

Глава 2

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

2.1. Микроспорогенез

2.1.1. Формирование микроспорангия

Н.И. Вавилов (1966) говорил, что важнейшие культурные объекты должны в ближайшее время быть изучены в отношении биологии цветения, апогамии, проявления самостерильности и самофERTильности. Теория селекционного процесса требует этих знаний. А так как селекцией боршевика еще предстоит заниматься, поскольку выполнен только первый этап — переселение растений в новые условия, то необходимы знания особенностей его репродуктивной биологии, в том числе сроков созревания и периода активности пыльцы и пестика, микро- и макроспорогенеза, гаметофитогенеза и эмбриогенеза в конкретных условиях выращивания данной культуры.

У растений, перешедших в репродуктивный период, после схода снега появляются прикорневые листья. Они интенсивно разрастаются, и к середине июня формируется розетка из 6–7 листьев, достигающих вместе с черешком в длину 90–120 см. В этот период происходит развитие структур зонтиков и зонтиков из терминального перезимовавшего апекса. Первоначально наибольшей степени развития достигают осевые зонтики.

В различные годы сроки наступления одноименных фаз развития растений могут отличаться по времени на 10–15 сут в зависимости от погодных условий.

Известно, что представители сем. *Apiaceae* характеризуются протандричностью (Пономарев, 1960; Даскалова, 1977; Шумова, 1977). Э.М. Шумова (1970) для боршевика Сосновского отмечает, что тычиночная и пестичная фазы в нем строго разграничены и между ними имеется достаточно большая — от 1 до 5 сут — пауза. Такая периодичность фаз характерна как для отдельного цветка, так и для всего сложного зонтика, который проходит сначала тычиночную, а потом пестичную фазы. А.Н. Пономарев (1960) также указывает на более строгую синхронность в раскрывании цветков одного зонтика; созревание рылец столбиков цветков зонтика происходит лишь тогда, когда тычинки отпали у всех цветков зонтика, что полностью исключает самоопыление в пределах одного зонтика. Развитие цветков в зонтиках и зонтиков в зонтике также происходит неодновременно: вначале распускаются краевые зонтики и цветки, а позже — центральные.

Продолжительность цветения центральных зонтиков боршевика Сосновского в Кomi АССР — 18–25 сут, боршевика Лемана (Темирбеков, 1974) в Ленинградской обл. — 20 сут, а боко-

вых зонтиков I и II порядков - 17 сут. Дифференциация частей цветка идет в акропетальной последовательности: вначале появляются зачатки чашелистиков, затем - лепестков венчика, микроспорофиллов и последними закладываются меристематические бугорки макроспорофиллов. Подобный способ образования частей цветка был отмечен в работе по боршевику - *Heracleum barbatum* (Payer, 1853). В условиях Коми АССР боршевик на раннем этапе развития зонтиков (в начале второй декады июня при сумме положительных температур 420,4°) имеет цветки, представленные бугорками диаметром 0,8 мм в краевых зонтичках и едва наметившимися бугорками в центральных зонтичках. По-видимому, этим объясняется асинхронность развития цветков в различных частях зонтиков и зонтичков.

Активное развитие растений в этот период сопровождается дифференциацией цветка. Следует отметить, что начиная с ранних этапов развития микроспорофилла и вплоть до образования двуклеточных микроспор растения боршевика характеризуются максимальным нарастанием надземной массы.

Появившиеся в акропетальной последовательности после бугорков чашелистиков и лепестков венчика зачатки тычинок быстро разрастаются. Вскоре в центре каждой из четырех лопастей бугорка микроспорофилла обнаруживаются более крупные клетки первичного археспория, окруженные относительно однородными меристематическими клетками зачатка микроспорангия и эпидермисом. Клетки первичного археспория увеличиваются в размерах и после митотического деления образуют вторичный археспорий и слой периетальных клеток (по терминологии Шнарфа, 1931). К концу второй декады июня в срединных цветках срединных зонтичков центрального зонтика наблюдается дифференциация стенки микроспорангия на эпидермис и париетальный слой. Клетки париетального слоя прямоугольной формы. Ядра крупные, занимают большую часть клеток, с ядрышком сферической формы, лежащим в центре ядер. Далее в результате периклинального деления клеток париетального слоя образуются два слоя клеток (табл.-вкл. Г, А-Г). Разделившиеся клетки париетального слоя формируют кнаружи субэпидермальный слой, который впоследствии становится фиброзным, а внутрь - слой, окружающий клетки вторичного археспория. Этот внутренний слой в результате деления образует тапетум и средний слой. Для зонтичных характерно образование только одного среднего слоя клеток стенки микроспорангия (Кордюм, 1967).

Самый внутренний выстилающий слой стенки микроспорангия, прилегающий к спорангальной ткани, - тапетум - у боршевика представлен одним слоем клеток. Клетки тапетума наиболее крупные из всех трех слоев стенки микроспорангия, образованных к концу второй декады июня, прямоугольные, интенсивно окрашенные, вытянуты в антиклинальном направлении. На ранних этапах развития клетки одноядерные. Ядра крупные, с одним большим ядрышком. Цитоплазма относительно плотная.

Тапетум не образует однородного кольца вокруг археспориальной ткани. Со стороны эпидермиса клетки тапетума располагаются в один слой и имеют более правильную форму, а со стороны связника они расположены в два нерегулярных слоя.

У боршевика обнаруживается диморфизм тапетума, что характерно и для других представителей семейства зонтичных (Кордюм, 1987). Это объясняется образованием париетального слоя только со стороны эпидермиса (Модилевский, 1953, 1958; Эсау, 1953; Магешвари, 1954).

