

УДК 634.75:581.165

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ  
ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ  
ТРЕХ ВИДОВ РОДА ЗЕМЛЯНИКИ FRAGARIA L.  
ПРИ РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЯН**

**О. А. КОРОВКИН, Л. В. МЕЛИХОВА**

(Кафедра ботаники)

Приведены результаты изучения морфогенеза вегетативных органов 3 видов земляники, относящихся к разным группам плоидности, в 1-й год жизни растений. Показаны различия между видами по структуре главного побега, темпу и ритму роста, особенностям развития боковых побегов, форме, размерам, окраске и густоте опушения пластинки и черешка листа.

В настоящее время систематики в пределах рода земляники *Fragaria* L. выделяют 12 видов, которые по плоидности разделены на 4 группы: диплоиды, тетраплоиды, гексаплоиды и октоплоиды [1, 13]. В селекционном процессе используют в основном октоплоидные виды, что обусловлено не только их хо-

зяйственно ценными качествами, но, очевидно, и недостаточной изученностью видов других групп плоидности [2, 7].

С 1985 г. нами исследуется онтогенетический морфогенез дикорастущих видов рода *Fragaria* L. с целью определения морфологических основ урожайности и устойчи-

ности растений, а также выявления видов с хозяйственно ценными признаками. Предстояло установить полиморфизм популяции по темпу, ритму и мощности развития растений, структуре их побеговой и корневой систем, способности к вегетативному размножению, толерантности к ряду экологических факторов и выявить межвидовые различия по этим признакам.

В настоящем сообщении рассматриваются особенности морфогенеза вегетативных органов 3 видов земляники, относящихся к разным группам пloidности: диплоидного — *Fragaria vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis* (земляника лесная, подвид безусая), *F. orientalis* Les. (восточная) и *F. moschata* Duch. (мускусная) в 1-й год жизни растений. Морфогенез этих видов не изучен; литературные данные ограничиваются в основном морфологическими описаниями растений [6, 7].

### Методика

Экспериментальную работу проводили в 1985—1991 гг. в Ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии. Семена высевали в середине марта в ящики по схеме  $4 \times 4$  см. В середине мая в фазу 3—6-го листа растения были высажены в открытый грунт на расстоянии  $25 \times 30$  см. При пересадке корневую систему не травмировали. Уход обычный (прополка, полив, рыхление почвы), но без окуливания.

Метод работы — сравнительный морфологический анализ побеговой и корневой систем по фазам развития растений. Описания проводили в следующие фазы прорастания семян: семядолей, 1—7-го листа, начала ветвления главного побега, 10-го и 15-го листьев, цветения.

В работе использованы методиче-

ские указания И. П. Игнатъевой [3, 4], терминология частично дана в соответствии с атласом по описательной морфологии высших растений [12].

### Результаты

Плоды у земляники — орешки овально-округлой формы с заостренным концом, размер —  $0,15 \times 0,12$  см. Окраска светло-коричневая, поверхность мелкобугорчатая. Семя окружено деревянистым околоплодником. Спермодерма с внутренней стороны выстлана рыхлым тонким слоем эндосперма, во влажном состоянии легко отделяется от околоплодника. В некоторых семенах к моменту прорастания эндосперм может быть полностью израсходован. Зародыш прямой, размером  $0,1—0,12$  см. Гипокотиль небольшой (около  $1/4$  длины зародыша), прямой; семядоли относительно крупные (длиной  $0,09$  см); зародышевый корешок представлен конусом нарастания, покрытым корневым чехликом.

Прорастание семян надземное, у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* оно длилось 8—10 дней, *F. orientalis* — 10—13, *F. moschata* — 9—11 дней. При прорастании семян гипокотиль увеличивался в длину и разрывал семенную кожуру и околоплодник на заостренной части плода. Несколько позже начинал расти зародышевый корешок, на котором быстро развились корневые волоски длиной до  $0,05$  см (рис. 1, А). На первых этапах развития проростка граница между корнем и гипокотилем нечетко выражена. Гипокотиль в процессе развития выгибался в виде дуги, средняя часть которой появлялась на поверхности почвы. При его выпрямлении и выносе семядолей над поверхностью почвы с них обычно соскальзывали околоплодник и семенная кожура, последние иногда

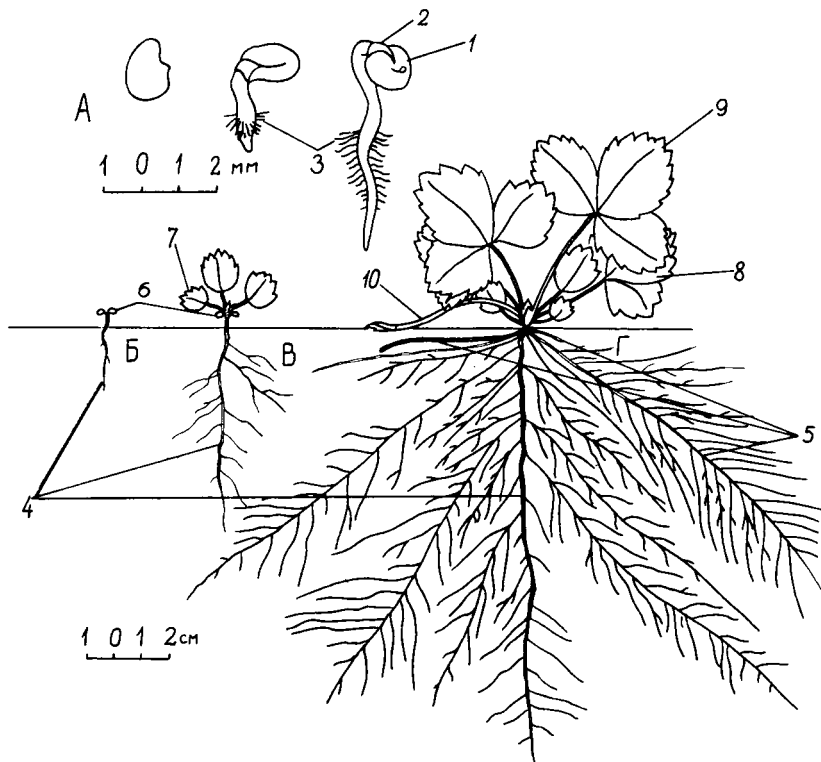


Рис. 1. Первые этапы развития растений *F. orientalis*.

