

УДК 581.144:634.75

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЗЕМЛЯНИКИ ВИРГИНСКОЙ (FRAGARIA VIRGINIANA DUCH.)

О.А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Представлены результаты 8-летнего изучения онтогенетического морфогенеза *Fragaria virginiana* Duch. при выращивании растений из семян. Установлено, что агропопуляция гетерогенна по продолжительности жизненного цикла растений, протяженности его виргинильного, генеративного и синильного периодов. Определены особенности ветвления побегов и нарастания побеговой системы в онтогенезе растения. Выявлены основные типы побегов, различающиеся структурой, функциями, продолжительностью жизни; установлены закономерности изменения этих признаков в зависимости от порядка побега и его места в побеговой системе. Определены закономерности онтоморфогенеза корневой системы.

Fragaria virginiana (земляника виргинская) — дикорастущий североамериканский октоплоидный вид рода, отличающийся устойчивостью к пониженным температурам, засухоустойчивостью, пониженной чувствительностью цветков к весенним заморозкам, одновременным созреванием плодов и легким их отделением от плодоножки. Широко используется в селекционном процессе как донор ценных биологических и хозяйственных признаков [1, 6, 7]. Однако до настоящего времени онтогенетический морфогенез и структура вегетативных органов

растений этого вида изучены далеко не достаточно, имеющиеся сведения обычно ограничены морфологическими описаниями [5, 6, 12]. В статье приводятся сведения, полученные в результате 8-летнего изучения морфогенеза вегетативных органов земляники виргинской при выращивании растений из семян.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1985—1992 гг. в Ботаническом саду МСХА. Растения выращивали из семян, полученных из ГБС РАН. Семена высева-

ли в начале марта. Растения выращивали при площади питания 80 x 70 см, что исключало конкуренцию между ними. Метод работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития [3]. В течение периода вегетации проводили ряд морфологических описаний растений: в первый год жизни — при прорастании семян, в фазу семядолей, 1, 2...5-го листа, в начале ветвления главного побега, в фазы 8—9-го и 12—14-го листа, цветения, плодоношения, в конце периода вегетации; в последующие годы жизни — в начале периода вегетации, в фазы бутонизации, цветения, плодоношения, начала формирования побегов вегетативного размножения, в конце периода вегетации. Результаты описаний оформляли в виде рисунков, таблиц, схем. Терминология для описания частично использована в соответствии с Атласом по описательной морфологии высших растений [11].

Результаты

Первый год жизни*. Семена земляники виргинской мелкие (длиной 0,15 см, шириной 0,05 см), формируются в односеменных нераскрывающихся сухих плодах — орешках. Прорастают дружно — на 25—30-й день после посева. Прорастание семян надземное. Фаза семядолей наступала через 3—5 дней после начала прорастания семян, а фаза 1-го листа — через 13—15 дней. В дальнейшем

температура развития растений ускоряется и через месяц после начала прорастания семян большинство из них находилось в фазе 3-го листа. У первых 3—4 листьев пластинка цельная, у последующих — тройчато-рассеченная. У отдельных растений наиболее развитые листья были непарно-перисторассеченные вследствие формирования второй пары боковых сегментов, значительно менее развитых, чем первая (рис. 1, А).

Ветвление главного побега начиналось в фазу 7—8-го листа — через 45—50 дней после появления всходов, первые боковые побеги образовывались в пазухах 5—6-го листьев. Несмотря на то, что почки в пазухах нижерасположенных листьев были хорошо сформированы, они оставались в состоянии покоя. Развившиеся боковые побеги отличались большой длиной междоузлий первых двух метамеров — гипоподия и мезоподия, а также полной редукцией листовой пластинки 1-го листа — он был представлен чешуей, сформировавшейся из сросшихся прилистников. Именно эту часть побега мы называем стolonной частью, или столоном.

На первых этапах развития боковые побеги росли вверх, но при достижении столоном длины 8—9 см они изгибались под действием собственной массы, чему способствовало также значительное акропетальное увеличение диаметра их стебля. Дальнейшее направление роста побегов было плагиотропным. Начиная с эпиподия длина междоузлий стебля бокового побега резко сокращалась — начинала формироваться его ро-

* Более подробные сведения опубликованы ранее [10].

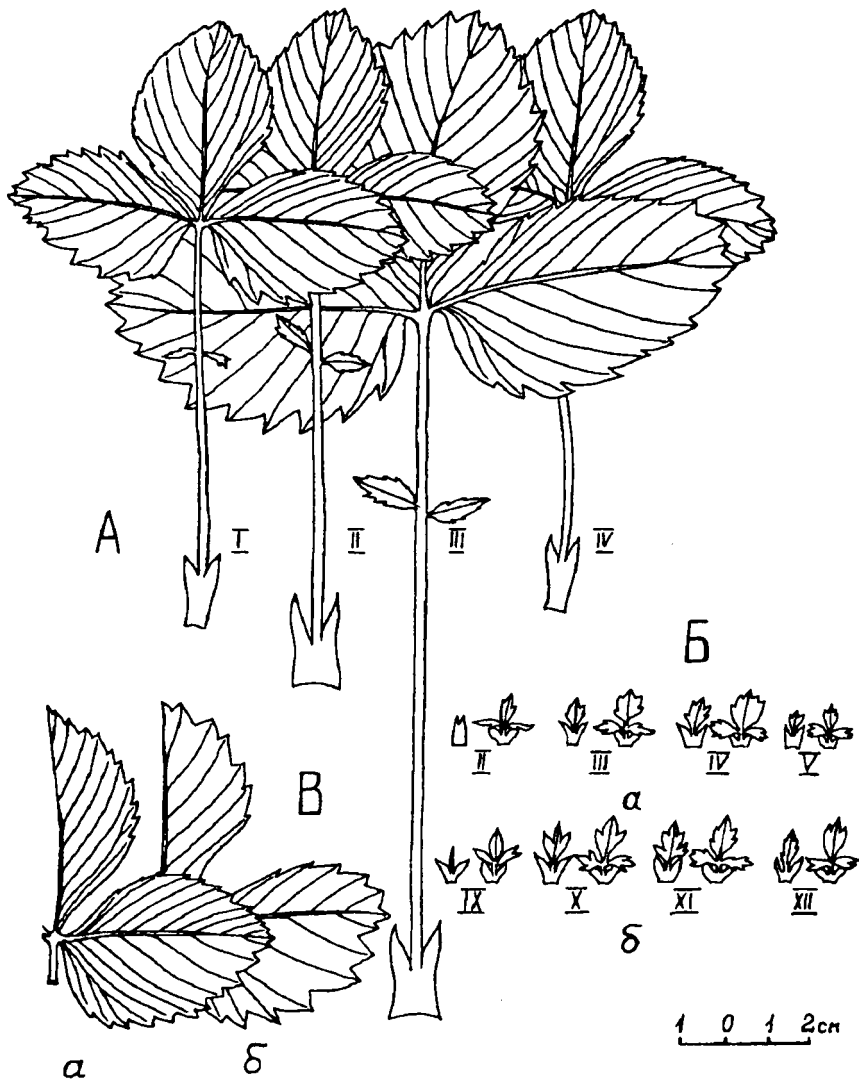


Рис. 1. Особенности морфологии листьев.

