

УДК 634. 75:581. 165

МОРФОГЕНЕЗ *FRAGARIA OVALIS* (RYDB.) ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ИЗ СЕМЯН

О. А. КОРОВКИН, Н. В. УХОВА

(Кафедра ботаники)

Приводятся результаты изучения морфогенеза земляники овальной (*F. ovalis*) — октаплоидного, перспективного для селекции вида. Показаны закономерности побего- и корнеобразования в первый год жизни растения.

Земляника овальная (*Fragaria ovalis*) — октаплоидный вид, включает все пастбищные и луговые земляники, произрастающие на территории от мексиканской границы на север до верховьев р. Миссури и на запад до побережья Калифорнии. Вид граничит с *F. chilensis* на востоке и с *F. virginiana* на западе, сливаясь с этими видами на границах обоих ареалов [2, 15]. По мнению ряда авторов, вид произошел вследствие авто- и аллоплоидии от диплоидного вида *F. vesca* [1, 2, 4, 13, 15].

Земляника овальная отличается устойчивостью к засухе и низким зимним температурам, ремонтантностью многих клонов, неповреждаемостью цветков заморозками, ранним цветением и созреванием ягод, значительной плотностью последних [2-4, 15]. Однако в настоящее время вид применяется в селекционном процессе недостаточно широко [2, 4, 5, 8]. Американское происхождение вида не умаляет его значения для селекции на Европейском континенте, о чем свидетельствует широкое исполь-

зование другого американского октаплоида *F. virginiana* [2, 7-9, 12].

Изучение онтогенетического морфогенеза *F. ovalis* проводится с целью установления закономерностей побего- и корнеобразования в онтогенезе растений, выявления корреляций между морфологическими и хозяйственно ценными признаками.

Методика

Экспериментальная работа проводилась в Ботаническом саду ТСХА в 1985-1991 гг. Растения выращивали из семян, полученных в ГБС АН СССР и Ботаническом саду академии. В середине марта семена высевали в ящики, заполненные смесью дерновой и листовой земли в соотношении 1:1. В начале июня растения высаживали в открытый грунт по схеме 40x50 см, пересадку проводили без травмирования корневой системы. Уход обычный: прополка, полив, рыхление почвы.

Сравнительный морфологический

анализ системы побегов и корневой системы проводили по фазам развития [6]. Описание растений было приурочено к определенным этапам их развития. Терминологию использовали в соответствии с «Атласом по описательной морфологии высших растений» [14].

Результаты

Семена земляники овальной формируются в односемянных нераскрывающихся сухих плодах — орешках овально-яйцевидной формы, с оттянутым кончиком, бугристой поверхностью, светло- или темно-коричневые, голые,

длиной 0,18 см, шириной 0,08-0,1 см. Семя состоит из зародыша и семенной кожуры, не сросшейся с перикарпом. У некоторых семян сохраняются остатки рыхлого эндосперма.

Продолжительность прорастания семян была неодинакова: первые всходы появились на 10-й день после посева, массовые — на 20-й. Тип прорастания семян — эпигеальный. Первым трогался в рост гипокотиль и выносил на поверхность почвы семядоли с околоплодником и остатками семенной кожуры. Главный корень начинал расти на 1-2 дня позже гипокотили и отличался

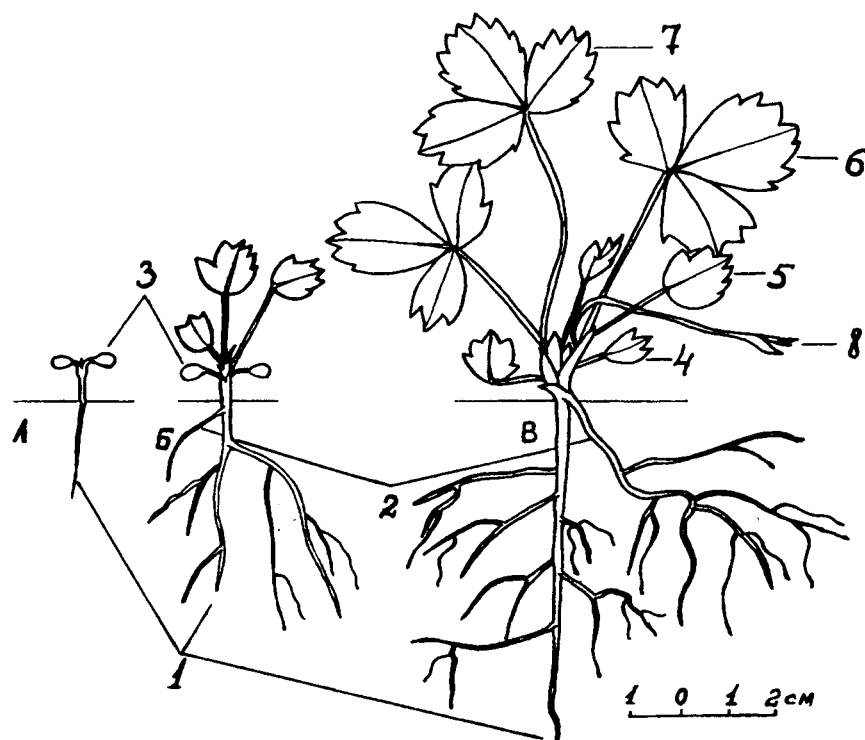


Рис. 1. Первые этапы развития растений.

