

## К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ОНТОГЕНЕЗА КЛОНА

О.А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

В результате 10-летнего изучения 24 клонов земляники виргинской (*Fragaria virginiana* Duch.) проанализированы структура и морфологические признаки специализированных дичклических побегов вегетативного размножения возрастающего порядка — от 2-го до 56-го. Исследование показало, что в пределах одного клона нет четко выраженной закономерности изменения этих побегов по структуре, размеру и форме листьев, характеру края сегментов листовой пластинки, диаметру стебля, характеру ветвления, срокам прохождения фаз. При этом выявлено наличие достоверных различий по структуре побегов вегетативного размножения, репродуктивной продуктивности и способности к вегетативному размножению между отдельными клонами.

Одной из интереснейших и важнейших общепрологических проблем являются вопросы старения клонов у вегетативно размножающихся растений. До настоящего времени среди ботаников нет единого мнения о том, подчиняется ли развитие клона закономерностям развития особи или протекает иным путем. Одни из них [3, 6, 8, 11, 14] предполагают, что продолжительность жизни клона неограниченна, т.е. тем самым признают равноценность семенного и вегетативного размножения. Другие [1, 2, 4, 9, 13] считают, что в онтогенезе клона, как и в развитии отдельных особей, можно выделить этапы молодости, зрелости, старения и отмирания. При этом специализированные органы вегетативного раз-

множения не идентичны семенам, а соответствуют возрастному состоянию материнского растения, на котором сформировались. При этом в обоих случаях позиции ученых, как правило, не подтверждаются достоверными экспериментальными исследованиями. Решение этой проблемы затруднено, с одной стороны, весьма продолжительной жизнью клонов, а с другой — тем, что характер онтогенетического морфогенеза растений часто определяется не только эндогенными факторами, но и воздействием широкого спектра факторов внешней среды, среди которых особое место занимает поражение вирусными и другими болезнями.

В работах по изучению онтогенеза растений разных жизненных

форм часто как синонимы используются 2 термина — «старение» и «вырождение», что, на наш взгляд, не совсем верно. Под старением следует понимать естественный процесс ослабления жизнеспособности организма, проявляющийся в закономерных изменениях его морфологических признаков в онтогенезе и завершающийся смертью. Термин «вырождение» целесообразно употреблять, когда речь идет о потере организмом каких-либо свойств или признаков (как правило, полезных) под воздействием неблагоприятных условий внешней среды, патогенных организмов или в результате мутаций. В пользу подобного разделения говорит и тот факт, что часто термин «вырождение» используется для характеристики особенностей развития не особи, а целого ряда поколений при половом размножении.

Для получения достоверных данных о закономерностях онтогенеза клона необходимо сравнительное изучение морфогенеза целого ряда поколений клона с учетом возможно большего числа признаков. Попытки исследования онтогенеза клонов с учетом этих требований были предприняты Ю.Г. Тринклером (1975) и И.И. Андреевой (1983), изучавших в экспериментальных условиях особенности онтогенеза клонов картофеля (*Solanum tuberosum* L.) и клубнелуковичного растения шпажника гибридного (*Gladiolus* x *hybridus* hort). Несмотря на различные методические подходы, авторы получили сходные результаты и пришли к одному выводу: жизнь клона предельна и онтогенез его можно разделить

на те же этапы, что и онтогенез особи. К сожалению, оба автора не проводили сравнительного изучения специализированных побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, являющихся основной структурной единицей побеговой системы клонов этих растений.

Значительно расширил возможности изучения процессов старения клонов новый метод искусственного вегетативного размножения — клональное микроразмножение *in vitro*. Оригинальное исследование, проведенное Д.Л. Матюхиным [10], показало, что в прошедших культуру *in vitro* клонах при дальнейшем их культивировании в грунте происходит дифференциация особей по возрастным признакам на растения ювенильного облика, виргинильные и генеративные. При этом переход к формированию комплекса признаков генеративных особей происходит раньше у старого клона, несколько позже — у средневозрастного и в последнюю очередь — у молодого клона. Автор отмечает, что старение клонов гладиолуса гибридного происходит неизбежно, но скорость этого процесса определяется тем, в каком состоянии (быстро или медленного старения) находятся составляющие этот клон особи, и соотношением численности особей в разных состояниях. Результаты исследований Д.Л. Матюхина подтверждают вывод, сделанный И.И. Андреевой: продолжительность жизни клонов у растений одного вида неодинакова и находится в прямой зависимости от скороспелости материнского растения, развывшегося из семени.

