

# Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 3 — 1966

УДК 581.84 634.11

Ботаника

Л. И. ЛОТОВА

## О НЕКОТОРЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ ЯБЛОНИ

Осенью, по окончании вегетационного периода, все растения, приспособившиеся к умеренному климату, проходят процесс закаливания, предшествующий переходу в состояние покоя, от глубины которого зависит их способность противостоять действию низкой температуры в зимнее время. Сорта плодовых растений южного происхождения в северных районах с более коротким периодом вегетации не успевают осуществить процесса закаливания: в холодные зимы это нередко влечет гибель дерева. У этих растений особенно часто подмерзают невызревшие однолетние побеги и молодые ветки [1—4].

В нашем предварительном сообщении отмечено, что для диагностики морозоустойчивости яблони по анатомическим признакам большое значение имеют количество поздней древесины, размеры суммарной площади поперечных сечений сосудов на периферии годичного кольца, отсутствие или незначительное содержание в этой зоне паренхимных элементов и их приуроченность к более внутренним участкам древесины [5].

В настоящей работе большее внимание удалено деятельности камбия и феллогена, строению вегетативной почки, связи проводящей системы почки и побега, а также изменениям количественно-анатомических показателей проводящей системы побегов яблони в связи с их возрастом.

Развитие побегов прироста 1958—1959 гг. мы изучали у 6 сортов яблонь (Алтайское раннее, Бабушкино, Пепин шафранный, Любимец Никифорова, Папировка, Шафран-китайка), растущих в Ботаническом саду Московского университета на Ленинских горах.

Для определения количественных соотношений между элементами древесины в разных междоузлиях побега подсчитывали число сердцевинных лучей на 1 мм окружности годичного прироста древесины и число клеток древесинной паренхимы и сосудов на 1  $\text{mm}^2$  поверхности поперечного среза [6]. Размеры суммарной площади сосудов определяли по формуле  $n \frac{\pi D^2}{4}$ , где  $n$  — число сосудов на 1  $\text{mm}^2$  поперечного среза древесины,  $D$  — средний диаметр, вычисленный на основании измерений просветов 20 сосудов, каждое из которых представляло полусумму размеров радиального и тангенциального диаметров.