В клетках вторичного археспория возрастает количество цитоплазмы, значительно увеличивается объем ядер, имеющих в центре по одному сферическому ядрышку; затем формируются материнские клетки микроспор. Микроспороциты по сравнению с другими клетками микроспорангия более крупные, в диаметре 19.4 мкм, изодиаметрические.

Клетки поверхностного эпидермального слоя микроспорангия вытянуты вдоль оси пыльника. Делятся они в антиклинальном направлении. По мере увеличения микроспорифила клетки эпидермиса еще более удлиняются. Ядра их мелкие. Цитоплазма светлая, содержит много вакуолей. Многие ядра эпидермальных клеток находятся в состоянии деления.

К концу третьей декады июня при сумме положительных температур 620° общая протяженность краевого зонтичка с осью составляет 35, а центрального - 13 мм. Бутоны в краевом зонтичке имеют диаметр 2, а в центральном - 1.3 мм, они еще не распустились, но кончики лепестков венчика уже выдвинулись между лепестками чашечки. В центральном зонтичке бутоны полностью закрыты. При препарировании бутона отделяются пять пыльников на очень коротких тычиночных нитях. Длина пыльника в бутоне бокового зонтичка 1.0, а центрального - 0.6 мм. Пыльник 4-гнездный, с полностью сформированной 4-слойной стенкой микроспорангия. В таком состоянии пыльника клетки эпидермального слоя овально-вытянутые, 20.4 мкм по длинной стороне и 9.1 мкм в поперечнике, со светлой цитоплазмой и ядром, вытянутым вдоль длинной стороны. Субэпидермальный, дифференцирующийся в дальнейшем в фиброзный слой имеет вытянутые клетки, утолщения их оболочек, характерные для более зрелых пыльников, еще не образовались. Нижележащий средний слой состоит из узких вытянутых вдоль оси пыльника клеток.

К моменту полного формирования стенки микроспорангия во внутреннем тапетальном слое проходит активное деление ядер в периклинальном направлении. Ядра делятся по типу нормального митоза. В период анафазы и телофазы наблюдалось отставание хромосом с последующим образованием мостов. В результате деления все тапетальные клетки становятся двуядерными и вытягиваются в антиклинальном направлении. Таким образом, у боршевика, как и большинства представителей семейства зонтичных, формирование стенок микроспорангия происходит в

центробежной последовательности (Häkansson, 1923; Магешвари, 1954; Батыгина и др., 1963; Кордюм, 1967) – дифференциация париетального слоя происходит в центробежном порядке, тапетум – производное париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия состоит из четырех слоев.

2.1.2. Мейоз

К началу третьей декады июня, в период редукционного деления материнские клетки микроспор достигают в диаметре 29.5 мкм, их ядра – 13.6, а ядрышки – 3.2 мкм.

В процессе прохождения пролептонемы профазы I деления хромосомы чрезвычайно тонкие и с трудом различимы. В следующей стадии профазы I – лептонеме (табл.-вкл. II, А) – хромосомы просматриваются четко, как тонкие, так и утолщающиеся, имеющие вид длинных нитей с хромомерами. Хромосомы в этой стадии распределены по всему объему ядра. На стадии зигонемы наблюдается начало конъюгации гомологичных хромосом. В период пахинемы нити хромосом заметно укороченные и толстые, и, поскольку закончился процесс конъюгации, количество хромосом стало вдвое меньше (табл.-вкл. II, Б). Образуются 11 бивалентов, каждый из которых представляет двойную структуру, или тетраду, состоящую из двух продольно соединенных гомологичных хромосом. В момент прохождения стадий профазы первого деления мейоза пыльник некоторых цветков был 4-гнездным и составлял 430.9 мкм в ширину и 528.0 мкм в высоту. Отмечено отсутствие синхронности в прохождении стадий мейоза в одном микроспорофилле. Так, например, если материнские клетки микроспор одного микроспорангия находились на стадии зигонемы профазы I, то микроспоры другого уже приступали к анафазе I и к телофазе I деления.

В период прохождения диплонемы в клетках наблюдаются кольцевидные хромосомные структуры, которые возникают в результате образующих их хиазм. В период метафазы I в материнских клетках в световом микроскопе ядерные оболочки не видны (табл.-вкл. II, В-Е). После второго мейотического деления общий протопласт клетки путем одновременного образования в нем перегородок (симультанный тип) разделяется на тетраду микроспор.

Процессы микроспорогенеза борщевика аналогичны другим зонтичным, образование тетрад микроспор у которых происходит по симультанному типу (Häkansson, 1923; Gupta, 1964a, 1964b; Кордюм, 1967). Однако Е.Л. Кордюм (1967) отмечает для *Chaerophyllum aromaticum* сукцессивный способ тетрадообразования. Микроспоры в тетрадах располагаются тетраэдрически. Разъединившиеся микроспоры борщевика округлой формы, с ядром, расположенным в центре клетки. Перед нача-

лом деления ядро одноядерной микроспоры обычно находится у одного из полюсов микроспоры. Тетрады микроспор увеличиваются в размерах, достигая в диаметре 68.1 мкм. Микроспоры в тетрах по форме напоминают тетраэдр с закругленными ребрами. Образовавшиеся четыре микроспоры (табл.-вкл. II, Ж) вскоре распадаются. Нераспавшихся тетрад не наблюдалось.

У всех без исключения исследованных видов зонтичных деревьев генеративная клетка происходит еще в пыльцевых зернах, в пыльниках. Зрелые пыльцевые зерна эллипсоидальной формы, 3-клеточные, с вегетативным ядром и двумя спермиями (Palival, 1950; Кордюм, 1967).