А, Б, В — соответственно фаза семядолей 3-го и 6-го листа, 1 — главный корень, 2 — придаточные корни на гипокотиле, 3 — семядоли, 4—7 — соответственно 1, 3, 5, 6-й листья, 8 — побег вегетативного размножения 2-го порядка в пазухе 5-го листа.

от него желтоватой окраской и меньшим диаметром.

Фаза семядолей наступала на 4-6-й день после появления всходов (рис. 1, А). Гипокотиль к этому времени достигал длины 0,5-0,8 см, диаметра 0,05-0,08 см, был частично заглублен в почву. Окраска его оставалась белой, лишь в верхней части, под семядольным узлом, становилась зеленоватой. Семядоли зеленые, черешчатые. Пластинка овально-яйцевидной формы. Емкость терминальной почки в фазу семядолей составляла 1 листовый бугорок и 1 листовой примордий. Длина главного корня 0,4 см. В фазу семядолей у главного корня появлялись корневые волоски в апикальной части.

Фаза 1-го листа наступала через 8-9 дней после появления всходов. Гипокотиль продолжал расти и достигал

длины 0,8-1,2 см при диаметре 0,06-0,09 см. Примерно на четверть длины он был погружен в почву, у некоторых растений подсемядольная часть гипокотыля имела антоциановое окрашивание. Рост семядолей в фазу 1-го листа прекращался. Первый лист был черешчатый, длина черешка 0,3-0,7 см. Размер пластинки варьировал от 0,3x0,2 см до 0,6x0,5 см, форма — от 2-3- до 5-лопастной. Пластинка опушена одноклеточными волосками. Длина главного корня достигала 0,8-1 см, диаметр 0,04-0,05 см. В фазу 1-го листа начинали развиваться 1-3 боковых корня, отходящие от главного выше зоны корневых волосков. Завершение роста пластинки 1-го листа совпадало с появлением на базальной части гипокотыля первого и единственного придаточного корня. Таким образом, в фазу 1-го листа

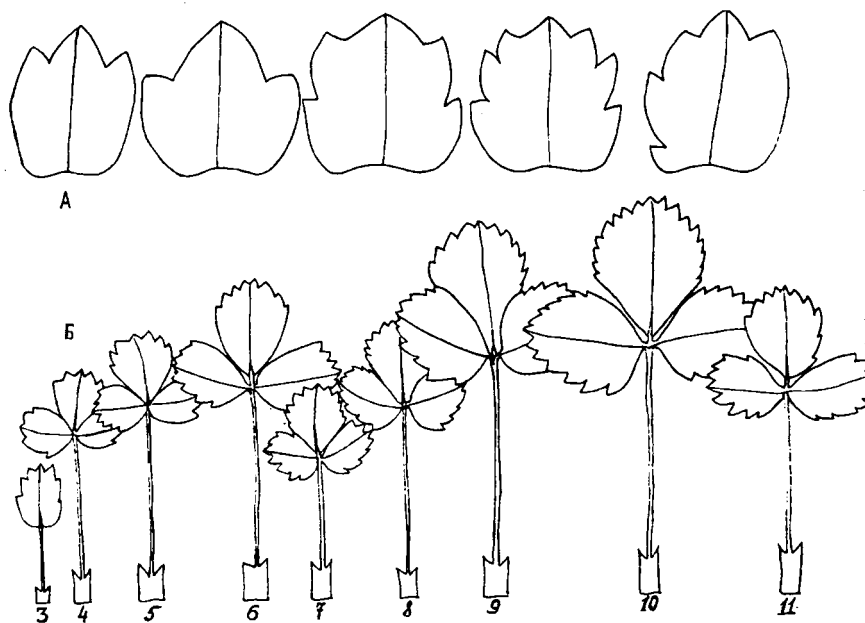


Рис. 2. Изменение формы листьев.

А — варьирование формы пластинки 2-го листа главного побега; Б — листовый ряд вегетативной части главного побега; 3—11 — порядковые номера листьев.

стали появляться различия между растениями по интенсивности развития и ряду морфологических признаков.

Фаза 2-го листа наступала на 15-17-й день после появления всходов. Длина гипокотыля к этому времени достигала 0,9-1,3 см, диаметр 0,07-0,09 см. Эпикотиль выражен слабо: имел длину 0,1-0,12 см. Рост 1-го листа продолжался. У 2-го листа появлялись латеральные пленчатые прилистники. Длина черешка листа 0,3-0,7-0,8 см, размер пластинки 0,3x0,3 — 0,6x0,6 см. Форма пластинки 2-го листа сильно варьировала: от 3- до 9-лопастной, от округло-овальной до округлой (всего выделялось 9 типов) (рис. 2). Главный корень имел диаметр 0,02 см, длину 0,8 см, ветвился до 3-го порядка. Длина боковых корней 2-го порядка 0,2-0,4 см, 3-го порядка — 0,2-0,3 см. Придаточный корень рос медленно, длина его не превышала 0,2-0,3 см.