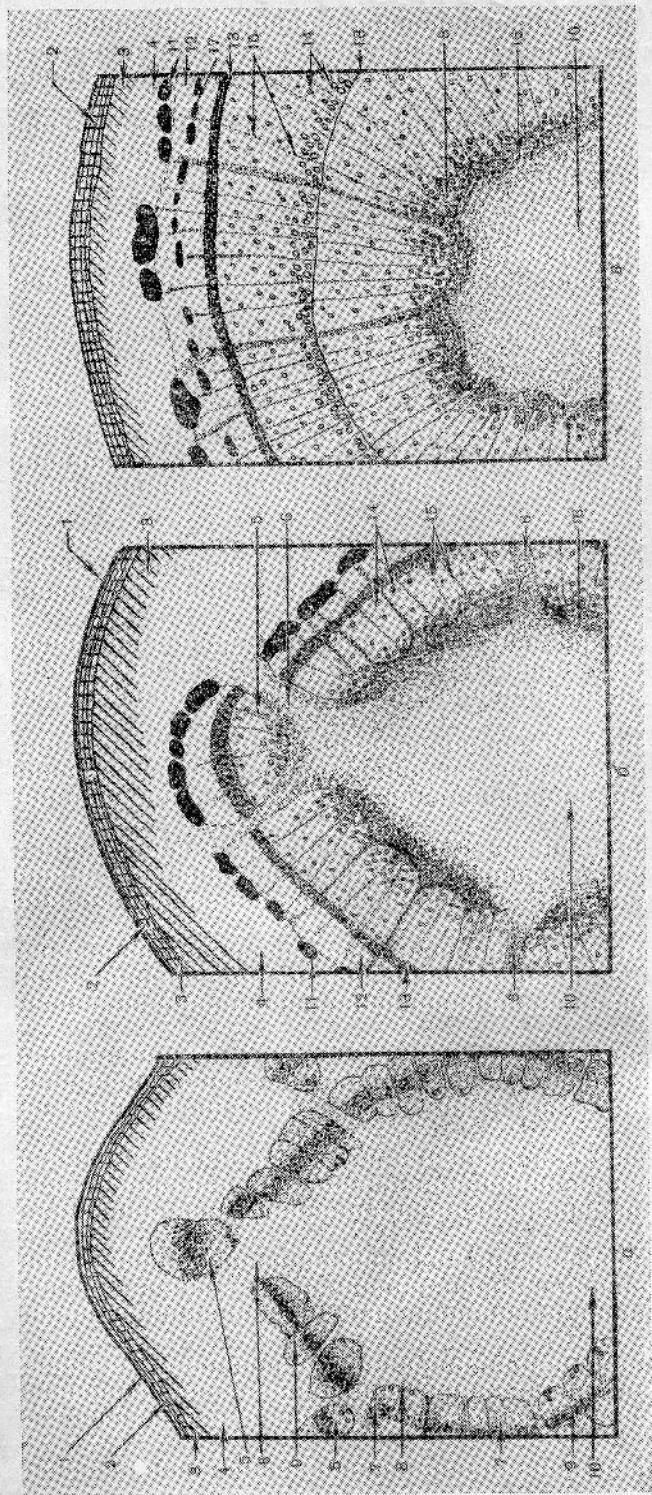


Рис. 1. Схема строения междоузлий молодого побега яблони (сорт «Парковка»): а — под верхней пазушной почкой; б — 6-е междоузлие однолетнего побега, в — 6-е междоузлие другого побега; 1 — эпидермис, 2 — перидерма, 3 — колленхима, 4 — перенхима первичной коры, 5 — листовые следы, 6 — листовые пропилы, 7 — прокамбий, 8 — первичная камбийма, 9 — первичная флоэма, 10 — сердцевина, 11 — лубяные волокна про-камбиального происхождения, 12 — вторичная кора, 13 — камбий, 14 — сосуды, 15 — сердцевинные лучи, 16 — первично-вторичная зона сердцеви-цы, 17 — лубяные волокна камбиального происхождения, 18 — граница годичного кольца древесины

Так как у всех сортов наблюдалась одна и та же закономерность в изменении количественных соотношений между элементами древесины при развитии побегов, мы приводим данные только для одного (рис. 1).

Первичная кора, расположенная под эпидермисом, состоит из колленхимы и нескольких рядов паренхимных клеток. Эндодерма выражена плохо. Перицикл паренхимный. Васскулярная система сформированного однолетнего побега построена по сплошному типу. К периферии от проводящих элементов флоэмы расположены группы толстостенных одревесневших элементов, которые можно рассматривать как лубяные волокна, так как они возникают при дифференциации первичной флоэмы в листовых следах. С возрастом группы этих клеток раздвигаются в результате разрастания паренхимных элементов, находящихся между ними. Вторичная кора однолетнего побега состоит из мягкого луба. У многолетних побегов образуются также лубяные волокна [7].

Камбиальная зона даже в покоящемся состоянии очень широкая, насчитывающая до 8—10 рядов клеток. Вторичная древесина рассеянно-сосудистая с диффузной или метатрахеальной древесиной паренхимой и узкими, 1—2-, редко 3-рядными сердцевинными лучами. Механические элементы представлены волокнистыми трахеидами. Первичная древесина образована кольчатыми, спиральными и лестничными трахеидами, между которыми расположены первичные сердцевинные лучи [8]. Сердцевина состоит из паренхимных клеток с одревесневшими стенками. Перимедуллярная зона хорошо выражена.

Такое строение к концу вегетационного периода имеют все междоузлия однолетнего побега, за исключением последнего, расположенного под верхней пазушной почкой. Формирование почки заканчивается осенью; в это время почка имеет сравнительно небольшое число листовых зачатков, находящихся на разных стадиях развития (рис. 2, а).

Конус нарастания почки широкий, куполообразный. В нем отчетливо выделяются дерматоген и зона центральных материнских клеток. Субдерматоген (по терминологии Гуттенберга [9, 10]) в покоящемся состоянии нерезко ограничен, но в период активного роста побега, проходящего весной и в первой половине лета, в нем происходят многочисленные клеточные деления. Наши исследования процессов дифференциации прокамбия в почке и развития из него проводящих элементов подтверждают имеющиеся в литературе данные о начальных этапах развития проводящей системы побегов двудольных растений [11, 12].

Прокамбий в почке виден в основании 2—3-го листовых зачатков. Клетки прокамбия вблизи конуса нарастания отличаются от инициальных клеток первичной коры и сердцевины меньшими размерами диаметра, слегка заостренными окончаниями и густым протоплазматическим содержимым. Растижение клеток в продольном направлении и образование характерной для них веретеновидной формы происходит постепенно в базипетальном направлении.

Дифференциация проводящих элементов из прокамбия начинается рано. В основании 3—4-го листовых зачатков можно отметить трахеиды с кольчатыми или спиральными утолщениями (рис. 2, б). Развитие первичной флоэмы, вероятно, происходит еще раньше [12], однако, у яблони она трудно различима. Образованию трахеид предшествует скользящий рост прокамбиальных клеток, особенно заметный вблизи сердцевины, который нарушает их правильное ярусное расположение. Иных водопроводящих элементов, помимо трахеид, в почке обычно не наблюдается.

