

БОТАНИКА**О МОРФОГЕНЕЗЕ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ
ЧЕРЕМУХИ**

Р. П. Барыкина

Черемуха обладает исключительной способностью к легкому вегетативному размножению. На часто встречающиеся случаи укоренения нижних веток, образования естественных отводков неоднократно указывали Г. Высоцкий (1907, 1907а) и Хеги (G. Hegi, 1923). Согласно данным Е. А. Селивановой-Городковой (1957), у обыкновенной черемухи укореняются не только нижние ветви, но и ветви, растущие на высоте 2—4 м. Такие сильно изогнутые и укореняющиеся ветви внешне очень напоминают ходульные корни некоторых древесных растений. Из-за них нередко возникают трудно проходимые чащи в долинах рек и ручьев. Немалую роль в естественном вегетативном размножении черемухи играют корневые отпрыски (С. С. Хохлов и А. С. Ковалева, 1950; С. Я. Соколов, 1931). В горных районах Западного Тянь-Шаня дикорастущие заросли обыкновенной черемухи имеют корнеотпрысковое происхождение (П. Г. Шитт, 1952).

В литературе по биологии черемухи авторы приводят лишь весьма краткие сообщения о названных способах размножения, не вдаваясь в сколько-нибудь подробное их описание. Специальных исследований по вегетативному размножению черемухи не проводилось, в то время как вскрытие некоторых общих закономерностей этого процесса имеет большое значение в связи с использованием черемухи в практических целях.

В настоящей работе приведены результаты морфологического и микроскопического изучения особенностей вегетативного размножения у трех видов черемухи: виргинской (*Padus virginica* Mill.), обыкновенной (*Padus racemosa* Gilib.) и черемухи Маака (*Padus Maackii* Kom.), которое было проведено автором в течение 1957—1958 гг. на материале, собранном в лесах Подмосковья (43 км Северной железной дороги и на территории Ботанического сада МГУ). Исследования показали, что, наряду с укореняющимися ветвями и корневыми отпрысками, большое значение в вегетативном размножении черемухи имеют обильные горизонтально направленные подземные корневища, описание которых в литературе отсутствует, если не считать беглого замечания Хеги (1923) о наличии подземных побегов у обыкновенной черемухи.

Было обнаружено существование коррелятивной связи между способностью к образованию корневищ и особенностью строения подземной части растения. Проведенное нами морфолого-анатомическое изучение развития подсемядольной части от однолетних сеянцев до взрослых экземпляров показало наличие у черемухи некоторых особенностей в формировании подземных органов, которые определяют в дальнейшем появление большого числа корневищных побегов.

