

УДК 581.144:634.75

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *FRAGARIA VIRGINIANA* DUCH. ПРИ РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЯН

Н. П. СОКОЛОВА, О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Приводятся результаты изучения морфогенеза вегетативных органов земляники виргинской — *Fragaria virginiana* Duch.— донора хозяйственно ценных признаков при создании новых сортов садовой земляники. Показаны закономерности побего- и корнеобразования в первый год жизни растений.

Земляника виргинская (*Fragaria virginiana* Duch.) — октоплоидный вид роста, распространен в Северной Америке от побережья Мексиканского залива на север до Гудзонова залива и от побережья Атлантического океана на запад до реки Миссури [5]. Полагают [1, 8, 10], что этот вид произошел вследствие авто- и аллополиплоидии из диплоидного вида *F. vesca* L., который считается исходным для всего полиплоидного ряда ныне известных видов земляники.

Растения этого полиморфного вида отличаются рядом ценных качеств: устойчивостью к пониженным и повышенным температурам, засухоустойчивостью, пониженной чувствительностью цветков к весенним заморозкам, одновременным созреванием плодов и легким отделением их от цветоноса [2]. Являясь одним из исходных видов при спон-

танном возникновении в XVIII в. садовой крупноплодной земляники (*F. ananassa* Duch.), виргинская земляника до настоящего времени не утратила значения донора ценных биологических и хозяйственных признаков и широко используется в селекционном процессе [6].

Выявление закономерностей побегообразования, корнеобразования и амплитуды изменения морфологических признаков в онтогенезе особи и отдельных органов позволит на научной основе устанавливать критерии урожайности, зимостойкости, устойчивости и других признаков. Однако до сих пор морфогенез вегетативных органов этого вида не изучен, а имеющиеся сведения ограничены лишь морфологическими описаниями, часто противоречивыми вследствие произвольного применения ботанической терминологии.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1985—1989 гг. в Ботаническом саду ТСХА. Растения выращивали из семян, полученных из ГБС АН СССР.

Семена высевали в начале марта в ящики с дерновой землей. В фазу 1-го листа растения пикировали (4×4 см). В середине мая высаживали на гряды в открытом грунте на расстоянии 80×50 см. Пересадку проводили без травмирования корневой системы. Уход за растениями был обычным — прополка, полив, рыхление почвы.

Метод работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития. В течение периода вегетации проводили ряд морфологических описаний растений: 1) при прорастании семян, 2) в фазу семядолей, 1,2...5-го листа, 3) в начале ветвления главного побега, 4) в фазу 8—9-го листа, 5) в фазу 12—14-го листа, 6) в фазу цветения, 7) в фазу плодоношения. Результаты описаний оформляли в виде рисунков, таблиц и схем. Терминология для описания частично использована в соответствии с атласом по описательной морфологии высших растений [9].

Результаты

Семена земляники виргинской мелкие (длиной 0,15 см, шириной 0,05 см), формируются в односеменных нераскрывающихся сухих плодах — орешках [4]. Прорастали дружно — на 25—30-й день после посева. Первым трогался в рост гипокотиль, несколько позднее — главный корень. Гипокотиль выносил семядоли на поверхность почвы (часто вместе с околоплодником

и семенной кожурой). Фаза семядолей наступала через 3—5 дней после начала прорастания семян (рис. 1, А). В это время длина гипокотыля составляла 0,3—0,7 см, диаметр — 0,05 см, светло-зеленый, часто искривленный. Семядоли зеленые, черешчатые. Пластинка — овално-яйцевидная с загнутыми вниз краями, размер — 0,35×0,25 см; черешок — иногда с антоциановым окрашиванием в нижней части, длиной до 0,4 см. Главный корень в базальной части имел слабое антоциановое окрашивание.