Проведенное нами ранее [7] изучение особенностей побегообразования на первых этапах онтогенеза клона *Solanum tuberosum* L. показало, что в структуре главного моноциклического побега и специализированных дициклических побегов вегетативного размножения 2—4-го порядков имелись существенные различия. У последних отмечалось меньшее число метамеров до соцветия, большая рассеченность листовых пластинок, что свидетельствует прежде всего об очевидной разнокачественности растений, развивавшихся из семян и из специализированных органов вегетативного размножения — клубней. Отмеченные изменения в морфологии боковых побегов по сравнению с главным побегом аналогичны подобным изменениям, наблюдаемым в онтогенезе целостной особи.

Сравнительное изучение структуры дициклических побегов вегетативного размножения 2—4-го порядков показало, что их развитие не подчиняется закономерностям, характерным для развития боковых побегов возрастающего порядка в пределах особи. Прежде всего это проявлялось в том, что структура побегов вегетативного размножения не изменялась с возрастанием их порядка, т.е. число метамеров до соцветия у них оставалось постоянным. Относительно постоянной оставалась и структура их отдельных зон — столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части. Между побегами возобновления разного порядка не наблюдалось различий по степени рассеченности листовых пластинок. С возраста-

нием порядка этих побегов у них лишь возрастала мощность развития; увеличивались длина и интенсивность ветвления столон, размер клубней и органов надземной фотосинтезирующей части; однако у побегов 5—6-го и более высоких порядков различия между ними по мощности развития также исчезали.

В настоящей статье приводятся данные, полученные в результате изучения структуры и некоторых морфологических признаков специализированных побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, сформировавшихся в течение первых 10 лет жизни клона земляники виргинской — *Fragaria virginiana* Duch. Являясь одним из исходных видов при спонтанном возникновении садовой крупноплодной земляники (*F. ananassa* Duch.), виргинская земляника до настоящего времени не утратила значения донора ценных биологических и хозяйственных признаков и широко используется в селекционном процессе. Целями проведенного исследования были: а) выявление морфологических различий между побегами вегетативного размножения возрастающего порядка одного клона; б) выявление морфологических различий между побегами вегетативного размножения разных клонов.

### Методика

Экспериментальная работа проводилась в 1984—1995 гг. в Ботаническом саду МСХА. Растения выращивали из семян, полученных в ГБС РАН. Закономерности побегообразования изучали

у 30 клонов. К концу первого года жизни у растений образовывалось большое количество симподиев (усов), состоявших из специализированных побегов вегетативного размножения (ПВР) возрастающего порядка. Отмирание столонных частей у этих побегов приводило к их отделению друг от друга, т.е. уже в конце первого года жизни растения были представлены клонами. После описания системы сформировавшихся побегов каждый клон сохранялся в виде укоренившихся розеточных частей двух побегов вегетативного размножения наиболее высокого порядка (4—6-го). Во второй и последующие

годы после описания структуры и морфологических признаков сформировавшихся побегов от каждого клона в конце августа — начале сентября брали только 2 укоренившиеся розетки ПВР наиболее высокого порядка. Аналогично проводили сохранение клона и в последующие годы. В результате к 11-му году жизни клонов порядок анализируемых ПВР в пределах всех клонов варьировал от 48-го до 55-го (табл. 1). Для нормального развития растений и удобства их изучения розетки высаживали на расстоянии 10×1,5 м. Уход за растениями был обычным — прополка, полив, рыхление почвы.

