

УДК 634.75:581.165

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЗЕМЛЯНИКИ ЛЕСНОЙ (*FRAGARIA VESCA* L.) В ПЕРВЫЙ ГОД ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

О. А. КОРОВКИН, Т. В. ЦАПРО

(Кафедра ботаники)

В результате изучения морфогенеза вегетативных органов *Fragaria vesca* ssp. *vesca* установлено, что уже в 1-й год жизни растения исследуемой популяции значительно различаются по темпу, ритму и мощности развития, типу и структуре побегообразования, а также способности к вегетативному размножению. Главный побег полурозеточный, дициклический, у 8 % наиболее скороспелых растений — моноциклический. Боковые побеги полурозеточные, 2 типов — со столоном (специализированные дициклические вегетативного размножения) и без него. Ремонтантность части растений обуславливается развитием боковых побегов по моноциклическому типу. В пределах главного и боковых побегов с учетом разнокачественности их почек выделены 4 зоны: возобновления, вегетативного размножения, обогащения и отделения.

Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) — наиболее распространенный диплоидный вид рода, встречается по всей территории Голарктической области, считается исходным для полиплоидного ряда существующих видов земляник [2]. Достоинствами земляники лесной являются иммунитет, зимостойкость, ароматичность, ремонтантность, высокое содержание витаминов в листьях и плодах, а отрицательным свойством — мягкий гипантий с большими воздушными полостями. Значительная полиморфность растений по морфоло-

гическим признакам позволила в пределах вида выделить 4 подвиды: 3 американских — *F. vesca* ssp. *americana*, *F. vesca* ssp. *bracteata*, *F. vesca* ssp. *californica* и европейский — *F. vesca* ssp. *vesca* [3, 10].

Нами изучался морфогенез вегетативных органов растений европейского подвида в 1-й год жизни с целью выявления полиморфизма по морфологическим признакам, темпу, ритму и мощности развития. Предстояло также установить корреляции между морфологическими и хозяйственно ценными признака-

ми. Сведения о морфогенезе вегетативных органов данного подвида малочисленны, авторы, как правило, ограничиваются морфологическими описаниями растений.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1985—1991 гг. в ботаническом саду Тимирязевской академии. Семена, полученные из ГБС РАН, замачивали в чашках Петри. Проросшие (на 3—5-й день) семена в конце марта высевали в ящики с дерновой землей на глубину 0,2—0,3 см. В фазу 1-го листа растения пикировали без повреждения корней по схеме 4×4 см. В середине мая их высаживали в открытый грунт, площадь питания — 80×50 см. Пересадку проводили без повреждения корневой системы. Уход за растениями был обычный: полив, рыхление почвы, прополка. Растения не окучивали.

Методы работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития. В течение вегетации проводили ряд морфологических описаний растений, которые приурочивали к следующим фазам: прорастание, семядоли, 1, 3, 5, 7-й лист, начало ветвления главного побега, цветение, плодоношение.

Результаты

Семена исследуемого подвида мелкие (длина — 0,13—0,15 см, диаметр — 0,07—0,11 см), округло-яйцевидной формы. Формируются в односемянных нераскрывающихся сухих плодах — орешках [4]. Форма орешка — округло-яйцевидная с коротким носиком на базальной части [8].

Зрелое семя состоит из зародыша и окружающей его семенной кожуры, эндосперм отсутствует (ве-

роятно, он израсходован зародышем во время развития) [1, 5], а зародыш — из зародышевой оси (гипокотиль + зародышевый корешок) и 2 овально-округлых семядолей, латерально расположенных по отношению к оси зародыша. Зародышевая почечка находится между семядолями. Зародыш семени земляники по классификации типов зародыша можно отнести к осевым, линейным и лопатчатым [9].

Первые всходы появились на 16—18-й день после посева. Прорастание семени — эпигеальное. Первым трогался в рост гипокотиль, который проталкивал сквозь семенную кожуру и перикарп зародышевый корешок. Гипокотиль в процессе развития выгибался дугообразно и средняя часть «петельки» появлялась на поверхности почвы. Затем он выпрямлялся и выносил на поверхность семядоли, обычно вместе с семенной кожурой и перикарпом, которые позднее опадали. Иногда семенная кожура и околоплодник оставались в почве.

Фаза семядолей наступала на 3—5-й день после появления всходов. К этому времени длина гипокотилиа, опущенного оттопыренными волосками, составляла 0,9—1,0 см, диаметр — 0,03—0,05 см. Семядоли черешчатые, зеленые. Пластинка их овальная, размером 0,2×0,1 см, черешок длиной до 0,2 см. В фазу семядолей длина главного корня — 1,0—1,5 см, диаметр — до 0,03 см, окраска его светло-розовая, но в базальной части розово-фиолетовая. На главном корне, ближе к его концу, хорошо заметны корневые волоски.