Фаза 1-го листа наступала через 13—15 дней после начала прорастания семян. Первый лист — зеленый, черешчатый, с округло-пятилопастной пластинкой размером 0,6×0,5 см; длина черешка — до 0,5 см. В дальнейшем темп развития растений ускорился и через месяц после начала прорастания семян большинство из них находилось в фазе 3-го листа (рис. 1, Б). Если у 1-го и 2-го листьев пластинка была округлой, 5-лопастной, то у 3-го листа — 7-лопастной с более заостренными, чем у первых двух листьев, лопастями, размер пластинки увеличился до 0,9×0,9 см, а длина черешка — до 0,7—0,9 см. У всех листьев имелись чешуевидные прилистники длиной 0,1—0,3 см. Так как эпикотиль и междоузлия последующих метамеров главного побега не были выраженными, поэтому главный побег развивался как розеточный. Ветвление главного корня началось в фазу 2-го листа при достижении им длины 4,5—5,0 см; одновременно формировались 2—3 боковых корня.

Начиная с 4-го (редко — с 3-го листа) пластинка его становилась рассеченной — отделялся один боковой сегмент. Все последующие

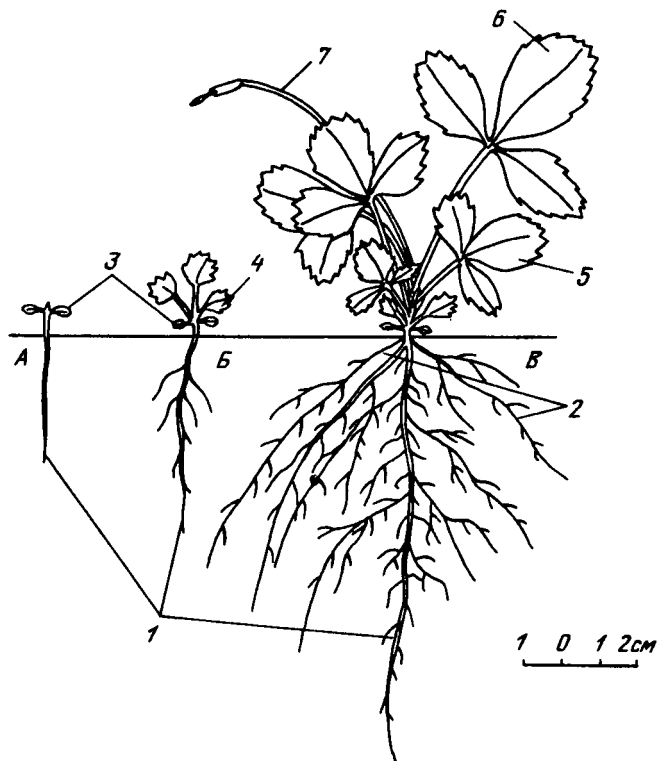


Рис. 1. Первые этапы развития растений.

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

листья были тройчато-рассеченными, пластинки их имели верхушечный и два боковых сегмента.

Ветвление главного побега началось в фазу 7—8-го листа — через 45—50 дней после появления всходов. Первые боковые побеги 2-го порядка образовывались в пазухах 5—6-го листьев (рис. 1, В). Почки в пазухах ниже расположенных листьев были хорошо сформированы (достигали размера 0,1—0,15 см), но в рост не трогались. 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, сформированной из сросшихся прилистников. Эту часть побега мы в дальнейшем будем называть столонной 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 диамет-

ра стебля (от 0,05 до 0,1 см). Дальнейшее направление роста побега было плагитропным.

Начиная с эпиподия длина междоузлий стебля боковых побегов резко сокращалась (до 0,1 см), формировалась розеточная часть побега с ортотропным направлением роста (рис. 2, А, Б). Первый лист розетки (он же — второй

лист побега) — тройчато-лопастной, с пластинкой размером до $0,4 \times 0,4$ см и хорошо развитыми прилистниками, которые достигали длины листовой пластинки. Все последующие листья были тройчато-рассеченными. В фазу 2—3-го листа начинали формироваться придаточные корни: одновременно по 2—3 на 2-м узле.