Таблица 1

Порядок изучавшихся ПВР по годам жизни клона

№ клона	Год жизни									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	4	10	16	20	23	27	32	35	41	46
V	5	10	16	22	26	30	35	38	44	49
VI	7	12	18	23	26	30	35	37	43	48
VII	5	11	16	22	26	30	36	39	46	52
VIII	5	11	17	22	25	29	34	37	42	48
IX	5	11	16	21	24	29	35	38	44	50
X	5	10	16	21	24	28	33	37	43	48
XI	5	12	18	22	26	28	33	38	44	49
XII	5	11	18	22	26	30	35	38	44	50
XIII	5	10	16	21	25	29	34	36	42	48
XIV	5	12	18	23	25	29	35	38	43	48
XV	5	11	17	22	25	29	34	37	43	48
XVI	7	13	20	25	28	32	37	40	46	52
XVII	5	12	18	24	28	32	37	40	46	52
XVIII	5	12	18	24	28	32	37	40	46	52
XIX	6	13	20	25	29	33	38	41	47	52
XX	5	14	20	26	29	33	38	41	48	54
XXI	5	10	16	22	26	30	35	38	44	49
XXII	6	14	20	25	29	34	40	43	49	55
XXIII	5	12	18	24	28	33	39	43	49	54
XXIV	6	13	20	26	29	33	38	44	50	55
XXV	7	14	20	25	29	32	38	42	49	55
XXVI	6	13	19	25	28	32	37	40	47	52
XXVII	5	13	20	26	30	35	41	44	50	55

Метод работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы ежегодных поколений клона [5]. Морфологическое описание всей побеговой и корневой системы растений проводили после их выкопки в конце августа — начале сентября. Фенологические наблюдения за растениями заключались в отмечении фаз начала отрастания побегов, начала бутонизации, цветения, плодоношения, начала формирования побегов вегетативного размножения. Результаты морфологических описаний и фенологических наблюдений оформляли в виде схем и таблиц.

### Результаты

**Структура побеговой системы.** В первый год жизни к концу периода вегетации главный побег растений достигал фазы 13—14-го листа. В зоне его вегетативного размножения [12] у растения формировалось 5—8 симподиев, состоящих из 5—7 побегов вегетативного размножения 2—8-го порядка. Из 30 изучавшихся растений только 2 перешли в генеративный период — № 1 и № 18; число метамеров до терминального цветка у главного побега этих растений равнялось 14. Все остальные растения зацветали весной 2-го года жизни; у них число метамеров главного побега до терминального цветка варьировало от 14 до 16. Эти различия в структуре главного побега определялись различной протяженностью нижней зоны возобновления — у одних растений она была на 2 метамера больше, чем у дру-

гих. Таким образом, по ритму развития и структуре главного побега изучавшиеся растения можно разделить соответственно на группы: с моноциклическим и дициклическим главным побегом, с более и менее протяженной нижней зоной возобновления. Моноциклический главный побег отличался короткой зоной возобновления (4 метамера), у дициклического она варьировала от 4 до 6 метамеров.

В зимний период первого года жизни погибли материнские растения №№ 2, 3, 4, 19, 28, 29, 30, а также отделившиеся от них и отдельно высаженные ПВР 4—6-го порядка (все кроме ПВР материнского растения № 19). Одновременно гибель материнских растений и их ПВР можно, очевидно, объяснить генетически обусловленной низкой зимостойкостью. Все погибшие растения — с дициклическим главным побегом и более протяженной нижней зоной возобновления.

Все ПВР развивались по дициклическому типу. В первый год жизни у них формировались столонная и розеточная части, состоявшие соответственно из 2 и 8—12 метамеров. На второй год развивались еще 2—4 метамера розеточной части, а затем флоральная часть побега, состоявшая из 2 метамеров, т.е. общее число метамеров у ПВР варьировало от 12 до 16 — было примерно таким же, как у главного побега (табл. 2). Развитие ПВР заканчивалось образованием терминального цветка. В пазухах листьев флоральной части развивались параклади 2-го (по отношению к ПВР) порядка, состоявшие

Изменение числа метамеров у ПВР возрастающего порядка  
в первые годы жизни клона

