

УДК 582.975:581.144

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВАЛЕРИАНЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ (*VALERIANA OFFICINALIS* L.)

О.Л.ТАРУТИНА

(Кафедра виноградарства)

**Освещены вопросы, касающиеся распространения, фармакологии и агротехники валерианы лекарственной. Выявлен полиморфизм изучаемой популяции по продолжительности жизни растений. Приводятся специфические особенности морфогенеза растений валерианы, выращенных на разных площадях питания, взятых в широком диапазоне (от 900 до 1 см<sup>2</sup>) в первый и второй периоды вегетации.**

Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*, семейство *Valegianaceae*) — многолетнее травянистое корневищное растение, широко используемое в научной и народной медицине. Это сборный вид, в который входят *Valeriana palustris* Kr. — валериана болотная, *V. polygama* Bast. — в. разнополая (синоним *V. simplicifolia* (Rchb.) Kab. — в. цельнолистная), *V. stolonifera* Czern. — в. побегоносная, *V. wolgensis* Kazak. — в. волжская, *V. rossica* p. Smirn. — в. русская, *V. dubia* Burge — в. сомнительная и др. [13, 19].

Ареал валерианы лекарственной очень широк; его северная граница проходит через Ленинградскую, Вологодскую, Архангельс-

кую области и Коми республику, а южная — через Молдавию, юг Украины, Ростовскую, Волгоградскую, Саратовскую, Самарскую и Оренбургскую области. Встречается она на заболоченных низинах и суходольных лугах, по берегам рек и озер, в пойменных лесах, на травяных и торфяных болотах, среди кустарников, на степных склонах, в луговых и разнотравных степях, изредка на солонцеватых понижениях, в горы поднимается до субальпийского пояса [1, 2, 18—20].

Валериана — одно из древнейших лекарственных растений, известных в Древнем Египте, Греции и Риме под названием «нард» или «сумбул», в Тибете — «спанг-спос» [5, 14]. Название

«валериана» произошло в средние века от латинского глагола «валере», означающего «быть здоровым» [1, 5, 14, 20]. Е.Рерих писала, что растение относится к категории «жизнедателей» и «...окультурно рассматривается как кровь растительного царства» [4].

В качестве лекарственного сырья у валерианы используют корневище с корнями — *Rhizoma cum radicibus valerianae* — и траву — *Herba valerianae* [10]. Последняя идет исключительно для получения водно-спиртового экстракта.

Корневища с корнями содержат до 2% эфирного масла, в состав которого входят борнилизовалерианат, изовалериановая кислота, борнеол, пинен, терпинеол, сесквитерпены, а также свободные валериановая и валереновая кислоты, валеопотриаты, тритерпеновые гликозиды, дубильные вещества, алкалоиды (валерин, хатинин), органические кислоты, свободные амины [1, 10, 18—21, 23].

Препараты валерианы регулируют нервные процессы, расширяют коронарные сосуды, действуют как общеукрепляющие, усиливающие желчеотделение и секреторную функцию желудка и поджелудочной железы. Препараты применяют при неврозах, бессоннице, гипертонии, кардионеврозе, стенокардии, спастическом колите, неврозах желудка и кишечника, заболеваниях щитовидной железы, эпилепсии, мигрени, холецистите, метеоризме, дизентерии (в стадии выздоровления), астме, судорогах, истерии, невралгии, аскаридозе [1—4, 10, 13, 14, 16, 18—21, 23].

В настоящее время потребность в сырье валерианы удовлетворяется главным образом за счет сырья, получаемого с промышленных плантаций. Заготовки дико-растущей валерианы имеют второстепенное значение; для местных нужд они проводятся на Украине, в Белоруссии, Башкирии, Воронежской, Ростовской областях и в некоторых областях Северного Кавказа [19].

Выращивание и сбор сырья на промышленной основе для госпиталей начался при Петре I [14, 20]. Как лекарственную культуру валериану лекарственную возделывают в Белоруссии, Центрально-Черноземной зоне России, Западной Сибири, на Дальнем Востоке [15].

Валериана — зимостойкое влаголюбивое растение, предпочитающее черноземы легкого гранулометрического состава, а в нечерноземных районах — супеси и суглинки с мощным пахотным слоем и высоким содержанием питательных веществ. Плантации валерианы размещают по парам, озимым зерновым, второй культурой после многолетних трав. Основную вспашку проводят на 27—30 см, в Нечерноземной зоне — на всю глубину пахотного слоя. Посев ведут в 3 срока — весной, летом и под зиму. От срока сева зависит предпосевная подготовка почвы. Культура отзывчива на удобрение. Под основную вспашку вносят органические удобрения — 30—40 т/га и минеральные — 45N60P45K. На малоплодородных почвах дозу азота и фосфора увеличивают. Способ посева широкорядный (междурядья 45

см); норма высева семян — 8—10 кг/га; глубина их заделки — 1,5—2 см. В течение вегетации почву на плантациях несколько раз рыхлят, плантации пропалывают, растения подкармливают. При ведении селекции и семеноводства создают наиболее благоприятные условия для развития соцветий и семян. На товарных плантациях, наоборот, возможно раньше удаляют цветоносы. Корневища и корни у растений 2-го года жизни убирают в сентябре — октябре валерианоуборочным комбайном. Урожай сухих корней 12—15 ц/га, семян — 0,5—0,8 [14, 15].

Обширная литература, основанная на экспериментальных работах с валерианой лекарственной, касается преимущественно вопросов фармакологии, агротехники и селекции. В работе А.Лукашевича [22] в морфологическом аспекте рассматриваются сезонные изменения растений. Онтогенетический морфогенез этого растения до настоящего времени не изучен.

Цель работы — получение представления о закономерностях морфогенеза вегетативных органов валерианы лекарственной, задача — изучение влияния площадей питания на ритм, темп, мощность развития, структуру системы побегов и корневой системы. Экспериментальная работа проводилась в Дендрологическом саду им. Р.И.Шредера при кафедре ботаники ТСХА в течение 4 лет (1990—1993 гг.) по методике И.П.Игнатъевой [6, 7]. В данной статье приводятся материалы за 1-й и 2-й годы жизни растений

(1990—1991 гг.), поскольку в промышленных масштабах валериану выращивают в течение только 2 периодов вегетации.

### Методика

Проводился сравнительный морфогенетический анализ растений, выращенных из семян. Особенности развития растений изучали при выращивании их на площадях питания от 900 до 1 см<sup>2</sup> (таблица).

Схема опыта

Вариант	Площадь питания, см <sup>2</sup>	Число растений
I (контроль)	900 (30x30)	99
II	100 (10x10)	210
III	25 (5x5)	520
IV	Около 1	960

Семянки высевали в середине мая на гряды (шириной 100 см, высотой 8—10 см) по 2—4 в лунку на глубину 0,5 см. Для ограничения роста растений, расположенных по периферии участка, во II и III вариантах их выращивали в ящиках без дна, врытых в почву. В IV варианте семянки высевали равномерно вразброс в посевной ящик с дном, врытый в почву. В фазу 1-го листа лишние всходы удаляли.

Начиная с прорастания семян растения выкапывали (одновременно 5—30 экземпляров), приурочивая время выкапывания к определенной фазе развития. Перед выкапыванием фиксировали расположение семядольного узла главного побега относительно уровня почвы для изучения динамики геофилизации.

В процессе развития растений

проводили сравнительные морфологические описания системы побегов и корневой системы. Особенности строения растений фиксировали путем измерений и рисунков. При обработке материалов проводили анализ средних данных не только по вариантам, но и по группам, выделяемым в пределах каждого варианта с учетом фазы и мощности развития растений.

Ниже приводим объяснение ряда унифицированных терминов, используемых в работах такого рода согласно методике И.П.Игнатъевой [7].

*Ритм развития растений* — закономерное чередование фаз развития, длящихся определенное, типичное для данной формы популяции время.

*Темп развития растений* — степень скорости прохождения фаз развития. Изменение темпа развития приводит к изменению ритма последнего.

*Мощность развития растений* — в этом понятии объединяются размеры стебля (длина, диаметр) вегетативной и репродуктивной частей главного побега; размеры листьев (длина, ширина); число, порядок и размеры боковых побегов, т.е. интенсивность ветвления главного побега; размеры (длина, диаметр) главного корня; число, порядок и размеры боковых корней 2-го и последующих порядков главного корня и придаточных корней.

*Структура главного побега.* У полурозеточных растений — это сумма числа метамеров вегетативной и репродуктивной частей до соцветия или цветка.

*Вегетативная часть монокарпического побега* — это нижняя (базальная) часть побега с укороченными междоузлиями и почками возобновления в пазухах срединных (при наличии прикорневой розетки) или низовых листьев; *репродуктивная* — расположенная выше часть побега с удлиненными междоузлиями, несущая репродуктивные органы. Вегетативная часть побега выполняет функции возобновления, репродуктивная — воспроизведения (семенного размножения).