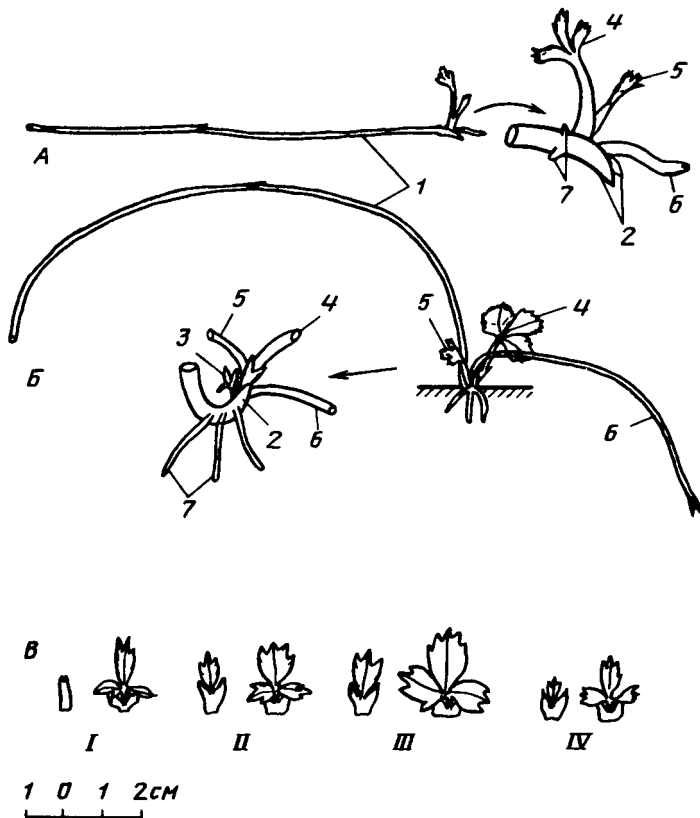


Рис. 2. Особенности развития побегов вегетативного размножения (ПВР). А — ПВР 2-го порядка с неукоренившейся розеточной частью, В — ПВР 2-го порядка с укоренившейся розеточной частью, В — изменение формы листьев у ПВР возрастающего порядка в пределах одного симподия (уса).

I—IV — соответственно первые 2 листа ПВР 2—5-го порядка. 1 — столонная часть ПВР, 2 — прилистники 2-го листа, 3 — пластинка 2-го листа, 4—5 — соответственно 3-й и 4-й листья, 6 — столонная часть ПВР 3-го порядка, 7 — придаточные корни.

Такие силлептические побеги с хорошо выраженными столонной и розеточной частями, выполняющие функцию вегетативного размножения, мы называем побегами вегетативного размножения (ПВР).

ПВР 2-го порядка начинали быстро ветвиться: в пазухе 2-го листа развивался ПВР 3-го порядка. Так как ПВР 3-го порядка начинал фор-

сглаживались. Форма сегментов листовой пластинки — обратно-яйцевидная; край у первых 4—5 листьев — городчатый, у последующих — зубчатый. Длина прилистников увеличивалась с порядковым номером листа и у 8—9-го достигала 1,0 см. В том же направлении происходило увеличение как абсолютной, так и относительной

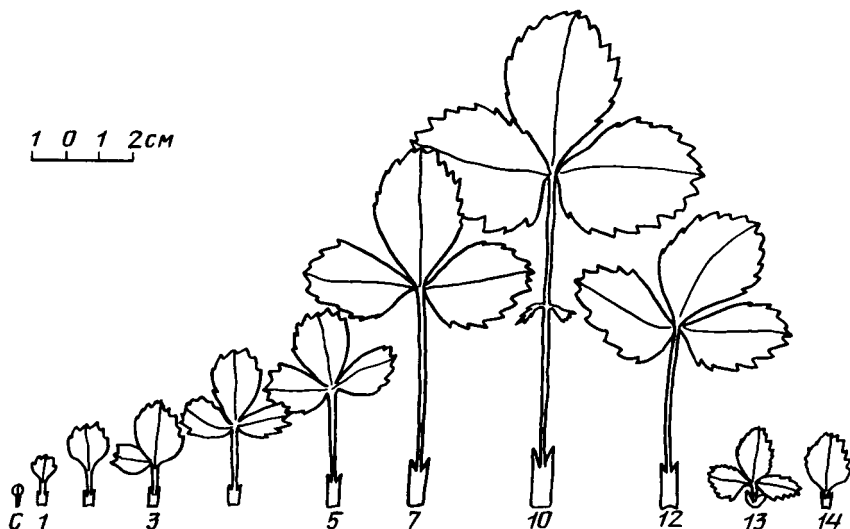


Рис. 3. Листовой ряд главного побега.
1—12 — листья вегетативной части, 13—14 — листья флоральной части.

