



Биолог. журн. Армении, 4 (69), 2017

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛАКУЧЕЙ ФОРМЫ БЕРЕЗЫ

Г.Г. ОГАНЕЗОВА, М.М. ГРИГОРЯН

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

Плакучесть видов рода *Betula*, также как и у рода *Morus* связана с деятельностью прокамбия и камбия. Для плакучей формы березы характерна задержка в развитии лубяных волокон (одной из механических тканей стелы) и замедление в смыкании кольца проводящей системы. У *B.pendula* побеги заполнения в основном “плакучие”, что выразилось в сходстве их анатомических структур по завершении годичного цикла роста. *B.litwinowii* с ее прямостоящими побегами больше отличается от этих двух видов берез. На примере видов *Morus* и *Betula* можно прийти к заключению, что причиной “плакучести” древесных форм являются вариации активности прокамбия и камбия и их производных.

Береза – плакучие формы – активность прокамбия и камбия

Betula ցեղի լացող ձևի, ինչպես նաև *Morus* ցեղի լացող ձևի առաջացումը կապված է պրոկամբիումի և կամբիումի գործունեության հետ: Կեչու լացող ձևի համար բնորոշ է լուբային թելիկների (սթեյի՝ կենտրոնական գլանի, մեխանիկական հյուսվածքներից մեկը) ուշացած զարգացումը և սթեյի օղակի ուշացած ձևավորումը: *Betula pendula*-ի սաղարթը լրացնող ընձյուղներն ունեն լացող հատկություն, որոնք տարվա անման սեզոնի վերջում նմանվում են իսկական լացող տեսակի անատոմիական կառուցվածքին: *Betula litwinowii*-ի ուղղաձիգ աճող ընձյուղները իրենց կառուցվածքով ավելի են տարբերվում վերոհիշյալ 2 տեսակներից: *Morus*-ի և *Betula*-ի օրինակով կարելի է գալ եզրահանգման, որ ծառատեսակների լացող ձևերը դրանք պրոկամբիումից և կամբիումից առաջացած հյուսվածքների ակտիվության տարբերության արդյունք են:

Կեչի – լացող ձև – պրոկամբիումի և կամբիումի ակտիվություն

Weeping form of birch, as of *Morus* species are related to procambium and cambium activity. The stem of Birch weeping form have more slow differentiation of secondary phloem (one of the mechanic tissues type) and ring of stele late formation. *Betula pendula* have weeping shoots too and their anatomical structure has similarity with same structure of real weeping form of Birch at the end of one year growing. *Betula litwinowii* with strong shoots is more different in the shoots anatomical structure than two others. One can conclude that the cause of existence of the weeping forms of trees is variability in procambium and cambium activity.

Birch – weeping form – procambium and cambium activity

Плакучие формы – излюбленный объект декоративного садоводства. У берез есть такая форма роста. В качестве исходного материала часто используют культивар березы повислой – *Betula pendula* Roth. “Youngii” и плакучую форму березы полезной – *Betula utilis* D. Don var. *jacquemontii* (Spach) H.J.P. Winkl. “Long

trank”. Побеги культиваров березы используют в качестве привоя на ствол или корневую шейку подвоя.

Происхождение плакучих и других форм, используемых в декоративном садоводстве, вероятнее всего, связано с выявлением рецессивных генов, то есть это генетически детерминированное явление. В естественных популяциях многих видов деревьев выщепляются особи с отличной от обычной для вида формой кроны. При семенном размножении эта особенность кроны наследуется [2]. Нас интересуют структурные особенности плакучих форм, механизм, обеспечивающий геотропизм их побеговой системы на примере березы.

Материал и методика. Материалом для исследования послужили побеги *B. pendula* (береза повислая) и плакучей формы березы, привитой на ствол *B. pendula*, растущих в ботаническом саду Института ботаники НАН РА. Точное происхождение формы неизвестно. Но между плакучей формой и березой повислой есть различия в побеговой системе. Побеговая система последней состоит из сочетания хорошо развитых аукси- и брахибластов. Симподиальная форма ветвления доминирует. У плакучих форм нет брахибластов, их побеги активно нарастают моноподиально. Судя по фотографиям в интернете, плакучий культивар “Long trunk” березы полезной также не имеет укороченных побегов – брахибластов.

