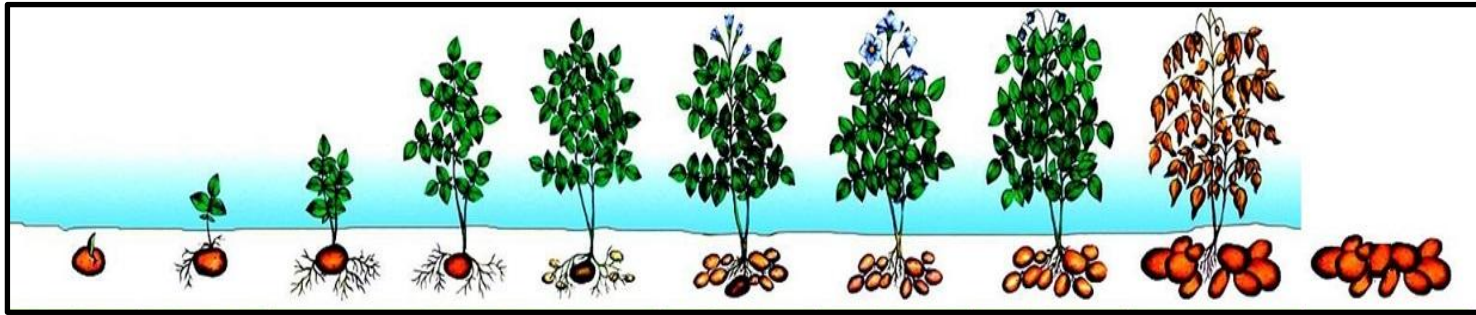


## Онтогенез

Онтогенез - индивидуальное развитие организма. Это наиболее распространенная общебиологическая трактовка, уточняемая и дополняемая разными авторами (Левин, 1963, 1964; Гупало, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Скрипчинский, 1977).



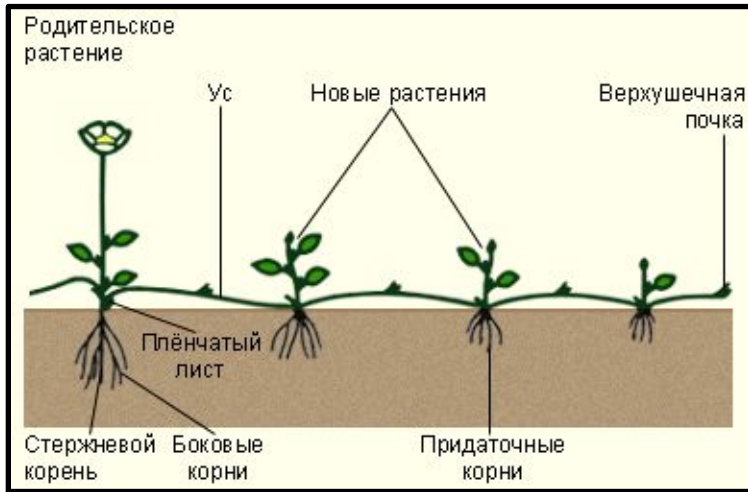
В ходе онтогенеза происходит рост и развитие организма, в определенной последовательности совершаются биохимические, физиологические и морфологические процессы.

Онтогенетические или возрастные изменения включают все аспекты развития особей и рамет:

- 1) энергетические и обменные процессы;
- 2) гистогенез и органогенез;
- 3) разрастание и дезинтеграция;
- 4) воспроизведение и размножение;
- 5) старение и омоложение.

## Диаспора, рамета, генета

**Диаспора**-часть растения различной морфологической природы (спора, семя, плод, клубень и т. п.), естественно отделяющаяся от материнского организма и служащая для размножения и расселения.



**Раметы** - вегетативные побеги, в определенной степени автономные от материнского растения, представляющие собой части генет (например, надземные побеги корневищного растения).