2.1.3. Развитие пыльцевого зерна

Первое и второе деления мейоза в материнских клетках микроспор проходят в течение 6-7 сут и к концу третьей декады июня при достижении суммы положительных температур 683° в срединных цветках срединных зонтиков осевого зонтика образуются одноядерные микроспоры. При этом длина краевого зонтичка вместе с осью составила 42, а центрального - 20 мм. Краевые цветки краевого зонтичка полураспустившиеся; бутоны центральной части краевого зонтичка и все бутоны центрального зонтичка еще не начинают раскрываться. Диаметр краевого цветка краевого зонтичка - 4, а центрального - 3 мм. Диаметр бутонов центрального зонтичка - 3 мм.

Одноядерная микроспора в экваториальной части имеет в ширину 18.2-22.7 и в длину - 34.1-38.9 мкм. Вся центральная часть микроспоры занята большой вакуолью, оттесняющей ядро в один из ее концов; ядро сферической формы, диаметр его 10.2 мкм, ядрышко крупное, в диаметре 3.4 мкм (табл.-вкл. II, 3).

Средний слой стенки микроспорангия существует с момента образования вторичного археспория и до формирования тетрад. К периоду образования одноядерной микроспоры клеточная структура стенки микроспорангия сохраняется только у трех слоев - эпидермиса, фиброзного слоя и тапетума (табл.-вкл. II, К). Клетки среднего слоя облитерируют, клетки эпидермиса сжимаются, хотя и сохраняют свою индивидуальность.

К концу июня в срединных цветках срединных зонтиков осевого зонтика происходит митотическое деление ядра одноядерной микроспоры и образуются генеративная и вегетативная клетки (табл.-вкл. II, И). Одна из них, меньшая, - генеративная клетка - имеет средний диаметр 6.2 мкм, другая - вегетативная клетка - занимает остальную часть пыльцевого зерна, с крупным сферическим ядром и ядрышком также сферической формы и диаметром 3.4 мкм. В некоторых микроспорах вся генеративная клетка по размеру равна ядру вегетативной клетки. В течение следующих 7-9 сут, т. е. к концу первой декады июня, в пыльцевом зерне

происходит сперматогенез, раскрытие пыльца (Сурикова, 1976).

Установлено, что пыльца в том же виде вторично дружит на формируемых генеративных зернах (Сурикова, 1976).

На борщевиках по радиусу дтма в пр.

2.

На центре развивающихся спор хождение сторона с цитосфера будущих Разрывах

Использование центра с угловыми гетероцита

происходит второе деление, в результате чего образуются два спермия. Следовательно, созревшие пыльцевые зерна к моменту раскрытия микроспорангии становятся 3-клеточными. Аналогичный порядок спермиогенеза отмечен в исследованиях Е. Л. Кордюм (1967) у других видов зонтичных.

Существует значительная вариабельность формы спермииев в пыльцевых зернах как в разных пыльниках, так и в одном и том же: встречались спермии серповидной формы, а также в виде запятой; округлые спермии обнаруживаются вскоре после второго деления. Положение спермииев по отношению друг к другу и к вегетативному ядру самое различное. Разнообразие формы спермииев объясняется асинхронностью в делении генеративных клеток различных пыльцевых зерен. Аналогичные результаты получены в работах В. А. Поддубной-Арнольди (1964, 1976) и других авторов.

Установлено (Скупченко и др., 1973б, 1980), что от недифференцированного бугорка микроспорофилла до формирования мужских гамет у борщевика Сосновского в районе средней подзоны тайги проходит 25–30 сут, когда сумма положительной температуры составляет 890–930°. В результате образуется нормально развитый мужской гаметофит, отмечен высокий процент fertильности пыльцевых зерен борщевика.

На основе изучения параметров пыльцевых зерен 8 видов борщевика, интродуцированных в Коми АССР, установлено, что по размерам их можно отнести, согласно классификации Г. Эрдтмана (1956), к группе крупных, размеры которых варьируют в пределах 50–100 мкм.

2.1.4. Особенности микроспорогенеза в цветках центрального и бокового зонтиков I порядка

Наблюдаемая асинхронность заложения зачатков зонтиков центральных и боковых зонтиков сохраняется при последующем развитии в них цветков, в том числе и при прохождении микроспорогенеза. Поэтому по характеру и особенностям его прохождения в различных частях соцветий можно судить, с одной стороны, о степени асинхронности и продолжительности процесса цветения в них, а с другой – выяснить, в какой мере на цитологическом уровне изменяется степень развития мужской сферы, которая в конечном итоге косвенно связана с качеством будущих семян, сформированных в зонтиках различных порядков. Развитие пыльцы и ее fertильность изучали на последних этапах развития пыльников.

К концу июля в краевых бутонах периферических зонтиков центрального зонтика микроспорангии имели пыльцевые зерна с утолщенной экзиной, содержащие генеративную клетку и вегетативное ядро. Они располагались в области пор или в других частях (последнее встречается чаще). В центральных бутонах этого же зонтичка встречались щуплые микроспоры с

тонкой экзиной и одним ядром, расположенным в центре; дальше они не развивались.

В этот же период в боковых зонтиках I порядка, в периферических бутонах краевых зонтиков обнаружены тетрады микроспор различной степени развития. Например, по отношению к общему числу тетрад микроспор одного пыльника имелись три их фазы: 1) тетрады, только что образовавшиеся после второго деления мейоза, - 34%; 2) тетрады со значительным утолщением оболочек микроспор - 45%; 3) распавшиеся тетрады микроспор - 21%.