А — прорастание семени; Б, В и Г — соответственно фаза семядолей, 3-го и 7-го листьев; 1 — околоплодник; 2 — семенная кожура; 3 — корневые волоски; 4 — главный корень; 5 — придаточные корни на гипокотиле; 6 — семядоли; 7, 8 и 9 — соответственно 1, 4 и 7-й листья; 10 — ПВР 2-го порядка в пазухе 6-го листа.

опадали позже — при развертывании семядолей.

Фаза семядолей у растений всех видов наступала через 2—3 дня после появления всходов, или через 8—10 дней после начала прорастания семян (рис. 1, Б). Гипокотиль светло-зеленый, в нижней части белый, часто искривленный, его длина 0,6—1 см, диаметр 0,05—0,07 см. В фазу семядолей рост его прекращался. Черешки семядолей 0,20—0,25 см длиной, со слабым антоциа-

новым окрашиванием в нижней части. Пластинка размером  $0,35 \times 0,25$  см, округло-овальная, с небольшой выемкой на верхушке.

Главный корень в фазу семядолей достигал длины 2—2,5 см при диаметре базальной части 0,05 см. У всех видов он начинал ветвиться в акропетальном направлении, причем наиболее интенсивно у *F. moschata* одновременно формировались 3—4 корня 2-го порядка.

На 9—12-й день после появления

всходов у растений всех видов наступала фаза 1-го листа. В это время семядоли достигали наибольших размеров (пластинка длиной 0,4—0,5 см, шириной 0,35—0,4 см), форма их не изменялась. Длина черешка увеличивалась до 0,35 см. Первый лист у растений всех видов опушенный простыми одноклеточными волосками, черешчатый — черешок тонкий (диаметр средней части 0,05 см), желобчатый, с расширенным основанием, без прилистников, длиной 0,7—0,9 см. Пластинка округло-пятилопастная, с пальчатым жилкованием, у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. orientalis* размером 0,6×0,6 см, у *F. moschata* крупнее — 0,8×1 см.

Четкие различия между растениями разных видов стали проявляться начиная с фазы 2-го листа: у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. orientalis* пластинка 2-го листа была округлой, размером 0,9×0,8 см, с 5 или 6 зубцами по краю. Растения *F. moschata* отличались большими размерами 1—2-го листьев, а также густым их опушением — 2-й лист имел округлую 7-зубчатую пластинку размером 1,1×1,1 см с пальчатым жилкованием. У черешка (длина — 0,9—1,2 см, диаметр средней части — 0,05 см) были прилистники длиной до 0,4 см, выполняющие функцию защиты верхушечной почки.

В эту фазу у большинства растений *F. orientalis* и *F. moschata* в верхней части гипокотыля — под семядольным узлом — образовывались придаточные корни, которые входили в почву под углом 30—45°, что, очевидно, придавало растению определенную дополнительную устойчивость. С этого момента начиналось интенсивное втягивание в почву надземной части растения.

В фазу 2-го листа у растений *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. orientalis* главный корень достигал

длины 2—2,5 см, ветвился до 3-го порядка, но у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis*, в отличие от других видов, корни 3-го порядка только начинали формироваться — представляли собой небольшие бугорки. Растения *F. moschata* отличались наиболее мощным развитием корневой системы: главный корень при диаметре базальной части 0,04 см достигал длины 4 см, ветвился до 3-го порядка, имел 8—10 корней 2-го порядка (длина корней 2—3-го порядка была соответственно 0,2—3,5 и 0,1—0,2 см).

Фаза 3-го листа у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. moschata* наступала через 24—26 дней, а у *F. orientalis* — через 28—30 дней после появления всходов (рис. 1, В). У 3/4 всех растений *F. orientalis* пластинка 3-го листа оставалась цельной, округлой формы, размером 1,5×1,3 см, с 6—7 более заостренными, чем у первых двух листьев, зубцами. У остальных растений пластинка 3-го листа становилась рассеченной — отделялся один боковой сегмент или же пластинка была тройчато-рассеченной. Таким образом, в онтогенезе главного побега семянцев тройчатые листья появлялись после цельных с пальчатым жилкованием в результате расчленения пластинки вдоль 3 доминирующих жилок.

У растений *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. moschata* пластинка 3-го листа была цельной, округлой формы, с 6—7 более заостренными, чем у 1-го и 2-го листьев, зубцами. У первых размер 3-го листа 1,25×1,2 см, у последних — 1,5×1,5 см. Черешок длиной 1,4—1,6 см, диаметр средней его части 0,06—0,08 см.

Фаза 4-го листа у растений *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* наступала через 30—32 дня после появления всходов. Растения *F. orientalis* и *F. moschata* вступали в эту фазу на 6—8

дней позже. Пластинка 4-го листа у растений всех видов тройчато-рассеченная — обычно отделялись сразу 2 боковых сегмента. Форма и размер верхушечного сегмента, размеры боковых сегментов, окраска и густота опушения листовой пластинки были различными. Форма верхушечного сегмента пластинки 4-го листа у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* и *F. moschata* обратно-широкояйцевидная, у *F. orientalis* — обратно-яйцевидная с оттянутым основанием. У боковых сегментов растений всех видов она одинаковая — яйцевидная с неравносторонним основанием. Край сегментов зубчатый, жилкование перисто-краебежное. У *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* *F. moschata* пластинка листа светло-зеленая, густоопушенная. Волоски расположены главным образом с нижней стороны, по жилкам. У *F. orientalis* пластинка с верхней стороны темно-зеленая, с нижней — серовато-зеленая, слабоопушенная.