Фаза 1-го листа у небольшого числа растений наступала на 17—18-й день, а у основной массы — на 22—24-й день после появления всходов. Длина и диаметр гипокотилиа оставались прежними. Семядоли продолжали расти: размер их

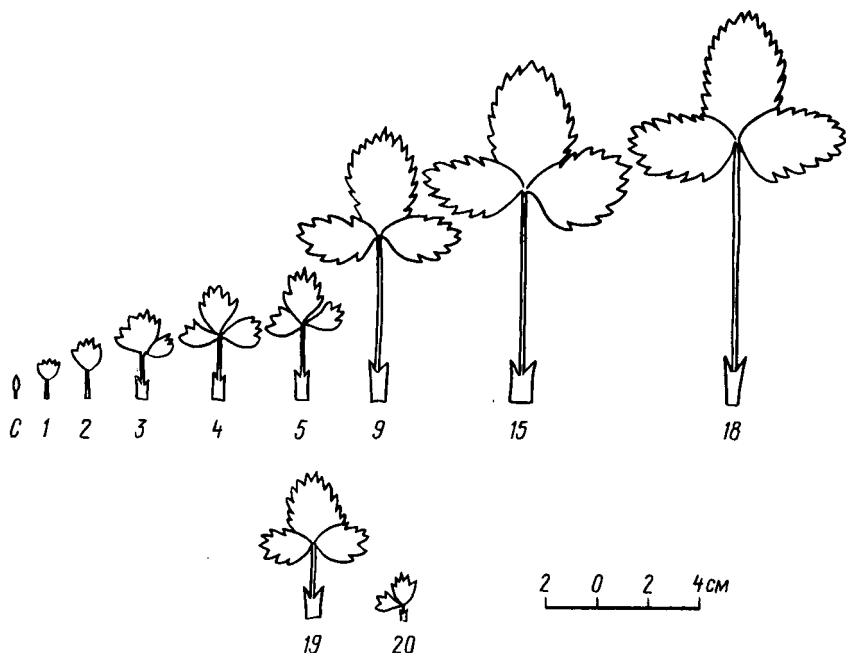


Рис. 1. Листовой ряд главного побега.

с — семядоли; 1—18 — листья вегетативной части; 19 и 20 — листья флоральной части.

пластинки увеличивался до $0,4 \times 0,3$ см. Первый лист у всех растений зеленый, длинночерешчатый, простой, с цельной 5-лопастной пластинкой и выраженным опушением на обеих ее сторонах, жилкование пальчатое (рис. 1). Размер пластинки 1-го листа — $0,2-0,3 \times 0,3-0,4$ см, длина черешка 2-го листа варьировала от 0,9 до 1,2 см. Иногда уже у 1-го листа формировались чешуевидные прилистники размером до $0,1-0,15$ см. Прилистники латеральные, свободные, треугольной формы, красновато-фиолетового цвета. У части растений 1-й лист значительно крупнее, чем у остальных, в основном за счет большей длины листовой пластинки.

Длина главного корня в фазу 1-го листа увеличивалась до 2,0—3,0 см. Главный корень раньше начинал ветвиться у растений с более крупными листьями; в средней части главного корня этих растений и ближе к его основанию появлялись первые 1—2 боковых корня; в рассматриваемый период у остальных растений были обнаружены только 5—6 бугорков боковых корней. В фазу 1-го листа у некоторых растений бугорки придаточных корней сначала появлялись на базальной части гипокотыля.

Фаза 2-го листа наступала через месяц после появления всходов. Второй лист у всех растений длинночерешчатый, опушенный. Форма его пластинки — широко-

яйцевидная, чаще 7-лопастная. Так как эпикотиль и междоузлия последующих метамеров главного побега сильно укорочены, главный побег развивался как розеточный.

Начало фазы 3-го листа приходилось на 40—45-й день после появления всходов. Длина и диаметр гипокотыля не изменялись, но 1/3 его оказывалась заглубленной в почву вследствие процесса геофилии. Семядоли у небольшого числа растений начинали опадать, предварительно они приобретали фиолетово-бурую окраску и засыхали; 1-й и 2-й листья продолжали расти, размер их пластинок увеличивался соответственно до $1,4 \times 0,8$ и $1,0 \times 1,0$ см. Размеры черешка и прилистников не изменялись. У большинства растений 3-й лист был с 4—8-лопастной пластинкой, размеры ее сильно варьировали — от $0,5 \times 0,4$ до $1,0 \times 1,0$ см. У некоторых растений начиная с 3-го листа пластинка становилась рассеченной — отделялся 1 или 2 боковых сегмента. При этом верхушечный сегмент был 4—6-лопастный, а боковые — 3—4-лопастные. Листья с рассеченной пластинкой отличались большими размерами верхушечного сегмента — от $0,7 \times 0,6$ до $1,4 \times 1,0$ см, боковых сегментов — от $0,5 \times 0,3$ до $0,7 \times 0,4$; длина черешка — $1,0—1,8$ см. Пластинка 3-го листа с нижней стороны опущена слабее, чем в верхней (на верхней ее стороне волоски располагались по всей поверхности, на нижней — только по жилкам, т. е. прилегали к ним). Черешок листа среднеопущенный; волоски на нем у молодого растущего листа оттопыренные, а у старого — прижатые. Прилистники чешуевидные, красновато-фиолетового цвета, длиной до $0,25$ см.