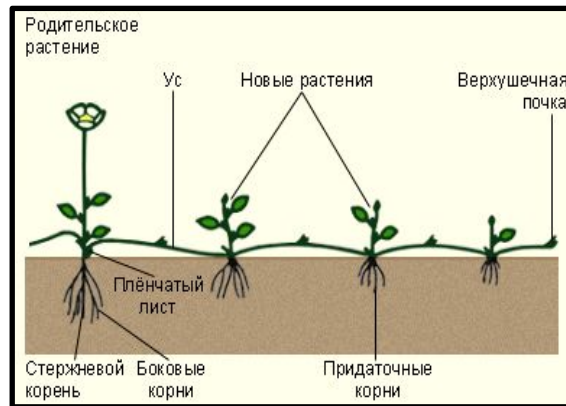
**Генеты** - особи, выросшие из семян или спор.

Каждая **рамета** обладает своей индивидуальной жизнью, включающей последовательность генетической программы развития.

Тогда совокупность этапов развития **генеты** составляет **сложный онтогенез** (Левин, 1961).

## Виды онтогенеза

В случае более раннего отмирания особи или возникновения ее из вегетативной диаспоры (раметы) онтогенез будет **неполным**.



Термин "**частный онтогенез**" целесообразнее использовать для обозначения онтогенеза отдельных органов: побега, парциального куста, листа и т.д.

**Полный онтогенез** - это генетически обусловленная полная последовательность всех этапов развития одной особи или ряда поколений особей от зиготы или любой диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах в следствие старения (Жукова, 1983).

**Сокращенным** следует считать онтогенез особи (или раметы), в течение которого возможен пропуск онтогенетических состояний или целых периодов.



# Периодизация полного онтогенеза растений

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков (Уранов, 1967, 1975). Наиболее существенными из них являются следующие:

- 1. Способ питания (связь с семенем);**
- 2. Наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и способность особей к семенному или вегетативному размножению;**
- 3. Соотношение процессов новообразования и отмирания;**
- 4. Степень сформированности у особи основных признаков биоморфы.**

В данном случае, вслед за И.Г. Серебряковым (1964), Т.И. Серебряковой (1972, 1981) и другими исследователями, жизненная форма (биоморфа) определяется по взрослым особям.

Используя оригинальный подход в измерении биологического времени, А.А. Уранов рассчитал условную "цену" каждого возрастного или онтогенетического состояния как относительную долю поглощенной энергии к данному этапу онтогенез

## Периодизация полного онтогенеза растений (Уранов, 1975, с дополнениями)

Периоды	Возрастное состояние	Индексы	Возрастность
<b>I. Латентный</b>	1. Семя или нераскрывающийся односемянной плод	se	0,0025
<b>II. Прегенеративный (виргинильный)</b>	2. Проросток	p	0,0067
	3. Ювенильное	j	0,0180
	4. Имматурное	im	0,0474
	5. Виргинильное (молодое вегетативное)	v	0,1192
<b>III. Генеративный</b>	6. Скрытогенеративное	go	
	7. Молодое (раннее генеративное)	g1	0,2700
	8. Средневозрастное (зрелое генеративное)	g2	0,5000
	9. Старое (позднее генеративное)	g3	0,7310
<b>IV. Постгенеративный (сенильный)</b>	10. Субсенильное	ss	0,8808
	11. Сенильное	s	0,9529
	12. Отмирающее растение	sc	0,9819

# Онтогенез валерианы лекарственной ( *Valeriana officinalis* L. )



Валериана лекарственная произрастает на травянистых и торфяных болотах, заболоченных и влажных, иногда засоленных лугах, по берегам водоемов и канав, в зарослях кустарников, на лесных полянах и опушках, в горах поднимается до высоты 800 м над уровнем моря.

В медицине используют корневища с корнями. Препараты валерианы лекарственной уменьшают возбудимость центральной нервной системы, усиливают действие снотворных, обладают спазмолитическими свойствами. Их применяют при нервном возбуждении, бессоннице, неврозах сердечно-сосудистой системы, при спазмах желудочно-кишечного тракта и других заболеваниях в сочетании с другими успокаивающими и сердечными средствами. Широко применяются они и в ветеринарной практике для профилактики заболеваний и лечения животных.



## Общее описание



Валериана лекарственная - это многолетнее, травянистое, короткокорневищное, кисте корневое растение высотой 40-100 см (изредка до 200 см), с многочисленными придаточными корнями.