Фаза 3-го листа наступала на 27-28-й день после появления всходов. В этот период наблюдались значительное ускорение темпов развития растений и увеличение их гетерогенности по ряду признаков. Растения стали сильнее различаться по размеру, форме листовых пластинок, их окраске (от темно-зеленой до светло-зеленой), интенсивности появления антоцианового окрашивания нижней поверхности листовых пластинок. Причем чем больше лопастей имела листовая пластинка, тем темнее была ее окраска. В фазу 3-го листа длина гипокотыля увеличилась до 1,4-1,5 см, диаметр до 0,08-0,1 см; он продолжал погружаться в почву за счет контрактильной деятельности придаточного корня, направление роста которого при погружении в почву изменялось на плагитропное. Семядоли в фазу 3-го листа начинали желтеть; размеры и окраска 1-го и 2-го листьев оставались такими же, как и в предыдущую фазу. Черешок 3-го листа (длиной 0,5-0,9 см) был опушенным, в отличие от черешков пер-

вых 2 листьев. Размер пластинки 3-го листа варьировал от 0,7x0,6 см до 1,0x0,9 см. Емкость терминальной почки оставалась прежней — 1 листовой бугорки и 1 листовой примордий. В пазухе 3-го листа начинала формироваться пазушная почка (в пазухах первых 2 листьев образования пазушных почек не наблюдалось) (рис. 1, Б).

Главный корень ветвился до 4-го порядка, отличался от боковых большим диаметром и более темной окраской (рис. 1, Б).

Главный побег у земляники овальной на первых этапах развития растением формировался как розеточный, ортотропный, с очередным листорасположением. У некоторых растений в первый год жизни формировалась флоральная часть с удлиненными междуузлиями и побег становился полурозеточным, но таких растений было очень мало — 3,5%. У растений, не вступивших в генеративный период, общая длина стебля главного побега к фазе 14-16-го листа составляла 1-1,2 см, диаметр 0,5-0,6 см. При этом большая его часть приходилась на первое междуузлие — эпикотиль, длина которого была 0,5-0,7 см, диаметр 0,3-0,4 см. Остальные междуузлия практически не были выражены. Стебель имел зеленую окраску с легким антоциановым оттенком. К концу периода вегетации, на 160-170-й день после появления всходов, розетка в результате геофилии оказывалась у поверхности почвы; гипокотиль, а у части растений и эпикотиль частично погружались в почву из-за интенсивной контрактильной деятельности придаточных корней, развивавшихся на гипокотиле и первых 3 узлах главного побега (рис. 1; Б, 2).

Начиная с 4-го листа главного побега у большинства растений листья были тройчато-рассеченные. Листовые пластинки состояли из одного центрального и двух боковых сегментов. Крайя сегментов — пильчатые. Центральный ок-

ругло-обратнойцевидный сегмент был симметричен относительно центральной жилки, имел значительно больший размер и большее количество зубцов, чем боковые сегменты. С увеличением порядкового номера листа эти различия постепенно сглаживались, но на центральном сегменте количество зубцов всегда оставалось большим. Листья были сильно опушены, характер опушения — шелковистый. Форма черешка на поперечном срезе — округло-желобчатая. У 4-5 первых листьев сегменты листовой пластинки были сидячие, у последующих — черешчатые. Длина черешочков увеличивалась с увеличением порядкового номера листа от 0,08 до 0,3 см.

При переходе от цельной листовой пластинки к рассеченной общее количество зубцов по ее краю резко увеличивалось от 9-11 до 16-17, при этом у первых рассеченных листьев центральные сегменты имели не более 7 зубцов. С увеличением порядкового номера листа количество зубцов по краю листовой пластинки возрастало сравнительно равномерно. Так, на центральном сегменте 6-го листа было 7-8 зубцов, 7-го — 9-11, 8-9-го — 11-12. У центрального сегмента 8, 9, реже 10-го листа большинства растений число зубцов не изменялось (11-12), а у 10-11-го листьев увеличивалось до 17-20, далее у части растений оно снова уменьшалось до 8-9 (у 11-12-го листьев), но у большинства растений увеличение количества зубцов продолжалось до 14-15-го листа, после чего начинало уменьшаться. Таким образом, число зубцов по краю центрального сегмента листовой пластинки в пределах главного побега изменялось по одновершинной кривой. У боковых сегментов прослеживалась такая же закономерность.

Несколько другая зависимость наблюдалась в 1991 г. в изменении размеров листовой пластинки. Только у 30% растений оно проходило по одновершинной кривой. В основном это были

растения с низким темпом развития, находящиеся к концу вегетации в фазе 11-12-го листа. У 60% растений начиная с 3-го или 5-го листа главного побега наблюдалась цикличность (квантированность) в изменении размера листовой пластинки: он постепенно увеличивался, достигая максимума у 4-го от начала отсчета листа, размер же пластинки 5-го листа был значительно меньше, после чего вновь увеличивались размеры листовой пластинки до 8-го от начала отсчета листа и т. д. Это можно проиллюстрировать на примере одного растения. Размеры листовых пластинок в листовом ряду главного побега начиная от 3-го листа были следующие: 1,5x1,5 см; 2,5x3,2; 3,2x3,1; 4,1x5,3; 3,0x3,3; 3,5x3,8; 4,5x5,8; 6,2x7,5; 4,2x5,5 см и т. д.