Фаза 5-го листа у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* наступала через 40 дней после появления всходов, у *F. orientalis* и *F. moschata* — соответственно на 9—11 и 4—6 дней позже, чем у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis*, т. е. растения имели различный темп роста. Наибольшими размерами 4—5-го листьев и наиболее мощным развитием корневой системы в фазу 5-го листа отличались растения *F. moschata*, в то время как у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* значения практически всех показателей оказались наименьшими. Форма сегментов 5-го листа у всех видов была одинаковой: верхушечный — обратно-широкояйцевидный, боковые — яйцевидные. В фазу 5-го листа семена у всех растений пожелтели и опали; 1—3-й листья достигали наибольших размеров, а 4—5-й — продолжали расти.

Ветвление главного побега у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* начиналось

в фазу 6—7-го листа, на 46—53-й день после появления всходов (у отдельных растений — в фазу 5-го листа). В пазухах 1—3-го листьев в акропетальном направлении формировались боковые розеточные побеги 2-го порядка (пролептические). Они отличались от главного более быстрым формированием листьев срединной формации: только первые два листа розеточного побега, развивавшегося в пазухе 1-го листа главного побега, имели цельную пластинку. Начиная с 3-го листа пластинка его становилась тройчато-рассеченной. У бокового побега в пазухе 2-го листа главного побега уже 2-й лист был тройчато-рассеченным.

Ветвление главного побега у *F. orientalis* начиналось позднее, чем у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* — в фазу 7—8-го листа — через 65—70 дней после появления всходов (рис. 1, Г), а у *F. moschata* почти одновременно с *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* в фазу 6—7-го листа (на 45—50-й день после появления всходов). Первые боковые побеги у *F. orientalis* и *F. moschata* были силлептическими, у первого вида они развивались в пазухах 6—7-го листьев, у последнего — в пазухах 5—8-го листьев. Почки в пазухах расположенных ниже листьев хорошо сформировались, но в рост не трогались.

В отличие от *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* первые побеги у *F. orientalis* и *F. moschata* имели длинные тонкие междоузлия первых двух метамеров (гипоподий и мезоподий), а также редуцированную пластинку 1-го листа, т. е. у них была хорошо выражена стolonная часть и они представляли собой побеги вегетативного размножения — ПВР [8, 9]. Боковые побеги сначала росли вверх, но при достижении длины 2—2,5 см они изгибались и рост их становился плагитропным. За счет верхушечного роста побеги увеличи-

вались в длину на 0,5—0,8 см в день. Первоначально столонная часть ПВР росла за счет гипоподия, но уже в начале формирования мезоподия удлинение гипоподия прекращалось. По мере образования розеточной части побега иногда мог происходить небольшой интеркалярный рост столона в базальной части гипоподия и мезоподия.

Наблюдались различия по длине стolonной части, а также по соотношению длин гипоподия и мезоподия у ПВР 2-го порядка, развивавшихся в пазухах нижних листьев главного побега после укоренения розеточной части ПВР. У растений *F. orientalis* длина столонов составляла 2—10 см, причем гипоподий по длине всегда превосходил мезоподий. Иногда встречался сильно укороченный (до 0,2—0,3 см) мезоподий. При этом внешне создавалось впечатление, что до розеточной части у ПВР всего одно междоузлие. У растений *F. moschata* столоны оказались длиннее, чем у *F. orientalis* (до 18 см), причем гипоподий всегда был короче мезоподия (в 2,5—3 раза). Столоны у *F. orientalis* по сравнению с *F. moschata* были толще, имели относительно слабое опушение, но более яркую антоциановую окраску.

Начиная с эпиподия длина междоузлий стебля ПВР резко уменьшалась до 0,1 см и формировалась розеточная часть побега с ортотропным направлением роста. Второй лист побега (1-й лист розетки) у *F. orientalis* тройчато-рассеченный, верхушечный сегмент размером 1,5×1 см, боковые — 1×0,8 см, у *F. moschata* форма и размер пластинки 2-го листа ПВР варьировали в широких пределах — от чешуевидной пластинки длиной до 0,5 см до тройчато-лопастной. Все последующие листья ПВР были тройчато-рассеченными.

Еще до разветвления 3-го листа

в пазухе 2-го листа ПВР 2-го порядка развивался ПВР 3-го порядка. Иногда он мог формироваться также в пазухе 1-го листа ПВР 2-го порядка, что наиболее часто встречалось у *F. moschata*. В этом случае ПВР 3-го порядка был слабо развит, имел малый диаметр столона (до 0,1 см), а также небольшие размеры 1—2-го и последующих листьев.

Придаточные корни начинали формироваться в фазу 2—3-го листа — одновременно по 2—3 на 2-м узле, но никогда не формировались на 1-м узле ПВР.

В фазу 7—8-го листа у *F. orientalis* и 8—9-го листа у *F. moschata* в пазухах 2—5-го листьев главного побега акропетально формировались боковые розеточные побеги 2-го порядка.

