

УДК 635.948:581.43

## НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ОБРАБОТКЕ РЕГУЛЯТОРАМИ РОСТА

В. В. ФАУСТОВ, П. Н. ОРЛОВ  
(Кафедра плодводства)

Технология вегетативного корнесобственного размножения садовых культур методом зеленого черенкования за последние годы получила достаточно широкое распространение [20, 21]. Однако и до настоящего времени отдельные элементы этой технологии требуют конкретизации и уточнения. Например, основным условием успешного укоренения зеленых черенков многолетних древесных и кустарниковых пород является, по мнению многих авторов, выбор оптимальных сроков черенкования [20, 21, 24]. Эти сроки определяются интенсивностью роста годичных побегов в длину, причем в зависимости от биологических особенностей породы для листопадных культур они совпадают во времени с активным ростом стебля (вишня, слива, актинидия, жимолость съедобная, клоновые подвои яблони и вишни и др.) или смещаются на конец этого периода (яблоня и груша). Прямая корреляционная зависимость между сроками черенкования, укореняемостью и последующим развитием зеленых черенков наблюдается в определенные фазы роста и развития побегов [21, 24]. Она зависит от степени одревеснения или анатомо-гистологического строения стебля [21, 24], интенсивности обменных процессов [24], наличия или отсутствия чечевичек, нативных ингибиторов, применения стимуляторов роста [8, 13] и других факторов. Однако, по нашему мнению, эти внешние морфологические или внутренние физиолого-биохимические особенности метаболизма лишь косвенно свидетельствуют о возможностях направленного развития придаточных структур и соответственно являются односторонними, при казуальном понимании не отражающими в полной мере единого механизма взаимодействия процессов роста и дифференциации, наблюдаемых в ходе репродуктивной регенерации, в частности при укоренении зеленых черенков древесных листопадных культур. Мы полагаем вероятным, что в основе вышеотмеченных признаков «готовности» годичных побегов к формированию придаточных корней лежат факторы, в совокупности индуцирующие и детерминирующие ту или иную направленность дифференциации и затем органогенеза определенных адвентивных структур (придаточных почек или корней). Необходимо отметить, что попытки идентификации этих факторов проводились (ранние работы Вента по калинам) и проводятся по настоящее время с применением современных методов химического анализа и молекулярно-генетической интерпретации полученных экспериментальных данных [8, 13, 14].

Мы считаем, что основой успешного укоренения зеленых и одревесневших черенков листопадных плодовых пород, с одной стороны, является генетическая, наследственно обусловленная способность к адвентивному ризогенезу и с другой — повышенная активность функционирующих образовательных тканей, в результате митотической деятельности которых формируются придаточные структуры. Эти два фактора органогенеза большинством исследователей понимаются как само собой разумеющиеся, однако до настоящего времени отсутствуют эксперимен-

тальные данные, доказывающие прямое влияние деятельных меристем на процессы адвентивного корнеобразования у зеленых черенков.

В настоящем сообщении предпринята попытка теоретического обобщения полученных нами результатов исследований, выполненных в 1960—1984 гг., основной задачей которых было выявить особенности механизма и затем развития придаточных корней у зеленых черенков листопадных древесных и кустарниковых садовых растений при обработке синтетическими ауксиновыми регуляторами роста.

### Методика

Опыты по размножению садовых культур зелеными черенками в условиях искусственного тумана проводили на плодовой опытной станции Тимирязевской академии. Черенкование и высадку зеленых черенков на укоренение вели в оптимальные сроки по методике, принятой в ТСХА [21]. Стебли черенков фиксировали в смеси этилового спирта с глицерином (периодичность 5 дней) в течение всего периода укоренения и в конце вегетации, перед закладкой укорененных растений на хранение. Анатомические срезы стебля производили на ручном микротоме, при этом поперечные срезы делали на трех уровнях оси зоны корнеобразования. На части продольных срезов удаляли опасной бритвой все элементы стебля, лежащие снаруж и древесины, а также сердцевинную паренхиму и перимедулярную зону. Эту работу выполняли под бинокуляром, предварительно окрасив древесину. Полученные кусочки древесины мацерировали бертолетовой солью с азотной кислотой. Промеры срезов, мацерированных клеток и статистическую обработку полученных данных про-

водили общепринятыми методами. Мацерированный материал (один слой клеток) просматривали в глицерине с помощью микроскопа МБИ-3 с апохроматными объективами. ИЭТ определяли в период укоренения черенков с помощью пары красителей по Пишингеру. Для этого свежие поперечные срезы стебля фиксировали этанолом, затем их окрашивали раздельно кильм и основным фуксином. Красители концентрацией 0,05 % готовили на фосфатно-цитратном буфере Мак-Ильвейна концентрацией 1/15 моля (рН 1,8—5,6, интервалы 0,2 ед. рН). Срезы подвергали обработке рибонуклеазой в термостате при 35—37° в течение 12 ч. Препарат фермента готовили из слюны (протеазы инактивировали нагреванием при 80—85° в течение 1 ч). Базофилию клеток камбиальной зоны определяли по крайнему пределу адсорбции основного фуксина в кислой зоне рН, оксифилию — соответственно по крайнему пределу адсорбции кислого фуксина в щелочной от ИЭТ зоне рН. Перекрест кривых адсорбции принимался нами за ИЭТ ткани.

### Результаты исследований

Зоной корнеобразования зеленого черенка является его стеблевая часть, заглубленная в субстрат. При посадке черенков на укоренение полярная ориентация материнского побега сохраняется, поэтому их нижняя часть является базальной независимо от того, из какой зоны побега были взяты черенки.

Для условий Нечерноземной зоны оптимальными календарными сроками черенкования для большинства плодовых культур является I—II декады июня. В этот период ростовые побеги находятся в фазе интенсивного роста в длину или в фазе его затухания, стебли имеют в основном вторичное анатомическое строение, а камбий активно функционирует. Естественно, что при черенковании стеблевая часть зеленых черенков также имеет вторичное строение, с деятельной боковой меристемой. При высадке черенков на укоренение активность камбия сохраняется, о чем свидетельствует утолщение базальной зоны стебля, особенно в зоне корнеобразования. Это утолщение происходит преимущественно путем формирования камбием молодых элементов регенерированной ксилемы [16—18]. Нарастание ксилемы интенсивно происходит в первые 5—10 дней после высадки черенков на укоренение в нижней части стебля, особенно в вариантах с обработкой ИМК (табл. 1).

