

УДК 635.563:581.14:581.524.12

**МОРФОГЕНЕЗ *LEPIDIUM SATIVUM* L.
ПРИ РАЗНОЙ ПЛОЩАДИ ПИТАНИЯ**

С. К. МАМОНОВА
(Кафедра ботаники)

Приведены результаты изучения влияния площадей питания (взятых в широком диапазоне) на структуру, мощность и ритм развития кресс-салата.

Кресс-салат посевной (*Lepidium sativum* L.) — однолетнее, стержнекорневое, полурозеточное растение. Это — скороспелая овощная культура, дающая продукцию в мае, когда поступление овощей из открытого грунта недостаточно. Листья и стебли растения богаты минеральными солями калия и кальция, содержат железо, аскорбиновую кислоту, каротин и йод [1, 9].

Морфогенез кресс-салата посевного изучали в Ботаническом саду Тимирязевской академии в 1986 г. по методическим указаниям И. П. Игнатъевой [4]. Схема опыта представлена в табл. 1.

Первое сравнительное морфологическое описание системы побегов и корневой системы проводили при появлении признаков угнетения у растений IV варианта, второе — при значительном усилении признаков угнетения у растений этого варианта, третье — при появлении признаков угнетения у растений III варианта, четвертое — в фазу массового цветения в I—IV вариантах и пятое — в фазу массового плодоношения растений в I—IV вариантах.

Результаты

Сев провели 28 апреля. Семена проросли через 3 дня почти одновременно; темп развития проростков на первых этапах был одинаковым. Фаза семядолей наступила на 6-й день после прорастания семян. Семядоли черешчатые, пластинка тройчаторассеченная (длина 0,69 см, шири-

на 0,74 см). Средний сегмент пластинки несколько крупнее крайних, с более четко выраженной средней жилкой, доходящей до середины сегмента. Пластинки семядолей располагались параллельно поверхности почвы, реже — под углом 65—70°. Черешок семядолей и верхняя часть гипокотыля (0,6—0,7 см), находящаяся над поверхностью почвы, имели слабое антодиановое окрашивание. В фазу семядолей у главного корня (длина 3,2 см, диаметр 0,07 см) появились первые 5—8 корней 2-го порядка.

Первое описание.

Признаки угнетения у растений IV варианта проявились через 21 день после посева — 19 мая (рис. 1). Растения I—III вариантов в это время находились в фазе 1-й пары листьев, которые развились одновременно. Листья расположены накрест семядолям; форма и размеры их одинаковые. Листовая пластинка перисторасчеченная с неравногородчатым краем (длина пластинки 1,86 см, ширина 1,10, длина черешка 1,20 см). Диаметр гипокотыля

больше диаметра базальной части главного корня (0,13 и 0,09 см).

Растения IV варианта вступили в данную фазу на 2 дня позже, причем размеры семядолей и 1-й пары листьев у них были в 2 раза меньше, чем у растений I—III вариантов, диаметр гипокотыля — в 1,5 раза меньше. Диаметр гипокотыля, как и в I—III вариантах, был больше диаметра базальной части главного корня (табл. 2, рис. 1).

Второе описание. Растения I—III вариантов по-прежнему

не различались по темпу и мощности развития — они находились в фазе 6-го листа (табл. 3, рис. 2). Семядоли достигли максимальных размеров (длина пластинки 1,9 см, ширина 2,0 см). Гипокотиль длина 1,87 см, диаметр 0,26 см) полностью втянут в почву, окраска белая. У главного корня (длина 10,4 см, диаметр 0,2 см) имелось около 40 корней 2-го порядка и 80 корней 3-го порядка.