### Результаты исследований

Плод валерианы лекарственной — сухой, ореховидный. Р.Е.Левина [11] относит его к нижним семянкам. Семянки мелкие (длина — 0,25—0,4 см, ширина — 0,1, толщина — не более 0,05 см), светло-бурые или коричневые, удлинленно-яйцевидные или овальные с оттянутым кончиком, слаборебристые, увенчанные развернувшейся чашечкой в виде 10-лучевого перистого хохолка, служащего для распространения плодов ветром. Масса 1000 семян 0,4—0,6 г [3, 9, 12].

Семя состоит из зародыша и семенной кожуры, эндосперм отсутствует, зародыш прямой. Семена светочувствительные: после 8—10 мес сухого хранения при 20°C на свету за несколько суток прорастало 50% семян, в темноте — 25%. Физиологический покой неглубокий; условиями нарушения его являются повреждение покровов, короткая холодная стратификация, обработка гиббереллинами [12].

## Первый год жизни

Посев проведен 19 мая 1990 г. Отдельные всходы появились на 4-й день после посева (24 мая), массовые — на 11-й день. Прорастание семени началось с роста гипокотила, который, удлиняясь, выносил на поверхность почвы семядоли, как правило, заключенные в семенную кожуру, но иногда она соскальзывала и оставалась в почве.

Фаза семядолей наступила на 2-й день после появления всходов. Пластинки семядолей, расположенные вначале почти параллельно поверхности почвы, затем поднимаются и в дальнейшем остаются под углом 30° по отношению к ней.

В фазу 1-го листа сеянцы вступили на 25—29-й день после появления всходов (13—17 июня). Форма, размеры и другие признаки листьев главного побега детально описаны нами ранее [17].

В связи с обилием фактического материала (4 варианта, 2—5 групп в каждом из них, от 5 до 30 описываемых растений) громоздкий цифровой материал, оформленный в виде таблиц, в статье не приводится. Данные анализа по вариантам и группам в пределах каждого варианта даются в сравнительном плане.

Первое сравнительное описание приурочено к началу проявления признаков угнетения в IV варианте и проведено на 28-й день после появления массовых всходов (27 июня). У большинства растений I—IV вариантов к этому времени семядоли достигли предельной величины. Они светло-зеленые,

черешчатые, со сросшимися между собой влагалищами; пластинка лопатчатая, верхушка чаще округлая, но у отдельных растений — с небольшой выемкой у окончания главной жилки. 1-й и 2-й листья очередные, с цельной пластинкой, влагалище каждого листа сросшееся в короткую трубку. Листья располагаются в одной плоскости супротивно и накрест семядолям.

При первом сравнительном описании большинство растений I—III вариантов находилось в фазе 2-го листа, IV — в фазе 1-го листа. По фазе и мощности развития растения I варианта были разделены на 4 группы, II—IV — на 6.

Растения 1-й группы I варианта находились в фазе 3-го листа, 2—4-й — в фазе 2-го листа, при этом мощность их развития от 2-й группы к 4-й значительно уменьшалась. В пределах варианта растения существенно различались по размерам семядолей и первых листьев.

Длина стебля вегетативной части главного побега в I—III вариантах была сходной, в IV — в 1,5 раза меньше. Диаметр стебля вегетативной части растений II варианта был близок к таковому в I, тогда как в III варианте он был меньше в 3,3 раза, а в IV — в 5 раз.

Размеры гипокотила (длина, диаметр базальной части) в I—III вариантах были близки; в IV варианте — меньше в 2 и 2,6 раза.

Размеры главного корня (длина, диаметр базальной части) у растений всех вариантов различались незначительно. Появились

первые придаточные корни, которые закладывались под семядольным узлом (в I и II вариантах — 1—2 корня). Длина придаточных корней у растений I—IV вариантов изменялась от 5,1 см в I до 0,5 см в IV; диаметр базальной части у растений I—III вариантов достигал 0,15 см, в IV варианте — 0,1 см.

В пределах I варианта у ряда растений наблюдались некоторые отклонения. Так, семядоли были смещены на одну сторону. Встречались отдельные растения с супротивным расположением 1-го и 2-го листьев (при типичном очередном — у всех других растений), влагалища которых срослись между собой, как это свойственно семядолям.

Растения 1—3-й групп II варианта находились в фазе 2-го листа, 4—6-й — 1-го листа. Семядоли растений 1—4-й групп имели сходные размеры, в 5—6-й группах они были меньше. Длина и диаметр базальной части гипокотыля и главного корня в 1-й и 2-й группах были близки и существенно не отличались от таковых в I варианте.

Растения 1—4-й групп III варианта находились в фазе 2-го листа, 5-й и 6-й — 1-го листа. У растений этого варианта по сравнению с I вариантом помимо уменьшения диаметра стебля вегетативной части наблюдалось незначительное уменьшение диаметра базальной части главного корня.

Конкуренция, начавшаяся между растениями в IV варианте, выразилась в увеличении полиморфизма по сравнению с I—III вариантами. Угнетение проявилось в

желтоватой окраске семядолей и листьев и в уменьшении их размеров по сравнению с таковыми у растений I—III вариантов.

Растения 1-й группы IV варианта находились в фазе 2-го листа, 2—5-й — 1-го листа, 6-й — в фазе семядолей (таких растений было примерно 40% от общего числа всех растений варианта). В отличие от III варианта, где угнетение выразилось в незначительном уменьшении размеров листьев по сравнению с I вариантом, здесь наблюдалось также уменьшение и размеров семядолей. Так, длина пластинки семядолей была меньше, чем в I варианте, в 1,5 раза, ширина — в 1,3, длина черешка — в 1,6 раза. В пределах варианта от 1-й группы к 3-й последовательно уменьшалась длина пластинки 1-го листа от 1,2 до 0,3 см. В среднем она была меньше, чем в I варианте, в 2,8 раза, ширина — в 2,4 раза, длина и ширина черешка — соответственно в 2,4 и 1,4 раза. Длина пластинки 2-го листа растений 1-й группы меньше, чем в I варианте, в 2,2 раза, ширина — в 2,4, длина черешка — в 2,1, ширина — в 1,4 раза.

Угнетение сказалось и на размерах гипокотыля. В IV варианте его длина по сравнению с таковой в I—III вариантах в среднем была меньше в 2,6 раза, диаметр — в 2 раза (от 1-й группы к 6-й длина изменялась от 0,7 до 0,4 см, диаметр — от 0,5 до 0,2 см).

Длина и диаметр базальной части главного корня в IV варианте близки к этим параметрам в I—III, однако в целом корневая сис-

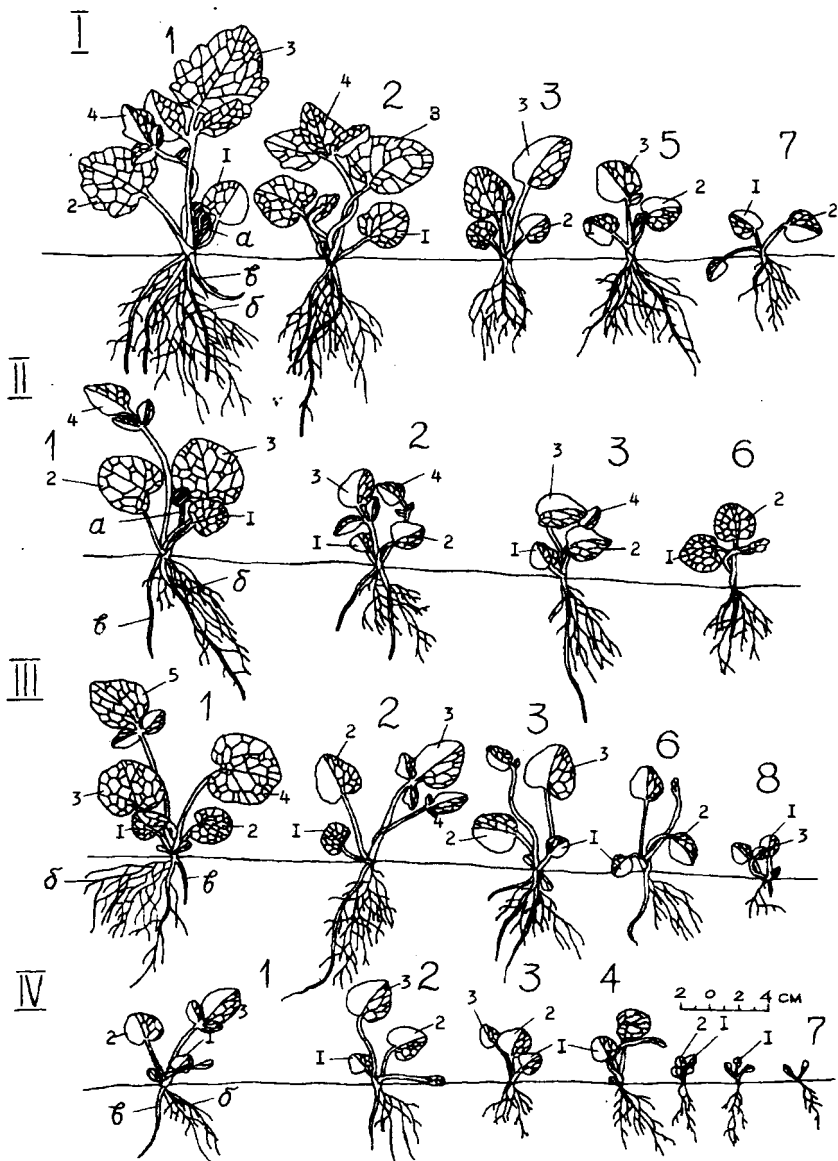


Рис.1. Строение растений I—IV вариантов на 17 июля. Крупными арабскими цифрами обозначены группы, мелкими — порядковые номера листьев (эти обозначения сохраняются и на следующих рисунках).