Следует отметить, что в процессе укоренения черенков наблюдается смещение ИЭТ камбиальной зоны в сторону меньших значений рН, причем обработка срезов рибонуклеазой вызывает повышение значения ИЭТ на 0,5—0,7 ед. рН вследствие разрушения РНК. Одновременно идет изменение значений рН базофилии и оксифилии в этой зоне, вызванные накоплением свободной или лабильно связанной с белком РНК, легко атакующей РНК-азой, причем широкие значения рН окрашиваемых зон (рН оксифилии — рН базофилии) свидетельствуют о высо-

Таблица 1

Ксилемная дифференциация производных веретенovidных инициалей камбия верхней (числитель) и нижней (знаменатель) зон стебля черенков плодовых культур (ИМК 25 мг/л — 16 ч)

Дни укоренения	Вариант	Ширина ксилемы			Прирост ксилемы	
		мкм	число слоев	%	мкм	число слоев
Актинидия коломикта						
0		125±4,8	10	100		
		175±9,5	14	100		
5	ИМК	200±10,5	15	150	75	5
		350±9,5	26	185	175	12
	Вода	175±8,0	14	140	50	4
		250±14,5	20	143	75	6
10	ИМК	250±4,8	19	190	50	4
		360±9,5	27	193	10	1
	Вода	200±6,3	16	160	25	2
		300±9,5	24	171	50	4
15	ИМК	275±11,3	21	210	25	2
		425±9,3	32	221	65	5
	Вода	200±6,0	16	160	0	0
		300±8,0	24	171	0	0
20	ИМК	275±6,5	21	210	0	0
		500±9,3	37	264	75	5
	Вода	240±5,7	19	190	40	3
		375±9,5	30	214	75	6
25	ИМК	350±16,0	26	260	75	5
		675±14,0	50	357	175	13
	Вода	275±12,0	22	220	35	3
		425±14,5	34	243	50	4
60	ИМК	475±15,0	39	390	175	13
		850±28,8	63	450	175	13
	Вода	300±7,0	24	240	25	2
		500±11,3	40	285	75	6
Слива Волжская красавица						
0		150±4,8	8	100		
		200±6,3	11	100		
	ИМК	200±4,0	12	150	50	4
		300±7,0	19	713	100	8
	Вода	175±5,5	10	125	25	2
		200±4,0	11	100	0	0
10	ИМК	225±8,5	14	175	25	2
		350±9,5	23	209	50	4
	Вода	175±8,0	10	125	0	0
		250±9,0	15	136	50	4
15	ИМК	250±10,0	16	200	25	2
		400±12,0	27	245	50	4
	Вода	175±11,3	10	125	0	0
		250±11,3	15	136	0	0
20	ИМК	300±9,5	20	250	50	4
		425±16,0	29	263	25	2
	Вода	200±4,8	12	150	25	2
		275±9,5	17	154	25	2
25	ИМК	400±8,0	28	350	100	8
		450±16,0	31	282	25	2
	Вода	225±9,5	14	175	25	2
		350±14,0	23	209	75	6

Дни укоренения	Вариант	Ширина ксилемы			Прирост ксилемы	
		мкм	число слоев	%	мкм	число слоев
60	ИМК	$450 \pm 12,0$	32	400	50	4
		$625 \pm 24,0$	45	409	175	14
	Вода	$250 \pm 10,0$	16	200	25	2
		$425 \pm 14,5$	29	263	75	6
Вишня Владимирская						
0	ИМК	$100 \pm 4,0$	9	100		
		$125 \pm 4,8$	11	100		
5	ИМК	$125 \pm 2,8$	11	122	25	2
		$250 \pm 7,0$	22	200	125	11
	Вода	$125 \pm 4,0$	11	122	25	2
		$125 \pm 7,0$	13	118	25	2
10	ИМК	$175 \pm 9,3$	16	178	50	5
		$350 \pm 12,5$	31	287	100	9
	Вода	$125 \pm 5,5$	11	122	0	0
		$200 \pm 6,8$	16	145	50	3
15	ИМК	$225 \pm 12,0$	21	277	20	5
		$375 \pm 21,0$	33	300	25	2
	Вода	$200 \pm 9,5$	16	178	75	5
		$250 \pm 11,0$	19	173	50	3
20	ИМК	$250 \pm 16,0$	23	254	25	2
		$450 \pm 10,0$	40	363	75	7
	Вода	$225 \pm 9,5$	18	200	25	2
		$275 \pm 10,5$	21	191	25	2
25	ИМК	$290 \pm 8,0$	27	300	40	4
		$625 \pm 24,3$	56	509	175	16
	Вода	$250 \pm 10,5$	20	222	25	2
		$400 \pm 17,5$	29	264	125	8
60	ИМК	$375 \pm 14,0$	35	389	85	8
		$925 \pm 20,3$	83	755	300	27
	Вода	$475 \pm 12,0$	35	389	225	15
		$575 \pm 21,0$	41	373	175	12

ком содержании в камбиальной зоне метаболически активных рибонуклеиновых кислот и в целом о синтетической направленности обменных процессов в этой части стебля черенков, особенно в вариантах с их обработкой ИМК (рис. 1).

Синтетическая направленность метаболизма и активное функционирование камбия обуславливают нарастание молодой ксилемы до конца вегетации. Анатомически молодая регенерированная ксилема отличается от вторичной ксилемы стебля маточных растений и зеленых черенков. Для нее характерно слабое развитие сосудов, преимущественное формирование трахеид и волокон либриформа. В молодой древесине с изменением направленности дифференциации веретенновидных инициалей камбия отмечаются значительная паренхиматизация ксилемы и одновременное расширение сердцевинных лучей и уменьшение их высоты, причем относительное число последних увеличивается. Иными словами, меристематическая активность инициальных клеток камбия приводит к структурным изменениям древесины в зоне корнеобразования и в конечном счете — к дифференциации придаточных корней.

Таким образом, работа камбия определяет адвентивный ризогенез у зеленых черенков древесных культур. Однако до настоящего времени многие аспекты функционирования этой меристемы остаются неясными. Так, до сих пор в литературе приводятся противоречивые сведения о

количестве инициальных рядов камбия в период работы [1, 2, 6, 12, 32], мало исследованы особенности дифференциации его киселемных производных. Это обусловлено тем, что из системы тканей стебля методически трудно вычленили отдельные инициали данной меристемы, в связи с чем о работе камбия обычно судят по дифференцированным производным [30].

При анатомических исследованиях поперечных срезов стебля, выполненных в период функционирования образовательной меристемы, выявлена четкая локализованная, из 4—8 слоев, зона молодых митотически делящихся клеток, в совокупности составляющих камбиальную зону, что является серьезным аргументом против однослойного размещения этой вторичной меристемы (рис. 2).

В связи с изложенным представляется вероятным, что камбий может быть одно- или многослойным, причем его дочерние производные (дочерние клетки камбия и материнские клетки ксилемы) могут делиться или сразу дифференцироваться в постоянные ткани. Иначе говоря, возможны 4 варианта работы инициалей камбия. И все же действительный механизм его функционирования остается неясным (рис. 3). Как известно, для веретеновидных инициалей, продуцирующих внутрь стебля трахеальные элементы (трахеиды и членики сосудов), волокна либриформа и осевую паренхиму, характерны преимущественно периклиальные (продольно тангентальные) деления клеток [12, 30]. Такой тип деления удлиненных камбиальных клеток не подчиняется правилу Гофмейстера, определяющему положение новых клеточных стенок, однако является убедительным подтверждением положения Сакса о закономерностях митотического воспроизведения применительно к веретеновидным инициалам [19].