В осевых бутонах краевых зонтиков в этот же срок наблюдения были обнаружены микроспороциты только в фазе первого деления мейоза - пахинеме и зигонеме. В периферических бутонах-осевых зонтиков боковых зонтиков обнаружены микроспороциты в метафазе II, а в микроспорангиях центральных бутонах микроспороциты находятся на начальных стадиях профазы I деления.

Таким образом, в процессе формирования мужской генеративной сферы цветков всего растения наблюдается значительная асинхронность развития. Одновременно можно видеть микроспороциты, находящиеся на начальных стадиях мейоза, и единичные двуядерные микроспоры с утолщенной экзиной.

Микроспорогенез у борщевика протекает быстро и через 4 сут, к следующему наблюдению, были обнаружены существенные изменения в состоянии спорогенных структур.

В периферических бутонах краевых зонтиков центральных зонтиков в микроспорангиях в большинстве содержатся микроспоры с двумя четко разграниченными клетками: меньшего размера - генеративной, с маленьким ядром, и большой - вегетативной, с крупным ядром. Генеративная клетка четко отделена оболочкой от вегетативной. Микроспоры в осевых бутонах этих зонтиков одноядерные. Ядра крупные, готовятся к делению. Экзина утолщенная. В краевых цветках осевых зонтиков микроспоры в основном одноядерные, единично встречаются двуядерные. В центральных бутонах этих зонтиков микроспоры все одноядерные.

В боковых зонтиках I порядка краевые бутоны периферических зонтиков содержали уже освободившиеся из тетрад микроспоры с одним ядром, расположенным в центре или на расстоянии от него. Экзина почти полностью сформирована. В центральных бутонах этих зонтиков также обнаружены микроспоры, освободившиеся из тетрад, очень шуплые, экзина слабо утолщена. Микроспоры одноядерные и содержат по одному ядрышку. Постоянного места расположения ядра не установлено, оно встречается в разных частях микроспоры.

В краевых бутонах центральных зонтиков обнаружены одноядерные микроспоры. В некоторых ядрах ядрышек уже не видно. В осевых бутонах этих зонтиков микроспоры только освободились из тетрад, очень шуплые, с тонкими оболочками. Ядра в интерфазном состоянии, с большим ядрышком. В этот период

микроспоры также находились на различных фазах развития: от одноядерных, только освободившихся из тетрад, до двуклеточных.

В краевых бутонах периферических зонтиков центрального зонтика в двуядерных микроспорах 1 июля наблюдалось деление генеративной клетки. Микроспоры центральных бутонах этих зонтиков по степени развития незначительно отличаются от микроспор краевых бутонах. Микроспоры краевых бутонах осевых зонтиков одно- и двуклеточные. В центральных бутонах этих зонтиков пыльцевые зерна одноядерные, но изредка встречаются двуклеточные.

В боковых зонтиках I порядка микроспоры пыльников краевых бутонах периферических зонтиков двуклеточные. Генеративная клетка занимает в основном периферийное положение. В осевых бутонах этих зонтиков микроспоры одноядерные. Ядра многих из них находятся на начальных фазах первого митотического деления. Единично встречаются двуядерные микроспоры. В краевых бутонах центральных зонтиков микроспоры тонкостенные, одноядерные. Ядра с уплотненным хроматином, с одним ядрышком. В центральных бутонах осевых зонтиков микроспоры одноядерные, с тонкими ободочками, некоторые еще держатся вместе группами по 3-4.

Следовательно, на последнем этапе созревания микроспор по-прежнему наблюдается асинхронность в развитии; ее диапазон — от одноядерных тонкостенных микроспор, только отделившихся от тетрад, до единичных 3-клеточных.

Таким образом, микроспорогенез и формирование мужского гаметофита у борщевика проходят неодновременно в различных частях соцветия: в пределах сложного зонтика первыми приступают к формированию микроспор периферийные цветки из краевых зонтиков. В боковых зонтиках микроспорогенез проходит позже, чем в осевых.

2.1.5. Фертильность пыльцы

Исследования культивируемых в условиях Кomi АССР видов борщевика показали, что у них развивается фертильная пыльца (табл. 1), имеющая сформированные спермии. Это свидетельствует о нормальном течении процессов образования мужского гаметофита в новых для данных видов условиях произрастания и о возможности получения высоких урожаев семян борщевика на Севере. Группу с высоким процентом фертильности пыльцы составляют перспективные для кормовых целей виды. Они имеют монокарпический цикл развития и обладают высокой продуктивностью. К таким видам относится борщевик Сосновского, б. Лемана, б. пушистый.

Установлено, что естественная стерильность пыльцы в целом невелика, ее максимальная величина — 13.3% у борщевика Мантегаци и минимальная — 2.5% у борщевика Лемана. Стериль-

Таблица 1

Фертильность и размеры пылевых зерен различных видов боршевика (1975 г.)