*a* — побег 2-го порядка в пазухе 1-го листа; *б* — система главного корня; *в* — придаточный корень.

тема была развита слабее. У большинства растений число корней 2-го и 3-го порядков было меньше, чем в I варианте; их длина сокращалась соответственно до 4,0—3,5 и 0,5 см. Растения 1-й и 2-й групп имели один придаточный корень, в остальных группах придаточных корней не было.

Второе сравнительное описание (рис.1) было проведено на 48-й день после появления массовых всходов — 17 июля (через 21 день после предыдущего описания). В I — III вариантах была отмечена фаза начала ветвления. Ко времени проведения описания у большинства растений I—III вариантов отмерли и опали семядоли, лишь у некоторых они еще сохранились, но начинали желтеть; первый лист достиг предельных размеров. Число групп в I и IV вариантах по сравнению с первым описанием увеличилось до 7, в III — до 8, во II — не изменилось (6). В пределах вариантов от 1-й группы к последней происходило уменьшение числа листьев: растения I варианта находились в фазе 4—3-го листа, II — 4—2-го, III — 5—3-го, IV — от фазы 4-го листа до фазы семядолей.

*I вариант.* Растения 1—3-й групп находились в фазе 4-го листа, 4—7-й — 3-го. Для всех растений 1—4-й групп характерно образование в пазухе 1-го листа побега 2-го порядка.

Со времени проведения первого сравнительного описания длина пластинки 1-го листа увеличилась в 1,2 раза, ширина — в 1,3, размеры черешка почти не

изменились. Длина пластинки 2-го листа увеличилась в 1,7 раза, ширина — в 1,8, длина черешка — в 1,5, ширина основания — в 1,2 раза. Значительно увеличились размеры 3-го листа. Так, длина пластинки возросла в 3,6 раза, ширина — в 3,3, длина черешка — в 5,3 раза, ширина основания — в 1,8 раза.

В I варианте 1—4-й листья достигли наибольших размеров по сравнению с аналогичными листьями растений II—IV вариантов. В пределах I варианта наиболее сильно варьировали размеры 3-го листа (в 5—7-й группах они были почти в 2 раза меньше, чем в 1—4-й).

Размеры стебля вегетативной части главного побега близки к таковым во II и III вариантах. Длина стебля вегетативной части в I варианте в 2,1 раза больше, чем в IV, его диаметр — в 1,8 раза. Со времени проведения первого сравнительного описания длина стебля увеличилась в 1,4 раза, диаметр — в 2,8.

Значительные изменения произошли с корневой системой. Длина главного корня достигла предельных размеров, при этом у растений 1—3-й групп она варьировала от 6,0 до 12,8 см, тогда как у большинства растений 4—7-й групп не превышала 4,5—2,5 см. Число и порядок боковых корней увеличилось; максимальная их длина — 10,0 см. Число придаточных корней у растений 1—3-й групп и у наиболее крупных растений 4-й группы возросло до 5. Эти корни, развивающиеся у стебля вегетативной части, прорывают влагалища семядо-



лей. Длина придаточных корней достигла 7,0—12,6 см, т.е. увеличилась по сравнению с таковой у наиболее длинных корней при первом сравнительном описании в 2,5 раза; диаметр базальной части этих корней возрос в 1,6 раза. У наиболее старых придаточных корней растений 1—3-й групп появились корни 2-го и 3-го порядков (длина 0,7—4,5 см). Число придаточных корней в 4—7-й группах изменялось от 4 до 2. В этих группах встречались растения, у которых придаточные корни только начали ветвиться или еще не ветвились. Следует отметить, что в 4-й группе придаточные корни иногда достигали длины 20,0 см; как правило, это характерно для растений, у которых главный корень ветвился слабо и рано отмирал.

*II вариант.* Растения 1—3-й групп находились в фазе 4-го листа, 4—5-й — 3-го, 6-й — 2-го. Побеги 2-го порядка в пазухе 1-го листа были лишь у отдельных растений 1—5-й групп. Со времени проведения первого сравнительного описания длина пластинки 1-го листа увеличилась в 1,6 раза, ширина — в 1,5, длина черешка — в 1,3 раза, ширина основания так же, как в I варианте, не изменилась. Длина пластинки 2-го листа увеличилась в 1,6 раза, ширина — в 2,2, длина черешка — в 1,6 раза.

Длина стебля вегетативной части почти не изменилась, диаметр увеличился в 4,2 раза.

Длина главного корня варьировала от 2,2 до 6,0 см. Число придаточных корней у растений 1—3-й групп изменялось от 2 до 5,

4—5-й — от 2 до 3, в 6-й — не превышало 2. Ветвящиеся придаточные корни были лишь у отдельных растений 1—5-й групп.

*III вариант.* Угнетение в этом варианте наиболее ярко проявилось в ускоренном темпе развития растений; в 1-й группе растения находились уже в фазе 5-го листа, во 2—3-й — 4-го, 4—8-й — 3-го. Побеги 2-го порядка в пазухе 1-го листа были у всех растений 1-й группы и у некоторых — во 2—3-й группах. Со времени проведения первого описания длина пластинки и черешка 1-го листа увеличились в 1,3 раза, ширина пластинки — в 1,2 раза, ширина основания не изменилась. Размеры 2-го листа (кроме ширины основания) изменились значительно. Длина пластинки увеличилась в 2,3 раза, ширина — в 2,5, длина черешка — в 2,1 раза.

Длина стебля вегетативной части возросла незначительно — в 1,2 раза, тогда как диаметр — в 10 раз.

Система главного корня у большинства растений всех групп отмерла (в отличие от сохраняющего жизнедеятельность системы главного корня у растений I и II вариантов); лишь у отдельных растений 2-й группы базальная часть главного корня оставалась живой по длине 4,3—3,5 см. В 1-й группе было 5 придаточных корней (длина 6,7—11,7 см, диаметр — 0,15 см), во 2-й и 3-й — 2—4 (длина 4,0—13,2 см, диаметр — 0,15 см).

У большинства растений придаточные корни (длина до 2,0 см) ветвились до 2-го порядка.

*IV вариант.* Растения 1—3-й групп находились в фазе 3-го листа, 4—5-й — 2-го, 6-й — 1-го листа, 7-й — в фазе семядолей (около 30% от общего числа растений варианта). Длина и ширина пластинки 1-го листа в 2 раза меньше, чем в I варианте; длина и ширина черешка меньше соответственно в 1,5 и 1,3 раза. Со времени проведения первого описания длина пластинки этого листа увеличилась в 1,3 раза, ширина — в 1,2, длина черешка — в 1,4 раза, ширина почти не изменилась. Длина и ширина пластинки 2-го листа были в 1,5 раза меньше, чем в I варианте, длина черешка — в 1,6 раза.

Со времени предыдущего описания длина пластинки 2-го листа увеличилась в 2,6 раза, ширина — в 3, длина черешка — в 2,8 раза, ширина основания почти не изменилась. Длина пластинки и ширина основания 3-го листа были меньше, чем в I варианте, в 3 раза, ширина — в 3,4, длина черешка — в 2,1, ширина — в 2 раза.

Длина стебля вегетативной части со времени проведения первого сравнительного описания не изменилась, диаметр, как и в III варианте, увеличился в 10 раз.

Верхушка главного корня у всех растений (за исключением отдельных растений 5-й группы и всех растений 6-й и 7-й групп) отмерла; длина базальной части, оставшейся в жизнедеятельном состоянии, варьировала от 0,8 до 3,0 см.

У растений 1—3-й групп было 3 придаточных корня (длина до 11,0 см, диаметр 0,15 см), два из

которых ветвились до 2-го порядка. В 4-й группе число придаточных корней варьировало от 2 до 3, при этом корни ветвились слабо или не ветвились. У растений 5-й группы число придаточных корней равнялось 1—3, среди них ветвящихся почти не было. У растений 6-й и 7-й групп придаточные корни не развивались вообще.

Третье сравнительное описание было проведено при проявлении первых признаков угнетения во II варианте, на 81-й день после появления массовых всходов (19 августа). В это же время в IV варианте была отмечена фаза начала ветвления (т.е. по сравнению с I—III вариантами она началась на один месяц позже).

Число групп со времени проведения предыдущего описания в I варианте уменьшилось до 2, во II — до 5, в III — возросло до 12, в IV — до 10 групп. Растения I варианта (показатели приводятся от первой группы к последней) находились в фазе 8—7-го листа, II — 8—4-го, III — 7—4-го, IV — 8—1-го листа.