При многослойном камбии (рис. 3, А, Б) деление инициалей и их последующая дифференциация должны привести, после определенного количества митотических циклов, к поликамбиальности, чего не наблюдается в стеблях древесных растений (исключение составляют саксаул, представители семейства маревых и др.). Отсюда можно сделать вывод, что камбий является однослойной образовательной тканью, однако и при таком условии действительный механизм его работы все же остается неясным. Так, только при периклиальном делении веретеновидных инициалей и отсутствии деления дочерних клеток и материнских клеток ксилемы (рис. 3, В) нереальным является дифференциация, например, тяжелой паренхимы. У изученных нами объектов она, как правило, скудная, апотрахельная, топографически не приурочена к сосудам вторичной ксилемы, ее отдельные клетки в 5—10 раз меньше веретеновидных клеток камбия, производными которых является осевая паренхима. Тяжелая паренхима локализована вдоль оси высотой 8—10 (до 14—16) клеток, а составляющие такой тяжелой клетки по форме почти изодиаметричны или их длина в 1,5—2 раза превышает ширину. В этом случае

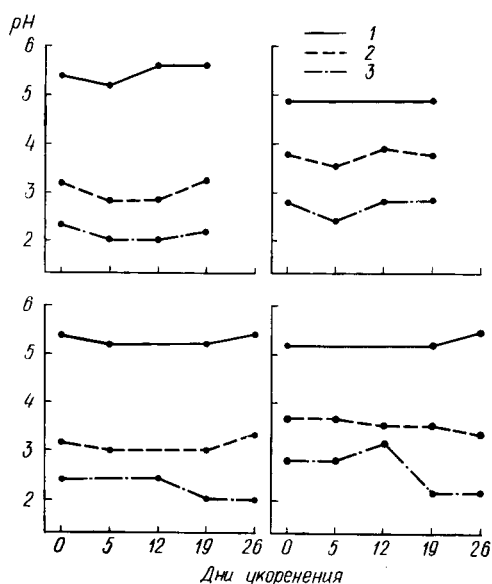


Рис. 1. ИЭТ и адсорбция красителей клетками прикамбиальной зоны нижней части стебля ювенильных зеленых черенков вишни Шубинки.

Вверху — черенки обработаны ИМК, 25 мг/л, 14 ч, внизу — водой; справа — поперечные срезы стебля обработаны рибонуклеазой, слева — без обработки. Следует обратить внимание на смещение значений pH ИЭТ и кривых адсорбции красителей (1 — оксифилия, 2 — ИЭТ, 3 — базофилия) в процессе укоренения под влиянием обработки срезов РНК-азой, более выраженное у черенков, обработанных ИМК.

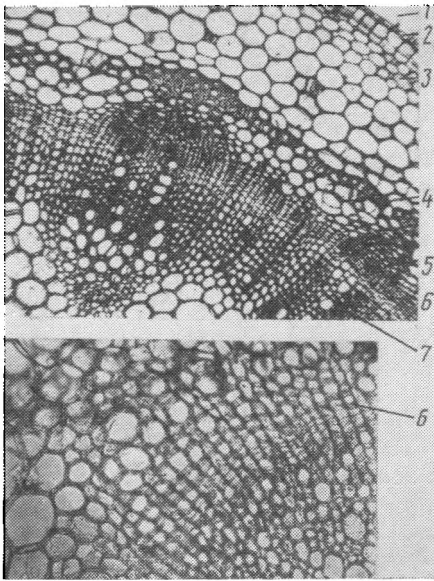


Рис. 2. Микрофотографии поперечных срезов стебля пеларгонии розовой в период камбиальной активности (вверху  $\times 40$ , внизу  $\times 70$ ).

1 — эпидермис с многоклеточными эпидермальными трихомами; 2 — перидерма с функционирующим феллогеном субэпидермального происхождения; 3 — паренхима первичной коры; 4 — склеренхима периклического происхождения; 5 — флоэма; 6 — камбиальная зона; 7 — ксилема. Следует обратить внимание на многослойность камбиальной зоны и невозможность выделения единственного слоя инициальных клеток камбия при его активной работе.

следует полагать, что инициали камбия и его производные делятся не только периклиально (рис. 3, Г), но и антиклиально (наклонно радиально), в частности при дифференциации осевой паренхимы в соответствии с правилами клеточного деления Гофмейстера и Сакса. Действительно, при формировании паренхимного тяжа высотой 8—16 клеток материнские клетки ксилемы должны делиться поперечно не менее 3—4 раз (3—4 МЦ) при условии, что веретеновидные инициали и дочерние клетки камбия соответственно ранее разделились в тангентальном направлении. В случае только периклиальных делений при их числе 5—6 МЦ камбиальная зона на поперечных срезах стебля была бы соответственно равна 32—64 слоям недифференцированной ксилемы, что противоречит экспериментальным данным (рис. 4). Кроме того, мало вероятным является уменьшение в 5—10 раз в длину паренхимных клеток, непосредственно формирующихся из инициальных или дочерних клеток камбия.

Как известно, между длиной веретеновидных инициалей камбия и длиной членков сосудов существует прямая корреляционная зависимость [6, 12, 30]. Это связано с тем, что в процессе роста и на начальных этапах дифференциации трахеиды и склеренхимные волокна в отличие от членков сосудов растут интрузивно. Для последних характерен в основном рост в ширину, а не в длину [30], причем высоту чле-

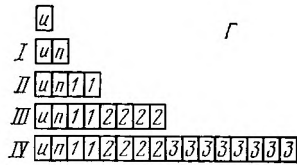
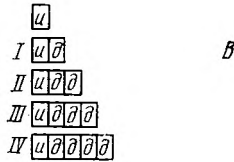
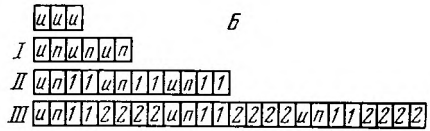
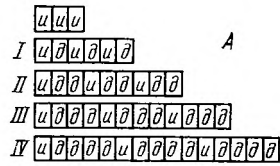


Рис. 3. Схема возможных вариантов работы веретеновидных инициалей камбия на примере вторичной ксилемы древесных плодовых растений при его многослойном (А, В) и однослойном (В, Г) расположении и при периклиальных делениях его производных (Б, Г) или при отсутствии такого деления (А, В).

и — веретеновидная инициаль камбия; л — дочерняя клетка камбия;  $\partial$  — дифференцирующие производные веретеновидных инициалей. Арабскими цифрами обозначены пролиферирующие материнские клетки ксилемы, римскими — номера последовательных делений веретеновидных инициалей камбия стебля.

ника сосуда можно принять за длину веретеновидной инициали камбия. При такой интерпретации отношение длин члеников сосудов к клеткам осевой паренхимы (даже без учета их роста в фазах растяжения и дифференциации) косвенно свидетельствует о возможном числе митотических циклов, проходящих при делении материнских клеток ксилемы (табл. 2).

Таким образом, в процессе ряда митотических делений (пМЦ) веретеновидных инициал камбия, его дочерних производных и материнских клеток ксилемы формируется камбиальная зона, состоящая из гетерогенной популяции делящихся клеток (рис. 5, 1—4). Данные клетки различаются между собой по происхождению и возрасту. Кроме того, они имеют неодинаковые линейные размеры, что, в свою очередь, обусловлено разными плоскостями деления материнских клеток ксилемы. В последующем эти клетки прекращают деление и дифференцируются в соответствующие стогого определенные ксилемные элементы: трахеиды, членики сосудов, волокна либриформа и осевую паренхиму (рис. 5, 5—8). Такая строгая предопределенность анатомической дифференциации ксилемных элементов позволяет считать материнские клетки ксилемы стабильно детерминированными в своем последующем развитии в отличие от лабильно детерминированных дочерних клеток камбия и, вероятно, инициалей этой меристемы. Иными словами, популяция веретеновидных камбиальных клеток и их меристематических производных представляет собой совокупность в разной степени детерминированных образовательных клеток, или, применительно к гистогенезу ксилемы, определенному плану развития тканевых структур предшествуют митотические клеточные деления (пМЦ), которые, по Э. Синноту ([19], с. 233) «...представляются здесь доминирующим фактором, определяющим форму».

