



В. И. ТОРЧИК, А. Ф. КЕЛЬКО, Г. А. ХОЛОПУК

РИЗОГЕНЕЗ

У ДЕКОРАТИВНЫХ
САДОВЫХ ФОРМ
ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
И СПОСОБЫ ЕГО
ИНТЕНСИФИКАЦИИ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Центральный ботанический сад

В. И. Торчик, А. Ф. Келько, Г. А. Холопук

РИЗОГЕНЕЗ

У ДЕКОРАТИВНЫХ
САДОВЫХ ФОРМ
ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
И СПОСОБЫ ЕГО
ИНТЕНСИФИКАЦИИ

Минск
«Беларуская навука»
2017

УДК [635.92:582.47]:631.535

Торчик, В. И. Ризогенез у декоративных садовых форм хвойных растений и способы его интенсификации / В. И. Торчик, А. Ф. Келько, Г. А. Холопук. – Минск : Беларуская навука, 2017. – 218 с. – ISBN 978-985-08-2103-4.

В монографии обобщены результаты многолетнего изучения ризогенеза более чем 100 культиваров хвойных видов в условиях Беларуси. Приводятся данные о естественной регенерационной способности стеблевых черенков, влиянии на ризогенез эндогенных факторов (тип черенка, сроки заготовки, форма кроны, интенсивность роста побегов маточных растений), а также показана роль экзогенных факторов (условия хранения до посадки, биологически активные вещества и фунгициды, вертикальный температурный градиент, состав субстрата) в ризогенезе.

Приводятся рекомендации по интенсификации вегетативного размножения перспективных культиваров.

Для научных работников, специалистов по размножению растений, преподавателей и студентов.

Табл. 50. Ил. 48. Библиогр.: 293 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук, доцент Н. В. Гетко,
доктор биологических наук В. В. Сарнацкий

ISBN 978-985-08-2103-4

© Торчик В. И., Келько А. Ф.,
Холопук Г. А., 2017

© Оформление. РУП «Издательский
дом «Беларуская навука», 2017

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

БАВ	– биологически активные вещества
ВТГ	– вертикальный температурный градиент
ИМК	– индолил-3-масляная кислота
ИУК	– 3-индолилуксусная кислота
НУК	– 1-нафтилуксусная кислота
ПАБК	– парааминобензойная кислота
ЭПБ	– эпибрассинолид
ЯК	– янтарная кислота

ПРЕДИСЛОВИЕ

Современное зеленое строительство невозможно представить без многочисленных садовых форм древесных растений. Среди них особое место принадлежит культиварам хвойных, имеющим высокую декоративность на протяжении года и включающих растения с разнообразной формой кроны, размером и окраской хвои, системой ветвления и другими морфологическими признаками. С их помощью формируют основу практически любой декоративной композиции, создаваемой при озеленении объектов различного назначения.

Постоянно изменяющиеся условия проживания и эстетическое восприятие объектов жизнедеятельности населением требуют постоянного обновления ассортимента декоративных растений для использования в декоративном садоводстве. Эта проблема наиболее актуальна для условий Беларуси, где местная дендрофлора отличается сравнительно небольшим разнообразием видов и форм. В связи с этим основным источником формирования и обновления ассортимента садовых форм древесных растений является их привлечение из стран СНГ, Западной Европы и Балтии.

В результате многолетней интродукции в ГНУ «Центральный ботанический сад НАН Беларуси» создана коллекция садовых форм хвойных растений, которая в настоящее время насчитывает более 250 культиваров. Большинство из них проявили достаточную устойчивость в местных условиях и сохранили высокую декоративность, что служит предпосылкой для их использования в зеленом строительстве [1–4].

Интродуценты на протяжении многих лет играют важную роль в садово-парковом строительстве Беларуси. Особенно востребованы культивары в условиях современных крупных городов, где постоянно сокращаются площади для создания традиционных зеленых устройств (парков, скверов, бульваров и т. д.). На смену им в практике зеленого строительства стали использовать мобильные формы с выращиванием растений в контейнерах, основу ассортимента которых составляют хвойные культивары. Однако широкая культура высокодекоративных растений по-прежнему сдерживается недостаточным количеством посадочного материала местной репродукции. В большей мере это касается трудно размножаемых форм, к которым относится большинство хвойных. Кроме того, многие декоративные формы представляют собой соматические мутации, декоративные качества которых сохраняются только при их вегетативном размножении путем черенкования.