Растения IV варианта по сравнению с растениями I—III вариантов отставали в развитии — находились в фазе 3—4-го листа. Они различались по мощности развития и поэтому их разделили на 2 группы (табл. 3, рис. 2). Семядоли отмерли у 80 % растений. У пластинки I—2-го листа, так же как в I—III

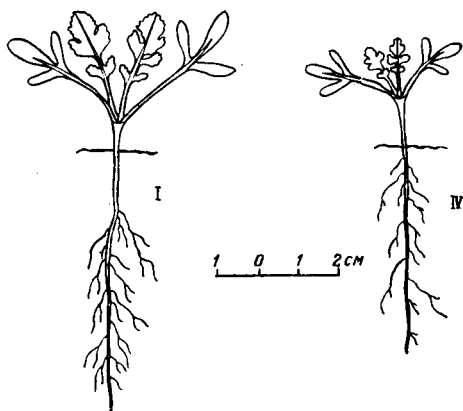


Рис. 1. Строение растений I и IV вариантов через 21 день после посева.

Таблица 1

Схема опыта		
Вариант опыта	Площадь питания, см*	Число растений
I	900(30×30)	93
II	100(10×10)	100
III	25(5×5)	200
IV	1(1×1)	400

Таблица 2

Морфологическая характеристика растений I—IV вариантов на 19 мая (средние данные в см)

Показатель	Вариант опыта	
	I—III	IV
Семядоли:		
длина	1,86	0,99
ширина	1,90	1,0
длина черешка	2,0	0,80
1—2-й листья:		
длина	1,86	0,92
ширина	1,10	0,55
длина черешка	1,20	0,76
Гипокотиль:		
длина	1,98	2,0
диаметр	0,13	0,09
Главный корень:		
длина	5,80	4,90
диаметр	0,09	0,07
Число корней 2-го порядка	6,50	4,00

Таблица 3

Морфологическая характеристика
растений I—IV вариантов на 30 мая
(средние данные в см)

Показатель	Вариант опыта. группа		
	I—III	IV	
		1	2
Семядоли:			
длина	1,90	Отмерли	
ширина	2,0	»	
1—2-й листья			
длина	3,80	1,56	1,20
ширина	1,80	0,80	0,74
3-й лист:			
длина	4,20	1,40	1,10
ширина	2,60	0,90	0,80
4-й лист:			
длина	4,60	0,71	—
ширина	3,10	0,70	—
Гипокотиль:			
длина	1,87	1,96	1,98
диаметр	0,25	0,10	0,10
Главный корень:			
длина	10,40	6,30	5,90
диаметр	0,21	0,09	0,09
Число корней 2-го порядка	40	24	20
Число корней 3-го порядка	80	36	30

вариантах, было 5 сегментов, но их размеры оказались в 4 раза меньше. Длина гипокотыля немного больше, чем у растений в I—III вариантах, диаметр, наоборот, в 2 раза меньше. Слабее выражена геофилия: гипокотиль втянут в почву лишь на половину длины (0,8—0,9 см) и его надземная часть сохраняет слабое антоциановое окрашивание. Длина и диаметр главного корня примерно в 2 раза меньше, чем у растений I—III вариантов; число корней 2-го и 3-го порядка меньше в 2—2,5 раза.

Третье описание. Растения I—III вариантов находились в фазе бутонизации и были относительно выравнены по мощности развития. Вегетативная часть главного побега (длина стебля 0,39 см, диаметр 0,59 см) представлена прикорневой розеткой из 10 листьев (семядоли отмерли и разрушились у всех растений, 1—3-й листья начали желтеть). Репродуктивная часть главного побега (длина стебля 14,5 см, диаметр 0,45 см) имела 10—11 листьев (табл. 4).