Любопытно отметить, что обработка зеленых черенков ауксиновыми регуляторами роста (ИМК) или наложение на стебли материнских побегов пасты ИУК (опыты с клоновыми подвоями яблони) вызывает уменьшение линейных размеров трахеальных элементов и волокон либ-

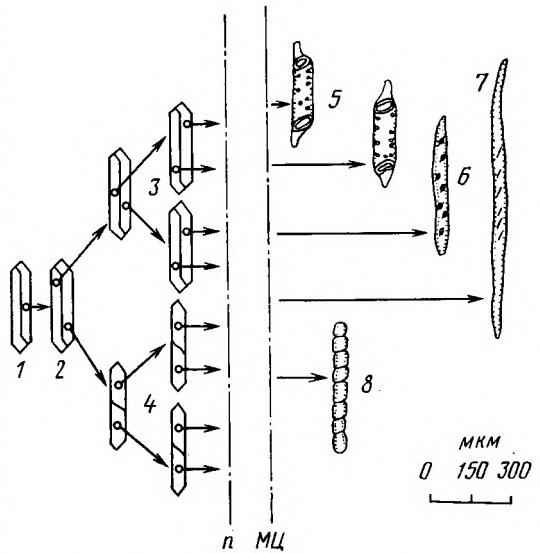


Рис. 4. Схема деления инициальной клетки камбия (1), его производных (2—4) и их дифференциации в элементы вторичной ксилемы (5—8) в стеблях плодовых растений.

Стрелками обозначены возможные направленности деления и дифференциации меристематических клеток: 1 — периклинально разделившаяся веретеновидная инициаль камбия; 2 — дочерние клетки камбия; 3, 4 — материнские клетки ксилемы; 5 — членики сосудов; 6 — трахеиды; 7 — волокно либриформа; 8 — тяж осевой паренхимы; п.МЦ — число митотических делений производных камбия.

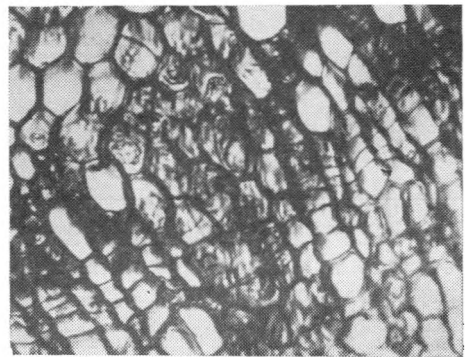


Рис. 5. Микроструктура поперечного среза базальной части стебля зеленого черенка в зоне камбия в период его активного функционирования (×200). Следует обратить внимание на многослойность камбиальной зоны, наличие периклинальных и радиальных делений, а также на невыраженность одного слоя камбия.

Длина (мкм, числитель) и ширина клеток (мкм, знаменатель) элементов вторичной ксилемы в однолетних стеблях плодовых растений

Порода, сорт, подвой	Членики сосудов	Трахеиды	Волокна	Осевая паренхима	Соотношение размеров члеников сосудов и осевой паренхимы
Актинидия коломикта	470—520	550—650	800—900	60—75	8
	30—40	12—17	10—12	9—11	3,5
Айва Базар-айва	390—450	430—520	630—660	40—45	10
	30—40	12—15	10—12	20—25	1,5
Вишня Владимирская	450—500	530—560	620—700	80—100	5
	32—40	10—14	10—12	8—9	4
Жимолость съедобная	370—440	410—450	500—600	45—60	8
	27—34	18—20	10—12	13—15	2
Облепиха Новость Алтая	210—250	320—380	450—500	45—60	4
	25—30	14—18	15—17	11—14	2
Роза Интерфлора	450—480	350—400	600—650	40—50	10
	30—40	15—18	10—12	12—18	2,5
Слива Волжская	470—510	1100—1200	1500—1700	65—70	8
	25—29	20—24	14—16	10—11	2,5
Смородина красная Голландская	480—520	450—470	550—600	55—60	8
	24—30	15—17	11—14	10—11	2,4
Смородина черная Память Мичурина	560—640	700—760	500—540	65—75	9
	30—40	20—24	14—16	10—11	3
Персик Золотой юбилей	460—500	400—420	1050—1150	70—75	7
	32—40	14—16	10—12	10—12	3
Подвой вишни П 7	250—270	320—370	560—630	75—95	3
	45—55	13—15	10—11	15—20	3
Подвой яблони:					
Б 9	350—390	480—520	950—1100	40—50	8
	35—40	16—20	10—11	15—20	2
54-118	280—340	340—370	520—600	40—50	7
	30—40	13—16	12—14	14—18	2
Алнарп 2	400—500	530—580	600—680	45—55	8
	35—45	16—19	11—12	15—20	2
ММ 106	400—450	550—600	700—800	80—90	5
	70—80	20—28	15—17	20—30	3
М 9	250—300	400—450	480—550	45—50	5,5
	30—35	15—20	12—15	20—25	1,5
54-146	240—300	350—450	350—420	60—70	4,0
	25—40	22—27	15—20	20—25	2,0
Яблоня Шаропай	250—300	350—400	600—650	60—70	4
	40—50	15—20	11—15	20—25	2

риформа в регенерированной ксилеме (табл. 3). В этом случае ауксины, вероятно, непосредственно влияют на инициали камбия и его меристематические производные и вызывают изменение направленности его работы, приводящее в конечном счете к заложению корневых меристем и затем к формированию придаточных корней (рис. 6). В этих случаях экзогенные ауксины можно считать индуцирующим фактором, рецептором которых являются образовательные ткани стебля, применительно к зеленым черенкам — камбий.

Выше было сказано, что наиболее активно камбий функционирует в зоне корнеобразования, особенно в вариантах с обработкой черенков ИМК. Однако временной ход индуцирующего воздействия этого регулятора роста на адвентивный ризогенез у древесных растений неизвестен. Ранее Р. Х. Турецкая и В. И. Кефели [13] наблюдали уменьшение



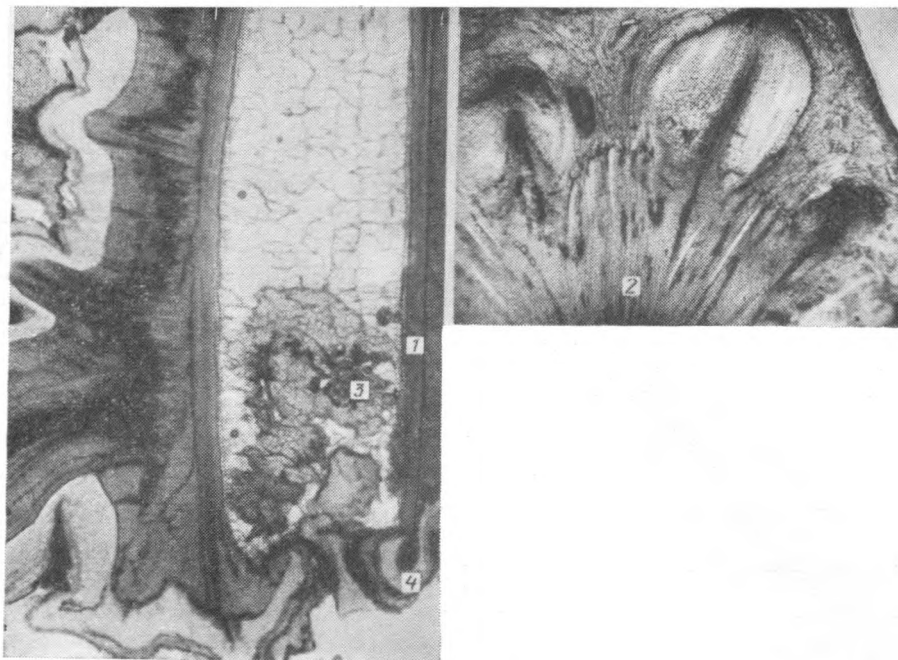


Рис. 6. Микроструктура корнеобразования у зеленых черенков розы сорта Интерфлора в период заложения и роста придаточных корней.