Первый и второй листья у растений всех вариантов (кроме некоторых растений I варианта и 10-й группы IV варианта) отмерли, у многих растений в III и IV вариантах отмерли также 3-й и 4-й листья, во II — они у всех растений пожелтели. У растений I варианта, сохранивших 1—3-й листья, размеры последних продолжали увеличиваться. Ширина пластинки и длина черешка 1-го листа возросли в 1,4 раза, ширина пластинки 2-го листа — в 1,3

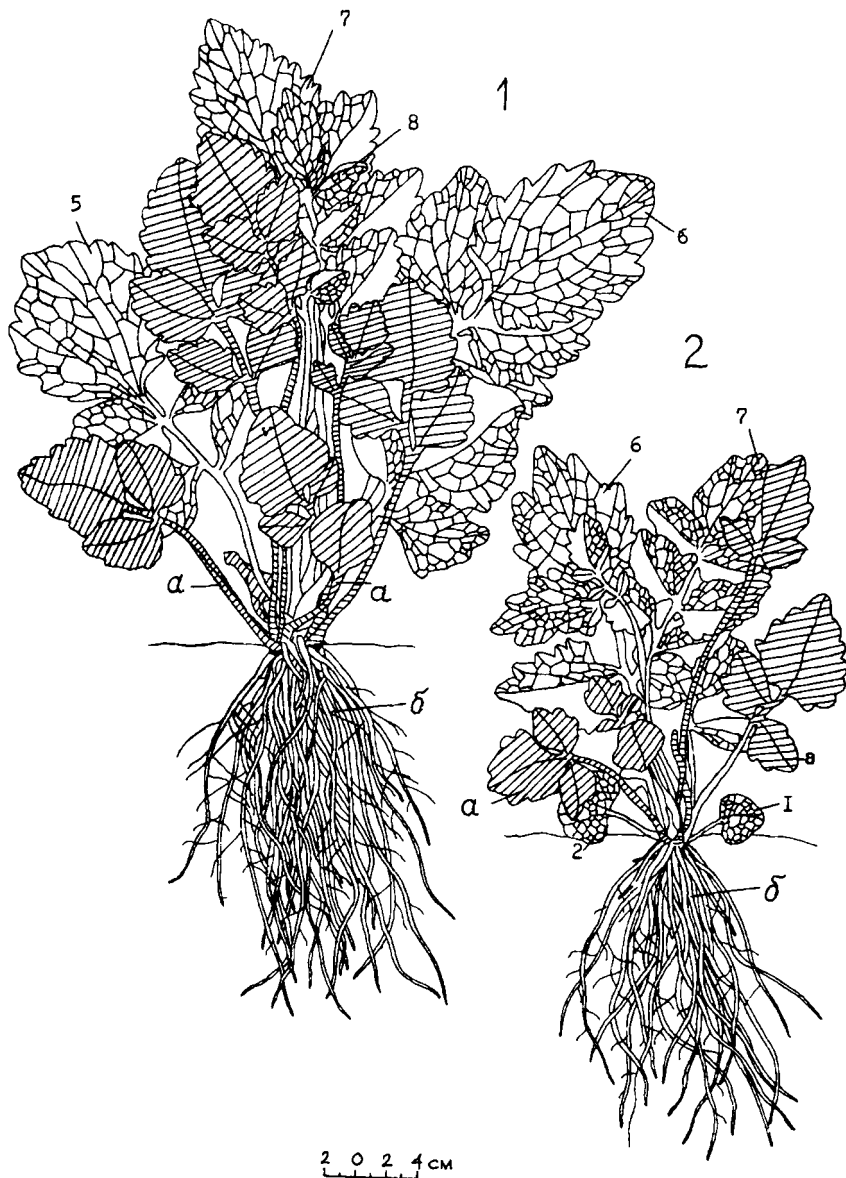


Рис.2. Строение растений 1-й и 2-й групп I варианта на 19 августа.

*a* — побеги 2-го порядка (листья заштрихованы) в пазухах нижних листьев вегетативной части главного побега; *b* — придаточные корни вегетативной части главного побега и побегов 2-го порядка.

раза, длина черешка — в 1,1 раза, длина пластинки и ширина черешка 3-го листа — в 1,5 раза, ширина пластинки — в 2,1 раза.

В I—III вариантах продолжалось развитие побегов 2-го порядка, которое шло в акропетальном направлении. У растений этих вариантов полностью отмерла система главного корня.

В I варианте (рис.2) всего за месяц, прошедший со времени проведения второго сравнительного описания, растения популяции в очень большой степени выровнялись по фазе и мощности развития, вследствие чего число групп уменьшилось до 2. При этом оказалось, что четко проявился разрыв между показателями 1-й и 2-й групп по мощности развития растений. Растения 2-й группы, у которой по сравнению с 1-й группой размеры 4—8-го листьев были меньше в 1,5, а длина и диаметр стебля вегетативной части — соответственно в 1,3 и 2 раза, были обозначены как «карликовые».

Со времени проведения второго описания (спустя 33 дня) длина стебля вегетативной части главного побега увеличилась в I варианте в среднем в 2, диаметр — в 3,3 раза. Длина стебля вегетативной части сходна с таковой во II варианте и больше, чем в III, в 1,2 раза, в IV — в 3 раза. Диаметр стебля больше, чем во II варианте, в 1,7, в III — в 2,5, в IV — в 5 раз.

У растений 1-й группы побеги 2-го порядка развивались в пазухах 1—5-го листьев вегетативной части (у растений 2-й группы — только в пазухах 1-го и 2-го

листьев). У наиболее крупных побегов растений 1-й группы в пазухах нижних листьев побегов 2-го порядка стали заметными почки 3-го порядка (длина до 0,5 см).

В пределах варианта число придаточных корней по сравнению с наибольшим их числом во время предыдущего описания увеличилось в 6,4 раза (вариации — 23—32). Длина наиболее крупных корней изменялась от 14,4 до 20,0 см, диаметр их базальной части увеличился в 1,5 раза, достигнув 0,3 см. Число ветвящихся корней возросло.

Во II варианте растения 1-й группы находились в фазе 7—8-го листа, 2-й — 7-го, 3-й — 5—6-го, 5-й — 4-го листа.

Длина и диаметр стебля вегетативной части уменьшались от 1-й группы к 5-й от 0,9 до 0,2 см. По сравнению с 1-й группой длина и диаметр стебля во 2-й группе были меньше в 1,3 раза; длина стебля в 3-й группе — в 2,2, диаметр — в 1,5 раза; длина и диаметр стебля в 4—5-й группах были меньше в 4,5 раза.

Со времени проведения второго сравнительного описания в пределах варианта длина и диаметр стебля вегетативной части главного побега увеличились в среднем в 3 раза.

Число побегов 2-го порядка в пазухах листьев вегетативной части зависело от мощности развития растений. В 1-й группе побеги 2-го порядка развивались только в пазухах 1—4-го листьев, во 2—5-й — только 1-го и 2-го.

Число придаточных корней

варьировало от 35 до 3 и возросло в среднем в пределах варианта по сравнению с предыдущим описанием (когда наибольшее их число равнялось 5) в 7 раз. Длина наиболее крупных корней варьировала от 8,0 до 15,8 см, диаметр их базальной части — от 0,25 до 0,3 см. У мелких растений преобладали неветвящиеся корни.

В III варианте растения 1—3-й групп находились в фазе 7-го листа, 3—4-й — 6-го, 5—11-й — 5-го, 12-й — 4-го листа.

Длина стебля вегетативной части в пределах варианта изменялась от 0,7 до 0,2 см, его диаметр — от 0,6 до 0,2 см. Длина стебля в 3—11-й группах была меньше, чем в 1, в 1,7 раза, в 12-й — в 3,5 раза; диаметр стебля вегетативной части в 3—4-й группах был меньше, чем в 1, в 1,5 раза, в 5—11-й — в 2, в 12-й — в 3 раза. Со времени проведения последнего описания длина стебля вегетативной части возросла в 2,5 раза, его диаметр — в 1,3 раза.

В 1—3-й группах побеги 2-го порядка, а у некоторых растений зачатки побегов развивались в пазухах 1-го и 2-го листьев (у отдельных растений 1—3-го), в 4—6-й группах, как правило, в пазухе одного листа (1 или 2-го), в 7—12-й — не было даже зачатков побегов.

Число придаточных корней варьировало от 18 до 3. Наибольшее их число (по сравнению с предыдущим описанием) увеличилось в 3,6 раза. Длина наиболее крупных придаточных корней варьировала от 9,0 до 17,1 см; диаметр базальной части не пре-

вышал 0,2 см. Отдельные растения имели слабоветвящиеся корни.

В IV варианте (рис.3) растения 1-й группы находились в фазе 8-го листа (что составляло около 20% от общего числа растений варианта), 2-й — в фазе 7-го листа, 3—4-й — 5—6-го, 5—6-й — 5-го, 7—8-й — 4-го, 9-й — 3-го, 10-й — 2-го листа (их было не более 10% всех растений варианта).