Онтогенез подземных органов черемухи протекает весьма своеобразно

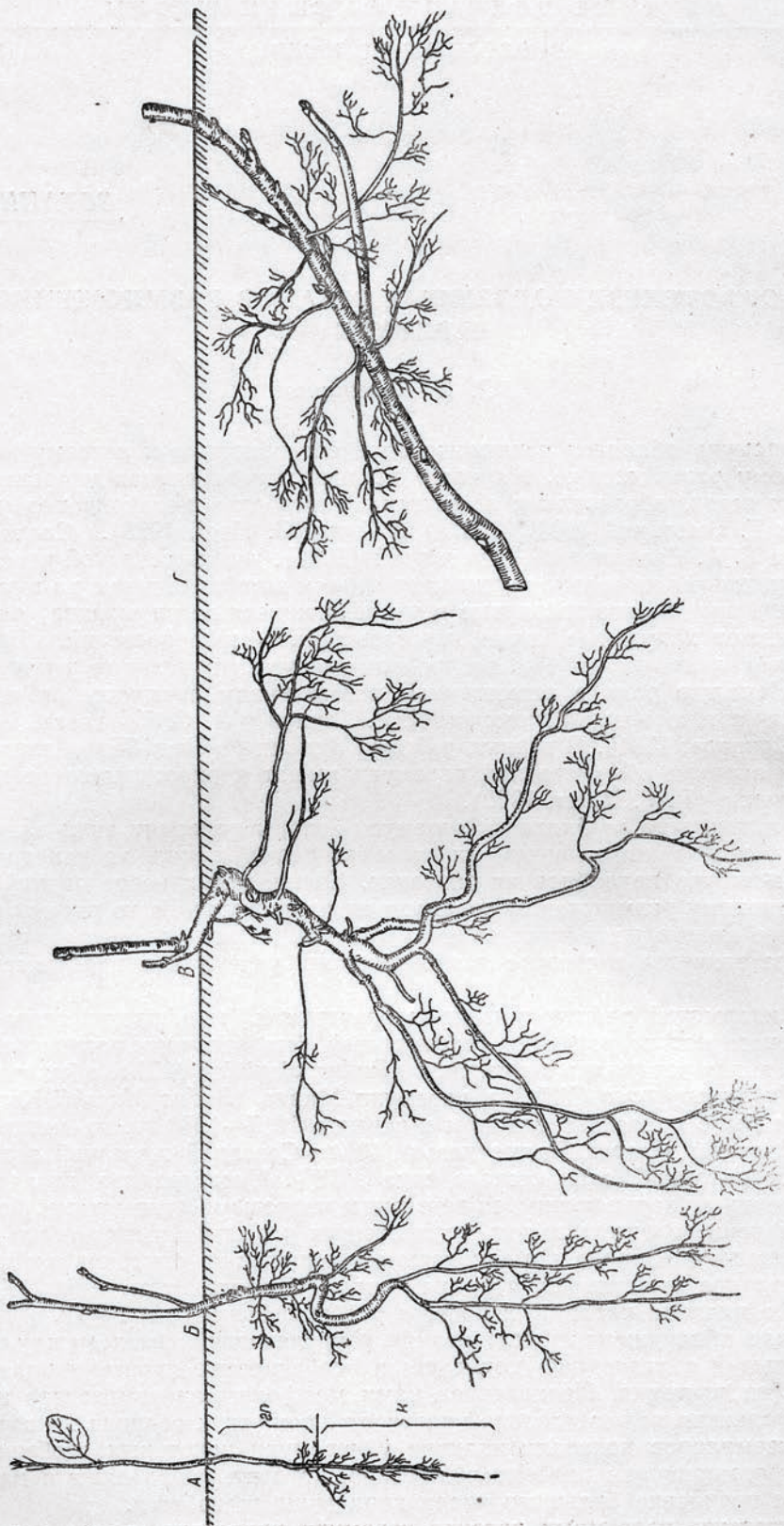


Рис. 1. Подземные органы сеянцев виргинской черемухи. А — 1-летний сеянец; В — 2-летний сеянец; Г — 4-летний сеянец; Г — ветвление горизонтального корневища 6-летнего растения; *гп* — гипокотиль, *к* — главный корень

разно. Переход стеблевого строения в корневое осуществляется постепенно на значительном протяжении от места прикрепления семядолей, на расстоянии 10—17 см. Это приводит к развитию длинной вертикальной подземной стеблевой части — гипокотыля. Как видно из рисунка 1 А, Б, В, у сеянцев хорошо выражен и главный корень, но он остается коротким и очень рано, уже в первые годы, проявляет способность к ветвлению. С возрастом формируется поверхностная корневая система.

С конца первого или в начале второго года жизни сеянца у виргинской и обыкновенной черемухи вдоль всего гипокотыля закладываются обильные придаточные почки, которые заметно проступают на его поверхности в виде небольших вздутий коры. С помощью микроскопических срезов зачатки почек можно легко обнаружить также на главном корне, по которому они распространяются почти до самой верхушки корня на глубину 20—30 см (рис. 2).

