

З.С. Горлачева

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ВИДОВ РОДА *PHYSALIS* L.**

анизотропные побеги, эпиогенное корневище, замещающие побеги, монохазии, парциальные соцветия

Структурные особенности побегов пасленовых довольно подробно отражены в работах немецких ботаников и других исследователей [3 – 6]. В частности Pascher A. [3, 6] выделяет несколько типов ветвления, характерных для семейства Solanaceae. Согласно этим работам, эволюция побега в пределах семейства шла в нескольких радиально расходящихся направлениях.

Основные задачи данной работы – провести сравнительное изучение и дать анализ побеговой системы видов рода *Physalis* L. с целью выявления их общих и отличительных признаков в структуре монокарпического побега и основных направлений эволюции побега в роде *Physalis*. Особенности роста и побегообразования были исследованы на примере 4 видов: *Ph. peruviana* L., *Ph. ixocarpa* Brot. ex Norm., *Ph. pubescens* L., *Ph. alkekengi* L. и *Ph. francheti* Mast.

Род физалис (*Physalis* L.) насчитывает около 110–120 видов, большинство которых распространено в Южной и Северной Америке, небольшое число видов растет в Юго-восточной Азии, один вид заходит в Среднюю Азию и 2 – растет в Европе [2]. Ряд видов обладает ценными хозяйственными признаками и широко используются как овощные, ягодные и декоративные культуры. Особый интерес представляют виды *Ph. peruviana*, *Ph. ixocarpa*, *Ph. pubescens*, *Ph. alkekengi* и *Ph. francheti*.

Виды *Ph. peruviana*, *Ph. ixocarpa* и *Ph. pubescens* являются представителями секции *Euphysalis* Rydb. Это американские виды, в частности: *Ph. ixocarpa* – родина Центральная Америка и Южная Мексика; *Ph. pubescens* – родина Северная и Южная Америка; *Ph. peruviana* – эндемичная культура – Колумбии, Перу, Чили, Бразилии.

Виды *Ph. alkekengi* и *Ph. francheti* представляют секцию *Megista* (Fourr) Rydb., при этом первый – европейский вид, а второй – японский.

*Ph. peruviana* (физалис перуанский) – многолетнее растение, но в условиях культуры выращивается как однолетник, в климатических условиях Донбасса обладает длинным прегенеративным периодом, который составляет 111–121 день. В благоприятные годы с теплой и влажной весной образует самосев. Однако, в результате длительного прегенеративного периода, растения успевают образовать несколько цветков и погибают от заморозков.

Монокарпический побег *Ph. peruviana* формируется из зародошечной почки. Семядоли крупные до 1,0 см длины сохраняются до начала генеративного периода. Эпикотиль появляется к моменту образования второго листа в ювенильном состоянии. Первый и второй лист сближены и имеют вид супротивного расположения, но по мере развития третьего листа между ними образуется расстояние. При появлении четвертого листа листорасположение очередное. При наличии 9–10 листьев в пазухе второго листа и семядолей появляются побеги. К началу генеративного периода моноподиальный побег несет в среднем 13–14 (15) очередных листьев. На уровне 13–14 листа побег заканчивается цветком и переходит к симподиальному ветвлению. Первые два замещающих побега ветвятся по типу дихазия, в дальнейшем ветвление идет по типу монохазия. Эти побеги по отношению к осевой части находятся под тупым углом и

занимают почти плагиотропное положение, только верхушки побегов подняты вверх. Побег монохазимального типа чаще состоит из 12-15 замещающих побегов, хотя их количество зависит от продолжительности вегетации и агроклиматических условий. Длина одного замещающего побега достигает 5,0-8,0 см, за счет этого ось соцветия очень длинная и в благоприятных условиях может достигать 100,0-145,0 см. На моноподиальной части побега листья крупные: длина листа 10,0-14,0 см, ширина 10,0-13,0 см, черешок 5,0-7,0 см. На замещающих побегах листья мельче: длина 8,0-10,0 см, ширина 7,0-10,0 см, черешок 3,0-4,0 см. По мере продвижения к верхушке соцветия листья мельчают еще больше.