Мужские сережки у всех берез развиваются из апикальных почек побегов. Уже в середине лета они сформированы. Женские сережки появляются только весной следующего года. У березы повислой они развиваются из почек, расположенных на брахибластах, а у изученной плакучей формы из боковых почек. Для березы повислой очень характерно развитие множества побегов обогачения с геотропной (повислой) формой роста. Это побеги 2-4 и далее порядков.

Для сравнения изучалась также береза Литвинова (*B. litwinowii* Doluch.). Побеговая система этого вида составлена ауксибластами, выраженных брахибластов нет. Моноподиальное нарастание 1-2 осей, формирующих крону, хорошо выражено. У ветвей второго, третьего порядков также преобладает моноподиальное нарастание. Для побегов обогачения, начиная с 4 порядка, характерна слабая повислость [3]. У молодых деревьев, только формирующих основу кроны, повислость не выражена.

Использованы сравнительно морфологический и сравнительно-анатомический методы. Изучено строение пазушных почек, сделан сравнительный почечный анализ для березы повислой, плакучей формы и березы Литвинова. Изучены анатомическое строение точек роста ауксибластов и двулетний брахибласт *B. pendula* (сборы 29.02. и 26.08. 2016 г.; 12.05.2017), побеги плакучей формы (те же сроки сбора) и *B. litwinowii* (сбор 26.08.2016 г.; 10.03. и 12.05. 2017 г.) на поперечных (ПС), тангентальных (ТС) и радиальных (РС) срезах. Параметры проводящих элементов приведены на основе среднестатистических данных. Использовалась обычная методика анатомических исследований на микроскопе “Olimpus”. Компьютерные фотографии выполнены с помощью микроскопа “Medisar”. Предельные параметры элементов ксилемы и механических тканей приведены на основании не менее 10 измерений.

Результаты и обсуждение. Почка. Пазушные почки берез относятся к закрытому типу. У березы повислой почка прикрыта 8 жесткими коричневыми чешуйками, которые, теряя окраску, постепенно удлиняются и утончаются. За ними следуют 2 зеленых листочка, между которыми развивается 1 прозрачная чешуйка. Все эти структуры прикрывают точку роста побега.

У пазушной почки березы Литвинова развиты 4 жесткие коричневые чешуйки, за ними – 4 более крупные, постепенно теряющие цвет и соответственно жесткость чешуйки. Затем 1 прозрачная чешуйка, 1 зеленый лист, 2 прозрачные чешуйки и еще 1 зеленый лист. Эти структуры прикрывают точку роста.

Пазушная почка плакучей формы также отличается от таковой березы повислой числом жестких наружных чешуй. Почка прикрыта 2 жесткими наружными чешуйками, затем следуют 2 более длинные и более тонкие чешуйки. Число зе-

ленных листочков с прозрачной чешуйкой между ними, прикрывающими точку роста, не отличается от таковых у березы повислой. То есть точка роста пазушной почки плакучей формы наименее защищенная по сравнению с таковыми у березы повислой и березы Литвинова. Но, судя по одинаковому количеству развитых зеленых листочков, степень готовности почек к росту у них сравнимая.

Betula pendula (береза повислая). Сбор 12.05. 2017. ПС. Весеннее отрастание побега под точкой роста (рис. 1). Эпидерма с многочисленными простыми и железистыми щитовидными волосками [10], с незначительным утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой. Под эпидермой располагаются 3 слоя колленхимы. Общая толщина эпидермы и колленхимы колеблется в пределах 120 мк. Устьица немногочисленны. Паренхима коры составлена 5-6 слоями, есть небольшие схизогенные полости и редкие идиобласты с друзами кристаллов кальция. Начинают формироваться чечевички. Стела пучковая. Волокна луба выделяются только отсутствием содержимого. Проводящие элементы ксилемы образуют радиальные ряды, иногда – группы, но клетки не полностью сформированы. Незначительные, слабо лигнифицированные утолщения клеточных стенок отмечены только у самых первых проводящих элементов. В следе листа таковых от 2 до 4 в ряду, в остальных пучках стелы от 1 до 2. Максимальный продольный размер постоянного проводящего пучка варьирует в пределах 1,9-2,1мм, тогда как этот размер пучка листового следа в пределах 2,5-3 мм. Очертания сердцевины неправильной формы, в ее клетках встречаются друзы кристаллов кальция.