Фаза 10-го листа у растений *F. orientalis* и *F. moschata* наступала одновременно, в конце июня, на 78—81-й день после появления всходов. Длина стебля главного побега у растений обоих видов достигала 0,7—0,8 см, диаметр — 0,6 см. Верхушечный и боковые сегменты 10-го листа у *F. orientalis* овально-округлой формы, размер их одинаковый — 6,6×5,1 см. Боковые сегменты имели неравностороннее основание, число зубчиков по краям варьировало от 12 до 16 (у верхушечного сегмента всегда было равно 16). Черешок длиной 6,5 см, длина прилистников 1,4 см, т. е. абсолютный размер прилистников и черешка увеличивался по сравнению с расположенными ниже листьями.

К фазе 10-го листа у всех растений отмирали первые 3—4 листа главного побега. 4—6-й листья прекращали расти, рог остальных продолжался. ПВР у *F. orientalis* ветвились до 4-го порядка, а у *F. moschata* — до 5-го порядка, что очевидно, связано с более ранним началом формирования этих побегов

у последнего вида. В пазухах 5—10-го листьев главного побега развивались 5—6 ПВР 2-го порядка. Чем выше на главном побеге располагался ПВР, тем больше возрастала длина стolonной части: у растений *F. orientalis* длина увеличивалась от 6 до 30 см, а у *F. moschata* — от 10,5 до 27 см. При этом гипоподий ПВР 2-го порядка у растений *F. orientalis* был значительно длиннее мезоподия, а у растений *F. moschata*, наоборот, мезоподий длиннее гипоподия.

От расположения ПВР 2-го порядка на главном побеге зависела и форма их первых листьев. Для ПВР, развивавшихся в пазухах 5—7-го листьев, была характерна следующая закономерность: чем выше на главном побеге находился ПВР, тем более развиты у него первые два листа (большие размеры и более рассеченная листовая пластинка). Однако начиная с ПВР 2-го порядка в пазухе 8-го и последующих листьев главного побега размеры первых двух их листьев постепенно уменьшались, при этом пластинка становилась менее рассеченной (рис. 2, Б, В).

К фазе 10-го листа нижние ПВР 2-го порядка у *F. moschata* находились в фазе 5—6-го листа, а у *F. orientalis* — 4—5-го листа. Верхние ПВР 2-го порядка у обоих видов были в фазе 1—2-го листа. Диаметр стебля стolonной части ПВР у *F. orientalis* увеличивался акропетально от 0,1 до 0,25 см, у *F. moschata* — от 0,08 до 0,15 см. В пазухах 2—3-го листьев ПВР 2-го порядка формировались ПВР 3-го порядка. Они находились в фазу 2—3-го листа у *F. orientalis* и в фазу 4—5-го листа у *F. moschata*. В пазухах 2—3-го (иногда 1-го) листьев ПВР 3-го порядка формировались ПВР 4-го порядка. Если у *F. orientalis* они были представлены только стolonной частью дли-

ной до 4—6 см, то у *F. moschata* уже имели хорошо выраженную розетку, состоящую из 2—3 листьев. Таким образом, система ПВР продолжала наиболее интенсивно развиваться у растений *F. moschata*. В пределах одного симподия (уса) по мере возрастания порядка ПВР изменялись форма и размер их первых листьев. У растений *F. orientalis* в 1-м листе ПВР 2-го порядка четко прослеживались черешок и цельная пластинка. У ПВР 3-го порядка пластинка 1-го листа была цельной или рассеченной, размер ее увеличивался. У ПВР 4-го и последующих порядков она всегда была цельной и размеры ее уменьшались. Пластинка 2-го листа ПВР всех порядков растений *F. orientalis* имела тройчато-рассеченную форму. С увеличением порядка ПВР ее размеры и число зубчиков по краям сегментов сначала увеличивались (до ПВР 3-го порядка), а затем уменьшались (рис. 2, Б, В). Растениям *F. moschata* свойственны те же закономерности изменения формы листьев при возрастании порядка ПВР, что и *F. orientalis*. В пределах одного симподия наиболее развитым оказался ПВР 3-го порядка.

Сравнительный анализ ПВР 2—5-го порядка одного симподия показал, что по мере повышения порядка ПВР размеры их последующих тройчато-рассеченных листьев, а также число зубчиков по краям сегментов уменьшались.

В фазу 10-го листа в пазухах 2—5-го листьев главного побега у растений обоих видов продолжали формироваться боковые розеточные побеги 2-го порядка — побеги возобновления. Они находились в фазе 4—5-го листа и отличались от главного более быстрым формированием листьев с рассеченной пластинкой, и чем выше располагался боковой розеточный побег на главном, тем меньше были различия

между 1-ми и последующими листьями (рис. 2, А). Побеги возобновления 2-го порядка начинали быстро ветвиться — в пазухах 2—3-го их листьев развивались ПВР 3-го порядка.

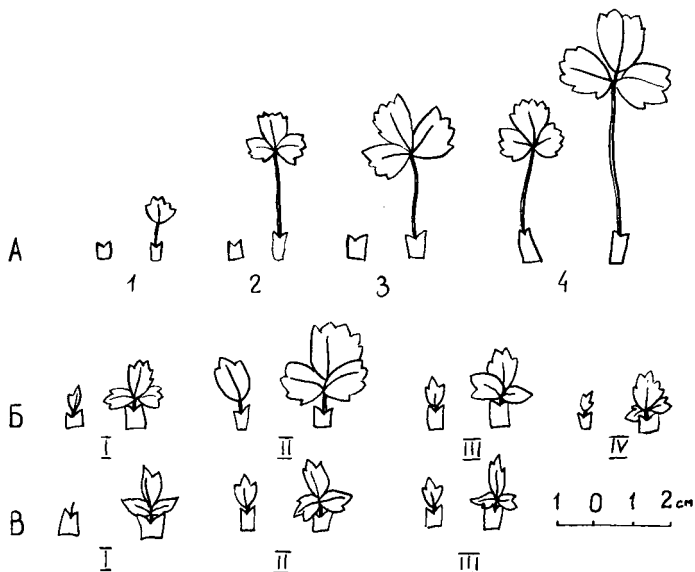
Главный корень к фазе 10-го листа у всех растений достигал длины 20—22 см при диаметре базальной части 0,2 см, ветвился до 5-го порядка. Придаточные корни (в количестве 10—12) формировались на гипокотиле, первых двух узлах главного побега, на 1-м узле нижних боковых розеточных побегов 2-го порядка. Наиболее старые из них (гипокотильные) ветвились до 4-го порядка и не отличались от главного корня по окраске, длине и диаметру. Главный корень уже не выде-