Одновременно с развитием замещающих побегов из пазушных почек, на моноподиальной части побега развиваются пазушные побеги. Наиболее мощные и длинные боковые побеги образуются в пазухах 1,2,3-го листьев снизу. Строение этих побегов аналогично главному побегу, то есть в начале боковой побег нарастает моноподиально, образуя 10-12 междоузлий с очередными листьями. Затем закладывается бутон и начинается симподиальное ветвление, при этом образующиеся замещающие побеги формируют соцветия монохазимального типа. Кроме того, из пазушных почек очередных листьев этих боковых побегов, в свою очередь, образуются мощные пазушные генеративные побеги, нарастающие точно также. На всех замещающих побегах в пазухе листьев также закладываются почки, но в данном случае они «замирают» или развивают очень короткие вегетативные побеги, чаще всего имеющие 2-3 листа. По длине и мощности боковые побеги, расположенные на моноподиальной части главного побега, равны, иногда даже превышают его. Следовательно растение имеет базитоническую продольную симметрию.

Форма соцветия варьирует в пределах растения. Соцветие представлено облиственным дихазимальным цимойдом переходящим в монохазимальную форму и заканчивающийся коротким дихазием (рис. 1.2). Побег, нарастающий по типу монохазия, имеет парные листья. Эти листья располагаются под углом друг к другу и относятся к осям разного порядка. Один из них рекаулесцирующий и по размерам больше второго.

Согласно проведенным исследованиям по изучению видов рода скополия (*Scopolia* Jacq.) [1] в случае монохазимального нарастания соцветия, когда поочередно развивается то одна, то другая из замещающих осей, цветки, завершающие эти оси, оказываются смещенными к пазухе меньшего из парных листьев и выглядят пазушными, несмотря на свое терминальное происхождение. Аналогичный процесс представлен и у видов физалиса.

*Ph.pubescens* (физалис земляничный) – однолетник, прегенеративный период составляет 35-50 дней. Образует самосев, в неблагоприятных условиях (засуха, загущенность посевов, бедная необработанная почва) проявляет неотению, что свидетельствует о высоком адаптивном потенциале.

В состоянии проростка семядоли мелкие 4,0-5,0 мм длины и 2,0-3,0 мм ширины. В имматурном состоянии появляется короткий эпикотиль до 2,0 мм длины. Листорасположение очередное. На уровне 6-7-го листа моноподиальный побег заканчивается цветком, число междоузлий – 6. Листья очередные, сближены. Высота моноподиального побега зависит от условий выращивания (наличия влаги) и варьирует от 3,0 до 10,0 (20,0) см, но число междоузлий постоянно. Ниже цветка развивается два замещающих побега, которые вначале нарастают по типу дихазия, в дальнейшем ветвление каждого побега продолжается по типу монохазия. На моноподиальной части ортотропного побега в пазухе очередных листьев закладываются аксилярные почки в акропетальной последовательности. Уже в имматурном состоянии из этих почек развиваются боковые побеги. Наиболее длинные побеги – в пазухе 1-го и 2-го листьев.