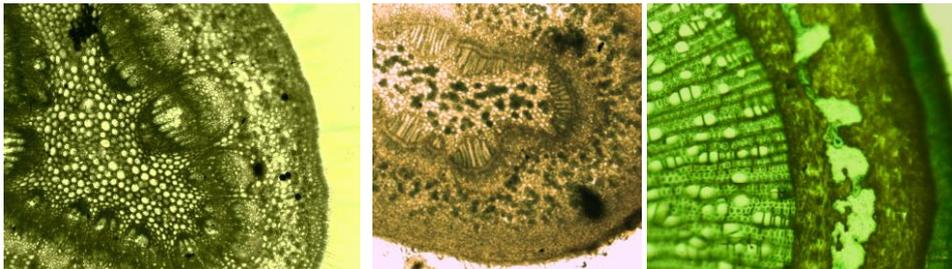


Рис. 1. Береза повислая, август, фрагмент ПС, май; х10. **Рис. 2.** Береза повислая, август, ПС точки роста; х 10. **Рис. 3.** Береза повислая, август, ПС точки роста; х 10.

Сбор 26. 08. 2016. ПС. Апикальная часть ауксибласта (рис. 2). Клетки эпидермы по форме слегка радиально вытянутые, с желтоватым содержимым. По сравнению с весенними побегами клеточные стенки у них более утолщенные, в остальном – без изменений. Под эпидермой – около 4-5 слоев пластинчатой колленхимы, далее – около 10 слоев с развитыми межклетниками и многочисленными идиобластами с друзами оксалата кальция. Стела пучковая. Клеточные стенки лубяных волокон немного утолщены. Многочисленные механические элементы ксилемы уложены в радиальные ряды. Между рядами этих клеток паренхимы лучей. В паренхиме сердцевины много идиобластов с друзами оксалата кальция. Ниже апикальной части на расстоянии ~1см (рис. 3) эпидерма без изменений, но ее содержимое более плотное, ярко-красного цвета, под ней ~10 слоев перидермы. Клетки феллемы с незначительным утолщением стенок, лишены содержимого, бесцветные. За перидермой следуют 2 слоя колленхимы, около 7 слоев коровой паренхимы с развитыми межклетниками, схизогенными полостями. Клетки твердого луба отличаются чрезвычайным утолщением стенок, их клеточная полость практически неразличима. Между группами лубяных волокон, которые сконцентрированы над флоэмой, располагаются крупноклеточные склереиды с пористым утолще-

нием клеточных стенок. Стела кольцевая. В ксилеме сосуды образуют радиальные ряды и группы. Контуры сосудов квадратные, прямоугольные, пятигранные. Диаметр крупных сосудов равен $\sim 0,07-0,06$ мм, мелких $\sim 0,015$ мм. Волокнистые трахеиды обильные, древесная паренхима в основном апотрахеальная: терминальная, диффузная, иногда – вазикентрическая. Лучи однорядные. Сердцевина из крупных клеток округлой формы, с пористым утолщением стенок.

ТС, РС. Сосуды лестничные с небольшим или более длинным пористым клювиком. Число перекладин варьирует от 3-6, 10-11 до 20-21. Встречаются членики сосудов с вильчатым клювиком. Боковые стенки с очередной поровостью. Длина члеников сосудов варьирует от $\sim 0,25$ мм до $\sim 0,75$ мм. Проводящие элементы древесины представлены также трахеидами со спиральным утолщением стенок, очередной поровостью, с длинными и короткими кончиками. Механические элементы ксилемы составлены волокнистыми трахеидами. Лучи однорядные, гомогенные, высота их варьирует от 8 до 20 клеток.

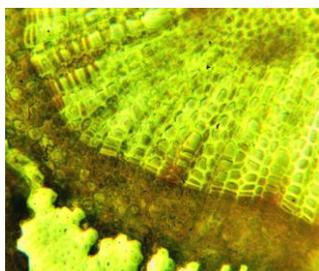


Рис. 4. Береза повислая, весна 2-го года, волокна луба. х 4. ПС.



Рис. 5. Береза повислая, весна 2-го года, фрагмент ПС. х 40.