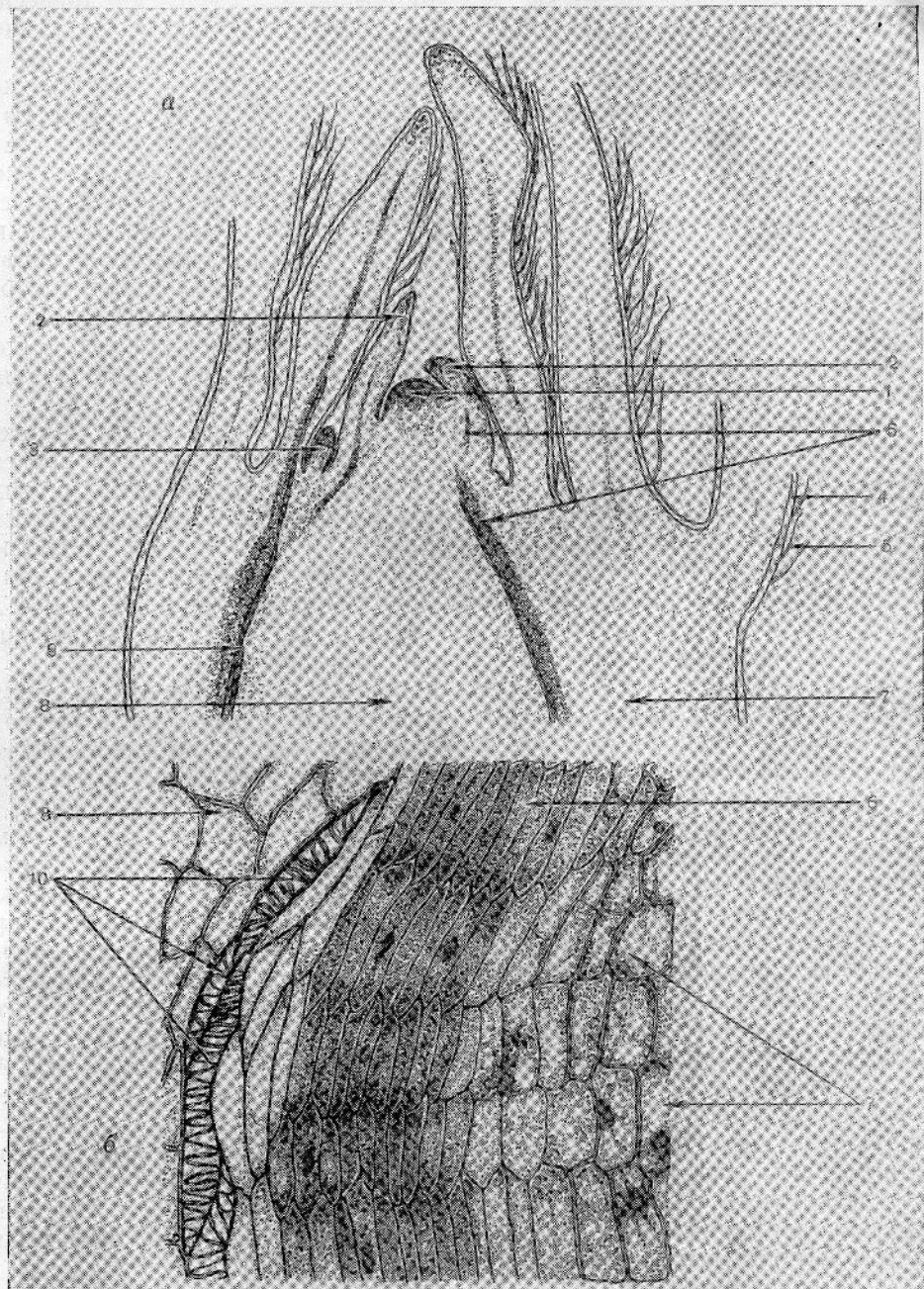


Рис. 2. Строение верхней пазушной почки: а — схема строения почки в конце вегетационного периода (21 сентября 1959 г.), б — прокамбиальная зона почки с первичными проводящими элементами; 1 — конус нарастания, 2 — зачатки листьев, 3 — зачаток пазушной почки, 4 — эпидермис, 5 — волоски, 6 — прокамбий, 7 — первичная кора, 8 — сердцевина, 9 — первичная ксилема, 10 — трахеиды с колышевыми утолщениями

Проводящая система почки служит непосредственным продолжением проводящей системы расположенного под ней междоузлия. Оно всегда сильно укорочено; его длина не превышает 4—6 мм. На этом протяжении можно проследить все этапы формирования анатомической структуры, которая лишь в основании междоузлия приобретает признаки, характерные для сформированных однолетних побегов яблони. Дифференциация тканей в периферической части этого междоузлия опережает дифференциацию центрального цилиндра.