Слева — продольный, справа — поперечный срезы (×20); 1 — ксилема стебля черенка перед его посадкой на укоренение; 2 — дифференцировавшаяся ксилема в процессе укоренения; 3 — сердцевинная паренхима; 4 — каллюс с перидермой.

Таблица 3

Длина (мкм) ксилемных производных веретеновидных инициалей камбия стебля у зеленых черенков плодовых растений в процессе укоренения при обработке ИМК 25 мг/л, 16 ч (числитель) и в контроле (вода, знаменатель)

Порода, сорт	Членики сосудов	Трахеиды	Волокна	Клетки осевой паренхимы
Актинидия коломикта	207±10	220±14	487±29	61±5
	324±22	286±34	500±25	66±2
Вишня Владимирская	175±18	187±12	285±13	66±4
	275±20	205±15	407±16	60±6
Жимолость съедобная	232±13	176±11	462±35	58±3
	323±16	208±17	686±32	66±4
Облепиха Новость Алтая	126±8	180±9	370±19	56±4
	143±11	200±17	400±27	57±3
Слива Волжская красавица	156±2	237±14	443±16	57±3
	264±13	323±12	475±9	88±5
Смородина Голландская красная	232±14	235±17	484±21	104±7
	382±4	440±14	517±19	88±2
Смородина черная Память Мичурина	236±10	235±12	511±16	105±7
	340±8	363±9	467±13	80±3
Персик Золотой юбилей	154±7	242±7	480±12	59±2
	237±9	374±11	575±15	68±3
Подвой вишни П 7	165±14	143±6	627±17	75±6
	228±8	308±16	520±22	78±5
Подвой яблони:				
Б 9	172±10	241±9	441±15	30±3
	370±16	493±8	1000±25	44±6
54-118	258±8	351±15	475±12	50±4
	348±12	464±17	606±17	37±2

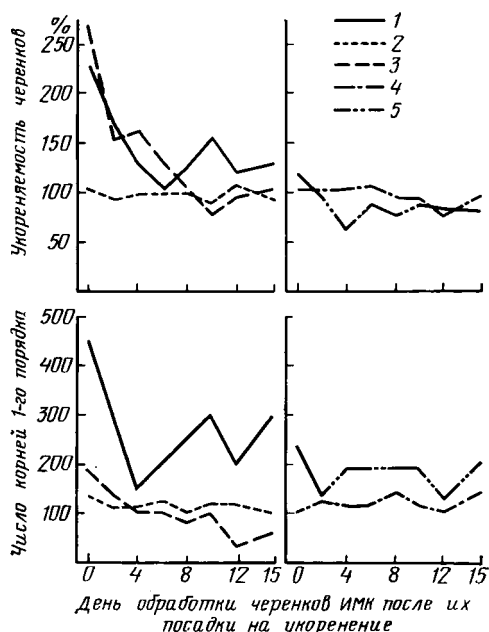


Рис. 7. Влияние обработки ИМК (10 мг/мл, 3 с) зеленых черенков в период корнеобразования на укореняемость и число придаточных корней (% к контролю).

1 — слива Ренклод зеленый, 2 — роза Кордес зондермельдунг; 3 — вишня Владимирская; 4 — роза Супер Стар; 5 — вишня Дагестанская местная.

Так, обработка черенков розы сортов Супер Стар и Кордес зондермельдунг спиртовым раствором ИМК по схеме, приведенной в табл. 4, не оказала положительного влияния на укореняемость и число придаточных корней. В то же время у черенков сливы и вишни в отличие от розы под влиянием ИМК повысились укореняемость и число корней. Необходимо подчеркнуть, что наиболее эффективно ризогенное действие ИМК проявляется при обработке черенков в первые дни укоренения (0—2-е сутки), а в дальнейшем, начиная с 4—8-х суток, этот регулятор достоверно не влияет на укореняемость черенков (все изученные объекты) или тормозит процессы корнеобразования (за исключением зеленых черенков розы Кордес зондермельдунг, рис. 7). Результаты этих опытов позволяют считать, что индуктивное влияние синтетических ауксинов на адвентивный ризогенез у черенков вишни и сливы проявляется в первые дни укоренения и вызывает, как показано нами ранее [16—18], изменение направленности работы камбия и в целом формирование придаточных корней в зоне лучевых инициалей, хотя эта закономерность не всегда появляется у легкоукореняемых культур. В последнем случае, вероятно, активно функционирующий камбий и наличие широких сердцевинных лучей предопределяют направленность дифференциации корневой меристемы в стеблях материнских побегов.

Об определяющей роли активности камбия в процессах адвентивного ризогенеза свидетельствуют также результаты опытов, в которых митотическое деление в зеленых черенках блокировалось хлорамфениколом и триафлавином. Специфическое действие этих ингибиторов заключается в том, что они подавляют деление путем блокады синтеза белка на 70 S-рибосомах (хлорамфеникол) и репликации нуклеиновых кислот в S-периоде (триафлавин, производное акридина) [3, 11]. В наших исследованиях предварительная обработка зеленых черенков этими препаратами в течение 16—18 ч перед посадкой на укоренение в последующем достоверно снижала укореняемость как в контрольных вариантах (обработка водой), так и в вариантах с обработкой черенков

числа придаточных корней при обработке черенков фасоли ИУК в период корнеобразования (на 2—5-е сутки после их высадки на укоренение). Они сделали вывод о временной периодичности процессов корнеобразования, которая, по их мнению, обусловлена активацией клеточных делений в зоне перикамбия и затем камбия стебля (2-й этап ризогенеза), наблюдаемой на 3—4-е сутки укоренения черенков. Однако такое этапное прохождение процессов корнеобразования не свойственно черенкам древесных пород (период ризогенеза у которых растянут во времени), укореняемых в фазе активного функционирования камбия. Проведенные нами совместно с В. И. Бабаевым (Дагестанский СХИ, г. Махачкала) опыты, целью которых было выяснить временную последовательность действия ИМК на укоренение и развитие зеленых черенков сливы, вишни и розы, выявили неоднозначный характер индуцирующего влияния этого регулятора на адвентивный ризогенез.