Сбор 29. 02. 2016 (рис. 4, 5). В начале второго года роста в структуре побегов еще сохраняется эпидерма. Два наружных слоя феллемы имеют красновато-коричневое содержимое, остальные – без такового. Чечевички присутствуют. Пластинчатая колленхима и паренхима коры без особых изменений. Есть идиобласты с друзами кристаллов. На границе со стелой выделяется слой эндодермы, который до этого был малозаметным. Волокна луба толстостенные, судя по степени окрашивания они незначительно лигнифицированы. Древесина рассеянно-сосудистая. В ксилеме выделяются радиальные ряды в контуре в основном квадратных проводящих элементов. Древесная паренхима терминальная, диффузная. Деления в перимедулярной зоне, которая изначально была активна, сохраняются. Типы и размеры клеток ксилемы без изменений. Лучи однорядные гомогенные, высота варьирует от 4-5 до 10-15-18 клеток. Лучи могут контактировать сразу с двумя сосудами, с сосудом и волокнами.

Особо следует отметить радиальные размеры общего прироста ксилемы за первый год вегетации. У образцов этого вида он в среднем составил от 1,6-1,9 мм.

Брахибласты формируются из пазушных почек ауксипласта на второй год его развития. У двулетнего брахибласта, в отличие от ауксипластов, более многослойная перидерма, до 5 слоев пластинчатой колленхимы, паренхима коры также с развитыми межклетниками и множеством схизогенных полостей. Лубяные волокна не образуют значительных скоплений над флоэмой, а представлены отдельными клетками. Стела сомкнута.

Betula litwinowii (береза Литвинова). Сбор 12.05.2017. ПС. Весеннее отращивание побега под точкой роста (рис. 6-8). Эпидерма подобна таковой березы по-

вислой с многочисленными простыми и железистыми щитовидными волосками, последние – единичные. Под эпидермой располагаются 3-4 слоя колленхимы. Общая толщина эпидермы и колленхимы составляет ~ 125 мк. Устьица немногочисленны. Паренхима коры составлена 7-8 слоями клеток, есть полости и друзы кристаллов кальция. Границы отдельных проводящих пучков стелы хорошо очерчены.

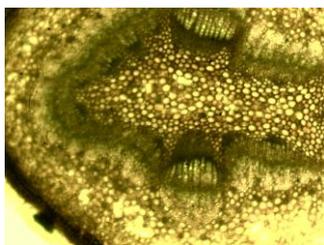


Рис. 6. Береза Литвинова, фрагмент ПС точки роста, май; x10.

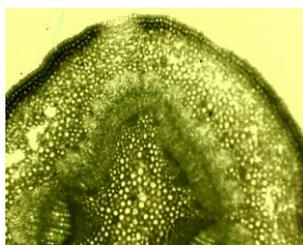


Рис. 7. Береза Литвинова, щитовидный железистый волосок; май, x 40.



Рис. 8. Фрагмент ПС точки роста березы Литвинова, май, x4.

Чуть ниже на расстоянии ~ 1 см наблюдается начало процесса формирования чечевичек, число схизогенных полостей в коре увеличивается, разрастается межпучковая паренхима. Максимальный радиальный размер постоянного проводящего пучка ~ 1,6 мм, тогда как размер пучка листового следа ~ 2,2 мм. Намечаются радиальные ряды проводящих элементов. Незначительным, слабо лигнифицированным утолщением клеточных стенок выделяются 2-3 элемента ксилемы, в следе листа их немного больше – до 4. Очертания сердцевины приобретают неправильную форму, в ее клетках появляются друзы кристаллов кальция.

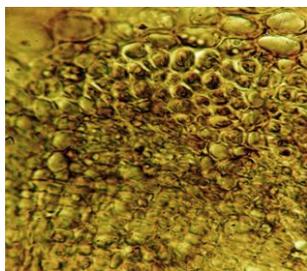


Рис. 9. Фрагмент ПС точки роста березы Литвинова, август; утолщений луба нет; x 10.

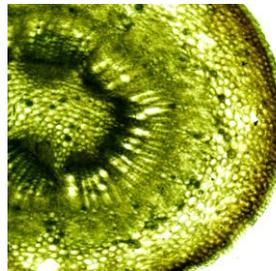


Рис. 10. Фрагмент ПС стелы березы Литвинова, чуть ниже точки роста, заметно утолщение луба; x 40.

