

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

О.Л. ТАРУТІНА

(Кафедра ботаники)

Экспериментальная работа проводилась в течение 6 лет. Результаты исследования изложены в двух статьях. Первая из них, в которой рассматриваются особенности морфогенеза растений валерианы (выращенных на разных площадях питания — I—IV варианты) в первый и второй периоды вегетации, а также дан литературный обзор и библиографический список, опубликована в «Известиях ТСХА», вып. 1, 1995. В данной статье приводятся материалы, относящиеся к репродуктивному и сеильному периодам жизни этих растений (3—6-й годы). Наибольшее внимание уделено проявлению полиморфизма структуры системы побегов в зависимости от площади питания.

Третий год жизни растений

И в а р и а н т. Осенью предыдущего года среди растений варианта четко выделились типичные двулетние особи, система побегов которых была представлена главным побегом, 1—2 репродуктивными побегами 2-го порядка и 2—4 слабо развитыми (число листьев — 1—4, число придаточных корней — до 5) прикорневыми розетками 2-го и 3-го порядков. Число листьев вегетативной и репродуктивной частей главного побега было одинаковым и равнялось 15—16. У репродуктивных побегов 2-го порядка коррелятивная связь между структурой обеих частей сохранялась, но число

листьев сокращалось вдвое (на вегетативной части — 6—7, на репродуктивной — 8—9). По окончании плодоношения все репродуктивные побеги, а также их корневая система полностью отмирали, и растения переходили в состояние клона (рис. 1, 1).

Жизнь большинства растений I варианта продолжалась. Они были разделены на 5 групп.

1 группа (1, рис. 2). В эту группу отнесены растения, у которых главный побег и побеги 2-го порядка к концу 2-го периода вегетации — по окончании плодоношения, отмирали (процесс отмирания шел как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях).

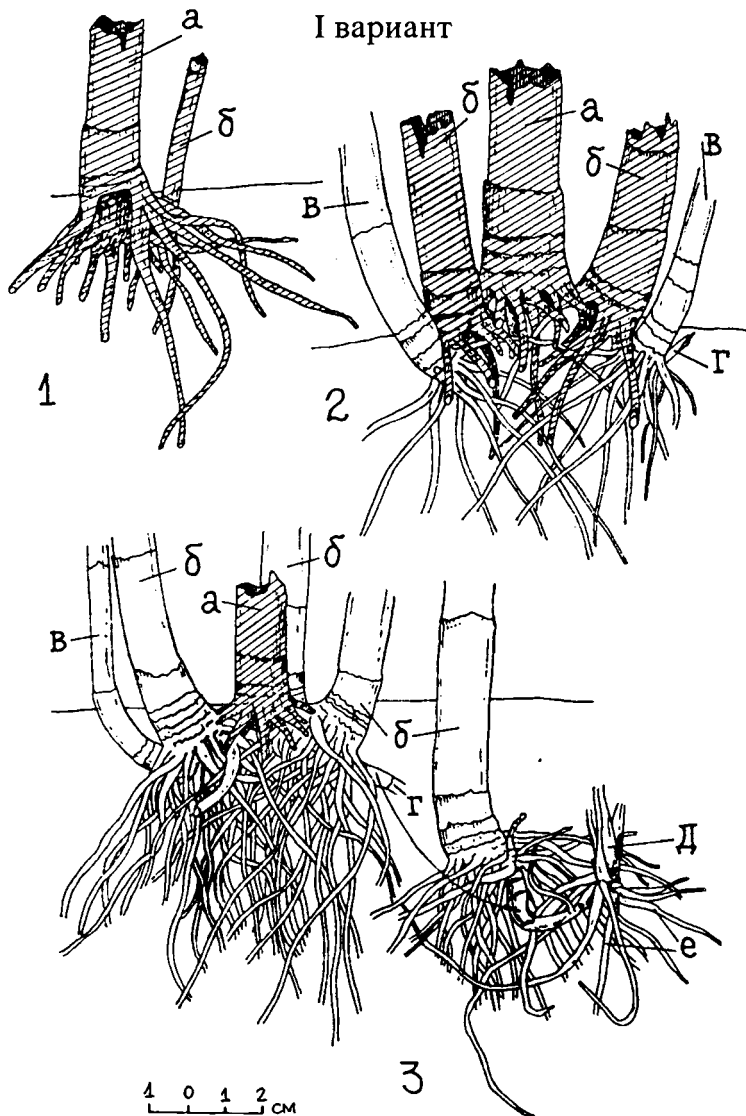


Рис. 1. Строение растений 3-го года жизни (заштрихованы отмершие части растений).
 1. Типичное двулетнее растение в начале мая; *a*, *b* — соответственно репродуктивные главный побег и побегн 2-го порядка (на рис. 2 и 3 эти обозначения сохраняются).
 2. Строение растений 1-й группы в середине июля; *e* — репродуктивный побег 3-го порядка; *z* — вегетативный побег 4-го порядка.
 3. Строение растений 2-й группы в середине июля; *z* — плагиотропное корневище 3-го порядка с верхушечной розеткой (*d*) и придаточными корнями (*e*).