В 1-й группе 1—4-й листья отмерли. Длина и диаметр стебля вегетативной части в пределах варианта изменялись соответственно от 0,6 до 0,15 см и от 0,5 до 0,1 см. Длина стебля во 2-й группе была меньше, чем в 1-й, в 1,2 раза, в 3—4-й — в 2, в 5—8-й — в 3, в 9—10-й — в 4 раза; диаметр стебля во 2-й группе был меньше, чем в 1, в 1,3, в 3—4-й — в 1,7, в 5—8-й — в 3,3, в 9—10-й — в 5 раз. Со времени проведения второго сравнительного описания длина и диаметр стебля вегетативной части изменились очень незначительно.

Число придаточных корней варьировало в среднем в пределах варианта от 21 до 3; со времени проведения второго сравнительного описания оно возросло в 7 раз. Наиболее крупные из придаточных корней достигли длины 15,2—18,5 см, у отдельных растений 20,0 см; диаметр их базальной части — 0,15—0,2 см. У некоторых растений 5-й и 6-й групп система главного корня полностью отмерла. У отдельных растений длина сохранившейся базальной части главного корня варьировала от 5,5 до 0,5 см.

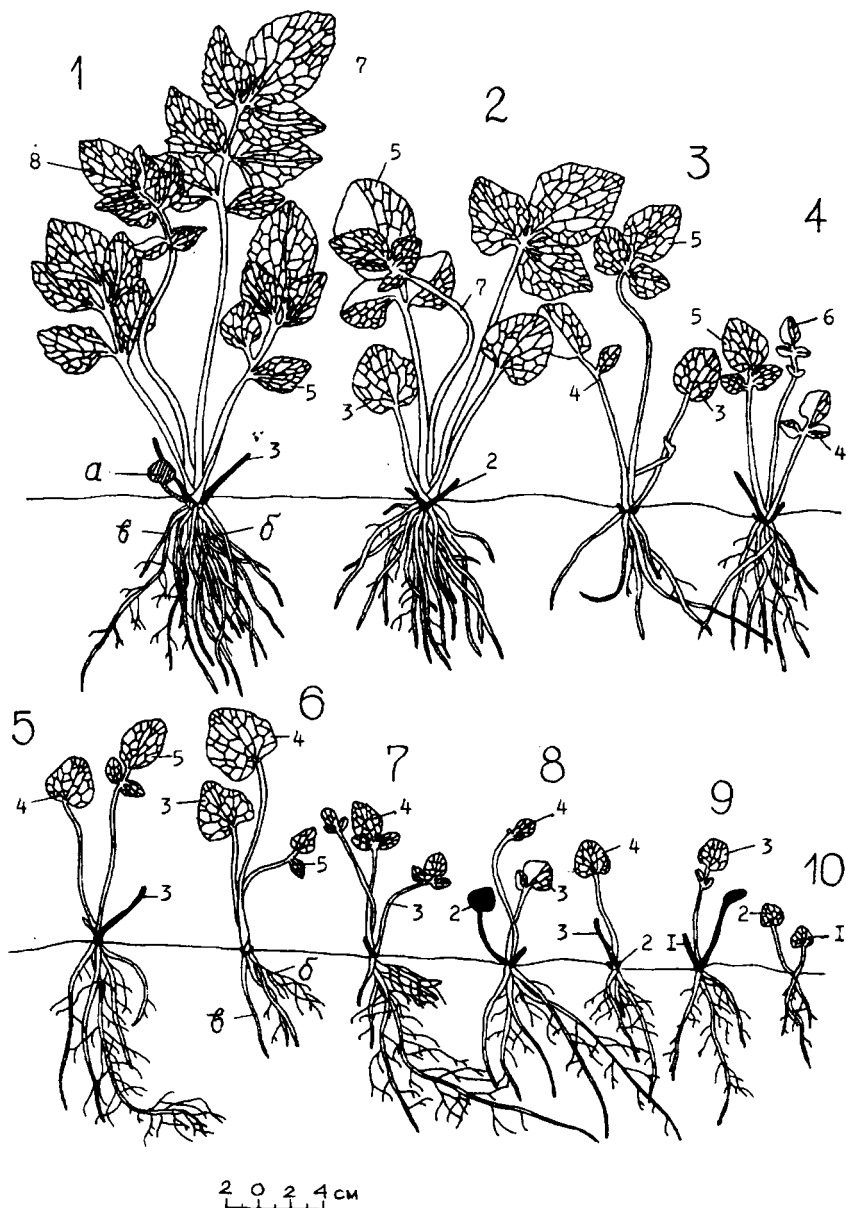


Рис.3. Строение растений 1—10-й групп IV варианта на 19 августа.  
*a* — побег 2-го порядка (заштрихован); *б* — система главного корня; *в* — придаточный корень.

Четвертое сравнительное описание было проведено в конце первого периода вегетации (14 октября).

Растения I варианта (рис. 4,А) находились в фазе 8—11-го листа, II—6—8-го, III—5—8-го, IV—1—8-го листа. Число групп со времени проведения третьего описания в I варианте не изменилось — осталось равным двум, во II и III — уменьшилось до 4, в IV — до 7 групп.

В пределах I варианта растения 2-й группы («карликовые») по размерам стебля вегетативной части значительно уступали растениям 1-й группы: длина стебля была меньше в 1,3 раза, диаметр — в 2 раза.

Со времени проведения предыдущего описания длина стебля в среднем по варианту увеличилась в 1,6, диаметр — в 1,5 раза. Длина стебля вегетативной части больше, чем во II варианте, в 2 раза, в III — в 2,9, в IV — в 5,6 раза; диаметр — соответственно в 2,3, 3,9 и 7,2 раза. Первый и второй листья отмерли; у большинства растений началось отмирание 4-го и 5-го листьев. Почти в 2 раза увеличилось число придаточных корней, среди которых преобладали ветвящиеся.

Значительно изменились со времени третьего описания побеги 2-го порядка в пазухах 1-го и 2-го листьев (рис.4,А,б). У слабых побегов отмерли только 1-й и 2-й листья, у более мощно развитых — начали отмирать 3—5-й листья. Таким образом, продолжительность жизни листьев у побегов 2-го порядка значительно меньше, чем у главного побега.

Длина стебля вегетативной части побега 2-го порядка в пазухе 1-го листа варьировала от 0,8 до 1,5 см, диаметр — от 0,9 до 1,3 см, т.е. со времени проведения предыдущего описания длина увеличилась в 2,4, диаметр — в 3 раза. Длина и диаметр стебля вегетативной части побега в пазухе 2-го листа варьировали в пределах соответственно 0,7—0,8 и 0,6—0,8 см; со времени предыдущего описания длина стебля возросла в 1,5, диаметр — в 2,3 раза.

Число придаточных корней у побегов 2-го порядка, развившихся в пазухе 1-го листа, варьировало от 20 до 43; большинство из них ветвилось до 3-го порядка. Длина наиболее мощных корней равнялась 20,1—25,4 см, диаметр базальной части — 0,2—0,3 см. Побеги 2-го порядка в пазухе 2-го листа имели 5—11 придаточных корней (длина наиболее крупных 16,6—18,6 см); некоторые побеги имели только неветвящиеся корни, у других — число ветвящихся корней (ветвление до 3-го порядка) превосходило число неветвящихся в 1,2 раза. Число придаточных корней у крупных побегов 2-го порядка и главного побега было близким, т.е. побеги 2-го порядка к концу первого периода вегетации являются прекрасным посадочным материалом, легко отделяясь от главного побега.

Побеги 2-го порядка в пазухах 1—2-го листьев имели относительно крупные почки в пазухах 1—3-го листьев (рис.4,А,в). У главного побега ко времени проведения описания подобные почки 2-го порядка сформировались в пазухах 3—7-го листьев.