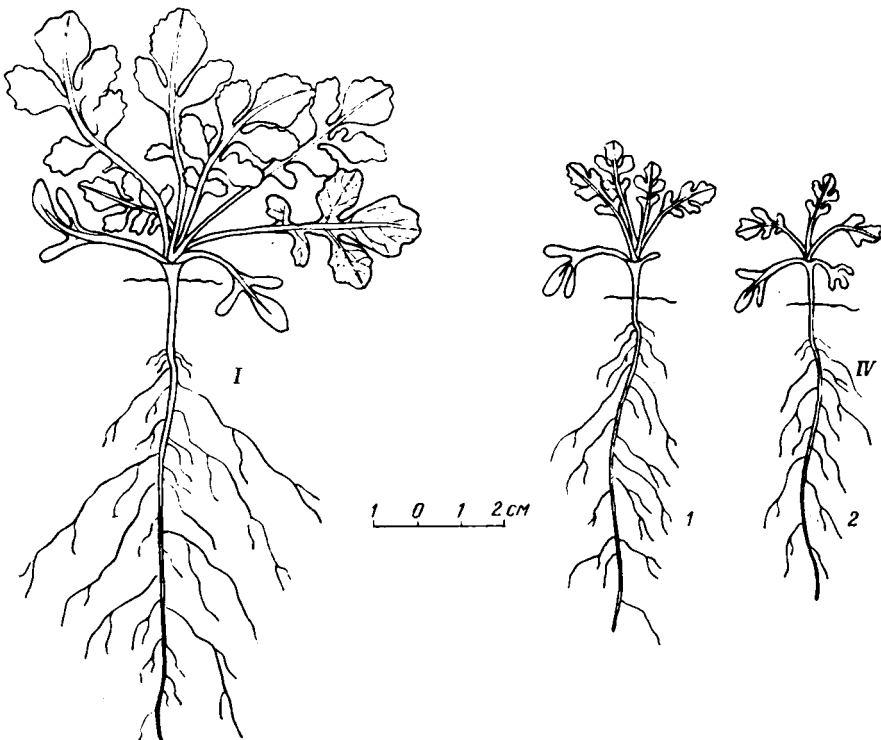


Рис. 2. Внешний вид растений I и IV вариантов на 30 мая.

I и IV — варианты; 1—2 — группы растений IV варианта.

Морфологическая характеристика растений I—IV вариантов на 7 июня 1986 г.

Показатель	Вариант опыта									
	I—II	III				IV				
		1	2	3	среднее	1	2	3	4	среднее
Главный побег:										
число листьев на вегетативной части	10,0	9,0	8,0	7,0	8,0	4,0	3,0	3,0	2,0	3,0
на репродуктивной части	11,0	11,0	10,0	10,0	10,3	3,0	3,0	5,0	2,0	3,3
всего	21,0	20,0	18,0	17,0	18,3	7,0	6,0	8,0	4,0	6,3
Стебель вегетативной части:										
длина, см	0,39	0,32	0,31	0,30	0,31	0,25	0,20	0,15	0,12	0,18
диаметр, см	0,59	0,38	0,27	0,22	0,29	0,15	0,12	0,11	0,09	0,12
Стебель репродуктивной части:										
длина, см	14,5	15,4	13,3	8,5	12,4	1,2	2,3	5,4	0,4	2,3
диаметр, см	0,47	0,30	0,20	0,18	0,29	0,12	0,10	0,11	0,09	0,11
Гипокотиль:										
длина, см	1,32	1,30	1,56	1,80	1,55	1,74	1,80	1,80	1,70	1,76
диаметр, см	0,47	0,30	0,21	0,19	0,23	0,12	0,11	0,11	0,08	0,11
Главный корень:										
длина, см	15,5	12,5	10,7	11,3	11,5	10,9	9,7	11,2	6,9	9,7
диаметр, см	0,46	0,29	0,19	0,14	0,21	0,10	0,09	0,09	0,07	0,08
число корней 2-го порядка	7	6	4	3	4—3	—	—	—	—	—
порядок ветвления	4	4	4	3	4—3	3	3	3	2	3—2

