем развитии меристемы корневого зачатка формируется апекс корня обычно закрытого типа, с мощным корневым чехликом. Во время роста придаточный корень может продвигаться в тканях стебля двояким способом. Ткани, лежащие перед корневым чехликом, испытывают воздействие лизигенного характера и деформируются на глубину 3—4 слоев клеток, а растущий корень механически проталкивает апекс с чехликом вперед. В ходе поступательного внедрения эндогенно растущего корня в окружающие ткани стебля он не образует с ними прямых связей, за исключением приращения корня к молодой проводящей системе стебля с общим слоем инициальных клеток вторичной меристемы в базальной части этого придаточного органа [20, 21]. На границе с корой придаточный корень проходит зону периваскулярных волокон, образующих арматурный конус вокруг проводящих тканей стебля. На поперечном срезе стебля периваскулярная склеренхима имеет вид кольца, которое в зависимости от породы растений может быть сплошным или прерывистым, состоять из двух или многих слоев волокнистых клеток и исходя из особенностей возрастного развития значительно или слабо препятствовать прохождению придаточных корней от области камбия к коре и поверхности стебля. Различия в строении и степени развитости склеренхимного кольца теоретически согласуются с представлениями о легко-, средне- и трудноукореняемых растениях, особенно если учитывать целесообразность строения растений и общезвестную связь строения

и функции органов и тканей живого организма [7, 17]. Вместе с тем механическое препятствие продвижению придаточных корней не исключает нормального их образования и интенсивное развитие механической ткани не обуславливает подавления регенерационной способности. Поэтому выяснение роли периваскулярных волокон в образовании придаточных корней позволит, с одной стороны, выяснить причины трудного укоренения отдельных групп садовых растений, с другой — уточнить биологические особенности эндогенного роста придаточных корней в зависимости от анатомического строения стеблевой части зеленых черенков.

Методика

Опыты по размножению садовых растений зелеными черенками в условиях искусственного тумана проводились на плодовой опытной станции Тимирязевской академии в 1970—1984 гг. Заготовку маточных побегов, черенкование и высадку зеленых черенков на укоренение выполняли по методике, принятой в ТСХА [20—22]. Стебли черенков от основания маточного побега к его верхушке фиксировали раздельно в смеси этилового спирта с глицерином через каждые 5 дней в течение всего периода укоренения и в конце вегетации. Анатомические срезы стебля производили на ручном микротоме на трех уровнях стебля зеленого черенка. Периваскулярную склеренхиму выделяли путем соскабливания

кору и флоэмной области со снятых по камбию участков стебля. Эту работу выполняли под бинокляром, предварительно окрасив склеренхиму на завершающих этапах работы. Полученные пластинки склеренхимы мацерировали бертолетовой солью с азотной кислотой, просматривали в глицерине в один слой клеток с помощью микроскопа МБИ-3. Промеры склеренхимного кольца на поперечных срезах, длину клеточек мацерированных тканей и статистическую обработку полученных данных проводили общепринятым методом [16, 19]. Весь анатомический материал окрашивали флороглюцином с соляной кислотой и гематоксилином по Делафилдью [16].

Результаты исследований

Особенности развития периваскулярной склеренхимы. Онтогенез отдельных типов экстраксиллярных волокон в соответствующих системах тканей садовых культур до настоящего времени исследован мало [33, 39]. Так, происхождение периваскулярных волокон из клеток перицикла доказывается лишь топографическим положением склеренхимных клеточек в стебле. В соответствии с воззрениями основателя стеллярной теории Ван Тигема [40] они находятся на границе центрального цилиндра с первичной корой.

Волокна этой области стебля развиваются у древесных и травянистых пород в форме дискретных многоклеточных тяжей, обычно вытянутых в тангентальном направлении. Внутренние клетки такого тяжа соприкасаются через 1—2 слоя паренхимы с клетками первичной, а иногда и вторичной флоэмы, а наружные — с крахмалоносным влагаллицем. На поперечных срезах годичного побега можно наблюдать, что периваскулярные волокна развиваются в верхней части побега в форме обкладок открытых проводящих пучков, а к основанию побега, когда увеличивается диаметр стебля, тяжи вытягиваются в тангентальном направлении. Просвет между тяжами заполнен паренхимой дилатирующихся сердцевинных лучей, причем промежутки между склеренхимными волокнами соответствуют ширине сердцевинного луча. Чем шире во флоэмной зоне луч, тем больше расстояние между тяжами, и чем он уже, тем плотнее расположены тяжи.

В зоне флоэмы сердцевинные лучи примыкают к крахмалоносному влагаллицу, причем в данной зоне радиальная проекция чаще имеет веретеновидную форму, меняясь по высоте веретена от одной клетки у основания до 4—5 в середине. Поэтому наблюдаемые на поперечных срезах просветы между тяжами склеренхимы различаются по ширине, а по длине стебля они соответствуют радиальной форме сердцевинного луча. В целом периваскулярные волокна в стебле годичного побега образуют сеть анастомозных тяжей, формирующих сильно перфорированный конус, перфорации которого в общем соответствуют поперечному сечению сердцевинных лучей (рис. 1).



Рис. 1. Топография периваскулярных волокон в стебле побега яблони.

1 и 2 — верхушечная и пазушная почки; 3 — листовый рубец с тремя листовыми следами; 4 — периваскулярные волокна, видимые на поперечном срезе, в форме незамкнутого склеренхимного кольца.

При последующем росте стебля характер строения периваскулярных волокон изменяется. В структуре этой ткани отмечаются возрастные изменения, связанные с радиальным ростом проводящих элементов побега, а также с завершением линейного роста и стабилизацией конечных размеров стебля к концу вегетации. Располагаясь в наружном слое центрального цилиндра, склеренхима испытывает давление растущих изнутри проводящих тканей, и тяжи ее несколько расходятся. Это обычно наблюдается у садовых роз, у основания побега которых конус периваскулярной склеренхимы менее уплотнен, чем в середине побега и выше. В то же время у груши, сливы, айвы, персика и ряда других плодовых от основания побега к его верхней части под тяжами первичной склеренхимы образуются новые тяжи таких же волокон, и в пределах стебля внутри первого арматурного конуса волокон начинает формироваться второй, растущий от основания побега вверх. При этом у вишни новые тяжи склеренхимы образуются снаружи первичных тканей, т. е. не со стороны флоэмы, а со стороны первичной коры, и второй конус склеренхимы развивается не изнутри, а снаружи первого (рис. 2). У ряда пород дополнительные механические ткани образуются между тяжами первичных волокон в пределах перфораций арматурного конуса непосредственно в плоскости склеренхимного кольца (рис. 3). Эти новые элементы механических волокон дифференцируются из клеток паренхимы, заполняющей пространство между тяжами периваскулярной склеренхимы. Причем у яблони новые элементы склеренхимы возника-

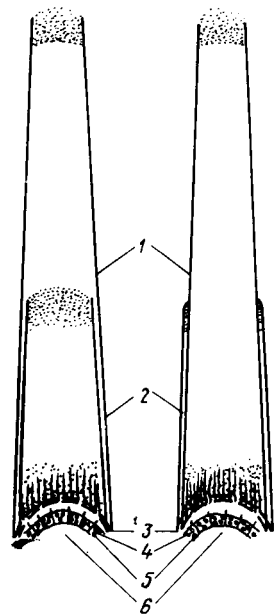


Рис. 2. Схематическое изображение конуса первичных периваскулярных волокон и образование второго яруса волокон от основания стебля к его верхней части. У груши (слева) новая склеренхима образуется под первичными волокнами, у вишни (справа) — над ними.