А — строение наиболее развитых листьев главного побега и побегов продолжения возрастающего порядка; *Б* — изменение формы первых двух листьев у ПВР возрастающего порядка в пределах одного симподия; *а* и *б* — соответственно в 1-й и 7-й год жизни растений; *В* — различия между листьями побегов разного порядка; *а* и *б* — соответственно лист побега 2-го порядка и первый лист побега продолжения 3-го порядка, формирующегося в его пазухе.

Цифрами показан порядок побегов.

зеточная часть, при этом направление роста побега опять изменялось на ортотропное. Первый лист розетки (он же — второй лист побега) — тройчато-лопастной с хорошо развитыми прилистниками, достигавшими длины листовой пластинки. Все последующие листья побега — тройчато-рассеченные. Такие силлептические побеги с хорошо выраженными столонной и розеточной частями, выполняющие функцию вегетативного размножения, мы называем (по И.Г. Серебрякову, 1952) побегами вегетативного размножения (ПВР).

К фазе 9—10-го листа главного побега ПВР 2-го порядка формировались в пазухах его 5—8-го листьев, а к фазе 16—20-го листа — в пазухах 5—15-го листьев. Чем выше на главном побеге располагался ПВР, тем большую длину имела его столонная часть, в результате розетки ПВР оказывались удаленными на различные расстояния от главного побега, что устраняло конкуренцию между растениями и способствовало их лучшему укоренению. Значительное удлинение гипоподия и мезоподия после начавшегося формирования розеточной части ПВР свидетельствует об интенсивной деятельности интеркалярных меристем в этих частях побега.

От расположения ПВР 2-го порядка на главном побеге зависела и форма их листьев: чем выше находился ПВР, тем более развитыми были его первые 2 листа: имели большие размеры и более рассеченную листовую пластинку. Последующие листья ПВР раз-

личались только по числу зубчиков у сегментов листовой пластинки.

Для ПВР 2-го и последующих порядков было характерно очень раннее ветвление — уже в фазу 2-го листа в пазухе этого же листа у них развивался ПВР следующего порядка. Так как ПВР следующего порядка начинал формироваться еще до развертывания 3-го листа ПВР предыдущего порядка и имел удлиненные междоузлия первых двух мемеров, то по внешнему виду его можно было принять за продолжение ПВР предыдущего порядка.

Кроме ПВР, на главном побеге формировались и боковые розеточные побеги. Они начинали акропетально развиваться в фазу 11—12-го листа главного побега из почек в пазухах его 1—5-го листьев. Боковые розеточные побеги 2-го порядка, как и ПВР, отличались от главного побега более быстрым формированием листьев типичной формы. При этом, чем выше располагался боковой побег, тем более типичной была форма его первых листьев, тем большее число зубцов у сегментов они имели. Как и у ПВР, первый лист розеточных побегов 2-го порядка сильно отличался от всех остальных, однако эти различия были меньше, чем у ПВР, и заключались они в степени выраженности черешка, числе сегментов листовой пластинки и их форме. Чем выше располагался розеточный побег на главном, тем меньшими были различия между первым и последующими его листьями.

Розеточные побеги 2-го порядка начинали быстро ветвиться: в пазухах их нижних 2—3 листьев формировались побеги 3-го порядка — ПВР. Следует подчеркнуть, что формой первых двух листьев ПВР 3-го порядка не отличались от формирувавшихся на главном побеге ПВР 2-го порядка. К концу периода вегетации розеточные побеги 2-го порядка находились в фазе 5-го (верхние) — 12-го (нижние) листа. ПВР 3-го порядка формировались в пазухах их первых 3—8 листьев.

В начале сентября (на 140—150-й день после появления всходов) ветвление ПВР шло до 7-го порядка. ПВР 3-го порядка развивались в пазухах первых 3—8 листьев розеточных побегов 2-го порядка и в пазухах 2—7-го (значительно реже — и 1-го) листьев ПВР 2-го порядка и находились в фазе 2—8-го листа. Длина стolonной части у них была почти одинаковой (до 33—37 см), несмотря на то, что ПВР 3-го порядка на розеточных побегах 2-го порядка формировались более чем на 1,5 месяца позднее. Можно полагать, что более крупные размеры ПВР 3-го порядка на розеточных побегах 2-го порядка обусловлены более мощным развитием всего растения во время их формирования.

С возрастом порядка ПВР наблюдалось изменение формы их первого листа — от чешуевидного с полностью редуцированной пластинкой у ПВР 2-го порядка до дифференцированного на трехлопастную пластинку, черешок и прилистники у ПВР 4-го порядка. Второй лист у всех побегов был

дифференцирован на пластинку, черешок и прилистники, но форма пластинки изменялась от цельной или трехлопастной до тройчато-рассеченной. У последующих тройчато-рассеченных листьев различия заключались в увеличении числа зубчиков по краям сегментов. Особо следует подчеркнуть, что усложнение формы листьев происходило только до ПВР 4-го порядка — начиная с ПВР 5-го порядка происходило ее упрощение, а также то, что у ПВР значительно быстрее, чем у главного побега, начинали формироваться типичные для вида тройчато-рассеченные листья (рис. 1, Б).

Таким образом, в первый год жизни в среднем на одном растении образовывалось 10 ПВР 2-го порядка, 63 — 3-го (из них 23 — на розеточных побегах 2-го порядка), 93 — 4-го, 87 — 5-го, 75 — 6-го и 3—7-го порядка. Общее число ПВР достигало 250, что свидетельствует о чрезвычайно высоком коэффициенте вегетативного размножения.