Секция и вид	Фертильность (%)	Наибольший диаметр (мкм)			Экваториальный диаметр (мкм)			Отношение длины борозды к длине пыльцевого зерна
		$X \pm m$	$C_V (\%)$	$P (\%)$	$X \pm m$	$C_V (\%)$	$P (\%)$	
Секция Heracleum <i>Heracleum asperum</i>	96.6	65.4 \pm 0.6	8.3	1.1	39.2 \pm 0.9	10.1	1.6	0.53
<i>H. dissectum</i>	94.6	43.6 \pm 0.7	4.7	0.7	21.8 \pm 0.7	7.6	0.8	0.54
<i>H. sibiricum</i>	81.0	51.9 \pm 0.7	8.9	1.3	24.9 \pm 0.3	7.8	1.1	0.52
<i>H. sibiricum</i> (в местах естественного прорастания) Секция Pubescentia	89.2	-	-	-	-	-	-	
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	86.7	71.1 \pm 0.7	6.6	0.9	34.1 \pm 0.4	8.6	1.1	0.52
<i>H. pubescens</i>	92.1	68.8 \pm 0.4	3.8	0.6	29.2 \pm 0.4	9.2	1.3	0.39
<i>H. lemannianum</i>	97.5	62.8 \pm 0.7	7.5	1.0	36.2 \pm 0.8	16.0	2.0	0.60
<i>H. wilhelmsii</i>	83.5	65.0 \pm 0.9	9.7	1.3	35.3 \pm 1.9	39.0	5.0	0.63
<i>H. sosnowskyi</i>	97.2	69.3 \pm 0.3	3.3	0.4	34.9 \pm 0.3	6.6	1.0	0.60

ные пыльцевые зерна в зрелых пыльниках представляют собой в основном пустые оболочки с дегенерировавшим содержимым. Эти пыльцевые зерна всегда мельче, чем фертильные (табл.-вкл. III, Л).

2.1.6. Морфология пыльцевых зерен и скульптура экзины различных видов борщевика

Детальное изучение морфологической структуры экзины пыльцы борщевика начато сравнительно недавно, в связи с появлением сканирующих электронных микроскопов. Материалы, полученные с помощью данной техники, представляют интерес как для таксономии, филогении, так и при решении вопросов об особенностях структуры и характере формирования наружной оболочки пыльцевых зерен и ее физических свойствах, например шероховатости, способности к воздушному переносу и удерживанию на различных поверхностях, в том числе и на рыльце пестика.

Скульптура экзины, размер и форма пыльцевых зерен *Ariaceae* изучались многими авторами и описаны в ряде обзорных работ и статей (Эрдтман, 1956; Ting, 1961; Кордюм, 1967; Cerceau-Larrival, 1971; Куприянова, 1972, 1976; Чигуряева и др., 1975; Cerceau-Larrival, Roland-Heydacker Françoise, 1976; Сацыперова, 1984). Показано, что для зонтичных характерны пыльцевые зерна эллипсоидальной формы, со сложной бороздно-поровой апертурой. Встречаются также пыльцевые зерна окружной формы, например у *Foeniculum vulgare*, *Laser trilobum* и *Ferula cerasophylla* (Кордюм, 1967).

Морфология пыльцы изучалась в связи с филогенией зонтичных (Larrival, 1971). На большом количестве видов борщевика показана эволюция формы пыльцевых зерен, которая, как стало известно, изменялась от сжато-эллиптической, длиннобороздной с неравномерной эндэкзиной к сжато-эллиптической, длиннобороздной с равномерно утолщенной эндэкзиной (Сацыперова, 1984).

Пыльца борщевика, сформированная в условиях Севера, до настоящего времени не изучалась. При разработке вопросов репродуктивной биологии этой культуры в конкретных условиях знание особенностей развития мужской сферы крайне необходимо. Всего нами исследовано 12 видов борщевика (Скупченко и др., 1977). Ниже приводятся результаты изучения морфологии пыльцевых зерен восьми видов; четыре вида исключены в связи с отсутствием точных данных об их происхождении.

Heracleum asperum (табл.-вкл. III, К; 1У, А-В). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, вытянуто-эллипсоидальные, с полюса слабо округло-3-лопастные. Борозда длинная, узкая, не доходящая до полюсов (составляет 0,53 от длины наибольшего диаметра пыльцевого зерна), с крупноволнистыми краями. Оперкулюм неровный, слегка волнистый, по-

лусферической формы, диаметром 6.1 мкм, немного выступающий над поверхностью края борозды.

Структура поверхности мезокольпиона сложена из системы мелких валиков шириной 0,84 мкм. Часто валики агрегатируются в более крупные глыбки, образующие грубую структуру экзины. Между извилистыми валиками имеются глубокие впадины и промежутки. На апокольпииме экзина имеет более сглаженный рельеф, представленный преимущественно мелкими валиками. Ширина их такая же, как у валиков на мезокольпииме.

Heracleum dissectum (табл.-вкл. 1У, Г-Е). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, вытянуто-эллипсоидальные, с полюса слабо округло-3-лопастные. Борозда глубокая, длинная, но не достигающая полюсов (от длины наибольшего диаметра составляет 0,54), в экваториальной части расширена выступающим высоко над поверхностью пыльцевого зерна оперкулюмом. Поверхность последнего гладкая, форма полусферическая, диаметр 4,8 мкм.

Экзина мезокольпиима представлена сложной сетью извилистых валиков различной длины (0,6-1,3 мкм) и ширины; в полярной области валики прямолинейные и рельеф поверхности пыльцевого зерна сглаживается.

Heracleum sibiricum (табл.-вкл. III, А, В, Л; 1У, Ж, 3). Пыльцевые зерна одиночные, вытянуто-эллипсоидальные, 3-бороздно-поровые, с полюса слабо округло-3-лопастные. Борозда узкая, шелевидная, короткая (от длины наибольшего диаметра составляет 0,52), с неровными краями. Оперкулюм поры складчатый, не выступающий над краями борозды, диаметром 5,3 мкм. Экзина мезокольпиима представлена сложной сетью извилистых валиков шириной 0,27-0,39 мкм. На апокольпииме валики более выровненные, уплощены, расширены. Углубления между ними представляют собой правильные мелкие воронки. Толщина экзины 3-2,1 мкм, в области полюсов увеличивается.

