

УДК 634.75:581.165

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЗЕМЛЯНИКИ ЯПОНСКОЙ (*FRAGARIA NIPPONICA* MAK.) НА ПЕРВЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Представлены результаты изучения морфогенеза вегетативных органов диплоидного вида *Fragaria nipponica* Mak. в первые 2 года жизни растений. Установлены различия между растениями популяции по темпу и ритму развития, скороспелости, структуре побеговой системы, способности к вегетативному размножению. Выделены основные типы побегов и зоны в пределах каждого из них. Показано, что вегетативно размножавшиеся растения отличались пониженной способностью к формированию репродуктивных органов. Проявившаяся на 2-й год жизни растений ремонтантность обусловлена развитием части побегов по моноциклическому типу.

В течение ряда лет нами исследуется морфогенез вегетативных органов растений рода *Fragaria* L. с целью выявления межвидовых различий по темпу, ритму и мощности развития, структуре побеговой и корневой систем, способности к вегетативному размножению, скороспелости, ремонтантности, толерантности к ряду экологических факторов [3, 4, 8]. Полученные результаты позволят установить морфобиологические основы урожайности и комплексной устойчивости растений рода, выявить наиболее ценные с хозяйственной точки зрения виды, а также расширят представления о закономерностях мор-

фогенеза обширной и малоизученной группы столонообразующих растений.

Настоящая работа посвящена изучению морфогенеза вегетативных органов земляники японской (*F. nipponica* Mak.) в первые 2 года жизни растений. Этот вид — представитель наиболее древних диплоидных земляник Азии, которые дали начало как диплоидным (европейским и американским), так и полиплоидным видам рода [9, 11]. Распространен в Японии, где произрастает на высоте 2000 м. Морфогенез растений данного вида до настоящего времени не исследован; имеются лишь сведения об их мор-

фологических особенностях и широким использованием земляники японской в генетических исследованиях с целью выявления геномного состава видов различных групп пloidности [1, 5, 9].

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1985—1989 гг. в ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии. Растения выращивали из семян, полученных из ГБС РАН, которые высевали в начале марта в ящики с дерновой землей. В середине мая растения высаживали в открытый грунт по схеме 80×50 см. При пересадке корневую систему не травмировали. Уход за растениями был обычным — прополка, полив, рыхление почвы. Растения не окучивали. В начале 2-го периода вегетации для сохранения прежней площади питания с гряд были удалены все дочерние растения.

Использовали сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития [2]. В течение 1-го года жизни растений морфологические описания проводили при прорастании семян, в фазу семядолей, 1—3-го листа, в начале ветвления главного побега, в фазы 8—9-го и 12—14-го листа, в фазы цветения и плодоношения; на 2-й год жизни — в фазы начала отрастания побегов, цветения и плодоношения, в конце периода вегетации.

Результаты описаний оформляли в виде рисунков, таблиц и схем. Терминология частично была заимствована из Атласа по описательной морфологии высших растений [10].

Результаты

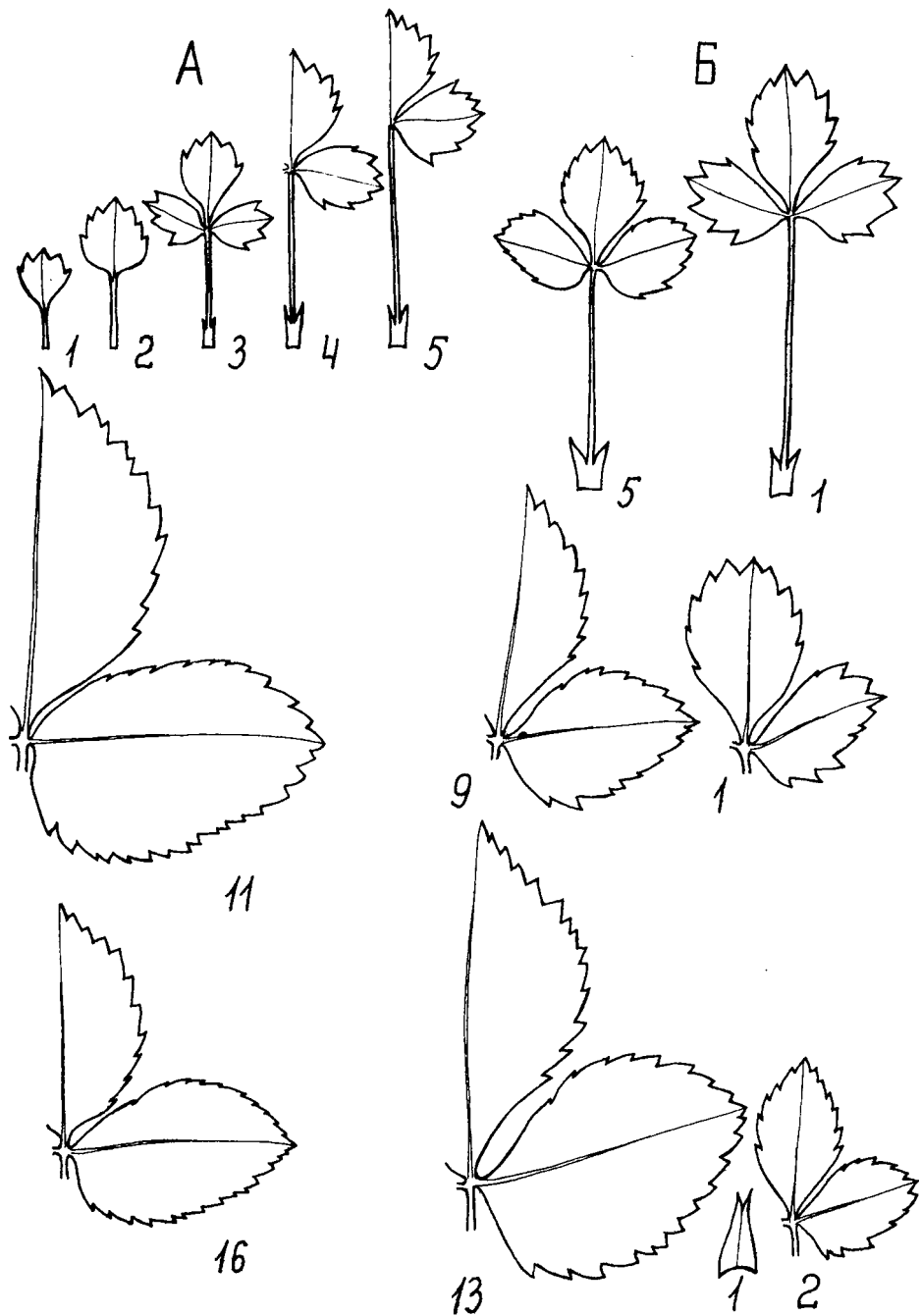
По внешним признакам семена земляники японской и других видов рода *Fragaria* L. мало раз-