К весне происходила партикуляция растений. Партикулы были представлены вегетативными побегами 3-го порядка, перезимовавшими в состоянии прикорневых розеток с придаточными корнями. В начале мая 3-го года жизни у некоторых из них начал развиваться зачаток репродуктивной части, заложение которого происходило осенью предыдущего года. В начале фазы массового цветения (3.06.92), когда репродуктивная часть этих побегов достигала 120—125 см в длину, в паренхиме сердцевины стебля их вегетативной части ортотропного корневища образовывались ячеи. Число листьев вегетативной части варьировало от 5 до 6, репродуктивной — от 6 до 9; число придаточных корней — от 10 до 20.

От 3 до 6 побегов 3-го порядка оставались в состоянии прикорневых розеток, имеющих 4—6 листьев и 8—10 придаточных корней.

Впервые было отмечено явление, не свойственное растениям двух предыдущих лет жизни: у ряда партикул в пазухах 1—2 первых листьев вегетативной части репродуктивных побегов 3-го порядка формировались побеги 4-го порядка, представленные плагиотропным корневищем. Корневище состояло из 5—6 метамеров с чешуевидными листьями и завершалось прикорневой розеткой, имеющей 2—3 листа (в дальнейшем эти побеги обозначены термином «корневищные»). Два—три метамера корневища, ближайших к розетке, несли по одному узловому корню (2,8 см в длину и 0,15 см в диаметре).

2 группа (I, рис. 3). У растений этой группы к концу 2-го

периода вегетации - по окончании плодоношения — отмирал только главный побег (отмирание шло как в базипетальном, так и в акропетальном направлениях). Однако все побеги 2-го и 3-го порядков (число их варьировало от 3 до 7) оставались в жизнедеятельном состоянии и были представлены хорошо развитыми прикорневыми розетками с многочисленными придаточными корнями.

В апреле—начале мая 3-го года жизни растений у большинства из этих побегов начиналось развитие репродуктивной части. Для побегов 2-го и 3-го порядков характерны значительно меньшие размеры стебля вегетативной части по сравнению с таковыми у главного побега. Так, длина стебля вегетативной части побегов 2-го и 3-го порядков меньше, чем у главного побега, соответственно в 1,6 и 3,1 раза, диаметр - в 1,9 и 4,3 раза. Общее число листьев до соцветия у побегов 2-го порядка незначительно отличалось от такового у главного побега, тогда как у побегов 3-го порядка оно сокращалось в 2 раза. Число листьев вегетативной части у побегов 2-го порядка варьировало от 27 до 33, у побегов 3-го порядка — от 10 до 14. Число придаточных корней на базальной части побегов 2-го порядка меньше, чем у главного, в 1,2 раза, 3-го порядка — в 4 раза.

Для растений этой группы характерно, что вегетативные побеги 3-го порядка, развивающиеся в пазухах 1—3 нижних листьев вегетативной части репродуктивных побегов 2-го порядка, были представлены как типичными прикорневыми розетками (с 5—10

листьями), так и плагнотропными корневищами (у растений 1-й группы плагнотропные корневища формировались только у репродуктивных побегов 3-го порядка). Эти корневища состояли из 4—6 метамеров с чешуевидными листьями^г и заканчивались прикорневой розеткой с 5—6 листьями (з). На узле корневища, ближайшем к прикорневой розетке, развиты 1—2 придаточных корня (е). Число придаточных корней на базальной части розетки — около 15.

У репродуктивных побегов 3-го порядка в пазухах 1—2 нижних листьев вегетативной части развивались побеги 4-го порядка, также представленные как прикорневыми розетками, так и плагнотропными корневищами с верхушечной розеткой.

У побегов 2-го порядка единичных растений в пазухах 4-го и 5-го листьев вегетативной части сформирован 1 (иногда 2) крошечный (длина 1,7 см, диаметр стебля 0,3 см) репродуктивный побег, состоящий из 3—4 метамеров с чешуевидными листьями, завершающийся зачатком соцветия.