мироваться еще до развертывания 3-го листа ПВР 2-го порядка и имел удлиненные междоузлия первых двух метамеров, то по внешнему виду его можно было принять за продолжение ПВР 2-го порядка.

К фазе 9—10-го листа длина стебля главного побега достигала 0,5—0,6 см при диаметре 0,3 см. У первых 2—3 тройчато-рассеченных листьев верхний сегмент был значительно крупнее боковых, у последующих эти различия

длины черешка, листья становились более длинночерешковыми (рис. 3).

В пазухах 5—8-го листьев развивалось 3—4 ПВР 2-го порядка. 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 ними и способствовало их лучшему укоренению. От расположе-

ния ПВР 2-го порядка на главном побеге зависела и форма их листьев: чем выше находился ПВР, тем более развитыми были его первые 2 листа, они имели большие размеры и более рассеченную листовую пластинку. Последующие листья ПВР различались только по числу зубчиков у сегментов листовой пластинки.

Главный корень к фазе 9—10-го листа достигал длины 12—13 см при диаметре базальной части 0,15 см и ветвился до 4-го порядка. Длина корней 2—4-го порядка была соответственно 1—8, 1—5 и 0,3—0,8 см. Придаточные корни образовывались только на гипокотиле в количестве 3—5 шт., длина их варьировала от 1,5 до 7,0 см, ветвились до 3-го порядка.

К середине июля (100—110-й день после появления всходов) растения находились в фазе 12—14-го листа. Максимальный размер наблюдался у 10—11-го листьев: длина пластинки — 6,5 см, ширина — 7,5 см, длина черешка — 7,0 см. Размер сегментов листовой пластинки одинаковый. Начиная с 10-го листа край пластинки — крупнопильчатый. Форма сегментов листовой пластинки была неодинаковой — у первых 3—5 листьев они были округло-яйцевидные с оттянутым основанием, у последующих верхний сегмент — овальный с оттянутым основанием, боковые — округло-яйцевидные (форма боковых сегментов изменялась меньше). У 9—10-го листа начала уменьшаться относительная длина черешка (до 7—8-го листа увеличивалась). Размер прилистников у наиболее развитых листьев (10—11-го) достигал 1,5—1,7 см, они были сросшимися по 2/3 длины (рис. 3).

Ветвление побегов шло до 5-го порядка. ПВР 2-го порядка форми-

ровались акропетально в пазухах 5—11-го листьев. Нижние из них находились в фазе 5—6-го листа, верхние — в фазе 2—3-го листа. Длина столонной части (гипоподий и мезоподий) увеличивалась от нижних побегов к верхним (от 16—18 до 30—33 см), при этом особенно за счет увеличения длины гипоподия (от 5—6 до 15—16 см). Диаметр стебля столонной части ПВР увеличивался акропетально от 0,05—0,08 до 0,1—0,12 см.

Следует отметить, если у 3—4 нижних ПВР 2-го порядка длина гипоподия была значительно меньше длины мезоподия, то у вышерасположенных побегов гипоподий всегда был длиннее — у самых верхних его длина в 10 раз превосходила длину мезоподия. Значительное удлинение гипоподия и мезоподия после начавшегося формирования розеточной части ПВР свидетельствует об интенсивной деятельности интеркалярных меристем в этих частях побега. Сравнительный анализ динамики увеличения длины гипоподия и мезоподия показал, что первоначально рост столонной части ПВР идет за счет гипоподия, а позднее — за счет мезоподия.

В пазухах 2—3-го (редко 1-го) листьев ПВР 2-го порядка формировались ПВР 3-го порядка. Они находились в фазе 3—4-го листа. Наиболее развитым был ПВР 3-го порядка в пазухе 2-го листа; длина его столонной части достигала 20—25 см при диаметре до 0,12 см, наименее развитым — ПВР 3-го порядка в пазухе 1-го листа; длина столонной части — до 15 см при диаметре стебля до 0,05 см.