Процесс образования придаточных корней у черенков сложный, малоизученный и в значительной степени зависит от климатических и погодных факторов. Такого рода исследования носят региональный характер и являются основополагающими при разработке оптимальных технологий размножения перспективных растений в новых природно-климатических условиях [5–8].

В настоящее время существует значительное количество научных работ по вегетативному размножению древесных растений, особенно лиственных. Однако большинство из них посвящено изучению видов, в то время как на размножение садовых форм внимание стали обращать сравнительно недавно. Кроме того, возникновение новых декоративных свойств у растений зачастую связано с глубокими физиологическими изменениями [9, 10], что может существенно сказываться на способности садовой формы к вегетативному размножению [10–14].

Вопросам размножения хвойных культиваров стеблевыми черенками в условиях нашей страны до недавнего времени также уделялось недостаточно внимания, вследствие чего отсут-

ствовали эффективные технологии производства посадочного материала. В связи с этим возникла необходимость изучения особенностей размножения ценных культиваров хвойных растений в условиях Беларуси и выявления путей интенсификации их репродукции.

В книге обобщен многолетний опыт изучения регенерационной способности у стеблевых черенков хвойных культиваров умеренной зоны, а также даны рекомендации по стимулированию ризогенеза.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РИЗОГЕНЕЗЕ И ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА ЕГО ЭФФЕКТИВНОСТЬ

Ризогенез – это способность к заложению, росту и развитию корней на черенках, важнейшее биологическое свойство растений, обеспечивающее при вегетативном размножении воспроизводство исходного индивидуума с сохранением его основных морфологических признаков.

Вегетативное размножение растений стало известно много веков назад благодаря наблюдениям за естественной способностью растений к самовозобновлению несекменным способом (например, путем укоренения веток, соприкасающихся с поверхностью земли, или с помощью клубней и луковиц), когда человек перешел к оседлому образу жизни и начал вести хозяйство [15]. Первые подробные записи о вегетативном размножении растений относятся примерно к 300 г. до н. э., когда древнегреческий естествоиспытатель Теофраст в своей работе «Исследование о растениях» описывал размножение растений, преимущественно древесных, стеблевыми черенками и прививкой. Римский писатель-эрудит Плиний Старший в труде «Естественная история» (1 в. н. э.) говорил о размножении разнообразных растений стеблевыми черенками, корневыми отпрысками и отводками [16]. Таким образом, способы вегетативного размножения известны, практикуются и совершенствуются уже более 2000 лет.

Сегодня наиболее широко используемым и несложным в исполнении способом вегетативного размножения декоративных древесных растений является укоренение стеблевых черенков (черенкование). Оно позволяет получить корнесобственный посадочный материал со всеми признаками материнского организма

из отделенных от него побегов, помещенных в особые условия, которые призваны обеспечивать поддержание жизнедеятельности черенка, его укоренение и рост молодого растения до момента пересадки на доращивание [15].

В основе черенкования лежит способность растений к регенерации и восстановлению целостности организма и утраченных органов из единичных соматических клеток или их комплексов [17]. Процесс регенерации у черенков начинается с образования субериновой пленки на поверхности среза, под которой формируется пробковый слой, что обеспечивает защиту черенка от проникновения в его ткани патогенных микроорганизмов и потерь влаги. Суберинизация и опробковение – первичные процессы эндогенной стадии ризогенеза, которая включает также каллусогенез и непосредственно ризогенез. В результате активного деления клеток на поверхности среза происходит утолщение нижней части черенка и формирование однородной паренхиматической беловатой ткани – каллуса [5, 6, 18].