Благодаря раннему ветвлению побегов вегетативного размножения и одностороннему росту стolonов, формирующихся в пазухах вторых листьев ПВР предыдущих порядков, к концу периода вегетации образуется система ПВР возрастающего порядка с хорошо выраженной центральной осью, представленной именно стolonными частями этих побегов (базисимподиальное нарастание). Под термином «ус» мы понимаем именно такой симподий, представленный несколькими ПВР возрастающего порядка (как

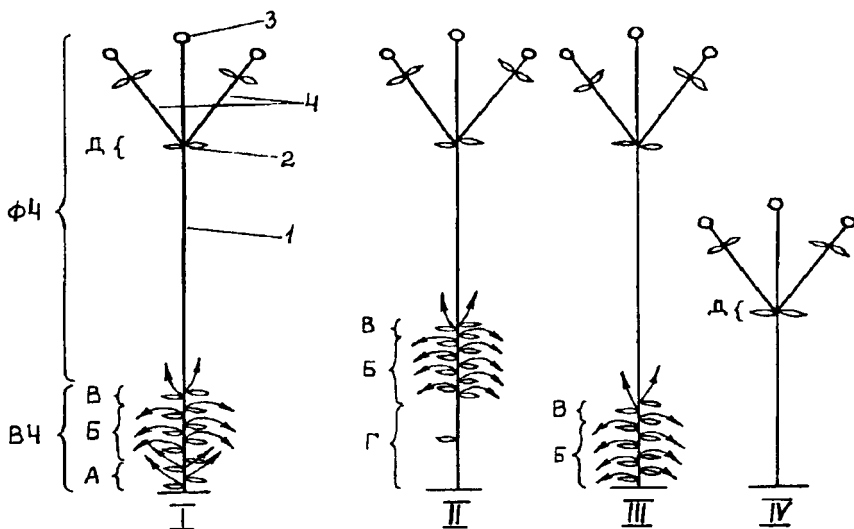


Рис. 2. Типы и структура побегов, формирующихся в онтогенезе земляники виргинской.

I—IV — соответственно схемы главного побега, побега вегетативного размножения, побега возобновления и побега повторения (паракладия). А — нижняя зона возобновления; Б — зона вегетативного размножения; В — верхняя зона возобновления; Г — зона отделения; Д — зона обогащения. ВЧ и ФЧ — соответственно вегетативная и флоральная части побега. 1 — разделительное междоузлие, 2 — конечное междоузлие, 3 — терминальный цветок, 4 — паракладия 2-го порядка. (Стрелками показано направление роста боковых побегов).

правило, 5—7). В конце первого периода вегетации максимальная протяженность симподия, состоявшего из 5—7 ПВР возрастающего порядка, могла достигать 195 см.

В первый год жизни большинство растений (95%) оставалось в вегетативном состоянии. В конце периода вегетации они находились в фазе 16—20-го листа главного побега. Длина и диаметр стебля последнего достигали к этому времени соответственно 1,0 и 0,5 см.

У растений, вступивших в репродуктивный период, формировалась флоральная часть главного

побега, состоявшая из двух конечных метамеров и терминального цветка. Число метамеров до терминального цветка у главного побега зацветших растений было равно 14 или 16. Формирование флоральной части сопровождалось значительным удлинением междоузлия предпоследнего метамера главного побега (до 10—14 см) и одновременным значительным сокращением его диаметра по сравнению с метамерами вегетативной (розеточной) части (до 0,15—0,2 см). Первый лист флоральной части по форме не отличался от листьев розетки, но был значительно меньше. Длина

конечного междоузлия стебля главного побега была очень небольшой — 0,1—0,2 см, т.е. листья на флоральной части располагались почти супротивно. Форма последнего листа главного побега была очень непостоянной — его пластинка изменялась от тройчато-рассеченной до цельной. Сходство листьев вегетативной и флоральной частей по форме и величине позволяет считать главный побег полурозеточным.

В пазухах листьев флоральной части главного побега развивались побеги 2-го порядка, состоявшие только из двух метамеров и терминального цветка — параклади (Troll W., 1964). В пазухах их почти супротивно расположенных листьев формировались побеги 3-го порядка с аналогичной структурой. Ветвление паракладиев шло до 3—4-го порядка. В зависимости от порядка паракладиев изменялось соотношение длины их гипоподия и эпиподия: у паракладиев низших порядков большую длину имел эпиподий, высших — гипоподий. Таким образом, совокупность паракладиев возрастающего порядка представляла собой закрытое, монотелическое, одноосное соцветие. По внешнему виду оно напоминало дихазий, но таковым не являлось из-за ложной супротивности листьев. Первым всегда зацветал верхушечный цветок главного побега, затем цветки паракладиев в последовательности их формирования. В пределах одного соцветия можно было наблюдать все этапы развития цветка — от бутона до зрелого плода.

У растений, вступивших в ре-

продуктивный период, к концу периода вегетации в пазухах 1—3 верхних листьев розетки развивались розеточные побеги 2—го порядка. У этих побегов сразу формировались тройчато-рассеченные листья, отличавшиеся от листа главного побега, в пазухе которого образовался данный розеточный побег, меньшим размером и меньшим числом зубчиков на сегментах листовой пластинки. В результате общее число побегов возобновления 2-го порядка достигало 4—6.

К середине октября у растений оставались живыми 8—12 верхних листьев главного побега и по 3—8 листьев розеточных боковых побегов. Все остальные листья отмирали, но не опадали, а постепенно сгнивали. Распадения пластинки листьев на отдельные сегменты не наблюдалось, т.е. лист был простым.

Таким образом, в результате изучения побеговой системы установлено, что главный побег — полурозеточный, дициклический (лишь у отдельных растений — моноциклический). В пределах главного побега можно выделить 2 части (Troll W., 1964): вегетативную (прикорневая розетка) и флоральную (2 последних метамера и терминальный цветок). В вегетативной части, исходя из разнокачественности боковых почек (реализация их в различные типы побегов), можно выделить 3 зоны: 1) нижнюю зону возобновления — 4—6 первых метамеров, из пазушных почек развивались пролептические побеги возобновления, часть почек может оставаться спящими; 2) зону вегетативно-

го размножения — следующие 6—8 метамеров, из пазушных почек формируются силлептические ПВР; 3) верхнюю зону возобновления — 1—2 верхних метамера розетки, из пазушных почек образуются 1—2 побега продолжения. Боковые побеги в пределах всех 3 названных зон — полурозеточные (рис. 2). Предлагаемое включение зоны вегетативного размножения в зону возобновления [9] представляется неправомерным, поскольку ПВР не выполняют функции возобновления для растения вследствие быстрого естественного отделения от него.

В отличие от всех других побегов у ПВР четко выражена особая зона, которую мы назвали зоной отделения [4]. Она состоит из двух нижних метамеров с удлиненными междоузлиями и к концу вегетационного периода отмирает (столонная часть).

В пределах флоральной части главного побега можно выделить лишь одну зону — зону обогащения, представленную двумя верхними узлами стебля и конечным укороченным междоузлием. В пазухах двух листьев этой зоны формируются паракладии. Следует подчеркнуть, что число метамеров в пределах одной зоны главного побега всегда было кратно 2. Наименьшее число метамеров, из которых может состоять как побег, так и зона побега, также равно 2 (паракладии, зона отделения у ПВР, зона обогащения).