В фазу 3-го листа у некоторых растений начиналось ветвление главного побега: в пазухе 1-го

листа формировался розеточный побег 2-го порядка. Длина и диаметр стебля главного побега составляли соответственно $0,15—0,25$ и $0,15—0,20$ см, т. е. он был почти шарообразным.

Длина главного корня в фазу 3-го листа достигала 3 см. Образование боковых корней 2-го порядка шло интенсивно, количество их возрастало до 13—15. С этого момента формируются корни 3-го порядка. У всех растений на гипокотиле начинали образовываться придаточные корни (обычно по одному у растения).

Фаза 5-го листа наступала через 2 мес после появления всходов. Размеры гипокотыля оставались прежними, но изменялись его окраска (до темно-фиолетовой) и опушение (волоски становились прилегающими). У всех растений число лопастей пластинки увеличивалось с порядковым номером листа: пластинка 2-го листа, как правило, была 5—6-лопастной; 3-го (если он не разделен на сегменты) — 7—8-лопастной. Начиная с 4-го листа у всех растений пластинка становилась рассеченной — отделялся 1 или 2 боковых сегмента. Все последующие листья главного побега были тройчато-рассеченные — пластинки их имели верхушечный и 2 боковых сегмента (рис. 1). С увеличением порядкового номера листа изменялся характер жилкования: у первых листьев (лопастных) оно было пальчатое, а у листьев с рассеченной пластинкой — перистое. Край пластинки листа крупнопильчатый. Все листья (кроме 1-го) в фазу 5-го листа продолжали рост. Размеры листьев сильно варьировали.

У тройчато-рассеченных листьев верхушечный сегмент пластинки крупнее боковых и с большим числом зубчиков по краю (на 1—2).

Форма всех сегментов пластинки широкойцевидная.

В фазу 5—6-го листа у основной массы растений начиналось ветвление главного побега. Первый боковой побег 2-го порядка формировался в пазухе 1—3-го листа. Позднее побеги 2-го порядка образовывались в пазухе 1—5-го листа главного побега. Так как междуузлия у побегов 2-го порядка сильно укорочены, все они развивались как розеточные. У 1-го листа побегов 2-го порядка пластинка цельная, 3-лопастная; чем выше располагался боковой побег на главном, тем больше был размер его 1-го листа. Различия между боковыми побегами 2-го порядка проявились и в форме их 2-го листа. Если пластинка 2-го листа бокового побега, сформировавшегося в пазухе 1-го листа главного побега, была округлой, 7-лопастной, то у побега, развившегося в пазухе 2-го листа главного побега, она разделена на 2 сегмента (1 верхушечный и 1 боковой). У всех вышерасположенных боковых побегов 2-го порядка 2-й лист имел тройчато-рассеченную форму.

Длина главного корня в фазу 5-го листа достигала 5 см при диаметре базальной части 0,1 см; он ветвился до 4-го порядка. Длина боковых корней 2-го порядка составляла 2,5—4,8 см, корней 3-го и 4-го порядка — соответственно 1,0 и 0,4 см. Продолжали развиваться придаточные корни на средней части гипокотыля — в фазу 5-го листа их длина возрастала до 3 см. Кроме того, начинали формироваться 1—3 придаточных корня на семядольном узле.

Фаза 7-го листа наступала в середине июня (на 70—80-й день после появления всходов). Гипокотиль все более заглублялся в почву в результате контрактивной деятельности придаточных корней.

Семядоли у всех растений отмерли и опали. Все первые листья до 5-го включительно закончили свой рост, у некоторых растений они постепенно отмирали. Лист сначала желтел и затем постепенно сгнивал, но не опадал.