личаются — они мелкие (длина 0,15 см, ширина — 0,05 см), округло-яйцевидной формы, приплюснутые, серовато-коричневой окраски; формируются в сухих односемянных плодах — орешках. Семя состоит из семянной кожуры и зародыша. В редких случаях зародыш окружен тонким слоем рыхлого эндосперма, который, очевидно, не успевает полностью израсходоваться. Зародыш прямой, основную его часть занимают крупные семядоли. Хорошо выражены гипокотиль и зародышевая почечка; зародышевый корешок представлен конусом нарастания.

Семена прорастают через 30—35 дней после посева, дружно. Первым трогаются в рост гипокотиль, который разрывает семянную кожуру и околоплодник на заостренном конце орешка и выносит зародышевый корешок за их пределы, после чего начинается рост главного корня. Гипокотиль петлеобразно изгибается, и на поверхности почвы сначала появляется его средняя часть. Выпрямляясь, гипокотиль выходит на поверхность почвы и выносит семядоли, часто вместе с семянной кожурой и околоплодником. Фаза семядолей наступает через 1—2 дня после появления всходов (средней части гипокотилиа на поверхности почвы). К этому времени главный корень достигает длины 0,9—0,5 см.

В фазу семядолей длина гипокотилиа составляет 0,5—0,7 см, диаметр — 0,05 см. Гипокотиль неопушенный. Семядоли зеленые, черешчатые. Пластинка округло-яйцевидная ($0,35 \times 0,30$ см); черешок часто с антоциановой окраской в нижней части. К концу фазы семядолей длина главного корня достигает 2,5 см.

Фаза 1-го листа наступает через 12—15 дней после появления всходов. Первый лист зеленый, черешчатый, с цельной (округло-пятилопастной) пластинкой. Лист в отли-



чие от семядолей покрыт волосками длиной до 0,1 см. На черешке они направлены вверх и прижаты, на верхней стороне пластинки располагаются по всей поверхности, на нижней — только по жилкам (в обоих случаях вертикально стоящие).

Последующие листья главного побега образуются значительно быстрее, и через 25—30 дней после появления всходов большинство растений находится в фазе 3-го листа. Поскольку эпикотиль и последующие междоузлия стебля главного побега не выражены, последний развивается как розеточный. В фазу 3-го листа заканчивается рост 1-го листа (максимальный размер пластинки — 1,0×0,9 см). Второй-третий листья крупнее 1-го и отличаются более сложной формой: у 2-го пластинка семилопастная, а у 3-го — тройчатораздельная или тройчаторассеченная. При этом у тройчаторассеченного листа верхний сегмент имеет 5 крупных зубцов, а боковые — по 3—4. Боковые сегменты отделяются от верхушечного вдоль двух боковых жилок. Начиная с 3—4-го листа размер лопастей пластинки уменьшается, т. е. край пластинки становится крупнозубчатым. Второй-третий листья имеют уже лопатчатые прилистники длиной до 0,2—0,3 см (рис. 1, А). В фазу 3-го листа главный корень достигает длины 4,5—5,5 см, ветвится до 3-го порядка (первые боковые корни появляются в фазу 2-го листа).

Ветвление главного побега начинается в фазу 5—7-го листа, через 40—45 дней после появления всходов. Первые боковые побеги 2-го по-

рядка образуются в пазухах 4—6-го листьев. Это побеги вегетативного размножения (ПВР), так как первые 2 междоузлия у них сильно удлиненные, 1-й лист представлен чешуей, а направление роста плагиотропное, т. е. у них прежде всего формируется столонная часть. Начиная с эпиподия длина междоузлий стебля этих побегов резко уменьшается — формируется розеточная часть побега с ортотропным направлением роста. Второй лист ПВР 2-го порядка (1-й лист розеточной его части) — тройчатолопастной, реже тройчаторассеченной, с хорошо развитыми прилистниками, достигающими длины листовой пластинки. Все последующие листья ПВР тройчаторассеченные. Диаметр стебля столонной части побега увеличивается в акропетальном направлении от 0,05 до 0,10 см, розеточной части — до 0,15 см. Одновременно с формированием 3-го листа у ПВР в зоне 2-го узла образуются 2—3 придаточных корня. При длине 0,2—0,3 см рост их приостанавливается и они приобретают интенсивную антоциановую окраску. Развитие корней продолжается по завершении роста столонной части ПВР: они внедряются в почву, после чего происходит закрепление розеточной части ПВР (рис. 2, А, Б).