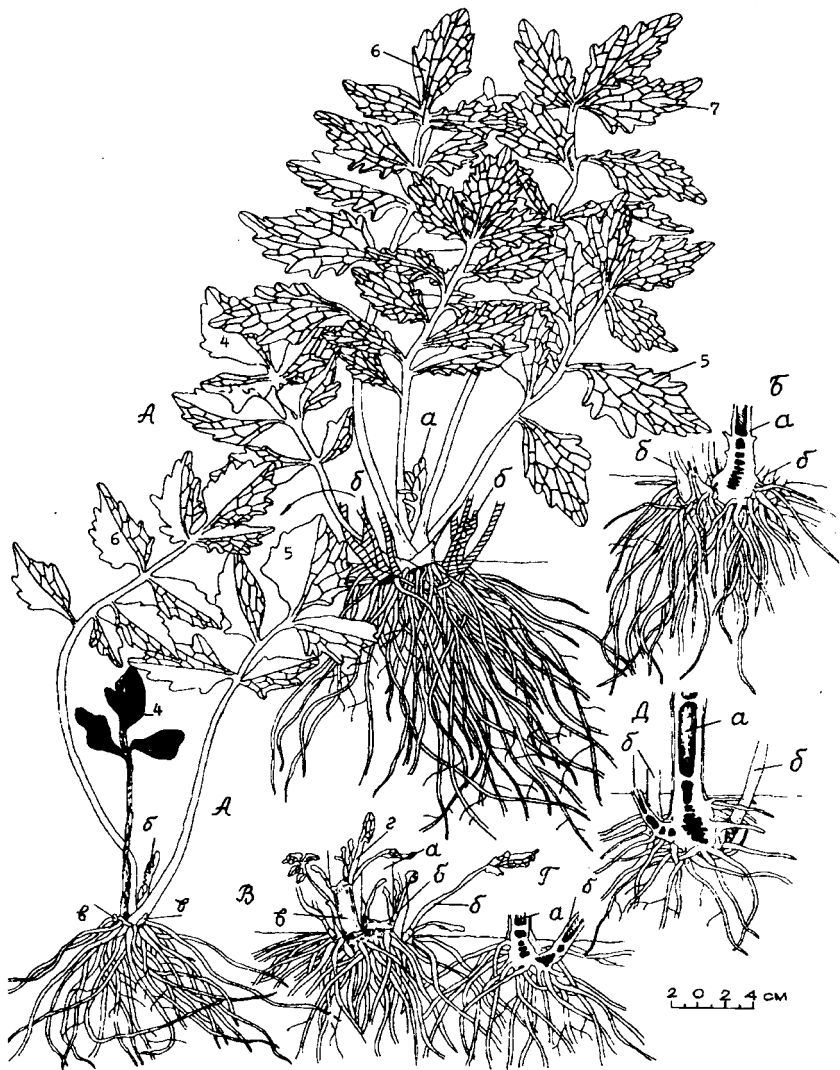


Рис. 4. Растения 1-й группы I варианта.

А — строение растений в конце первого периода вегетации (14 октября): а — главный побег; б — побеги 2-го порядка (заштрихованы) в пазухах 1-го и 2-го листьев вегетативной части; в — почки 3-го порядка в пазухах нижних листьев вегетативной части побегов 2-го порядка. Б — появление ячеек в стебле вертикально корневища вегетативной части (начало второго периода вегетации — 24 апреля): а — главный побег; б — вегетативные побеги 2-го порядка. В — строение растений на 4 июля: а — главный побег; б — вегетативный побег 2-го порядка; в — репродуктивный побег 2-го порядка; г — вегетативный побег 3-го порядка. Г — продольный разрез вертикального корневища (4 июля): а — главный побег; б — репродуктивный побег 2-го порядка. Д — продольный разрез корневища в конце второго периода вегетации (15 сентября): а — главный побег; б — репродуктивный побег 2-го порядка.



Во II варианте длина стебля вегетативной части растений 1-й группы была больше, чем у 2-й, в 1,2 раза, 3-й — 1,4, 4-й — 4,3 раза; диаметр стебля — соответственно в 1,6, 2,2 и 4,6 раза. Со времени проведения третьего описания длина стебля вегетативной части растений увеличилась в 1,7, диаметр — в 1,4 раза. Число придаточных корней варьировало от 29 до 58.

Как и в I варианте, в пазухах 1-го, а иногда и 2-го листа развивались мощные побеги, сформировавшие собственную корневую систему из придаточных корней. Со времени предыдущего описания длина стебля вегетативной части побегов 2-го порядка в пазухе 1-го листа увеличилась в 2, диаметр стебля — в 1,8 раза. Число придаточных корней варьирует от 19 до 25, длина наиболее крупных — от 20,1 до 34,0 см, ветвление идет до 3-го порядка.

У растений III варианта длина и диаметр стебля вегетативной части со времени проведения описания увеличились соответственно в 2,3 и 1,3 раза. Размеры стебля вегетативной части в 1-й и 2-й группах в пределах варианта были близки; длина стебля вегетативной части в 1-й группе была больше, чем в 3-й, в 1,3 раза и чем в 4-й — в 1,6 раза; диаметр стебля — соответственно в 1,6 и 2,2 раза.

Побеги 2-го порядка, развившиеся в пазухах 1—2-го листьев (в отличие от I—II вариантов иногда в пазухах семядолей), имели меньшие размеры, чем в I и II вариантах. Длина и диаметр стеб-

ля вегетативной части этих побегов не превышали 0,2 см, Побеги имели 1—2 листа, простых, цельных или рассеченных с 3 сегментами. У некоторых побегов сформировалось 1—2 придаточных корня, обычно неветвящиеся (длина до 12,5 см, диаметр базальной части 0,2 см).

У растений IV варианта со времени проведения предыдущего описания длина и диаметр стебля вегетативной части изменились незначительно. В пределах варианта длина стебля растений 1-й группы была больше, чем в 3-й, в 1,5 раза, 4-й — 2, 5-й — 3,6, 6-й и 7-й — в 6 раз; диаметр — соответственно в 1,6, 2,5, 3,3 и 6 раз. В 1—5-й группах число придаточных корней варьировало от 4 до 16, большинство из них ветвилось. Длина наиболее крупных достигла 15,5 см, диаметр базальной части — 0,2—0,3 см. В 6-й и 7-й группах число придаточных корней не превышало 3.

### *Второй год жизни*

Вегетация растений началась в конце первой декады апреля 1991 г.

Пятое сравнительное описание было проведено спустя две недели (24 апреля).

По сравнению с описанием, проведенным в конце первого года жизни (14 октября), число групп в I варианте не изменилось, оставаясь равным 2, во II — увеличилось до 6, в III — до 5, в IV варианте осталось равным 7. Растения I варианта, 1—5-й групп II и 1—2-й III варианта перешли в репродуктивное состо-

яние — у них началось образование репродуктивной части (было отмечено удлинение междоузлий). К весне все прошлогодние листья отмерли, кроме зачатков с неразвернувшимися пластинками.

С начала вегетации в *I варианте* у вегетативной части главного побега развилось 10 листьев, на репродуктивной — 6. Со времени проведения предыдущего описания длина стебля вегетативной части главного побега увеличилась в 1,5 раза (за счет междоузлий с короткими междоузлиями, вошедших в состав вегетативной части при реализации репродуктивной), диаметр изменился очень незначительно. Длина стебля вегетативной части в *I варианте* больше, чем во *II*, в 3,9 раза, в *III* — в 3,5, в *IV* — в 10,4 раза; диаметр — соответственно в 2,6, 4,1 и 8,6 раза. В пределах варианта длина стебля вегетативной части в 1-й группе больше, чем во 2-й, в 1,2 раза, диаметр — в 1,4 раза. Длина стебля репродуктивной части в пределах варианта изменялась от 17,5 до 11,9 см, диаметр (на высоте 5 см) — от 1,3 до 1,2 см. Стебель репродуктивной части полый, с четко выраженными диафрагмами в узлах, за исключением нескольких последних выполненных междоузлий перед соцветием. У большинства растений в паренхиме стебля вегетативной части началось формирование ячей (рис.4,Б).

Корневая система растений представлена только жизнедеятельными придаточными корнями вегетативной части главного побега и побегов 2-го порядка, число которых равно 90—100. Но-

вые придаточные корни формируются главным образом в верхней зоне стебля вегетативной части главного побега, в меньшей мере — у вегетативной части побегов 2-го порядка.

Наиболее крупными являются побеги 2-го порядка в пазухах 1—2-го листьев вегетативной части главного побега (диаметр их стебля в 2—2,3 раза меньше, чем диаметр стебля главного побега; следует отметить, что диаметр стебля боковых побегов в пазухах семядолей и 3—7-го листьев меньше в 4,5 раза).

Во *II варианте* у репродуктивных растений число листьев вегетативной части варьировало от 15 в 1-й группе до 9 в 5-й, общее число листьев — соответственно от 16 до 10. Длина стебля вегетативной части от 1-й группы к 5-й уменьшалась в 1,6, диаметр — в 2 раза. Со времени предыдущего описания размеры стебля вегетативной части в пределах варианта изменялись от 12,1 до 2,3 см, диаметр — от 0,7 до 0,4 см.

У растений этого варианта не было крупных побегов 2-го порядка, характерных для *I варианта*: диаметр стебля вегетативной части наиболее крупных из них был в 2,6 раза меньше, чем в *I варианте*. У многих растений боковые побеги в пазухах 1—2-го листьев и семядолей находились в состоянии зачатков.

Растения 6-й группы оставались в вегетативном состоянии — они находились в фазе 8-го листа; диаметр стебля их вегетативной части был меньше, чем в 1-й группе, в 2,5 раза.

У растений 1—2-й групп *III варианта*, перешедших в репродуктивное состояние, со времени предыдущего описания размеры стебля вегетативной части главного побега, как и во II варианте, существенно не изменились, 3—5-я группы были представлены вегетативными растениями, которые находились в фазе 8—6-го листа. В пределах варианта длина стебля вегетативной части варьировала от 1,0 до 0,5 см, диаметр — от 0,7 до 0,25 см. Длина стебля репродуктивной части главного побега изменялась от 6,4 до 1,7 см, диаметр — от 0,7 до 0,4 см. Побеги 2-го порядка в пазухах 1-го и 2-го листьев вегетативной части и семядолей, так же как во II варианте, имели незначительные размеры по сравнению с I вариантом. У растений 5-й группы они, как правило, не развивались.