На главном побеге акропетально продолжали образовываться боковые побеги 2-го порядка. Они формировались из пазушных почек без периода покоя, т. е. были силептическими. Для побегов, сформировавшихся в пазухе 3—4-го листа главного побега, характерно значительное удлинение междуузлий двух первых метамеров — гипоподия и мезоподия, т. е. наличие столонной части (столона). Такие побеги с хорошо выраженной столонной частью получили название побегов вегетативного размножения (ПВР) [6]. На первых этапах ПВР росли вверх. При достижении длины 10—12 см столон изгибался и продолжал расти в плагиотропном направлении (параллельно поверхности почвы). Окраска стебля столонов светло-фиолетовая, опущение редкое, волоски прижаты. Первый лист ПВР 2-го порядка имеет сильно редуцированную пластинку (до чешуйки), слабоопушенный, розово-фиолетовой окраски, размеры его зависят от места формирования ПВР на главном побеге (чем выше, тем крупнее). Второй лист ПВР 2-го порядка 3-лопастный; размер его пластинки — $0,8 \times 0,4$ см, прилистники относительно большие — до 0,5 см. Третье междуузлие (эпиподий) было укороченным — с него начиналось формирование розеточной части ПВР, при этом направление роста последнего вновь становилось ортотропным. ПВР 2-го порядка ветвился: из пазухи 2-го листа (еще до разветвления 3-го листа) формировался ПВР 3-го порядка, т. е. начиналось образование уса — сим-

подня [7]. Длина столонов ПВР 2-го порядка в фазу 7-го листа главного побега варьировала от 4 до 13 см при диаметре стебля 0,05—0,07 см.

Главный корень в фазу 7-го листа достигал длины 6,5—7 см, ветвился до 4-го порядка. Длина боковых корней 2-го порядка составляла 5,5 см, 3-го — 3, 4-го — 1 см. Придаточные корни на гипокотиле в фазу 7-го листа достигали длины 4 см и ветвились до 3-го порядка, на семядольном узле — 8 см и ветвились до 3-го порядка, т. е. они росли значительно интенсивнее, чем гипокотильные придаточные корни.

Все последующие листья розеточной части главного побега были тройчато-рассеченные. По мере увеличения порядкового номера листа увеличивались его размеры и число зубчиков по краю пластинки. Если у 10-го листа размер верхушечного сегмента составлял 5×3 см, а боковых — $4,0 \times 2,5$ см, то у 18-го листа — соответственно $6,0 \times 3,5$ и $5,5 \times 3,5$ см. По краю верхушечного и боковых сегментов пластинки 10-го листа насчитывалось соответственно 15—16 и 14—15 зубчиков, 18-го листа — 27—28 и 26—27 зубчиков. У верхушечного сегмента по краю пластинки зубчиков всегда было больше, чем у боковых. Длина черешка у 10-го листа составляла 8 см, у 18-го — 11 см, т. е. абсолютная длина черешка листьев с увеличением их порядкового номера возрастала, а относительная — уменьшалась (листья становились более короткочерешчатыми). Длина прилистников у всех листьев была примерно одинаковой и не превышала 2 см. Расположение листьев на главном побеге спиральное. Формула листорасположения — $3/8$.

В последующие фазы развития продолжалось интенсивное ветвление главного побега. Формирование

боковых побегов на главном происходило в акропетальном направлении. Все растения по типу развития боковых побегов 2-го порядка могли быть разделены на 3 группы: 1) все побеги розеточные, 2) все побеги развивались как ПВР, 3) побеги были 2 типов — ПВР и розеточные. В целом ПВР развивались более чем у 50 % изучавшихся растений.

ПВР 2-го порядка, образовавшиеся в пазухе первых 6—7 листьев главного побега, к концу периода вегетации находились в фазе 6—10-го листа, а ПВР в пазухе его верхних листьев — 3—7-го листа. Длина столонной части ПВР 2-го порядка также изменялась в зависимости от их положения на главном побеге: у нижних она равнялась 9—18 см, у верхних достигала 46 см. При этом изменялось соотношение размеров гипоподия и мезоподия: если у нижних ПВР 2-го порядка гипоподий был на 2—3 см меньше мезоподия, то у расположенных в пазухе 9-го листа главного побега и выше — на 2—4 см больше. Первый лист всех ПВР 2-го порядка видоизмененный — представлен прилистниками и в разной степени редуцированной пластинкой до 1 см длиной, иногда пластинка была редуцирована полностью (у нижних ПВР). Второй лист ПВР 2-го порядка изменялся от 3-лопастного у нижних, до тройчато-рассеченного у верхних. В зависимости от положения ПВР на главном побеге изменялись и размеры пластинки 2-го листа ($0,8 \times 0,5$ см — у нижних, $1,5 \times 1,7$ см — у верхних).