1 — конус первичных тяжей периваскулярной склеренхимы; 2 — конус склеренхимы второго яруса на начальных этапах развития; 3 — двойное склеренхимное кольцо на поперечном срезе; 4 — камбий стебля; 5 — ксилема; 6 — сердцевинная паренхима.

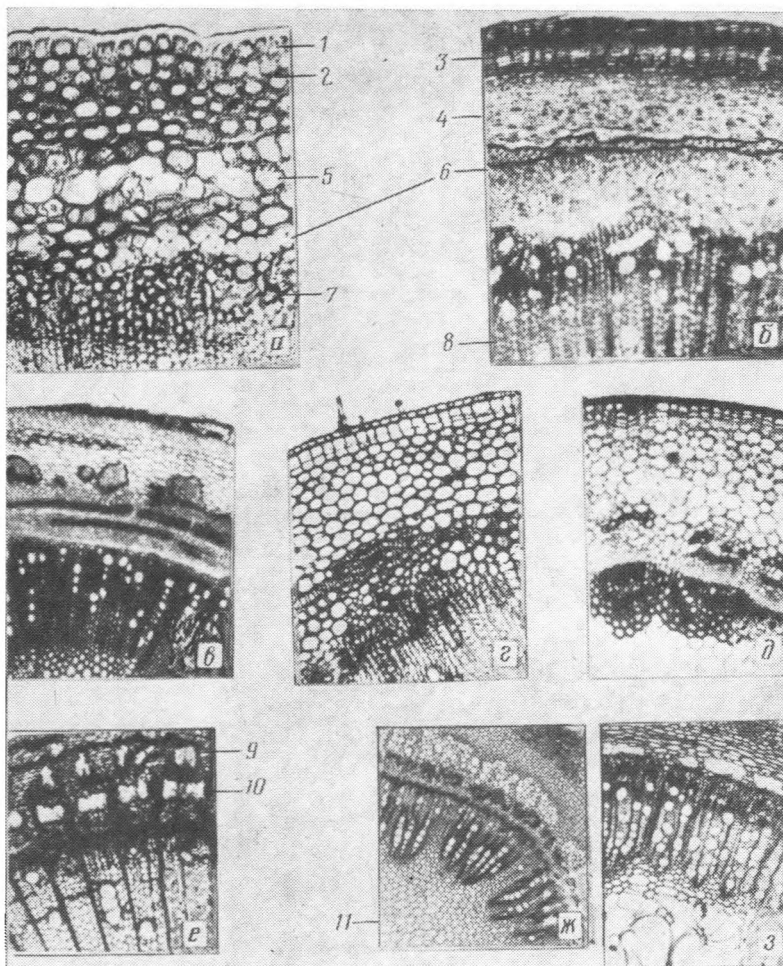


Рис. 3. Микрофотографии поперечных срезов стебля годовых побегов кизила мужского (а), актинидии коломыкта (б), тэкомы укореняющейся (в), пеларгонии зональной (г), дейции (д), аноны (е), унаби (ж) и розы садовой (з), $\times 20-40$.

1 — столбчатый эпидермис с мощной кутикулой; 2 — колленхима; 3 — субэпидермальная перидерма; 4 — паренхима первичной коры; 5 — крахмалоносное влагалитце; 6 — склеренхима периклического происхождения; 7 — флоэма; 8 — ксилема; 9 — пучковая периклическая склеренхима; 10 — вторичная склеренхима флоэмного происхождения; 11 — сердцевинная паренхима. Обратить внимание на замкнутое (а, б, г) и пучковое (в, д, е, ж, з) расположение первичной склеренхимы периклического происхождения, а также на пучковую (е, ж) и непучковую (в) локализацию вторичных склеренхимных тяжей флоэмного происхождения.

ют вначале у основания стебля и располагаются извилистыми группами, формируя рыхлые прерывистые тяжи. Извивы этих тяжей не случайны, они более точно соответствуют контурам первичных и вторичных сердцевинных лучей стебля, выходящих во флоэмную область к крахмалоносному влагалитцу. Длина волокнистых клеток первичной и вновь образованной склеренхимы варьирует от 0,9 до 1,5 мм, а в среднем она равна 0,98 и 1,3 мм соответственно. Клетки этих волокон различаются также способом роста. У волокон первичной склеренхимы в средней части клетки имеются щелевидные поры, что свидетельствует о начальном симпластическом росте волокон, которые в дальнейшем растут интрузивно. Извилистые клетки молодой склеренхимы лишены пор и, вероятно, обладают только интрузивным ростом, не образуя с соседними клетками видимых связей (рис. 4).

У сирени, как и у яблони, от основания побега вверх между тяжами первичных волокон также образуется новая механическая ткань. На поперечных срезах ее присутствие увеличивает замкнутость склеренхим-