В образовании каллуса могут принимать участие все живые ткани в районе поврежденного участка, и тогда вся поверхность среза одновременно покрывается каллусом (сплошное расположение каллуса), но в основном его развитие связано с деятельностью камбия. В последнем случае каллус сначала имеет форму кольцеобразного валика, который по мере разрастания может постепенно обволакивать всю поверхность среза (валикообразное расположение каллуса) [19–22]. При этом связи между типом расположения каллуса и способностью к адвентивному корнеобразованию у черенков не установлено, а отмечена лишь обратная зависимость между размером каллуса и укореняемостью черенков [20, 23]. Это может служить диагностическим признаком регенерационной способности черенков того или иного культивара при данном сроке размножения и укоренении в определенных условиях.

Черенки разных видов и форм растений имеют различные темпы и характер каллусогенеза, что определяется генетическими факторами, степенью одревеснения черенка, его размерами, содержанием питательных веществ, началом корнеобразования,

внешними условиями [21]. Так, у черенков растений с высокой регенерационной способностью, а также черенков, обработанных биологически активными веществами в оптимальной концентрации, образуется каллус небольших размеров в короткие сроки или же корнеобразование происходит без каллусогенеза, а у черенков растений со средней или низкой регенерационной способностью либо у черенков, заготовленных в неблагоприятные сроки, продолжительность формирования каллуса возрастает в несколько раз, и его размеры также увеличиваются [5, 24].

Каллус главным образом выполняет защитную функцию, а также является временнымместилищем питательных веществ, которые могут в дальнейшем использоваться для развития придаточных корней [5]. И чем быстрее происходит заживление среза на черенке, тем меньше возможность развития патогенной микрофлоры в его тканях и, соответственно, выше вероятность укоренения. Однако формирование каллуса еще не свидетельствует о том, что черенок укоренится. Например, стеблевые черенки псевдотсуги Мензиса *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco образуют за 30–40 дней крупный каллус, после чего могут в течение нескольких лет сохранять свежий вид и даже формировать прирост, но без появления корней [25].

Заключительным процессом эндогенной стадии корнеобразования является собственно ризогенез [24]. При этом у черенков большинства видов древесных растений отмечается образование бугорка меристемных клеток в камбиальной зоне на вершине сердцевинного луча. В результате митотических делений инициальных клеток камбиальной зоны образуется масса клеток, которая постепенно приобретает конусовидную форму. Далее происходит дифференциация меристемных клеток и формирование корневого зачатка со всеми тканевыми структурами корня – покровной ткани, коры, центрального цилиндра, клеток корневого чехлика. Формируются проводящие ткани, устанавливается их связь с проводящими тканями черенка, что, по мнению З. М. Асадулаева [26], возможно благодаря заложению бугорка меристемных клеток в непосредственной близости к флоэме и ксилеме материнской оси центрального цилиндра. После дифференциации

центрального цилиндра и заложения в нем камбия корневой зачаток переходит к вторичному радиальному росту. Развитие и рост корневого зачатка приводит к раздвижению клеток коровой паренхимы и покровных тканей и выходу его за пределы черенка. Таким образом завершается эндогенная стадия ризогенеза [11, 26–29].

Следует отметить, что кроме камбиальных клеток в образовании корневых зачатков могут принимать участие клетки других меристематических тканей. Так, у хвойных чаще всего зачатки корней формируются в камбии, реже – в эндодерме или других тканях, очень редко в каллусе, хотя корни при этом могут выходить из каллуса [5, 21].

Рост придаточных корней за пределами черенка составляет экзогенную стадию ризогенеза и включает фазу образования корней I порядка ветвления и фазу образования корней последующих порядков ветвления [20, 24, 30].

На поверхность черенка придаточные корни могут выходить из разных участков его заглубленной в субстрат части, что зависит от генетических, а также ряда эндогенных и экзогенных факторов. В связи с этим выделяют различные типы топографии адвентивных корней на черенках. Например, у черенков плодовых древесных растений – узловое, междоузловое, пяточное и смешанное расположение корней [26], у черенков лещины и розы в зависимости от сортовых особенностей отмечается рост корней из каллуса, над каллусом по побегу либо смешанное расположение [19, 31], у черенков некоторых декоративных форм хвойных видов – рост корней из каллуса, расположенного на поверхности среза, над каллусом или смешанное расположение в зависимости от культивара [23, 32].