Heracleum mantegazzianum (табл.-вкл. III, Ж, М; 1У, К). Пыльцевые зерна одиночные, вытянуто-эллипсоидальные, с полюса округлые, слабо-3-лопастные. Борозда недлинная, узкая, не доходящая до полюсов (отношение длины борозды к длине наибольшего диаметра составляет 0,52), глубокая, с неровными краями. Пора имеет гладкий заглубленный ниже края борозды оперкулюм.

Экзина крупнобугорчатая, к полюсам сглаженная в виде прямолинейных и изогнутых валиков, образующих сетчатую структуру. Наибольшая толщина экзины - в области полюсов (2,85 мкм), наименьшая - в среднеполярной области. Большую толщину она имеет и в экваториальной области. В связи с этим происходит неравномерное сморщивание пыльцевого зерна в вакууме.

Heracleum pubescens (табл.-вкл. III, Д, И; 1У, Е-И). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, эллипсоидаль-

ные, иногда округлые, с полюса слабо-3-лопастные. Встречаются зерна с вогнутой экваториальной частью. Борозда глубокая, короткая (отношение длины борозды к длине наибольшего диаметра составляет 0.39), с неровными краями. Оперкулюм гладкий, с двумя продольными бороздами по краю, диаметром 9.0 мкм. Край борозды, примыкающий к оперкулюму, приподнят над поверхностью мезокольпума и имеет менее извилистый рельеф.

Поверхностная скульптура мезокольпума представлена сложной системой валиков различной длины, ширины и направленности. Валики в области экватора образуют рыхлую поверхностную скульптуру, на границе с апокольпумом они удлиняются, высота их уменьшается, а поверхностная скульптура сглаживается.

Экзина апокольпума гладкая, валики сливаются в сплошные плоские поверхности, перемежающиеся редкими округлыми неглубокими впадинами. Толщина экзины более ровная по периметру и составляет 2.25 мкм. Толщина интины равна 0.63 мкм.

Heracleum wilhelmsii (табл.-вкл. III, З, Н; 1У, И, Л, М; У, А). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, в экваториальной части между порами цилиндрические, в полярной - полусферические. Поры придают пыльцевому зерну 3-гранную форму, если пыльцевые зерна рассматриваются с полюса. Края борозд в экваториальной части выступают. Линейные параметры пыльцевых зерен приведены в табл. 1. Борозда глубокая, узкая, 41.0 мкм длиной. Отношение длины борозды к длине наибольшего диаметра составляет 0.63. Края борозды мелкобугорчатые, оперкулюм поры гладкий, сферический, заглубленный в борозде, диаметром около 5.2 мкм.

Скульптура мезокольпума состоит из сложноглыбчатых образований, глыбки 0.80-0.88 мкм собраны в агрегаты размером 1.8-2.2 мкм. На 10 мкм² поверхности экзины приходится до 12-15 агрегатов глыбок, которые на мезокольпуме представляют собой бугорки неправильной формы, образующие неровную шершавую поверхность с глубокими извилистыми впадинами.

Экзина на апокольпуме резко отличается от таковой мезокольпума. Она представлена сетчатой скульптурой - сетка составлена валиками, расположенными без четкой ориентации. На 10 мкм² поверхности апокольпума приходится до 7-10 ячеек. Ширина валиков около 0.9 мкм. Толщина экзины в экваториальной части 2.1, в полярной - 3.9 мкм. Толщина интины 1.2 мкм.

Heracleum lehmannianum (табл.-вкл. III, Г, Е; У, Б-Д). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, вытянуто-эллипсоидальные, с полюса слабо округло-3-лопастные. Борозда глубокая, узкая, не доходящая до полюсов (отношение длины борозды к длине наибольшего диаметра составляет 0.60), чуть расширенная в средней части, длиной 37 мкм, с неровными

краями. Оперкулюм борозды диаметром 7.5 мкм, значительно приподнят над краем борозды, не повторяет рисунок экзины мезокольпия и выглядит гладким.

Экзина в средней части мезокольпия состоит из сложно-глыбчатых образований неправильной формы. Поверхность края мезокольпия сложена системой валиков с более мелкими бороздами, чем в средней части. Ширина валиков 0.6 мкм. Они иногда располагаются параллельными группами, но большей частью не имеют четкой ориентации.

Экзина апокольпия отличается от таковой мезокольпия и представлена сетчатой структурой с мелкими редкими ячейками. Экзина пыльцевого зерна неодинаковой толщины по периметру: на полюсах и экваторе она утолщается до 2.1 мкм, а в области поры и приполярных областях уменьшается до 1.1 мкм.

Heracleum sosnowskyi (табл.-вкл. У1, А-Г). Пыльцевые зерна одиночные, 3-бороздно-поровые, вытянуто-эллипсоидальные, с полюса округло-3-лопастные. Борозда глубокая, длиной 42 мкм, не доходит до полюса и составляет 0.60 от длины наибольшего диаметра, но след ее продолжается до полюса и там соединяется со следом соседней борозды, как бы разделяя все пыльцевое зерно на зоны.

Оперкулюм выдвигается над краями борозды и составляет в диаметре 7.0 мкм. Скульптура оперкулюма гладкая, с небольшой бороздкой. Экзина на мезокольпии состоит из множества жгутоподобных образований диаметром 1.2 мкм, переплетенных в различных направлениях и образующих глыбки. На апокольпии экзина сложена такими же валиками, но уплощенными.