В верхней части междоузлия проводящий цилиндр представлен совокупностью отдельных листовых следов, идущих из почки, в которых еще не полностью произошла дифференциация проводящих элементов из прокамбия, особенно у сортов со слабой морозустойчивостью (Шафран-китайка, Папироква), характеризующихся замедленными темпами развития. Лубяной склеренхимы нет. Инициальные клетки будущих волокон почти не различимы. Ближе к основанию междоузлия намечаются группы клеток с утолщенными и слегка одревесневшими стенками, образующие наружную механическую обкладку листовых следов. Еще до завершения дифференциации первичных ксилемы и флоэмы в листовых следах закладывается камбий и возникают вторичные проводящие элементы. В нижней части междоузлия формируется сплошное кольцо проводящих тканей, состоящее в основном из элементов камбального происхождения.

На продольных срезах почки и верхних междоузлий побега можно видеть все разнообразие проводящих элементов древесины.

В верхней части почки трахеиды несут кольчатые и спиральные утолщения. В основании почки появляются также трахеиды с лестничными порами, обилие которых отмечено в расположении чиже междоузлии. В базипетальном направле-

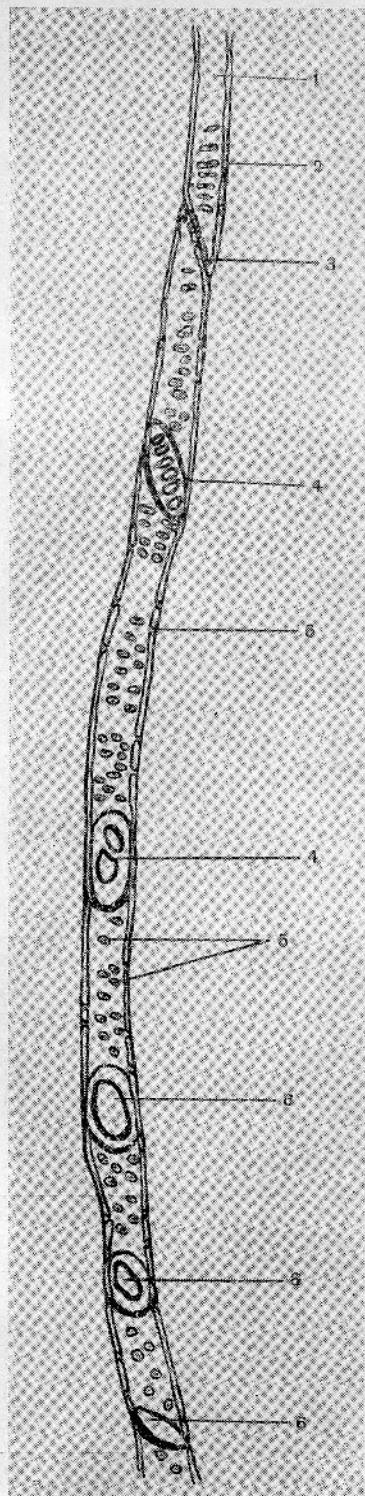


Рис. 3. Строение сосуда в последнем междоузлии побега под верхней пазушной почкой: 1 — нижний конец трахеиды с лестничными порами, 2 — лестничные поры, 3 — верхний членник сосуда, 4 — лестничные перфорации, 5 — окаймленные поры, 6 — простая перфорация

Таблица 1  
Диаметр сосудов и их число на 1  $\text{м} \cdot \text{м}^2$  поперечного среза древесины молодых побегов Пепина шафранного\*