3 группа (рис. II, 1, 2). Так же, как и в двух первых группах, главный побег к концу 2-го периода вегетации отмирал. Побеги 2-го порядка находились как в репродуктивном, так и в вегетативном состоянии. Побеги 3-го порядка, развивающиеся в течение 3-го периода вегетации, в пазухах 2—3 нижних листьев вегетативной части побегов 2-го порядка в большинстве случаев представлены типичными прикорневыми розетками, реже — плагнотроп-

ными корневищами с верхушечной розеткой.

От 1-й группы к 3-й прослеживается тенденция к уменьшению числа и размеров корневищных побегов. Вместе с тем у более мощно развитых растений, входящих в состав 1-й и 2-й групп, корневищные побеги 3-го и 4-го порядков развиты слабее, чем корневищные побеги 2-го порядка в 3-й группе. По-видимому, это связано, в основном с образованием у растений 1-й и 2-й групп плотного слоя из многочисленных, тесно переплетенных между собой придаточных корней. Это скопление корней препятствует развитию придаточных корней корневищных побегов, не позволяя им проникнуть в глубь почвы.

4 группа (II, рис. 3). Эту группу составили единичные растения варианта, у которых главный побег и репродуктивные побеги 2-го и 3-го порядков к концу 2-го периода вегетации полностью отмирали, и жизнь растений продолжалась в виде клона. Партикулы были представлены прикорневыми розетками 2-го и 3-го порядков. У некоторых из розеток в зимний период обмерзала верхушка. Весной 3-го периода вегетации в пазухах нижних листьев этих розеток трогались в рост почки следующих порядков (в).

5 группа (II, рис. 4). В эту группу были отнесены особи, жизненный цикл которых завершался в текущем году. Главный побег этих растений и побеги 2-го и 3-го порядков, находившиеся в репродуктивном состоянии, к концу 3-го периода вегетации полностью отмирали. Отмирали так-

I вариант

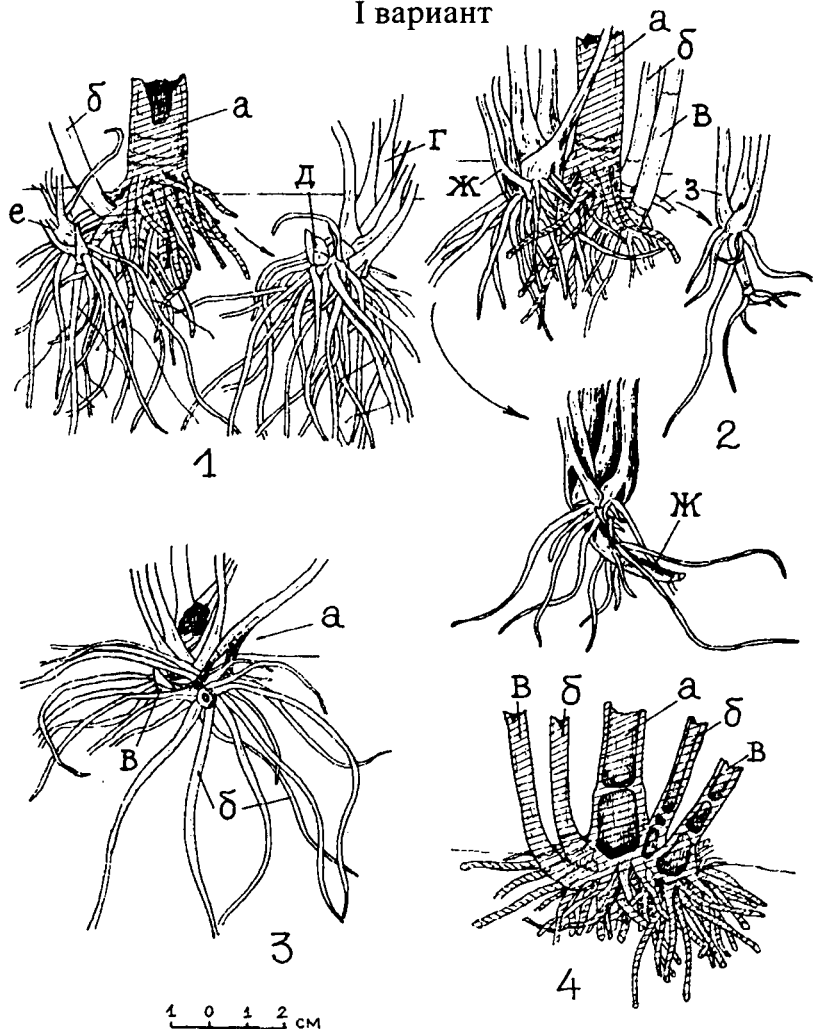


Рис. II. Строение растений 3-го года жизни.