Начиная с 3-го листа все листья у ПВР были тройчато-рассеченные. Размеры 3-го листа и число зубчиков по краю его пластинки изменялись в зависимости от расположения бокового побега на главном весьма незначительно. Размер

листа и число зубчиков у сегментов пластинки по мере увеличения порядкового номера листа повышались. Наиболее крупными были листья у ПВР 2-го порядка. При увеличении порядка ПВР их размер уменьшался, но число зубчиков по краю листовой пластинки при этом не изменялось.

ПВР 3-го порядка обычно развивались в пазухе 2—3-го листа ПВР 2-го порядка. Но на ПВР 2-го порядка, образовавшихся в пазухах 12—16-го листа главного побега, ПВР 3-го порядка всегда формировались и в пазухе их 1-го листа. У ПВР 3-го порядка независимо от места их образования гипоподий всегда был на 2—7 см больше мезоподия. Длина столонов ПВР 3-го порядка нижних симподиев составляла 14—15 см, верхних — достигала 39 см. ПВР 3-го порядка в конце вегетации находились в фазе 4—6-го листа.

ПВР 4-го порядка, как и ПВР последующих порядков, формировались в пазухе 1—3-го листа ПВР предыдущего порядка. Длина их столонной части варьировала от 6 до 31 см; при этом гипоподий всегда был на 3—5 см больше мезоподия. Длина столонов ПВР 5-го порядка составляла 5—27 см, 6-го порядка — 3—24 см. Наиболее интенсивно ветвились ПВР, развившиеся в пазухах нижних листьев главного побега — до 7-го порядка. Длина столонной части у ПВР 7-го порядка достигала 21 см (чаще 2—10 см). К концу вегетации ПВР 4-го порядка находились в фазе 3—5-го листа, 5-го — в фазе 3—4-го листа, 6-го — в фазе 2—3-го листа, 7-го порядка — в фазе 1—2-го листа, розетка не успевала образоваться.

Придаточные корни у ПВР начинали формироваться очень рано — в фазу 2—3-го листа. Сразу на

1-м узле розетки (2-й узел стебля ПВР) закладывалось до 5 придаточных корней, позднее придаточные корни образовывались на 3-м узле стебля ПВР. Обычно развивалось 18—20 придаточных корней длиной 0,2—11 см и диаметром до 0,1 см; как правило, они не ветвились.

В конце вегетации число симподиев на растении колебалось от 11 до 20. В среднем у одного растения образовывалось 9 ПВР 2-го порядка, 20 — 3-го, 29 — 4-го; 19 — 5-го, 8 — 6-го, 6 — 7-го. Общее их число могло достигать 90. Длина симподиев варьировала от 54 до 140 см. Спиральное расположение симподиев на главном побеге и разная длина столонов ПВР их составляющих способствовали равномерному распределению дочерних растений вокруг материнского.

У части растений ПВР не образовывались. В пазухах листьев главного побега формировались только розеточные боковые побеги 2-го порядка. Они отличались от главного побега более быстрым формированием листьев типичной формы — тройчато-рассеченных (рис. 2, А). Чем выше располагался боковой побег на главном, тем быстрее у него формировались тройчато-рассеченные листья и тем большее число зубчиков у сегментов они имели. Если у 1-го листа боковых побегов 2-го порядка, развивавшихся в пазухе 5—6-го нижнего листа главного побега, пластинка редуцирована до «щетки» (иногда была 3—5-лопастной), то у всех вышерасположенных побегов она оказалась тройчато-рассеченной. Форма пластинки 2-го листа боковых побегов изменялась от 7-лопастной у нижних до тройчато-рассеченной у верхних. Третий и последующие листья боковых побегов были тройчато-рассеченные и

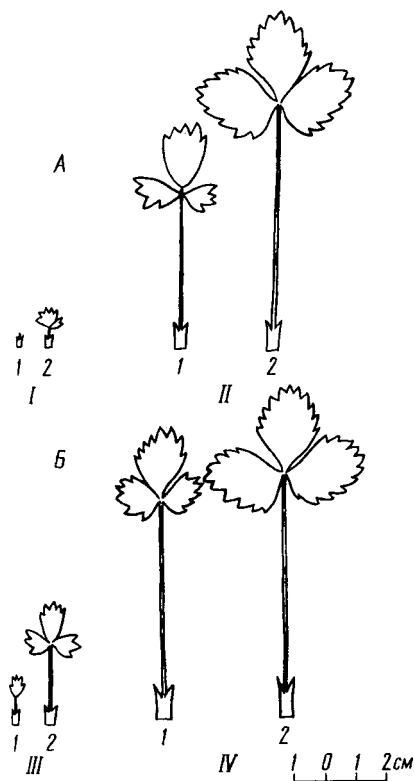


Рис. 2. Строение первых двух листьев побегов возобновления 2-го (А) и 3-го (Б) порядка, сформировавшихся в пазухе нижнего (I) и верхнего (II) листьев розеточной части главного побега и на нижнем (III) и верхнем (IV) побегах 2-го порядка.