В первый год жизни у растений формировалась корневая система, состоявшая из системы главного корня и системы придаточных

корней. Главный корень начинал ветвиться в фазу 2-го листа; ветвился до 4-го порядка; хорошо отличался от придаточных корней более темной окраской.

Первые придаточные корни начинали формироваться в фазу 4—5-го листа — одновременно по 2—3 на гипокотиле. Придаточные корни на семядольном узле и первых 2—3 узлах стебля главного побега начинали развиваться позднее — в фазу 10—11-го листа; на каждом узле формировалось по 1—4 корня.

Придаточные корни образовывались также на всех ПВР и очень быстро — в фазу 3-го листа. Одновременно формировались 2—3 придаточных корня на уровне 2-го узла или несколько ниже его.

У растений наблюдалось явление геофилии, проявившееся с самых первых этапов их развития. Уже к фазе 10-го листа семядольный узел находился на уровне почвы, а к концу периода вегетации оказывался на глубине до 1,5 см. Особенно интенсивно процесс геофилии шел в конце периода вегетации. Осуществлялся он, очевидно, за счет деятельности обычных придаточных корней, так как специализированные контрактильные корни у растений не были обнаружены.

Второй год жизни. В начале апреля после схода снега растения имели по 6—8 перезимовавших зеленых листьев — по 2—3 листа у главного побега и боковых розеточных побегов. Столонные части ПВР, которые начинали засыхать еще осенью, отмерли, и все укоренившиеся розеточные

части ПВР оказались изолированными как от материнского растения, так и друг от друга, т.е. растения существовали уже в виде клонов.

Верхушечная почка главного побега растений, оставшихся в первый год жизни в вегетативном состоянии, состояла из 2 листовых примордиев и зачатка терминального соцветия — в ней с осени была заложена вся флоральная часть главного побега. Верхушечные почки нижних боковых розеточных побегов 2-го порядка состояли из 2—4 листовых примордиев и зачатка соцветия, верхних — только из 2—4 листовых примордиев. Верхушечные почки боковых розеточных побегов 2-го порядка, формировавшихся в пазухах верхних листьев розеточной части главного побега растений, зацветших в первый год жизни, состояли из 1—2 листовых примордиев и зачаточного соцветия. Все терминальные почки были надежно защищены крупными прилистниками зимовавших листьев.

Осеннее заложение в почках всех элементов флоральной части побега определяло раннее цветение растений. Побег начинали отрастать в середине апреля — стали формироваться метамеры вегетативной и флоральной частей: 1—2 чешуевидных листа, 2—3 листа срединной формации и терминальное соцветие. Фаза бутонизации наблюдалась в конце апреля, а фаза цветения наступала через 10—12 дней — в конце первой декады мая. Первым распускался терминальный цветок главного побега, через 2—3 дня —

терминальные цветки боковых побегов 2-го порядка. Несколько позднее у отдельных растений зацветали силлептические моноциклические побеги 2-го порядка, развивавшиеся в пазухах 2—3 верхних листьев розеточной части дициклического главного побега и имевшие всего 4 метамера до соцветия (2 чешуевидных листа + 2 листа флоральной части). Цветки некрупные — диаметром 1,5—2,0 см, пятичленные, с хорошо выраженным подчашием, однополые, реже — обоеполые. Благодаря небольшой длине стебля флоральной части побегов цветки обычно располагались не выше уровня листьев.

Число метамеров до терминального цветка у дициклического главного побега — 18—20, т.е. значительно больше, чем у моноциклического главного побега более скороспелых растений, зацветших в первый год. У дициклических боковых розеточных побегов 2-го порядка число метамеров до соцветия составляло: у нижних — 14—16, у верхних (растения с моноциклическим главным побегом) — 6—8. Ветвление паракладиев в зоне соцветия у всех побегов шло до 3—4-го порядка. Общее число зацветших побегов у одного растения — 2—6.

В период бутонизации все зимовавшие листья быстро отмирали и к фазе цветения живыми у дициклических побегов оставались, как правило, только листья флоральной части. Отмирание зимних листьев сопровождалось быстрым развитием в их пазухах боковых побегов 3-го порядка. Но-

вые листья также образовывались у небольшого числа побегов 2—3-го порядка, которые оставались в вегетативном состоянии. В результате в начале цветения все живые листья срединной формации принадлежали в основном побегам 3-го порядка текущего года.

Протяженность периода цветения — около 2 недель, так как число паракладиев в соцветии было невелико. В это время у полновины растений начинали образовываться новые ПВР — в первую очередь у розеточных побегов 2-го порядка, позднее они развивались в пазухах листьев розеточных побегов 3-го порядка текущего года. ПВР формировались в пазухах всех листьев нижних розеточных побегов 2-го порядка, кроме первых 2—3 — в пазухах этих листьев позднее развивались розеточные побеги 3-го порядка. У верхних розеточных побегов 2-го порядка и розеточных побегов 3-го порядка текущего года ПВР образовывались в пазухах всех листьев. ПВР 3—4-го порядка быстро ветвились — к началу периода плодоношения у растений формировалось 5—8 симподиев, состоявших из 2—3 ПВР возрастающего порядка (3—6-го).

Фаза плодоношения наступала в конце первой декады июня — через 60—65 дней после начала вегетации растений. Первыми созревали плоды, формирующиеся на главном побеге, немного позднее — на боковых побегах 2-го порядка. Гипангии округлой или яйцевидной формы, суженные в основании, красные или темно-красные, размером до 1,5 см. Ча-

шелистики не прилегали к гипантию, последний легко отделялся от чашечки. Орешки погружены в мякоть гипантия.

Продолжительность фазы плодоношения — 10—12 дней. Одновременное созревание многих гипантиев определяется одновременным цветением паракладиев различного порядка у главного побега и боковых побегов 2-го порядка.

После завершения плодоношения (конец июня) наблюдалось отмирание флоральных частей побегов в базипетальном направлении: первой к середине июля отмирала флоральная часть главного побега, позднее — боковых побегов 2-го порядка. Отмершие флоральные части побегов сохранялись у растений долго — обычно до следующего периода вегетации.