В пазухах 2—3-го (редко — 1-го) листьев ПВР 3-го порядка в это же время формировались ПВР 4-го порядка. Они находились

в фазе 2-го листа и были представлены только стolonной частью длиной 10—22 см. Значительно интенсивнее других развивался ПВР 4-го порядка в пазухе 2-го листа ПВР 3-го порядка. Диаметр его стolonной части достигал 0,12 см, т. е. был больше, чем у побега, на котором он образовался.

Несмотря на то что у ПВР 4-го порядка не успевал развернуться 3-й лист, в пазухе его 2-го листа формировался ПВР 5-го порядка: длина его стolonной части достигала 4 см при диаметре стебля 0,05 см.

С возрастом порядка ПВР наблюдалось изменение формы их первых листьев — от чешуевидного с полностью редуцированной листовой пластинкой у ПВР 2-го порядка до дифференцированного на трехлопастную листовую пластинку, черешок и прилистники у ПВР 4-го порядка (рис. 2, В). Второй лист у всех побегов был дифференцирован на пластинку, черешок и прилистники, но форма пластинки изменялась от цельной или 3-лопастной до 3-рассеченной. У последующих тройчато-рассеченных листьев различия заключались в увеличении числа зубчиков по краям сегментов. Следует подчеркнуть, что у ПВР значительно быстрее, чем у главного побега, начинали формироваться типичные для вида тройчато-рассеченные листья.

В фазу 11—12-го листа в пазухах 1—5-го листьев главного побега акропетально начинали формироваться боковые розеточные побеги 2-го порядка. Как и ПВР, они отличались от главного побега более быстрым формированием листьев срединной формации. При этом чем выше располагался боковой побег, тем более типичной была форма его первых листьев, тем большее число зубцов у сегментов они име-

ли. 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. Ко времени описания они находились в фазе 2-го листа, т. е. были представлены только стolonной частью, длина которой достигала 8—11 см. Формой первых двух листьев ПВР 3-го порядка не отличались от сформировавшихся на главном побеге ПВР 2-го порядка.

К фазе 12—14-го листа главный корень достигал длины 13 см при диаметре базальной части 0,1—0,12 см, ветвился до 3-го порядка. По более темной окраске он хорошо отличался от придаточных корней, которые формировались на гипокотиле и первых 2—3 узлах главного побега в количестве 8—10 шт. (ветвились до 3-го порядка). Узловые придаточные корни как более молодые были светлее и имели больший диаметр — до 0,12 см. Придаточные корни начинали развиваться по 1—2 на первых 2 узлах нижних розеточных побегов 2-го порядка.

В начале сентября (на 140—150-й день после появления всходов) проводили последнее в сезоне описание. Большинство растений (95 %) находилось в вегетативном состоянии, остальные перешли в репродуктивный период развития и

были в фазе бутонизации или цветения.

Оставшиеся в вегетативном состоянии растения находились в фазе 16—20-го листа. Длина стебля их главного побега — 1,0 см, диаметр — 0,5 см. Максимального размера достигал 13—15-й лист: пластинка — 7×13 см, длина черешка — 9—11 см. У отдельных растений наиболее развитые листья были непарно-перисторассеченные вследствие формирования второй пары боковых сегментов, значительно менее развитых, чем первая (рис. 3).

В пазухах первых пяти листьев главного побега развивались розеточные побеги 2-го порядка, которые находились в фазе 5-го (верхние) — 12-го (нижние) листа. Длина и диаметр стебля у наиболее развитых из них достигали соответственно 1,0 и 0,4 см. В пазухах их первых 3—8 листьев формировались ПВР 3-го порядка.

Из пазушных почек 6—15-го листа главного побега формировались ПВР 2-го порядка, которые находились в фазе 5-го (верхние) — 8-го (нижние) листа. Длина столонов возрастала от нижних побегов к верхним более чем в 3 раза — от 7—9 до 27—35 см. У всех ПВР 2-го порядка длина мезоподия была уже значительно больше длины гипоподия в 1,3—1,5 раза.