Сбор 26.08.2016. ПС (рис. 9, 10). Эпидерма апикальной части побега с многочисленными простыми и щитовидными волосками, часть из которых еще сохраняет живое содержимое красноватого цвета, морфологически сходна с таковой у березы повислой. Утолщения клеточных стенок эпидермы более развитые, чем у последней. Под эпидермой развиваются ~ 2-3 слоя пластинчатой колленхимы, стенки которой красновато-коричневые. Коровая паренхима из ~ 5-6 слоев клеток, с небольшими межклетниками, схизогенные полости небольшие, их немного. Стела сохраняет пучковость, между проводящими пучками сохраняется паренхима, сходная с коровой паренхимой. Волокна луба тонкостенные. Ксилема состоит из сосудов, уложенных в радиальные ряды по 2-3, иногда до 6 клеток в ряду, древесной паренхимы, волокнистых трахеид. Отмечены деления в перимедуллярной зоне.

Сердцевина составлена из крупных тонкостенных клеток, в очертании она неправильной формы.

Ниже точки роста появляются незначительные утолщения клеточных стенок вторичного луба, механические свойства ксилемы больше выражены. Стела постепенно полностью смыкается.

Сбор 10.03.2017. Второй год вегетации. ПС (рис. 11). В апикальной части побега сохраняется эпидерма с простыми волосками. 5-6 слоев перидермы расположены под эпидермой. Число слоев колленхимы с красновато-коричневыми клеточными стенками достигает 4. Число слоев коровой паренхимы равно ~ 9. Схизогенные полости небольшие и редкие. Проводящее кольцо сомкнуто. Волокна первичного луба такие же, как у березы повислой уже в августе предшествующего года, но размеры групп клеток луба меньше, чем у березы повислой. Между этими группами также развиваются макросклериды. Границы годового кольца ксилемы выделяются терминальной паренхимой. Древесина рассеянно-сосудистая. Просветы сосудов довольно большие, диаметр наиболее крупных сосудов достигает 0,08 мм, мелких – 0,02 мм. Сосуды в основном расположены в радиальных рядах, встречаются одиночные, их контуры квадратные, реже – овальные. Стенки сосудов утолщены незначительно. Кроме терминальной паренхимы есть лучевая, вазицентрическая. Лучи многочисленные. Деления в перимедуллярной зоне и неправильные очертания сердцевинки сохраняются. Клетки сердцевинки с простыми утолщениями клеточных стенок.



Рис. 11. Фрагмент ПС годичного стебля березы Литвинова, весна. Группы лубяных волокон сравнительно небольшие; х 10.

ТС, РС. Лучи гомогенные, однорядные, их высота варьирует от 13 до 23 и более клеток. Сосуды лестничные, число перекладин в пределах 14-16. Клювики сосудов небольшие, иногда почти их нет, поровость боковых стенок – очередная. Длина члеников сосудов варьирует 0,65-1 мм. Волокнистые трахеиды обильные.

Радиальный прирост ксилемы у этого вида за первый год вегетации составил от 3 мм до 6 мм.

Плакучая форма березы. Сбор 12.05.2017. ПС (рис. 12, 13). Клетки эпидермы такие же, как у двух вышеописанных видов березы, есть щитовидные волоски и редкие простые одноклеточные. Колленхима двуслойная, паренхима коры из ~10 слоев клеток с небольшими схизогенными полостями. Особенности лубяных волокон и ксилемы не отличаются от таковых у двух других видов, но радиальные размеры проводящих пучков – постоянных и пучков листового следа как по размеру, так и по количеству уже сформированных проводящих элементов мало отличаются друг от друга. Они варьируют в пределах 2,3-2,1-1,6-1,8-2 мм.

Сбор 26.08.2016. ПС. В апикальной части побега (рис. 14). Клетки эпидермы отличаются от таковых в весенних образцах только немного радиально вытянутой

формой клеток и значительным утолщением клеточной стенки. Сохраняются колленхима, паренхима коры. Стела пучковая, волокна луба без утолщений.



Рис. 12. Форма, ПС фрагмента точки роста, май, х 4.



Рис. 13. Форма, ПС фрагмента точки роста, август, х 10.