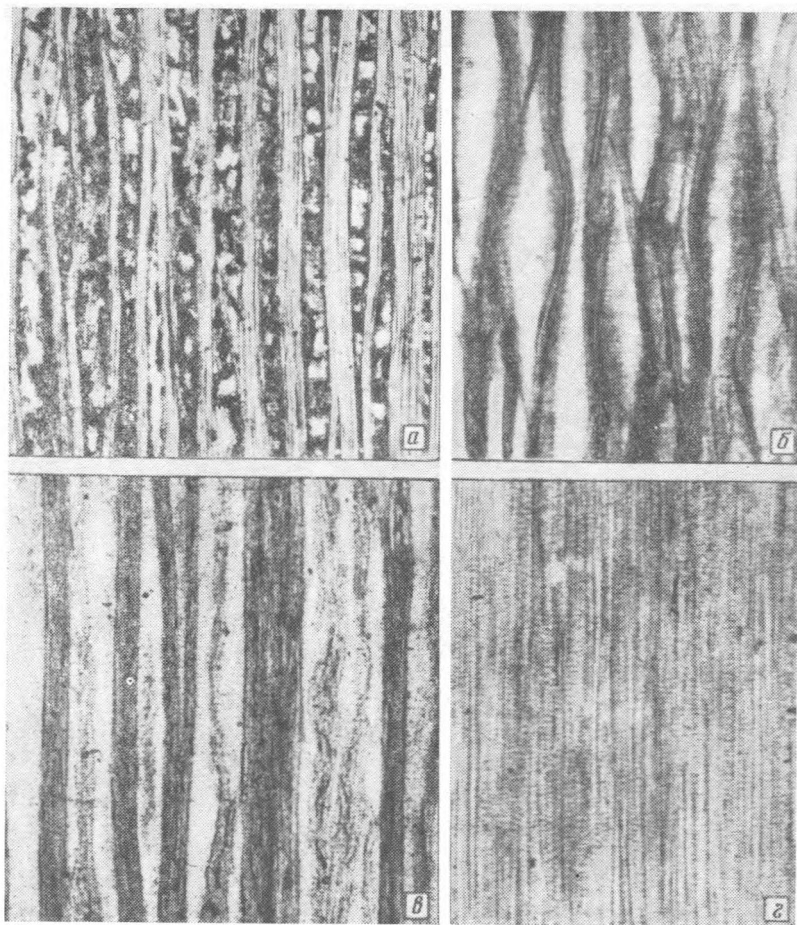


Рис. 4. Микрофотографии продольной структуры периваскулярной склеренхимы стебля годовичных побегов сирени обыкновенной (а), хурмы кавказской (б), яблони домашней (в) и актинидии коломикта (г), $\times 100$. Обратить внимание на склеренды (а) и извилистые волокна, формирующие прерывистые и рыхлые тяжи (г) между анастомозными тяжами первичной склеренхимы. Паренхиме между извилистыми тяжами (а, б, в) соответствуют проекции сердцевинных лучей.

ного кольца, так как по своей поперечной структуре эта ткань ничем практически не отличается от поперечных срезов первичных волокон. Однако на продольных препаратах видно, что паренхима между тяжами первичной склеренхимы трансформируется не в волокна, а в склерейды, причем в проекции сердцевинных лучей паренхима остается несклерифицированной. У периваскулярных волокон сирени длина 0,8—1,0, ширина 0,03 мм. По длине клетки хорошо развиты щелевидные поры, что указывает на симпластический характер роста этих клеток. Форма склерейд изодиаметрическая, длина стороны около 0,03 мм.

У многих исследованных нами растений (актинидия, барбарис, герань, жимолость) строение конуса периваскулярных волокон изменяется по высоте побега. От верхушки побега к основанию перфорации конуса постепенно исчезают и он становится сплошным. Так, по различному окрашиванию стенок молодых и зрелых клеток склеренхимы на поперечных срезах верхней части стебля побега актинидии коломикта можно судить о ходе развития волокон. Волокна верхушки побега, первыми возникшие из основной меристемы, окрашиваются на лигнин интенсивно малиновый цвет, а онтогенетически позднее возникшие волокна, заполняющие промежутки между группами клеток первичной склеренхимы, имеют бледно-малиновую окраску. Сравнительно слабая лигнизация поздних элементов склеренхимы, а также анализ продольного строения указывают, что ее конус в верхней части побега,

вначале перфорированный в проекции сердцевинных лучей, становится сплошным по мере радиального роста стебля. Именно сплошное строение кольца склеренхимы на большом протяжении стебля характерно для указанных выше пород.

У некоторых плодовых растений (аноны, например) онтогенез экстраксиллярных волокон носит двойственный характер. В верхней части побега развиваются периваскулярные волокна, строение которых обычное, а к основанию побега формируются вторичные лубяные волокна. С каждым новым приростом луба по периферии проводящего цилиндра появляются новые типы склеренхимы камбиального происхождения, поскольку их генезис связан со вторичной флоэмой (лубом). В связи с радиальным ростом стебля молодые волокна больше других приближены к камбию и окрашиваются на лигнин в бледно-малиновый цвет. Такое комбинированное и многослойное строение экстраксиллярных волокон имеют кенаф, канатник, джут [13], липа, виноград и другие растения.

В связи с рассматриваемым вопросом следует упомянуть о растениях, не формирующих экстраксиллярные волокна (смородина, крыжовник и др.). Эта группа садовых растений отличается тем, что на очень ранних этапах онтогенеза побега в зоне первичной, а часто и вторичной флоэмы закладывается феллоген. Такой тип заложения и затем функционирования меристемы перидермы приводит к раннему и быстрому отторжению первичной коры, включая внешнюю зону центрального цилиндра, и ее отмиранию. В стеблях побегов этих растений не формируются периваскулярные волокна, что обуславливает специфику их анатомического строения.

Склеренхимные волокна при вторичном строении стебля являются мертвыми механическими элементами, однако в период черенкования и укоренения зеленых черенков окружающие склеренхиму живые клетки могут дифференцироваться в феллоген. На поперечных срезах зоны корнеобразования зеленого черенка наблюдается появление пробки вокруг многорядных тяжей периваскулярной склеренхимы [22]. Своеобразное заложение феллогена в зоне склеренхимного кольца свидетельствует о потенциальной возможности живых тканей этой зоны трансформироваться во вторичную меристему вокруг тяжей склеренхимы или в просвете между тяжами, что свидетельствует о плюрипотентном характере паренхимных клеток этой зоны (рис. 5). Напомним в этой связи, что клетки периферийной зоны центрального цилиндра расположены в конусе нарастания побега с внешней стороны прокамбия и дифференцируются в склеренхиму вместе с развитием васкулярной системы стебля. Занимая внешнюю границу центрального цилиндра, зона периваскулярных волокон согласованно изменяется по мере развития вторичной проводящей системы стебля. Именно из паренхимных клеток этой зоны в онтогенезе стебля образуются различные по форме волокна, а также склериды и феллоген.