Плодоношение – заключительный этап жизнедеятельности монокарпических растений. Особую значимость оно приобретает при изучении интродуцентов, поскольку является объективным критерием успешности интродукции растений и их адаптации к новым условиям. Что касается мужской сферы – пыльцевых зерен борщевика, сформированных на Севере, то они по своим морфологическим признакам, в частности по длине наибольшего диаметра и экваториальному диаметру, превосходят пыльцевые зерна некоторых интродуцированных в Ленинградскую обл. видов (табл. 2). Если сравнить наши данные с данными И.Ф. Сацыперовой (1984), исследовавшей наибольшее количество пыльцевых зерен (38 видов борщевика), то можно констатировать, что в условиях Севера формируются пыльцевые зерна больших размеров. Они имеют больший запас энергии для выживания в случае наступления неблагоприятных метеорологических условий в момент опыления и оплодотворения.

Данные о размерах пыльцевых зерен свидетельствуют о возможности получения доброкачественных семян в условиях Севера. При этом следует отметить, что все исследованные виды борщевика имеют пыльцевые зерна, относящиеся к группе крупных, за исключением *H. dissectum* (длина наибольшего диа-

Таблица 2

Размеры пыльцевых зерен (мкм) борщевика из различных географических точек

Вид	Ленинградская обл.		Коми АССР	
	наибольший диаметр	экваториальный диаметр	наибольший диаметр	экваториальный диаметр
Секция Heracleum				
<i>H. asperum</i>	56.4	26.7	65.4	39.2
<i>H. dissectum</i>	47.9	22.2	43.6	21.8
<i>H. sibiricum</i>	41.7	21.7	51.9	24.9
Секция Pubescentia				
<i>H. mantegazzianum</i>	60.6	29.1	71.1	34.1
<i>H. pubescens</i>	61.8	34.2	68.8	29.2
<i>H. lehmannianum</i>	57.0	28.1	62.8	36.2
<i>H. wilhelmsii</i>	60.8	28.7	65.0	35.3
<i>H. sosnowskyi</i>	66.6	32.7	69.3	34.9

метра 43.6 мкм), пыльцу которого можно отнести к средней по величине. И.Ф. Сацыперова (1984) указывает на наименьшие размеры пыльцы *H. sibiricum* (длина наибольшего диаметра 41.7 мкм).

Данные табл. 1 (Cu) свидетельствуют о незначительном варьировании размеров пыльцевых зерен в пределах одного вида. Как отмечают Л.А. Куприянова и др. (1972), у культурных растений они обычно бывают крупнее, чем у дикорастущих видов. Размер пыльцевых зерен зависит также и от экологических условий обитания растений. Так, пыльцевые зерна альдронаны пузырчатой (Beug, 1963) имеют большие размеры в Западной Европе, чем на Украине, а наименьшие — в Средней Азии. По скульптуре пыльца одного и того же вида может отличаться в зависимости от его происхождения (Larrival, 1977).

По данным И.Ф. Сацыперовой (1984), борозды у пыльцевых зерен всех исследованных видов борщевика длинные (отношение длины борозды к длине наибольшего диаметра 0.8–0.9), исключение составили лишь виды секции *Pubescentia* (0.6–0.7). Эти же виды, исследованные в наших условиях, имели длину борозды в секции *Heracleum* – 0.5, а секции *Pubescentia* – 0.6, т. е. борозды были короче.

Пыльца исследованных видов рода *Heracleum* (Скупченко и др., 1977а, 1977б, 1978) имеет преимущественно эллипсоидальную форму, мономорфна, с тремя закрытыми экваториальными порами.

Как и у большинства энтомофильных растений, пыльца борщевика крупная, имеет сложную поверхностную скульптуру. Для

всех изученных нами видов характерен неровный край борозды, в основном повторяющий орнаментацию экзины. Длина борозды составляет половину длины пыльцевого зерна и более.

Характерная черта пыльцевых зерен исследованных видов боршевика – неоднородная скульптура экзины. На апокольпiumе она имеет слаженную скульптуру, на мезокольпiumе экзина крупноглыбистая, в виде валиков, бугорчатая, с неровной шероховатой поверхностью, с глубокими извилистыми впадинами. Такая скульптурная орнаментация поверхности экзины мезокольпiumа обеспечивает, по-видимому, более надежное скрепление пыльцевого зерна в экваториальной части с поверхностью рыльца.

Проведенные исследования скульптуры экзины показывают, что виды боршевика, относящиеся к секции *Heracleum*, имеют поверхность, составленную в основном из валиков. У видов из секции *Pubescentia* преобладающая скульптура экзины – бугорчатая, глыбистая.

Результаты изучения развития мужской генеративной сферы и установленное сходство с таковым в оптимальных условиях роста боршевика дают основание утверждать, что это растение успешно приспособилось к условиям произрастания на Севере.