В *IV варианте* все растения находились в вегетативном состоянии. Ко времени проведения описания у них развернулись пластинки 1—3 листьев. Со времени предыдущего описания размеры стебля вегетативной части в пределах групп значительно не изменились. Длина стебля вегетативной части в 1-й группе была в 6 раз больше, чем в 7-й, диаметр больше в 5 раз. В пределах варианта эти размеры варьировали соответственно от 0,6 до 0,1 и от 0,5 до 0,1 см. Растения 1-й группы имели небольшие побеги 2-го порядка в пазухах 1—2-го листьев вегетативной части.

Шестое сравнительное описание (16 мая) было приурочено к началу пере-

хода в репродуктивное состояние растений 1-й группы *IV варианта*. Число групп в I варианте осталось неизменным — равным 2, во II и III — уменьшилось до 4, в IV — возросло до 8.

У всех растений *I варианта*, а также растений II и III вариантов, находящихся в репродуктивном состоянии, появились зачатки соцветий. В I варианте началось также формирование побегов 2-го порядка, происходившего в акропетальном направлении в пазухах листьев верхней зоны репродуктивной части.

За три недели, прошедшие со времени предыдущего описания, в I варианте длина стебля вегетативной части главного побега изменилась незначительно, диаметр увеличился в 1,7 раза; продолжались разрушение клеток паренхимы и образование ячеек в стебле вегетативной части. Число листьев возросло до 10—12. Длина стебля репродуктивной части главного побега увеличилась в среднем по варианту в 2,5 раза, побегов 2-го порядка — в 2,7, диаметр остался без изменения. Длина стебля репродуктивной части главного побега и побегов 2-го порядка в пазухах 1—2-го листьев вегетативной части составляла 47—51 см. Число придаточных корней на стебле вегетативной части главного побега и побегов 2-го порядка несколько увеличилось.

Во *II варианте* длина стебля вегетативной части увеличилась со времени проведения предыдущего описания в 1,6 раза, диаметр — в 1,4 раза. У растений 1-й группы в тканях верхней зоны

стебля вегетативной части появились первые ячеи; диаметр стебля в 1-й группе был больше, чем во 2-й, в 1,8 раза, в 3-й — в 2,1 раза, в 4-й — в 2,7 раза; длина стебля вегетативной части в пределах варианта в 1—4-й группах была близка.

В *III варианте* размеры стебля вегетативной части растений 1-й и 2-й групп были почти одинаковы. Длина стебля в 1-й группе была больше, чем в 3-й и 4-й группах, в 3,4 раза, диаметр в 3-й — в 1,6, в 4-й — в 2,7 раза. В *III варианте* растения 3-й и 4-й групп не перешли в репродуктивное состояние; в 3-й группе они находились в фазе 9-го листа, в 4-й — 8—7-го.

У растений 1-й и 2-й групп, как и у растений *II варианта*, по всей длине в тканях стебля вегетативной части начали формироваться ячеи.

В *IV варианте* длина стебля вегетативной части репродуктивных растений (1-я группа) была меньше, чем в *I варианте*, в 1,8 раза, диаметр — в 2,3 раза. Растения 1-й группы по диаметру стебля вегетативной части превосходили растения 2-й в 1,5 раза, 3-й — 2, 4-й — 3, 5-й — 3,3, 6-й — 6, 7-й — 6,9, 8-й — в 9 раз.

Все растения 2—8-й групп по-прежнему находились в вегетативном состоянии, при этом во 2-й группе они были в фазе 12-го листа, 3-й — 8-го, 4-й — 7-го, 5-й — 6-го, 6-й — 5-го, 7-й — 4-го, 8-й — 3-го листа. В 7-й и 8-й группах растения сильно варьировали по мощности развития. Длина стебля вегетативной

части растений 2—8-й групп со времени предыдущего описания увеличилась в 1,4 раза, диаметр не изменился.

Начало цветения у растений *I—III вариантов* было отмечено на 20—26-й день после проведения шестого сравнительного описания. Цветение продолжается более 2 месяцев; цветки мелкие, розовато-белые, душистые, собраны в тирсовидное соцветие.

С е д ь м о е с р а в н и т е л ь н о е о п и с а н и е было проведено в фазу массового цветения растений в этих вариантах (4 июля). Число групп во всех вариантах со времени проведения предыдущего описания не изменилось. У части репродуктивных растений *I—IV вариантов* началось развитие побегов 2-го порядка в пазухах листьев вегетативной части выше места отхождения побегов 2-го порядка, развившихся в предыдущем году (рис.4,В,Б).

Ко времени проведения описания четко выявилась прямая зависимость длины и особенно диаметра стебля вегетативной части от числа листьев. Так, у растений 1-й группы *I варианта* при числе листьев, равном 20—22, длина стебля вегетативной части достигала 3,2—4,5 см, во 2-й группе, где число листьев не превышало 12—15, длина стебля была 2,0—3,2 см.

Длина стебля вегетативной части в 1-й группе больше, чем во 2-й, в 2,3, диаметр — в 1,8 раза. В среднем по варианту со времени предыдущего описания стебель вегетативной части достиг предельных размеров: длина увели-

чилась в 1,3, диаметр — в 1,2 раза. Длина стебля вегетативной части у растений 1-й группы I варианта больше, чем во II варианте, в 3 раза, в III и IV — в 3,5 раза, диаметр — соответственно в 2,2, 2,3 и 3,9 раза. Ко времени проведения описания стебель вегетативной части имел четко выраженные ячеи, что видно на продольном разрезе (рис.4,Г). Длина стебля репродуктивной части главного побега увеличилась в 3,6 раза, диаметр стебля не изменился.

Диаметр наиболее крупных придаточных корней, развившихся на стебле вегетативной части главного побега, варьировал от 0,9 до 1,1 см; со времени предыдущего описания он увеличился в 1,8 раза. Ткани наиболее крупных корней сильно одревесневали; при выкопке растений из почвы эти корни легко выламывались. Наблюдалось отмирание и разрушение большинства корней, происходившее в акропетальном направлении.

У растений I варианта часть побегов 2-го порядка находилась в репродуктивном состоянии (рис.4, В,е), тогда как остальные — в вегетативном. Число листьев вегетативной части у репродуктивных побегов 2-го порядка варьировало от 6 до 12, общее число листьев этих побегов равнялось 9—19. Длина стебля вегетативной части со времени предыдущего описания в среднем увеличилась в 1,8, диаметр — в 1,5 раза; длина и диаметр стебля репродуктивной части этих побегов изменялись в тех же пределах, что и у главного.

Для большинства растений I варианта характерно образование побегов 3-го порядка в пазухах отмерших нижних листьев вегетативной части репродуктивных побегов 2-го порядка, а также (что значительно реже) побегов 2-го порядка в пазухах отмерших верхних листьев вегетативной и самых первых листьев репродуктивной частей главного побега (рис.4,В). Развитие этих побегов было связано с состоянием стебля вегетативной части. Эти побеги развивались у растений, в стебле вегетативной части которых имелись лишь отдельные ячеи в паренхиме сердцевины, но проводящие ткани еще не были затронуты.

Во II варианте со времени проведения предыдущего описания только у растений 1-й группы длина стебля вегетативной части увеличилась в 1,5 раза, диаметр — в 1,3 раза; у растений 2—4-й групп их размеры остались неизменными. В 1-й группе число листьев вегетативной части достигало 10 (что в 2 раза меньше, чем в I варианте), во 2-й и 3-й группах оно варьировало от 8 до 9. Длина и диаметр стебля вегетативной части от 1-й группы к 3-й уменьшались в 2 раза. Побеги 2-го порядка, перешедшие в репродуктивное состояние, встречались у единичных растений. Длина и диаметр стебля вегетативной части этих побегов меньше, чем таковые у главного побега, в 1,6 раза. Большинство побегов 2-го порядка находилось в вегетативном состоянии (число листьев варьировало от 3 до 5; число придаточных кор-

ней — от 1 до 9). Придаточные корни на стебле вегетативной части главного побега начинали отмирать в акропетальном направлении.

В *III варианте* размеры стебля вегетативной части со времени проведения предыдущего описания не изменились. Число побегов 2-го порядка у большинства растений возросло, однако отдельные растения не ветвились. У вегетативных растений стебель вегетативной части имел обратноконическую форму, поскольку в нижней зоне он был несколько тоньше.

В 1-й группе число листьев вегетативной части равно 9, во 2-й и 3-й — варьировало от 7 до 9, при этом размеры стебля вегетативной части растений 1-й группы больше в 1,5—2 раза, чем во 2-й и 3-й.

Размеры стебля вегетативной части у растений *IV варианта* почти не изменились, за исключением наиболее мелких растений (6—8-я группы), у которых в 2 раза увеличился диаметр стебля вегетативной части. В пределах варианта были более крупные растения (1-я и 2-я группы), образовывавшие полог, что отрицательно повлияло на мощность и темп развития остальных растений. Корни растений этого варианта очень тесно переплетаются между собой. Растения 1-й и 2-й групп весьма крупные — по размерам они приближаются к растениям 2-й (реже 1-й) группы *II—III вариантов* и в отдельных случаях даже образуют репродуктивные побеги 2-го порядка в отличие от растений

*III варианта*. Ячеи в стебле вегетативной части главного побега, как правило, не образовывались. На вегетативной части стебля главного побега началось отмирание придаточных корней, происходившее в акропетальном направлении.

