

Глава 1

РАЗВИТИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО АПЕКСА И ОРГАНОГЕНЕЗ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСЕЙ

1.1. Развитие вегетативного апекса

Борщевик Сосновского – многолетнее растение с монокарпическим жизненным циклом развития; плодоносит один раз, после чего отмирает. По классификации жизненных форм растений И.Г. Серебрякова (1962), он относится к У1 типу – монокарпическим травам, а по положению почек возобновления по отношению к почве – гемикриптофитам (Raunkiaer, 1934). Это крупное травянистое растение, его цветonoсный стебель в условиях Севера достигает 3–4 м в высоту и 10–12 см в диаметре. Листья борщевика сначала тройчатые (рис. 1), а затем перистосложные, имеющие по две пары боковых сегментов. Прикорневые и нижние стеблевые листья (пластинка вместе с черешком) достигают 1.5–2 м в длину (рис. 2).

В течение виргинильного периода растения борщевика проходят ряд этапов. При подзимнем посеве время появления проростков весной растянуто до 20 сут (lim 18.05–7.06), массовые всходы наблюдаются 20–25 мая. Вначале из микропиларного конца семени появляется корешок, затем гипокотиль и сближенные семядоли, выносящие иногда плодovую оболочку на поверхность почвы. Далее семядоли расходятся и располагаются параллельно земле. Проростки небольшие, длина их составляет 3–3.5 см (рис. 1). Через 7–12 сут (lim 26.05–13.06) разворачивается первый настоящий лист и главный корень начинает ветвиться (рис. 1). Растения переходят в новое возрастное состояние – всходов. Семядоли в этот период имеют 4–4.5 см в длину и 0.7 см в ширину. Первый лист при достижении максимальных размеров имеет длину 9.5–10, в том числе листовой пластинки 3.5 см, и в ширину 3.5 см. Листовые пластинки первых трех листьев нерасчлененные. Стержневой корень составляет 6.5 см. Через 7–12 сут (lim 6.06–24.06) появляется второй настоящий лист и через следующие 11 сут – 3-й лист (рис. 1). В этот период желтеют и отмирают семядольные листья. Растения переходят в ювенильное состояние, характеризующееся появлением новых листьев с расчлененной пластинкой.

В последующие 2–3 года жизни, а у некоторых экземпляров при достаточно загущенном стоянии – в 10–12 лет (Болотова, 1974; Медведев, 1974) у взрослого вегетативного растения из вегетативной почки образуются укороченный стебель и розетка листьев. По окончании виргинильного периода растение приступает к пло-

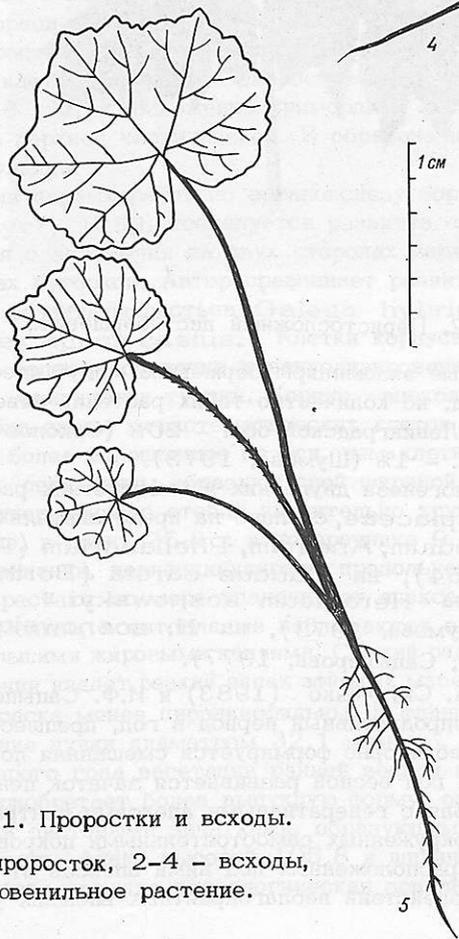
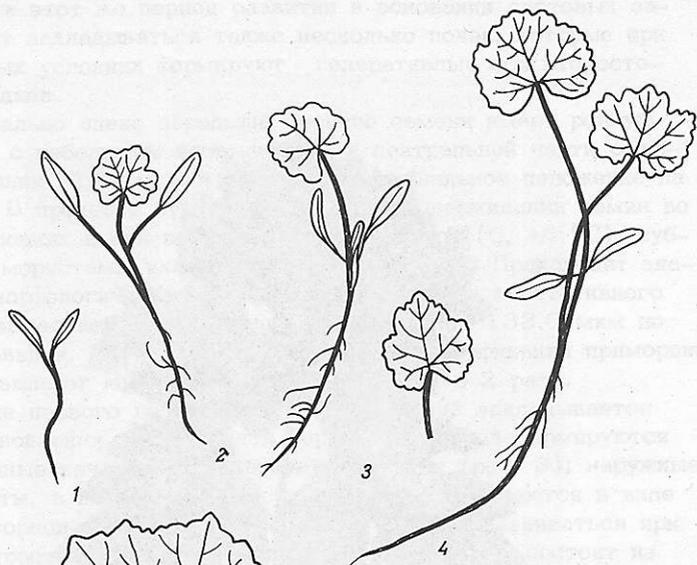


Рис. 1. Проростки и всходы.

1 - проросток, 2-4 - всходы,
5 - ювенильное растение.