ПВР 3-го порядка развивались в пазухах первых 3—8 листьев розеточных побегов 2-го порядка и в пазухах 2—7-го (реже и 1-го) листьев ПВР 2-го порядка и находились в фазе 2—8-го листа. Длина столонной части у первых варьировала от 18 до 37 см, у вторых — от 15 до 33 см, т. е. была почти одинаковой, несмотря на то что ПВР 3-го порядка на розеточных побегах 2-го порядка формировались более чем на 1,5 мес позд-

нее. Можно полагать, что крупные размеры ПВР 3-го порядка на розеточных побегах 2-го порядка обусловлены более мощным развитием всего растения во время их формирования. Так, длина и диаметр их столонной части были больше, чем у ПВР 2-го порядка. Форма первых двух листьев также была иной: у первого листа имелся сегмент листовой пластинки в виде чешуйки, а у второго — увеличивалась рассеченность листовой пластинки.

ПВР 4-го порядка образовывались в пазухах первых 3—8 листьев ПВР 3-го порядка (в пазухе 1-го листа — очень редко); находились в фазе 2—6-го листа. Длина столонной части у них варьировала от 10 до 32 см, при этом длина обеих междоузлий была примерно одинаковой. Форма первых двух листьев была более сложной, чем у ПВР 3-го порядка: у первого листа формировалась 3-лопастная пластинка, а второй лист был уже тройчато-рассеченным.

ПВР 5-го порядка образовывались по одному на ПВР 4-го порядка — в пазухе 2-го листа и находились в фазе 2—5-го листа. Длина их столонной части достигала 18—27 см, но рост ее продолжался, о чем свидетельствовала небольшая длина мезоподия. По сравнению с ПВР 4-го порядка форма первых двух листьев у ПВР 5-го порядка упрощалась: у первого листа пластинка была представлена только чешуей, а у второго уменьшалась степень рассеченности пластинки (рис. 2, В).

ПВР 6-го порядка формировались также только в пазухе 2-го листа ПВР 5-го порядка и находились в фазе 2—4-го листа. Длина столонной части варьировала от 15 до 20 см, рост ее продолжался. Листья мало отличались от листьев

ПВР 5-го порядка. У отдельных ПВР 6-го порядка, находившихся в фазе 4-го листа, в пазухе 2-го листа начал развиваться ПВР 7-го порядка. ПВР 7-го порядка находились в фазе 1-го листа и длина их гипоподия достигала 3,0 см. Первый лист был представлен только чешуей из сросшихся прилистников как у ПВР 2-го порядка. К концу периода вегетации максимальная протяженность симподия, состоявшего из 5—6 ПВР возрастающего порядка, составляла 180 см.

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 широком коэффициенте вегетативного размножения.

У растений, вступивших в репродуктивный период, кроме боковых побегов формировалась флоральная часть главного побега, состоявшая из двух конечных метамеров и терминального цветка. Следует подчеркнуть, что число метамеров до терминального цветка у всех зацветших растений было равно или 14, или 16, из них 12 или 14 метамеров приходилось на розеточную часть главного побега. Формирование флоральной части сопровождалось значительным удлинением междуузлия предпоследнего (13-го или 15-го) метамера главного побега — до 10—14 см и одновременным значительным сокращением его диаметра по сравнению с ранее сформировавшимися метамерами (до 0,15—0,2 см). По форме 1-й лист флоральной части (предпоследний лист главного побега) не отличался от листьев

розетки, но был значительно меньше, часто с меньшим числом зубчиков по краям пластинки. Длина конечного междуузлия стебля главного побега — 0,1—0,2 см (редко — до 0,5 см). Форма последнего листа очень непостоянна — пластинка изменялась от тройчато-рассеченной до цельной с небольшим числом крупных зубчиков. Цветоножка варьировала по длине от 3,5 до 5,0 см. 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. Поскольку мезоподий у этих побегов был выражен слабо (до 0,2 см), то внешне листорасположение выглядело супротивным. В пазухах листьев формировались побеги следующего порядка с аналогичной структурой. Подобные побеги Troll W. (1964) назвал побегами повторения — паракладиями. 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.

Соцветие, таким образом, представлено совокупностью паракладиев. По внешнему виду оно напоминает дихазий. Первым всегда зацветал терминальный цветок главного побега, затем цветки паракладиев в последовательности их формирования. В пределах одного соцветия можно поэтому наблюдать все этапы развития цветка — от бутона до зрелого плода.