Если абсолютная длина черешка в онтогенезе главного побега увеличивалась, то относительная — уменьшалась, т. е. листья становились более короткочерешковыми. Размер прилистников увеличивался с возрастанием порядкового номера листа и достигал максимальной величины у 14-16-го листа — 1,5 см. Размер листовой пластинки был наибольшим у 14-15-го листа — 12,3x10,5 см. У 10% растений, среди которых наблюдались как вступившие в генеративный период, так и оставшиеся в вегетативном состоянии, но с наибольшим числом метамеров в розетке, формировались перисто-рассеченные листья; на черешках последних 2-3 листьев розеточной части главного побега образовывалось 1-4 дополнительных боковых сегмента пластинки. Размер их составлял 0,5-0,7x0,3-0,4 см, число зубцов по краю варьировало от 3 до 6. Сегменты были черешчатые (длина черешочка до 0,05 см), темно-зеленые, опушенные по краям, с перистым жилкованием, расположение их — супротивное или очередное. Следует отметить, что дополнительные сегменты закладывались при формировании листо-

вого примордия базипетально и отходили от той же точки, что и основные сегменты листовой пластинки; затем, в процессе интеркалярного роста черешка листа, они отдалялись на различное расстояние от основных боковых сегментов. Появление дополнительных боковых сегментов листовой пластинки у растений как вступивших в генеративный период, так и оставшихся в вегетативном состоянии, но имеющих максимальное число метамеров вегетативной части, позволяет сделать предположение о том, что филогенетическое развитие листа у данного октаплоида не завершено, идет по пути усложнения от цельного к тройчато-рассеченному, далее к базипетальному перисто-рассеченному.

Первый бугорок пазушной почки был обнаружен в фазу 3-го листа главного побега, в пазухе этого же листа. Одновременно или несколько позже пазушные почки закладывались в пазухе 2-го листа. В пазухах семядолей и первого листа пазушные почки не формировались. Образование пазушных почек у главного побега шло в акропетальном направлении, причем чем выше располагалась почка, тем более высокими темпами шло ее развитие. Например, в фазу 5-го листа наиболее развитыми были почки в пазухах 4-5-го листьев главного побега, несмотря на то, что заложились они позднее, чем нижерасположенные. Именно из этих почек формировались первые боковые побеги (ПВР). Наблюдались случаи, когда почки в пазухах еще не развернувшихся листьев главного побега превосходили по размеру все нижерасположенные почки. Емкость пазушных почек зависела от их положения на главном побеге — чем выше находилась почка, тем большей была ее емкость. Так, у почек в пазухах 2-3 листьев главного побега емкость была 1 листовой бугорок, а в пазухе 8-го листа — 2 листовых примордия + 1 листовой бугорок. Эта емкость была максимальной.

Ветвление главного побега начиналось в фазу 5-6-го листа (на 50-51-й день после появления всходов). Первые боковые побеги 2-го порядка формировались в пазухах 5-6-го листьев главного побега. Эти побеги отличались сильным удлинением междоузлий первых 2 метамеров — гипоподия и мезоподия, т. е. наличием столонной части. Междоузлия всех последующих метамеров были укороченными. Такие силлептические побеги с хорошо выраженной столонной частью, выполняющие функцию вегетативного размножения, были названы побегами вегетативного размножения — ПВР (рис. 1, В, 8). Совокупность ПВР возрастающих порядков представляет собой симподий, известный в специальной литературе под названием «ус» (рис. 3, А).

При формировании ПВР первым начинал развиваться гипоподий, рост которого вначале был ортотропным, а при достижении длины 5-7 см изменялся на плагиотропный. Первый лист был представлен сросшимися прилистниками, имеющими антоциановую окраску. Пластинка 1-го листа была либо полностью редуцирована, либо имела форму язычка длиной 0,3-0,6 см. Прилистники 1-го листа на начальном этапе защищали открытую терминальную почку ПВР, из которой впоследствии развивалась розетка. Почка была сильно опушена одноклеточными волосками длиной до 0,1 см. Емкость верхушечной почки на 5-6-й день роста ПВР составляла 4 листовых примордия и 1 листовой бугорок. Гипоподий рос сначала своей базальной частью, затем недолго — апикальной; после этого рост гипоподия приостанавливался и начинал расти мезоподий за счет интеркалярной меристемы, находящейся в его базальной части. Далее шел рост средней части мезоподия; последняя короткая волна его роста осуществлялась за счет деятельности апикальной меристемы. Соотношение длин гипоподия и мезо-

подия до начала развития розеточной части и появления на розетке придаточных корней — 2:1. Затем длина их выравнивалась за счет интенсивного роста мезоподия и довольно длительное время была одинаковой. Позднее наблюдалось небольшое превосходство по длине мезоподия. Чем выше располагался ПВР 2-го порядка на главном побеге, тем большей длины достигала его столонная часть (за счет гипоподия и мезоподия). Диаметр столонной части увеличивался в акропетальном направлении от 0,04 до 0,15 см. Стебли столонов имели антоциановую окраску, за исключением нижней части, соприкасающейся с почвой, которая была зеленой.

В отличие от гипоподия и мезоподия эпиподий ПВР 2-го порядка коротких — длиной 0,3-0,4 см. Начиная с него междоузлия ПВР были укороченные — формировалась розеточная часть побега с ортотропным направлением роста. В это время в пазухе первого редуцированного листа ПВР 2-го порядка образовывался бугорок пазушной почки, из которой впоследствии мог развиваться ПВР 3-го порядка, но чаще почка оставалась спящей.

Второй лист ПВР 2-го порядка имел крупные антоциановой окраски прилистники и сильно укороченный черешок. Пластинка его у большинства растений была тройчато-рассеченной, но нередко наблюдалась редукция одного из боковых сегментов. Третий лист всегда имел тройчато-рассеченную пластинку и неукороченный черешок.