Для растений характерна гетерофиллия, выражающаяся в изменении степени надрезанности листьев в пределах листового ряда (рис. 3). Семядоли отмерли и разрушились у всех растений. 1—4-й листья перисторассеченные (число сегментов возрастает от 3 до 7); 5—13-й — дуперисторассеченные, причем с увеличением порядкового номера листа увеличивается число сегментиков (от 6 до 21); 14—15-й — перисторассеченные (с 7 сегментами); 16—18-й — перисторассеченные (число сегментов 5); 19-й — тройчаторассеченный; 20—24-й — ланцетные или с одной боковой лопастью. Изменяются края сегмента листовой пластинки от неравногородчатого (1—4-й лист), до крупнозубчатого (5—15-й) и цельного (16—24-й). У листьев жилкование сетчато-краебежное, особенно четко выраженное у 1—15-го листа.

Структура корневой системы и мощность ее развития у растений I—II вариантов сходны (длина главного корня 15,5 см, диаметр базальной части 0,46 см). Корни 2-го порядка (длина до 10 см) многочисленны; диаметр 5—7 наиболее крупных из них 0,2 см. Порядок ветвления главного корня 4-й.

Все растения III варианта, так же как и растения I—II ва-

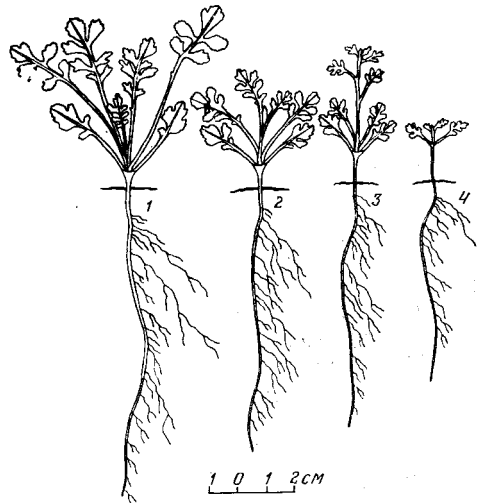


Рис. 3. Растения IV варианта.
1—4 — группы растений.

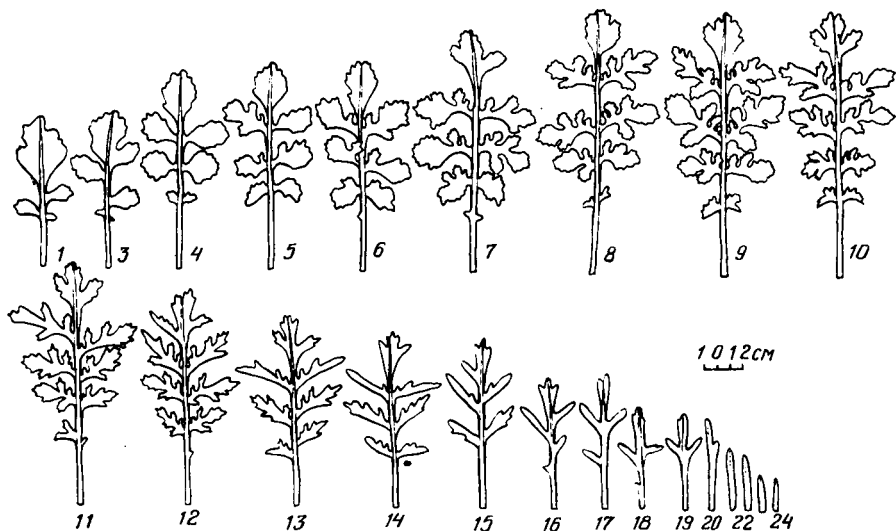


Рис. 4. Листовой ряд главного побега модельного растения.

1—24 — порядковые номера листьев.