На расстоянии нескольких миллиметров от точки роста между эпидермой и 3 слоями пластинчатой колленхимы формируется перидерма из 5-6 слоев. Коровая паренхима с развитыми межклетниками и схизогенными полостями. Среди клеток паренхимы отмечены идиобласты с друзами кристаллов оксалата кальция. Стела сохраняет пучковость, между пучками – паренхима. Волокна луба постепенно утолщаются, но на этой стадии развития побега они не образуют больших групп, сравнимых с группами волокон *Betula pendula*. Ксилема составлена сосудами, трахеидами, волокнистыми трахеидами. Паренхима сердцевинки с немного утолщенными пористыми клеточными стенками. Среди них есть идиобласты с друзами оксалата кальция.

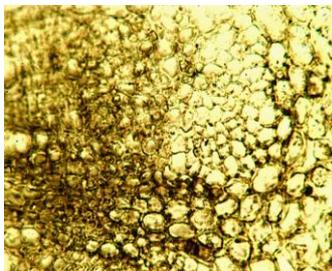


Рис. 14. Форма. Август. ПС фрагмента стелы ниже точки роста; х 40. Утолщенный луба нет.

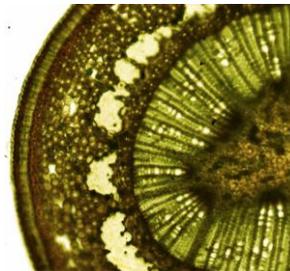


Рис. 15. Форма. Весна второго года. Фрагмент апекса побега до начала роста с 2 полосами межпучковой паренхимы х 10.

Сбор 29.02.2016. ПС (рис. 15). В начале второго года развития эпидерма побега еще сохраняется практически без изменений. Отмечены редкие одноклеточные простые волоски, чечевички. Под эпидермой те же 5-6 слоев перидермы. Цвет их клеточных стенок от периферии к более глубоким слоям меняется от красновато-коричневого к желтому. Под перидермой развиты 2 слоя пластинчатой колленхимы из крупных овальных клеток с незначительным равномерным утолщением клеточных стенок, окрашенных темно-желтым цветом. 6-7 слоев коровой паренхимы сохраняется без особых изменений. Развит слой эндодермы с крахмальным содержимым. Стела сомкнутая, но в отличие от двух других видов берез, местами эта сомкнутость прерывается радиальной группой (полоской) из 2-3 парен-

химных клеток. На ПС изученных образцов таких полосок было 3-4. Волокна первичного луба на этой стадии приобретают сходство с таковыми у двух других видов, они образуют над флоэмой группы из 5-7 слоев клеток. Между группами волокон луба – макросклериды. Структура ксилемы и сердцевины такая же, как у двух других видов.

РС, ТС. Эпидерма, пробковая ткань, колленхима, паренхима коры такие же, как на поперечном срезе. Слои волокон луба со значительным, слабо лигнифицированным утолщением клеточных стенок.

Сосуды ксилемы с лестничными перекладинами и небольшим или более длинным пористым клювиком. Число перекладин варьирует от 3-6, 10-11 до 20-21. Встречаются членики сосудов с вильчатым клювиком. Поровость боковых стенок сосудов очередная. Диаметр сосудов варьирует от ~25μ до ~50μ. Длина члеников также варьирует от ~0,25мм до ~0,5мм.

В составе ксилемы присутствуют также трахеиды со спиральным утолщением стенок, с длинными и короткими кончиками, волокнистые трахеиды. Лучи однорядные, гомогенные, высота их варьирует от 4-5 до 10-15-18 клеток. Лучи могут контактировать сразу с двумя сосудами, с сосудом и волокнами.

Радиальный прирост ксилемы за первый год вегетации у формы составил в среднем от 1,8 мм до 2,5 мм.

По результатам сравнительного изучения структуры побегов в течение годичного роста можно прийти к выводу, что при сохранении общих структурных особенностей формирования и роста стеблевой части побега есть отличия в сроках и степени формирования его механической составляющей. Так, завершение формирования системы вторичного луба уже в августе характерно только для березы повислой, тогда как береза Литвинова и форма характеризуются или незначительным утолщением клеточных стенок этой ткани (береза Литвинова), или почти отсутствием утолщений (форма). Интересно, что по завершении годичного цикла вторичный луб формы и березы повислой вполне сравнимы друг с другом, тогда как у березы Литвинова группы этих клеток менее развиты. Механическая составляющая ксилемы у всех трех берез одинаковая. Кроме лестничных сосудов, клеточные стенки которых не отличаются особым утолщением, это трахеиды и обильные волокнистые трахеиды. Самый значительный радиальный годичный прирост ксилемы отмечен у березы Литвинова (до 6 см), далее показатель у формы (до 2,5 см), самый незначительный у березы повислой (1,9 см). Есть еще один параметр, который определяет форму роста у этих берез. Это время образования сомкнутой стелы. Если сравнить августовские сборы, то смыкание стелы в ауксибластах березы повислой наблюдается на более ранних стадиях роста побега, чем у березы Литвинова. Тогда как у формы это происходит еще позже.