| диаметр<br>соков, м  | Прирост древесины   |              |                      |                     |                     |     | поздняя<br>разница<br>$M \pm m$ | $t$ | 1-й год (1959 г.)    |     |                      |                     |                      |     |
|--|---------------------|--------------|----------------------|---------------------|---------------------|-----|---------------------------------|-----|----------------------|-----|----------------------|---------------------|----------------------|-----|
|  | 2-й год (1959 г.)   |              |                      | ранняя<br>$M \pm m$ |                     |     |                                 |     | поздняя<br>$M \pm m$ |     |                      | ранняя<br>$M \pm m$ |                      |     |
|  | ранняя<br>$M \pm m$ | $t$          | поздняя<br>$M \pm m$ | $t$                 | ранняя<br>$M \pm m$ | $t$ | поздняя<br>$M \pm m$            | $t$ | ранняя<br>$M \pm m$  | $t$ | поздняя<br>$M \pm m$ | $t$                 | поздняя<br>$M \pm m$ | $t$ |
| А. Число сосудов на 1 $\text{м} \cdot \text{м}^2$ поверхности ( $n = 50$ ) |                     |              |                      |                     |                     |     |                                 |     |                      |     |                      |                     |                      |     |
| 2  | 563,6 ± 23,9        | 1,6          | 175,7 ± 12,2         | 1,1                 | 963,0 ± 19,3        | 2,5 | 189,1 ± 14,5                    | 1,5 | 941,3 ± 26,6         | 8,1 | 173,9 ± 12,3         | 5,0                 |                      |     |
| 4  | 510,7 ± 22,7        | 10,3         | 156,1 ± 11,5         | 7,0                 | 884,4 ± 24,5        | 5,8 | 160,8 ± 10,9                    | 3,0 | 1243,3 ± 26,1        | 2,6 | 273,9 ± 15,8         | 3,8                 |                      |     |
| 6  | 839,1 ± 22,3        | 2,7          | 304,3 ± 16,2         | 2,6                 | 1086,9 ± 24,6       | 0,8 | 217,4 ± 15,1                    | 1,8 | 1073,9 ± 58,4        | 2,3 | 378,2 ± 22,3         | 2,2                 |                      |     |
| 8  | 982,2 ± 24,2        | 0,6          | 347,8 ± 13,5         | —                   | 1055,2 ± 14,1       | —   | 182,6 ± 11,1                    | 2,6 | 1217,3 ± 18,4        | 1,6 | 434,7 ± 12,3         | —                   |                      |     |
| 10   | 956,1 ± 37,5        | 313,0 ± 18,3 | 1065,2 ± 26,9        | 3,6                 | —                   | —   | 230,4 ± 14,7                    | 5,8 | 1291,3 ± 42,1        | —   | 400,0 ± 22,9         | 15,7                |                      |     |
| 12   | 942,5 ± 23,2        | —            | 469,5 ± 26,1         | 4,8                 | 1210,8 ± 30,0       | —   | 400,0 ± 25,2                    | —   | 1245,6 ± 20,1        | —   | 876,1 ± 20,8         | —                   |                      |     |
| 14   | 891,3 ± 21,8        | 1,6          | 554,3 ± 17,8         | 2,7                 | —                   | —   | —                               | —   | 1028,2 ± 23,6        | 7,0 | —                    | —                   |                      |     |
| Б. Диаметр сосудов, $\text{мк}$ ( $n = 20$ )                               |                     |              |                      |                     |                     |     |                                 |     |                      |     |                      |                     |                      |     |
| 2  | 22,2 ± 0,5          | 3,2          | 26,9 ± 0,9           | —                   | 28,5 ± 1,6          | 2,3 | 23,8 ± 1,3                      | 1,4 | 23,8 ± 1,0           | 1,2 | 15,7 ± 1,3           | 0,4                 |                      |     |
| 4  | 26,1 ± 1,1          | 1,1          | 26,9 ± 1,3           | 3,3                 | 32,9 ± 1,1          | 3,2 | 21,7 ± 0,8                      | —   | 21,9 ± 1,3           | 2,1 | 16,4 ± 0,9           | 0,4                 |                      |     |
| 6  | 24,5 ± 0,9          | —            | 21,3 ± 1,0           | 2,0                 | 27,5 ± 1,3          | 0,9 | 21,5 ± 1,0                      | 0,6 | 25,7 ± 1,3           | 1,7 | 17,1 ± 1,2           | 2,4                 |                      |     |
| 8  | 24,5 ± 1,1          | 0,8          | 24,3 ± 1,1           | 3,0                 | 29,2 ± 1,2          | 2,6 | 20,5 ± 1,1                      | 1,4 | 23,5 ± 0,6           | 0,3 | 14,2 ± 0,2           | 1,9                 |                      |     |
| 10   | 26,9 ± 1,3          | 1,6          | 20,1 ± 0,9           | —                   | 25,0 ± 1,1          | 1,7 | 18,5 ± 0,9                      | —   | 22,7 ± 1,6           | —   | 15,9 ± 0,9           | —                   |                      |     |
| 12   | 23,1 ± 1,1          | 2,7          | 20,1 ± 0,9           | 0,6                 | 22,4 ± 1,1          | —   | 19,2 ± 1,0                      | —   | —                    | —   | —                    | —                   |                      |     |
| 14   | 21,9 ± 0,7          | —            | 19,2 ± 1,1           | —                   | —                   | —   | —                               | —   | —                    | —   | —                    | —                   |                      |     |

\*  $M$  — средняя арифметическая,  $m$  — вероятная ошибка средней арифметической,  $n$  — число измерений,  $t$  — достоверность разницы между двумя средними арифметическими, определяемая по формуле  $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$ . Различия достоверны, если  $t > 3$ . Буквенные обозначения заимствованы из книги Н. А. Прохинского [13].

ни трахеиды сменяются сосудами, которые могут быть составлены различными типами члеников. Верхний конец сосуда заострен наподобие трахеиды и сообщается с расположенным выше трахеидами с помощью окаймленных пор. На нижнем конце этого членика сосуда формируется лестничная перфорация, состоящая из нескольких прободений. В нижних по вертикали члениках того же сосуда наблюдаются постепенное уменьшение числа перфораций до одной и такой же постепенный переход от лестничной поровости к очередной, наиболее характерной для древесины яблони. Общий вид такого сосуда, состоящего из члеников, имеющих различное строение и образованных клетками камбия, находящимися на разных этапах онтогенеза, показан на рис. 3.

Подобная картина наблюдается также при рассмотрении проводящих элементов древесины, примыкающих друг к другу в радиальном направлении.