лялся среди придаточных, что обусловило становление мочковатой формы корневой системы. На всех ПВР придаточные корни образовывались очень рано — в фазу 3-го листа. Одновременно формировалось по 2—3 корня — сначала ниже 2-го узла, а затем — на его уровне. При достижении корнями длины 0,2—0,4 см рост их приостанавливался и они приобретали интенсивное антоциановое окрашивание. Развитие корней продолжалось только после окончания роста столонной части ПВР.

К концу июля (105—110 дней после появления всходов) растения *F. orientalis* и *F. moschata* находились в фазе 14—16-го листа. Длина стебля их главного побега 1,3 см,

Рис. 2. Особенности развития боковых побегов *F. orientalis*.

А — изменение формы первых двух листьев у побегов возобновления 2-го порядка; Б и В — изменение формы первых двух листьев у ПВР возрастающего порядка в пределах одного симподия, развивающегося в пазухе соответственно 6-го и 10-го листьев; I—4 — листья побегов возобновления 2-го порядка, развивающиеся в пазухах соответственно 2—5-го листьев главного побега; I—IV — листья ПВР соответственно 2—5-го порядков.





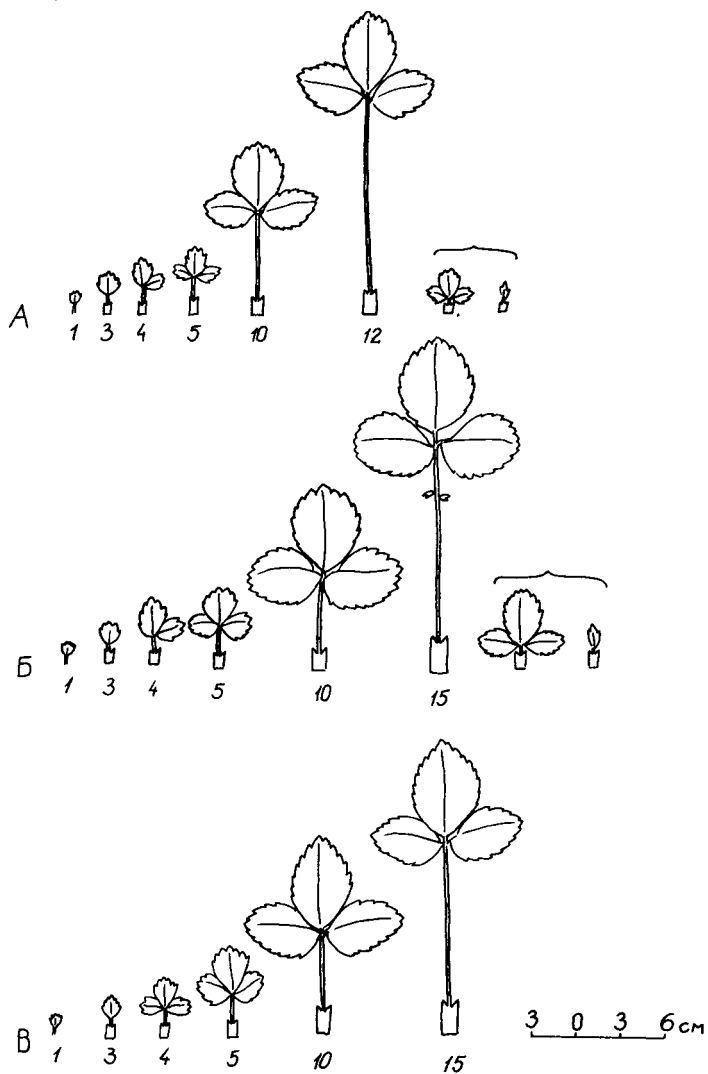


Рис. 3. Листовые ряды главных побегов.

А, Б и В — соответственно *F. vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis*, *F. orientalis* и *F. moschata*; 1—15 — порядковые номера листьев вегетативной части (скобкой выделены листья флоральной части).

диаметр 1 см. У растений *F. orientalis* самыми наибольшими были 12—14-й листья: длина пластинок 6 см, ширина 5 см. Сегменты пластинки — округло-овальной формы. Число зубцов по краю верхушечного сегмента 16—17, боковых — 15—17. У некоторых растений наиболее развитые листья имели один или два нижерасположенных боковых сегмента, значительно менее развитых, т. е. листья были непарно-перисторассеченными (рис. 3, Б). Длина черешка достигала 10—12 см, прилистников — 2 см. Листья отличались темно-зеленой окраской верхней стороны пластинки, глянцеvitостью, слабым опушением, они были более жесткие, чем листья *F. moschata*. Последние оказались крупнее, чем у *F. orientalis*, имели густоопушенную пластинку и светло-зеленую окраску. Форма сегментов — округло-ромбическая, число зубцов по краям верхушечного и боковых сегментов превышало их количество у *F. orientalis* — соответственно 18—21 и 16—18. Дополнительных сегментов у листьев не образовывалось. Абсолютная длина черешка достигала 14 см, т. е. листья были более длинночерешковыми, чем у *F. orientalis*. Однако по длине прилистников растения обоих видов не различались (рис. 3).