У исследованных нами растений обнаружено значительное разнообразие деталей строения периваскулярной склеренхимы, образующейся в процессе онтогенеза стебля. Однако без учета деталей выделяются два основных типа строения периваскулярной склеренхимы, которые сохраняются у растений при возрастных изменениях годичного побега. Это породы, у которых периваскулярные волокна образуют на поперечном срезе стебля прерывистое кольцо склеренхимы, и породы, у которых на поперечном срезе видно сплошное кольцо. Растения, характеризующиеся формированием в пределах стебля сети анастомозных тканей в форме усеченного конуса (на поперечном срезе склеренхима имеет вид прерывистого кольца), мы предлагаем отнести по модельному растению к «малюс-типу», растения со склеренхимой, образующей в стебле усеченный конус непрерывной ткани и на поперечном срезе сплошное кольцо,— к «актинидия-типу». Породы, не формирующие периваскулярных волокон и сохраняющие паренхиму на границе центрального цилиндра с корой, следует объединить под общим названием «рибес-тип», а те, у которых под тяжами периваскулярной склеренхимы образуются много-

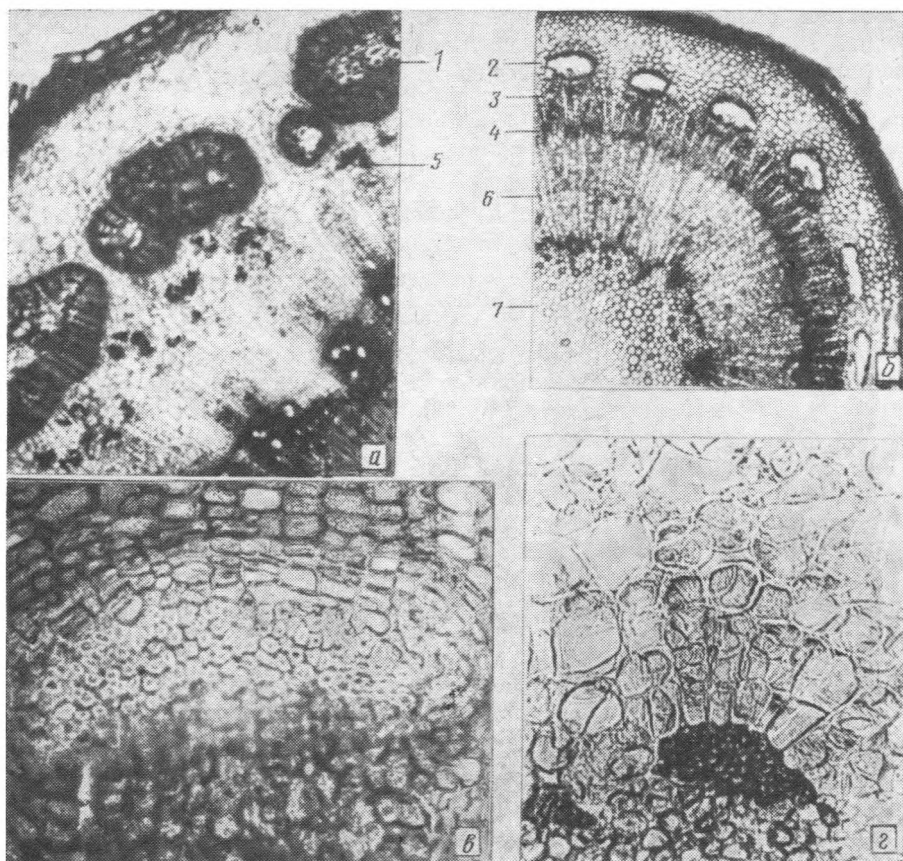


Рис. 5. Микрофотографии поперечных срезов зоны корнеобразования стебля зеленых черенков клонового подвоя вишни П 7 (а, $\times 40$), груши домашней (б, $\times 20$ и в, $\times 100$) и клонового подвоя яблони 54-118 (г, $\times 70$) в процессе их укоренения.

1 — многорядный тяж периваскулярной склеренхимы периклического происхождения, окруженный кольцом пробки; 2 — паренхима первичной коры; 3 — флоэма; 4 — камбиальная зона; 5 — вторичная склеренхима флоэмного происхождения; 6 — ксилема; 7 — сердцевинная паренхима. Обратите внимание на ранние фазы заложения и функционирования пробкового камбия в зоне периклической склеренхимы (г) и формирование многослойной феллемы (а, б, в).

численные тяжи лубяных волокон, имеющие на поперечном срезе стебля форму трапеций флоэмного комплекса, называть «анона-тип».

Таким образом, периваскулярные волокна, находясь между внутренним слоем клеток первичной коры и внешним слоем первичной флоэмы, образуют в стебле двудольных растений прерывистое или сплошное кольцо механической ткани. Эта ткань не связана онтогенетически ни с корой, ни с флоэмой, поскольку при сплошном строении она развивается и во флоэмной области сердцевинного луча, где нет тканей флоэмного комплекса и, следовательно, волокна не могут быть флоэмного происхождения. Топография периваскулярных волокон стебля соответствует положению перицикла корня первичного строения; снаружи клеток перицикла находится эндодерма первичной коры, а внутрь от его клеток — ткани центрального цилиндра. Как известно, перицикл корня является первичной меристематической тканью, способной к образованию боковых корней, феллогена и отдельных участков камбия. Подобная плюрипотентность клеток прослеживается и для перицикла стебля: его клетки могут оставаться паренхимными («рибес-тип»), полностью дифференцироваться в волокна («актинидия-тип»), частью оставаться паренхимными, а частью становиться волокнами («малюс-тип»), трансформироваться в склереиды и давать начало феллогену. Понятно, что для перицикла стебля характерно не меньшее разнообра-

ние механизмов гистогенеза, чем для клеток перицикла корня, и эта идентичность топографии и функций позволяет называть периваскулярные волокна с точки зрения их генезиса склеренхимой перициклического происхождения, а зону стебля между первичной флоэмой и крахмалоносным влагаллием — перициклической зоной.

Роль периваскулярных волокон в процессах придаточного корнеобразования. Периваскулярные волокна перициклического происхождения сравнительно с другими тканями стебля, как правило, быстро проходят онтогенетическое развитие и к моменту черенкования побега представлены механическими тканями, состоящими из безъядерных прозенхимных клеток с мощной вторичной стенкой. Поэтому представляется вероятным, что они не оказывают какого-либо влияния на первые этапы формирования меристемы придаточного корня. Однако многие исследователи считают, что на эндогенный рост корня и в целом на укореняемость зеленых черенков склеренхима оказывает отрицательное влияние [1, 4, 12]. В частности, предполагается, что с повышением замкнутости склеренхимного кольца коррелятивно снижается укореняемость черенков [28, 29]. Проведенные нами многолетние исследования на значительном числе плодовых и декоративных растений убедительно свидетельствуют об отсутствии прямого влияния вневакулярной склеренхимы на укореняемость черенков (табл. 1).