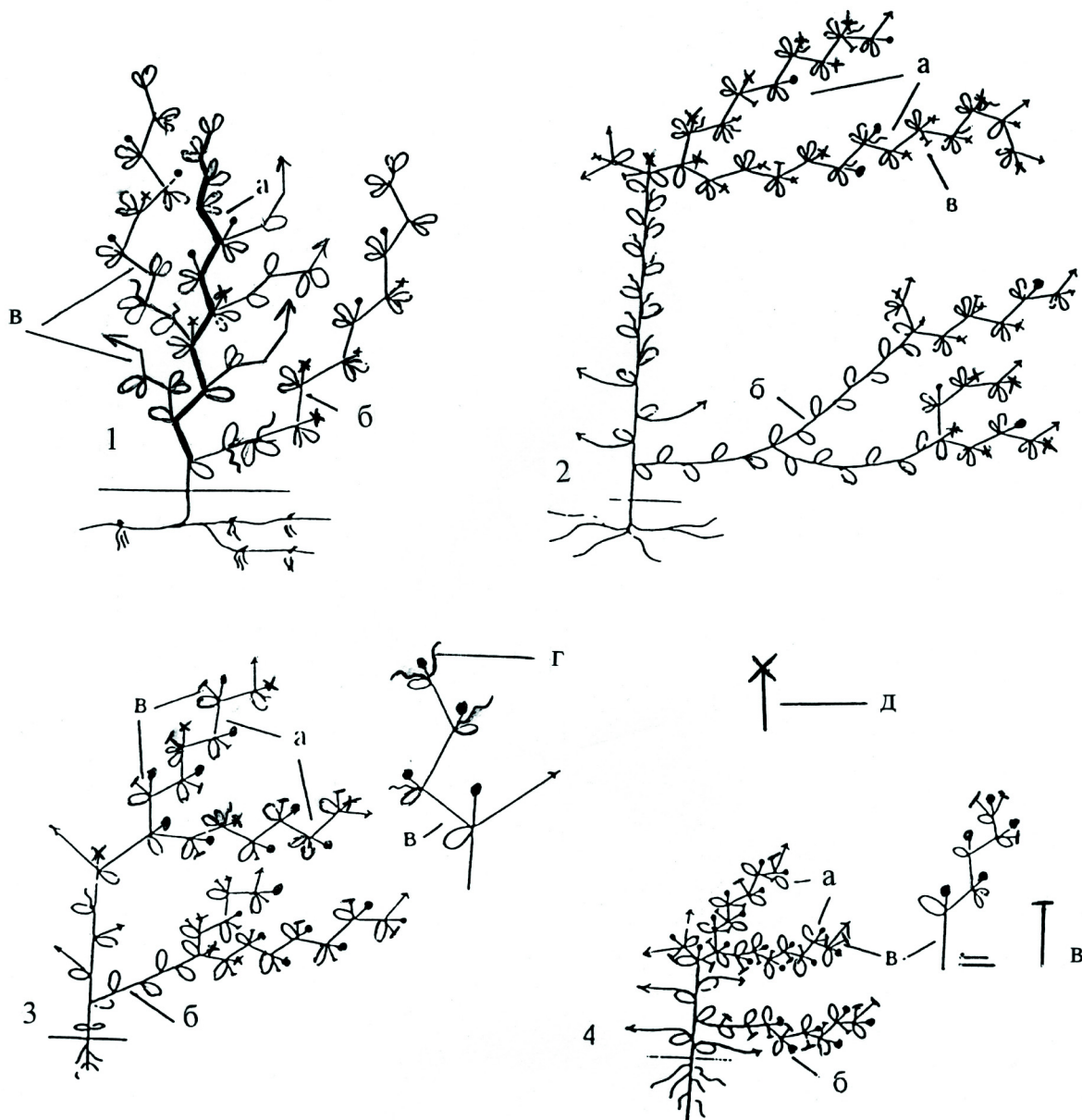


Рис. 1. Схема строения монокарпического побега видов рода *Physalis* L.  
 1 - *Ph. alkekengi* L.; 2 - *Ph. peruviana* L.; 3 - *Ph. ixocarpa* Brot. ex Norm.;  
 4 - *Ph. pubescens* L.; а - замещающий побег; б - боковой побег; в - парциальное соцветие; г - короткие бесплодные побеги; д - редуцированный цветок.

И по длине и по мощности эти побеги практически равны главному, образуя базитоническую продольную симметрию. Первоначально все побеги расположены под тупым углом, а в период массового плодоношения занимают плагитропное положение. Боковые побеги имеют плагитропное положение с самого начала. Все они являются генеративными и имеют строение, аналогичное центральному побегу, только моноподиальная часть побега имеет 2 междоузлия, затем начинается симподиальное ветвление по типу монохазия. Замещающих побегов бывает 10-11 и это количество относительно постоянно и не зависит от общей длины побега, которая может сильно колебаться в зависимости от условий произрастания. Каждый замещающий побег заканчивается цветком и несет один зеленый лист. Супротивно этому листу расположен генеративный побег, представляющий собой парциальное соцветие монохазияльного типа. Эти

соцветия очень продуктивные и образуют большое количество плодов. В то же время в пазухе каждого листа имеется почка из которой развивается также генеративный побег, но очень короткий и развитие его останавливается на фазе одного бесплодного цветка (рис. 1.4).