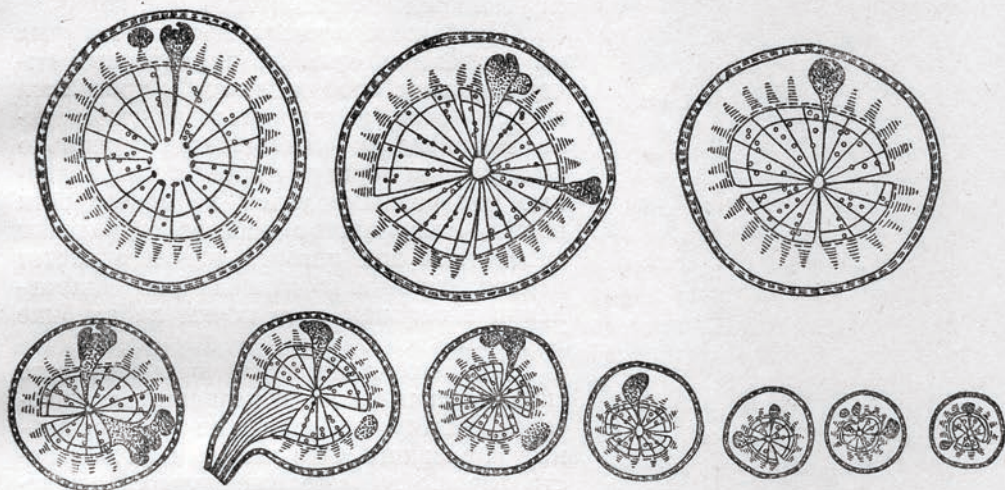


Рис. 2. Постепенный переход гипокотыля 2-летнего сеянца виргинской черемухи в главный корень и эндогенное заложение на них придаточных почек (увел. 3,7×4)

У 3—4-летних сеянцев придаточные почки хорошо заметны невооруженным глазом на поверхностно расположенных придаточных корнях, отходящих от базальной подземной части стебля, а также на боковых ответвлениях главного корня (рис. 1 В). Таким образом, с 4-летнего возраста подземные органы (гипокотыль, главный, придаточные и боковые корни) сеянцев виргинской и обыкновенной черемухи с их многочисленными придаточными почками имеют большую потенциальную возможность вегетативного размножения.

Анатомическое исследование гипокотыля и корня свидетельствует о существовании определенной зависимости между способностью к заложению большого числа почек и строением этих органов. Почки образуются с переходом гипокотыля и корня ко вторичному утолщению. Ко времени заложения почек эти органы имеют мощную запасную ткань, содержащую большое количество питательных веществ, преимущественно крахмала, необходимых для образования меристематических зачатков почек, их формирования и роста. Питательная ткань корня и гипокотыля представлена широкой зоной паренхимной вторичной коры и многочисленными сердцевинными лучами. Механическая ткань, напротив, развита слабо. Небольшие группы склеренхимных волокон имеются во вторичной коре корней; гипокотыль к этому времени, как правило, еще лишен механических волокон. Обильная запасная

щая ткань, широкая паренхимная вторичная кора, небольшое число механических элементов — все это определяет легкость образования придаточных почек на подземных органах виргинской и обыкновенной черемухи.

Процесс заложения почек на гипокотиле и корнях в общих чертах протекает одинаково. Меристематические зачатки почек формируются в паренхиме вторичной коры вблизи перидермы, на продолжении первичного лубо-древесного луча (рис. 3). В других случаях почка закладывается в лучевой паренхиме. У обыкновенной черемухи зачатки почек на гипокотиле и корнях появляются обычно, начиная со второго года жизни сеянца. При этом ближайший сердцевинный луч расширяется в древесине только в пределах второго годичного кольца, и сосудистая система почки, представленная на первых этапах ее формирования спиральными трахеидами, присоединяется непосредственно к сосудам вторичной ксилемы гипокотиля или корня.

Из большого числа сформированных на подземных органах придаточных почек первыми пробуждаются и трогаются в рост почки, находящиеся на гипокотиле. Развитие их совершается довольно быстро. Они образуют побеги, направленные под разным углом к поверхности почвы. Большинство побегов отходит от гипокотиля под прямым углом и растет первое время в горизонтальном направлении в верхнем слое почвы на глубине 5—20 см.