Действительно, при отсутствии прямой связи между развитием склеренхимы и процессами придаточного корнеобразования анатомическое строение стебля зеленого черенка может определять топографическую структуру заложения придаточных корней. Так, древесно-кустарниковые породы плодовых, для которых характерно наличие высоких широких сердцевинных лучей и, следовательно, крупных просветов между первичными тяжами склеренхимы, образуют длинные продольные ряды придаточных корней, хорошо обозначенные уже на этапе выхода корней в субстрат. При коротких сердцевинных лучах и небольших перфорациях в склеренхиме придаточные корни на поверхности зоны корнеобразования расположены рассеянно, т. е. закладываются во многих соседних лучах. Наконец, в случаях, когда придаточные корни образуются в области паренхимы лакун почки и листа, где периваскулярная склеренхима не развивается, они сосредоточены вокруг почки в границах ее лакун и листового прорыва. Закономерное размещение придаточных корней в плоскости лучевой паренхимы стебля черенка, как и в паренхиме нодальной зоны, полностью исключает встречу эндогенно растущего зачатка корня с тяжами периваскулярной склеренхимы, которые не формируются в проекции сердцевинного луча и вокруг почки. Породы плодовых и декоративных растений со склеренхимой «малюс-тип» имеют такое анатомическое строение, которое априори исключает противодействие склеренхимы эндогенно растущему корневному зачатку.

Для многих плодовых со склеренхимой «актинидия-тип», формирующих сплошное кольцо многорядных волокон, характерна высокая укореняемость черенков при сжатых календарных сроках. На поверхности зоны корнеобразования придаточные корни у этих пород появляются рассеянно, образуясь одиночно в проекции коротких трехрядных сердцевинных лучей. По мере эндогенного роста молодые корни прорывают лежащую перед ними сплошную ткань склеренхимы по всему периметру зоны корнеобразования и свободно выходят в субстрат.

Ранее [18, 35] было показано, что американские и американо-европейские гибридные сорта крыжовника и сорта смородины проявляют более высокую регенеративную способность, чем европейские сорта. Гистологическое строение стебля крыжовника разных сортов по зонам побега и в связи со сроками черенкования позволяет считать, что для этой культуры механические элементы периваскулярной зоны не могут влиять на процессы корнеобразования. Для крыжовника, а также для сортов красной и черной смородины, как уже отмечено выше, харак-

Замкнутость склеренхимного кольца и укореняемость зеленых черенков садовых растений

Порода, вид	Продолжительность изучения, лет	Количество изученных сортов и форм	Пределы укореняемости, %	Замкнутость склеренхимного кольца, %
Листопадные деревья и аэроксильные кустарники				
Айва обыкновенная	3	3	50—70	60—70
Алыча	4	2	70—80	60—75
Афлатуня (миндаль махровый)	8	1	70—90	80—85
Вишня обыкновенная	12	3	26—40	58—70
» войлочная	8	1	90—96	78—80
Груша домашняя	8	40	10—60	70—75
» уссурийская	8	3	20—70	70—75
Лох узколистный	2	1	80—85	52—55
Облепиха крушиновидная	12	9	52—99	45—50
Падоцеразусы (клоновые подвои вишни)	3	5	80—100	55—65
Персик обыкновенный	4	2	70—95	50—60
Слива домашняя	8	5	20—60	68—70
Тополь болле	4	1	25—47	65—74
Унаби (зизифус юуба)	4	5	85—92	73—85
Черешня	3	2	0	60—65
Яблоня домашняя	4	2	0—40	70—80
» сливолистная	3	1	60—70	70—75
» низкая	4	12	60—100	60—82
Геоксильные листопадные кустарники				
Айва японская низкая	5	1	80—100	80—84
Арония черноплодная	8	1	70—90	74—78
Барбарис обыкновенный	5	2	80—90	100
» тунберга	3	1	90—92	100
Бирючина обыкновенная	3	1	25—47	65—74
Вишня кислая	10	3	50—85	62—70
» холмовая	10	1	60—70	65—72
» песчаная	5	1	98—100	58—60
» степная	3	2	40—56	72—78
Гранат	3	2	92—100	80—90
Жимолость съедобная	10	1	80—100	100
Калина обыкновенная	4	2	80—100	60—72
Крыжовник культурный	10	5	40—80	0
Роза альба	3	1	36—40	68—70
» домасцена	3	1	34—40	70—80
» галлика	3	1	88—100	67—70
» лютеа	3	1	32—40	83—90
» садовая	14	200	65—90	68—70
Сирень обыкновенная	8	12	20—60	68—80
» венгерская	5	3	75—100	70—82
Смородина черная	10	6	70—100	0
» красная	10	2	70—90	0
» золотистая	2	1	70—80	0
Чубушник коронариус	6	1	80—100	100
Вечнозеленые деревья и кустарники				
Анона	2	1	6—14	80—85
Калина вечнозеленая	4	1	80—100	80—90
Лавровишня лекарственная	4	1	80—100	65—70
Бересклет японский	4	1	80—100	80—85
Лимон	2	1	70—90	78—80
Маслина	6	2	40—60	52—60
Олеандр	4	1	80—100	60—72
Лианы и травянистые многолетники				
Актинидия коломикта	12	1	85—100	100
Виноград культурный	5	10	80—100	60—68
Герань розовая	5	15	80—100	100
Жасмин	2	1	85—90	60—70
Жимолость каприфоль	4	1	90—100	100
Климатисы	8	60	60—95	40—60
Партеноциссус	3	1	85—95	65—70
Розмарин лекарственный	3	1	90—100	70—80
Тэкома (кампис)	4	1	95—100	100
Циссус ромбовидный	2	1	90—100	70—80

Укореняемость зеленых черенков вишни, розы и облепихи в зависимости от замкнутости склеренхимного кольца

Вид, сорт или форма	Замкнутость склеренхимного кольца, %	Укореняемость, %
Вишня садовая		
Владимирская	65	75,0±1,75
Апухтинская	66	72,6±2,00
Любская	68	26,0±3,20
Шубинка	62	85,0±2,15
Роза садовая		
Альба	68	36,3±2,03
Климентина	74	82,0±1,20
Корал-Даун	72	92,0±2,10
Красный мак	65	84,2±2,16
Район д'ор	68	65,7±3,11
Утро Москвы	62	75,0±2,00
Облепиха крушиновидная		
Башкаус	46	98,2±0,70
Витаминная	45	98,8±1,20
Дар Катуня	38	95,5±2,60
Золотой початок	30	99,4±0,40
Масличная	35	98,4±1,60
Мужская форма алтайская	45	85,7±2,30
Мужская форма бурятская	46	71,0±2,90
Новость Алтая	40	97,3±1,86
Щербинка	42	52,3±3,52

терно уже на ранних этапах линейного роста побега заложение в зоне первичной флоэмы активного феллогена. У этих растений все ткани, лежащие снару́жи от первичной флоэмы, в том числе и перидермического происхождения, отмирают к моменту формирования зеленым черенком придаточных корней, не оказывая какого-либо влияния на их рост. Естественно, что у растений «рибес-типа» периваскулярные волокна не оказывают влияния на процессы придаточного корнеобразования.