В фазу 2-3-го листа у ПВР 2-го порядка образовывалось до 1-4 придаточных корней. Розетка ПВР в некоторых случаях сразу укоренялась при первом контакте с почвой, но чаще лишь через некоторое время, индивидуальное для каждой розетки. Неукоренившаяся розетка могла иметь до 5-7 придаточных корней длиной до 0,5-0,6 см, которые постепенно приобретали антоциановую окраску.

Различная ориентация в пространстве ПВР, обусловленная спиральным расположением листьев главного побега, различная длина их столонной части, различное время укоренения розеток позволяли оптимально использовать окружающее пространство при расселении дочерних растений.

ПВР 2-го порядка быстро ветвились: еще до разветвления пластинки 3-го листа в пазухе 2-го листа начинал развиваться ПВР 3-го порядка, который также быстро ветвился: в пазухе его 2-го листа образовывались ПВР 4-го порядка. Максимальная степень ветвления формирующегося симподия достигала 6-7-го порядка. Симподии, развивающиеся в пазухах 3-4-го листьев ПВР 2-го порядка, состояли из 3-4 ПВР возрастающего порядка. ПВР 3-го порядка появлялся у некоторых растений в пазухе 1-го редуцированного листа ПВР 2-го порядка. Степень его дальнейшего ветвления ограничивалась 3-4 порядком.

У растений, вступившего в генеративный период, количество ПВР всех порядков к началу сентября было в среднем 54. Наибольшего развития достигали симподии, выходящие из пазух 6-7-го листьев главного побега. К концу периода вегетации ПВР 2-го порядка, входящие в их состав, находились в фазе 7-8-го листа, 3-го порядка — в фазе 6-7-го листа, 4-го — в фазе 4-6-го листа, 5-го — в фазе 3-4-го листа, 6-го — в фазе 2-3-го листа, 7-го — в фазе 1-го листа. Таким образом, в пределах одного симподия наибольшего развития достигали ПВР 2-3-го порядка.

В зависимости от положения ПВР 2-го порядка на главном побеге находилась форма их первых листьев. Если первый лист ПВР 2-го порядка, выходящего из пазухи 5-го листа главного побега, имел в большинстве случаев полностью редуцированную листовую пластинку, то у ПВР в пазухе 10-го листа пластинка первого листа была уже 2-, а у ПВР в пазухе 11-12-го листа — 3-ло-

пастной. У вышерасположенных ПВР вновь наблюдалась редукция листовой пластинки первого листа. Форма листовой пластинки 2-го листа ПВР 2-го порядка изменялась от цельной или частично редуцированной тройчато-рассеченной у ПВР, выходящих из пазух 5-6-го листьев главного побега, до типичной тройчато-рассеченной у ПВР в пазухе 8-го и последующих листьев главного побега.

В изменении первых 2 листьев ПВР в пределах одного симподия наблюдалась следующая закономерность. С увеличением порядка ПВР листовая пластинка этих листьев становилась более дифференцированной: увеличивалось число ее сегментов (от 1 до 3) и число зубцов по краю листовой пластинки. Но это явление наблюдалось только до ПВР

определенного порядка, после чего вновь начиналась редукция пластинки. Причем чем выше на главном побеге развивался симподий, тем у ПВР более высокого порядка начинался процесс редукции. Например, у симподиев, выходящих из пазух 6-7-го листа главного побега, упрощение формы пластинок первых двух листьев начиналось у ПВР 4-го порядка, а у симподиев в пазухах 8-10-го листа — у ПВР 5-го порядка (рис. 3, Б).

У растений земляники овальной, выращенной в условиях, исключавших соприкосновение розеток с почвой, ПВР ветвились лишь до 5-го порядка и отличались меньшим диаметром стебля столонной части и более мелкими листьями розеток. Длина стolonной части у ПВР этих растений в пределах одного

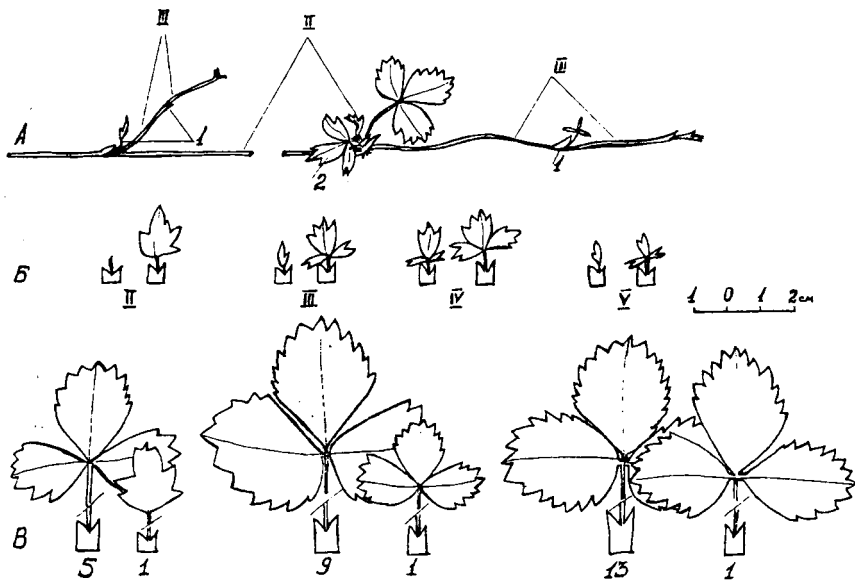


Рис. 3. Особенности развития боковых побегов 2-го порядка.