ПВР 2-го порядка очень быстро (в фазу 2-го листа) начинают ветвиться: из почки в пазухе 2-го листа развивается ПВР 3-го порядка (силлептический). У 1/4 всех изучавшихся растений ПВР не формируются — все боковые почки главного побега на данном этапе его

Рис. 1. Морфология листьев побегов различного порядка.

А — листья главного побега; 1—11 — листья вегетативной части; 16 — 1-й лист флоральной части (размер 1—5-го листьев увеличен в 2 раза); Б — изменение формы первых листьев боковых побегов 2-го порядка (справа), сформировавшихся в пазухах 5, 9 и 13-го листьев главного побега.

развития находятся в состоянии покоя.

Со временем усиливается гетерогенность растений по фазе развития главного побега, и к середине июля (85—90-й день после появления всходов) они находятся в фазе 8—15-го листа. По интенсивности развития различий между растениями с ПВР и без них не наблюдается.

Растения с ПВР находятся в фазе 9—15-го листа. У каждого из них формируется по 2—7 усов — симподиев, состоящих из ПВР возрастающего порядка. Ветвление ПВР идет до 3-го порядка. Длина усов достигает 10—60 см и зависит от места их формирования на главном побеге — чем выше располагается ус, тем он короче (из-за более позднего образования и меньшего числа входящих в него ПВР).

Растения без ПВР находятся в фазе 8—14-го листа. У наиболее развитых из них (в фазе 12—14-го листа) в пазухах 6—8-го листьев главного побега начинают образовываться боковые розеточные побеги 2-го порядка. Почки в пазухах нижерасположенных листьев хорошо сформированы, но в рост не трогаются.

В 1-й декаде августа (на 110—120-й день после появления всходов) около 10 % растений вступает в фазу цветения. Число метамеров до терминального цветка у главного побега варьирует от 12 до 16; из них 10, 12 или 14 приходится на вегетативную (розеточную) его часть, 2 — на флоральную. Последняя начинается с сильно удлиненного (до 10—12 см) междуузлия предпоследнего метамера главного побега, т. е. четко отделена от вегетативной части. Первый лист флоральной части тройчаторассеченный, его размер значительно меньше, чем у листьев розетки, число

зубчиков по краям сегментов пластинки также меньше. Конечное междуузлие стебля главного побега очень короткое — 0,1—0,2 см, т. е. листья флоральной части располагаются почти супротивно. Форма последнего листа главного побега сильно варьирует: от тройчаторассеченной до цельной с небольшим числом крупных зубчиков по краю. Длина цветоножки терминального цветка 2—3 см. Поскольку листья флоральной части по строению мало отличаются от листьев розетки, главный побег по структуре полурозеточный.

В пазухах листьев флоральной части формируются побеги 2-го порядка, состоящие из 2 метамеров и терминального цветка. В пазухах их листьев развиваются побеги 3-го порядка с аналогичной структурой — побеги повторения, или параклади [12]. Последние ветвятся до 3-го, реже до 4-го порядка. По мере увеличения порядка паракладиев изменяется соотношение длины их гипоподия и мезоподия: у паракладиев низших порядков больше длина эпиподия, высших порядков — гипоподия. Таким образом, соцветие представлено совокупностью паракладиев возрастающего порядка, по внешнему виду оно напоминает дихазий, но таковым не является из-за ложной супротивности листьев (рис. 3 и 4).

В фазу цветения вступают растения как с ПВР, так и без них. У растений с ПВР, кроме главного побега, зацветают ПВР 2—4-го порядка и розеточные побеги, формирующиеся в пазухах верхних листьев розеточной части главного побега. Число метамеров до соцветия у ПВР 2-го порядка в пазухах 4—6-го листьев главного побега — 6—8, у вышерасположенных — 6. При этом по 2 метамера имеется в составе стolonной и флоральной их частей, а остальные образуют