риантов, находились в фазе бутонизации, по мощности развития неоднородны, в связи с чем выделены 3 группы (табл. 4). Число листьев в прикорневой розетке растений 1-й группы близко к этому показателю в I—II вариантах — 9, во 2-й — 8, в 3-й — 7. Характер надрезанности листовой пластинки такой же, как у растений I—III вариантов, размеры листьев одного порядкового номера (1, 5, 10-го) меньше. Длина гипокотыля во 2-й и 3-й группах была больше, чем в 1-й: соответственно 1,56 и 1,80 против 1,30 см; диаметр, наоборот, от 1-й к 3-й группе уменьшился в 1,5 раза, а по сравнению с растениями I варианта — в 1,7 раза. Диаметр базальной части главного корня и число крупных корней 2-го порядка от 1-й группы к 3-й уменьшились в 2 раза (причем эти показатели были меньше, чем в I варианте).

Растения IV варианта находились в фазе формирования репродуктивной части, т. е. отставали по темпу развития от растений I—III вариантов. Вследствие усилившейся конкуренции они еще больше различались по мощности развития и были разделены на 4 группы (табл. 4, рис. 4). Следует отметить, что у растений 4-й группы (4,2 % общего числа растений пробы) главный побег был безрозеточный, в то время как у растений I—III вариантов и в 1—3-й группах IV варианта — полурозеточный. Растения 4-й группы были очень малы и сильно отставали по мощности развития от растений 1—3-й групп. Число листьев главного побега у растений IV варианта в среднем в 3 раза меньше, чем в I варианте, т. е. темп их развития замедлен, а филлохрон длиннее. Кроме того, с увеличением порядкового номера форма листьев изменяется иначе. Форма всех листьев главного побега перисторассеченная, а в I—III вариантах 5—13-й листья двуперисторассеченные. Два первых листа отмирают. Длина гипокотыля больше, чем у растений I варианта (1,76 см), диаметр гипокотыля и базальной части главного корня, наоборот, меньше соответственно в 4,2 и 5,7 раза. Все корни 2-го порядка нитевидные.

Четвертое описание. В фазу массового цветения растения I—IV вариантов вступили одновременно в середине июня, т. е. развитие репродуктивной части главного побега у них происходило в течение одного и того же отрезка времени (в течение 45 дней с момента появления всходов).

В I—II вариантах конкуренции между растениями не было и они развивались сходно (табл. 5). Вегетативная часть у всех растений вет-

Морфологическая характеристика растений I—IV вариантов на 15 июня 1986 г.
(средние данные)

Показатель	Вариант (группа)		
	I—II	III (1-5)	IV (1-4)
Главный побег:		8,0	3,0
число листьев:		(9—7)	(3—4)
на вегетативной части	10,5	12,4	9,7
на репродуктивной части	16,4	(15,4—7,8)	(11,0—9,0)
всего	26,9	20,4	12,7
		(24,4—14,8)	(14,0—12,0)
Стебель вегетативной части:			
длина, см	0,60	0,34	0,19
		(0,51—0,26)	(0,24—0,14)
диаметр, см	0,81	0,31	0,14
		(0,40—0,23)	(0,19—0,10)
Стебель репродуктивной части:			
длина, см	35,4	32,6	8,2
		(43,0—20,2)	(10,4—6,5)
диаметр, см	0,66	0,20	0,19
		(0,31—0,13)	(0,13—0,09)
Гипокотиль:			
длина, см	1,1	0,99	1,49
		(0,80—1,44)	(1,40—1,60)
диаметр, см	0,65	0,21	0,10
		(0,30—0,11)	(0,13—0,08)
Главный корень:			
длина, см	17,1	10,1	10,1
		(10,8—7,2)	(11,2—7,4)
диаметр, см	0,59	0,15	0,10
		(0,22—0,09)	(0,11—0,08)
Число крупных корней 2-го порядка	9	4	нет
		(6—2)	
порядок ветвления	4	3	2

Примечание. В скобках даны показатели крайних групп.