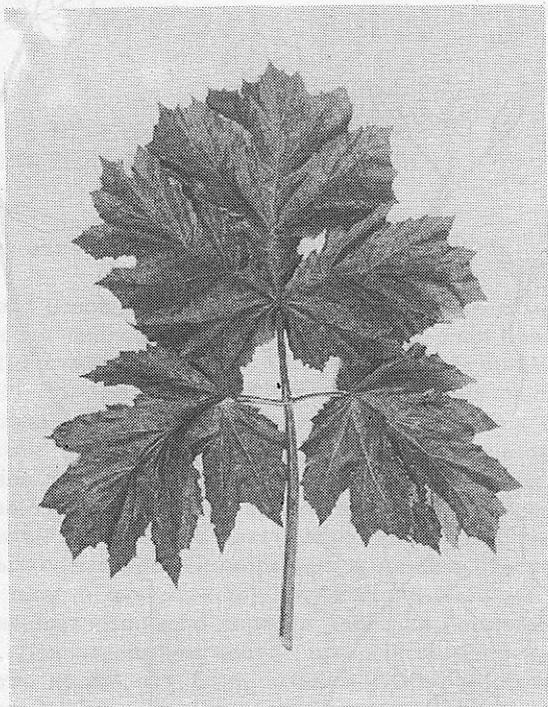


Рис. 2. Перистосложный лист борщевика.

ношению. Некоторые экземпляры борщевика могут цвести и плодоносить на 2-й год, но количество таких растений невелико: в Коми АССР – 2,5%, в Ленинградской обл. – 20% (Соколов и др., 1958), в Московской обл. – 1% (Шумова, 1973).

Описание органогенеза двулетних и многолетних растений, относящихся к сем. *Apiaceae*, сделано на представителях *Heracleum*, *Carum*, *Aegopodium*, *Anethum*, *Phellandrium* (Payer, 1853; Jochmann, 1854), на *Daucus carota* (Borthwick, 1931; Troll, 1949), на *Heracleum sosnowskyi* и *H. mantegazzianum* (Шумова, 1973), на *H. sosnowskyi* (Смольский и др., 1970; Сацыперова, 1977).

По данным Л.А. Скупченко (1983) и И.Ф. Сацыперовой (1984), при переходе в репродуктивный период в год, предшествующий плодоношению, на стеблекорне формируется смешанная почка, из которой на следующий год весной развивается зачаток центрального цветonoсного стебля с генеративными апексами центрального и боковых зонтиков, окруженных самостоятельными покрывами. Покровы – надежная защита расположенных под ними апексов от механических повреждений и воздействий неблагоприятных внешних условий. На

стеблекорне в этот же период развития в основании листовых зачатков могут закладываться также несколько почек, которые при благоприятных условиях формируют генеративные оси второстепенных порядков.

Первоначально апекс зародыша зрелого семени имеет ровную поверхность с небольшим возвышением в центральной части с шириной основания 124 мкм и занимает терминальное положение на гипокотиле. В процессе стратификации, при выдерживании семян во влажных условиях и при пониженной температуре (0, +4 °C), субапикальные меристемы включаются в органогенез. Происходят значительные морфологические и объемные изменения вегетативного апекса: он вырастает по высоте до 114 мкм при 133.6 мкм по ширине основания. Образовавшиеся к концу стратификации примордии листьев превышают конус по высоте более чем в 2 раза.

В течение первого года вегетации у растений закладывается почка возобновления конусовидной формы, в которой формируются многочисленные зачатки листьев будущего года (рис. 3); наружные — более развиты, а внутренние в основании апекса остаются в виде простых бугорков и валиков, начинающих активно развиваться при весеннем отрастании. Апекс, уплощенный по высоте, состоит из 3–4 слоев клеток; по ширине его основания (144 мкм) насчитывается 17–18 клеток. Заложение примордиев листьев у борщевика происходит в верхней части апекса. В образовании зачатков участвуют слои туники.

В одной из первых работ по органогенезу борщевика *H. barbatum* (Payer, 1853) исследуется развитие сложного листа, начинающееся с заложения на двух сторонах верхушки молодого стебля мелких бугорков. Автор сравнивает развитие сложного листа борщевика с развитием листьев *Galega hybrida*, *Acer platanoides*, *Vitex agnus castus*. Клетки корпуса изодиаметрические, имеют более толстые оболочки и вакуолизированную цитоплазму. Они крупнее, чем клетки туники. Корпус апекса отделен от укороченного стебля слоем меристематических клеток — инициалей сердцевин. Они более уплощенные по оси, чем клетки туники и корпуса. Инициали сердцевин образуют слой шириной 37.6 мкм. Клетки сердцевин укороченного стебля значительно крупнее, чем в апексе, проземжанные, в длину 25.8 и в поперечнике 9.4 мкм; они вытянуты в направлении, перпендикулярном продольной оси конуса, их размеры возрастают по мере удаления от апекса. Ядра клеток сердцевин мелкие, в цитоплазме наблюдаются значительная вакуолизация с большими жировыми каплями. Свежий разрез стеблекорня живого растения издает резкий запах эфирных масел. Клетки сердцевин при окраске менее пиронинофильны. К флангам апекса подходят проводящие пучки диаметром 32.1 мкм.