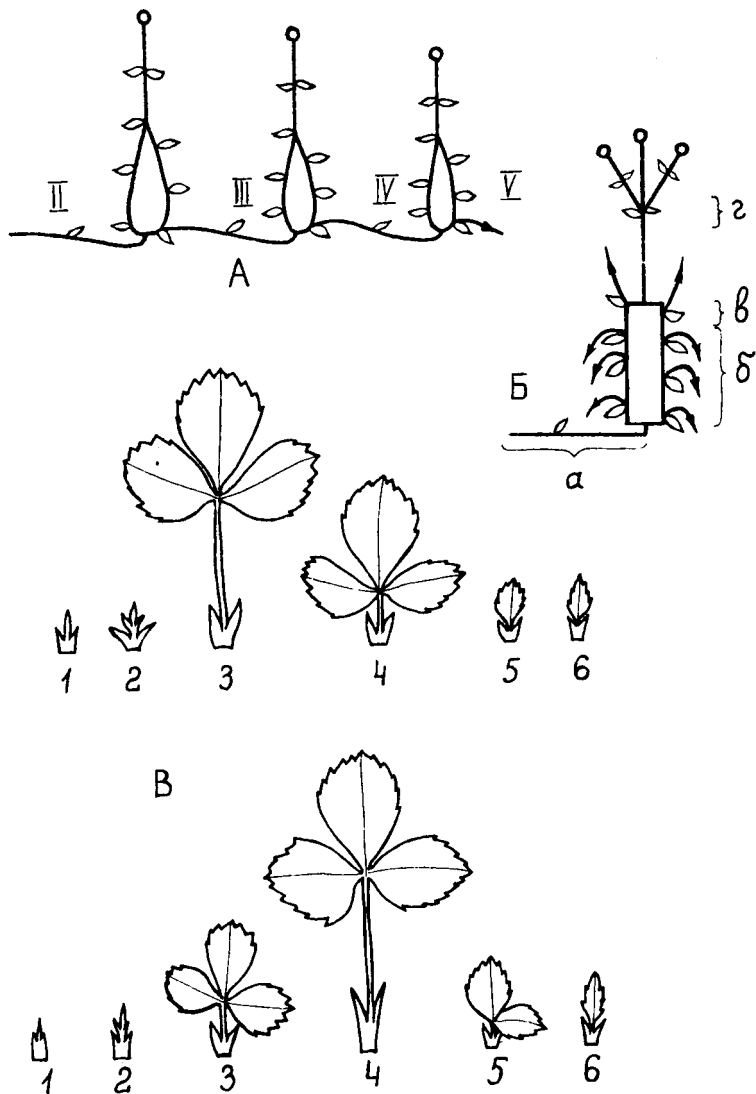


Рис. 2. Побеги вегетативного размножения.

А — схема симподия (уса); Б — схема ПВР; В — листовые ряды ПВР 2-го (вверху) и 5-го порядка одного симподия; II—У — порядок ПВР; 1—6 — порядковый номер листа; а, б, в — соответственно зоны отделения, вегетативного размножения, возобновления и обогащения.

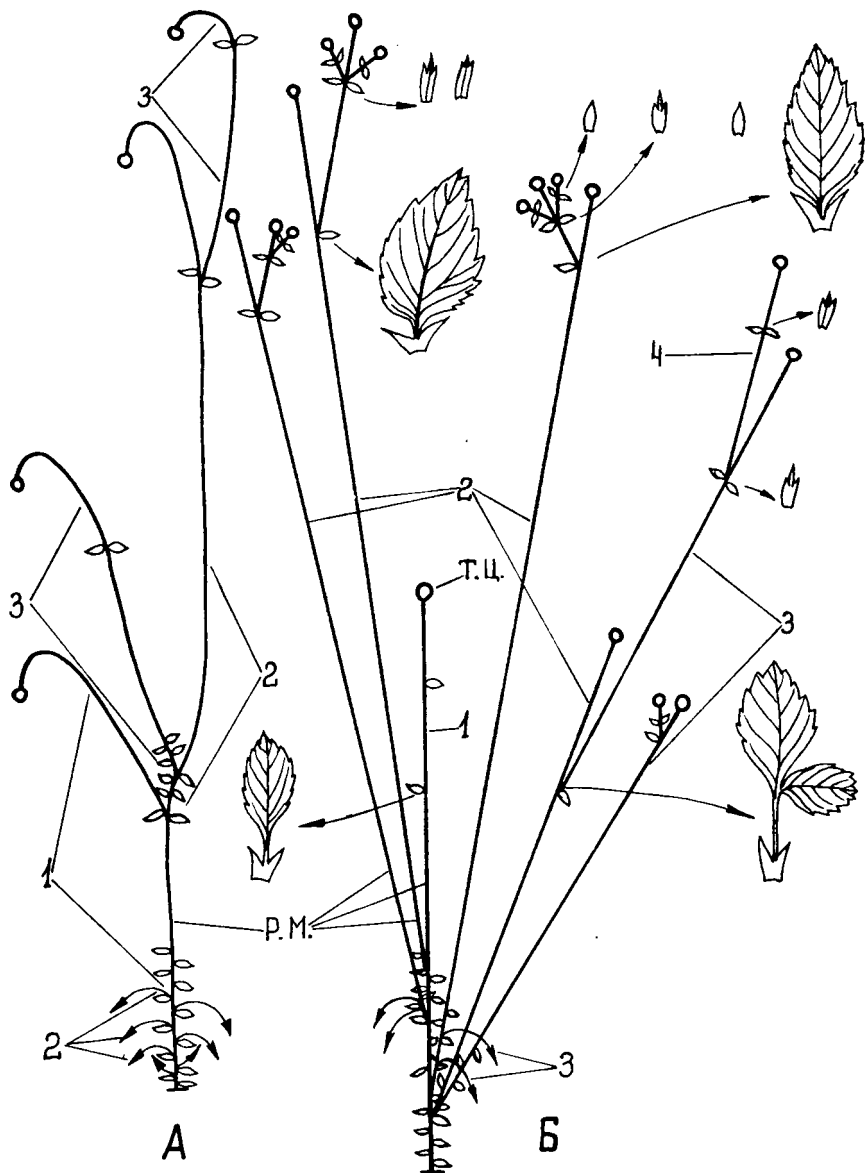


Рис. 3. Строение побеговой системы растений с моноциклическим (А) и дициклическим (Б) главным побегом.

1 — главный побег; 2—4 — соответственно побеги 2—4-го порядка; р. м.— разделительное междоузлие; т. ц.— терминальный цветок.