вилась. 1—4-й листья отмерли; в пазухах 8—9-го листьев сформировались вегетативные побеги 2-го порядка — это розеточные побеги с 2, реже 4 листьями; в пазухе 10-го листа образовался репродуктивный побег. Длина и диаметр стебля вегетативной части главного побега (по сравнению с предыдущим описанием) увеличились незначительно (длина 0,6 см, диаметр 0,81 см). У репродуктивной части главного побега (длина стебля до соцветия 35,4 см, диаметр 0,66 см) развилось 10—11 репродуктивных побегов 2-го порядка. Главный корень ветвился до 4-го порядка (длина 17,1 см, диаметр 0,59 см).

В III варианте с увеличением возраста конкуренция между растениями продолжала возрастать, и число групп увеличилось с 3 до 5 (табл. 5). Вегетативная часть в отличие от растений I—II вариантов не ветвилась. Число листьев и продолжительность их жизни закономерно уменьшались от 1-й группы к 5-й. Так, у растений 1-й группы на вегетативной части сохранилось 6—7 жизнедеятельных листьев, в то время как у растений 5-й группы все листья вегетативной части отмерли. Число боковых побегов 2-го порядка в 1-й группе было близко к данному показателю I—II вариантов — 8—9, в последующих группах оно уменьшилось до 1—2. Закономерно уменьшились от 1-й группы к 5-й длина и диаметр стебля репродуктивной части главного побега (длина 43,0—20,2 см, диаметр 0,31—0,13 см). Длина главного корня сократилась незначительно (10,8—7,18 см), в то время как диаметр его базальной части уменьшился в 2,4 раза. Кроме того, в 1-й группе главный корень имел 4—5 относительно крупных корней 2-го порядка, несущих пучки корней 3-го порядка, в 5-й группе — 1—2 корня 2-го порядка, корни 3-го порядка располагались одиночно.

Морфологическая характеристика главного побега растений на 10 июля 1986 г.
(средние данные)

Показатель	Вариант опыта		
	I — II	III	IV
Число листьев	27	20,8	13,8
Из них отмерших, %	24	46,2	74,6
Стебель вегетативной части:			
длина, см	0,62	0,33	0,16
диаметр, см	0,85	0,29	0,15
Стебель репродуктивной части:			
длина, см	47,7	33,5	8,0
диаметр, см	0,56	0,19	0,07
Число побегов	216	20	—
Из них:			
2-го порядка	13,0	6,4	—
3-го порядка	72,5	8,2	—
4-го порядка	91,5	5,0	—
5-го порядка	39,0	—	—
Длина главной оси соцветия, см	18,0	11,6	2,13
Сумма длин соцветий, см	2829	281,3	2,13
Число плодов	3050	317,3	4
Из них на главном соцветии	40	21	4
на побегах:			
2-го порядка	429,0	123	—
3-го порядка	1532	138	—
4-го порядка	899	35,3	—
5-го порядка	150	—	—

Растения IV варианта зацвели одновременно с растениями I—III вариантов, но значительно отличались от них по структуре и мощности развития. Число групп, выделенное в пределах варианта, оставалось прежним — 4 (табл. 5). Число листьев главного побега было примерно в 2 раза меньше, чем у растений I варианта, а размеры листа одного порядкового номера (1-го, 5-го, 10-го) меньше примерно в 7 раз. От 1-й группы к 4-й сократилась продолжительность жизни листьев (в 1-й группе у главного побега отмерло 23,1 % листьев, в 4-й — 53,8 %). Главный побег не ветвился, в то время как у растений I варианта сформировалось 11 — 13 побегов 2-го порядка. По сравнению с предыдущим описанием (7 июня, табл. 4) размеры стебля вегетативной части главного побега варьировали незначительно. В небольших пределах изменились также размеры гипокотила и главного корня. Увеличилась примерно в 2,5 раза длина стебля репродуктивной части главного побега.

Пятое описание. В фазу массового плодоношения растения I—IV вариантов вступили 10 июля (спустя 68 дней после появления всходов).