После второго года вегетации ранней весной вегетативный апекс борщевика приобретает более выпуклую форму, он уже окружен многочисленными листовыми зачатками, образующими над апексом небольшую полость. Апекс высотой 105.8 и шириной 282.0 мкм, в нем сохраняется прежняя гистологическая зональность. Клетки

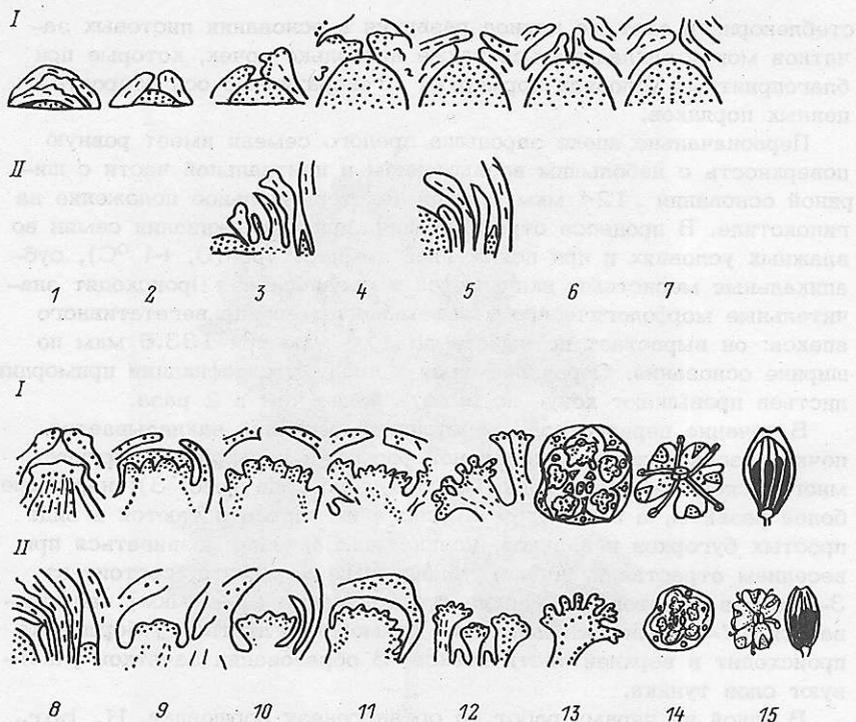


Рис. 3. Органогенез центрального и бокового зонтика.

1-7 - состояние апекса в виргинильный период: 1-4 - в конце 1-4-го года жизни, 5-7 - состояние апекса в зимние месяцы перед переходом в репродуктивный период; 8-15 - репродуктивный период: 8-10 - дифференциация осей соцветия (середина и конец мая), 11, 12 - дифференциация цветков (первая и вторая декады июня), 13, 14 - микро- и макроспорогенез, оплодотворение, развитие зародыша (июль), 15 - налив и созревание семян. I - центральный и II - боковой зонтики.

туники прямоугольной формы, размеры их: 11.9 мкм в длину и 9.2 мкм в поперечнике, часть клеток удлинена вдоль поверхности апекса, в клетках видны крупные округлые плотные ядра с крупными темноокрашенными ядрышками. Клетки туники имеют тонкие оболочки. В базальной зоне апекса туника сложена слоями более мелких клеток, чем в терминальной части. У этих клеток пиронинофилия цитоплазмы более высокая, ядра окрашиваются интенсивнее. Ядрышки по сравнению с ядрами других клеток крупные, диаметром 4.37-4.85 мкм. Это может свидетельствовать об активном протекании биосинтетических процессов в данной зоне апекса, где происходит формирование зачатков листьев. В центральной части апекса, под туникой светлая зона корпуса увеличивается по объему. Клетки его

изодиаметрической формы, с относительно толстыми оболочками, не имеют слоистого расположения. Ядра крупные, а ядрышки меньше по размеру, чем в тунике. Меристематические клетки инициалей сердцевины мельче клеток сердцевины, длина и ширина их составляют соответственно 21,1 и 9,1 мкм. Крупные (30,1x13,1 мкм) клетки сердцевины стеблекорня удлинены поперек оси апекса. Ядра по отношению к общему объему клеток небольшие. В клетках большие жировые капли в крупных вакуолях, которые оттесняют ядро к одной из стенок или окружают его со всех сторон. Прокамбиальные тяжи, подходящие к корпусу, состоят из 6-8 слоев узких прозенхимных клеток, причем обнаруживается четкая поперечная их рядность, являющаяся результатом строго ориентированного деления первичных клеток прокамбия перегородками, расположенными вдоль пучков, и характерной чертой строения ткани в основании зачатков листьев борщевика.

После третьего года вегетации осенью апекс побега представляет собой полусферическое, довольно массивное образование высотой 145,5 и шириной в основании 440,0 мкм. Туника многослойная. В корпусе - клетки изодиаметрической формы с толстыми оболочками, не имеют слоистого расположения. В субапикальной части наблюдается сеть широких прокамбиальных тяжей, подходящих к листовым зачаткам, а также к флангам апекса. В основании апекса ширина тяжей 58 мкм. Клетки сердцевины стеблекорня становятся более округлыми.

В годы, предшествующие репродуктивному периоду, т. е. у ювенильных и взрослых вегетативных растений, формируется вегетативный укороченный побег, на котором ежегодно наблюдается одна генерация листьев. Наиболее ускоренный их рост происходит в первой половине вегетации - в июне (Мойсеев и др., 1979). В июле рост растений замедляется и в начале августа приостанавливается при наличии 9-11 прикорневых листьев. В Московской и Ленинградской областях развиваются 2 генерации листьев - весенне-раннелетняя (май-начало июня) и летне-осенняя (вторая половина августа-начало сентября) (Шумова, 1969, 1973; Русакова, 1973; Сацыперова, 1984).