*Ph. ixocarpa* (физалис мексиканский) – однолетник, его прегенеративный период в условиях интродукции самый короткий – 20-28 дней. Обладает высокой степенью адаптации к неблагоприятным условиям произрастания, также проявляет свойства неотении. Хорошо размножается самосевом.

В состоянии проростка семядоли мелкие – 6,0 мм длины и 3,0 мм ширины. Очень часто семядоли сохраняются на растении до начала генеративного периода и имеют крупные размеры: черешок 1,5-2,0 см, пластинка листа 1,7-1,9 см длины и 0,8-0,9 см ширины. Первые два листа сближены. По мере роста ортотропного побега закладываются в акропетальном порядке 4-5 очередных листа. При появлении цветка завершается моноподиально нарастающая ось ортотропного побега. Количество междоузлий практически постоянно и равно шести. Длина междоузлий сильно колеблется и зависит от экологических условий произрастания. Первые междоузлия сильно сближены. Под верхушечным цветком развивается два замещающих побега, которые вначале ветвятся по типу дихазия, затем переходят в длинные побеги монохазияльного типа. Каждый член монохазия заканчивается цветком и несет один зеленый лист. Супротивно этому листу расположен укороченный генеративный побег, представляющий собой парциальное соцветие (рис. 1.3-в). Эти побеги также как и у физалиса земляничного, несут основную репродуктивную нагрузку, образуя большое количество плодов. Ко времени полного развития особи, в генеративном периоде из пазушных почек листьев (которые к этому времени уже опали) на моноподиальной части побега образуются боковые генеративные побеги, особенно мощные в пазухе 1-го и 2-го листа. Эти побеги также ветвятся по типу главного побега, то есть вначале нарастают моноподиально, образуя 3-4 очередных листа, затем моноподиальная часть заканчивается цветком, ниже которого образуются дихазияльно два побега, ветвление которых в дальнейшем идет по типу монохазия. Иногда монохазияльный побег на уровне 10-го члена опять образует дихазий, переходящий в короткий монохазий. Нарастание побега к концу сезона приостанавливается и идет очень медленно. Размеры растения, его габитус и мощность во многом зависят от условий произрастания, особенно влажности почвы. В условиях хорошего увлажнения побег мощный, междоузлия длинные, 5,0-9,0 см, листья имеют длинные черешки – 6,0-8,0 см, ширина листа – 4,0-5,0 см, длина – 7,0-9,0 см. На замещающих побегах листья мельче. Боковые побеги, образованные в моноподиальной части короче главного побега, поэтому для физалиса мексиканского характерна акротоническая продольная симметрия (рис. 1.3).

Виды *Ph. alkekengi* (физалис обыкновенный) и *Ph. francheti* (физалис Франшета) – многолетние растения, неприхотливые, размножаются корневыми побегами.

*Ph. alkekengi.* В состоянии проростков семядоли неравные, 0,7-0,8 см длиной и 0,2-0,3 см шириной. Гипокотиль до 1,0 см длиной. В ювенильном состоянии появляется эпикотиль – 0,5-0,6 см. В имматурном состоянии семядоли еще сохраняются, крупные – черешок 0,5-0,7 см, пластинка до 2,0 см длиной и 0,5-0,6 см шириной. Первые три листа сильно сближены, четвертый уже более удаленный. На третьем месяце развития на моноподиальной части побега развивается 8-12 листьев. При этом в нижней части побега появляются пазушные анизотропные побеги, образованные в пазухе семядолей и первых листьев (рис. 2.1-а). В начале эти побеги развиваются как плагиотропные, затем побеги, расположенные выше семядолей, принимают ортотропное положение, а побеги, образованные в пазухе семядолей, дуговидно изгибаются и заглубляются в землю,