Во второй половине июня у растений с дициклическим главным побегом в пазухах 1—2 (реже — 3) последних листьев его розеточной части начинали развиваться боковые розеточные побеги продолжения 2-го порядка. К концу периода вегетации они состояли из 6—8 метамеров. В пазухах их 1—2 верхних листьев формировался побег продолжения 3-го порядка, который к концу периода вегетации находился в фазе 5—7-го листа. В пазухах его 1—2 последних листьев у некоторых растений мог образовываться розеточный побег продолжения 4-го порядка, который к концу периода вегетации находился в фазе 3—4 листьев, т.е. наблюдалось акросимподиальное нарастание системы розеточных побегов продол-

жения. Основным критерием установления границ побегов являлось меньшее число зубчиков у сегментов 1-го листа бокового побега, чем у листа, в пазухе которого данный побег формировался (рис. 1, В). Из всех пазушных почек этих побегов развивались ПВР 3—4-го порядка, в результате ветвления которых формировались симподии из ПВР 3—6-го порядка. Следовательно, у побегов продолжения 2—3-го порядка были хорошо выражены зоны вегетативного размножения и верхняя возобновления.

В конце июня начинали формироваться боковые розеточные побеги 3-го порядка в пазухах последних 2—3 листьев розеток побегов 2-го порядка нижней зоны возобновления главного побега. К концу периода вегетации они находились в фазе 10—12-го листа. В пазухах их 3—8 нижних листьев развивались ПВР 4-го порядка, которые быстро ветвились и образовывали симподии, состоявшие из ПВР 4—8-го порядка, а в пазухах 1—2 верхних листьев формировалось 1—2 побега продолжения 4-го порядка, достигавшие к концу периода вегетации фазы 6—8-го листа. В пазухах их первых 3—5 листьев развивались ПВР 5-го порядка, дававшие начало симподиям, состоявшим из 2—3 ПВР 5—7-го порядка. Таким образом, у побегов продолжения 3—4-го порядка нижняя зона возобновления отсутствовала. Общее число побегов возобновления к концу второго года жизни растений — 8—14 (рис. 3, А).

Проведенный в конце периода

вегетации анализ верхушечных почек всех имевшихся у растений побегов показал, что у побегов продолжения 2—4-го порядков уже были заложены метамеры флоральной части. Это дало возможность установить структуру побегов — число метамеров до терминального цветка. У побегов 2-го порядка, развивавшихся в пазухе верхних листьев розеточной части главного побега, число метамеров до соцветия (10—12) было значительно меньше, чем у побегов того же порядка, развивавшихся в нижней зоне возобновления главного побега. Наибольшим (12—14) оно оказалось у побегов продолжения 3-го порядка, сформировавшихся в верхней зоне розеточной части дициклических побегов 2-го порядка, развивавшихся в нижней зоне возобновления главного побега, — 14—16. У силептических побегов продолжения того же порядка, но сформировавшихся в верхней части растений на побегах продолжения 2-го порядка текущего года, число метамеров до соцветия было значительно меньше — не превышало 8—10. Та же закономерность наблюдалась и у побегов продолжения 4-го порядка: те из них, что формировались в нижней части растений, имели до соцветия 10—12 метамеров, а развивавшиеся в верхней части — не более 6.

Метамеры флоральной части побега закладывались в верхушечной почке ПВР 3-го порядка, у всех остальных ПВР верхушечные почки оставались вегетативными. Число метамеров до терминального цветка у ПВР 3-го по-

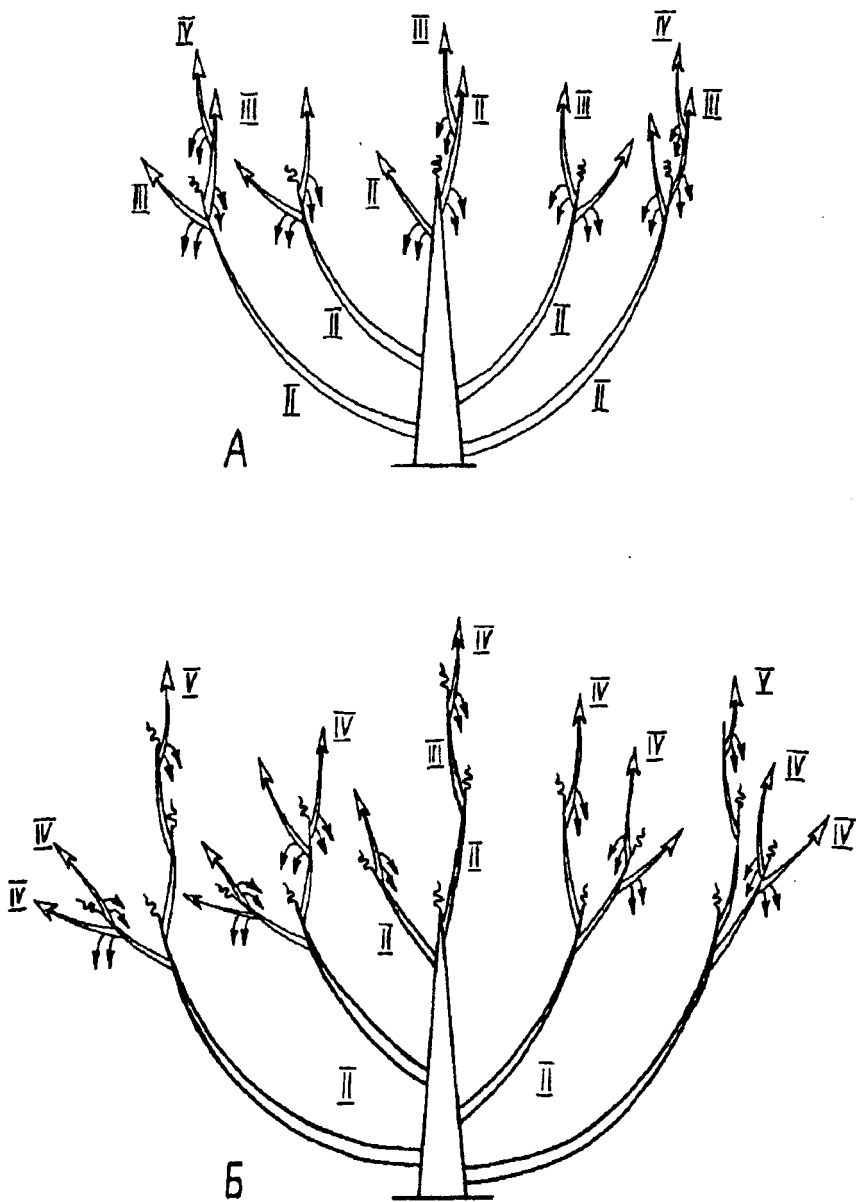


Рис. 3. Схемы побеговой системы растений в конце второго (А) и 3-го (Б) годов жизни (II—V — порядок боковых побегов). Волнистой линией показаны отмершие флоральные части побегов.

рядка — 10—14; больше — у формирующихся на нижних розеточных побегах 2-го порядка. У ПВР наблюдались те же особенности строения, что и в первый год жизни растений.