Развитие проводящей системы яблони, как и у всех рассеяннососудистых пород, осуществляется очень быстро. Примитивные признаки строения древесины заметны лишь в самых внутренних участках побега, на границе с сердцевиной, тогда как в остальной части прироста сосуды имеют уже типичное строение и примеров ретенций почти нет.

Весной, после периода покоя, деятельность камбия возобновляется в молодых побегах яблони до появления листьев, под боковыми почками, а затем распространяется вниз по междоузлиям, причем наиболее интенсивный прирост древесины отмечен со стороны почки, поэтому под узлами всегда возникает небольшое утолщение побега с обилием паренхимных элементов [5]. Отложение новых элементов древесины спачала носит прерывистый характер, и только когда весь камбий становится деятельным, граница прироста древесины выравнивается.

В первый период вегетации камбий откладывает преимущественно сосуды и паренхимные клетки сердцевинных лучей. В конце мая и первой половине июня он образует все гистологические элементы древесины, среди которых преобладают древесинная паренхима и волокнистые трахеиды, а число сосудов на единицу поверхности поперечного среза древесины постепенно уменьшается. По времени этот период совпадает с началом деятельности феллогена, который закладывается в клетках эпидермиса между 10 и 15 июня. К 18 июня 1959 г. примерно 5—7 нижних междоузлий побегов всех исследованных сортов яблони имели 1—3 ряда клеток пробки.

В анатомическом строении древесины верхних и нижних междоузлий однолетних и двулетних побегов наблюдаются некоторые количественные различия.

Подсчеты числа сосудов по междоузлиям показали, что в основании побегов образуется минимальное число их. В средней части побегов число сосудов увеличивается и почти не меняется до предпоследнего междоузлия (табл. 1, А). Общая площадь просветов сосудов на 1  $\text{мм}^2$  поверхности поперечного среза древесины в верхних междоузлиях однолетнего побега немного больше, чем в его основании. Это различие в основном вызвано увеличением числа сосудов, так как в изменении размеров их диаметров закономерности нет (табл. 1, Б).

В древесине второго года прироста суммарная площадь просветов сосудов, достигнув максимальных размеров в средней части побега (6—8-е междоузлия), снова уменьшается к верхушке (табл. 2).

Общая площадь просветов сосудов возрастает с увеличением ярусности побега, это отчетливо видно при сравнении однолетней древесины побегов прироста 1958 г. с древесиной побегов, развившихся из

Таблица 2

**Суммарная площадь просветов сосудов на 1  $\text{мм}^2$  поперечного среза  
древесины Пепина шафранного**

| №<br>междо-<br>узлия | Прирост древесины, % |         |                   |         |                   |         |
|----------------------|----------------------|---------|-------------------|---------|-------------------|---------|
|                      | 1-й год (1958 г.)    |         | 2-й год (1959 г.) |         | 1-й год (1959 г.) |         |
|                      | ранняя               | поздняя | ранняя            | поздняя | ранняя            | поздняя |
| 2                    | 0,21                 | 0,10    | 0,58              | 0,08    | 0,41              | 0,03    |
| 4                    | 0,25                 | 0,09    | 0,72              | 0,03    | 0,47              | 0,05    |
| 6                    | 0,38                 | 0,14    | 0,64              | 0,08    | 0,56              | 0,08    |
| 8                    | 0,44                 | 0,17    | 0,71              | 0,06    | 0,51              | 0,07    |
| 10                   | 0,48                 | 0,12    | 0,52              | 0,03    | 0,51              | 0,08    |
| 12                   | 0,38                 | 0,20    | 0,47              | 0,10    | —                 | —       |
| 14                   | 0,34                 | 0,20    | —                 | —       | —                 | —       |

верхних пазушных почек в течение 1959 г. В. А. Паланджян и Б. М. Тер-Абрамян, отметившие такую же закономерность у других древесных пород, объясняют ее усилением ксероморфности строения верхних участков побегов [14, 15].

В каждом междоузлии побега численность сосудов и суммарная площадь их просветов на единицу поверхности уменьшаются по направлению к внешней границе годичного прироста. Такая закономерность наблюдается и в древесине двулетних побегов (см. табл. 1, А, 2).

В изменении числа паренхимных элементов имеется другая тенденция. Число паренхимных клеток в поздней древесине, как правило, значительно выше, чем в древесине, образованной весной (табл. 3).

Изменение числа паренхимных элементов на протяжении всего побега по вертикали не подчинено строгой закономерности, поэтому количество паренхимы в разных междоузлиях побега сильно варьирует. В последующем годичном кольце древесины одного и того же междоузлия число паренхимных клеток обычно увеличивается.

Число сердцевинных лучей, пересекающих 1  $\text{мм}$  окружности годичного кольца древесины на границе с камбимальной зоной, увеличивается к верхушке побега постепенно, поэтому достоверные различия можно установить только при сравнении нижних междоузлий с самыми верхними. В средней части побегов различия в числе сердцевинных лучей не достоверны (табл. 4).

