



Биолог. журн. Армении, 3 (69), 2017

## ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ПЛАКУЧЕЙ ФОРМЫ *MORUS ALBA* L.

Г.Г. ОГАНЕЗОВА, М.М. ГРИГОРЯН

Институт ботаники имени А. Тахтаджяна НАН РА  
marina-oganezova@rambler.ru

Происхождение плакучих форм многих видов древесных пород генетически детерминировано. Геотропизм этих форм обусловлен перестройкой анатомической структуры побегов. В отличие от обычных форм, у них замедляется дифференциация механических тканей как в зоне ксилемы, так и в зоне перидермы, более того, асимметрия расположения механических элементов у плакучей формы *Morus alba* по сравнению с нормой значительно возрастает.

*Morus alba* – плакучая форма – асимметрия дифференциации структуры побега

Մեծ թվով ծառաբույսերի լացող ձևերի ծագումնաբանությունը որոշվում է գենետիկորեն: Այդ ձևերի գեոտրոպիզմը պայմանավորված է ընձյուղների անատոմիական կառուցվածքի ձևափոխություններով: Ի տարբերություն սովորական ձևի, թթենի սպիտակ լացող ձևի մոտ մեխանիկական հյուսվածքների առաջացումն ավելի դանդաղ է ընթանում քսիլեմի և պերիցիկլի հաստվածներում: Բացի այդ, մեխանիկական տարրերի անհամաչափությունը լացող թթենու մոտ մեծանում է:

*Morus alba* – լացող ձև – ընձյուղի տարբերակման անհամաչափություն

The origin of weeping forms of many tree species is genetically identified. Geotropism of their grow form is stipulated by restructuring of the shoots anatomy. In this case cambium and pericycle activity is less: number and quality of the mechanical tissues, especially in xylem, were decreased. Furthermore – the asymmetric arrangement of mechanical components in weeping form of *Morus alba* was increased.

*Morus alba* – weeping form – asymmetry of shoot structure differentiation

В декоративном садоводстве широко используются морфологические вариации видов. Одной из них является плакучая форма, довольно распространенная у целого ряда древесных, среди которых и шелковица белая – *Morus alba* L. Известны работы по происхождению плакучих форм, в частности, у шелковицы. Например, Reches S. & al. [7] обнаружили у плакучих форм шелковицы асимметричное распределение гормонов в пределах кроны. В работе Yamanouchi & al. [8] выявлена генетическая основа изменения направления роста побегов – “плакучесть” кодируется одним рецессивным геном. Известен также опыт изменения ориентации роста побегов яблони и тополя за счет механического воздействия на растения [5]. Примером такого воздействия являются и “бонсаи”.

Внешние изменения такого рода должны отражаться на внутренней структуре растения. Нашей задачей является выявление тех изменений в анатомической структуре побеговой системы *Morus alba*, которые появляются у плакучей формы по сравнению с побегами деревьев обычного габитуса.

**Материал и методика.** Материалом исследования были нормальная и плакучая формы женских особей шелковицы из коллекции ботанического сада Института ботаники имени А. Тахтаджяна НАН РА.

Крона *Morus alba* формируется из системы симподиально сменяющих друг друга ветвей, которые могут моноподиально нарастать в течение нескольких лет, образуя скелетные оси дерева. Обычно 1 или 2 (3) оси занимают лидирующее положение, определяя форму кроны шелковицы. Ответвления от веток первого порядка могут развиваться как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. Пространство между ними заполняется многочисленными побегами обогащения 2-4 и далее порядков.

В Армении плакучая форма шелковицы – результат прививки плакучей формы к стволу части деревьев обычного габитуса. От основания привоя развиваются моноподиально нарастающие геотропные побеги (жировые). В первый год развития они не ветвятся. В последующие годы от них ответвляются побеги обогащения, у которых сочетаются моноподиальный и симподиальный типы роста.

Работа состояла из двух этапов – изучения состава почек (почечный анализ) и анатомической структуры побегов. Почечный анализ представляет собой изучение количества и типа почечных чешуй до точки роста побега, сравнение полученных данных у шелковицы нормального габитуса с таковыми у плакучей формы. Сбор почек проводился в марте 2016 года.