№ клона	Год жизни										Среднее	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
I	12	12	12	14	12	12	14	14	12	12	12,6	
V	12	16	12	14	12	14	14	12	16	14	13,6	
VI	12	12	12	12	12	14	12	12	12	12	12,2	
VII	12	14	14	14	14	12	12	14	12	12	13,0	
VIII	14	14	12	12	14	14	14	14	14	12	13,4	
IX	14	14	12	12	12	14	14	12	12	14	13,2	
X	12	12	12	12	14	16	12	12	14	12	12,8	
XI	14	12	12	14	12	14	12	12	12	14	12,8	
XII	14	14	16	16	12	14	14	14	16	16	14,6	
XIII	14	14	14	14	16	12	12	14	16	16	14,2	
XIV	12	12	12	12	14	12	16	14	12	12	12,8	
XV	12	14	14	14	12	12	14	12	12	12	12,8	
XVI	14	14	12	12	14	14	14	12	14	12	13,2	
XVII	12	12	12	12	12	12	14	12	12	12	12,2	
XVIII	12	14	14	12	12	12	12	12	12	12	12,4	
IXX	14	16	14	14	14	12	12	14	12	14	13,6	
XX	12	12	14	12	14	12	12	14	12	12	12,6	
XXI	14	14	12	12	14	16	12	12	12	12	13,0	
XXII	12	16	16	12	14	14	12	12	12	12	13,2	
XXIII	14	16	14	14	12	12	14	16	12	12	13,6	
XXIV	12	14	14	12	12	12	14	14	14	12	13,0	
XXV	12	12	12	12	12	14	14	12	12	14	12,6	
XXVI	12	12	12	14	14	14	14	12	14	12	13,0	
XXVII	12	14	12	12	16	14	12	12	14	12	13,0	
											НСР <sub>05</sub>	0,24

из 2 метамеров и терминального цветка. Редко образовывались паракладии 3-го порядка (в теплый, влажный год).

Анализ структуры ПВР показал, что в пределах одного клона у ПВР различного порядка (от 2-го до 55-го) число метамеров до терминального цветка изменяется незначительно — обычно в пределах 2, реже 4 метамеров. При этом какой-либо тенденции

в закономерном изменении этого показателя (уменьшении или увеличении) с возрастанием порядка ПВР не обнаружено.

Однако наблюдались существенные различия по структуре ПВР между разными клонами. У одних клонов число метамеров у всех ПВР варьировало в пределах от 12 до 14, а у других — от 12 до 16. Средние показатели по этому признаку по 10 поколениям

ПВР между клонами оказались достоверно различными: наименьшее среднее число метамеров у ПВР одного клона — 12,2, наибольшее — 14,6. Следует подчеркнуть, что клоны с наибольшим числом метамеров у ПВР происходили от материнского растения с наибольшим числом метамеров у главного побега.

Разное число метамеров у ПВР зависело только от структуры их розеточной части, поскольку структура столонной и флоральной частей всегда оставалась постоянной — 2 метамера. Увеличение протяженности розеточной

части ПВР приводило к увеличению протяженности зоны вегетативного размножения на 2—4 метамера, что, в свою очередь, вызывало увеличение числа «усов» у растения («ус» — симподий, состоящий из ПВР возрастающего порядка; для него характерно базиссимподиальное нарастание) и приводило к росту коэффициента вегетативного размножения.

Число образовавшихся ПВР по поколениям клона сильно варьировало и зависело как от количества симподиев у растения, так и от числа ПВР в пределах каждого симподия (табл. 3). Клоны

Таблица 3

**Изменение числа образовавшихся ПВР у растений ежегодных поколений в первые годы жизни клона**

№ клона	Год жизни										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
I	58	52	78	36	30	72	61	29	50	51	51,7
V	56	46	36	61	45	55	67	24	42	42	47,4
VI	63	63	50	80	75	72	68	27	57	43	59,8
VII	64	77	37	57	65	84	72	33	48	56	59,3
VIII	54	26	40	28	78	41	38	30	42	27	40,4
IX	69	68	110	30	60	50	55	27	51	47	56,7
X	57	27	20	41	42	61	51	24	46	38	40,7
XI	57	44	59	28	37	48	60	30	58	48	46,9
XII	51	38	29	31	40	53	44	33	48	51	41,8
XIII	42	36	52	44	28	57	51	21	49	37	41,7
XIV	48	33	32	29	32	46	53	28	56	44	40,1
XV	54	37	40	49	45	27	47	21	40	32	39,2
XVI	62	40	42	43	26	63	58	30	55	38	45,7
XVII	57	40	37	52	28	61	59	31	70	42	47,7
XVIII	58	51	21	38	24	70	64	22	41	39	42,8
XIX	65	71	51	54	63	46	67	27	48	62	55,4
XX	58	62	35	47	47	66	71	31	74	52	54,3
XXI	49	21	40	51	33	60	61	33	50	50	44,8
XXII	55	47	52	41	50	57	78	40	68	66	55,7
XXIII	64	73	31	33	42	71	62	38	76	45	53,5
XXIV	63	52	42	42	38	50	47	28	49	55	46,6
XXV	65	57	39	52	43	67	62	47	66	59	55,7
XXVI	59	39	60	53	36	40	50	29	51	61	47,8
XXVII	61	84	38	58	40	58	55	30	68	62	55,4