В двулетней древесине подобной закономерности в изменении числа сердцевинных лучей отметить не удается.

В конце сезонной деятельности камбий образует в основном механические элементы, небольшое число узкопросветных сосудов и единичные клетки древесинной паренхимы. Эта обедненная сосудами и паренхимой зона поздней древесины составляет у Пепина шафранного в основании и средней части побегов около 20—25% ширины годичного кольца, а в верхних междоузлиях, с небольшим приростом в толщину, даже 30—50%. Видимо, образование этой древесины начинается примерно в одно время по всему побегу, когда прекращается его верхушечный рост. Формированием этой периферической зоны древесины заканчивается развитие годичного кольца, и камбий переходит в состояние покоя.

У Шафран-китайки и некоторых побегов Папировки поздняя древесина годичного кольца мало отличается от его ранней древесины.

Таблица 3

Число клеток древесинной паренхимы на 1  $\text{мм}^2$  поперечного среза древесины молодых побегов Пепина шафранного ( $n=50$ )

| №<br>меж-<br>доуз-<br>лия | 1-й год (1958 г.) |      |              |     | 2-й год (1959 г.) |     |               |     | Прирост древесины |     |           |     | 1-й год (1959 г.) |     |           |     |
|---------------------------|-------------------|------|--------------|-----|-------------------|-----|---------------|-----|-------------------|-----|-----------|-----|-------------------|-----|-----------|-----|
|                           | ранняя            |      | поздняя      |     | ранняя            |     | поздняя       |     | ранняя            |     | поздняя   |     | ранняя            |     | поздняя   |     |
|                           | $M \pm m$         | $t$  | $M \pm m$    | $t$ | $M \pm m$         | $t$ | $M \pm m$     | $t$ | $M \pm m$         | $t$ | $M \pm m$ | $t$ | $M \pm m$         | $t$ | $M \pm m$ | $t$ |
| 2                         | 575,7 ± 29,7      | 13,2 | 506,1 ± 34,1 | 0,7 | 500,0 ± 30,9      | 3,0 | 1191,3 ± 32,7 | 8,0 | 347,8 ± 22,1      | —   | —         | —   | 1117,3 ± 19,3     | 4,5 | —         | —   |
| 4                         | 156,1 ± 10,9      | 10,7 | 533,2 ± 13,8 | 8,1 | 636,9 ± 33,2      | 3,6 | 1304,4 ± 23,4 | —   | 230,4 ± 13,7      | —   | —         | —   | 665,2 ± 45,8      | 5,7 | —         | —   |
| 6                         | 491,3 ± 29,0      | 3,3  | 739,1 ± 21,2 | 2,8 | 486,9 ± 24,3      | 0,7 | 1296,0 ± 47,6 | 4,6 | 391,3 ± 24,6      | —   | —         | —   | 717,3 ± 41,3      | 1,0 | —         | —   |
| 8                         | 360,8 ± 25,4      | —    | 903,7 ± 56,1 | 6,6 | 460,8 ± 26,6      | —   | 986,9 ± 46,1  | 4,3 | 347,8 ± 23,4      | —   | —         | —   | 691,3 ± 35,3      | 1,5 | —         | —   |
| 10                        | 369,5 ± 16,6      | 5,1  | 476,6 ± 32,9 | 4,2 | 421,7 ± 27,3      | 2,3 | 1245,6 ± 38,2 | 6,9 | 204,3 ± 13,5      | —   | —         | —   | 397,8 ± 14,1      | 7,7 | —         | —   |
| 12                        | 608,6 ± 43,9      | —    | 695,6 ± 39,1 | 3,5 | 469,5 ± 18,3      | —   | 1534,7 ± 27,8 | —   | 208,7 ± 14,0      | —   | —         | —   | 565,2 ± 31,2      | 4,8 | —         | —   |
| 14                        | 673,9 ± 25,9      | —    | 554,3 ± 5,9  | —   | —                 | —   | —             | —   | 469,5 ± 5,6       | —   | —         | —   | —                 | —   | —         | —   |

Таблица 4

Число сердцевинных лучей, пересекающих 1 мм окружности годичного кольца древесины вблизи камбальной зоны Пепина шафранного ( $n=20$ )

| №<br>междо-<br>узлия | Прирост древесины |     |                   |     |                   |     |
|----------------------|-------------------|-----|-------------------|-----|-------------------|-----|
|                      | 1-й год (1958 г.) |     | 2-й год (1959 г.) |     | 1-й год (1959 г.) |     |
|                      | $M \pm m$         | $t$ | $M \pm m$         | $t$ | $M \pm m$         | $t$ |
| 2                    | 16,2±0,7          | 1,6 | 16,5±0,8          | 0,0 | 27,0±1,3          | 1,3 |
| 4                    | 18,2±1,0          | 1,0 | 16,5±1,1          | 0,6 | 24,7±1,1          | 1,5 |
| 6                    | 19,7±1,4          | 0,4 | 17,5±1,1          | 1,2 | 26,7±1,0          | 1,5 |
| 8                    | 20,5±1,4          | 2,6 | 19,2±0,9          | 1,2 | 29,0±1,1          | 1,8 |
| 10                   | 25,7±1,4          | 2,1 | 20,7±0,9          | 1,5 | 26,5±0,9          | 3,0 |
| 12                   | 30,0±1,5          | 0,6 | 22,7±0,7          | —   | 30,0±1,8          | 3,8 |
| 14                   | 31,2±0,8          | —   | —                 | —   | 39,2±1,6          | —   |