У деревьев с обычным габитусом анатомически изучались апикальные участки однолетних ростовых побегов и побегов обогащения первого порядка. У деревьев плакучей формы изучались апикальные участки одно- и двулетних ростовых (жировых) побегов, такие же участки у однолетних побегов обогащения первого порядка. Сбор образцов с деревьев обычного габитуса проводился 7 апреля и 26 августа 2016 года, для плакучей формы – в те же сроки и лишь для однолетних жировых побегов – 10 июля 2016 года. Применялась обычная методика сравнительно-анатомических исследований с помощью микроскопа Olimpus. Фотографии выполнены на микроскопе Medisar.

**Результаты и обсуждение. Почечный анализ.** Почки деревьев нормально-го габитуса состоят из 2-3 жестких, пигментированных чешуй, за которыми следует 2-3 зачатка листа, между которыми развиваются прозрачные тонкие чешуи (быстро опадающие прилистники). За ними располагается точка роста побега. Почка плакучей формы содержит до 10 жестких чешуек с постепенно уменьшающимися размерами, после которых сразу следует точка роста побега. Таким образом, почка плакучей формы более защищена от внешней среды, чем почка обычной формы шелковицы. Это означает, что плакучие формы сформировались в более сложных экологических условиях, чем обычная шелковица белая, современный ареал которой охватывает теплоумеренные области Азии. Считается, что первоначальный ареал вида охватывал средний пояс гор Восточного Китая. Но это дерево культивируется с очень древних времен, что привело к резкому распространению вида и его встраиванию в естественные растительные сообщества гораздо более широкой области. Может быть, именно более жесткие условия среды стали причиной мутации, приведшей к плакучей форме роста.

**Структура побегов *Morus alba* обычного габитуса. Весенний сбор.** Эпидерма апикального участка (1 узел) однолетнего побега на поперечном срезе представлена небольшими, слегка радиально вытянутыми клетками эпидермы с содержимым. Клеточные стенки эпидермы, особенно наружной, немного утолщены, кутикула тонкая, развиты простые одноклеточные волоски. Под эпидермой расположены 5 слоев округлых в контуре клеток с незначительным утолщением стенок,

заполненных содержимым. Затем следуют еще ~4-5 слоев морфологически сходных клеток, практически лишенных содержимого. Коровая паренхима более тонкостенная, составлена 3-4 слоями. Стела сомкнутая, волокна луба образуют скопления над флоэмой, у них слабоутолщенные клеточные стенки. Среди клеток коры и флоэмы встречаются простые одноклеточные млечники. В ксилеме сформированы вторичные и первичные проводящие элементы, расположенные по 2-3(4) в ряды. Иногда ряды смыкаются в группы. Вокруг проводящих элементов расположена вазицентрическая древесная паренхима, между группами проводящих клеток – механическая ткань с незначительным лигнифицированным утолщением клеточных стенок. Лучи не сформированы. Отмечены деления в перимедулярной зоне. Следует заметить некоторую асимметрию в дифференциации ксилемы (рис. 1а, б). Сердцевина составлена тонкостенной крупноклеточной паренхимой.



Рис. 1а. Норма. Весна. Апикальная часть 1-летнего побега, х40.

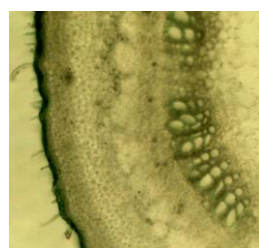


Рис. 1б. Фрагмент препарата на рис. 1а. х100.

На тангентальном срезе выявлено, что первые субэпидермальные 4-5 слоев – формирующаяся пластинчатая колленхима. Последующие слои – волокна перидермы. Проводящие элементы ксилемы представлены члениками сосудов с простыми перфорациями на поперечных стенках, очередной поровостью боковых стенок и трахеидами с довольно длинными кончиками и спиральным утолщением стенок. Протоксилема – трахеидами с кольчатым утолщением стенок. Длина члеников сосудов варьирует в пределах 0,25-0,4 мм, диаметр – 105-225 мкм. Диаметр трахеид – 25-60 мкм и 5-10 мкм.

**Летний сбор.** Эпидерма пока сохраняется, под ней формируется 3-слойная перидерма, сформированы чечевички. Клетки колленхимы теряют содержимое, на границе колленхимы среди клеток перидермы появляются клетки склереид с толстыми, пористыми, лигнифицированными стенками. Но они не образуют сплошного кольца – большая часть макросклереид сконцентрирована с той стороны, где заметно более активная дифференциация ксилемы, в остальной части побега эти клетки присутствуют фрагментами (рис. 2).