Основание главного побега к фазе 14—16-го листа у растений *F. moschata* было втянуто в почву на глубину до 0,5 см. У *F. orientalis* геофилия была выражена сильнее — глубина втягивания достигала 0,8—1 см, что, по-видимому, объясняется более ранним и интенсивным развитием придаточных корней.

К середине августа часть растений *F. orientalis* (9 %) и *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* (20 %) вступала в фазу цветения, растения *F. moschata* оставались в вегетативном состоянии.

Число метамеров до терминально-

го цветка у *F. orientalis* равнялось 16 или 18, из них 14 или 16 приходилось на его розеточную часть. Для всех растений, вступивших в репродуктивный период, т. е. более скороспелых, характерно быстрое формирование листьев с рассеченной пластинкой — начиная с 3-го листа. У растений, оставшихся в вегетативном состоянии — более позднеспелых — число листьев с цельной пластинкой было больше (3—4).

Растения *F. orientalis*, вступившие в репродуктивный период, отличались меньшими размерами листьев главного и боковых побегов, а также небольшой длиной стolonных частей ПВР (до 15—18 см). У этих растений почки в пазухах 1—6-го листьев были достаточно хорошо сформированы, но в рост не трогались, т. е. боковые розеточные побеги в нижней зоне главного побега не образовывались. У более скороспелых, как и у всех остальных растений, в пазухах 7—15-го листьев главного побега развивались ПВР, чем выше по главному побегу они располагались, тем меньший порядок ветвления имели: нижние ПВР ветвились до 6-го порядка, а верхние — только до 3-го. Ко времени вступления растений в репродуктивный период рост ПВР заканчивался. Переход растений в репродуктивный период сопровождался значительным удлинением междоузлия предпоследнего метамера главного побега, т. е. формировалась хорошо выраженная флоральная его часть. Таким образом, главный побег у скороспелых растений был моноциклическим и состоял из 2 частей: розеточной и флоральной. Флоральная часть (ФЧ) главного побега *F. orientalis* состояла из 2 метамеров и терминального цветка. Междоузлие предпоследнего метамера главного побега (1-го мета-

мера ФЧ) отличалось значительно большей, чем все предыдущие, длиной (до 4—5 см) и меньшим диаметром (0,2 см). Первый лист ФЧ — тройчато-рассеченный, значительно меньшего размера, чем листья розеточной части. Конечное междоузлие стебля главного побега было сильно укорочено — до 0,1—0,2 см. Последний лист имел обычно цельную пластинку с небольшим числом зубчиков по краю (рис. 3, Б). Листья ФЧ и розетки по строению мало различались, т. е. главный побег по структуре был полурозеточным. Цветоножка терминального цветка достигала длины 1—2 см. Цветок обоеполый, околоцветник обычно 6-членный (иногда 5, 7 или 8-членный), диаметром до 2 см. Чашечка с хорошо выраженным подчашием. Лепестки округлой формы, цельнокрайние, обычно белые, но иногда они приобретали светло-розовое антоциановое окрашивание. Гипантий округлый, светло-зеленый, густоопушенный, плотный.

В пазухах листьев ФЧ главного побега развивались побеги 2-го порядка, состоящие из 2 метамеров и терминального цветка. В пазухах листьев этих побегов формировались побеги 3-го порядка с аналогичной структурой. Подобные побеги названы побегами повторения — паракладиями [14]. Они ветвились до 3—4-го порядка. Таким образом, соцветие у *F. orientalis* представляло собой совокупность паракладиев возрастающего порядка, образующих закрытое монотелическое одноосное соцветие [11]. В фазу цветения в пазухах последних 2—3 листьев розеточной части главного побега начинали развиваться боковые розеточные побеги 2-го порядка, которые быстро зацветали. Указанные побеги, как и главный, имели розеточную и флоральную части, но число метамеров у этих ча-

стей было одинаковым — по 2. Они быстро ветвились — в пазухе последнего листа розеточной части развивались боковые побеги 3-го порядка. Аналогично формировались побеги 4-го порядка. Побеги 3—4-го порядка успевали зацвести; структура их была сходна с таковой у побегов 2-го порядка. ПВР 2-го порядка также зацветали: первыми — нижние из них, последними — самые верхние. Число метамеров до терминального цветка у них зависело от положения ПВР на главном побеге — от нижних к верхним оно уменьшалось от 10 до 6. Из них по 2 метамера приходилось на стolonную и флоральную части, остальные — на розетку.

Растения *F. vesca* ssp. v. *f. eflagellis*, вступившие в репродуктивный период, отличались от *F. orientalis* меньшим числом метамеров до терминального цветка — оно было равно 12 или 14. ФЧ главного побега обычно состояла из 2 метамеров и терминального цветка, как и у *F. orientalis*. Междоузлие 1-го метамера ФЧ имело длину 8—12 см; 1-й лист — тройчато-рассеченный, значительно меньшего размера, чем листья розеточной части (рис. 3, А). Конечное междоузлие не было сильно укорочено, как у *F. orientalis*, его длина составляла 1,5—3,5 см. Пластинка 2-го листа ФЧ была цельной, размером 1,2×0,8 см. Цветок обоеполый, околоцветник 5-членный, диаметром до 1,5 см. Чашечка с хорошо выраженным подчашием. Лепестки белые, округлой формы, по краю часто с выемками.