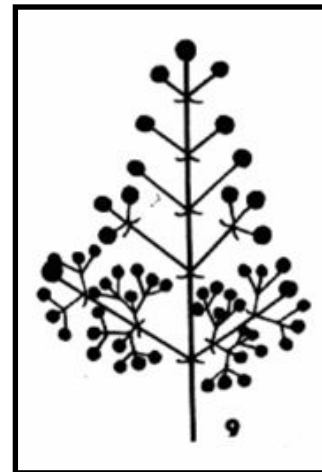
**Побеги** полурозеточного и розеточного типов.

**Стебли** прямостоячие, цилиндрические, крепкие, внутри полые, у основания до 2 см в диаметре, борозчатые, разветвленные в верхней части, снизу и по узлам опушенные.

**Листья** супротивные, непарноперисторассеченные, длиной 7-25 и шириной 3-10 см; нижние - черешковые, верхние - сидячие.

**Цветки** обоеполые, бледнорозовые, душистые. Соцветие типа плейотирс.

Цветет в мае-июне, плоды созревают в июле-сентябре.

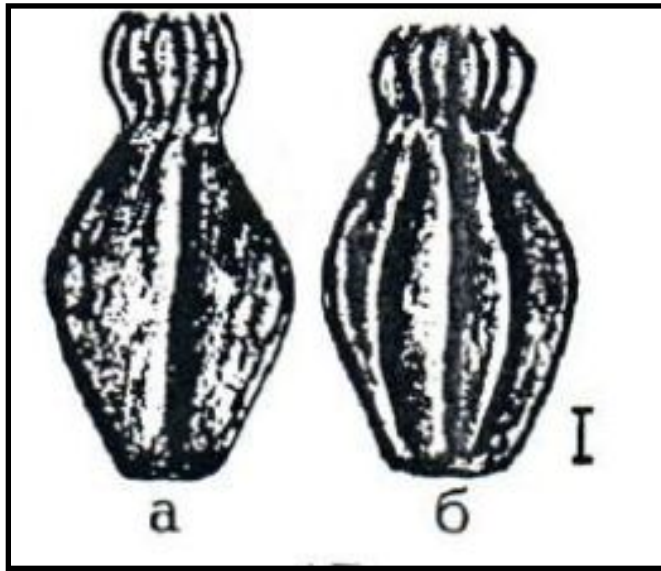




# I. Латентный период

## 1. Семена (se) или невскрывающиеся односемянные плоды.

Например, орешки, семянки и др. Находятся в состоянии первичного покоя; морфологические характеристики видоспецифичны.



- а) семянка со стороны спинки;
- б) со стороны брюшка, Доброхотов, 1961).

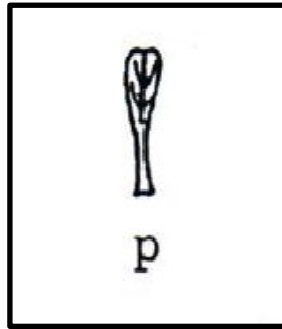
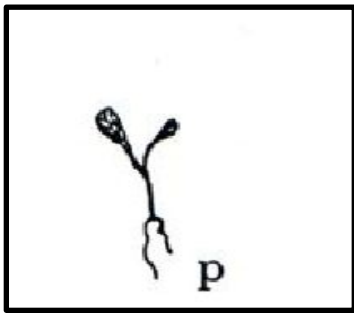
**Плод** развивается из нижней синкарпной завязи, состоящей из трех плодолистиков.

Наиболее приемлем для плода валерианы термин «аггедула» (Горбунов, 1992) с 10-12 лучевым перистым хохолком, служащим для распространения семян ветром. (В зрелом плоде семя образуется лишь в одном гнезде, два других гнезда представляют собой пустые разросшиеся, разные по размерам воздухоносные полости.

## II. Прегенеративный (виргинильный) период

### 2. Проросток (р)

Смешанное питание (за счет веществ семени и собственной ассимиляции первых листьев); наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега; сохранение связи с семенем.



ПРОРОСТКИ - небольшие растения, высотой 0,5-2 см, имеющие один удлинённый побег с двумя семядольными листьями. Семядольные листья сначала продолговато-яйцевидные, затем они принимают широко-овальную форму, цельнокрайние. Основание листа несколько суженое или клиновидное, верхушка округлая, в ряде случаев — выемчатая.