1, 2. Строение растений 3-й группы в середине июля; а, б, е — соответственно репродуктивные главный побег и побеги 2-го и 3-го порядков; з — вегетативный побег 2-го порядка; д — почка 3-го порядка; е — вегетативный побег 3-го порядка; жс — плагнотропное корневище 2-го порядка с верхушечной розеткой и придаточными корнями; з — плагнотропное корневище 3-го порядка с верхушечной розеткой и придаточными корнями.

3. Строение вегетативных побегов 2-го порядка растений 4-й группы в конце апреля; а — прикорневая розетка с отмершей верхушкой; б — придаточные корни; е — почка 3-го порядка.

4. Строение растений 5-й группы, отмерших к концу сентября (3-летние растения); а, б, е — соответственно репродуктивные главный побег и побеги 2-го и 3-го порядков.

же побеги 3-го и 4-го порядков, которые были очень малы; у некоторых растений они вообще не развивались.

На 3-й год жизни большинство растений варианта входило во 2-ю и 3-ю группы. В 1-й группе в жизнедеятельном состоянии находились растения, у которых функционировали репродуктивные побеги 3-го порядка, во 2—5-й — 2-го и 3-го порядков. Число растений в 1—3-й группах, у которых формировались плагиотропные корневища, не превышало 20% всех растений варианта, находившихся на делянке в текущем году. В 1-й и 2-й группах верхушечные розетки плагиотропных корневищ оставались в вегетативном состоянии и отмирали, не переходя в репродуктивное. Это объясняется тем, что репродуктивные побеги, в пазухах первых листьев вегетативной части которых они формировались, после плодоношения отмирали, и, таким образом, боковые корневищные побеги лишались источника, снабжавшего их пластическими веществами. К тому же корневая система корневищных побегов была развита, как правило, слабо. В репродуктивное состояние переходили только единичные корневищные побеги 2-го порядка у растений 3-й группы. У растений 4-й и 5-й групп плагиотропные корневища не формировались.

Таким образом, в течение 3-го периода вегетации в I варианте в жизнедеятельном состоянии находились растения с репродуктивными побегами 2-го и 3-го порядков. Последние отличались от главного побега меньшими размерами стебля вегетативной части (рис. III, Б), меньшим числом листьев вегетативной части и общим числом листьев до соцветия,

а также числом придаточных корней (рис. III, А). К осени были сформированы вегетативные побеги 4-го и 5-го порядков, имеющие соответственно 3-5 и 2—4 листа и почки 4—5-го порядков (0,2—0,3 см в длину), а также 5—8 придаточных корней.

Четвертый год жизни растений

В текущем году происходит полное разрушение отмерших главного побега и побегов 2-го и 3-го порядков у растений I варианта. Таким образом, растения, жизнедеятельность которых продолжается, существуют в виде клона. Обособление партикул и быстрое новообразование у них придаточных корней, по-видимому, стимулируют некоторое увеличение мощности развития этих побегов. Вследствие этого репродуктивные побеги 4-го порядка, входившие в состав партикул, по сравнению с побегами 3-го порядка развиты значительно более мощно. Им свойственно большее число метамеров вегетативной и репродуктивной частей, длина и диаметр стебля этих частей и число придаточных корней. При описании растений, как в предыдущем году, было выделено 5 групп.

I группа объединяла большинство растений варианта. Жизнедеятельные репродуктивные побеги этих растений были представлены 4-м порядком, вегетативные — 5—6-м порядками с пазушными почками соответственно 6-го и 7-го порядков. Прикорневые розетки 4—5-го порядков или развивались непосредственно в пазухах нижних листьев побегов предыдущих порядков, или завершали короткие плагиотропные корневища.