Восьмое сравнительное описание проведено в конце 2-го периода вегетации (15 сентября). Среди растений всех вариантов были типичные двулетние, полностью отмершие ко времени описания (около 10%). У таких растений наряду с главным побегом отмирали и репродуктивные побеги 2-го порядка; в этом случае небольшие по размерам и лишенные хорошо развитой корневой системы вегетативные побеги 2-го и 3-го порядков также были обречены на отмирание.

Большинство растений находилось в жизнедеятельном состоянии. Число групп в *I—III вариантах* осталось неизменным (соответственно в *I—2*, во *II* и *III—4*), в *IV* — оно уменьшилось до 5 (за счет отмирания наиболее слабых растений).

В *III* и *IV вариантах* по-прежнему часть растений оставалась в вегетативном состоянии. У репродуктивных растений всех вариантов, находящихся в фазе плодоношения, листья и стебли верхней зоны репродуктивной части главного побега и побегов 2-го порядка начали желтеть и отмирать.

Жизнедеятельную корневую систему имели только вегетативные растения *III* и *IV вариантов* и некоторые побеги 2—3-го по-

рядков, развитие которых продолжалось с наступлением осени.

В *I варианте* со времени предыдущего описания размеры стебля вегетативной части главного побега и боковых побегов не изменились.

У всех растений варианта ко времени проведения описания процесс образования ячей в стебле вегетативной части главного побега привел к формированию единой полости (рис.4,Д). Отмирание главного побега шло как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях.

Побеги 2-го порядка (около 50%), находящиеся в состоянии прикорневой розетки, имели 10—11 листьев и 2—4 почки 3-го порядка. Диаметр стебля их вегетативной части варьировал от 0,6 до 1,0 см, длина стебля — от 1,6 до 1,0 см. Число придаточных корней изменялось от 12 до 34; длина наиболее крупных достигала 22—25 см при диаметре 0,3 см.

Побеги 2-го порядка, развившиеся в пазухах нижних листьев репродуктивной части главного побега, в репродуктивное состояние не перешли; у части из них образовались слаборазвитые побеги 3-го порядка. Эти побеги, как правило, не имели придаточных корней, или они были очень маленькими (длина 0,2—0,3 см, диаметр 0,1 см).

Побеги 3-го порядка находились или в вегетативном состоянии и имели, как правило, от 2 до 5 листьев, или рано переходили в репродуктивное состояние и начинали ветвиться. Вегетативные побеги имели от 3 до 10

придаточных корней, длина которых варьировала от 0,7 до 16,2 см, диаметр базальной части не превышал 0,3 см. Длина стебля вегетативной части репродуктивных побегов изменялась от 0,2 до 0,4 см, диаметр — от 0,15 до 0,5 см; наблюдалось развитие побегов (или почек) 4-го порядка. На каждом узле развивалось от 1 до 3 придаточных корней (диаметр базальной части 0,1—0,25 см), длина которых варьировала от 0,3 до 7,4 см. У побегов 3-го порядка репродуктивной части иногда образовывались побеги 4-го порядка.

У растений *II варианта* размеры стебля вегетативной части главного побега не изменились. У многих растений по окончании плодоношения главный побег начал отмирать как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях. Число листьев у вегетативных побегов 2-го порядка (прикорневых розеток) увеличилось до 5—11, придаточных корней — до 18—41. В пазухах листьев нижней зоны вегетативной части побегов 2-го порядка сформировались довольно крупные почки 3-го порядка. У растений, имевших репродуктивные побеги 2-го порядка, развивались побеги 3-го порядка, для которых были характерны ранний переход в репродуктивное состояние и образование от 2 до 4 придаточных корней на каждом узле.

В *III варианте* размеры стебля вегетативной части главного побега, так же как во II варианте, остались неизменными. У большинства растений началось отмирание главного побега, подобно

описанному выше у растений I и II вариантов. Число листьев у побегов 2-го порядка варьировало от 2 до 11, число почек 3-го порядка (у части растений) — от 1 до 4; число придаточных корней на стебле вегетативной части побегов 2-го порядка изменялось в пределах варианта от 8 до 35. У растений, находящихся в вегетативном состоянии, начала отмирать нижняя зона стебля вегетативной части главного побега, развившаяся в предыдущем году, в акропетальном направлении.

В IV варианте размеры стебля вегетативной части не изменились. У всех репродуктивных растений по окончании плодоношения начал отмирать главный побег в обоих направлениях. У вегетативных растений (за исключением мелких — 4-й и 5-й групп) начала отмирать нижняя зона стебля вегетативной части, как в III варианте. При этом отходившие от нее придаточные корни постепенно засыхали, тогда как располагавшиеся выше оставались жизнедеятельными.

В большинстве литературных источников [2, 4, 9, 10, 13, 14, 19, 20] валериана лекарственная описана как корневищное растение без уточнения типа корневища или ошибочно оно названо ползучим [21]. Лишь в нескольких работах [1, 3, 8, 18] указано, что это растение с вертикальным корневищем, однако этапы его развития не приводятся.

В результате исследования мы пришли к выводу, что валериана лекарственная — многолетний кистекорневой поликарпик с вер-

тикальным корневищем, которое располагается перпендикулярно к поверхности почвы и представляет собой моноподиально нарастающую прикорневую розетку с толстым стеблем (вегетативная часть главного побега), состоящую из 2-х годовых приростов с придаточными корнями. В стебле корневища накапливаются запасные питательные вещества, которые расходуются на формирование репродуктивной части главного и боковых побегов. Имеется прямая связь между началом образования репродуктивной части побегов и формированием ячей в стебле корневища. Процессы развития стебля репродуктивной части главного побега, цветения и плодоношения сопровождаются постепенным разрушением тканей стебля его вегетативной части (в центробежном направлении), а также отмиранием придаточных корней (в акропетальном направлении). После отмирания корневища (в конце 2-го года) образуется клон из побегов 2—3-го порядков.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ботанико-фармакогностический словарь. — М.: Высшая школа, 1990. — 2. Брезгин Н.Н. Лекарственные растения Центральной части России. — М.: Академкнига, 1993. — 3. Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения. — М.: Высшая школа, 1990. — 4. Городинская В.С. Травы-врачеватели. — М.: Изд-во МПИ, 1989. — 5. «Дзейцхар мигчжан» — памятник тибетской медицины. — Новосибирск: Нау-



- ка, 1985. — **6.** *Игнатъева И.П.* О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. — Бот. журнал, 1965, № 7, с. 903—915. — **7.** *Игнатъева И.П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: Изд-во МСХА, 1989. — **8.** *Игнатъева И.П.* Классификация и биоморфологические особенности корневищ травянистых поликарпиков двудольных и однодольных. — Изв.ТСХА, 1994, вып.1, с.60—78. — **9.** *Илиева С.* Лекарственные культуры. — София: Земиздат, 1971. — **10.** *Кузнецова М.А.* Лекарственное растительное сырье и препараты. — М.: Высшая школа, 1987. — **11.** *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987. — **12.** *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. — Л.: Наука, 1987. — **13.** *Носаль М.А., Носаль И.М.* Лекарственные растения и способы их применения в народе. — М.: Профиздат, 1993. — **14.** *Рабинович А.М.* Лекарственные растения на приусадебном участке. — М.: Росагропромиздат, 1989. — **15.** Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. — М.: Советская энциклопедия, 1989. — **16.** Тайны народной медицины (из практики народных лекарей В.И.Корчана и К.Б.Кулемзы). — М.: Талисман, 1993. — **17.** *Тарутина О.Л.* Сравнительная оценка методов описания листовых рядов (на примере *Valeriana officinalis* L.). — Изв.ТСХА, 1994, вып.1, с.78—93. — **18.** *Флоря В.Н.* Лекарственные растения. — Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1976. — **19.** *Чиков П.С.* Лекарственные растения. — М.: Агропромиздат, 1989. — **20.** *Шпиленя С.Е., Иванов С.И.* Азбука природы. Лекарственные растения. — М.: Знание, 1989. — **21.** *Jirasek V., Stary F., Severa F.* Kapesni atlas lecivnych rostlin. — Praha: Statni pedagogicke nakladatelstvi, 1986. — **22.** *Lukasiewicz A.* Morfologiczno-roswojowe typy bylin, Poznan, 1962. — **23.** *Urania Pflanzenreich.* Bande II. — Leipzig — Iena — Berlin: Urania Verlag, 1975.

## SUMMARY

Problems concerning propagation, pharmacology and field management for common valerian are discussed. Polymorphism in plant lifetime of the investigated population has been found. Specific characters in morphogenesis of valerian plants grown on different nutrition areas of wide range (from 900 to 1 cm<sup>2</sup>) in the first and the second periods of vegetation are presented.