В пазухах листьев ФЧ развивались паракладии. Они ветвились до 4—5-го порядка, что на порядок выше, чем у *F. orientalis*. Из-за большой длины ФЧ главного побега соцветие у *F. vesca* ssp. v. *f. eflagellis* располагалось высоко над уровнем почвы и не было защищено

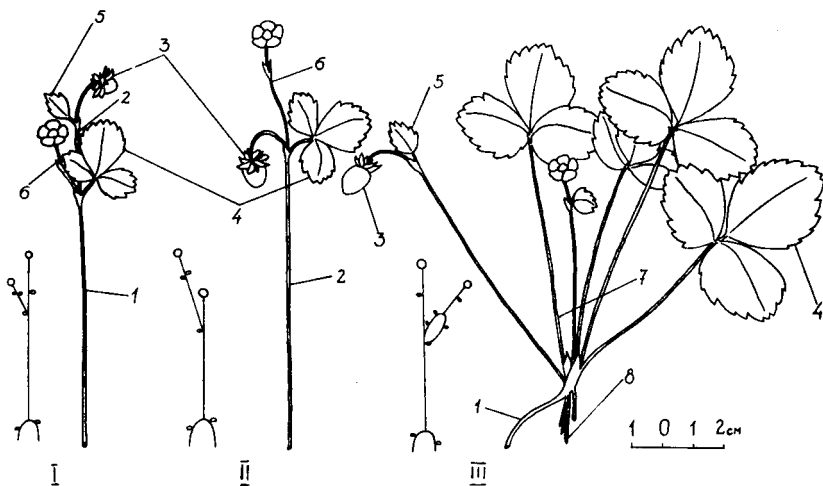


Рис. 4. Особенности строения флоральной части боковых побегов 2—3-го порядков у растений *F. vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis*.

*I* и *II* — ФЧ, состоящая из 2 и 1 метамера; *III* — развитие розеточного побега в пазухе 1-го листа ФЧ; 1 — разделительное междоузлие; 2 — конечное междоузлие; 3 — терминальный цветок; 4 и 5 — соответственно 1-й и 2-й листья ФЧ; 6 — параклади; 7 — боковой розеточный побег; 8 — придаточные корни на 1-м узле ФЧ.

листьями розетки. Боковые розеточные побеги 2-го порядка, развивавшиеся в пазухах листьев вегетативной части главного побега, быстро зацветали, причем первыми — нижние, а последними — самые верхние. Число метамеров до терминального цветка уменьшалось от нижних побегов к верхним — от 6—8 до 4; 2 из них приходилось на ФЧ, остальные — на вегетативную, т. е., как и главный побег, они по структуре были полурозеточными. Боковые полурозеточные побеги 2-го порядка ветвились — в пазухах последних листьев их розеточной части развивались побеги 3-го порядка, у которых число метамеров до терминального цветка всегда равнялось 4. ФЧ побегов 2—3-го порядков состояла из 2 метамеров и терминального цветка (рис. 4, *I*); иногда

она могла иметь лишь 1 метамер и терминальный цветок (рис. 4, *II*). Наблюдались также случаи формирования в пазухах 1-го или 2-го листьев ФЧ вместо паракладиев розеточных побегов (рис. 4, *III*). Данные побеги имели крупные тройчато-рассеченные листья срединной формации; число метамеров до терминального цветка у них равнялось 4. В этом случае часто под действием массы образующихся листьев ФЧ наклонялась к земле и на 1-м ее узле формировались придаточные корни. В результате укоренившаяся ФЧ внешне напоминала побег со столонной частью, выполняющий функцию вегетативного размножения, т. е. ПВР.

В начале сентября (на 145—150-й день после появления всходов) оставшиеся в вегетативном состоя-

нии растения *F. orientalis* находились в фазе 17—23-го листа, *F. moschata* — 19—25-го листа. К этому времени у них отмирали первые 9—11 листьев главного побега. Продолжительность жизни листьев у всех растений возрастала по мере увеличения порядкового номера листа — у первых листьев *F. orientalis* и *F. moschata* она составляла соответственно 50—55 и 45—50 дней, у 9—10-го листьев обоих видов растений — около 70 дней.

У *F. orientalis* ПВР ветвились до 7-го порядка, у *F. moschata* — до 8-го порядка. В этот период рост ПВР у всех растений заканчивался, начиналось отмирание столонов в акропетальном направлении; первыми отмирали столоны ПВР 2-го порядка, в результате чего все остальные ПВР симподия оказывались изолированными от материнского растения, т. е. к концу 1-го года жизни растения уже были представлены клонами.

В конце сентября у растений начинали развиваться зимние листья [10]. Морфологически они отличались от предыдущих более темной окраской, более густым опушением пластинки и черешка, а также меньшими размерами; формировались как на главном, так и на боковых побегах (ПВР всех порядков и на побегах возобновления). На каждом побеге образовывалось по 3—5 таких листьев. К этому времени у растений, оставшихся в вегетативном состоянии, происходило заложение генеративных органов в верхушечной почке главного побега и побегов 2-го порядка (розеточных и ПВР).

### Заключение

В результате проведенного исследования установлено, что главный побег у растений *F. vesca* ssp.

*v. f. eflagellis*, *F. orientalis* и *F. moschata* полурозеточный, дициклический и лишь в части растений моноциклический. В 1-й год жизни в репродуктивный период вступали отдельные растения *F. vesca* ssp. *v. f. eflagellis* и *F. orientalis*. Наиболее скороспелыми были *F. vesca* ssp. *v. f. eflagellis* — зацветало около 20 % популяции. Все растения *F. moschata* к концу 1-го года жизни оставались в вегетативном состоянии.