У растений, вступивших в репродуктивный период, к концу периода

вегетации в пазухах 1—3 верхних листьев розетки формировались розеточные побеги 2-го порядка. У этих побегов сразу формировались тройчато-рассеченные листья, отличавшиеся от листа главного побега, в пазухе которого формировался данный розеточный побег, меньшим размером и меньшим числом зубчиков на сегментах листовых пластинок.

Главный корень достигал длины 10—12 см, ветвился до 4-го порядка. Придаточные корни на гипокотиле (3—4 шт. длиной 13—15 см) ветвились до 3-го порядка. От главного корня они отличались более светлой окраской и меньшей длиной корней 3-го порядка (до 1,5 см). Придаточные корни на нижних 2—3 узлах стебля главного побега (длиной 8—10 см, ветвившиеся до 3-го порядка) от остальных корней отличались более светлой окраской.

Придаточные корни на всех ПВР образовывались очень рано — в фазу 3-го листа. Одновременно формировались 2—3 придаточных корня на уровне 2-го узла или несколько ниже его. При достижении длины 0,3—0,5 см рост корней приостанавливался и продолжался лишь после прекращения роста стolonной части ПВР; за счет этих корней укоренялись розеточные части этих побегов. Во время такого кратковременного периода покоя корни часто принимали интенсивную антоциановую окраску. В дальнейшем придаточные корни могли развиваться на 2-м узле розетки, т. е. на 3-м узле стебля ПВР, но никогда на 1-м узле стебля ПВР.

К середине октября у растений оставались живыми только 8—12 верхних листьев главного побега, все остальные отмирали, не опадая, а постепенно сгнивая. Осно-

вание листа, базальная часть черешка и прилистники долго не разрушались и выполняли защитную функцию. Распадения пластинки листа на отдельные сегменты не наблюдалось.

Заключение

В результате проведенного исследования установлено, что главный побег у растений *F. virginiana* полурозеточный, дициклический и лишь у отдельных растений — моноциклический.

В пределах главного побега можно выделить 2 части (Troll W., 1964): вегетативную, представленную прикорневой розеткой, и флоральную, состоящую из двух метамеров (первый с сильно удлиненным междоузлем), и терминального цветка (рис. 4, 1). Вегетативная часть — многолетняя, флоральная — существует не более 3 месяцев и отмирает после завершения плодоношения. В пазухах листьев флоральной части формируются парциальные соцветия, состоящие из паракладиев возрастающего порядка. Совокупность паракладиев образует закрытое, монотелическое, одноосное соцветие, по внешнему виду напоминающее дихазий, но таковым не является из-за ложной супротивности листьев. Удлиненное междоузлие 1-го метамера флоральной части играет основную роль в выносе соцветия вверх и зрительно как бы отделяет его от вегетативной части, что дало основание Troll W. назвать его разделительным междоузлем (*Segregationsinternodium*).

Выявленная разнокачественность боковых почек вегетативной части главного побега позволила выделить в ней 3 зоны:

1) нижняя зона возобновления —

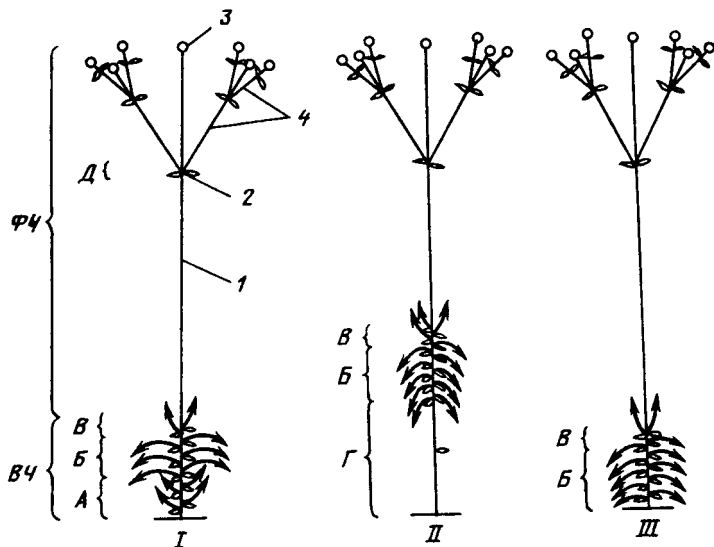


Рис. 4. Схемы побегов.