До выхода на дневную поверхность гипокотильные побеги развиваются некоторое время как подземные горизонтальные корневища. Они имеют в начале роста хорошо выраженные узлы с чешуевидными листьями, в пазухах которых закладываются почки возобновления. Однако корневища очень скоро претерпевают вторичное изменение. Они быстро утолщаются, сбрасывают листовые чешуи, с поверхности покрываются слоем толстой пробки, буреют, принимают вид упругих тяжей диаметром 0,5—1,5 см и становятся похожими на горизонтальные

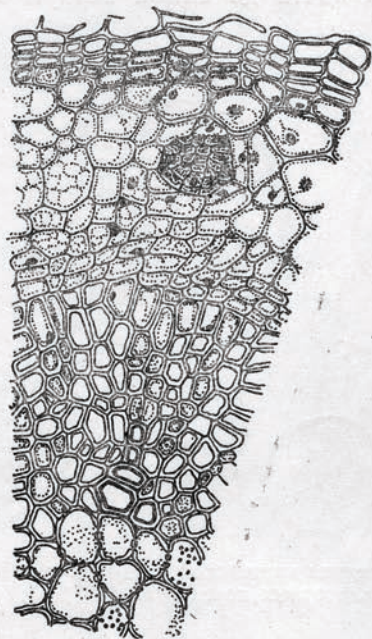


Рис. 3. Зачаток почки в паренхиме вторичной коры на продолжении первичного сердцевинного луча корня виргинской черемухи (увел. 40×7)

корни. Микроскопические исследования показывают наличие в корневищах широкой паренхимной сердцевины и вторичной коры, в протопластах клеток которых накапливается большое количество запасного крахмала. Первичная кора рано сбрасывается.

Корневищные побеги, прежде чем образовать зеленые ассимилирующие листья, проходят под землей различное расстояние, удаляясь от оси главного побега на 5—250 и более см. При этом чем ниже по гипокотилу располагаются почки, тем более длинную корневищную часть имеют развивающиеся побеги. Горизонтальные корневища по ходу своего распространения обильно ветвятся за счет пазушных почек (рис. 1). Новые побеги, вырастающие из них, сами развиваются первое время, как корневища, и только лишь после некоторого периода подземного роста выходят на поверхность почвы, образуя при этом на разном расстоянии от куста большое число вертикальных олиственных побегов, которые часто ложно принимаются за корневые отпрыски. Часть пазушных почек может оставаться на корневище неопределенно

долгое время в спящем состоянии в качестве резерва вегетативного размножения.

В узлах горизонтального корневища, как и в основании отходящих от него боковых побегов, происходит интенсивное корнеобразование. Возникающие придаточные корни усиливают корневую систему материнского растения, с которым корневищные побеги не утрачивают связи в течение длительного времени.

Судьба придаточных почек на главном корне такая же, как и гипокотильных. Со временем часть их при наличии хорошей аэрации почвы развивается в корневищные побеги.

Корневища, имеющие мощную запасающую ткань и обладающие высокой регенеративной способностью, развиваясь вблизи поверхности

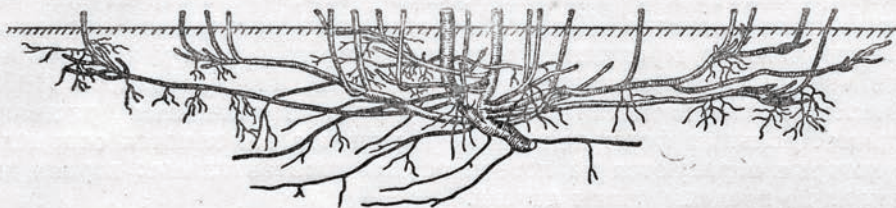


Рис. 4. Разрастание куста виргинской черемухи посредством подземных корневищ

почвы на значительное расстояние, способствуют быстрому разрастанию куста и служат у виргинской и обыкновенной черемухи основными органами вегетативного размножения (рис. 4).