отличались друг от друга размерами и числом зубчиков по краю пластинки. К концу вегетации розеточные побеги 2-го порядка находились в фазе 4-го (верхние) — 8-го (нижние) листа. Боковые побеги 2-го порядка начинали ветвиться в фазу 3—4-го листа; к концу 1-го года розеточные побеги 3-го порядка формировались в пазухе 3—7-го листа. Первый лист боковых побегов 3-го порядка, развивавшихся на

нижних побегах 2-го порядка, представлен прилистниками и 5-лопастной пластинкой; у побегов, сформировавшихся на вышерасположенных побегах 2-го порядка, он был уже с тройчато-рассеченной пластинкой (рис. 2, Б). Второй и последующие тройчато-рассеченные листья побегов 3-го порядка различались размерами и числом зубчиков по краю пластинки (увеличивались при возрастании порядкового номера листа). К концу вегетации боковые побеги 3-го порядка находились в фазе 2—6-го листа. В фазу 3—4-го листа нижние из них начинали ветвиться. К концу 1-го года жизни боковые побеги 4-го порядка находились в фазе 1—3-го листа. В среднем на одном растении формировалось до 30 боковых розеточных побегов, из них 11 — 2-го порядка, 13 — 3-го, 6 — 4-го. Размер стебля наиболее развитых розеточных побегов 2-го и 3-го порядков был соответственно $0,9 \times 0,4$ и $0,6 \times 0,3$ см.

У некоторых растений формировались и ПВР, и боковые розеточные побеги 2-го порядка. В фазу 3—5-го листа главного побега этих растений в пазухах 1—3-го листьев начинали развиваться боковые розеточные побеги 2-го порядка; позднее они формировались и в пазухах 4—7-го листьев главного побега. Пластинка 1-го листа розеточного побега 2-го порядка в зависимости от его расположения на главном изменялась от 3—5-лопастной (у нижних) до 2—3-раздельной (у верхних). Второй и последующие листья побегов — черешчатые, с тройчато-рассеченной пластинкой. В пазухах 7—10-го листьев главного побега развивались ПВР 2-го порядка. Длина их столонной части варьировала от 11 до 17 см (в зависимости от местоположения побега на главном — чем выше располагался ПВР, тем большей она

была). Закономерности развития ПВР не отличались от вышеописанных; ветвились эти побеги до 4-го порядка.

В 1-й год жизни репродуктивный период отмечен у 8 % растений, причем ПВР у них не образовывались. В конце июля (на 120—130-й день после появления всходов) у этих растений начинала формироваться флоральная часть главного побега, которая состояла из 2 метамеров и терминального цветка [7].

При формировании флоральной части предпоследнее междоузлие стебля главного побега значительно удлинялось — до 5—8 см, при этом его диаметр был более чем в 2 раза меньше, чем у предыдущего междоузлия. Первый лист флоральной части по своим размерам значительно уступал листьям розетки и имел меньшее число зубчиков по краю пластинки. Последнее междоузлие было на 2—3 см длиннее предпоследнего; пластинка последнего листа изменялась от рассеченной (2 сегмента — верхушечный и боковой) до 7—9-лопастной. Длина цветоножки не превышала 3 см, диаметр ее был меньше, чем у двух последних междоузлий стебля главного побега (0,08—0,10 см). Для этих междоузлий характерна сильная опушенность оттопыренными волосками, а для цветоножки — более редкая опушенность, волоски на ней были прижаты к стеблю и направлены вверх.

Общее число метамеров главного побега до терминального цветка составляло 18—22, из них 16—20 приходилось на розеточную часть.

В пазухах листьев флоральной части главного побега образовывались боковые побеги 2-го порядка. Боковой побег 2-го порядка, развивавшийся из пазухи ее 1-го листа,

имел структуру флоральной части главного побега и состоял из 2 метамеров и терминального цветка; гипоподий его был удлинненный (до 9 см), а мезоподий — укороченный (до 0,2 см), т. е. листья располагались почти супротивно. У этого побега 1-й лист был тройчато-рассеченный (но меньшего размера, чем 1-й лист флоральной части главного побега), а пластинка 2-го листа — 7—8-лопастной. Боковой побег 2-го порядка, формировавшийся в пазухе 2-го листа флоральной части главного побега, также состоял из 2 метамеров и терминального цветка, но у него обычно хорошо выражены и гипоподий, и мезоподий (соответственно 3 и 2 см). Пластинка 1-го листа этого побега изменялась от 5—6-лопастной до щетинковидной, а 2-го — всегда была редуцирована до «щетки».