А — общий вид симподия, состоящего из ПВР 2-го и 3-го порядка; Б — изменение формы первых 2 листьев у ПВР возрастающих порядков в пределах одного симподия; В — изменение формы первого листа у БРП 2-го порядка, сформировавшихся в пазухах 5, 9 и 13-го листа главного побега.

II—V — порядок ветвления ПВР; 1—13 — порядковые номера листьев (5, 9, 13 — листья главного побега).

симподия уменьшалась значительно сильнее, чем при развитии растений в нормальных условиях.

Боковые розеточные побеги 2-го порядка появлялись только у 16% растений, первые из них — в фазу 9-го листа главного побега в пазухах 7-8-го листьев. Побеги по типу пролептические. Очень редко боковые розеточные побеги развивались в пазухах 2-3-го листьев главного побега, но они были недолговечны — отмирали в фазу 2-3-го листа (отличались листьями с цельной листовой пластинкой и большой относительной длиной черешка).

Чем выше на главном побеге располагался боковой розеточный побег 2-го порядка, тем меньше отличались его первые 2 листа от листа главного побега, в пазухе которого он образовывался; в пределах же самого бокового побега листья становились более выравненными по морфологическим признакам: размеру, окраске, количеству зубцов по краю листовой пластинки. Например, первые 1-2 листа боковых побегов 2-го порядка, развивавшихся в пазухах 7-8-го листьев главного побега, были трехлопастные, гораздо меньшего размера, чем листья главного побега, в пазухах которых они развивались, и с меньшим, чем у них, количеством зубцов по краю листовой пластинки. А у аналогичных побегов в пазухах 9-10-го листьев главного побега листовые пластинки первых 2 листьев были уже тройчато-рассеченные и размером незначительно отличались от листьев главного побега, но по-прежнему имели меньшее количество зубцов по краю листовой пластинки. Первые листья вышерасположенных боковых побегов 2-го порядка уже не отличались от листьев главного побега ни формой, ни размером. Различие между ними заключалось лишь в количестве зубцов по краю листовой пластинки — оно оставалось меньшим у листьев боковых побегов (рис. 3, В).

После дифференциации терминальной почки главного побега в соцветие один из боковых побегов 2-го порядка в пазухах верхних листьев розеточной части главного побега начинал быстро развиваться и в скором времени занимал лидирующее положение по отношению к главному, т. е. становился побегом продолжения. При этом листья розеточной части главного побега, за исключением 2 последних, быстро отмирали. Высокий темп развития бокового розеточного побега продолжения 2-го порядка можно проиллюстрировать на следующем примере: если филлохрон главного побега в фазу 12-14-го листа составлял 12-14 дней, то филлохрон побега продолжения был в период формирования соцветия у главного побега всего 5-6 дней. К концу вегетационного сезона побег продолжения был в фазе 6-7-го листа. Длина его стебля достигала 1 см, диаметр — 0,2-0,3 см. Листья по размеру не отличались от листьев главного побега и, как правило, имели дополнительные сегменты, т. е. были перисто-рассеченные. Размер пластинки его последнего (7-го) листа — 10x10 см, длина черешка — 9 см, прилистников — 1,5 см.

Кроме ПВР и боковых розеточных побегов 2-го порядка был обнаружен побег переходного типа. В пазухе 6-го листа главного побега ортотропно развивался боковой побег, имеющий удлиненный (до 1,2 см), антоцианово окрашенный гипоподий диаметром 0,15 см и розетку листьев, первый из которых имел цельную пластинку. От бокового розеточного побега он отличался удлиненным гипоподием, а от ПВР — ортотропным ростом, укороченным мезоподием, неукореняющейся розеткой и отсутствием ветвления.

В генеративный период вступали 3,5% растений. У них, кроме вегетативной, формировалась флоральная часть главного побега. Побег становился полурозеточным. Число метамеров у глав-

ного побега до флоральной части 12-14, до терминального цветка — 14-16.

При формировании флоральной части междоузлие предпоследнего метамера главного побега сильно удлинилось (до 5-7 см), одновременно уменьшаясь в диаметре (до 0,09-0,12 см), по сравнению с междоузлиями предыдущих метамеров. Конечное междоузлие стебля главного побега было выражено, как правило, слабо (0,1-0,3, редко до 0,8 см), в результате чего расположение 2 последних листьев казалось супротивным. Предпоследний лист главного побега был типичной тройчато-рассеченной формы, но отличался от листьев вегетативной части меньшим размером и количеством зубцов по краю листовой пластинки. Последний лист — лопастный, с непостоянным количеством лопастей. Цветonoжка терминального цветка достигала длины 4-5 см. Таким образом, флоральная часть главного побега состояла из 2 метамеров и терминального цветка.

В пазухах листьев флоральной части образовывались аналогичные ей по структуре побеги повторения — паракладии [16], ветвление которых достигало 4-го порядка, т. е. формировалось соцветие двулучевое цимозного типа. У паракладиев с увеличением их порядка изменялось соотношение длин гипоподия и эпиподия: у паракладиев 2-го порядка длиннее был эпиподий, 3-4-го порядка — гипоподий.