Реже кустовидные формы черемухи, как виргинская и обыкновенная, вегетативно размножаются корневыми отпрысками. Согласно нашим исследованиям, отпрыски развиваются чаще всего при механическом повреждении корней или спиливании надземной части растения. Корневые отпрыски могут вырастать не только из имеющихся на корнях ранее сформированных почек, но и из почек, вновь возникающих на поврежденном уже толстом корне. В этом случае придаточные почки закладываются поверхностно у самой пробки, соединяются с центральным цилиндром корня слабо, так что развивающиеся из них корневые отпрыски легко обламываются.

Таким образом, гипокотиль обыкновенной и виргинской черемухи эволюционно приспособился для вегетативного размножения. Новообразование корневых побегов на гипокотиле и главном корне стало у них господствующим способом вегетативного размножения.

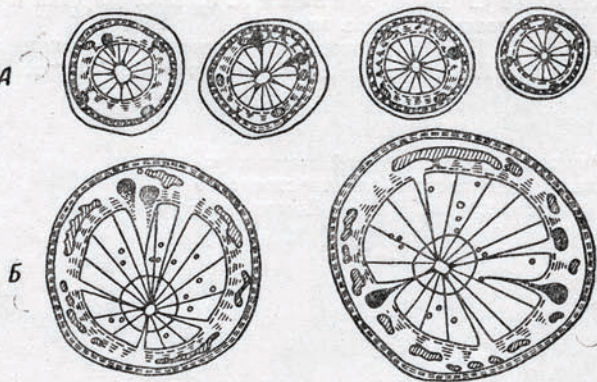


Рис. 5. Меристематические зачатки придаточных почек у черемухи Маака. А — в основании гипокотыля и главном корне 1-летнего сеянца; Б — на 2-летних горизонтальных корнях взрослого растения (увел. 4×3,7)

У прямоствольных древесных форм черемухи, как черемуха Маака, достигающая 16 м в высоту, гипокотиль и главный корень, напротив, утратили способность к образованию придаточных почек. Одино-

ные придаточные почки можно лишь иногда обнаружить на значительной глубине — на базальной части главного корня. Органы вегетативного размножения у черемухи Маака образуются на горизонтально развивающихся скелетных корнях. На них закладываются придаточные почки, развивающиеся в корневые отпрыски. Меристематические зачатки почек появляются обычно на корнях толщиной 2—8 мм. Они возникают на границе камбия или несколько выше ее в результате меристематической деятельности клеток лубо-древесных первичных либо вторичных лучей (рис. 5), имеющих в ширину от 2 до 5 клеток. На гипокотиле семян черемухи Маака ни заложения почек, ни образования побегов не происходит.

По-видимому, существует определенная взаимосвязь между интенсивным развитием корневищных побегов у черемухи и структурой надземной части растения. Мощное образование подземных корневищ, очевидно, связано с редукцией системы главного побега у кустовидных форм черемухи, что согласуется с данными И. Г. Серебрякова (1952) по исследованию развития корневищ у ряда травянистых растений. У прямостоящих форм подземные корневища заменяются отпрысками, которые образуются на поверхностных горизонтальных корнях, выходящих за пределы кроны дерева.

Выявленные различия в вегетативном размножении разных форм черемухи следует учитывать при использовании ее в декоративном садоводстве, в парковом строительстве, в селекционной и лесомелиоративной практике.

ЛИТЕРАТУРА

- Высоцкий Г. 1907. Сомнительный урок. Лесной журнал, № 3—4.
Высоцкий Г. 1907. Еще о мнимых корневых отпрысках дуба. Лесной журнал, № 8.
Селиванова-Городкова Е. А. 1957. Черемуха и ее биологические особенности. Ботан. журн., т. 27, № 8.
Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Изд-во «Сов. наука», М.
Соколов С. Я. 1931. Типы леса восточной части Боково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. Природа и хозяйство леспромхозов. Изд-во Лесотехнической академии им. С. М. Кирова, Л.
Хохлов С. С. и Ковалева А. С. 1950. Деревья и кустарники Нижнего Поволжья. Саратовск. обл. гос. изд-во.
Шитт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодоводства. Сельхозгиз, М.
Heji G. 1923. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, IV. Bd. 2. München.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Поступила 16 апреля 1959 г.