После четвертого года вегетации, в период перехода во флоральное состояние осенью вся смешанная почка куполовидной формы составляет по высоте 51 и по ширине основания 31 мм. Пластинка наружного листа имеет 14 мм в длину, наиболее развитая его часть - черешок, который образует влагалище, окружающее почку со всех сторон. Апекс полусферической формы, крупнее, чем у 3-летних растений, высотой 225,6 и шириной основания 554,0 мкм. Он окружен зачатками листочков, имеющими развитые пластинки. В терминальной части апекса туника 2-слойная. По краям апекса она мощнее, имеет 3 слоя, более интенсивно, чем на его вершине, окрашиваемых по Унна клеток. Корпус также становится больше, клетки его слабее окрашиваются и не образуют слоистости в расположении. Клетки инициального слоя округлые и крупнее, чем в тунике и корпусе.

Клетки сердцевины стеблекорня укрупнились. Цитоплазма их вакуолизирована и заполнена крахмальными зёрнами различных размеров. Клетки черешков внешних зачатков листочков слабо-пиронинофильные, крупные – длинная ось составляет 47,7, а поперечник – 38,6 мкм, неправильной округло-угловатой формы. В них слабо просматриваются ядра. В цитоплазме много крахмальных зёрен, одиночных или объединённых по 5–8 в глыбки. В некоторых клетках ядра сплошь окружены крахмальными зёрнами. В проваскулярных тяжах листочков сформированы спиральные сосуды 11,4–20,4 мкм в диаметре. Клетки самых молодых зачатков листьев имеют большую пиронинофилию, чем периферические.

В морфологическом отношении апекс у растений, перешедших в генеративный период, не отличается от апекса осеннего периода – он представляет собой куполообразный свод, окружённый зачатками листьев. По степени развития побега в зимующей почке перед уходом растения под снег можно с известной долей вероятности судить о сроках начала вегетации растений и прогнозировать сроки начала цветения (Головкин, 1973).

По Б.Н. Головкину (1973), растения, относящиеся к жизненной форме – травянистые многолетники, можно подразделить на: 1) раннецветущие, 2) среднелетнего цветения, 3) позднецветущие. К первой группе относятся растения, у которых в конце августа полностью сформированы микроспорангии, а в начале сентября появляется археоспорий; у растений второй группы почки закладываются намного позднее, чем у растений предыдущей группы, – в середине августа, они уходят под снег лишь с листовыми примордиями, а заложение цветочных бугорков происходит весной (конец апреля) следующего года; к третьей группе относятся растения, у которых закладка зимующих почек происходит значительно позже – в конце августа, под снег они уходят лишь с примордиями листьев, а заложение цветочных бугорков происходит у них во второй половине мая. В июне начинается дифференциация частей цветка, появляются зачатки тычинок.

По интенсивности прохождения органогенеза борщевика Сосновского в условиях средней подзоны тайги его можно отнести к 3-й группе, т. е. когда развитие репродуктивных структур укладывается в один вегетационный период года цветения. И, как отмечает Б.Н. Головкин (1973), зимний органический покой здесь является своего рода экологической границей между вегетативным состоянием почки и закладкой генеративных органов, этим качественным скачком, который проходит в своем развитии генеративная почка. Такое сокращение по времени органогенеза у борщевика Сосновского на Севере по сравнению с другими областями страны связано, по предложению Н.И. Вавилова (1931), с ускорением развития многих растений при продвижении их на Север.

роки закладки зимующей почки и степень дифференциации в нем побега осенью года, предшествующего цветению, не остаются неизменными в процессе интродукции (Головкин, 1973). Э.М. Шумова (1970, 1973, 1975) для условий Московской обл. обнаружила, что при переходе в генеративный период борщевика Сосновского в терминальной зимующей почке к концу ноября закладываются все основные части репродуктивного побега, верхушка которого представляет собой ось соцветия, дифференцированного до бугорков краевых простых зонтиков (краевых лопастей соцветия). Ранней весной на оси соцветия продолжается быстрая дифференциация осей простых зонтиков. И.Ф. Сацыперова (1977, 1984) для условий Ленинградской обл. установила, что осенью в смешанной почке у растений, перешедших в генеративный период, происходит изменение характера органообразовательной деятельности конуса нарастания. Наблюдается образование более удлинённых междоузлий, возникновение в узлах бугорков стеблевых примордиев и на верхушке зачатка побега — зачатка центрального зонтика. В марте происходит формирование центрального зонтика и зонтиков. В апреле в почках формируются зачатки цветков.

Осенняя дифференциация генеративной почки борщевика Сосновского и борщевика Мантегацци в Московской и Ленинградской областях по сравнению с Коми АССР происходит, вероятно, потому, что там намного длиннее вегетационный период, только к октябрю затухают процессы роста, а в Коми АССР это осуществляется в конце августа — начале сентября.

1.2. Органогенез генеративных осей

Весной (к середине мая) у экземпляров борщевика, перешедших к плодоношению, появляются над поверхностью почвы единичные листья длиной 4–5 см (рис. 4). В этот период терминальная почка плотно закрыта сверху зачатками листьев. Она имеет сложную структуру и содержит помимо наиболее крупного осевого ряд боковых конусов нарастания, окруженных самостоятельными покровными элементами. Осевой апекс представляет собой массивный зачаток центрального зонтика с цилиндрическим коротким основанием, диаметр которого составляет 633 мкм, и уплощенной верхней частью (рис. 3, 5).