Морфологический анализ ПВР, сформировавшихся в первый год жизни растений и отделившихся от материнского растения, показал, что в пределах каждого симподия число метамеров до терминального цветка уменьшалось от первого к третьему ПВР симподия (от 14—16 до 10—12), но начиная с четвертого ПВР — снова увеличивалось.

Как специфические возрастные особенности растений 2-го года жизни следует рассматривать большие размеры листьев у побегов всех типов, большее число зубцов по краям сегментов листовой пластинки (до 19), более частую встречаемость непарно-перисторассеченных листьев.

Во второй год жизни корневая система у растений преимущественно придаточная — у большинства из них система главного корня в зимний период отмирала. Придаточные корни формировались на базальных частях стеблей главного побега, побегов возобновления 2-го порядка и ПВР. Образование новых придаточных корней у растений происходило в течение двух периодов: в начале периода вегетации (апрель-май) и в конце лета — в начале осени. Закономерности корнеобразования те же, что и в первый год жизни. Число придаточных корней у одного растения — 17—24, длина — до 22 см, порядок ветвления — 3-й, реже — 4-й.

Во второй год жизни растений базальные части их главного побега и боковых побегов возобновления 2-го порядка продолжали погружаться в почву и к концу периода вегетации оказывались в почве на протяжении 1,5—2,0 см. Специализированные контрактильные корни не формировались.

Третий год жизни растений. Как и во второй год, побеги трогались в рост в середине апреля. Перезимовавшие верхушечные почки побегов 3—4-го порядков — вегетативно-генеративные или реже — вегетативные, состояли из 2 кроющих чешуй, 2—4 примордиальных листьев и зачатков соцветия. Каждый побег выходил из-под снега с 2—3 зелеными зимними листьями. У некоторых побегов возобновления 4-го порядка в течение зимнего периода отмирали верхушечные почки.

Растения зацветали в конце первой декады мая. Число зацветших побегов было несколько больше, чем во второй год, — 6—10. В фазу плодоношения растения вступали в середине июня. Продолжительность периода плодоношения — 12—14 дней.

Число метамеров до соцветия у дициклических побегов 3-го порядка, сформировавшихся в нижней части растения (входили в состав побеговой системы, развивавшейся в нижней зоне возобновления главного побега), — 12—14; у подобных побегов в верхней части растения — 10—12; у дициклических побегов 4-го порядка независимо от положения на растении — 8—10.

Из почек в пазухах 1—2 верх-

них листьев розеточных частей побегов 3—4-го порядка в те же сроки, что и во второй год жизни растений, формировался один (редко — два) побег продолжения соответственно 4-го или 5-го порядка и состоял из тех же зон: вегетативного размножения и верхней возобновления. Следует отметить, что у всех побегов менее протяженной (3—5 метамеров), чем у подобных побегов предыдущего порядка, была зона вегетативного размножения. Однако из-за увеличения общего числа побегов продолжения у растения количество формируемых ПВР по сравнению с предыдущим годом жизни не уменьшалось, а оставалось на том же уровне. У некоторых растений побеги продолжения 4—5-го порядка развивались как моноциклические. В этом случае они состояли из 6—8 метамеров, в пазухе одного из верхних листьев их розеточной части образовывался побег продолжения 5—6-го порядка, а в пазухах остальных листьев — ПВР. Общее число побегов возобновления у растений — 12—18 (рис. 3, Б).

Листья побегов растений 3-го года жизни по размеру и строению не отличались от листьев побегов предыдущего года жизни, но чаще встречались непарно-перисто-рассеченные листья.

К концу 3-го года жизни побеги продолжения 4—5-го порядка состояли из 8—10 метамеров. Сформировавшиеся «усы» (симподии) состояли из 3—5 ПВР 5—9-го порядков. В нижней зоне возобновления главного побега и нижних побегов возобновления

2—3-го порядков некоторые пазушные почки оставались в спящем состоянии; они были вегетативными и состояли из 2 кроющих чешуй и 3-5 листовых примордиев.

В течение 2—3-го года жизни в результате развития побегов продолжения 2—5-го порядков происходило формирование центральной побеговой оси растения (рис. 3). Нарастание ее происходило за счет вегетативных (розеточных) частей побегов продолжения. Таким образом, центральная побеговая ось растения нарастала акросимподиально и была представлена совокупностью вегетативных частей побегов продолжения возрастающего порядка. Под действием массы образовавшихся побегов она в течение 3-го года жизни растений принимала наклонное положение, что способствовало развитию на ней дополнительных придаточных корней. В конце периода вегетации базальная часть побеговой системы погружалась в почву на глубину до 2,8 см: полностью находился в почве стебель розеточной части главного побега и до 1,5 см были погружены в почву стебли побегов 2-го порядка, т.е. у растений начиналось формирование эпигеогенного корневища (рис. 4).

К концу 3-го года жизни отмершие генеративные части главного побега и побегов возобновления 2—3-го порядка полностью разрушались. У некоторых побегов отмирание тканей распространялось на стебель вегетативной части — отмирала главным образом сердцевина.