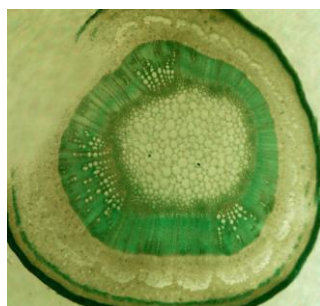


Рис. 2. Норма. Лето. Апикальная часть 1-летнего побега, х40.

Возможно, это результат трансформации перицикла, остальные клетки перицикла мало меняются. Среди клеток этой части коры появляются идиобласты с призматическими кристаллами и сохраняются клетки с друзами кристаллов кальция. Последние есть и среди клеток флоэмы. Клеточные стенки волокон луба значительно утолщаются. В ксилеме практически завершен процесс формирования годичного слоя. Проводящие элементы те же, что в весенний период. Просветы сосудов располагаются рядами, иногда группами или одиночные, диаметр самых крупных сосудов такой же, как в начале вегетации, древесная паренхима вазикентрическая, большая часть механической ткани представлена волокнами либриформа, есть волокнистые трахеиды, лучи однорядные, высокие. Асимметрия в дифференциации элементов ксилемы сохраняется. Сердцевина из тонкостенных, крупных клеток. Таким образом, основные изменения по сравнению с весенним сбором затрагивают структуру коры. В ксилеме резко увеличивается количество клеток механических тканей.

Структура побегов обогащения летнего сбора отличается от таковой у побегов первого порядка. У них нет слоя макросклерид, волокна луба с сильно утолщенными клеточными стенками, но очень малочисленные. Ширина как флоэмы, так и ксилемы примерно в два раза больше, чем у побегов 1 порядка, ширина лучей переменная – от 1- до 2-3-4-рядных.

**Структура жировых побегов плакучей формы *Morus alba*.** На образцах весеннего сбора в области 1 узла побега структурных отличий от таковых у растений обычного габитуса практически нет. Только в районе 4-5 узлов отмечено расширение промежутка между проводящими пучками, заполняемого паренхимой, то есть некоторая задержка в дифференциации камбия. Асимметрии дифференциации ксилемы здесь намного заметнее, чем у побегов нормы (рис. 3). В побегах обогащения плакучей формы 1-го года вегетации в районе 1-2 и 5 узлов с плодами отмечено следующее. В клетках эпидермы присутствуют кристаллы ромбовидной формы, число слоев колленхимы и перицикла немного больше, чем в жировом побеге. Волокна луба с незначительным, но заметным утолщением клеточных стенок. То есть, в побегах “обогащения” процесс дифференциации проводящих тканей протекает немного интенсивнее, чем в жировом побеге.



Рис. 3. Норма. Весна. Апикальная часть 1-летнего побега, х40.

**Летний сбор.** Отличительной особенностью этих образцов от таковых у растений с нормальным габитусом является: 1. отсутствие перидермы; 2. полное отсутствие макросклерид в коре побега; 3. асимметрия ксилемы становится еще более выраженной, чем в весеннем сборе – только три участка ксилемы выделяются своим нормальным развитием, более или менее значимым числом дифференцированных клеток; в остальной части стелы ширина древесины много уже, число

дифференцированных сосудов и других тканей древесины значительно меньше – не более 2-3 элементов с лигнификацией клеточных стенок. Отмечено также появление еще 1-2 сосудов, но они остаются тонкостенными, с целлюлозными клеточными стенками (рис.4 а,б).

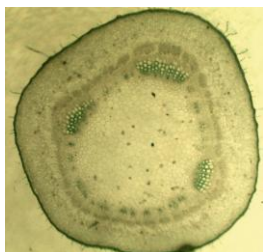


Рис. 4а. Форма. Лето. Апикальная часть 1-летнего побега, х40.

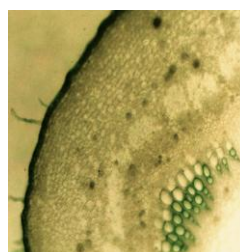


Рис. 4б. Фрагмент препарата на рис. 4а., х100.