значительно различались коэффициентом вегетативного размножения (числом ПВР), т.е. у них отмечалась различная способность к вегетативному размножению. У одних клонов в год в среднем за 10 лет развивалось 42,1 ПВР, у других — 63,6 (соответственно наименьший и наибольший показатели). Причем различия эти в первую очередь определялись числом ПВР в пределах симподия и в меньшей степени — числом симподиев, образующихся на розеточной части материнского ПВР. В пределах одного клона коэффициент вегетативного размножения также сильно изменялся и в значительной степени был связан с погодными условиями — был значительно выше в годы с большим количеством осадков в июне—июле. Следует отметить, что во всех клонах число ежегодно образующихся новых ПВР было значительно меньше, чем оно было в первый год жизни растений — у сеянцев число ПВР варьировало от 66 до 129 (в среднем — 94,3).

Следует отметить, что в некоторые благоприятные годы, кроме самого ПВР, зацветали также 1—2 боковых побега, формировавшиеся в его верхней зоне возобновления. Какой-либо закономерности в образовании таких моноциклических побегов у различных поколений клона не обнаружено (табл. 4). Однако между клонами различия по способности образовывать моноциклические побеги были существенны (в среднем от 1,2 до 2,3 побега на одно поколение).

**Анализ морфологических признаков.** Как известно, одними из наиболее сильно изменяющихся в онтогенезе растения морфологических признаков являются форма и размер листьев у побегов [5, 8, 13]. Проведенный нами анализ этих признаков у различных поколений клона показал следующее.

У всех изучавшихся ПВР наблюдалось одинаковое изменение формы листьев: 1-й лист — чешуевидный с полностью редуцированной листовой пластинкой (лист столонной части побега); 2-й лист (1-й лист розеточной части побега) был дифференцирован на пластинку, черешок и прилистники (форма пластинки изменялась независимо от порядка ПВР от тройчатолопастной до тройчаторассеченной). Между последующими тройчаторассеченными листьями (розеточной и флоральной частей побега) различия заключались в увеличении числа зубчиков по краям сегментов листовой пластинки. Следует отметить, что у ПВР значительно быстрее, чем у главного побега, начиналось формирование типичных для вида тройчаторассеченных листьев (у изученных ранее ПВР картофеля наоборот!).

В каждом ежегодном поколении клона в пределах формируемых новых симподиев наблюдалась одна и та же закономерность в изменении формы первых 2 листьев у ПВР, входящих в состав симподия: у первых 4 ПВР она изменялась от чешуевидной до тройчаторассеченной у 1-го листа и от тройчатолопастной до тройчаторассеченной — у 2-го,



Таблица 4

**Изменение числа моноциклических побегов у растений разных поколений  
в первые годы жизни клона**

№ клона	Год жизни										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
I	1	1	2	2	3	1	2	2	1	1	1,6
V	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1,3
VI	1	3	2	1	0	3	2	2	1	2	1,7
VII	0	1	2	2	1	2	1	3	2	2	1,6
VIII	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1,2
IX	1	0	1	2	1	2	1	2	1	2	1,3
X	1	1	2	3	1	2	2	1	2	1	1,6
XI	1	2	3	2	1	2	3	2	3	1	2,0
XII	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	1,7
XIII	1	0	2	2	1	1	1	2	1	1	1,2
XIV	1	1	1	2	1	2	1	2	0	1	1,2
XV	0	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1,3
XVI	1	1	2	2	1	1	2	1	0	2	1,3
XVII	1	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1,4
XVIII	1	2	3	2	2	1	0	2	1	2	1,6
XIX	1	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1,5
XX	1	2	3	3	2	1	2	2	2	3	2,1
XXI	0	2	2	1	0	1	3	2	2	2	1,5
XXII	2	2	2	1	2	2	3	3	2	2	2,1
XXIII	2	3	3	2	1	1	3	3	2	3	2,3
XXIV	1	2	3	1	0	2	2	1	2	3	1,7
XXV	2	2	3	2	2	2	3	3	0	3	2,2
XXVI	1	0	2	1	3	1	2	2	1	2	1,5
XXVII	2	2	3	1	2	1	3	2	1	3	2,0
НСР <sub>05</sub>											
0,14											