розетку. Интересно отметить, что в пределах одного симподия с возрастанием порядка ПВР число метамеров до терминального цветка у последних не уменьшается, как следовало бы ожидать, а остается постоянным, а в отдельных случаях даже увеличивается до 8. Таким образом, число метамеров до терминального цветка у ПВР 3—4-го порядка равняется 6—8. ПВР более высоких порядков зацвести не успевают.

Кроме ПВР, зацветают розеточные побеги в пазухах 2—3 верхних листьев розеточной части главного побега. Число метамеров до соцветия у них одинаковое — 4; 2 из них приходится на розеточную часть, 2 — на флоральную. Следует подчеркнуть, что в 1-й год жизни у ПВР и розеточных боковых побегов соцветие, как правило, не формируется, образуется только один терминальный цветок (рис. 3, А).

У растений без ПВР, кроме главного, зацветают боковые розеточные побеги 2-го порядка, сформировавшиеся в пазухах 3—4 верхних листьев розеточной части главного побега. Число метамеров до соцветия у нижних из них равняется 6, у верхних — 4, т. е. у последних розеточная и флоральная части состоят из одинакового числа метамеров — 2.

У растений, вступивших в репродуктивный период, т. е. более взрослых, наибольшего размера достигают 2 верхние листа розеточной части главного побега: длина пластинки — 9—10 см, ширина — 10—11, длина черешка — до 13 см. Верхний сегмент пластинки обычно крупнее боковых, форма 1-го — обратнаяяйцевидная, вторых — яйцевидная или округло-яйцевидная. Прилистники пленчатые, длиной до 2,5 см. Край сегментов листовой пластинки зубчатый. Число зубцов по краям сегментов (основной кри-

терий разнокачественности листьев) постепенно увеличивается и достигает максимума у последнего листа розетки: 19 — у верхушечного сегмента и 18 — у боковых. У 1-го листа флоральной части главного побега число зубцов по краям сегментов резко уменьшается: у верхушечного — до 13—15, у боковых — до 11—13 (рис. 1, А).

У боковых побегов форма листьев зависит от функций, выполняемых этими побегами. У ПВР она изменяется от чешуевидной (на столонной части) до тройчаторассеченной (розетка), во флоральной их части вновь образуются листья с цельной пластинкой. При этом чем выше находится ПВР на главном побеге, тем больше размеры и сильнее рассечена пластинка у его листьев. В целом размеры и количество зубцов по краям сегментов пластинки листьев срединной формации у ПВР меньше, чем у главного побега. Наибольшего размера у ПВР, как и у главного побега, достигают последние 1—2 листа розеточной части: размер пластинки — $4,5 \times 6,0$ см, длина черешка — до 6 см. Число зубцов по краю верхушечного сегмента не превышает 15, боковых — 13. В пределах одного симподия ПВР различного порядка различаются по форме первых двух листьев. Первый лист изменяется от чешуевидного с полностью редуцированной пластинкой у ПВР 2-го порядка до листа с хорошо выраженной игловидной пластинкой у ПВР 3—4-го порядка и вновь до чешуевидного с редуцированной пластинкой у ПВР последующих порядков. У 2-го листа всегда дифференцируются пластинка, черешок и прилистники; форма его пластинки изменяется в той же последовательности: от цельной или трехлопастной до тройчаторассеченной, а затем снова до трехлопастной. Таким образом, у ПВР 3—4-го поряд-

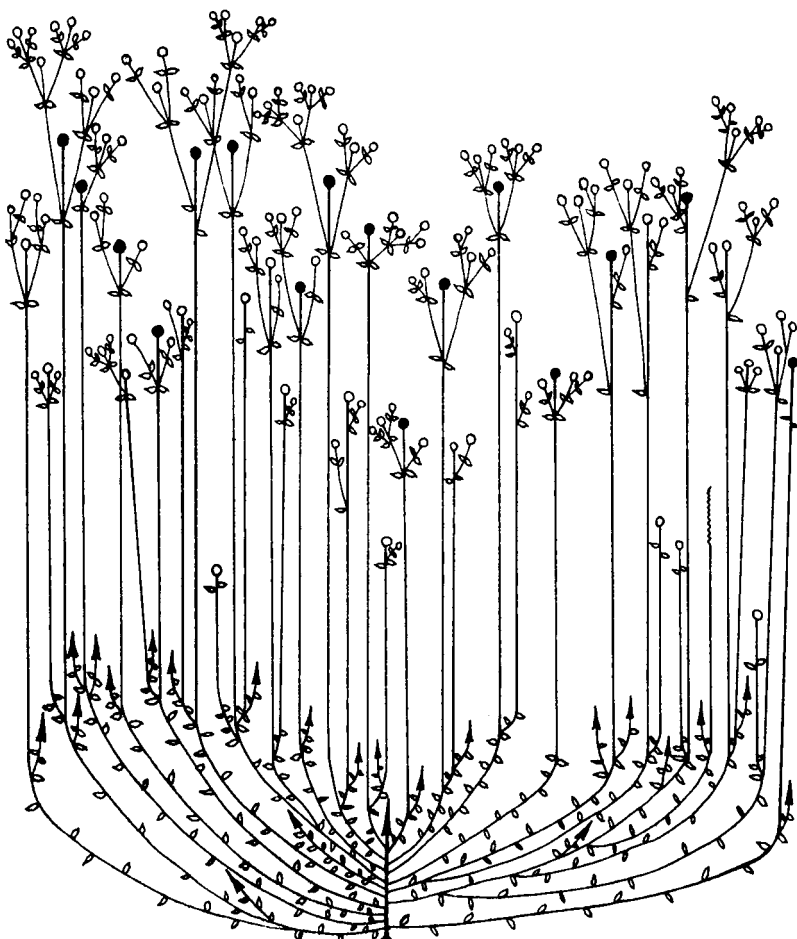


Рис. 4. Строение побеговой системы у растений без ПРВ на 2-й год жизни (черные кружки — терминальные цветки боковых побегов 2-го порядка; стрелки — верхушечные почки побегов возобновления).