В пределах главного побега можно выделить 2 части: вегетативную и флоральную [14], а в пределах его вегетативной части в зависимости от типа развития боковых побегов у растений *F. orientalis* и *F. moschata* — 3 зоны: нижнюю возобновления, вегетативного размножения, верхнюю возобновления. Нижняя зона возобновления у *F. orientalis* представлена первыми 5—6 метамерами, у *F. moschata* — 4—8 метамерами; из пазушных почек этой зоны развивались розеточные побеги возобновления (пролептические). Зона вегетативного размножения — следующие 6—8 метамеров розетки у *F. orientalis* и 5—12 — у *F. moschata*; из пазушных почек образовывались ПВР с хорошо выраженной столонной частью. Благодаря раннему и интенсивному их ветвлению в течение вегетационного периода формировалась система ПВР, представленная симподиями (под симподием мы понимаем совокупность ПВР возрастающего порядка). К концу периода вегетации наиболее развитые симподии состояли из 6—7 ПВР. В результате быстрого отмирания столонных частей ПВР розеточные их части оказывались изолированными друг от друга и материнского растения и к концу 1-го года жизни растений они уже были представлены клонами. У *F. vesca* ssp. *v. f. eflagellis* ПВР не образо-

ывались, т. е. зона вегетативного размножения отсутствовала.

Верхняя зона возобновления — 1—2 верхних метамера розетки; почки этой зоны трогались в рост только после формирования флоральной части главного побега.

Все боковые побеги в пределах названных зон — полурозеточные.

Флоральная часть состояла из двух метамеров и терминального цветка. В пазухах листьев флоральной части формировались парциальные соцветия, состоявшие из паракладиев возрастающего порядка. Совокупность паракладиев образовывала закрытое одноосное соцветие. Ветвление паракладиев у *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* достигало 4—5-го порядка, а у *F. orientalis* было на порядок меньше. У растений первого вида, в отличие от последнего, соцветие располагалось высоко над уровнем почвы и не было защищено листьями розетки.

Число метамеров до терминального цветка у растений *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis* было равно 12 или 14, *F. orientalis* — 16 или 18.

У растений *F. vesca* ssp. v. f. *eflagellis*, вступивших в репродуктивный период, почти одновременно с главным побегом зацветали и боковые розеточные побеги 2-го порядка. Число метамеров до терминального цветка у них уменьшалось от нижних к верхним, у самых верхних было равно 4. Флоральная часть побегов 2-го порядка состояла из двух метамеров и терминального цветка или имела лишь один метавер и терминальный цветок. Наблюдались также случаи формирования в пазухах 1-го или 2-го листьев флоральной части вместо паракладиев розеточных побегов.

По завершении формирования флоральной части главного побега центральная побеговая ось растения нарастала за счет вегетатив-

ной части побега продолжения, развивавшегося в пазухе одного из последних листьев розеточной части главного побега. Таким образом, центральная побеговая ось растения нарастала симподиально.

К концу вегетационного периода у всех растений, оставшихся в вегетативном состоянии, закладывались генеративные органы в верхушечной почке главного побега и побегов 2-го порядка (розеточных и ПВР).

Корневая система у всех видов была одинаковая по строению — смешанного типа; представлена системой главного корня и системой придаточных корней. К концу 1-го года жизни система главного корня теряла свое значение и основную роль в питании растений играли придаточные корни, развивавшиеся на гипокотиле, узлах первых метамеров вегетативной части главного побега и побегов возобновления, а также на 2—3 первых узлах стебля розеток ПВР.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Беридзе Р. К. Род *Fragaria* L. Цитозмбриологические и генетические исследования. — Автореф. докт. дис. Тбилиси, 1966.
2. Волкова Т. И. Земляника. — В кн.: Культурные растения. М.: Наука, 1981, с. 142—161.
3. Игнатьева И. П. Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. — Бот. журн. Л.: Наука, 1965, № 1.
4. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1989.
5. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987.
6. Лозина-Лозинская А. С. Обзор видов рода *Fragaria* L. — Изв. Главн. бот. сада. Л., 1926, т. 25, вып. 1, с. 47—88.
7. Попова И. В., Хохлова Л. Д. Особенности гибридов земляники, полученных от сорта Зенга-Зенгана. — М.: Колос, 1974.
8. Серебряков И. Г. Морфо-

логия вегетативных органов высших растений.— М.: Советская 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, с. 161—178.— 10. Соколова-Доманская Н. П. К вопросу о морфологии вегетативных органов земляники.— Докл. ТСХА, вып. 83, 1963, с. 183—189.— 11. Соколова Н. П., Коровкин О. А. Морфо-

генез вегетативных органов *Fragaria virginiana* Duch. при развитии растений из семян.— Изв. ТСХА, 1990, вып. 6, с. 66—77.— 12. Федоров А. А., Аргюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений.— Л.: Наука, 1979.— 13. Staudt G.— Gen. J. Bot., 1962, vol. 40, N 6, p. 869—886.— 14. Troll W.— Die Infloreszenzen. Band 1, Jena, 1964.

Статья поступила 16 апреля 1992 г.

### SUMMARY

In the paper the results are presented about studying morphogenesis of vegetative organs of 3 strawberry species belonging to different groups of ploidy: diploid — *Fragaria vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis*, tetraploid — *F. orientalis* Les., hexaploid — *F. moschata* Duch. in the first year of plant life. Distinctions between the species as to the structure of the main shoot, rate and rhythm of growth, specific features in development of lateral shoots, shape, size, colour and fluff density of leaf blade and petiole are shown. It has been found that the main shoot is of half-rosette character, it is dicyclic; only in a portion of *F. vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis* and *F. orientalis* it is monocyclic. Within the main shoot vegetative and floral portions are separated. In *F. orientalis* and *F. moschata* plants the vegetative portion is divided into 3 areas, depending on the type of development of lateral shoots: lower regeneration area, area of vegetative reproduction and upper regeneration area. As in *F. vesca* ssp. *vesca* f. *eflagellis* plants all lateral shoots are of rosette character, they have no area of vegetative reproduction.