Можно заключить, что повислая форма роста у изученной “плакучей” березы связана, прежде всего, с задержкой формирования механических свойств вторичного луба и формирования сомкнутой стелы. То есть, как и в случае с плакучими формами шелковицы [4], у “плакучей” березы наблюдается замедление процессов дифференциации как первичных тканей стелы (лубяные волокна первого года роста – это сформированная прокамбием первичная флоэма), так и вторичных, а именно ксилемы. Оба этих компонента структуры стебля ответственны за его механические свойства. Несмотря на то что ко второму году роста эти отличия уже стираются и структуры становятся сходными, плакучая форма роста – результат первого года вегетации побега сохраняется. Интересно заметить, что, возможно, “плакучесть” побегов наполнения березы повислой связана с наименьшим уровнем годового прироста ксилемы у трех сравниваемых берез. С другой стороны, некоторое отставание дифференциации побегов березы Литвинова в летний период

преодолевается наибольшим годовым радиальным приростом его побегов, что определяет обычную форму кроны у этого вида.

Обзор литературы по разным видам берез показал, что структурные особенности ксилемы изученных видов соответствуют описаниям ксилемы у многих других видов берез [1, 5-8]. Но особо следует отметить замечание Metcalf, Chalk [9], сделанное по результатам работы Cousins [8], которая обнаружила разную степень и разное расположение склеренхимы флоэмы, в результате чего менялись некоторые характеристики ксилемы. Ванин [1], сравнивая березу Шмидта (железную березу) с березой обыкновенной, пришел к выводу, что особенности первой связаны только с размерами микроскопических элементов механических тканей березы Шмидта. Они более толстостенные, с меньшим диаметром полостей. Очевидно, для видов этого рода вариабельность по механическим составляющим стебля является характерной особенностью, обусловленной спецификой активности производных прокамбия и камбия. Именно это и является причиной формирования самых разных типов роста побега.

У ранее изученной нами шелковицы белой [4] геотропизм ростовых побегов первого года вегетации, определяющий ее “плакучий” габитус, является результатом асимметрии процессов дифференциации производных первичных и вторичных тканей – перицикла и камбия. Таким образом, на примере *Morus alba* и видов *Betula*, можно прийти к заключению, что причиной “плакучести” древесных форм являются вариации активности прокамбия и камбия и их производных.

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. Ванин С.И. О древесине березы Шмидта. Советская ботаника, 1, 103-110, 1937.
2. Колесников А.И. Декоративная дендрология. М., “Лесная промышленность”, 704 с., 1974.
3. Мулкиджанян Я.И. Род *Betula*. Флора Армении. Ереван, АН Арм.ССР. 4, 391-397, 1962.
4. Оганезова Г.Г., Григорян М.М. Особенности анатомической структуры плакучей формы *Morus alba*. Биолог. журн. Армении, LXIX, 3, с.33-38, 2017.
5. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Некоторые аспекты формирования вторичной ксилемы арктических растений. Тезисы докл. II (X) съезда РБО “Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков”, 1, 90, 1998.
6. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб, “Росток”, 271 с. 2002.
7. Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. Рукопись. 2, 152-170.
8. Cousins S.M. Comparative anatomy of the stem of *Betula pumila*, *B. lepta*, and the hybrid *Betula Jackii*. Journ. Arnold Arboretum, 14, 4, 351-355, 1933.
9. Metcalf C.R., Chalk L. Anatomy of the DICOTYLEDONS. *Betulaceae*. Oxford, “Clarendon Press”, 2, 1302-1305, 1965.
10. Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons. *Betulaceae*. Oxford, “Clarendon Press”. II, 1183, 1908.

Поступила 15.05.2017