Следует отметить, что тип расположения придаточных корней не связан с укореняемостью черенков [23], и, как отмечает, З. М. Асадулаев [26], корневые системы, образованные адвентивными корнями различной топографии, обеспечивают в будущем различную интенсивность роста и развития растения, а также приживаемость укорененных черенков после пересадки на доращивание. Так, более разветвленные корневые системы, которые

формируются у плодовых древесных растений при смешанном расположении придаточных корней, способствуют в дальнейшем более быстрому развитию молодого растения, нежели в случае образования узловых придаточных корней.

Таким образом, изучение морфологических особенностей каллусогенеза и адвентивного корнеобразования у стеблевых черенков декоративных хвойных интродуцентов позволяет выявить их регенерационную способность в зависимости от ряда эндогенных и экзогенных факторов и установить влияние этих факторов на продолжительность прохождения фаз экзогенного ризогенеза, что служит научной основой для разработки эффективных технологий производства посадочного материала ценных культиваров в питомниках Беларуси.

Следует отметить, что стеблевые черенки разных видов растений, сортов или форм и даже черенки, взятые с разных частей одного растения, проявляют различную активность регенерации и восстановления целостности организма, которая зависит от генетических факторов и условий укоренения [18, 33].

Цель изучения способности стеблевых черенков форм древесных растений к укоренению – установление общих закономерностей корнеобразования у черенков форм отдельных видов. Так, Е. В. Билык [34], опираясь на закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, разработанный Н. И. Вавиловым [35], предположила, что данные об укореняемости стеблевых черенков одной формы определенного вида позволяют судить об укореняемости стеблевых черенков других форм этого вида. Однако экспериментальная работа автора показала существенные различия в способности к корнеобразованию у стеблевых черенков форм одного вида. При этом укореняемость черенков форм ели сизой *Picea glauca* (Moench) Voss. составляет 11–77%, ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. – 0–72%, ели сибирской *Picea obovata* Ldb. – 21–40% [34]. Аналогичные результаты по изучению особенностей корнеобразования у черенков различных форм, принадлежащих к одному виду, получены многими исследователями [2, 6, 33, 36–41], что подтверждает зависимость активности регенерации и восстановления утраченных органов от генетических

факторов. Однако при наличии существенной разницы в укореняемости черенков форм одного вида все же выявлены некоторые закономерности в их способности к корнеобразованию в зависимости от жизненной формы. Так, стеблевые черенки стелющихся и низкорослых кустарников укореняются лучше, чем черенки небольших или высокоствольных деревьев [12, 34].

В целом по степени регенерационной способности стеблевых черенков растения делят на легко-, средне- и трудноукореняемые, укореняемость черенков которых составляет соответственно 80–100, 40–79 и менее 40% [12, 42, 43]. Однако такая классификация довольно условна, так как активность адвентивного ризогенеза у черенков в значительной степени зависит от ряда эндогенных и экзогенных факторов [42, 44–47] и в первую очередь от сроков заготовки черенков [2, 8, 48–51].

Чаще всего исследователи рекомендуют заготовку черенков в весенний период (апрель–май) [42, 52–60], однако для некоторых видов лучший результат достигается при размножении в середине лета [61, 62] либо при зимнем черенковании в условиях отапливаемой теплицы [44, 64–71]. Таким образом, оптимальный срок размножения для отдельных форм и видов следует устанавливать экспериментально.

При этом важно отметить, что при заготовке черенков в позд-незимний или ранневесенний период в случае отсутствия обогреваемых культивационных сооружений возникает необходимость их хранения до момента посадки на укоренение, пока температура наружного воздуха не достигнет 17–20 °С [2]. В Беларуси такие условия создаются, как правило, в мае. Главная цель при этом – сохранить черенки до посадки в том же физиологическом состоянии, что и в момент заготовки, обеспечив защиту от распространения фитопатогенных организмов и потерь влаги, так как обезвоживание в процессе хранения и поражение грибными болезнями приводят в дальнейшем к снижению способности к корнеобразованию [72, 73]. Для замедления физиологических процессов в черенках исследователи рекомендуют хранить их при низкой положительной температуре, например, на леднике, в холодильнике, подвале [2, 42, 52, 74]. Однако при этом некоторые