Более тщательное изучение топографии заложения придаточных корней, проведенное нами на сортах одной и той же породы с почти одинаковым анатомическим строением стебля в зоне корнеобразования, но различающихся по укореняемости черенков, позволяет считать, что склеренхимные волокна практически не влияют на укоренение (табл. 2).

Анатомическое изучение корнеобразования у садовой розы — сборного культивгена, объединяющего возделываемые сорта и декоративные формы розы разного происхождения, а также у вишни и облепихи позволило определить типичные изменения тканей зоны корнеобразования, возникающие в ходе укоренения зеленых черенков. Образованию придаточных корней предшествует интенсивное разрастание корней в зоне корнеобразования, что свойственно не только розам, но и всем двудольным, особенно древесным растениям. При этом у легкоукореняемых пород локальный рост тканей стебля в зоне образования корней завершается быстро, обычно за 5—7 дней, а у трудноукореняемых пород он продолжается до 25—40 дней, в результате чего зона корнеобразования значительно утолщается. Типичное утолщение стебля зеленого черенка происходит благодаря интенсивному образованию тканей между вторичной ксилемой и склеренхимным кольцом вследствие формирования камбием нескольких или многочисленных рядов прироста молодой ксилемы. Образование молодой ксилемы, ограниченное по длине черенка зоной корнеобразования, а также ее облигатное развитие, предшествующее регенерации придаточных корней, позволили назвать вновь образованную вторичную ксилему регенерированной [20]. Анатомически регенерированная ксилема отличается от вторичной ксилемы стебля маточных растений и зеленых черенков. Для нее характерно слабое развитие сосудистых элементов, преимущественное развитие трахеид, значительная паренхиматизация всего ксилемного комплекса за счет увеличения ширины сердцевинных лучей и возрастания их относительного числа путем формирования вторичных сердцевинных лучей. Довольно высокая насыщенность этой ксилемы лучевой паренхимой обязана изменению соотношения веретеновидных и лучевых инициалей камбия в пользу последних, что приводит к эффективному заложению примордиальных меристем придаточных корней (табл. 3).

Во время роста регенерированной ксилемы соответственно увеличивается ее объем и толщина, периваскулярные волокна оттесняются к

Развитие сердцевинных лучей в регенерированной ксилеме зоны корнеобразования зеленых черенков садовых растений в процессе их укоренения

Культура, сорт	Число лучей в поле зрения микроскопа (1,2 мм ²), шт.		Однорядные лучи, высота		Многорядные лучи				Укореняемость, %	Число корней 1-го порядка на черенок, шт.
	однорядные	много-рядные	мкм	число клеток	высота		ширина			
					мкм	число клеток	мкм	число клеток		
Айва Базар-айва	0	11	0	0	825	35	77	6	84±2,8	5
Актинидия коло-микта	0	19	0	0	638	35	35	3	93±0,8	24
Вишня Владимир-ская	25	10	385	18	451	16	55	4	85±1,2	12
Жимолость съедобная	23	11	715	22	231	10	25	2	92±2,0	24
Облепиха Новость Алтая	24	6	308	11	275	10	22	2	87±2,1	8
Роза Климента	18	6	605	11	880	32	165	7	82±1,2	12
Слива Волжская красавица	0	24	0	0	495	33	66	4	90±1,7	7
Смородина Голландская красная	30	16	230	10	670	24	55	3	89±1,1	18
Яблоня Пепин шафранный	12	34	605	38	560	51	30	2	84±2,5	11

периферии, отчего обычная топография волокон несколько нарушается. По мере разрастания блока регенерированной ксилемы в результате деятельности камбия происходит одновременное заложение первичных

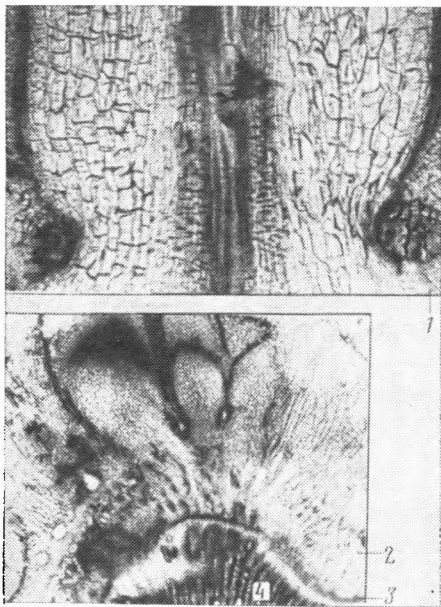


Рис. 6. Микрофотографии поперечных срезов стебля зеленых черенков в стадии формирования придаточных корней. Вверху — клоновый подвой яблони 54-118 (X70), внизу — унаби (X40). 1 — периклическая склеренхима с пробковой обкладкой; 2 — флоэма; 3 — камбий; 4 — ксилема. Обратите внимание на прохождение придаточного корня между склеренхимными тяжами (вверху), их раздвоение и затем на рост сквозь склеренхиму стебля.

меристем придаточных корней лучевыми инициалами этого же камбия. Вслед за образованием у молодых корней апикальной меристемы, формирующей тело корня, придаточные корни растут к поверхности стебля, продвигаясь в тканях периклической зоны и первичной коры. При этом предшествующие нарушения типичной анатомической структуры стебля, вызванные ростом регенерированной ксилемы, обуславливают непосредственный контакт придаточного корня с тяжами периваскулярной склеренхимы у растений «малюс-типа» и «анона-типа». В результате просмотра более 10 тыс. препаратов мы наблюдали взаимодействие придаточного корня с тяжами волокон склеренхимы, которое сводится к механическому преодолению растущим корнем первичных тяжей склеренхимного кольца (рис. 6). Периваскулярные волокна не оказывают прямого влияния на регенерацию придаточных корней, они также не могут непосредственно препятствовать как заложению, так и росту образовавшихся корневых зачатков. Поэтому замкнутость склеренхимного коль-

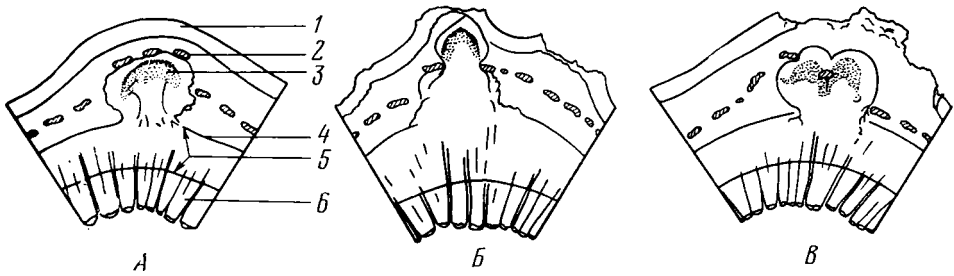


Рис. 7. Эндогенный рост придаточных корней у зеленых черенков древесных садовых растений.