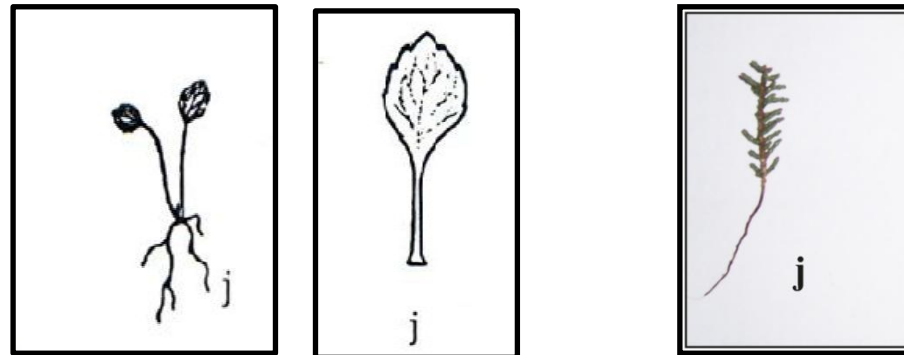
Длина листовой пластинки — 0,5-0,8; ширина — 0,5-0,8; длина черешка — 0,3-2 см. Корневая система представлена главным корнем и 1-3 боковыми корнями. В единичных случаях главный корень отмирает и появляются 1-2 придаточных корня или сохраняется главный корень с боковыми корнями и начинают появляться придаточные корни.

## II. Прегенеративный (виргинильный) период

### 3. Ювенильное состояние (j)

Простота организации, сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега); потеря связи с семенем;

Как правило, отсутствие семядолей; несформированность признаков и свойств, присущих взрослым растениям. Наличие листьев иной формы и расположения, иной тип нарастания и ветвления побегов и корней, чем у взрослых особей.



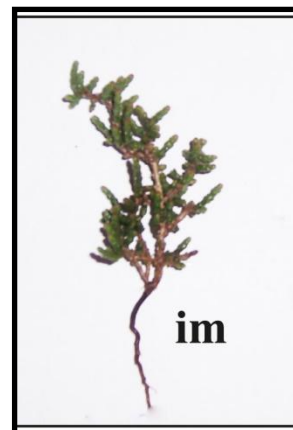
ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой 6-12 см, обладают одним розеточным побегом диаметром 5-8 см. Они имеют 2-3 длинночерешковых, тройчатораздельных листа; средняя доля больше боковых, край листа редкозубчатый.

Длина листа — 1,0-4,4; ширина — 1,1-10,0; длина черешка — 2,0-3,0 см. Корневая система смешанного типа, представлена хорошо выраженным главным корнем с боковыми корнями, а число придаточных корней возрастает от 4 до 7.

## II. Прегенеративный (виргинильный) период

### 4. Имматурное состояние (im)

Наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов, начало ветвления, одновременное сохранение отдельных элементов первичного побега.

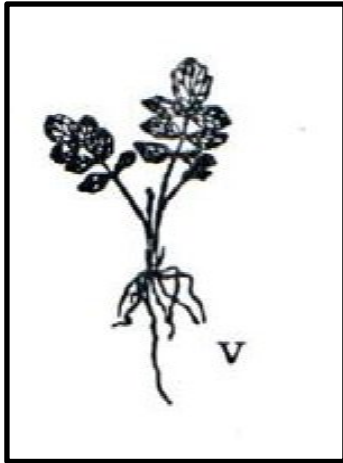


ИММАТУРНЫЕ растения высотой 15-25 см, представлены одним розеточным побегом диаметром 11-14 см, с 3-4 перисторассеченными листьями, продолговатой формы, с числом боковых долей больше трех. Длина листовой пластинки 3,5-6; ширина 2,0-5,0; длина черешка 5-11. Число молодых придаточных корней возрастает до 5-10.

## II. Прегенеративный (виргинильный) период

### 5. Виргинильное состояние (v) (молодое вегетативное)

Появление основных черт, типичных для данной жизненной формы. Растения имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы еще не сформированы, процессы отмирания почти не выражены, за исключением сезонной смены моно-дициклических побегов и гибели небольшого числа корней (иногда главного, чаще - боковых или придаточных).



ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 25-55 см формируют розеточный побег I порядка и 2-3 розеточных побега II порядка, диаметром 20-30 см. Растение имеет 5-12 длинночерешковых непарноперисторассеченных листьев продолговатой формы. Формируется булавовидное или клубневидное короткое эпигенное корневище длиной 0,6-1,1, шириной 0,4-0,9, корневая система представлена 6-30 шнуровидными придаточными корнями. Максимальная длина корневой системы 9,9-27,0 см.

### III. Генеративный период

#### 6. Скрытогенеративное состояние (g<sub>0</sub>)

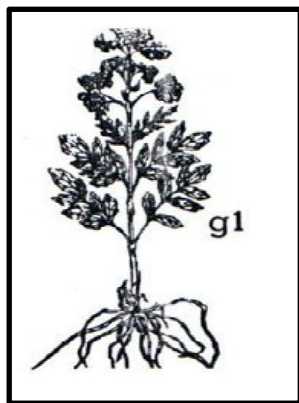
Скрытогенеративные растения (g<sub>0</sub>) - по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но в их почках уже закладываются генеративные органы (цветки или соцветия); в ряде случаев обнаружены специфические, макроморфологические признаки состояния; степень расчленения листа, край листа и др. (Шестакова, 1991).

Если они отсутствуют и нет возможности проверить наличие генеративных почек, то скрытогенеративное состояние не выделяется, хотя фактически оно всегда наличествует хотя бы в течение очень короткого временного интервала.

### III. Генеративный период

#### 7. Молодое (раннее генеративное) (g1)

7. Появление первых генеративных органов. В некоторых случаях окончательное формирование взрослых структур: более крупных побегов, листьев и биоморфы в целом. Преобладание процессов новообразования над отмиранием.

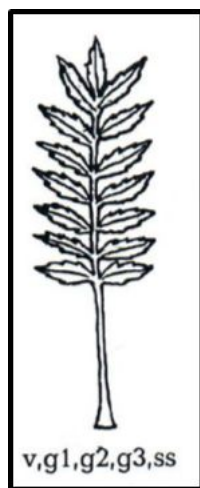
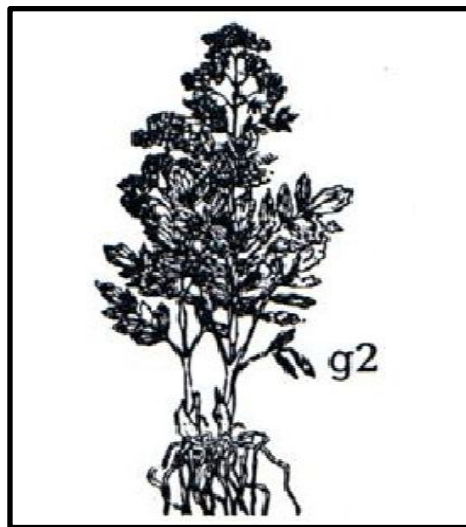


МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один главный полурозеточный генеративный побег, высотой 86-167 см и 2-3 розеточных побега II и III порядков. Диаметр надземной части 30-40 см. Стеблевые листья: верхние — сидячие, нижние — короткочерешковые; розеточные листья длинночерешковые, непарноперисторассеченные, продолговатой формы, длина листовая пластинка 11,0-22,0; ширина — 6,0-14,0; длина черешка — 7,0-37,0 см. Незначительное количество листьев отмирает. Длина корневища — 0,4-3,4 см, толщина — 0,4-2,7 см. Число придаточных корней возрастает до 6-58. Максимальная длина корневой системы — 12,0-36,0 см. Семенная продуктивность на один генеративный побег 411-860 семян.

### III. Генеративный период

#### 8. Средневозрастное (зрелое генеративное) (g2)

Уравновешивание процессов новообразования и отмирания побегов и корней. Максимально выраженные для конкретных экологических условий показатели биомассы, семенной продуктивности, морфологических параметров, наличие отмерших побегов, листьев, корней, участков дерновин и т.д.