В слоистой тунике первоначально осуществляется инициация бугорков — зачатков зонтиков — диаметром 170.0 и высотой 79.2 мкм. К середине мая закладываются около 20 зачатков бугорков зонтиков, разделяемых между собой узкой плотной зоной, состоящей из деформированных клеток. Клетки туники бокового зонтика мельче, чем осевого, и длинная сторона их составляет 12.8, а поперечник 10.4 мкм. В корпусе бокового зонтика клетки также мельче, чем в корпусе осевого. Как в боковых, так и в осевых зонтиках проявляется неоднородность

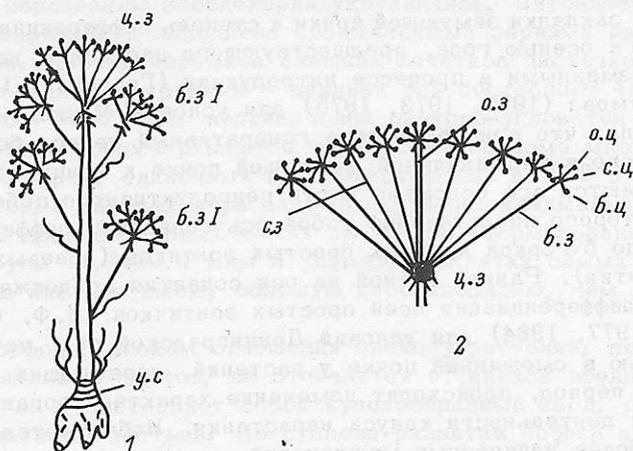


Рис. 4. Схематическое изображение растения и зонтика борщевика Сосновского.

1 - плодоносящее растение, 2 - центральный зонтик. б. з - боковой зонтик, б. з I - боковой зонтик I порядка, б. ц - боковой цветок (периферический цветок), о. з - осевой зонтик, о. ц - осевой цветок, с. з - срединный зонтик, с. ц - срединный цветок, у. с - укороченный стебель, ц. з - центральный зонтик.

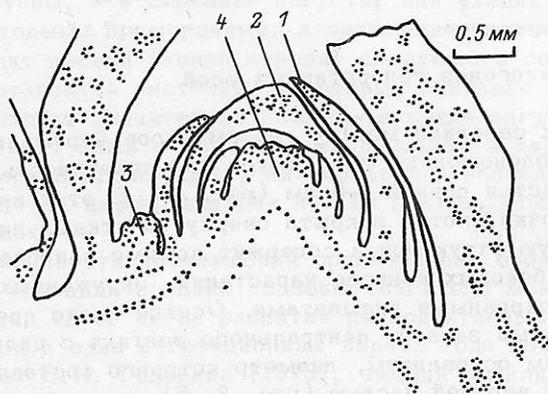


Рис. 5. Продольный срез почки 4-летнего растения борщевика Сосновского в период начала дифференциации зонтиков (15 мая).

1 - зачатки листьев, 2 - зачатки покрывальца, 3 - апекс бокового и 4 - апекс центрального зонтиков.

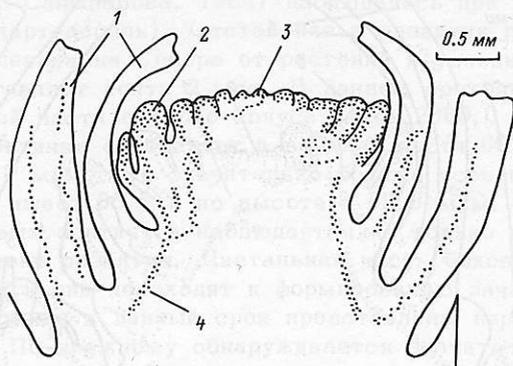


Рис. 6. Продольный срез зачатка центрального зонтика (30 мая).
Зачатки: 1 – покрывальца, 2 – боковых зонтичков и 3 – осевых зонтичков, 4 – проваскулярные пучки.

клеточной структуры корпуса. Наряду с участками, сложенными изодиаметрическими клетками, встречаются прозенхимные элементы, являющиеся прокамбиальными инициалами. Особенно хорошо они выражены в зачатке бокового зонтика. Клетки бугорков (зачатков боковых зонтичков) наиболее пиронинофильны. Таким образом, периферические зонтички с момента заложения и при последующем росте опережают в развитии осевые зонтички.

К апексу подходят хорошо развитые прокамбиальные тяжи, составляющие по ширине 49.4 мкм и состоящие из узких прозенхимных клеток. В некоторых пучках наблюдаются первичные элементы ксилемы – спиральные сосуды диаметром 11.8 мкм. Клетки сердцевины стеблекорня крупные, изодиаметрической формы.

К данному сроку формируется также зачаток бокового зонтика. Он намного меньше (390.0 мкм по диаметру) и значительно отстает по развитию от центрального зонтика. Клетки бокового зонтика крупные.

К концу мая над поверхностью почвы появляются 3–4 листа в длину 10–12 и в ширину 7 см. Верхняя часть центрального зонтика расширяется до 2024.0 мкм. Расширение зачатка происходит за счет закладки новых зонтичков, которых на медианном сечении стало 11, а всего на конусе – около 95. Самые крупные боковые зачатки зонтичков составляют по диаметру 308.0 и по высоте – 369.6 мкм (рис. 6).