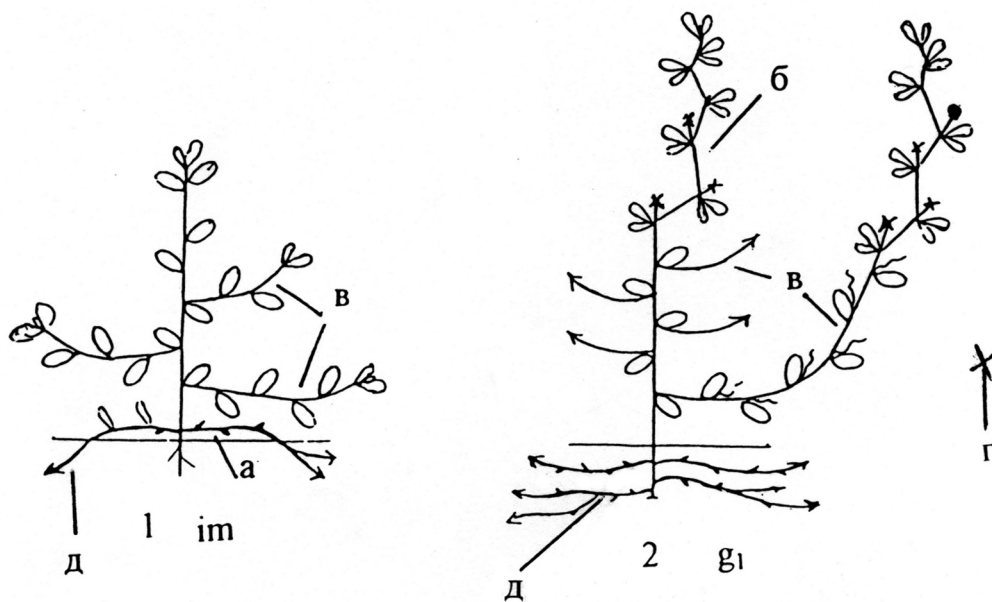


Рис. 2. Схема строения монокарпического побега *Physalis alkekengi* L. в первый год развития:

1 - имматурное состояние; 2 - генеративное состояние в первый год;  
 а - анизотропный побег ; б - замещающий побег; в - боковой побег;  
 г - редуцированный цветок; д - эпиогенное корневище.

образуя эпиогенное корневище (рис. 2.2-д). Эти побеги фиолетово окрашены и несут 3-4 чешуевидных листа. В первое время это корневище обладает контракtilной способностью и заглубляет нижнюю осевую часть побега в землю, благодаря чему образуется большое количество придаточных корней. Очень часто у растений первого года вегетации на уровне 6-7-го междоузлия закладывается цветок и моноподиальное ветвление заменяется симподиальным. Аналогично идет ветвление боковых побегов моноподиальной части ортотропного побега. Все побеги, нарастающие монохазильно характеризуются парным расположением листьев, один лист (рекаулесцирующий) больше другого. Цветки развиваются только в верхней части побега. Растение имеет базитоническую продольную симметрию (рис. 2).

Возобновление растений на второй год вегетации происходит за счет почки возобновления у основания побега, а также из пазухи чешуевидного листа эпиогенного корневища. Начало развития ортотропного побега характеризуется моноподиальным ветвлением, которое на второй год жизни состоит из 2-3 междоузлий, а затем сменяется симподиальным ветвлением. В последующие годы моноподиальная часть побега сокращается до одного междоузлия. Симподиальное ветвление представлено монохазием. Из пазухи листа моноподиальной части побега образуются мощные боковые побеги, повторяющие структуру основного побега. Первые замещающие побеги имеют по одному листу, затем - по 2 парных листа. У основания меньшего по размерам листа образуются генеративные побеги. Эти побеги находятся под острым углом по отношению к центральному побегу и занимают ортотропное положение. По своему происхождению они аналогичны парциальным соцветиям физалисов земляничного, перуанского и мексиканского. Однако у этих видов парциальные соцветия короткие, а у физалиса обыкновенного данные побеги по размерам равны или превышают центральный побег. При этом образуется ветвление по внешнему виду похожее на моноподиальное с хорошо развитыми боковыми побегами (рис.1.1). Практически все монохазильные соцветия заканчиваются листьями и ветвление этой части побегов