у последующих ПВР (5—7-го порядка) она снова упрощалась — у 1-го листа становилась чешуевидной, у 2-го — тройчатолопастной. Поскольку каждый год от симподия для возобновления клона брали, как правило, только его конечные ПВР (5—6-го порядка), то это были ПВР с наиболее простой формой первых 2 листьев.

Морфологический анализ 8-го (обычно наиболее развитого) листа всех ПВР клона показал, что

по этому признаку каких-либо достоверных различий между ПВР разного порядка нет. Более того, этот признак оказался весьма постоянным — у верхушечного сегмента листовой пластинки варьировал всего в пределах 2 зубчиков (табл. 5). Лишь в особо засушливый год (1992) у некоторых клонов различия по этому признаку достигали 4 зубчиков. Нужно подчеркнуть, что листья розеточной части ПВР

Таблица 5

Изменение числа зубчиков по краю верхушечного сегмента 8-го листа ПВР  
возрастающего порядка в первые годы жизни клона

№ клона	Год жизни										Среднее	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
I	19	19	21	19	21	21	19	17	21	21	19,8	
V	19	21	21	19	21	19	21	17	19	21	20,0	
VI	21	19	21	21	21	19	21	19	21	21	20,4	
VII	19	19	21	21	19	21	21	19	21	19	20,0	
VIII	19	19	21	21	21	21	21	17	21	21	20,2	
IX	19	21	21	19	21	21	21	19	21	19	20,2	
X	19	21	19	19	21	21	19	19	21	19	19,8	
XI	21	21	19	19	19	21	19	19	21	21	20,0	
XII	19	19	19	21	21	17	19	17	21	19	19,2	
XIII	19	21	21	21	19	19	21	19	21	21	20,2	
XIV	19	19	21	19	21	19	21	17	21	19	19,6	
XV	19	19	19	21	19	21	19	17	19	21	19,4	
XVI	19	21	21	21	21	19	21	19	21	21	20,4	
XVII	21	19	19	21	19	19	19	19	21	21	19,8	
XVIII	19	21	21	19	19	21	19	19	19	19	19,6	
XIX	19	21	19	21	21	19	21	19	21	19	20,0	
XX	21	21	19	19	21	21	21	19	21	21	20,4	
XXI	21	21	21	19	21	21	19	19	21	19	20,2	
XXII	19	21	21	19	19	19	19	19	21	19	19,6	
XXIII	19	21	21	19	19	21	21	17	21	21	20,0	
XXIV	19	21	21	19	21	21	19	17	21	21	20,0	
XXV	19	21	21	21	21	21	21	19	21	21	20,6	
XXIV	21	21	21	21	19	21	19	19	21	19	20,2	
XXVII	19	21	21	21	21	21	21	21	19	21	20,6	
											НСР <sub>05</sub>	0,15

не отличались по строению от листьев вегетативной части главного побега. Однако между клонами различия по строению листьев срединной формации были существенными.

Что касается диаметра стебля как столонной, так и розеточной частей ПВР, то он оказался более подверженным воздействию погодных условий и определялся общей

мощностью развития растений. В пределах одного клона он изменялся от 0,5 до 0,9 см (табл. 6). Однако тенденции к увеличению или уменьшению этого признака у разных поколений клона установить не удалось. Представляет интерес, что диаметр стебля оказался тем признаком, по которому клоны практически не отличались друг от друга.