Осевые бугорки зачаточных соцветий отстают в развитии, они мельче – диаметр 149.6 и высота от 52.8 до 88.0 мкм – и имеют округлую форму, а боковые – цилиндрические, с расширяющейся верхней частью. Центростремительный характер заложения зачатков зонтичков обуславливает их неодинаковую

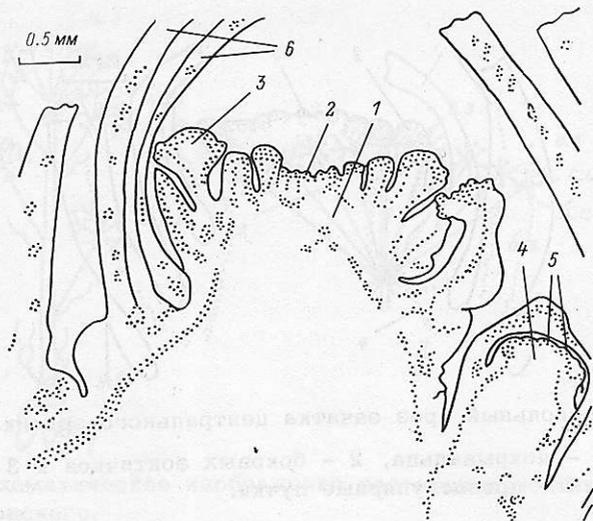


Рис. 7. Продольный срез верхушки побега борщевика Сосновского в период начала дифференциации цветков (9 июня).

1 - центральный зонтик, 2 - осевой зонтичек, 3 - боковой зонтичек с инициальными бугорками периферических цветков, 4 - боковой зонтик, 5 - зачатки зонтичков бокового зонтика, 6 - покрывальца.

степень развития. В зачатках зонтиков проводящий цилиндр сложен узкими прозенхимными клетками, в нем также встречаются постоянные элементы ксилемы и флоэмы. Нижележащие клетки сердцевины активно делятся перегородками, перпендикулярными оси апекса, что обуславливает удлинение их в этом же направлении.

Вторая половина мая характеризуется активным органогенезом генеративных структур. Апекс к этому времени становится более плоским, широким, увеличиваются его высота и площадь поверхности, расширяется диаметр инициальной зоны в верхней части. Боковые зонтики находятся на ранних этапах органогенеза, в них апекс еще не дифференцируется на зачаточные бугорки зонтичков. Диаметр его составляет 452,0, а высота - 379,0 мкм.

В начале июня у растений насчитывается 6-7 прикорневых листьев, длина которых колеблется от 30 до 33 см. Цветonoсный стебель по высоте еще не выходит за сферу листьев. Осевой апекс, из которого развивается центральный зонтик, полностью дифференцирован на зачатки зонтичков (рис. 7). На продольном сечении их число достигает 13, а всего на конусе их насчитывается 120. Идентичное состояние зачатка репродуктивного побега в Московской и Ленинградской областях (Шу-

мова, 1973; Сацыперова, 1984) наблюдалось при подземном развитии (март-апрель). Отставание в развитии генеративного побега борщевика на Севере от растений в условиях этих областей составляет почти 2 мес. В данном состоянии диаметр терминальной части осевого конуса равен 2660,0 мкм. Диаметр краевого зонтика составляет в верхней части 607,0, а по высоте - 624,0 мкм, что значительно больше осевого, который в диаметре имеет 96,8 и по высоте - 52,8 мкм. Отличие краевых и осевых зонтиков наблюдается не только в размерах, но и в степени развития. Дистальная часть боковых зонтиков расширяется и они переходят к формированию зачатков цветков. Осевые зонтики в данный срок представлены нерасчлененными бугорками. По-прежнему обнаруживается значительная окрашиваемость пиронином цитоплазмы клеток дистальной части бугорков за счет высокой концентрации в них рибонуклеиновой кислоты. Между бугорками цветков, так же как и ранее между зачатками зонтиков, обнаруживается зона узких сдавленных клеток. Клетки туники бугорков осевых зонтиков мельче, чем в корпусе. Клетки сердцевинны, расположенные под корпусом в боковом зонтичке, крупные, изодиаметрической формы, имеют меньшую пиронинофилию, чем в тунике и корпусе, но большую, чем в сердцевинной паренхиме несущей оси зонтика. Клетки оси зонтика крупные, прямоугольного сечения, с большим количеством крахмальных зерен. В проводящем цилиндре этой зоны сформированы структурные элементы ксилемы и флоэмы.

К концу первой декады июня зачаток бокового зонтика значительно отстает по развитию от зачатка центрального зонтика. Дифференциация на бугорки зонтиков наблюдается только на периферии зачатка зонтика. Диаметр последнего в апикальной части составляет 774,0 мкм, сверху он окружен влагалищами черешков зачаточных листьев.