В пазухах листьев боковых побегов 2-го порядка, сформировавшихся во флоральной части главного побега, образовывались побеги 3-го порядка, которые также состояли из 2 метамеров и терминального цветка (длина гипоподия достигала 1,5 см, мезоподия — 0,2 см). На них развивались побеги 4-го порядка с такой же структурой. В результате формировалось цимозное соцветие, состоявшее из побегов повторения (паракладиев) 2—4-го порядка.

Кроме главного, зацветали и боковые розеточные побеги 2-го порядка, развивавшиеся на вегетативной его части. Число метамеров до терминального цветка у них уменьшалось от нижних к верхним с 8 до 4. В отличие от главного побега флоральная часть большинства побегов 2-го порядка состояла только из одного метамера и терминального цветка. Длина последнего междоузлия у боковых розеточных побегов 2-го порядка уменьшалась от ниж-

них к верхним с 16—18 до 10—12 см. Первый и единственный лист флоральной части всегда был тройчато-рассеченным, но от листьев розетки он отличался меньшими размером и числом зубчиков по краю пластинки. Из пазухи этого листа формировался побег 3-го порядка, состоящий из 2 метамеров и терминального цветка. Гипоподий его был удлинённый (до 4—6 см), а мезоподий — укороченный (до 0,15 см). Форма пластинки 1-го листа параклади 3-го порядка изменялась от 7—9-лопастной до щетинковидной. Пластинка 2-го листа была редуцирована до «щетинок». Флоральная часть боковых розеточных побегов 2-го порядка ветвилась до 3—4-го, редко до 5-го порядка (формировались параклади 3—5-го порядка). Итак, у боковых побегов, как и у главного, соцветие было представлено совокупностью паракладиев, образующих монотелическое соцветие цимозного типа.

У некоторых боковых розеточных побегов 2-го порядка, сформировавшихся в пазухах первых 6 листьев главного побега, в пазухе 1-го листа флоральной части в отдельных случаях развивался не паракладий, а розеточный побег 3-го порядка с листьями срединной формации. Под действием массы листьев этот побег мог пригибаться к земле и укореняться. Таким образом, флоральная часть бокового полурозеточного побега 2-го порядка выполняла функцию столона — после ее отмирания побег оказывался изолированным от материнского растения.

Главный корень в конце вегетации у всех растений достигал длины 10—15 см и ветвился до 4-го порядка. Придаточные корни на гипокотиле и семядольном узле

(длиной 13—15 см) ветвились до 3-го порядка, на 2—3 нижних узлах стебля главного побега достигали длины 10—12 см и ветвились также до 3-го порядка. В среднем на стебле каждой розеточной части ПВР формировалось 10—15 придаточных корней, которые ветвились до 4-го порядка и достигали длины 18 см.

Заключение

Исследование показало, что растения *F. vesca* ssp. *vesca* значительно различаются как по темпу развития, так и по ряду морфологических признаков: форме и размеру листьев, типу главного и боковых побегов, их структуре, особенностям развития главного и придаточных корней.

Главный и боковые побеги у большинства растений полурозеточные, дициклические, у некоторых растений — моноциклические. Главный побег вступивших в репродуктивный период растений состоит из 2 частей — вегетативной и флоральной (рис. 3). Вегетативная часть представлена прикорневой розеткой с листьями срединной формации; в ее пределах в зависимости от типа боковых побегов можно выделить ряд зон. Флоральная часть состоит из 2 верхних метамеров с удлинёнными междоузлиями и листьями, размер и форма которых иная, чем у листьев розетки.

Различия в структуре боковых побегов 2-го порядка позволили все растения разделить на 3 группы. У растений 1-й группы (43 % изучавшихся растений) в пределах вегетативной части главного побега из всех пазушных почек формируются побеги только одного типа — сил-

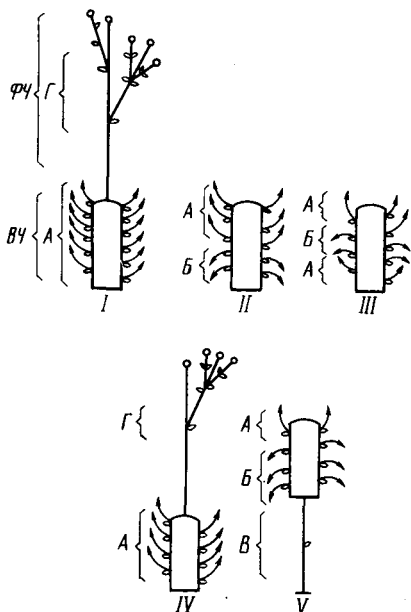


Рис. 3. Схемы главного побега (вверху): I — моноциклического; II, III — дициклических. Схемы боковых побегов (внизу): IV — моноциклического вегетативного; V — дициклического вегетативного размножения. Вч и Фч — соответственно вегетативная и флоральная части побега; А, Б, В, Г — соответственно зоны возобновления, вегетативного размножения, отделения, обогащения.