представляет собой, согласно термину, предложенному Pascher A. [3], – стерильные симподии. Морфологическое строение побеговой системы у вида *Ph. francheti* идентично *Ph. alkekengi*.

Как уже указывалось, согласно работам [3-6] по изучению структурных особенностей побегов пасленовых, эволюция побега в пределах семейства шла в нескольких радиально расходящихся направлениях, конечные и наиболее специализированные звенья которых представлены видами: *Hyoscyamus niger* L., *Phisochlaina orientalis* (Bieb.) G. Don, *Prezewalskia tangutica* Maxim., *Mandragora caulescens* Clarke. Наименее специализированный тип репродуктивного побега у растений семейства Solanaceae характерен для видов рода *Scopolia* серии *Anisodus*. Далее следуют виды серии *Carniolicae*, ряд которых продолжает тип *Hyoscyamus niger*. Виды физалисов секции *Euphysalis* по типу ветвления занимают промежуточное положение между видами рода *Scopolia* серии *Anisodus* и *Carniolicae* [1]. Однако ветвление, характерное для видов *Ph. alkekengi* и *Ph. francheti*, настолько специфично, что его можно рассматривать как одно из радиальных направлений эволюционного развития типов ветвления в семействе Solanaceae, характерное для физалисов из секции *Megista*.

Анализируя изложенный материал, можно сделать следующие выводы.

Монокарпические побеги взрослых особей видов рода физалис можно условно разделить на моноподиальную и симподиальную части. На моноподиальной части главного побега листья очередные, их количество варьирует в зависимости от вида, но в пределах вида отмечены небольшие колебания. Самое большое количество листьев на моноподиальной части побега у физалиса перуанского, а наименьшее у физалиса обыкновенного. Пазушные ветви обычно мощные и часто по длине или равны, или превышают главную ось монокарпического побега.

Монокарпический побег исследованных видов характеризуется базитонической продольной симметрией, кроме физалиса мексиканского, у которого наблюдается акротоническая симметрия. Монокарпический побег этих видов представляет собой многоруслую систему, состоящую из моноподиального побега и соцветия типа облиственного цимойдного в форме дихазия, переходящего в монохазильную форму, или как у физалиса обыкновенного – облиственный цимойд монохазильной формы.

Пазушные ветви моноподиальной части побега морфологически повторяют структуру главной оси, нарастая вначале моноподиально, а затем симподиально, образуя цимойдное соцветие.

Все виды различаются по степени развития специализированных парциальных соцветий, которые возникают в пазухе листа замещающего побега монохазильного типа. Наиболее короткие и малоспециализированные парциальные соцветия у *Ph. peruviana*, а у *Ph. alkekengi* они мощные и имеют вид побегов бокового ветвления. У всех видов физалиса парциальные соцветия монохазильной формы.

У видов *Ph. peruviana* и *Ph. alkekengi* монохазильные соцветия имеют парные листья, у видов *Ph. ixocarpa*, *Ph. pubescens* один лист редуцирован, хотя у *Ph. ixocarpa* иногда отмечаются и парные листья.

Согласно литературным данным [1,3], эволюция монокарпического побега у растений семейства пасленовых шла от неспециализированного репродуктивного побега облиственной цимы к формированию малоспециализированного соцветия – облиственного цимойда монохазильной формы. Это происходило путем уменьшения количества листьев на замещающих побегах и уменьшению количества самих замещающих побегов. Так, плейохазий считается более примитивным типом симподиального ветвления, а наиболее организованным – монохазий. Кроме того, более прогрессивными для семейства пасленовых отмечают такие признаки, как редукция пазушного ветвления моноподиальной части побега и высокая специализация пазушных ветвей в области соцветия.