## Укореняемость и развитие зеленых черенков, обработанных ИМК (10 мг/мл, 3 с) в период корнеобразования

Вариант, дней после посадки на укоренение	Укореняемость, %	t <sub>факт</sub>		Число корней 1-го порядка на черенок, шт.	Средняя длина корня 1-го порядка, см	Высота надземной части, см
		с контролем 1	с контролем 2			
Вишня Владимирская						
Без обработки (контроль 1)	23±7,6	—	4,8	3	32	33
Обработка:						
0 (контроль 2)	61±2,4	4,8	—	5	30	31
2	35±5,5	1,4	4,7	4	31	33
4	37±3,0	1,7	6,0	3	32	45
6	30±6,9	0,7	4,4	3	37	47
8	24±6,8	0,1	5,2	2	40	48
10	14±1,9	1,2	15,0	3	39	40
12	20±3,5	0,5	9,9	1	47	27
15	23±3,7	0,0	8,4	2	33	43
Вишня Дагестанская местная						
Без обработки (контроль 1)	62±7,0	—	1,1	3	24	66
Обработка:						
0 (контроль 2)	73±5,1	1,1	—	7	22	79
2	60±6,7	0,2	1,5	4	25	72
4	38±3,4	3,0	5,6	5	25	68
6	54±3,7	1,0	3,2	5	22	70
8	46±4,8	1,9	3,8	5	23	73
10	55±5,0	0,9	2,6	5	24	70
12	53±2,0	1,3	3,6	4	24	61
15	50±4,5	1,5	3,3	6	17	49
Слива Ренклюд зеленый						
Без обработки (контроль 1)	33±3,9	—	6,5	2	20	41
Обработка:						
0 (контроль 2)	76±5,3	6,5	—	9	24	67
4	42±4,6	1,5	4,8	3	22	49
6	36±2,4	0,8	5,2	4	21	57
8	43±6,0	1,3	4,1	5	20	57
10	51±6,9	2,2	3,0	6	21	62
12	40±7,6	0,9	3,8	4	19	49
15	42±5,4	1,6	4,3	6	19	55
Роза Супер Стар						
Без обработки (контроль 1)	83±4,4	—	1,2	7	9	50
Обработка:						
0 (контроль 2)	89±1,9	1,2	—	7	11	46
2	83±2,5	0,0	1,8	9	11	50
4	86±2,9	0,5	0,9	8	11	48
6	87±3,7	0,8	0,5	8	7	42
8	76±4,3	1,1	2,6	10	11	41
10	75±3,5	0,5	3,5	8	9	41
12	68±4,6	2,3	4,2	7	10	34
15	77±4,1	1,0	2,6	10	9	39
Роза Кордес зондермельдунг						
Без обработки (контроль 1)	86±4,6	—	0,6	9	9	45
Обработка:						
0 (контроль 2)	89±2,9	0,6	—	12	9	41
2	79±3,0	1,3	2,3	10	9	43
4	85±4,2	0,2	0,8	10	9	42
6	86±3,7	0,0	0,5	11	9	41
8	90±3,9	0,7	0,2	9	9	43
10	75±6,0	1,4	2,0	10	9	40
12	96±4,6	1,5	1,3	10	9	40
15	85±4,5	0,2	0,6	9	9	42

t<sub>табл</sub> равно 2,00 при P=95% и 2,64 при P=99%.

Укореняемость ювенильных зеленых черенков вишни Шубинки, обработанных хлорамфениколом

Концентрация хлорамфеникола, г/л	Варианты опыта				$t_{\text{факт}}$ между вариантами опыта
	вода, 14 ч (контроль)		ИМК, 40 мг/л, 14 ч		
	укореняемость, %	$t_{\text{факт}}$	укореняемость, %	$t_{\text{факт}}$	
0	95±1,9	—	96±1,8	—	0,4
0,25	84±3,2	2,9	94±2,0	0,5	3,3
0,50	80±3,5	3,7	89±2,9	2,0	2,1
1	42±4,4	10,8	80±3,5	3,9	6,8
2	24±3,9	16,9	40±4,3	11,7	2,9
3	12±2,9	23,7	21±3,4	18,8	2,3

$t_{\text{табл}}$  1,96 при  $P=95\%$  и 2,58 при  $P=99\%$ .

Таблица 6

Укореняемость и развитие дефинитивных зеленых черенков вишни Шубинки, обработанных регуляторами роста и трипафлавином

Вариант	Продолжительность укоренения, дней	Укореняемость		Число корней на черенок, шт.	Длина прироста, см
		%	$t_{\text{факт}}$		
Вода	36	52,7±4,4	—	4,1	2,2
ИМК	17	91,0±2,6	7,5	11,3	15,4
ГК	40	12,0±2,8	7,9	2,1	0
Кинетин	32	46,2±4,5	1,1	3,9	2,3
Трипафлавин	40	9,0±2,5	8,5	1,4	1,0
ИМК + кинетин	21	88,5±2,8	7,0	10,4	15,0
ИМК + ГК	28	29,0±4,1	3,9	5,9	0,6
ИМК + трипафлавин	30	37,6±4,3	2,4	3,3	10,2
Трипафлавин + кинетин	42	13,8±3,1	7,2	1,5	1,4
Трипафлавин + ГК	—	0	11,9	—	—
Трипафлавин + ИМК + кинетин	32	43,0±4,4	1,6	8,5	9,0
Трипафлавин + ИМК + ГК	—	1,5±1,3	1,0	—	—

$t_{\text{табл}}$  1,96 при  $P=95\%$  и 2,58 при  $P=99\%$ .

водным раствором ИМК (табл. 5, 6). Однако в последнем случае при обработке черенков ИМК совместно с хлорамфениколом (0,25—3 г/л) или трипафлавином (400 мг/л) достоверно смягчилось инактивирующее влияние на корнеобразовательные процессы. При использовании кинетина (10 мг/л) и гиббереллина ГК (100 мг/л) этого не наблюдалось.

### Обсуждение результатов

По мнению большинства исследователей, основой вегетативного размножения высших растений является митотическое деление, приводящее к сохранению хозяйственно ценных свойств и признаков сорта или формы. Многолетняя культура древесных и кустарниковых плодовых и декоративных пород базируется на разных способах клонального размножения, позволяющего в последующих репродукциях воспроизводить дочернее потомство, по наследственным и производственным признакам неотличимое от материнского. Согласно современным представлениям, при половом размножении в отличие от вегетативного вследствие гетерозиготности плодовых растений сорт или форма обыч-

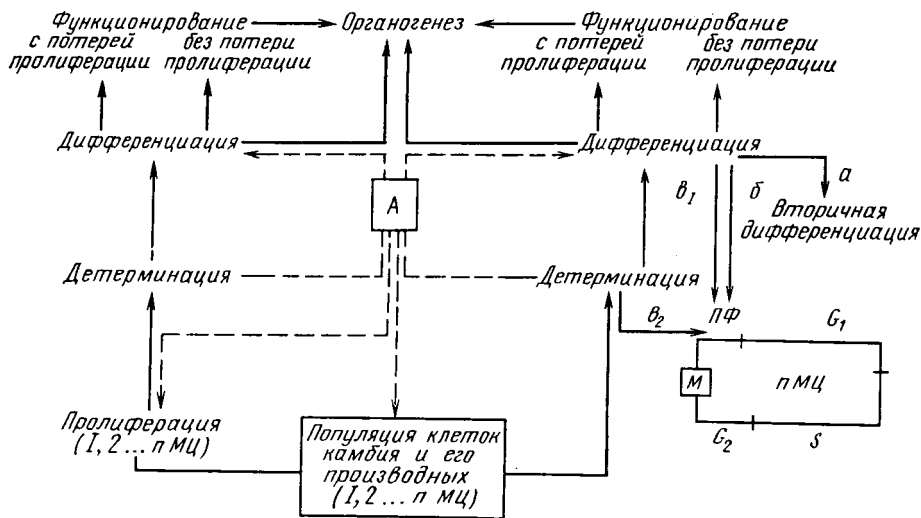


Рис. 8. Обобщенная схема возможных путей развития клеточных структур в базальной части стебля (справа) и при формировании придаточного корня (слева) в процессе укоренения зеленых черенков древесных пород под влиянием их обработки ауксиновыми регуляторами роста (А).