Растения I—II вариантов по-прежнему развивались одинаково. В этой фазе в обоих вариантах были выделены 2 группы. Структура главного побега и мощность развития растений в этих группах варьировали незначительно (в частности, это относится к диаметру стебля вегетативной и репродуктивной частей главного побега и длине репродуктивной части). На вегетативной части сохранилось 3—4 жизнеспособных листа (6—7 отмерли). Длина стебля вегетативной части и его диаметр несколько увеличились по сравнению с предыдущим описанием (длина 0,62 см, диаметр 0,85 см; табл. 6). У репродуктивной части имелось 15—16 листьев; ветвление главного побега достигло 5-го порядка. Длина стебля репродуктивной части по сравнению с описанием в фазу цветения увеличилась (47,7 см), диаметр, наоборот, уменьшился (0,56 см). Общее число побегов 2—5-го порядков в среднем было 216 (побегов 2-го порядка — 13, 3-го — 72,5; 4-го — 898,8; 5-го — 149,8). Корневая система растений к фазе массового плодоношения стала мощнее. Увеличились длина и диаметр базальной части главного корня

(длина — от 17,1 до 25,6 см, диаметр — от 0,59 до 0,8 см), число крупных корней 2-го порядка (от 7—9 до 10—11; табл. 5 и 7).

Растения III варианта были разделены на 5 групп, так же как и при описании в фазу массового цветения. Листья вегетативной части главного побега отмерли во всех группах, в то время как у растений I—II вариантов сохранились 3—4 жизнедеятельных листа. Процент отмерших листьев по варианту 46,2, что примерно в 2 раза больше, чем в I—II вариантах (табл. 6). По сравнению с предыдущим описанием длина и диаметр стебля вегетативной части главного побега почти не изменились (у растений I—II вариантов эти величины варьируют в следующих пределах: длина — от 0,39 до 0,62 см, диаметр — от 0,59 до 0,85 см; табл. 5, 6). Диаметр стебля репродуктивной части главного побега, так же как и у растений I—II вариантов, к фазе плодоношения уменьшился (от 0,31 до 0,19 см), длина увеличилась (от 32,6 до 33,5 см).

Ветвление главного побега тесно связано с мощностью развития растений. Так, общее число побегов у растений III варианта примерно в 10 раз меньше, чем у растений I—II вариантов, соответственно в 9,6 раза меньше и число плодов на растении (табл. 6). Корневая система по сравнению с описанием в фазу цветения, так же как и у растений I—II вариантов, стала мощнее (табл. 7).

Неоднородность развития растений IV варианта с возрастом усилилась, вследствие чего было выделено 6 групп (рис. 5). Мощность развития растений IV варианта значительно меньше, чем растений I варианта: длина и диаметр стебля вегетативной части соответственно в 3,8 и 5,6 раза; стебля репродуктивной части в 5,9 и 8,1 раза; длина соцветия в 8,5 раза. В пределах варианта эти величины варьируют в небольших преде-

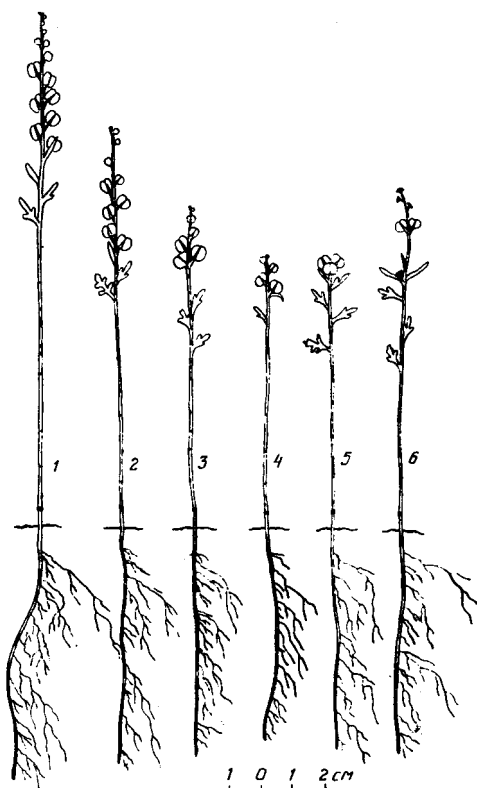


Рис. 5. Строение растений IV варианта в фазу плодоношения.