**Изменение диаметра стебля розеточной части ПВР возрастающего порядка в первые годы жизни клона**

№ клона	Год жизни										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
I	0,6	0,6	0,7	0,6	0,7	0,7	0,6	0,4	0,7	0,7	0,64
V	0,6	0,7	0,7	0,6	0,6	0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,67
VI	0,7	0,6	0,7	0,8	0,7	0,7	0,8	0,5	0,6	0,7	0,68
VII	0,6	0,6	0,8	0,7	0,6	0,7	0,8	0,6	0,7	0,6	0,67
VIII	0,6	0,6	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,5	0,8	0,7	0,67
IX	0,6	0,8	0,8	0,6	0,6	0,7	0,7	0,6	0,8	0,7	0,66
X	0,6	0,7	0,5	0,6	0,7	0,7	0,8	0,5	0,8	0,7	0,71
XI	0,7	0,7	0,5	0,7	0,6	0,7	0,8	0,6	0,8	0,7	0,69
XII	0,6	0,6	0,9	0,7	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,6	0,69
XIII	0,6	0,7	0,8	0,7	0,6	0,8	0,6	0,6	0,7	0,7	0,67
XIV	0,6	0,7	1,0	0,6	0,7	0,7	0,7	0,5	0,7	0,6	0,70
XV	0,5	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,7	0,5	0,8	0,7	0,71
XVI	0,6	0,7	0,7	0,8	0,7	0,6	0,8	0,5	0,9	0,8	0,68
XVII	0,7	0,6	0,6	0,8	0,7	0,7	0,8	0,6	0,8	0,8	0,70
XVIII	0,7	0,7	0,8	0,6	0,6	0,7	0,8	0,5	0,8	0,7	0,69
XIX	0,6	0,8	0,6	0,7	0,8	0,6	0,7	0,5	0,8	0,8	0,68
XX	0,7	0,7	0,5	0,6	0,8	0,7	0,7	0,6	0,9	0,8	0,68
XXI	0,7	0,7	0,8	0,6	0,7	0,7	0,7	0,6	0,7	0,7	0,70
XXII	0,6	0,8	0,8	0,7	0,6	0,7	0,7	0,6	0,7	0,6	0,70
XXIII	0,6	0,7	0,7	0,7	0,6	0,7	0,8	0,5	0,6	0,7	0,71
XXIV	0,6	0,8	0,8	0,7	0,6	0,7	0,8	0,6	0,8	0,7	0,67
XXV	0,6	0,7	0,7	0,7	0,8	0,7	0,8	0,6	0,7	0,7	0,71
XXVI	0,7	0,7	0,8	0,7	0,7	0,6	0,7	0,6	0,8	0,7	0,67
XXVII	0,6	0,8	0,7	0,7	0,7	0,8	0,9	0,5	0,8	0,8	0,70

НСР<sub>05</sub> 0,01

**Анализ фелогических наблюдений.** Начало весеннего роста ПВР одного клона не зависело от их порядка, а определялось погодными условиями. В более благоприятные годы оно наблюдалось во 2-й половине апреля, в менее благоприятные — в конце апреля — начале мая. Не было выявлено различий по этому признаку и между отдельными клонами. Также не было связано с по-

рядком ПВР и начало периодов бутонизации, цветения и плодоношения. Наступление этих фаз развития определялось погодными условиями, но кроме этого более позднее и продолжительное цветение наблюдалось у клонов с более высокой способностью к образованию моноциклических побегов. Естественно, что у этих клонов и период плодоношения был более растянутым.

Образование новых ПВР у всех поколений клона начиналось одновременно — в начале июня, и в меньшей степени, чем другие фазы развития, зависело от погодных условий.

### Заключение

В результате 10-летнего изучения 24 клонов земляники виргинской проанализированы структура и морфологические признаки специализированных дициклических побегов вегетативного размножения возрастающего порядка — от 2-го до 56-го. Исследование показало, что в пределах одного клона побеги вегетативного размножения его образующие не отличались друг от друга сколь-либо существенно по структуре (числу метамеров до терминального цветка), размеру, форме листьев и их частей, числу зубчиков по краям сегментов листовой пластинки, диаметру стебля розеточной части, а также по числу моноциклических побегов, образующихся в их верхней зоне возобновления. Различия, наблюдаемые между побегами вегетативного размножения разного порядка по количественным морфологическим признакам, не носили закономерного характера, а определялись погодными условиями — были большими в годы с более влажными летними месяцами. Погодные условия обуславливали и значительные различия между поколениями клона по способности к вегетативному размножению — во влажные годы она была значительно выше. При этом возрастание числа новых ПВР происходило не за счет расширения зоны вегетативного размножения материнского ПВР, а вследствие более интенсивного

ветвления образующихся ПВР, что приводило как к образованию новых симподиев (усов), так и к увеличению числа ПВР в пределах каждого симподия.