ка наиболее развиты первые 2 листа. У этих же побегов более сложная форма листьев флоральной части (рис. 2, В).

У розеточных побегов, сформировавшихся у растений с ПРВ, все листья срединной формации. По размеру они мало уступают листьям главного побега: размер их пластин-

ки достигает $7,0 \times 8,0$ см, длина черешка — 10 см. По числу зубцов по краям сегментов листовой пластинки они тоже практически не отличаются от листьев главного побега, но у 1-го их листа число зубцов всегда значительно меньше, и они обычно более крупные. Поскольку в верхней части розетки главно-

го побега одновременно формируются несколько боковых розеточных побегов 2-го порядка и их листья мало отличаются от таковых главного побега, а междуузлия практически не выражены, то обычно возникают затруднения с разделением этих побегов, установлением их границ. Основным критерием такого разделения является более простая форма 1-го листа бокового побега, чем у листа, в пазухе которого указаный побег образовался (рис. 1, Б). По данному признаку можно разделить боковые побеги последующих порядков. Сходство листьев главного и боковых розеточных побегов и связанные с этим трудности при установлении границ побегов приводят к тому, что листья боковых побегов часто принимают за листья главного побега, а верхушечные соцветия первых считают пазушными, формирующимися в пазухах листьев последнего.

В отличие от растений с ПВР у растений без них все боковые побеги розеточные (столонная часть у них не формируется). Боковые побеги образуются в пазухах 5—12-го листьев главного побега. Почки в пазухах семядолей и первых четырех листьев находятся в состоянии покоя. В зависимости от расположения боковых побегов на главном форма их 1-го листа значительно изменяется: чем выше располагается побег, тем большее число зубцов по краям сегментов пластинки у его 1-го листа. У самых нижних боковых побегов (в пазухе 5—6-го листьев главного побега) 1-й лист мог бы быть не рассеченным, а лопастным. Особый интерес представляет тот факт, что у боковых побегов 2-го порядка, развившихся в пазухах 2—4 верхних листьев розеточной части главного побега, 1-й лист чешуевидный с полностью редуцированной пластинкой (как и 1-й лист ПВР).

К фазе цветения длина главного корня у растений варьирует от 10 до 12 см; ветвление продолжается до 4-го порядка. У большинства растений главный корень начинает отмирать в базипетальном направлении. Придаточные корни по мощности развития к этому времени значительно превосходят систему главного корня. Кроме гипокотыля и нижних 3—5 узлов стебля главного побега, они образуются на нижних узлах стебля боковых розеточных побегов (особенно у растений без ПВР). Наибольшей длины (до 20 см) достигают придаточные корни, развивающиеся на гипокотиле, они же и наиболее интенсивно ветвятся — до 3—4-го порядка. Первые придаточные корни у ПВР образуются на 2-м узле или верхней части мезоподия (протяженность зоны корнеобразования — 0,5—1,0 см), последующие — на 3—4-м узле стебля ПВР.

Описание, проведенное в середине октября (170—180-й день после появления всходов), показало, что число растений, перешедших в репродуктивный период, не изменяется (около 10 %). Все они к этому времени находятся в фазе плодоношения — плоды формируются у паракладиев последних порядков ветвления. Цветение продолжается лишь у некоторых растений — цветут параклади 4—6-го порядка у боковых розеточных побегов и ПВР 2—3-го порядка. Общее число цветущих побегов у одного растения варьирует от 2 до 8, у растений без ПВР оно наибольшее.

Растения, остающиеся в вегетативном состоянии, находятся в фазе 17—19-го листа. Большинство листьев главного побега у них отмирает и постепенно разрушается (но не опадает); живыми остаются последние 6—8 листьев. Наибольший размер наблюдается у 13—15-го листа: пластинка — 10,5×

×15 см, черешок — 18, прилистники — 3,3 см. Последующие листья значительно меньше по размеру, но по числу зубцов по краям сегментов превосходят предыдущие листья. Длина стебля главного побега (розеточной его части) достигает 3—3,5 см, диаметр — 0,5—0,7 см.

У растений с ПВР число симподиев у одного растения варьирует от 5 до 12. Каждый симподий состоит из 3—7 ПВР возрастающего порядка (2—8-го) и достигает длины 90—180 см. Поскольку в пазухах листьев розеточных частей ПВР образуются новые симподии, общее число ПВР у одного растения может составлять 250.

У растений с ПВР во 2-й половине августа трогаются в рост почки в пазухах семядолей и первых 4 листьев главного побега, которые до этого времени оставались в состоянии покоя. Из этих почек развиваются розеточные побеги возобновления. К концу периода вегетации они находятся в фазе 3—5-го листа.

У растений без ПВР количество боковых розеточных побегов варьирует от 4 до 11. Нижние из них к концу периода вегетации находятся в фазе 10—12-го листа, верхние — в фазе 4-го листа. Нижние побеги 2-го порядка ветвятся — в пазухах 2—3 их первых листьев формируются розеточные побеги 3-го порядка, которые ко времени описания (середина октября) находятся в фазе 2—5-го листа. Число розеточных побегов 3-го порядка у одного растения не превышает 10. Длина и диаметр стебля у розеточных побегов 2-го порядка составляют соответственно 1,3—2,5 и 0,4—0,6 см, 3-го — 0,5—1,0 и 0,25—0,35 см.