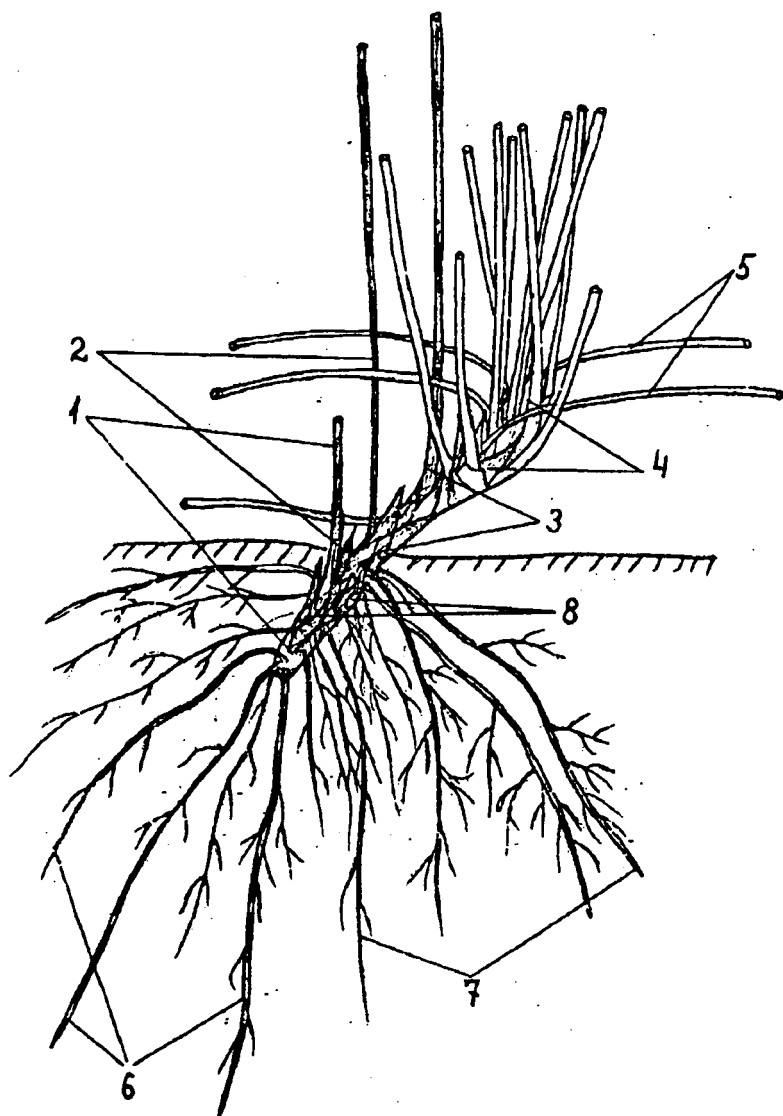


Рис. 4. Формирование эпигеогенного корневища к концу 3-го года жизни растений.
 1 — главный побег, 2—4 — соответственно побеги продолжения 2—4-го порядка, 5 —
 стolonные части ПВР 5-го порядка, 6 — придаточные корни на гипокотиле и базальной
 части стебля главного побега, 7 — придаточные корни на стебле побега продолжения 2-
 го порядка, 8 — следы от удаленных побегов возобновления.

Развитие новых придаточных корней у растений, как и во второй год жизни, проходило в 2 срока: в апреле—мае и августе—сентябре. Новые придаточные корни образовывались на стеблях побегов возобновления 2—3-го, реже — 4-го порядка. Общее число придаточных корней у растения достигало 40. Наиболее старые из них, на базальной части стебля главного побега и гипокотиле, достигали длины 40 см, ветвились до 4-го порядка и были покрыты темно-коричневой перидермой. Молодые корни текущего года — светлые, длиной до 15 см, ветвились до 3-го порядка.

Четвертый год жизни. В течение 3-го осенне-зимнего периода у растений отмирали некоторые побеги возобновления 4-го и особенно 5-го порядка. Это, возможно, было связано с продолжающимися процессами отмирания тканей стебля вегетативной части у побегов 3-го порядка, на котором они формировались [2]. Большая жизнеспособность побегов 2—3-го порядка объяснялась, очевидно, тем, что они имели собственные придаточные корни. Некоторые побеги 5-го порядка оставались в вегетативном состоянии и во второй год жизни.

Развитие побегов возобновления 5—6-го порядка шло неодинаково и зависело от степени отмирания тканей стебля вегетативных частей побегов продолжения 2—3-го порядка того симподия, в состав которого они входили. К концу периода вегетации побеги 5—6-го порядка находились в фазе 3—7-го листа. Моноциклические побеги у растений не об-

разовывались. Общее число побегов возобновления было меньше, чем в конце 3-го года жизни, — 8—14.

С увеличением порядка побегов продолжения происходило увеличение длины междоузлий стебля их розеточной части (до 0,2—0,3 см) и одновременно уменьшение их диаметра (до 0,2—0,3 см). Длина разделительного междоузлия флоральной части этих побегов, напротив, уменьшалась.

Впервые между растениями проявлялись различия по размеру листьев и их строению: у растений с большим числом побегов возобновления (более интенсивно ветвящихся) листья были мельче и только с тройчато-рассеченной пластинкой.

В связи с замедленным развитием части побегов возобновления снижалось число формируемых на них ПВР; в результате общее число «усов» у растения по сравнению с 3-м годом жизни несколько уменьшалось. Однако ветвление ПВР шло, как и прежде, достаточно интенсивно и к концу периода вегетации они образовывали симподии, состоящие из 4—5 ПВР возрастающего порядка (6—11-го).

Цветение растений начиналось в те же сроки, что и в предыдущие годы жизни, однако период цветения оказался более растянутым — до двух недель. Это объяснялось и различной интенсивностью развития флоральных частей побегов возобновления и неодинаковым числом паракладиев в соцветиях этих побегов. Естественно, что более продолжительным оказался и период пло-

доношения — он завершился лишь в начале июля. Следует особо отметить, что число метамеров до терминального цветка у побегов продолжения 4—5-го порядка было таким же (а иногда и больше), как у побегов продолжения 3-го порядка — 10—12.

Закономерности корнеобразования оставались прежними, однако число сформировавшихся новых придаточных корней уменьшалось, поскольку они образовывались только на базальной частях стебля побегов возобновления 4-го порядка. На стебле побегов возобновления 5-го порядка развивались только зачатки придаточных корней длиной до 0,2 см. Нормальному развитию корней мешали, очевидно, их достаточно высокое положение над уровнем почвы (до 5 см) и большое количество живых и отмерших частей вегетативных органов между ними и почвой. Наблюдалось отмирание некоторых из наиболее старых корней, развивавшихся на гипокотиле.

Пятый год жизни. В течение зимы 10% растений отмерло. К ним относились все растения с моноциклическим главным побегом и часть растений с дициклическим — с наиболее интенсивно ветвящимися побегами. Все остальные растения продолжали развиваться, но темп и мощность их развития были значительно ниже, чем на четвертом году жизни. В зимний период у многих из них отмирали побеги продолжения 5—6-го порядка, в результате число побегов возобновления сокращалось в 2 раза.

На каждом побеге возобновле-

ния формировался лишь один побег продолжения (6—7-го порядка), некоторые побеги возобновления вообще не ветвились. Это приводило к уменьшению у растений числа развивавшихся ПВР до 10—12.

Сроки цветения и плодоношения растений оставались прежними, но число зацветших побегов у растений резко снижалось. Меньше было и паракладиев в соцветиях. Увеличивалось число цветков, из которых не образовывались плоды. Все это приводило к резкому снижению продуктивности растений.

Новые придаточные корни у растений не образовывались. Продолжалось отмирание более старых придаточных корней, развивавшихся на гипокотиле и базальной части стебля главного побега.

В течение зимне-весеннего периода 5-го года жизни у большинства растений начиналась партикуляция — разделение побеговой системы на отдельные части. Эти системы побегов существовали самостоятельно благодаря наличию у них собственной системы придаточных корней, однако продолжали быть механически соединенными между собой отмершими частями побегов. При выкапывании растений они, как правило, распадались на части по числу побегов 2-го, реже 3-го порядка. Партикулы продолжали развиваться, но у тех из них, которые состояли из большего числа побегов продолжения (до 5), новые побеги возобновления не формировались.

Шестой — восьмой годы жизни.