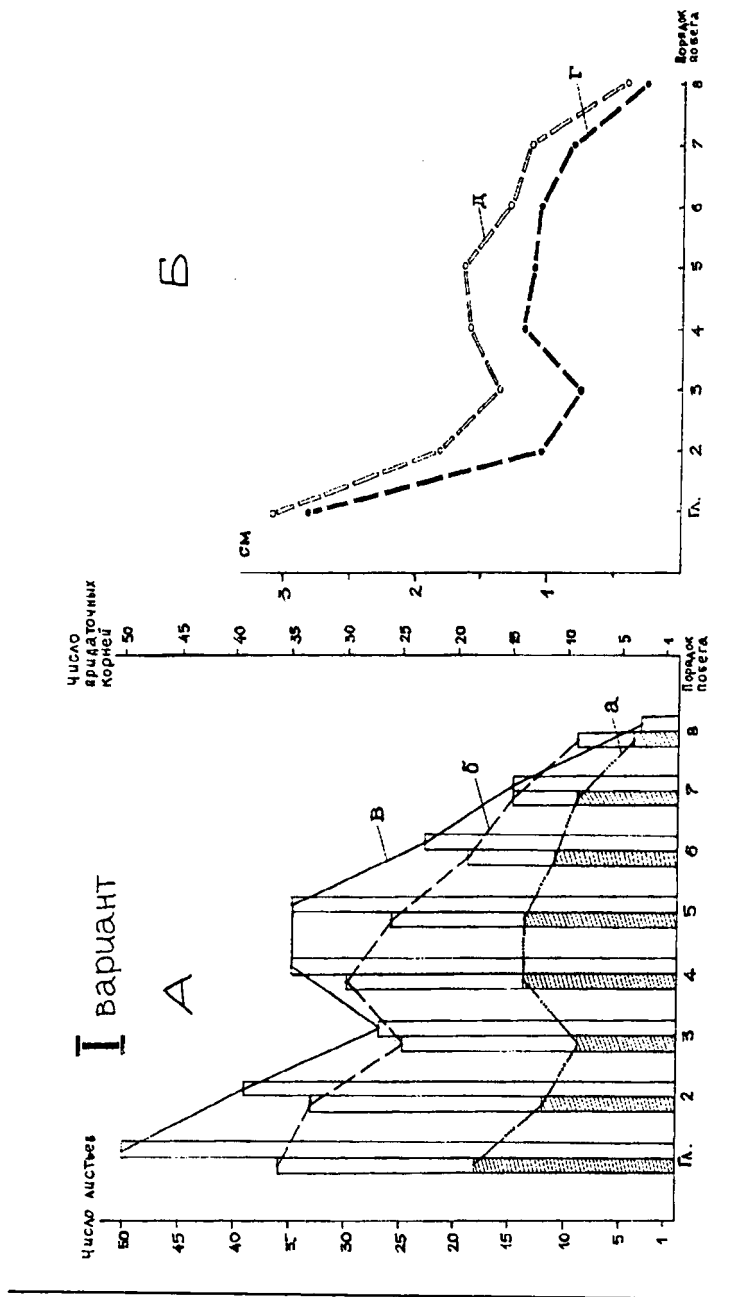


Рис. 11. Морфологическая характеристика репродуктивных побегов растений I варианта на протяжении их жизненного цикла.

А. Изменение числа листьев вегетативной части (а), общего числа листьев (б), числа придаточных корней (z) в зависимости от порядка репродуктивных побегов. Б. Изменение длины (z) и диаметра (d) стебля вегетативной части репродуктивных побегов в зависимости от их порядка.

2 группа состояла из растений, у которых в репродуктивном состоянии находились побеги 4-го и 3-го порядков. Вегетативные побеги 4-го и 5-го порядков были представлены как типичными прикорневыми розетками, так и короткими плагнотропными корневищами с верхушечной розеткой. У этих побегов были сформированы почки 5-го и 6-го порядков.

3 группа. У растений этой группы в репродуктивном состоянии находились побеги 3-го и 2-го порядков, в вегетативном — соответственно 4-го и 3-го порядков, представленные главным образом типичными прикорневыми розетками, реже — плагнотропными корневищами.

4 группа. В эту группу вошли растения, клон которых осенью предыдущего года состоял из 3—4 крупных прикорневых розеток 2-го и 3-го порядков (число листьев — 8—10, число придаточных корней — 9—10). В течение зимы у большинства из них наблюдалось сильное повреждение или отмирание верхушечной почки, а часто и верхней зоны по той или иной длине.

С наступлением весны 4-го периода вегетации начиналось активное развитие побегов 3-го и 4-го порядков, которые затем переходили в репродуктивное состояние. В пазухах 1—2 нижних листьев вегетативной части этих побегов к концу августа развивались побеги 4-го и 5-го порядков, которые были представлены как типичными прикорневыми растениями, так и плагнотропными корневищами с верхушечной розеткой.

5 группа объединяла небольшое число растений, жизненный

цикл которых завершался в текущем году, т.е. продолжительность их жизни ограничивалась 4 годами. Это были единичные особи из 1—3-й групп, выделенных в пределах варианта в предыдущем году.

Пятый год жизни растений

В конце апреля—начале мая у растений варианта побеги 4—6-го порядков, реже 7-го, перешли в репродуктивное состояние; прикорневые розетки были представлены 6—8-м порядками.

К началу осени, когда появились первые признаки отмирания репродуктивной части у побегов, в стебле их вегетативной части в результате продолжающегося разрушения паренхимы, оставшейся между ячеями, образовывались все более крупные ячеи, впоследствии слившиеся в единую полость.