*n*.МЦ — митотический цикл и его периоды М, Г<sub>1</sub>, Г<sub>2</sub> и S; ПФ — пререликативная фаза периода Г<sub>1</sub>; 1, 2... *n* — число клеточных делений (митотических циклов); а — редифференциация (передифференциация), или переход специализированных клеток из одного состояния дифференцировки в другое; б — дедифференциация (переход специализированных клеток к делению с предварительной утратой признаков дифференциации); В — обратимая дифференциация (переход детерминированных или специализированных клеток к делению без предшествующей дедифференциации); V<sub>1</sub> и V<sub>2</sub> — разные уровни обратимой дифференциации.

но теряют многие ценные свойства. Митоз обуславливает равное распределение генетического материала между дочерними клетками. На основе митотически пролиферирующей камбиальной зоны стебля создается гетерогенная популяция лабильно детерминированных или слабо дифференцированных меристематических клеток, производных лучевых и веретеновидных инициалей камбия. Эта популяция уже на начальных этапах дифференциации (фаза детерминации) под влиянием межклеточных стимулов перестает делиться, а составляющие ее клетки специализируются в определенном направлении, как показано нами выше. Переход клеток в гетеросинтетическую интерфазу, вероятно, происходит под влиянием межклеточного взаимодействия. Результаты опытов с тканевой и суспензионной культурами, посева одиночных клеток на агаризованную среду показали, что вступление клеток в митоз и их последующая дифференциация определяются не только составом питательной среды, но и межклеточным взаимодействием. По этому поводу Э. Хэй [29, с. 141—142] пишет: «Еще никем не разработан такой эксперимент, который позволил бы действительно определить способность к развитию для одной клетки. Даже недавнее исследование изолированной ... клетки в культуре ткани позволяет судить лишь о влиянии стандартизированных условий среды на клетки». Межклеточные стимулы, обуславливающие переход отдельных клеток к делению и затем к дифференциации, получили название факторов кондиционирования, эффекта критической массы клеток и др., а доказательством их реальности является многократно отмеченная зависимость развития тканевых структур от плотности посева, наличия кормящего слоя («шубы») и ткани-нянки [4, 5]. Применительно к отдельным органам или системам тканей пролиферация меристематических клеток и затем их специализация зависят также от межклеточного и межтканевого взаимодействия в виде стимулов пока неизвестной природы для растительных организмов [10, 11]. Для животных объектов ростстимулирующие и росттормозящие тканеспецифичные индукторы деления и размножения известны под названием халонов, или кейлонов, они, вероятно, химической природы [9,

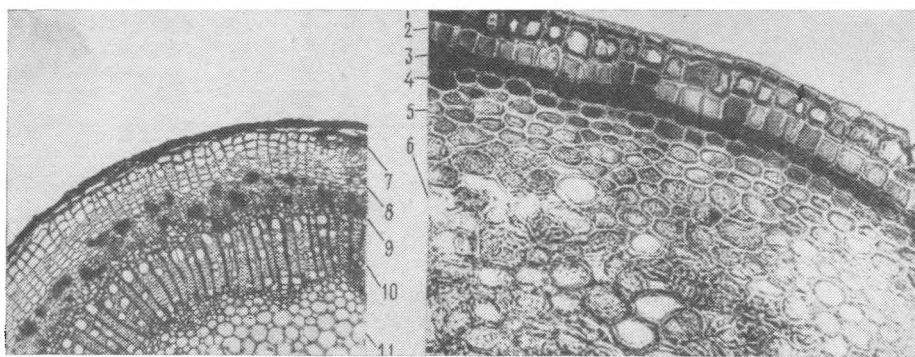


Рис. 9. Дедифференциация parenхимных клеток флоэмы крыжовника Финик (слева,  $\times 20$ ) и субэпидермальной колленхимы груши домашней (справа,  $\times 40$ ) с формированием перидермы в процессе укоренения зеленых черенков (микроструктура поперечных срезов).

1 — эпидермис; 2 — пробка; 3 — феллоген субэпидермального происхождения; 4 — феллодерма; 5 — колленхима; 6 — паренхима первичной коры; 7 — перидерма флоэмного происхождения; 8 — флоэма; 9 — камбиальная зона; 10 — ксилема; 11 — гетерогенная сердцевинная паренхима.

15, 22, 23, 31]. Представляется вероятным, что у растений индукторами деления и последующей дифференциации меристематических производных являются нативные и синтетические регуляторы роста [8, 14, 25], а также продукты лизиса протопластов и деградации макромолекул трахеальных структур ксилемы, обладающие гормональной активностью [7, 27, 28, 35, 36]. Однако и при таком альтернативном подходе регуляторными межклеточными факторами, по мнению большинства исследователей, являются фитогормоны, точнее, их разное количественное соотношение, причем в процессе укоренения зеленых черенков ведущую роль играют ауксиновые регуляторы роста. Естественно, что такого рода надклеточные стимулы и индукторы проявляют свое действие только в популяции клеток, а сама популяция может функционировать, в свою очередь, только при определенном числе взаимодействующих клеток [11, 34]. Результаты опытов [33] показали, что для формирования зачатка бокового корня в перичикле основного корня необходимо «накопление» минимального числа меристематических клеток, равного для бобов 77—162, фасоли — 20—57, гороха — 17 и кукурузы — 12 [33].

Можно считать вероятным, что и в процессе придаточного корнеобразования начальным этапом органогенеза в целом является не одиночная клетка, а группа меристематических инициалей камбия и его производных, дающая начало пролиферирующим клеткам примордия корня (рис. 8), как это было постулировано нами ранее [26]. В этом случае обработка черенков ауксиновыми регуляторами вызывает направленное детерминированное развитие популяции делящихся клеток, приводящее к формированию гистогенов и в целом придаточного корня. Одновременно протекающие аналогичные процессы в зоне регенерированной ксилемы стебля приводят к стабильной дифференциации и функционированию трахеальных элементов и волокон либриформа. Однако в отличие от этих структурных компонентов ксилемы клетки осевой и лучевой паренхимы сохраняют протопласты и под влиянием разного рода факторов, в том числе и гормональной природы, на разных уровнях дифференциации могут передифференцироваться, дедифференцироваться или вновь начать делиться, как это наблюдается в зоне корнеобразования у зеленых черенков плодовых культур при их укоренении (рис. 9).

Ранее нами было показано, что под индуцирующим влиянием ауксиновых регуляторов роста изменяется направленность работы камбия, что приводит к формированию молодой, сильно паренхиматизированной древесины и затем к заложению в камбиальной зоне меристемы придаточных корней [16—18]. Результаты этих исследований, а также полу-

ченные нами экспериментальные данные, свидетельствующие об активизации и блокаде клеточных делений образовательной меристемы, позволяют полагать, что вероятным первичным механизмом направленной индукции ризогенеза является камбиальная зона, представленная гетерогенной популяцией митотически делящихся клеток. Лабильно детерминированные или слабо дифференцированные клетки этой популяции локально пролиферируют, преимущественно в зоне лучевых инициалей камбия и его меристематических производных. При накоплении определенной массы образовательных клеток (пМЦ) они проходят начальные этапы направленной детерминации и затем дифференциации, в результате чего закладываются примордиальные зачатки корня со своими специфическими гистогенами (плеромой, периблемой и дерматокалитрогеном). Эндогенный и затем экзогенный рост придаточного корня идет в результате функционирования апикальной меристемы.