Первым зацветал терминальный цветок главного побега, затем одновременно цветки паракладиев 2-го порядка. Цветение их продолжалось 7-9 дней. Цветки правильные, пятичленные, околоцветник двойной. Чашелистики свободные, конической формы (лишь у одного растения 4 и 5 чашелистики были тройчато-рассеченные). Лепестки белые, сидячие. Гипантии выпуклые, овально-конической формы, сильно опушенные у основания одноклеточными волосками. От начала цветения до

созревания плодов проходило 23-24 дня. На паракладиях 3-4-го порядка плоды не вызревали, очевидно, из-за недостатка питания в связи со слабым развитием растений в 1-й год жизни.

Главный корень в фазе 5-го листа главного побега достигал длины 4,5 см, ветвился до 4-го порядка. Количество боковых корней всех порядков достигало 20. В фазу 6-го листа длина главного корня увеличивалась до 7-8 см, а общее количество боковых корней составляло 29. Именно в фазу 5-6-го листа развитие корневой системы главного побега шло наиболее интенсивно. За период формирования 6-го листа общая протяженность корневой системы увеличивалась более чем в 3 раза.

К фазе 8-го листа главного побега длина главного корня возрастала до 11,4 см, общее количество боковых корней — до 59. Кроме системы главного корня в состав корневой системы входили 3 придаточных корня длиной до 7 см, развивавшиеся на гипокотиле. Ветвление главного и придаточных корней шло до 4-го порядка.

К фазе 11-го листа длина главного корня не изменялась по сравнению с фазой 8-го листа, но, несмотря на это, главный корень легко выделялся среди более мощно развитых боковых и придаточных корней красно-коричневой окраской и большим диаметром. Число придаточных корней увеличилось до 4. К концу вегетационного сезона диаметр главного корня в базальной части увеличивался до 0,2-0,5 см. Количество боковых корней всех порядков в системе главного корня 70-80, придаточных — 3-9. Придаточные корни образовывались, кроме гипокотиля, и на первых 2-3 узлах стебля главного побега. Длина их варьировала от 0,8 до 13 см, диаметр — от 0,15 до 0,23 см. Порядок ветвления главного и придаточных корней не изменялся. Придаточные корни образовывались также на 2-3-м узлах стебля ПВР. Максимальное их количество было у ПВР 2-го порядка (до 10-14).

Наибольшая длина — 7-8 см. Ветвились они до 3-го порядка.

Таким образом, в первый год жизни корневая система земляники овальной была представлена системой главного корня и системой придаточных корней, развивавшихся на гипокотиле, первых 2-3 узлах стебля главного побега и на 2-3-м узлах стебля ПВР.

Заключение

Изучение морфогенеза земляники овальной в первый год жизни показало, что главный побег у большинства растений — полурозеточный, дициклический или (у 3,5% растений) моноциклический. У главного побега можно выделить 2 части: вегетативную, представленную прикорневой розеткой с четным числом метамеров, и флоральную, состоящую всегда из 2 метамеров и терминального цветка. Первый метамер

флоральной части, имеет сильно удлиненное междоузлие, как бы отделяющее соцветие от вегетативной части и поэтому названное разделительным междоузлием [16]. Вегетативная часть главного побега — многолетняя, постепенно погружающаяся в почву в течение периода вегетации. Флоральная часть — короткоживущая, отмирает после завершения плодоношения.

В пазухах листьев главного побега формируются пазушные почки, из которых развиваются побеги 2-го порядка 2 типов: боковые розеточные — побеги возобновления (пролептические), растущие ортотропно, и побеги вегетативного размножения — ПВР (силлептические), на начальных этапах растущие ортотропно, но быстро изменяющие направление роста на плагитропное. ПВР отличаются сильным удлинением междоузлий первых 2 метамеров: гипоподия и мезоподия, представляю-

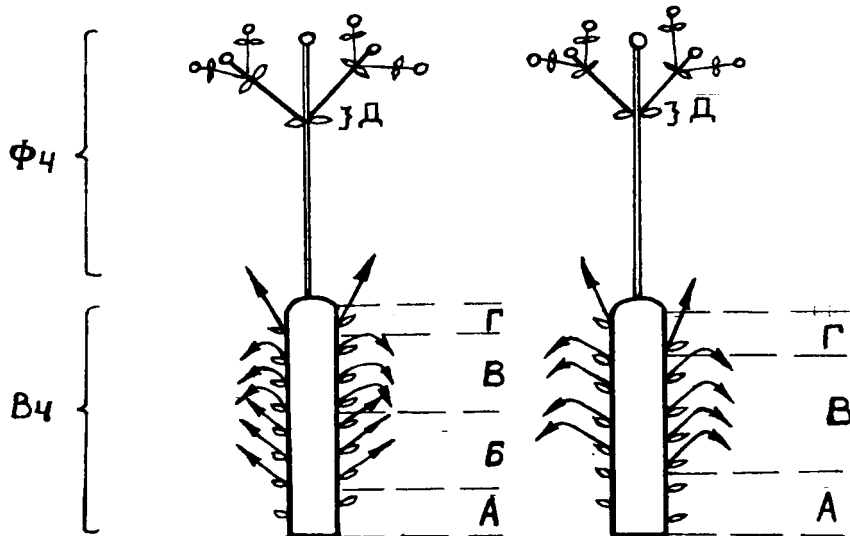


Рис. 4. Схемы 2 типов моноциклического главного побега.

Стрелками показано направление роста боковых побегов.