Сравнение строения репродуктивных побегов 4—6-го порядков показало следующее. У побегов 5-го порядка число листьев вегетативной части и размеры ее стебля (длина, диаметр), а также число придаточных корней были близки к таковым у побегов 4-го порядка. Однако число листьев репродуктивной части сокращалось. Для побегов 6-го порядка характерно существенное уменьшение числа метамеров вегетативной и репродуктивной частей, размеров стебля и числа придаточных корней (рис. III).

К концу 5-го года жизни растений все репродуктивные побеги (4—7-го порядков) полностью отмирали и постепенно разрушались. В жизнедеятельном состоянии оставались преимущественно прикорневые розетки 7—8-го порядков и единичные - 6-го порядка, с хорошо развитыми почками.

Число групп, выделенных в пределах варианта, по сравнению с предыдущим годом сократилось до 3.

1 группа была наиболее крупной по числу особей. В нее входили растения, имеющие репродуктивные побеги 5—6-го порядков, вегетативные — 7—8-го порядков и единичные — 6-го. Крупные почки 8—9-го порядков имели 0,5—0,6 см в длину. Плагитропные корневища не образовывались.

2 группа. В ее состав вошли растения, у которых развивались репродуктивные побеги 4—5-го порядков (иногда 6-го), вегетативные — 6—8-го. Группа была небольшой по числу особей и сборной по составу. Она состояла из растений, которые в предыдущие годы входили во 2—4-ю группы.

3 группа объединяла растения, жизненный цикл которых в конце 5-го года жизни завершался. Число особей, входивших в нее, как и во 2-й группе, было мало.

Шестой год жизни растений

К этому году на делянке оставались лишь единичные партикулы клонов немногочисленных растений, представленные прикорневыми розетками с придаточными корнями. К середине октября (18.10.95) большинство растений отмирало полностью, и, таким образом, жизнь клона заканчивалась.

В этом году у растений, которые начиная с 3-го года жизни находились в состоянии клона, в репродуктивное состояние перешли побеги 5—8-го порядков (преимущественно 7—8-го порядков), входившие в состав партикул. В ве-

гетативном состоянии оставались некоторые побеги 6—8-го и 9-го порядков.

Размеры стебля вегетативной части, а также число листьев и придаточных корней у репродуктивных побегов 7—8-го порядков очень значительно отличались от этих показателей у побегов предыдущих порядков. Так, например, диаметр стебля вегетативной части репродуктивных побегов 7-го порядка был меньше, чем у главного побега, в 4 раза, общее число листьев — в 2,4 и придаточных корней — в 3,3 раза; у репродуктивных побегов 8-го порядка — соответственно в 10 раз, в 4 и 12,5.

Зависимость размеров стебля вегетативной части (длина, диаметр), а также числа листьев и придаточных корней от порядка побегов представлена одновременными кривыми, у которых первый пик (наибольший) наблюдается у главного побега, второй пик (значительно меньший) — у репродуктивных побегов 4—5-го порядков. Общие закономерности, касающиеся развития растений и формирования клона, наблюдавшиеся в I варианте, сохранились во II—IV вариантах. Однако конкуренция, возникавшая в определенное время в пределах каждого из этих вариантов, сказывалась на особенностях развития растений.

Так, у растений II варианта существенно уменьшался порядок развивающихся побегов, в том числе репродуктивных. В конце 6-го года жизни в репродуктивном состоянии находились только побеги 4—5-го порядков, тогда как в I варианте репродуктивные побеги имели 8-й порядок. В целом по варианту за шесть лет