А — придаточный корень отодвигает группу тяжей склеренхимы; *Б* — придаточный корень проходит между тяжами волокон склеренхимного кольца; *В* — придаточный корень раздвигается и прорастает через тяж склеренхимного волокна; 1 — эпидерма и колленхима первичной коры; 2 — склеренхимное кольцо; 3 — придаточный корень; 4 — камбий; 5 — регенерированная ксилема; 6 — ксилема стебля.

ца, его плотность, многослойность тяжей и даже теоретически допустимое механическое блокирование отдельного корня в период эндогенного роста не могут повлиять на развитие корнеобразовательного процесса или изменить его результат. Отсюда понятно, что степень развития в стебле периваскулярных волокон, их строение, структура, возрастное развитие не могут являться диагностическими признаками укореняемости пород с каким бы то ни было типом организации периваскулярной склеренхимы (рис. 7).

Одновременно отметим, что ни участие склеренхимы перициклического происхождения в корнеобразовательном процессе и ни полная непричастность периваскулярных волокон к образованию придаточных корней не являются доказательством индифферентности к регенерации придаточных корней у двудольных таких тканевых комплексов, как перициклическая зона и первичная кора. Поэтому анализ дальнейших перестроек этих комплексов стебля в связи с развитием укорененного черенка во взрослое корнесобственное растение проведен нами на тех же породах, что и изучение периваскулярной склеренхимы. Как было показано в опытах [23], у зеленых черенков плодовых пород вслед за выходом придаточных корней в субстрат у базальной области корня вторичное анатомическое строение. На всем протяжении базальной области камбий придаточного корня непрерывно продолжается в камбий стебля, образуя единые слои клеток этой латеральной меристемы, плавно переходящей из вертикального положения в стебле к горизонтальному положению в корне. Благодаря непрерывности слоев клеток камбия в стебле и корне происходит согласованный вторичный рост этих перпендикулярно расположенных органов (рис. 8). Во время вторичного роста придаточных корней и стебля в зоне корнеобразования их покровная ткань сменяется на пробку, образованную феллогеном. Вначале пробка появляется на корне, но затем ею покрывается и стеблевая

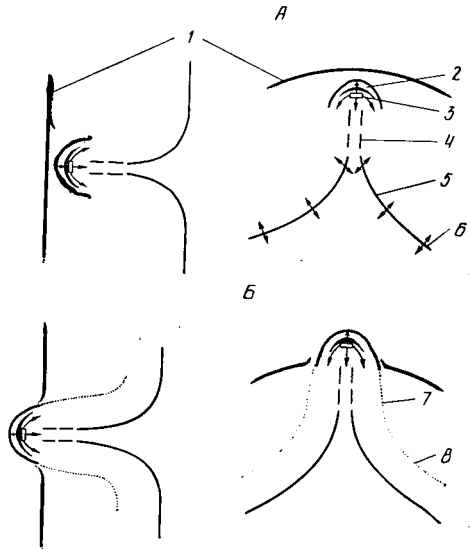


Рис. 8. Схема развития камбия и феллогена в зоне корнеобразования зеленого черенка.

А — во время эндогенного роста придаточного корня, *Б* — при выходе его в субстрат за пределы тканей стебля (слева — на продольном, справа — на поперечном срезах). Стрелками показаны направления деления клеток в апексе и в слое камбия. 1 — внешняя граница стебля; 2 — корневой чехлик; 3 — гистогены апекса корня; 4 — слой инициальных клеток камбия корня; 5 — зона перехода камбия корня в камбий стебля с образованием непрерывного слоя; 6 — камбий стебля; 7 — топография слоя перидермы корня; 8 — место заложения перидермы стебля.

часть зоны корнеобразования. В корне феллоген образуется клетками вторичной коры, а в стебле он формируется как клетками перициклической зоны, так и клетками вторичной флоэмы, что зависит от характера структурных преобразований стебля у легко- и трудноукореняемых растений в ходе регенерации корней. Образуя единый слой в корне и стебле, феллоген стебля не распространяется выше зоны корнеобразования у пород, имеющих периваскулярную склеренхиму. Слой пробки изолирует ткани перициклического происхождения и первичную кору лишь в зоне образования придаточных корней, поэтому выше этой зоны у черенков сохраняется обычная структура стебля, свойственная материнскому растению того же возраста, что и у стебля черенка. Вероятно, у двудольных древесных растений зрелые ткани первичной коры, и особенно периваскулярные волокна перициклической зоны стебля, не оказывают прямого влияния на механизм органогенеза и, в частности, на образование придаточных корней на стеблевой части облиственного побега, метамерными элементами которого являются зеленые черенки [2, 3, 6, 27, 36].

Заключение

Фруктовые и декоративные растения, обладая относительным постоянством укореняемости зеленых черенков внутри клона, одновременно различаются по этому признаку в пределах породы, что позволяет делить садовые растения на группы, легко-, средне и трудноукореняемых. Легкая или трудная укореняемость зеленых черенков является типичным свойством многих фруктовых пород. Поэтому новые элементы технологии или специфическая технология не обеспечивают повышения укореняемости зеленых черенков трудноукореняемых растений до уровня легкоукореняемых [30—32].

Трудную укореняемость зеленых черенков садовых растений часто объясняют наследственными свойствами, особенно у сортов, всесторонне изученных с позиций требований технологии вегетативного размножения. Однако слабая способность к образованию придаточных корней не является универсальным признаком генотипической конституции, поскольку и небольшой процент укоренения зеленых черенков свидетельствует о потенциально возможном массовом укоренении. Трудноукореняемые растения образуют придаточные корни за более длительные календарные сроки, формируют на зеленых черенках крупные наплывы каллюса и значительное число слоев прироста регенерированной ксилемы в зоне корнеобразования. При анализе признаков, указывающих на плохую способность зеленых черенков к укоренению, казалось бы, следует учитывать и степень замкнутости склеренхимного кольца, которое по своему положению в стебле может влиять на рост придаточных корней и этим снижать укореняемость черенков [10, 14, 15, 24, 34, 37, 38].