Интересно отметить, что макросклериды в коре обнаружены в побегах плакучей формы только на второй год вегетации. При этом они не образуют непрерывного кольца, появляются только в части коры побега, повторяя неравномерность развития ксилемы, которая также сохраняется (рис. 5).

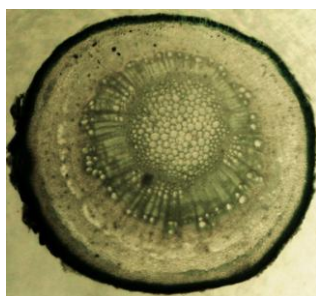


Рис. 5. Форма. Весна следующего года. Апикальная часть побега, х40.

Таким образом, для жировых (ростовых) побегов плакучей формы *Morus alba*, в отличие от растений обычной формы, характерно значительное усиление асимметрии процесса дифференциации производных образовательного кольца. А именно, в норме к концу первого года вегетации перицикл начинает производить макросклериды, у плакучих форм этого периода макросклериды отсутствуют. Асимметрия в деятельности камбия у плакучей формы очень значимая по сравнению с неплакучими формами шелковицы. Вероятно, это и есть причина формирования геотропизма (плакучести) ростовых побегов растения шелковицы белой.

Геотропизм ростовых побегов первого года вегетации, определяющий “плакучий” габитус шелковицы белой, является результатом усиления характерной для шелковицы асимметрии процессов дифференциации производных образовательного кольца – перицикла и камбия. Термин “образовательное кольцо” предложен Баранецким [1, 2]. Им обозначено кольцо меристемы, расположенное близ конуса нарастания побега между корой и сердцевинной, деления в котором происходят особенно интенсивно и дают начало в центральной части кольца – прокамбию, по периферии – перициклу и перимедуллярной зоне. Активные деления в периферических участках кольца отмечены не у всех таксонов.

Явления нарушений или иначе атипичных процессов дифференциации образовательного кольца обычны для растений с жизненной формой лиан [4]. Пучковость стелы однолетних побегов древесных родов барбарисовых (*Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*), которая интерпретировалась как результат происхождения от травянистых предков [6], объясняется феноменом снижения активности делений в камбиальной зоне при, наоборот, активном делении в зоне перицикла и в перимедулярной зоне [3]. Но, в отличие от плакучей формы шелковицы, у барбариса и других древесных родов этого семейства в зоне перицикла формируется мощное, многослойное кольцо пластинчатой колленхимы, что исключает формирование плакучести у видов этого рода.

Особенность структуры побегов плакучей формы шелковицы, вполне вероятно, связана с асимметрией распределения гормонов в побегах, обнаруженных Reches S. & al. [7], что в свою очередь является результатом гомозиготного состояния рецессивного гена, присутствующего в генотипе вида, то есть является генетически детерминированным [8].

*Исследование выполнено при финансовой поддержке ГКН МОН в рамках научной программы 15Т-1F325 “Эколого-биологические аспекты оценки декоративности древесных и использования их в озеленении”.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранецкий О.В. О так называемых биколлатеральных сосудных пучках. Киев, 67 с., 1899.
2. Баранецкий О.В. Проект терминологии в области анатомии растений. Докл. бот. секции XI съезда русских естествоиспытателей. Киев. 32 с., 1901.
3. Василевская В.К., Оганезова Г.Г. Особенности формирования структуры стебля древесных барбарисовых. Вестник ЛГУ. Ботаника, 15, 38-45. 1974.
4. Оганезова Г.Г. Об эволюции жизненных форм в семействе Berberidaceae s.l. Бот. журн., 60, 12, 1665-1675, 1975.
5. Borkowska B., Jankiewicz L.S. The influence of gravity on bud development in apple trees and in poplars. Acta agrobotanica. XXV, 2. p.185-194, 1972.
6. Himmelbaur W. Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. Denske. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat., K 89, S. 733-796, 1913.
7. Reches S., Leshem Y., Wurzbarger J. On hormones weeping: asymmetric hormone distribution and the pendulous growth habit of the weeping mulberry, *Morus alba* var. *pendula* // New Phytology. 73, p. 841-846, 1974.
8. Yamanouchi H., Koyama A., Machii H., Takyu T., Muramatsu N. Inheritance of weeping character and low frequency of rooting from cutting of the malberry variety “Shictaregewa” Plant breeding. 128, Is. 3. p. 321-323, 2009.

*Поступила 04.04.2017*