У земляники виргинской главный побег отличается от ПВР большим количеством метамеров до терминального цветка, однако эти различия значительно менее существенны, чем между изученными ранее аналогичными побегами картофеля.

Исследование позволило выявить достоверные различия по структуре ПВР между клонами. Сравнение средних данных по этому признаку за 10 лет по всем изучавшимся клонам показало, что среди них есть скороспелые (с меньшим числом метамеров до терминального цветка у ПВР) и более позднеспелые; клоны с более скороспелыми ПВР произошли от растений, главный побег которых также отличался скороспелой структурой. Кроме этого, клоны отличались способностью образовывать моноциклические побеги в верхней зоне возобновления ПВР, т.е. генеративной продуктивностью, а также различной интенсивностью вегетативного размножения. Каких-либо достоверных связей между структурой ПВР клонов и способностью последних к вегетативному размножению и образованию моноциклических побегов не выявлено.

Анализ фенологических наблюдений показал, что сроки прохождения фаз у разных поколений клона определяются лишь погодными условиями и не связаны с порядком ПВР. У клонов с повышенной генеративной продуктивностью в некоторые благоприятные годы может увеличиваться протяженность периодов

цветения и плодоношения. Как порядок ПВР, так и погодные условия не влияют на начало формирования новых ПВР.

Таким образом, в результате исследования не выявлено каких-либо закономерных возрастных морфологических изменений у специализированных дициклических побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, образующих клон земляники виргинской в течение первых 10 лет его жизни.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И.П. К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus x hybridus hort.* — Автореф. докт. дис. М., 1984. — 2. Гупало П.И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука, 1969. — 3. Ефейкин А.К. Природа образовательной ткани растений и вопрос о старении и вырождении клонов. — В сб.: Онтогенез высших растений. Ереван, изд-во АН Арм.ССР, 1970, с. 225—231. — 4. Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucens Willd et Schlecht.* — Ботан. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1302—1310. — 5. Игнатъева И.П. Онто-

генетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: ТСХА, 1983. — 6. Комаров В.А. Учение о виде у растений. М.—Л.: изд-во АН СССР, 1944. — 7. Коровкин О.А. Особенности побегообразования на первых этапах онтогенеза клона *Solanum tuberosum L.* — Изв. ТСХА, 1990, вып. 1, с. 41—50. — 8. Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практика ее применения. М.: Сельхозгиз, 1940. — 9. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. — 10. Матюхин Д.Л. Возрастные изменения в клонах гладиолуса гибридного, полученных *in vitro.* — Автореф. канд. дис. М., 1994. — 11. Смирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. — 12. Соколова Н.П., Коровкин О.А. Морфогенез вегетативных органов *Fragaria virginiana Duch.* при развитии растений из семян. — Изв. ТСХА, 1990, вып. 6, с. 66—77. — 13. Тринклер Ю.Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. — Автореф. докт. дис. М., 1975. — 14. Юсуфов А.Г. Регенерация высших растений. М.: Знание, 1981.

Статья поступила 10 ноября 1998 г.

## SUMMARY

As a result of investigating 24 clones of Virginian strawberry (*Fragaria virginiana Duch.*) conducted during 10 years, the structure and morphological characters of specialized dicyclic shoots of vegetative propagation in increasing order — from the 2-nd to the 56-th — were analysed. The investigation has shown that within one clone there is no clearly expressed regularity of changing these shoots in structure, size and form of leaves, nature of edge in segments of leaf plate, stem diameter, branching nature, duration of phenophases. It has been also found that there are authentic differences in structure of shoots of vegetative propagation, reproductive productivity and ability for vegetative propagation between individual clones.