лептические розеточные побеги возобновления (рис. 3, I).

У растений 2-й группы (35 %) в пределах розеточной части главного побега можно выделить две зоны: 1) вегетативного размножения — из пазушных почек развиваются силлептические побеги вегетативного размножения; 2) возобновления — 2—3 верхних метамера розетки, из пазушных почек которых образуются пролептические побеги возобновления (рис. 3, II).

Все остальные растения (22 %) относятся к 3-й группе. В вегетативной части главного побега этих

растений выражены следующие зоны (рис. 3, III): нижняя возобновления — первые 6—7 метамеров, из пазушных почек развиваются побеги возобновления; вегетативного размножения — следующие 6—7 метамеров главного побега, из пазушных почек формируются побеги вегетативного размножения; верхняя возобновления — 2—3 верхних метамера розеточной части главного побега (пазушные почки, как правило, не трогаются в рост до следующего периода вегетации).

Таким образом, растения 2-й и 3-й групп отличаются от растений 1-й группы разнокачественностью пазушных почек вегетативной части главного побега и связанной с ней способностью к вегетативному размножению.

Отдельные боковые побеги растений 1-й группы развиваются как моноциклические (зацветают в 1-й год жизни), т. е. по выполняемым функциям представляют собой побеги обогащения. Они так же, как и главный побег, полурозеточные и состоят из 2 частей — вегетативной и флоральной. Вегетативная часть этих побегов на зоны не дифференцирована: из всех пазушных почек формируются однотипные розеточные боковые побеги 3-го порядка (рис. 3, IV). То же самое можно сказать и о вегетативных частях незацветших розеточных боковых побегов возобновления.

У ПВР в пределах вегетативной части выделены следующие зоны: отделения (состоит из двух первых метамеров побега с удлинненными междоузлиями, относительно быстро отмирает); вегетативного размножения и возобновления (рис. 3, V).

В пределах флоральной части как главного, так и боковых побегов можно выделить зону обогащения.

Если у главного побега она представлена двумя верхними узлами его стебля, то у боковых побегов — одним. В пазухе листьев этой зоны формируются побеги повторения — параклади. Цимозное, монотелическое соцветие представлено совокупностью паракладиев 2—5-го порядка у главного и 3—4-го порядка у боковых побегов.

После отмирания флоральной части главного побега нарастание центральной побеговой оси растения идет симподиально, за счет одного из верхних побегов возобновления. Центральная побеговая ось будет представлять собой совокупность вегетативных частей побегов продолжения возрастающего порядка.

Корневая система в 1-й год жизни растений смешанная, представлена системой главного корня и придаточными корнями, образующимися на гипокотиле и на 2—3 нижних узлах стебля главного побега и побегов возобновления. У ПВР придаточные корни формируются на 2—3-м узлах стебля.

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. Зубов А. А. О систематике рода *Fragaria* L. — Бюл. науч. информ. Центр. генетической лаборатории им. И. В. Мичурина, вып. 48. Мичуринск, 1990, с. 30—33.
 4. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987.
 5. Павлова Л. Е. Морфолого-анатомические исследования двух линий диплоидной *Fragaria vesca* L. — Автореф. канд. дис. Ленинград, 1969.
 6. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Советская наука, 1952.
 7. Соколова Н. П., Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Fragaria virginiana* Duch. при развитии растений из семян. — М.: Изв. ТСХА, вып. 6, 1990, с. 66—77.
 8. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. — Л., Наука, 1979.
 9. Эзау К. Анатомия семенных растений, т. 1, 2. — М.: Высшая школа, 1980.
 10. Страудт Г. — J. Bot., vol. 40, N 6, p. 869—886.
- Статья поступила 19 октября 1992 г.

SUMMARY

As a result of studying morphogenesis in vegetative organs of *Fragaria vesca* ssp. *vesca* it has been found that already in the 1st year of life the plants of the investigated population differ greatly in rate, rhythm and power of development, type and structure of shoot formation and the ability to vegetative reproduction. The main shoot is half-rosette, dicyclic, in 8 % of most early maturing plants it is monocyclic. Lateral shoots are half-rosette of 2 types — with a stolon (specialized dicyclic ones of vegetative reproduction) and without it. Remontantness of a portion of plants is due to development of lateral shoots by monocyclic type. Within the main and lateral shoots, taking into consideration different quality of their buds, 4 zones are discerned: restoration zone, vegetative reproduction zone, enrichment zone, and separation zone.