1—6 — группы растений.

Таблица 7

Характеристика гипокотыля и корневой системы репродуктивной части растений I—IV вариантов на 10 июля 1986 г. (по модельным растениям)

Показатель	Вариант опыта		
	I—II	III	IV
гидрокиль			
длина, см	1,1	1,3	1,51
диаметр, см	0,81	0,41	0,12
Главный корень:			
длина, см	25,6	22,5	8,1
диаметр, см	0,80	0,39	0,09
Крупные корни 2-го порядка:			
длина, см	11	5	—
диаметр, см	3—13	1,7—10,1	—
Корни 3-го порядка	0,15—0,2	0,09—0,1	—
длина, см	80	50	—
	1—5,3	1—3,4	—

лах. Растения всех групп формируют плоды на главном побеге. Размеры их такие же, как в I варианте, число в 709 раз меньше. Длина и диаметр главного корня в пределах варианта изменились незначительно, а по сравнению с растениями I варианта длина их была меньше примерно в 3 раза, диаметр — в 8,8 раза.

Заключение

Реакция растений популяции *Lepidium sativum* L. на загущение во многом сходна с таковой у других жизненных форм, изученных рядом авторов [5—8]. Так, с уменьшением площади питания замедлялся темп и уменьшалась мощность развития растений, возрастала полиморфность растений по мощности развития в пределах варианта.

Выявлены изменения специфического характера для *Lepidium sativum* L. Популяция выравнена по скороспелости — растения I—IV вариантов вступили в фазу массового цветения и плодоношения одновременно. Площади питания не оказали влияния на период вступления растений в цветение, форму и размеры плодов и семян. Следовательно, перечисленные признаки обладают узкой нормой реакции генотипа. Выращивание растений на разных площадях питания позволило также выявить признаки с широкой нормой реакции генотипа. Так, изменялись длина, диаметр, порядок ветвления главного побега и корневой системы, число и продолжительность жизни листьев, структура и край листовой пластинки.

Растения I—II вариантов (30×30 и 10×10 см) в течение всего периода вегетации развивались сходно. Этот факт свидетельствует о том, что для вида *Lepidium*, формирующего небольшое число вегетативных органов, оптимальной площадью, при которой растения не испытывают конкуренции, является площадь питания 10×10 см.

В I—III вариантах растения выравнены по типу главного побега: они полурозеточные. В IV варианте сильное угнетение привело к появлению небольшого числа растений с безрозеточным типом главного побега.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вехов В. Н. Культурные растения СССР. — М.: Мысль, 1978. — 2. Динова М. С. Структура, мощность и ритм развития дельфиниума при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 1, с. 43—55. — 3. Игнатьева И. П. О геофилии у стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. — Бот. журн. Л.: Наука, 1967, № 7, с. 944—950. — 4. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1983. — 5. Игнатьева И. П. Влияние площадей питания на онтогенез люпина гибридного. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 3, с. 68—80. — 6. Игнатьева И. П. Влияние площадей питания на ритм развития и морфологическую структуру люпина многолистного. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 1, с. 68—81. — 7. Коровкин О. А. Ритм развития и морфологические признаки картофеля при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 67—70. — 8. Левченко М. Ф. Структура, мощность и ритм развития мака голостебельного при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 2, с. 54—63. — 9. Мухомова Ю. И. Зеленые и пряные овощные культуры. — М.: Россельхозиздат, 1977.

Статья поступила 20 января 1987 г.