авторы утверждают, что черенки в одних условиях могут сохраняться лучше, чем в других, и отмечают, что, например, черенки форм клена остролистного *Acer platanoides* L. лучше хранить на леднике, чем в холодильнике [75]. Кроме того, ряд исследователей для защиты черенков от распространения болезней и потерь влаги во время хранения рекомендуют использовать для обработки срезов антитранспиранты на основе парафина, к которому добавляются вещества, придающие данному материалу большую пластичность (например, воск) [72]. Следует отметить, что указанные исследования проводились в отношении зимних черенков лиственных древесных растений. У большинства же хвойных видов хвоя на зиму не опадает, и испарение влаги у них во время хранения более интенсивное, так как осуществляется и через срезы, и через хвою, поэтому проблема потери влаги черенками в данном случае, на наш взгляд, более актуальна. В связи с этим важна степень обезвоживания черенков хвойных культиваров в процессе хранения, а также обработка их антитранспирантами и протравителями фунгицидного действия для сохранения способности к адвентивному корнеобразованию.

Готовность маточного растения к черенкованию разными авторами предлагается определять различными способами. Например, Р. Х. Турецкая [76] отмечает возможность определения срока черенкования по содержанию воды и водопоглощающей способности побегов, активности пероксидазы, содержанию аскорбиновой кислоты в побегах, а также содержанию азота и углеводов. Последний способ поддерживается также Н. А. Любинским [77]. При этом, однако, сами авторы установили, что черенки одних видов растений (яблоня, вишня, дуб и др.) лучше укореняются, когда в их тканях содержится значительное количество крахмала, в то время как черенки других видов растений (липа и др.) – когда крахмал практически отсутствует. Кроме того, D. B. Rowe и соавт. [78] показали, что даже у черенков, заготовленных с разных растений одного вида, наблюдаются различные зависимости укореняемости от обеспеченности азотом. Так, черенки сосны ладанной *Pinus taeda* L., взятые с одних растений, лучше всего укоренялись при максимальной обеспеченности азотом, с других растений –

наоборот, при минимальной, что авторы связывают с генетическими различиями между отдельными растениями. Д. А. Комиссаров [21] указывает на то, что срок черенкования древесных растений можно устанавливать по стадиям развития чечевичек на коре побегов, однако у некоторых видов растений чечевички на побегах отсутствуют.

Учитывая указанные недостатки приведенных способов определения сроков черенкования, а также то, что их использование в производственных условиях представляется достаточно трудоемким и непрактичным, наиболее простым способом признано определение оптимального срока черенкования в связи с интенсивностью роста побегов маточного растения, когда они имеют наиболее высокую физиологическую готовность к регенерации и формированию корней [5, 44, 79, 80]. При этом выделяют периоды глубокого покоя (начало января), вынужденного покоя (февраль–март), начала роста побегов, интенсивного роста побегов и окончания роста побегов [2]. Для многих форм хвойных видов свойственно также летнее затухание роста побегов, которое в условиях Беларуси отмечается в июле, после чего интенсивность роста побегов кратковременно возрастает и затем постепенно угасает [2, 81]. Каждая фаза развития характеризуется содержанием в тканях растения определенного количества фитогормонов различных групп, которые обуславливают активность всех физиологических процессов, протекающих в организме растения [82, 83], в том числе и готовность стеблевых черенков к адвентивному корнеобразованию.

В настоящее время выделяют несколько групп фитогормонов:

1) ауксины – регулируют рост стебля, образование и рост корней посредством контроля интенсивности деления клеток, обеспечивают цветение, развитие плодов, опадение листьев и плодов, торможение развития боковых почек, что, в свою очередь, обуславливает апикальное доминирование, а также участвуют в других процессах; вырабатываются в растущих тканях растения;

2) цитокинины – регулируют образование хлорофилловых зерен, синтез нуклеиновых кислот и белков, деление клеток, процессы мобилизации питательных веществ к местам их нако-