Во второй половине июня длина прикорневых листьев у растений равна 115-120 см, а длина цветоносного стебля, еще не вышедшего за сферу листьев, - 17 см. К этому времени происходит полная дифференциация зонтиков центрального зонтика на зачатки цветков (рис. 8). Следует отметить, что для зонтиков борщевика характерно наличие листочков обертки. По количеству и форме они весьма разнообразны у различных видов, о чем довольно подробно сообщает И. Ф. Сацыперова (1984). Первоначально они появляются в виде бугорков и составляют круг, в центре которого закладываются бугорки - рудименты цветков (Payer, 1853). Цветки борщевика раздельнолепестные, обоеполые, а также функционально мужские и женские; в условиях Севера встречаются только обоеполые. В центре зонтика цветки актиноморфные, а краевые - зигоморфные (рис. 9). Чашечка сильно редуцированная, 5-зубчатая. Венчик 5-лепестный. Тычинок 5. Плодолистников 2. Во второй половине июня наиболее развиты боковые зонтики центрального зонтика. Высота зонтика с осью - 3,52 и диаметр - 1,36 мм. Высота краевых

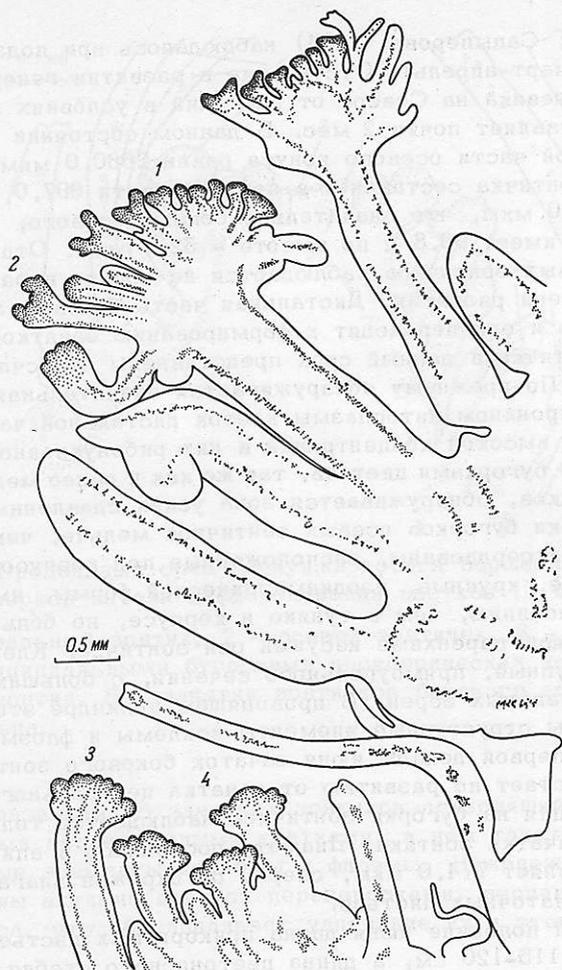


Рис. 8. Продольный срез центрального и бокового зонтиков (21 июня).

1 - зонтичек центрального зонтика, 2 - зачаток цветка, 3 - боковой и 4 - осевой зонтички бокового зонтика.

цветочков с цветоножкой - 528.0, а ширина - 352.0 мкм, они морфологически дифференцированы в большей мере, чем осевые, и расположены на более длинной цветоножке. В цветке закладываются два concentрических круга структур. Наружный круг представляет собой зачатки чашелистиков, внутренний - наиболее крупные, округлые в медианном сечении зачатки венчика. На внутренней стороне основания зачатков венчика начинается заложение структур андроеца. Центральная часть цветка плоская,

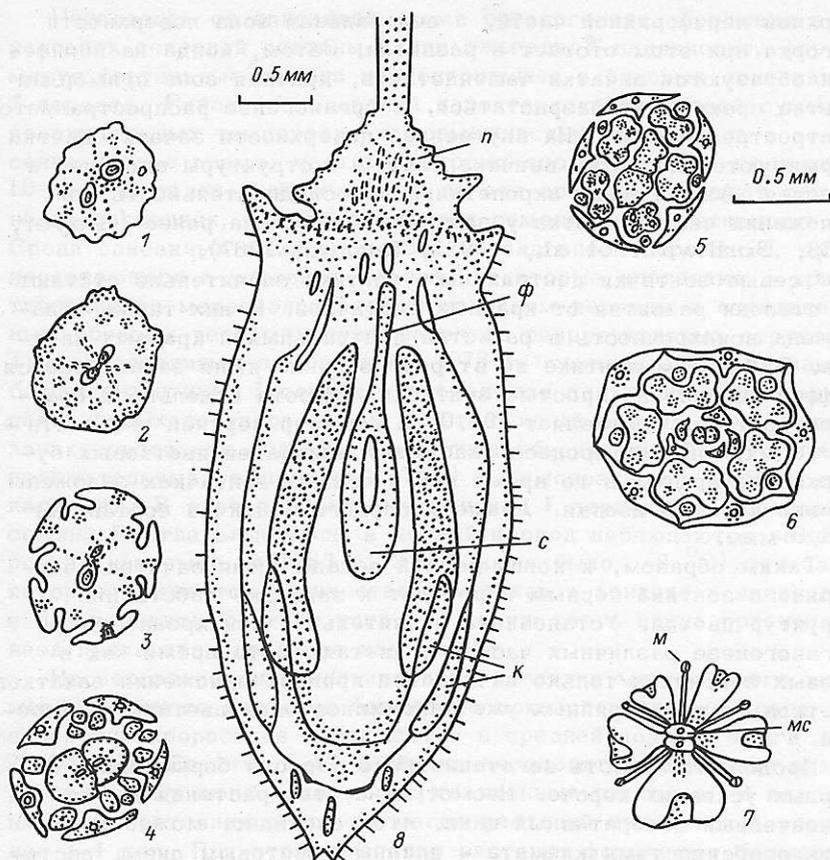


Рис. 9. Схема цветка и развивающегося мерикарпия.

1-6 - поперечные срезы цветка, 7 - схематический рисунок цветка, 8 - продольный разрез мерикарпия. к - эфирномасляные каналы, м - микроспорангий, мс - мегаспорангий, п - подстолбие, с - семяпочка, ф - фуникулус.