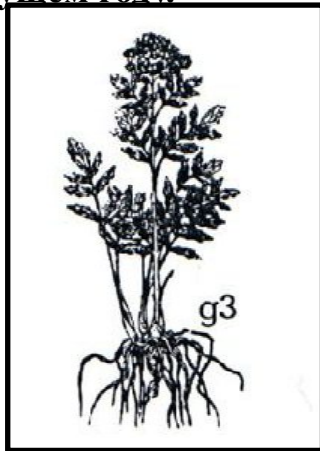
СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 3-16 полурозеточных генеративных побега I-III порядков, высотой 89-170 см и 3-4 розеточных побега II-III порядков. Размеры и форма листовой пластинки такие же, как и у молодых генеративных растений. Длина корневища 1,0-3,9; толщина 0,7-3,5 см. Размеры корневой системы максимальны. Имеется небольшое число отмерших листьев и корней. Семенная продуктивность на 1 генеративный побег достигает 2457 семян.



### III. Генеративный период

#### 9. Старое (позднее генеративное) (g3)

Преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования. В некоторых случаях - упрощение жизненной формы, выражающееся в ослаблении или потере способности к образованию побегов разрастания: увеличение количества отмерших побегов, корней и других органов. Нередко в популяциях растений регистрируются перерывы в цветении и тогда среди генеративных растений встречаются временно (в данном году) нецветущие молодые, средневозрастные и старые генеративные особи, для которых целесообразно ввести соответствующие индексы g1v, g2v и g3v. Эти группы четко выделяются по остаткам ("пенькам") прошлогодних генеративных побегов, по рубцам от них при отсутствии генеративных побегов в текущем году.

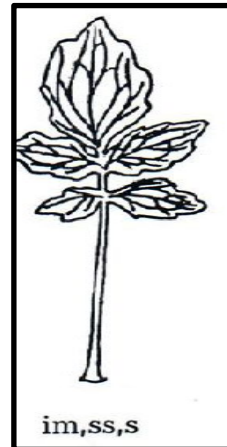
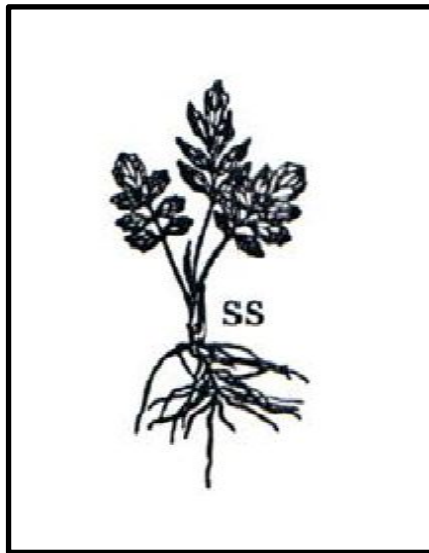


СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 2-3 полурозеточных генеративных побега I-III порядков высотой до 145 см и несколько розеточных побегов II-III порядков. Размеры и форма листьев такие же, как у молодых и средневозрастных генеративных растений. Имеется большое количество отмерших листьев. На корневище есть рубцы и остатки генеративных побегов. Значительное количество придаточных корней отмирает. Семенная продуктивность на 1 генеративный побег — 190-662 семян.

## IV. Постгенеративный (сенильный)

### 10. Субсенильное состояние (ss)

Резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием, отсутствие генеративных побегов, возможное упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания (или в потере способности к ветвлению), вторичное появление листьев переходного имматурного или ювенильного) типа; накопление отмерших частей растения.

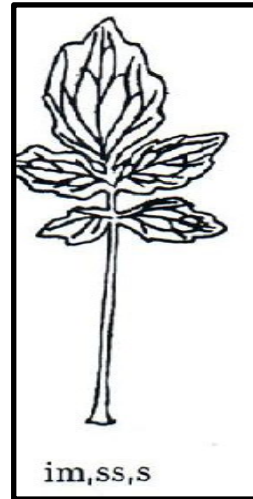
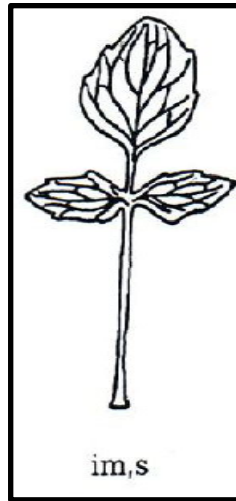
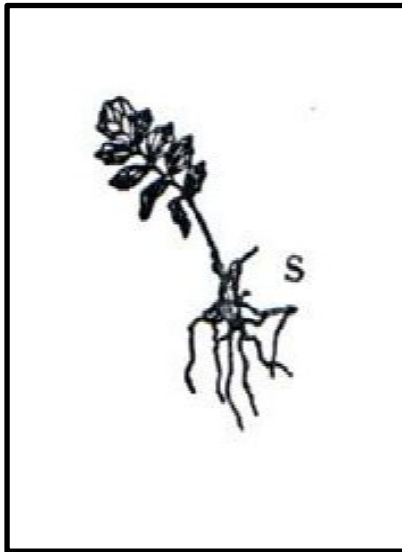


СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения образуют одиночные побеги II-III порядков, как правило, формирующие 3-4 длинночерешковых непарноперисторассеченных листа. Резко возрастает количество отмерших листьев. На корневище имеется большое количество рубцов и остатков генеративных побегов. Часть корневища полуразрушена.

## IV. Постгенеративный (сенильный)

### 11. Сенильное состояние (s)

Преобладание отмерших и прекративших рост частей растения. Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации (формы листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях - полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.



У СЕНИЛЬНЫХ растений всего один боковой розеточный побег III порядков с 2-3 листьями ювенильного или имматурного типов. Придаточные корни немногочисленны. Корневище полуразрушенное

## **IV. Постгенеративный (сенильный)**

### **12. Отмирающее растение (sc)**

**Завершающий этап полного онтогенеза растений, отсутствие живых надземных побегов, сохранение спящих почек, немногих живых корней и подземных побегов. Описаны для немногих изученных видов из-за трудности их обнаружения.**

У валерианы лекарственной ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.



Листовая серия валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.)

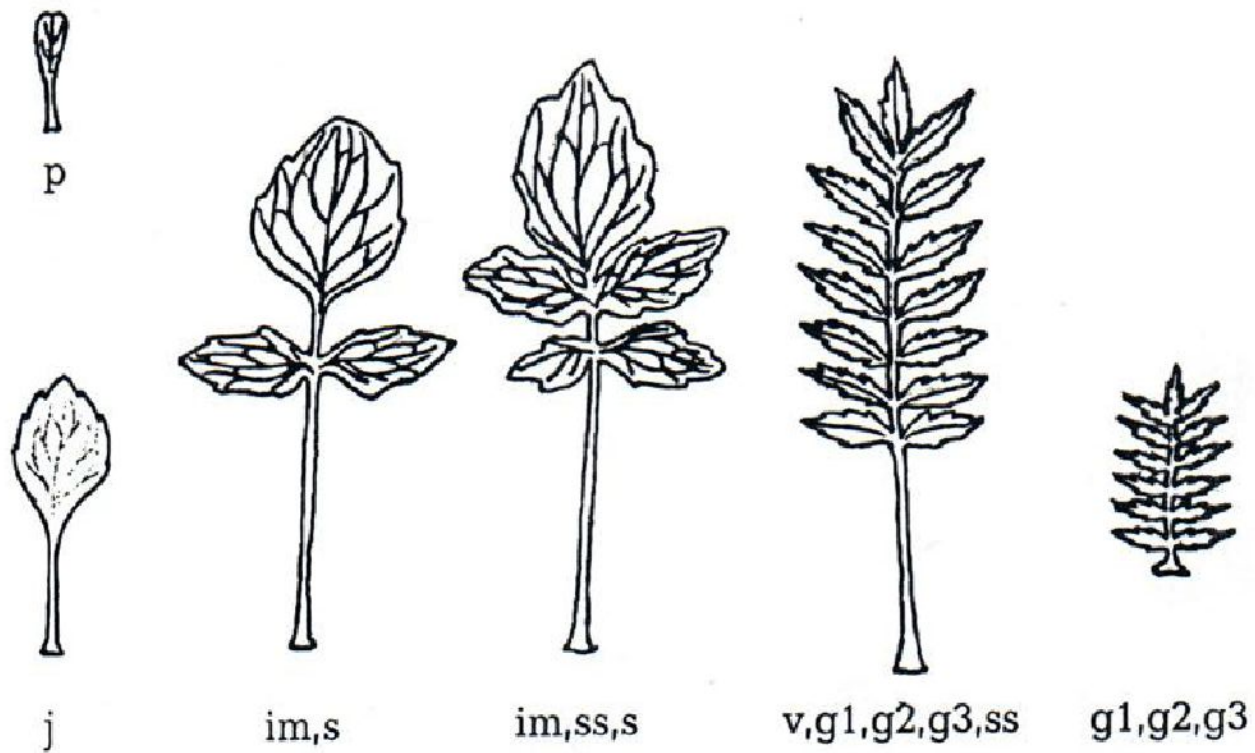


Рис. 17а

Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.)