Онтогенез большинства растений (85%) ограничивался 5 годами; 10% растений жили 6 лет, по 2 растения дожили соответственно до 7- и 8-летнего возраста.

Начиная с 6-летнего возраста растения переставали цвести, у них развивались только вегетативные побеги, причем циклическая природа развития побегов возрастала (развивались три- и тетрациклические побеги), а ветвление их практически полностью подавлялось. Только у некоторых растений 6-го года жизни формировалось по 2—3 ПВР. Резко замедлялся темп роста побегов: за период вегетации у них формировалось не более 3—5 листьев, при этом размер листьев был значительно меньше обычного. У растений синильного периода значительно чаще проявлялось антоциановое окрашивание листьев.

Партикулы, из которых состояли растения, отмирали неодновременно, но довольно быстро. Два восьмилетних растения состояли всего из 2 живых партикул — все остальные отмирали. Максимальный порядок побегов, входящих в состав этих партикул, — 8-й; у некоторых семилетних растений побеги ветвились до 9-го порядка. В течение 6—8-го годов жизни у растений пробуждались спящие почки на розеточных частях побегов 3—5-го порядка, но формирующиеся из них побеги быстро отмирали — в фазе 2—3 листьев.

Начиная с 6-го года жизни втягивание растений в почву прекращалось.

Заключение

Исследование показало, что агропопуляция земляники виргинс-

кой гетерогенна по продолжительности жизни растений. В условиях культуры она варьировала от 4 до 8 лет. Наиболее коротким онтогенезом отличались растения с моноциклическим главным побегом, т.е. с наименее продолжительным виргинильным периодом — до 5 мес. Обычная продолжительность виргинильного периода — 5—7 мес, репродуктивного — 4—5 лет, синильного — 1—3 года.

Побеговая система представлена монокарпическими моно- и дициклическими побегами. Зачатки репродуктивных органов закладывались у дициклических побегов осенью первого года жизни. В синильный период возможно развитие три- и тетрациклических побегов с неполным циклом (отмирали в вегетативном состоянии).

Наибольшая способность к вегетативному размножению наблюдалась у растений 1—2-го годов жизни; растения синильного периода вегетативно практически не размножались.

По структуре и функциям все боковые побеги можно разделить на 4 типа: возобновления, вегетативного размножения, продолжения и повторения (паракладии). Побеги первых трех видов — полурозеточные, состоят из двух частей — вегетативной и флоральной. Исходя из разнокачественности пазушных почек по длине побега, проявившейся в развитии из них побегов разного типа, в пределах побегов выделены зоны: возобновления, вегетативного размножения, отделения и обогащения. Набор зон для по-

бега каждого типа специфичен и может изменяться с увеличением порядка побега.

Число метамеров до терминального цветка у побегов всех типов кратно 2 — постоянному числу метамеров у паракладиев. У остальных типов побегов число метамеров уменьшалось с увеличением их порядка до 3-го, а в дальнейшем оставалось постоянным, что коренным образом отличало их от побегов ранее изученных травянистых кистекорневых поликарпиков [2]. У всех боковых побегов число метамеров было меньше, чем у главного побега.

Нарастание побеговой системы шло акросимподиально за счет вегетативных частей побегов продолжения возрастающего порядка. В синильный период онтогенеза в связи с увеличением цикличности развития побегов нарастание побеговой системы становилось моноподиальным.

Листья — простые, с прилистниками. Листья срединной формации — тройчато-рассеченные, реже — непарно-перисто-рассеченные с 2 парами боковых сегментов. Выражена гетерофилия — в пределах побега листья различаются размерами, формой и числом зубчиков по краям сегментов пластинки (установленный нами признак позволяет определять границы вегетативных частей побегов разного порядка). Строение листьев (особенно первых 2—3) у побегов было неодинаковым и определялось порядком побега и его местоположением в побеговой системе. Наибольшего размера и степени рассеченности пластинки достигали

листья растений 2—4-го года жизни. Растения зимуют с зелеными листьями. Листья осенней генерации отличались от летних меньшими размерами, относительно короткими черешками, более темной зеленой окраской с проявлением антоциана; весной перезимовавшие листья быстро отмирали.

Строение корневой системы в онтогенезе растений изменяется: в первый год жизни она представлена системами главного корня и придаточных корней (смешанная), в последующие годы — только системой придаточных корней. Образование и рост корней были ограничены двумя периодами: апрелем—маем и августом—сентябрем. У растений хорошо выражена геофилия, но специализированные контрактильные корни не образовывались. Интенсивность втягивания побегов в почву находилась в прямой зависимости от мощности развития растений. В результате геофилии на 3-м году жизни у растений формировалось эпигеогенное корневище.

В конце 4-го года жизни у растений начиналась партикуляция в результате отмирания тканей стебля вегетативных частей побегов 2—3-го порядка. Продолжительность жизни партикул была непродолжительной — не более 2 лет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Волкова Т.И. Земляника. Культурные растения. М.: Наука, 1981. — 2. Игнатьева И.П. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых по-

ликарпиков. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 7. — 3. *Игнатьева И.П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: ТСХА, 1989. — 4. *Коровкин О.А.* О закономерностях побегообразования у хозяйственно ценных столонообразующих растений. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 3, с. 43—56. — 5. *Лозина-Лозинская А.С.* Обзор видов рода *Fragaria L.* — Изв. Главного бот. сада, 1926, т. 25, вып. 1. — 6. *Мажоров Е.В.* Генофонд рода *Fragaria L.* для селекции. — Автореф. докт. дис. Л., 1990. — 7. *Попова И.В.* Селекция земляники в центр. обл. Нечерноземной полосы РСФСР. — Автореф. докт. дис. М., 1990. — 8. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных

органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. — 9. *Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. — 10. *Соколова Н.П., Коровкин О.А.* Морфогенез вегетативных органов *Fragaria virginiana Duch.* при развитии растений из семян. — Изв. ТСХА, 1990, вып. 6, с. 66—77. — 11. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Л.: Наука, 1979. — 12. *Darrow G.M.* The strowberry: history, brooding and physiology. N.Y., Chicago, San Francisco, 1966. — 13. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Bd 1, Jena, 1964.

Статья поступила 7 декабря 1995 г.

SUMMARY

The results of studying for 8 years ontogenetic morphogenesis of *Fragaria virginiana Duch.* with growing plants from seed are presented. It has been ascertained that agropopulation is heterogenous as to the length of plant life cycle, extent of its virginal, generative and genile periods. Specific features of shoot branching and of the increase of shoot system in plant ontogenesis are determined. The main types of shoots differing in structure, functions, life length are detected; regularities in changes of these characters depending on the order of shoot and of its place in shoot system are ascertained. Regularities in ontomorphogenesis of the root system are determined.