II вариант

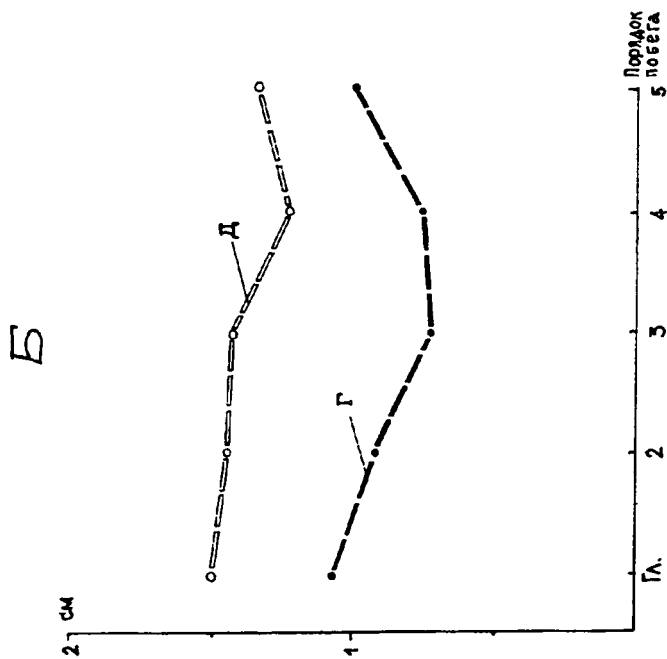
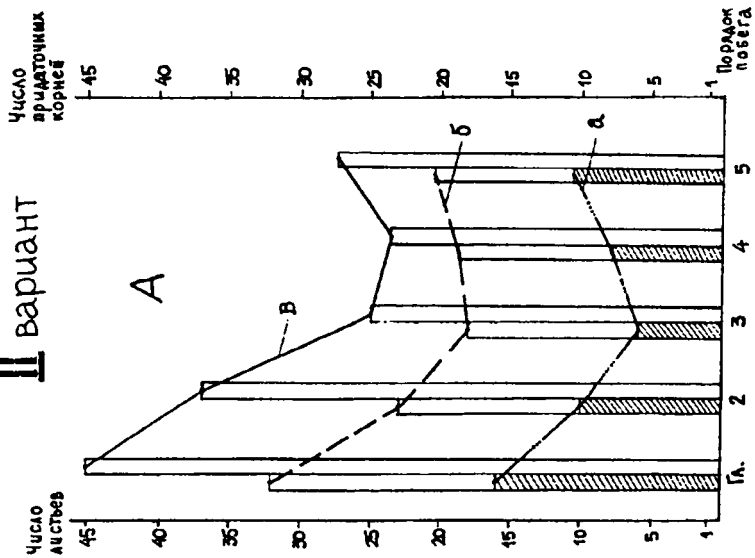


Рис. IV. Морфологическая характеристика репродуктивных побегов растений II варианта на протяжении их жизненного цикла.

жизни ветвление шло до 6-го (редко до 7-го) порядка, тогда как в I варианте — до 10-го (рис. IV).

Кривые зависимости числа листьев и придаточных корней от порядка побега так же, как и в I варианте, являются двувершинными. Пики их также приходятся на главный побег и репродуктивные побеги 4—5-го порядков. Кривые зависимости размеров стебля вегетативной части от порядка побега имеют сглаженные, слабо выраженные пики, так как размеры стебля вегетативной части главного побега очень значительно превышают таковые у репродуктивных побегов последующих порядков.

У растений III в а р и а н т а к концу 6-го года жизни ветвление главного побега ограничивается 6-м порядком, при этом порядок репродуктивных побегов — 4-м. Размеры стебля вегетативной части репродуктивных побегов близки к таковым у растений II варианта, однако все кривые зависимости в отличие от аналогичных в I и II вариантах — нисходящие (рис. V).

Продолжительность жизненного цикла растений IV в а р и а н т а ограничивается только 3 годами, при этом большая их часть отмерла, не переходя в репродуктивное состояние. Отмирание отдельных растений (наиболее угнетенных) было отмечено в конце 1-го и в течение 2-го годов жизни. Размеры стебля вегетативной части репродуктивных побегов как главного, так и побегов 2-го порядка близки к этим размерам у аналогичных побегов растений II и III вариантов, однако число листьев и придаточных корней значительно меньше (рис. V).

Заключение

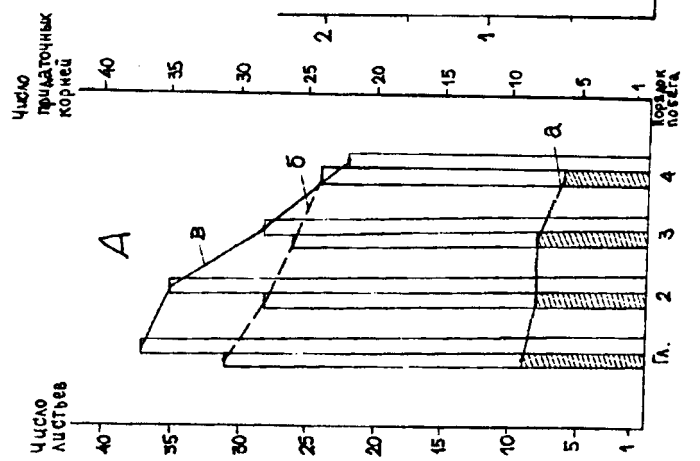
Валериана лекарственная — полурозеточный кистекорневой травянистый поликарпик с эпигеогенным ортотропным корневищем, представленным вегетативной частью побега — прикорневой розеткой с толстым стеблем.