I—III — соответственно схемы главного побега, ПВР и побега возобновления. 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 — паракладии 2—3-го порядка (Стрелками показано направление роста боковых побегов).

представлена нижними 4—6 метамерами, из пазушных почек которых во второй половине лета развиваются побеги возобновления (пролептические); часть почек этой зоны могут оставаться спящими;

2) зона вегетативного размножения — следующие 6—8 метамеров; из пазушных почек образуются побеги со стolonной частью (относительно быстро отмирающие значительно удлиненные междоузлия первых двух метамеров) — побеги вегетативного размножения;

3) верхняя зона возобновления — 1—2 верхних метамера розетки; из пазушных почек развиваются 1—2 побега продолжения.

Выделение зоны вегетативного размножения основано на значи-

тельных отличиях по строению и функциям побегов вегетативного размножения от остальных боковых побегов. Включение этой зоны в зону возобновления [7] представляется неправомерным, поскольку эти побеги не выполняют функцию возобновления для материнской особи вследствие быстрого естественного отделения от нее. Благодаря раннему и интенсивному ветвлению ПВР в течение вегетационного периода формируется система ПВР, представленная симподиями, состоящими из ПВР возрастающего порядка. Центральная побеговая ось этих симподиев представлена стolonными частями ПВР. Под термином «ус», часто встречающимся в специальной и учебной литературе, мы пони-

маем именно симподий, представленный несколькими ПВР возрастающего порядка.

Боковые побеги в пределах всех 3 названных зон — полурозеточные. В отличие от главного побега они не имеют нижней зоны возобновления, а кроме того, у ПВР четко выражена особая зона, которую мы назвали зоной отделения. Она состоит из двух нижних метамеров с удлинненными междоузлиями и к концу вегетационного периода отмирает (рис. 4, II, III).

В пределах флоральной части как главного, так и боковых побегов можно выделить лишь одну зону — зону обогащения. Она представлена двумя верхними узлами стебля и конечным междоузлием. От верхней зоны возобновления она отделена разделительным междоузлием. В пазухах двух листьев этой зоны формируются побеги повторения — параклади.

Число метамеров в пределах зоны как главного, так и боковых побегов кратно 2. Наименьшее число метамеров как побега, так и зоны побега равно 2 (параклади, зона отделения у ПВР, зона обогащения).

После отмирания флоральной части главного побега нарастание центральной побеговой оси растения происходит за счет вегетативной части побега продолжения. Таким образом, центральная побеговая ось нарастает симподиально и представлена совокупностью вегетативных частей побегов продолжения возрастающего порядка. Нарастание оси идет акросимподиально [3], т. е. побег продолжения формируется в пазухе одного

из верхних листьев розетки побега предыдущего порядка.

Корневая система — смешанная. Она представлена системой главного корня и системой придаточных корней, которые формируются на гипокотиле, первых 2—3 узлах стебля главного побега и побегов возобновления, первых 2 узлах стебля розеток ПВР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беридзе Р. К. Род *Fragaria* L. Цитозембриологические и генетические исследования. — Автореф. докт. дис. Тбилиси, 1966. — 2. Волкова Т. И. Земляника. — В кн.: Культурные растения. М.: Наука, 1981, с. 142—161. — 3. Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксилярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.). — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 4. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987. — 5. Лозина-Лозинская А. С. Обзор видов рода *Fragaria* L. — Изв. Главн. бот. сада. Л., 1926, т. 25, вып. 1, с. 47—88. — 6. Попова И. В., Хохлова Л. Д. Особенности гибридов земляники, полученных от сорта Зенга-Зенгана. — М.: Колос, 1974. — 7. 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. — 8. Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева Н. М. Сравнительная генетика растений. — Л.: Изд-во Лен. ун-та, 1980. — 9. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. — Л.: Наука, 1979. — 10. Staudt G. — *Die Naturwissenschaften*. 1959, N 1, S. 23—25. — 11. Troll W. — *Die Infloreszenzen*. Band I, Jena, 1964.

Статья поступила 10 июня 1990 г.