Растения перезимовывают с зелеными листьями — 2—4 последними листьями каждого из имевшихся побегов. Как и у ранее изученных

видов, зимние листья отличаются от листьев летней генерации меньшими общими размерами, короткочерешковостью и более темной зеленой окраской [3, 4, 7, 8].

Весеннее отрастание побегов начинается во 2-й половине апреля — у них развиваются 2—4 метамера вегетативной части и вся флоральная часть, заложившиеся еще осенью в верхушечной почке. Зацветает растения в 1-й декаде мая. Первым распускается терминальный цветок главного побега, несколько позднее — терминальные цветки боковых побегов 2—3-го порядка. Число метамеров до терминального цветка у главного побега составляет 18—22, т. е. значительно больше, чем у моноциклического главного побега более скороспелых растений, зацветающих в 1-й год. У боковых побегов 2-го порядка оно достигает 8—14, 3-го порядка — 4—12 (больше — у нижерасположенных).

В период бутонизации все зимовавшие листья быстро отмирают, и к фазе цветения живыми у побегов, как правило, остаются только листья флоральной части. Отмирание зимних листьев сопровождается быстрым развитием в их пазухах боковых побегов 3—4-го порядка. Новые листья также образуются у небольшого числа побегов 2—3-го порядка, которые оставались в вегетативном состоянии. В результате в начале цветения почти все имеющиеся у растений листья срединной формации принадлежат побегам 3—4-го порядка текущего года, поэтому у некоторых растений число цветоносов (флоральных частей дициклических главного и боковых побегов) может даже превышать число листьев срединной формации; чаще это наблюдается у растений без ПВР.

Как и в 1-й год жизни, растения отличаются различной способностью к вегетативному размноже-

нию, что и определяет в основном особенности строения их побеговой системы. У вегетативно размножающихся растений все ПВР прошлого года из-за отмирания столонов в течение зимнего периода оказываются изолированными от материнского растения и друг от друга. Таким образом, уже в конце 1-го года жизни большинство растений представлено клонами. Материнские растения имеют значительно меньшее число боковых розеточных побегов, чем растения без ПВР, и, естественно, в период цветения у них также меньшее количество цветonoсов. Число цветущих побегов 2-го порядка не превышает 3—4, 3-го порядка — 2—3 (рис. 3, Б). В фазу бутонизации у некоторых из этих растений уже начинают образовываться новые ПВР, и прежде всего в пазухах листьев прошлогодних розеточных побегов 2—3-го порядка; позднее силлептические ПВР развиваются в пазухах листьев розеточных побегов 3-го порядка текущего года. ПВР формируются в пазухах всех листьев нижних розеточных побегов 2—3-го порядка, кроме первых 2—3, в пазухах которых развиваются розеточные побеги; у верхних розеточных побегов ПВР образуются в пазухах всех листьев, начиная с 1-го. ПВР 3—4-го порядка быстро ветвятся, и уже к началу периода плодоношения (середина июня) у растений имеется большее количество симподиев, состоящих из 2—3 ПВР возрастающего порядка (3—6-го). У отдельных растений общее число ПВР к этому времени достигает 50.

Растениям без ПВР свойственна значительно большая способность к семенному размножению. Кроме главного побега, у них зацветают все боковые побеги 2—3-го порядка, сформировавшиеся в 1-й год жизни. Общее число цветonoсов у одного растения может достигать 40. Одна-

ко следует отметить, что у 25 % растений без ПВР главный побег остается в вегетативном состоянии и во 2-й год жизни (рис. 4). Несколько нижних побегов 2-го порядка также могут оставаться в вегетативном состоянии. Новые розеточные побеги у растений без ПВР образуются, как правило, в пазухах 2—3 верхних листьев розеточной части побегов предыдущего порядка.

Листья у всех побегов, независимо от их порядка, значительно крупнее, а количество зубцов по краям сегментов пластинки у них больше, чем у листьев, развившихся в 1-й год жизни растений. У наиболее развитых листьев число зубцов по краям верхушечного сегмента достигает 31—33, боковых — 23—25. Как и в 1-й год, у всех побегов 1-й лист имеет более простую форму, чем все последующие листья, что позволяет достаточно легко различать побеги различного порядка.

Флоральная часть у всех побегов (главного и боковых) более мощная, чем у побегов, зацветших в 1-й год. Длина 1-го (разделительного) междоузлия достигает 25 см, а диаметр его в основании — 0,35 см. Конечное междоузлие обычно не выражено, но в некоторых случаях его длина может составлять 5 см. Листья флоральной части сильно отличаются от листьев розетки, форма их более сложная, чем у листьев флоральной части побегов, зацветших в 1-й год жизни растений. Параклади в пределах каждого побега у растений с ПВР ветвятся до 2—3-го порядка, у растений без ПВР — до 3-4-го (рис. 3 и 4).

Большое количество цветonoсных побегов и интенсивное их ветвление в зоне обогащения у растений без ПВР приводят к тому, что у одного растения формируется более 150 цветков. Период их образования

растянут с мая по конец июня, плоды созревают с середины июня до середины августа. При этом многие гипантии быстро засыхают — растение не может реализовать все свои потенциальные возможности. У растений с ПВР число цветков значительно меньше — 20—25, а созревание плодов более дружное — с середины до конца июня.