Большое число сосудов и клеток древесинной паренхимы встречается вблизи камбальной зоны. Понижение температуры, происходящее обычно в конце вегетационного периода, видимо, заставляет камбий сразу прекратить новообразование элементов, поэтому у деревьев этих сортов, отличающихся слабой морозоустойчивостью [16], последний этап сезонной деятельности камбия оказывается укороченным, и структурные особенности годичного кольца древесины не успевают окончательно оформиться. Такие побеги, на наш взгляд, можно назвать невызревшими.

### Выводы

1. Развитие проводящей системы побегов начинается еще в почке, в которой уже в осенне-зимний период имеются первичные проводящие элементы, дифференцировавшиеся из прокамбия.

2. Проводящий цилиндр последнего междоузлия однолетнего побега в его верхней части представлен совокупностью отдельных листовых следов, служащих непосредственным продолжением проводящей системы верхней пазушной почки.

3. В зависимости от ярусности междоузлия и побега происходят изменения в количественных соотношениях между элементами, слагающими древесину.

4. Численность сосудов и размеры суммарной площади их просветов на поперечных срезах древесины, за редкими исключениями, возрастают от нижних междоузлий к верхним; что, по мнению некоторых исследователей [14, 15], объясняется усилением ксероморфности строения верхних участков побега. Подобная закономерность наблюдается также в изменении числа сердцевинных лучей на единицу длины окружности годичного кольца древесины в однолетних побегах яблони.

5. Количественные соотношения между гистологическими элементами древесины меняются в пределах годичного кольца в зависимости от времени их образования вследствие определенной периодичности в деятельности камбия. Весной он образует максимальное число сосудов. В начале и середине лета преобладающими становятся паренхимные элементы в связи с появлением запасающей функции древесины. В конце вегетационного периода повышается активность камбия в образовании механических элементов, составляющих пограничную зону

поздней древесины, которая хорошо выражена у зимостойких яблонь и значительно хуже представлена у сортов южного происхождения, отличающихся слабой морозоустойчивостью [5]. Слабое развитие зоны поздней древесины, видимо, можно считать наиболее характерной особенностью невызревших побегов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Васильев И. М. Зимостойкость растений. Изд-во АН СССР, М., 1953.
2. Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. «Наука», М., 1964.
3. Метлицкий З. А. Зимние повреждения плодовых деревьев. Сельхозгиз, М., 1956.
4. Резиличенко А. Г. Биология плодовых и ягодных культур. Учпедгиз, М., 1958.
5. Лотова Л. И. О значении анатомических признаков для диагностики морозоустойчивости яблонь. Научные доклады высшей школы, серия «биологические науки», № 4, 1964.
6. Яценко Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1954.
7. Лотова Л. И. Анатомическое исследование коры высокорослых и низкорослых яблонь. Вестник Московского университета, серия биологии, почвоведения, № 3, 1959.
8. Лотова Л. И. Сравнительноанатомическое исследование древесины высокорослых и карликовых форм яблони (*Malus*). Ботанический журнал, 43, № 12, 1958.
9. Guttenberg H. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Berlin, 1960.
10. Kalbe L. Histogenetische Untersuchungen an Sproßvegetationspunkten dicotiler Holzpflanzen. Flora, 152, Nr. 2, 1962.
11. Esau K. Plant anatomy. New York, 1953.
12. Кондратьева Мельвиль Е. А. О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Ботанический журнал, 41, № 9, 1956.
13. Плохинский Н. А. Биометрия. Изд-во Сибирского отделения АН СССР, Новосибирск, 1961.
14. Паланджян В. А. Влияние повышенной влажности атмосферы на некоторые анатомические признаки побегов ильма эллиптического. Предварительное сообщение. Известия Академии наук АрмССР, биологические науки, 12, № 4, 1959.
15. Паланджян В. А. и Тер Абрамян Б. М. Ксероморфность водопроводящей системы различных ярусов ствола некоторых древесных пород. Известия Академии наук АрмССР, биологические науки, 14, № 2, 1961.
16. Сорта плодовых и ягодных культур. Под ред. А. Н. Веньяминова. Сельхозгиз, М., 1953.

Поступила в редакцию  
24. 5 1965 г

Кафедра  
высших растений