Наряду с присущим валериане ортотропным типом корневища из почек вегетативной части репродуктивных побегов формируются короткие плагиотропные корневища с верхушечной прикорневой розеткой, которые располагаются, как правило, на уровне поверхности почвы и имеют немногочисленные, слабо развитые придаточные корни. Верхушечные розетки почти никогда не переходят в репродуктивное состояние и отмирают одновременно с побегами, из почек вегетативной части которых они развились. Формирование плагиотропных корневищ происходит в течение 3-го и 4-го годов жизни растений, на 5-й и 6-й годы они не образуются.

Главный побег дициклический (редко трициклический), побеги последующих порядков — ди-, три- и иногда тетрациклические.

Изучение морфогенеза вегетативных органов растений популяции, выращенных в отсутствие конкуренции и на выровненном фоне (вариант I), показало, что популяция относительно выравнена по скороспелости — растения вступают в цветение на 2—й год жизни в течение двух недель. Вместе с тем, она полиморфна по структуре главного побега (число метамеров варьирует от 22 до 35) и мощности его развития, а также по числу и размерам придаточ-

III вариант



IV вариант

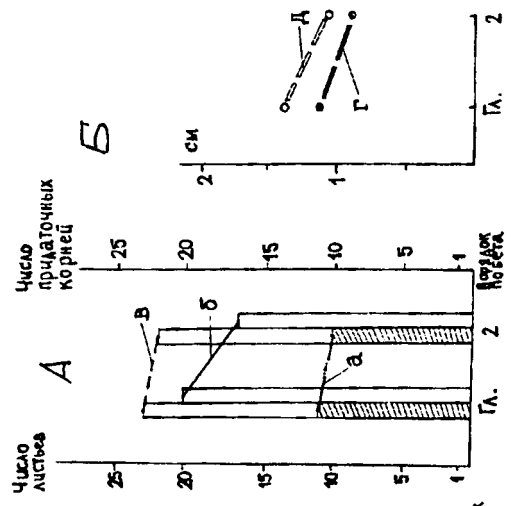


Рис. V. Морфологическая характеристика репродуктивных побегов растений III и IV вариантов на протяжении их жизненного цикла.

ных корней. Полиморфность по отдельным признакам проявляется неодновременно. Лишь в течение первого месяца после появления всходов семянцы развиваются сходно, в дальнейшем темп и ритм их развития становятся неодинаковыми. Вследствие этого число групп, выделяемых на основе сходства морфогенеза особей, изменяется. Так, в 1-й и 2-й годы жизни число групп увеличивается от 2 до 7, на 3-й и 4-й — оно равняется 5, на 5-й год — 3.

Продолжительность жизни растений в культуре не превышает 6 лет. Имеется прямая связь между началом образования репродуктивной части побегов и формированием ячей в стебле ортотропного корневища. Развитие репродуктивной части побегов сопровождается постепенным разрушением тканей стебля корневища, идущим в центробежном направлении, а также отмиранием его придаточных корней. После отмирания корневищ главного побега и побегов 2-го порядка, которое происходит на 3-й или 4-й год жизни, целостность особи нарушается и наступает партикуляция. В последующие годы жизнь растений продолжается в виде клона.

Популяция валерианы полиморфна по продолжительности жизни растений. Отдельные особи заканчивают жизненный цикл в конце 2-го периода вегетации — это типичные двулетние растения. В последующие годы выявляются особи, продолжительность жизни которых равняется 3, 4 и 5 годам. Такое разнообразие особей в популяции по этому призна-

ку приводит к скорому вырождению насаждения и отсутствию выравненности растений в период хозяйственной годности по признакам, которые коррелируют с продолжительностью жизни. Проведение селекционной работы по отбору растений на продолжительность жизни повысит эффективность насаждений в период хозяйственной годности и увеличит длительность этого периода.

Изучение морфогенеза растений на площадях питания, взятых в широком диапазоне (варианты II, III, IV), дало возможность составить представление о пластичности растений и норме реакции.

С усилением конкуренции невыравненность растений в пределах вариантов по фазе и мощности развития возрастала. От I к IV варианту происходило уменьшение диаметра стебля вегетативной части, порядка ветвления главного побега, числа боковых побегов и мощности их развития, размеров листьев и их числа (при этом происходило упрощение формы пластинки листьев одного порядкового номера), длины и диаметра главного корня и придаточных корней, порядка их ветвления, числа и размеров боковых корней.

При максимальном угнетении, которое испытывали растения IV варианта, продолжительность жизненного цикла ограничивалась 3 годами; репродуктивного состояния достигали главный побег и единичные побеги 2-го порядка лишь у 20% растений; побеги 3-го порядка оставались в вегетативном состоянии.

Статья поступила 20 марта 1997 г.