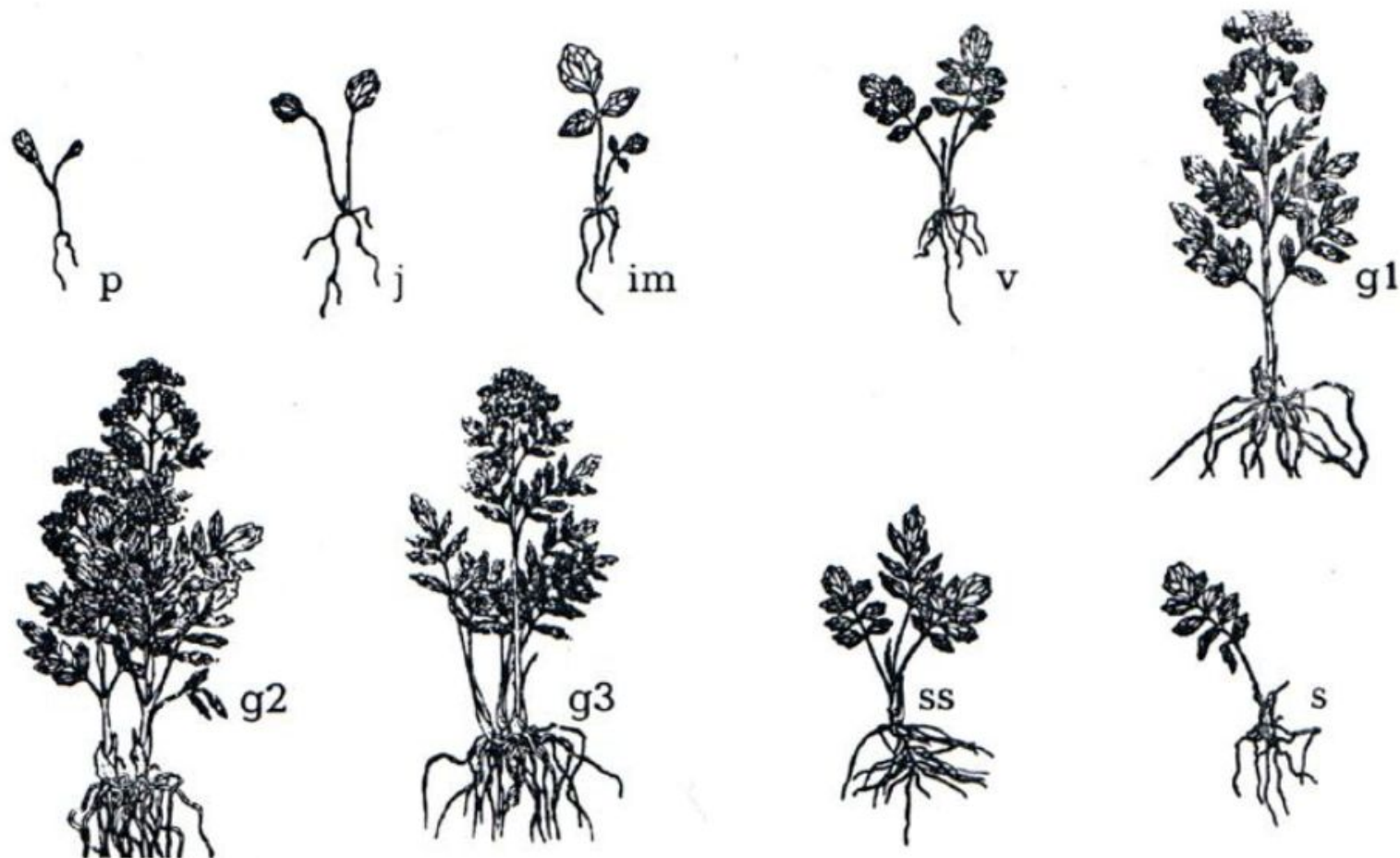


Рис. 17