Проведенный нами анализ строения, структуры и возрастного развития периваскулярной склеренхимы во всей совокупности гистологического разнообразия показал, что ни прямо, ни косвенно склеренхима не препятствует росту придаточных корней. Следовательно, характер развития склеренхимы перицикла в стебле черенкуемых побегов не является диагностическим признаком укореняемости зеленых черенков садовых растений [5]. Заметим также, что в зоне корнеобразования зеленых черенков за счет раннего заложения феллогена отторгаются зона перицикла и первичная кора вслед за образованием придаточных корней, т. е. гораздо раньше, чем это обычно бывает в стебле материнских растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г., Савченко М. И., Деметрадзе Т. Я. О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие. — Тр. БИН АН СССР, 1951, сер. 7, вып. 2, с. 99—111. —

2. Андреева И. С. Способность груши укореняться зелеными черенками. — *Агробиология*, 1959, № 1, с. 146—147. — 3. Вехов Н. К., Ильин М. П. Вегетативное размножение древесных растений летними черенками. Л.: ВИР, 1934. — 4. Галкин В. И. Определение окорняемости яблони по количеству твердого луба в коре побегов. — *С.-х. биология*, 1968, т. 3, № 6, с. 896—899. — 5. Галкин В. И. Морфологические признаки побегов и окорняемость яблони. — *Докл. ВАСХНИЛ*, 1969, № 2, с. 17—20. — 6. Гроздов Б. В. Размножение летними черенками некоторых ценных кустарниковых пород. — *Сов. ботаника*, 1940, № 1, с. 12—15. — 7. Деметрадзе Т. Я. К выяснению причин трудного укоренения черенков некоторых ценных субтропических культур. — *Тр. БИН АН СССР*, 1953, сер. 7, вып. 3, с. 228—233. — 8. Деметрадзе Т. Я. Образование корней у некоторых субтропических культур при вегетативном размножении. — Автореф. канд. дис. Тбилиси, 1954. — 9. Иванова З. Я. Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев: Наукова думка, 1982. — 10. Жолобова З. П. Определение готовности побегов декоративных кустарников для зеленого черенкования по некоторым анатомо-физиологическим признакам. — В сб.: *Садоводство Сибири и северных областей Казахстана*. Барнаул, 1968, с. 335—339. — 11. Комиссаров Д. А. Биологические основы размножения древесных растений черенками. М.: Лесн. пром-сть, 1964. — 12. Лотова Л. И. Анатомические исследования процессов корнеобразования при вегетативном размножении карликовых подвоев яблони. — *Докл. АН СССР*, 1957, т. 113, № 6, с. 1369—1372. — 13. Магнитт М. Основы технической анатомии лубяных культур. М.: Сельхозгиз, 1948. — 14. Маслова В. А. К методике диагностики придаточного корнеобразования у зеленых черенков яблони. — В сб.: *Новое в размножении садовых растений*. М.: ТСХА, 1969, с. 265—267. — 15. Маслова В. И. Размножение яблони зелеными черенками в условиях искусственного тумана. — Автореф. канд. дис. М., 1974. — 16. Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М.: Сов. наука, 1954. — 17. Орлов П. Н. Корнеобразовательный процесс у легко- и трудноукореняемых роз при размножении их зелеными черенками. — *Изв. ТСХА*, 1977, вып. 2, с. 142—152. — 18. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 19. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. Изд-во АН СССР, 1963. — 20. Фаустов В. В., Коваленко А. Г. Ускоренное размножение жимолости съедобной зелеными черенками. — В сб.: *Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур*. М.: ТСХА, 1984, с. 80—88. — 21. Фаустов В. В., Поснова И. М. Структурные изменения придаточных корней, происходящие при регенерации климатиса зелеными черенками. — *Докл. ТСХА*, 1979, вып. 251, с. 74—80. — 22. Фаустов В. В., Поснова И. М., Тарасенко М. Т. Вегетативное корнесобственное размножение груши. — *Изв. ТСХА*, 1981, вып. 5, с. 78—89. — 23. Фаустов В. В., Сизенко Ю. М., Агафонова С. Н., Кублицкая Н. В. Ускоренное размножение актинидии коломикта зелеными черенками. — *Докл. ТСХА*, 1979, вып. 251, с. 81—87. — 24. Фишер М. Регенерация корней при размножении черенками. — В кн.: *Физиология древесных растений*. М.: Колос, 1983, с. 323—325. — 25. Эзау К. *Анатомия семенных растений*. М.: Мир, 1980. — 26. Эзау К. *Анатомия растений*. М.: Мир, 1969. — 27. Яценко-Хмельевский А. А. *Краткий курс анатомии растений*. М.: Высш. школа, 1963. — 28. Веакбане А. В. — *Nature*, 1961, vol. 192, p. 954—955. — 29. Clampi C., Gellini R. — *Nuovo giorn. Botan. Ital.*, 1958, vol. 65, p. 417—424. — 30. Clampi C., Gellini R. — *Nuovo giorn. Botan. Ital.*, 1963, vol. 70, p. 63—74. — 31. Goodin J. R. — *Nature*, 1965, vol. 208, p. 504—505. — 32. Kemp. E. E. — *J. Roy. Hort. Soc.*, 1948, vol. 73, N 9, p. 97—117. — 33. Mahlstede J. P., Haber E. S. *Plant propagation*. N.-Y.: John Willey a. Lons, 1957. — 34. Mahlstede J. P., Watson D. P. — *Bot. Gaz.*, 1952, vol. 113, N 3, p. 279—285. — 35. Priestley J. H., Swingle C. F. — *Un. Sta. Dept. of Agric. Wash., D. C. Techn. Bull.* 1929, N 151, p. 1—98. — 36. Sachs R. M., Loreti F., Debie J. — *Calif. Agr.*, 1964, vol. 18, N 9, p. 4—5. — 37. Sato S. — *Jap. Forest. J.*, 1955, vol. 37, p. 314—316. — 38. Stoutmeyer V. T. — *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1943, vol. 42, p. 365—368. — 39. Swingle C. F. — *Bot. Rev.*, 1940, vol. 6, N 7, p. 301—355. — 40. Van Tiegheme P., Douliot H. — *Ann des Sci. Nat. Bot.*, 1886, Ser. 7, N 3, p. 275—322.

Статья поступила 20 февраля 1985 г.

SUMMARY

The article contains data on anatomic structure of pericyclic zone of the stem of annual shoots of orchard plants. Character of development of mechanical elements of this zone is shown. Race groups with similar structure of mechanical tissues in pericyclic zone are suggested to be named after model plant: "actinidia type", "malus type", "custard-apple type", and races without pericyclic fibre — "ribes type".

Perivascular sclerenchyma is shown to have no direct influence on root-forming process and adventitious root growth in green shoots. Thus, the development of perivascular fiber with age cannot serve as diagnostic characteristics of green shoot rooting in orchard plants.