У части растений без ПВР цветки образуются до середины сентября. У некоторых растений с ПВР в середине сентября наблюдается вторичное цветение. В обоих случаях цветение обусловлено развитием части побегов (как розеточных, так и ПВР) по моноциклическому типу.

Заключение

Растения *F. pirronica* уже на первых этапах онтогенеза значительно различаются по темпу и ритму развития, скороспелости, структуре побеговой системы, модели побегообразования и связанной с нею способности к вегетативному размножению.

Способность к вегетативному размножению свойственна 75 % растений популяции — у них развиваются специализированные ПВР с относительно быстро отмирающей столонной частью. Исходя из наблюдавшейся разнокачественности боковых почек у главного побега растений без ПВР выделены следующие его зоны: торможения, возобновления и обогащения. Первые две образуют вегетативную часть главного побега, третья — входит в состав его флоральной части. У главного побега растений с ПВР число зон на одну больше — в пределах вегетативной части выделена зона вегетативного размножения. Побег вегетативного размножения имеют 4 зоны: отделения, вегетативного размножения, возобновления и обогащения (рис. 2, Б). Все названные

зоны побегов описаны и у ранее изученных видов рода *Fragaria* [3, 4, 8].

В 1-й год жизни в репродуктивный период вступают растения с ПВР и без них. У наиболее скороспелых растений (10 % к количеству изучавшихся) главный побег и верхние побеги 2-го порядка моноциклические. У вегетативно размножающихся растений по моноциклическому типу развиваются и ПВР 2—4-го порядка. При этом следует отметить, что число метамеров до терминального цветка у ПВР одного симподия не зависит от их порядка. Продолжительность периода цветения в 1-й год жизни растений без ПВР около 10 дней, у растений с ПВР — до 20 (за счет одновременного цветения ПВР различного порядка). Критерий раннего выявления скороспелых растений — быстрое формирование у главного побега листьев тройчаторассеченной формы (начиная с 3-го листа).

Основная часть растений вступает в репродуктивный период на 2-й год жизни. Главный и боковые побеги 2—3-го порядка у этих растений развиваются по дициклическому типу. У растений без ПВР наблюдается явление ремонтантности — одновременное цветение побегов различного порядка, интенсивное их ветвление в зоне обогащения, а также развитие некоторых побегов 3—4-го порядка по моноциклическому типу, что обуславливает длительный (до 1,5 мес) период цветения. У растений с ПВР число зацветших побегов небольшое, поэтому период их цветения значительно короче — до 2 нед. В этом случае не учитываются ПВР, отделившиеся в течение осенне-зимнего периода, они рассматриваются как самостоятельные особи. У дициклических ПВР число метамеров до терми-

нального цветка примерно в 1,5 раза больше, чем у моноциклических.

Период плодоношения у растения без ПВР растянут с середины июня до середины августа, у растений с ПВР — завершается уже в конце июня — начале июля. Таким образом, у растений с ПВР способность к семенному размножению значительно меньшая, чем у растений, не размножающихся вегетативно.

Небольшая часть растений без ПВР (около 6 % к количеству изучавшихся растений) остается в вегетативном состоянии и на 2-й год жизни. У части зацветших растений в вегетативном состоянии остается главный побег, т. е. у них сохраняется моноподиальное нарастание побеговой системы [6].

Специфические возрастные изменения продолжают проявляться и на 2-й год жизни растений, что выражается в усложнении формы их листьев — увеличении числа зубцов по краям сегментов пластинки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Волкова Т. И. Земляника. Культурные растения. М.: Наука, 1981.—
2. Игнатьева И. П. Онтогенетический

морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: ТСХА, 1989.—

3. Коровкин О. А., Мелихова Л. В. Сравнительный морфогенез вегетативных органов трех видов рода *Fragaria* L. при развитии растений из семян.— Изв. ТСХА, 1992, вып. 5, с. 110—125.—
4. Коровкин О. А., Цанго Т. В. Морфогенез вегетативных органов растений *Fragaria vesca* L. в первый год жизни.— Изв. ТСХА, 1992, вып. 2, с. 146—157.—
5. Лозина-Лозинская А. С. Обзор видов рода *Fragaria* L.— Изв. Главного бот. сада. Л., 1926, т. 25, вып. 1, с. 47—88.—
6. Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав.— В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 161—178.—
7. Соколова-Даманская Н. П. К вопросу о морфологии вегетативных органов земляники.— Докл. ТСХА, вып. 83, 1963, с. 183—189.—
8. 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.—
9. Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева Н. М. Сравнительная генетика растений. Л.: ЛГУ, 1980, с. 78—89.—
10. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Изд. 1. Наука, 1979.—
11. Staudt G.— Gen. J. Bot., 1962, vol. 40, N 6, p. 869—886.—
12. Troll W.— Die Infloreszenzen. Bd 1., Jena, 1964.

Статья поступила 10 декабря 1992 г.

SUMMARY

The results of studying morphogenesis of vegetative organs of diploid species of *Fragaria nipponica* Mak. in the first 2 years of plant life are presented. Distinctions between plants of the population in rate and rhythm of development, early maturity, the structure of sprout system, the ability to vegetative reproduction have been found. The main types of sprouts and zones within each of them have been singled out. It is shown that plants which reproduce vegetatively have lower ability to form reproductive organs. Remontantness which became apparent in the 2nd year of plant life is due to development of some portion of sprouts by monocycle type.