- А — нижняя зона торможения; Б — нижняя зона возобновления;
В — зона вегетативного размножения; Г — верхняя зона возобновления;
Д — зона обогащения. Вч — вегетативная часть. Фч — флоральная часть.

ших в совокупности их столонную часть. Начиная с эпиподия формируется розеточная часть побега — направление его роста вновь изменяется на ортотропное. В результате отмирания столонов розеточные части ПВР уже в конце первого года жизни оказываются изолированными от главного побега и становятся самостоятельными растениями, т. е. образуется клон.

Исходя из особенностей реализации боковых почек в побеге в пределах вегетативной части главного побега можно выделить ряд зон. Так как пазушные почки в пазухах первых 2 листьев главного побега, как правило, остаются спящими или погибают, не развиваясь в побеге, то это позволяет в пределах вегетативной части главного побега выделить зону торможения (ЗТ) [10, 11]. Выше расположена нижняя зона возобновления (НЗВ), состоящая из 4-8 метамеров, из пазушных почек которых образуются боковые розеточные побеги возобновления. Следующие 5-6 метамеров розетки составляют зону вегетативного размножения (ЗВР), из пазушных почек которой развиваются ПВР. 1-2 верхних (последних) метамера розетки можно выделить в верхнюю зону возобновления (ВЗВ); после дифференциации терминальной почки главного побега в соцветие в этой зоне быстро развиваются побеги продолжения. Таким образом, схему вегетативной части главного побега можно представить в виде ЗТ — НЗВ — ЗВР — ВЗВ (рис. 4).

Описанная структура вегетативной части главного побега не является единственной: у достаточно большого количества растений в первый год жизни боковые розеточные побеги 2-го порядка не образовывались, пазушные почки в местах возможного их появления оставались спящими или погибали. У таких растений структура вегетативной части главного побега выглядит следующим образом: ЗТ увеличивается до 4 мета-

меров, НЗВ отсутствует, ЗВР увеличивается до 7-8 метамеров, а ВЗВ выражена только у растений, вступивших в генеративный период (рис. 4). Изложенные выше примеры не охватывают всех вариантов строения вегетативной части главного побега — у отдельных растений существуют переходные формы.

В пределах флоральной части главного побега можно выделить зону обогашения (ЗО), которая состоит из 2 последних узлов стебля и конечного междоузлия. В пазухах листьев этой зоны формируются паракладии, максимальный порядок которых достигает 4. Совокупность паракладиев 2-4-го порядков образует соцветие цимонидного типа, по внешнему виду напоминающее диазий. Заканчивается флоральная часть верхушечным цветком.

Корневая система растений смешанная, представлена системой главного корня, занимающего лидирующее положение на протяжении почти всего периода вегетации в первый год жизни растения, и системой придаточных корней, формирующихся на гипокотиле, первых 2 узлах стебля главного побега и побегов возобновления и на 2-3-м узлах стебля ПВР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беридзе Р. К. Род *Fragaria* L. Цитозембриологические и генетические исследования. — Автореф. докт. дис., Тбилиси, 1965.
2. Волкова Т. И. Земляника. — В кн.: Культурные растения. — М.: Наука, 1981, с. 142-161.
3. Волкова Т. И. Интродукция видов земляники в ГБС АН СССР. — Бюл. ГБС АН СССР, 1988, вып. 148, с. 3-8.
4. Зубов А. А. О систематике рода *Fragaria* L. — Бюл. науч. информ. Центральной генетической лаборатории, 1990, вып. 48, с. 30-33.
5. Зубов А. А., Волкова Т. И. Перспективы гибридизации садовой земляники с земляникой овальной. — Бюл. ГБС АН СССР, 1987, № 145, с. 65-70.
6. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: МСХА, 1989.
7. Попо-

ва И. В. Селекция земляники в центр. обл. Нечерноземной полосы РСФСР.— Автореф. докт. дис. М., 1990.— 8. *Попова И. В., Хохлова Л. Д.* Особенности гибридов земляники, полученных от сорта Зенга-Зенгана.— Сб. науч. трудов НИЗИСНП, М., 1974/75, т. 7, с. 183-194.— 9. *Розанова М. А.* Межвидовая гибридизация в пределах родов *Rubus L.* и *Fragaria L.* в связи с вопросами формообразования.— Изв. АН СССР, М., 1938, вып. 6, с. 667-676.— 10. *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав.— В кн.: Жизненные формы: структура, спектры, эволюция.— М.: Наука, 1981, с. 161-178.— 11. *Серебрякова Т. И., Петухова Л. В.* Архитектурные модели и жизнен-

ные формы некоторых травянистых розоцветных.— Бюл. МОИП, М., 1978, т. 83, вып. 6, с. 51-65.— 12. *Соколова Н. П., Коровкин О. А.* Морфогенез вегетативных органов *Fragaria virginiana* при развитии растений из семян.— Изв. ТСХА, вып. 6, с. 66-77.— 13. *Фадеева Т. С.* Генетика земляники.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1935.— 14. *Федоров А. А., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений.— Л.: Наука, 1979.— 15. *Darrow G. M.* The strawberry: history, brooding and physiology. N. Y., Chicago, San Francisco, 1966.— 16. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Bd I. Jena, 1964.

Статья поступила 1 декабря 1993 г.

SUMMARY

The results of studying morphogenesis of oval strawberry (*F. ovalis*) — an octoploid, promising for selection species — are presented. Regularities in shoot-and root formation in the first year of plant life are shown.