### Выводы

1. Успешное укоренение зеленых черенков плодовых и декоративных культур обуславливается повышенной митотической активностью камбия стебля. При обработке черенков ауксиновыми регуляторами роста интенсивность деления инициальных клеток камбия и его меристематических производных повышается. Функционирование образовательных инициалей однослойного камбия приводит к структурным изменениям вторичной ксилемы в зоне корнеобразования зеленых черенков и затем к дифференциации придаточных корней.

2. Ризогенное влияние синтетических ауксиновых регуляторов роста на адвентивное корнеобразование у зеленых черенков трудноукореняемых плодовых растений выражается в изменении направленности работы веретенных инициалей камбия и в формировании придаточных корней в зоне лучевых инициалей. У черенков легкоукореняемых древесных и кустарниковых пород ауксины повышают митотическую активность лучевых и веретенных клеток камбия и при наличии многорядных сердцевинных лучей определяют дифференциацию корневых меристем в стеблях зеленых черенков или материнских побегов.

3. Блокирование меристематической активности камбия ингибиторами синтеза белка и нуклеиновых кислот (хлорамфениколом и триафлавином) снижает укореняемость зеленых черенков и подавляет процессы придаточного корнеобразования.

4. При адвентивном ризогенезе ведущими факторами деления и затем дифференциации меристематических производных камбия являются нативные и экзогенные фитогормоны, а также продукты лизиса протопластов и деградации макромолекул ксилемных элементов, обладающих рострегулирующей активностью, в частности, ауксиновой. В этом случае начальным этапом придаточного корнеобразования и в целом формирования черенками адвентивных корней является гетерогенная популяция образовательных инициалей камбия и его меристематических производных. Обработка черенков ауксиновыми регуляторами роста вызывает детерминированное развитие этой популяции, приводящее к дифференциации гистогенов корня в зоне широких сердцевинных лучей центрального цилиндра стебля. Эндогенный и затем экзогенный рост придаточного корня идет в результате функционирования корневой меристемы.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г. Камбий и происходящие из него ткани. — Ботанич. журн., 1936, т. 21, № 3, с. 344—377.
2. Балодис В. А. Камбиальные инициалы (терминология и распознавание). — Тез. докл. 1-й Всес. конф. по анатомии раст. Л.: 1984, с. 14—15.
3. Браше Ж. Биохимическая цитология. М.: ИЛ, 1960.
4. Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М.: Наука, 1975.
5. Бутенко Р. Г. Рост и дифференциация в культуре клеток и тканей. — В сб.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с. 6—21.
6. Ван-Тигем Ф. Общая ботаника (морфология, ана-

томия и физиология растений). М., 1901. — 7. Гамалея Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука, 1972. — 8. Гамбург К. З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений. Новосибирск: Наука, 1976. — 9. Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных. М.: Мир, 1978. — 10. Иванов В. Б. Взаимодействие клеток в растущей части корня. — В сб.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М.: Наука, 1970, с. 226—240. — 11. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. — 12. Имс А. Дж., Мак-Даниэльс Л. Г. Введение в анатомию растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. — 13. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. — 14. Кефели В. И. Первичные механизмы интеграции и роста растительного организма. — В сб.: Рост растений — первичные механизмы. М.: Наука, 1978, с. 6—15. — 15. Қонышев В. А., Хватов В. Б., Алексеев А. Б., Коробейников В. И. Химические закономерности межклеточных взаимодействий в регуляции процессов роста. — В сб.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М.: Наука, 1970, с. 212—225. — 16. Орлов П. Н., Бабаев В. И., Асадулаев З. М., Коваленко А. Г., Шарафутдинов Х. В. О роли сердцевинных лучей в формировании придаточных корней у зеленых черенков садовых растений. — В сб.: Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур. М.: ТСХА, 1984, с. 69—75. — 17. Орлов П. Н., Самощевков Е. Г., Бабаев В. И. Особенности дифференциации производных камбия при укоренении зеленых черенков плодовых и декоративных культур. — В сб.: Прогрессивные технологии в плодоводстве и виноградарстве. М.: ТСХА, 1982, с. 49—59. — 18. Орлов П. Н., Фаустов В. В., Асадулаев З. М. Последовательность дифференциации ксилемы в зоне корнеобразования зеленых черенков древесно-кустарниковых пород. — В сб.: Интенсивные способы выращивания посадочного материала садовых культур. М.: ТСХА, 1984, с. 103—111. — 19. Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. — 20. Тарасенко М. Т. Разработка научных основ вегетативного размноже-

ния садовых культур и промышленной технологии выращивания посадочного материала. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 6, с. 120—131. — 21. Тарасенко М. Т. Промышленная технология выращивания посадочного материала садовых культур на основе зеленого черенкования. М.: ТСХА, 1984. — 22. Туманишвили Г. Д. Некоторые вопросы регуляции роста живых тканей. Тбилиси: Медниереба, 1965. — 23. Туманишвили Г. Д. Перспективы исследования межклеточных взаимодействий в дифференцировке и росте. — В сб.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М.: Наука, 1970, с. 7—23. — 24. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 25. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. — 26. Фаустов В. В. Заложение перидермы и ритидома в стеблях черной смородины. — В сб.: Новые приемы возделывания плодовых растений. М.: ТСХА, 1981, с. 47—54. — 27. Фаустов В. В., Асадулаев З. М. Влияние системы содержания маточных насаждений и локальной этиоляции на укореняемость зеленых черенков клоновых подвоев яблони. В сб.: Регуляторы роста и удобрения в садоводстве. М.: ТСХА, 1985, с. 64—71. — 28. Фаустов В. В., Орлов П. Н., Асадулаев З. М. Гормональный контроль ксилемной дифференциации у зеленых черенков древесных плодовых культур. — В сб.: Регуляторы роста и удобрения в садоводстве. М.: ТСХА, 1985, с. 50—59. — 29. Хэй Э. Регенерация. М.: Мир, 1969. — 30. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. — 31. Bullock W. S. The evolution of differentiation. N. Y., L.: Academic Press, 1967. — 32. Catterson A. M. — Ann. Sci. Nat., Bot. ser., 1964, vol. 5, p. 229—498. — 33. MacLeod R. D., Thompson A. — Ann. Bot., 1979, vol. 44, N 4, p. 435—449. — 34. Phillipson W. R., Ward J. M., Mutterfield B. G. The vascular cambium. L.: Chapman Hall, 1971. — 35. Sheldrake A. R. — J. Exp. Bot., 1971, vol. 22, N 72, p. 735—740. — 36. Sheldrake A. R., Northcote D. H. — Planta, 1968, vol. 80, N 3, p. 227—236.

*Статья поступила 20 февраля 1985 г.*

#### SUMMARY

The article contains the results of studying the initial stages of forming additional roots by green cuttings of orchard plants. Successful rooting of cuttings has been shown to be determined by higher mitotic activity of the stem cambium. Division-intensity of cambium initials and its meristematic derivatives increases with treating the cuttings with auxine growth regulators. Functioning of formation cells of one-layered cambium results in structural changes in xyleme in the zone of root formation of green cuttings and then in differentiation of hystogenes of the additional root based on radial initials. Blocking meristematic activity of cambium by inhibitors of protein and nucleic acids synthesis reduces the rooting percentage of the cuttings and inhibits the processes of additional root formation.