находится в углублении между заложенными структурами. При обсуждении вопроса органогенеза зонтичных приводятся данные (Jurica, 1922), объясняющие происхождение „чашевидного примордия“ из чашевидной полости. Осевые цветки бокового зонтика центрального зонтика значительно отстают по развитию от краевых и составляют по ширине 158.4, а по высоте - 200.9 мкм. У них очень короткая цветоножка, а зачаток цветка имеет вид простой чашечки с небольшим углублением.

Рассматривая характер заложения структур цветка, можно отметить следующую очередность. Вначале бугорок цветка удлиняется, затем происходит интенсивное разрастание его

верхней периферийной части, а центральная зона поверхности бугорка при этом отстает в развитии. Затем, когда на периферии образуются зачатки чашелистиков, краевая зона примордия цветка прекращает разрастаться, и органогенез распространяется центrostремительно. На внутренней поверхности зачатка цветка формируются лепестки венчика, затем — структуры андроеца и гинецея. Аналогичная акропетальная последовательность при заложении частей цветка у зонтичных отмечена ранее (Payer, 1853; Borthwick et al., 1931; Кордюм, 1967).

Осевые зонтички центрального зонтика значительно отстают по степени развития от краевых зонтичков. В них также обнаружена асинхронность в развитии центральных и краевых цветков. В боковом зонтике во второй половине июня заканчивается дифференциация на простые зонтички. Высота отдельного краевого зонтика составляет 792.0, а диаметр верхней его части — 589.6 мкм. В них процесс заложения инициалей цветковых бугорков завершен, в то время как в осевых зонтичках заложены только краевые цветки. Диаметр осевого зонтика составляет 528.0 мкм.

Таким образом, к концу первой декады июня зачаток центрального зонтика первым переходит к закладке собственно структур цветка. Установлена значительная асинхронность в органогенезе различных частей соцветия. В то время как в осевых зонтичках только начинается процесс заложения зачатков цветков, в периферийных уже заложилась околоцветник и андроеца.

Продолжительность вегетационного периода борщевика в северных условиях короче. Несмотря на это, растения имеют законченный генеративный цикл, что, очевидно, можно объяснить особенностями климата — длинным световым днем, достаточным количеством влаги, отсутствием солнечного перегрева, преобладанием рассеянной солнечной радиации (Агроклиматический справочник, 1961).

В результате изучения особенностей органогенеза борщевика Сосновского, интродуцированного в среднюю подзону тайги, обнаружено существенное различие по времени наступления и продолжительности протекания ряда этапов развития по сравнению с другими географическими районами.

Появление бугорков зонтичков на центральном зонтике в условиях Севера происходит значительно позже (середина апреля), чем в Московской и Ленинградской областях, — с осени, т. е. в ноябре. Структуры цветков дифференцируются к концу июня, а в упомянутых ранее областях — в марте-апреле.

Для представителей зонтичных характерен центrostремительный порядок заложения частей цветков и соцветий (Payer, 1853; Borthwick et al., 1931), что также наблюдается у борщевика, произрастающего в условиях Севера. В то же время в масштабе всего цветоносного стебля наблюдается базипетальный порядок дифференциации соцветий.

Развиваясь по описанной схеме органогенеза, борщевик в условиях северной подзоны тайги ежегодно* плодоносит, формируя фертильные семена на центральных и боковых зонтиках I порядка. Район исследований характеризуется низкой суммой положительных температур и возможностью заморозков в весенне-летнее время, частота которых составляет 3-4 года из 10 лет. В связи с этим иногда не все зонтики образуют семена на растениях, отчего снижается семенная продуктивность. Среди описанных нами процессов органогенеза борщевика, произрастающего в условиях Севера, некоторые протекают в критические по метеорологическим условиям периоды и определенным образом детерминируют развитие репродуктивных структур. Так, с весенними заморозками 1978 г. совпала дифференциация боковых зонтиков I порядка, проходящая позже дифференциации центральных зонтиков. Весь вегетационный период этого года характеризовался недостаточной теплообеспеченностью (сумма положительных температур 1478 °) с заморозками в первую декаду мая. В этот год боковые зонтики I порядка не образовали семян. В отдельные годы в летний период наблюдаются заморозки (например, в 1983 г. 21-22 июня было -9 °С), из-за которых снижается количество зонтиков в зонтике и цветков в них в зависимости от того, на какую часть цикла органогенеза приходится действие заморозков.

Исследование онтогенетического развития многолетнего кормово-силосного растения борщевика показало, что массовое появление проростков наблюдается в средней подзоне тайги 20-25 мая. Спустя 7-12 дней они переходят в состояние всходов. К концу июня появляются ювенильные растения. В виргинильном состоянии основная масса растений находится в течение 3-4 лет. При этом ежегодно растения формируют большое количество прикорневых розеточных листьев и мощный стеблекорень. Апекс в это время значительно изменяется по структуре и величине. При переходе в генеративное состояние он достигает наибольших размеров. Дифференциация его на бугорки простых зонтиков начинается ранней весной в год плодоношения и проходит в центростремительном порядке.

* Наиболее оптимальный способ сева борщевика на Севере - гнездовой. В гнездо высевается 25-40 семян. Прорастание семян и цветение растений происходят одновременно и растягиваются на ряд лет. Поэтому на участке, засеянном гнездовым способом, встречаются ежегодно, начиная с 3-4 года, как плодоносящие особи, так и находящиеся на различных этапах виргинильного периода.