Учитывая направления эволюции морфологической структуры монокарпического побега, наименее специализированным типом ветвления обладает *Ph. peruviana*, у которого большое количество пазушных побегов на моноподиальной части побега, значительная облиственность, крупные листья и длинные междоузлия, пазушные парциальные побеги малоспециализированные. Наиболее прогрессивной в эволюционном отношении является структура побега *Ph. pubescens*. У этого вида побеги имеют короткие междоузлия, небольшое количество листьев на побегах. На замещающих побегах образуется по одному листу, наблюдается высокая специализация парциальных соцветий.

Как показывают результаты исследований, все изученные виды физалисов объединяет много общего в структуре монокарпического побега, что доказывает их генетическую близость. И, в тоже время, особенности структуры ветвления американских видов (секция *Megista*) и евроазиатских видов (секция *Euphysalis*), демонстрируют два разных направления эволюционного развития побеговой системы в роде *Physalis*. Ветвление, описанное для вида *Ph. alkekengi*, ранее не приводилось и представляет собой еще одно направление эволюционного развития побегов семейства Solanaceae.

1. Сандина И.Б. Структурные особенности побега у видов *Scopolia* Lасq. (Solanaceae) // Ботан. журн. - 1979. - 64. - № 6. - С. 820-833.
2. Флора СССР: В 30-ти т. - М.; Л: Изд-во АН СССР, 1955. - Т.22. - 859 с.
3. Pascher A. Zur Morfologie einiger Blütenstände (Solanaceen) // Flora. - Bd. 148. - 1960. - 210 s.
4. Goebel K. Blütenbildung und Sprossgestaltung. - Jena. - 1931. - 180 s.
5. Troll W. Die Inflorescenzen.- Bd. 1. - 1964. - 245 s.
6. Pascher A. Der Aufbau des Sprosses bei *Przewalskia* // Flora. - Bd. 100. - 1910. - 195 s.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 14.07. 2006

УДК 581.4.44:582.951.2:582.9.951.4

#### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ВИДОВ РОДА *PHYSALIS* L.

З.С. Горлачева

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучены структурные особенности монокарпического побега у 4 видов рода *Physalis* L. Установлено, что монокарпический побег исследуемых видов представляет собой многоярусную систему, состоящую из моноподиального побега и соцветия типа облиственного цимоида в форме дихазия, переходящего в монохазильную форму, или облиственный цимонид монохазильной формы. Все виды различаются степенью развития моноподиальной части побега, количеством боковых побегов, а также степенью развития и специализации парциальных соцветий. Все пазушные ветви морфологически повторяют структуру главного побега. Особенности структуры ветвления видов: американских из секции *Megista* (Fourr) Rydb и евроазиатских из секции *Euphysalis* Rydb. демонстрируют два разных направления эволюционного развития побеговой системы в роде *Physalis*. Ветвление, описанное для вида *Ph. alkekengi* L., ранее не приводилось и представляет собой еще одно направление эволюционного развития побегов семейства Solanaceae.

UDC 581.4. 44: 582.951.2:582.9.951.4

#### MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF BINE STRUCTURE OF THE GENUS *PHYSALIS* L. SPECIES

Z.S. Goralacheva

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

Structure peculiarities of monocarpic bine of four *Physalis* L. species were studied. It is fixed, that monocarpic bine of the studied species is a multistage system. The system consists of monopodial branch and raceme of leaved cyme type of dichasium form, transforming into monochasium one, or leaved cyme of monochasium form. All species differ by development level of monopodial part of bine, number of offset bines, and by development level and specialization of partial clusters. All axillary branches take a pattern of the main bine morphological structure. Structure peculiarities of species branching of american (from *Megista* (Fourr) Rydb section) and euroasian (from *Euphysalis* Rydb one) demonstrate two different trends of evolution bine system development in *Physalis* genus. Branching being described for *Ph. alkekengi* L. species, was not given before. It is the one more trend of evolution development of Solanaceae family bines.