2.2. Макроспорогенез

2.2.1. Формирование семяпочки и женского археспория

Растения рода *Heracleum* однодомные, имеют обоеполые и функционально мужские и женские цветки. В условиях Севера формируются только обоеполые цветки. Соцветие боршевика – сложный зонтик, достигающий в условиях Коми АССР 55–65 см в диаметре. Боршевику свойственна протандрия. Как отмечалось выше, разница в созревании мужской и женской сфер составляет от 3 до 5 сут в зависимости от месторасположения цветков в зонтике. Это можно проиллюстрировать тем-пом развития мужской и женской сфер зонтиков боршевика. Так, к концу второй декады июня зачатки микроспорангии в краевых цветочках боковых зонтиков представляют собой достаточно крупные структуры, а плодолистики выглядят едва заметными бугорками. В этот же период на срединных зонтических центральных зонтиков микроспорангий имеет полностью сформированные стенки и ткань вторичного археспория, в плодолистике на поверхности плаценты появляется только удлиненный бугорок нутеллуса без признаков дифференциации женского археспория (Скупченко, 1984). Перенесение растений боршевика в новые условия произрастания (на Север) не изменило асинхронности процессов формирования цветка и образования гамет, только значительно сжались сроки их развития. Так, на ранних этапах органогенеза цветка выявляется неодновременность наступления мейоза в микро- и макроспорангиях; в

период появления археспориальных клеток в семяпочке микроспороциты находятся на стадии профазы I деления мейоза.

Особенности развития соцветий, когда весь сложный зонтик проходит сначала тычиночную фазу, а затем пестичную, отмечались многими авторами (Пономарев, 1960; Шумова, 1967; Сацыперова, 1984). У борщевика Сосновского протандрия описана Э.М. Шумовой (1970), проследившей ее проявление по внешним морфологическим признакам в условиях Московской обл., а Пейер (Payer, 1853) наблюдал протандрию борщевика бородавчатого.

В процессе формирования цветка борщевика последними, как отмечалось выше, закладываются зачатки плодолистиков (Payer, 1853; Borthwick et al., 1931; Кордюм, 1967). Гинецей борщевика Сосновского образован двумя сросшимися плодолистиками. Столбик пестика высокий, рыльце верхушечное, простое (по классификации Ал. Федорова, Артюшенко, 1975). По характеру срастания пестиков борщевик относится к синкарпному типу – плодолистики срастаются между собой боковыми стенками. Тип плацентации угловой (по классификации А.Л. Тахтаджяна, 1945). В полости плодолистика формируются две семяпочки, одна из которых затем дегенерирует. Подобное явление было отмечено Б.М. Козо-Полянским (1965) и Е.Л. Кордюм (1967). На ранних стадиях развития семязачатки у борщевика ориентированы в разных направлениях к апикальной и базальной частям завязи (табл.-вкл. II, А), такое же расположение семяпочек отмечает Е.Л. Кордюм (1967) для некоторых видов зонтичных.

Нуцеллус первоначально состоит из мелких меристематических клеток с четко дифференцированными клетками эпидермиса. На его поперечном сечении клетки расположены в виде концентрических слоев. Позднее (в третьей декаде июня) в результате синхронного деления клеток зачатка семяпочки перегородками, перпендикулярными его оси, нуцеллус удлиняется. Он состоит из трех концентрических слоев клеток: на медианном (продольном) сечении в нуцеллусе просматриваются четкие продольные клеточные ряды, которые, по-видимому, образуются в результате синхронного деления меристематических клеток, расположенных в плоскости основания инициального бугорка семяпочки. Осевой ряд вместе с археспорием образуют самостоятельный клеточный комплекс. Вероятно, этот комплекс представляет собой клеточную генерацию от одной инициали.

К моменту формирования археспория в основании нуцеллуса обозначается валик интегумента. При этом отмечена неоднородность оптической плотности цитоплазмы клеток на разных частях интегумента, окрашенных метиловым зеленым – пиронином, что означает различие в уровне накопления в них РНК. В цитоплазме клеток интегумента обнаружены крахмальные зерна. Впоследствии происходит односторонний рост интегумента, который сопровождается поворотом семяпочки. Валик интегумента,

разрастаясь, смыкается вокруг нуцеллуса, образуя микропиле, обращенное под острым углом к фуникулусу. Формируется однокровная анатропная семяпочка со слаборазвитым нуцеллусом, что отмечалось ранее рядом авторов, изучавших эмбриологию зонтичных (Beghtel, 1926; Adatia и др., 1952; Кордюм, 1967).

Женский археспорий борщевика Сосновского многоклеточный (табл.-вкл. УП, Б). Е.Л. Кордюм (1967) обнаружила у борщевика сибирского 6-клеточный, а у борщевика Мантегаци - 5-клеточный археспорий. Бортвик (Borthwick, 1931) установил, что *Daucus carota* содержит одну археспориальную клетку. Таким образом, для семейства зонтичных характерно наличие как одно-, так и многоклеточного женского археспория, но в результате дегенерации остаются только одна или две, функционирующие в дальнейшем как материнские клетки мегаспор.

Поскольку археспорий у борщевика находится непосредственно под эпидеральными клетками нуцеллуса, есть основание утверждать, что такая семяпочка принадлежит к тенуинуцеллятному типу. По классификации, которую приводит П. Магешвари (1954), семяпочку борщевика можно отнести к типу, для которого характерен относительно удлиненный нуцеллус, интегумент возникает у его основания. Клетки археспория значительно отличаются от окружающих клеток размерами: длинная их сторона составляет 41,0, а поперечник - 14 мкм. Ядра крупные, по объему они превышают ядра других клеток нуцеллуса в 7-8 раз. Клетки эпидерmalного слоя нуцеллуса крупные, периклинально удлиненные.

2.2.2. Формирование зародышевого мешка

Преобладающий тип зародышевого мешка для семейства зонтичных - *Polygonum*-тип. Однако Е.Л. Кордюм (1967) и Хакансон (Häkansson, 1923) отмечают и другие типы зародышевых мешков для этого семейства.

Мегаспорогенез и образование зародышевого мешка в срединных цветках срединных зонтичков центрального зонтика борщевика происходят в конце июня. Зрелый зародышевый мешок окружен одним слоем эпидеральных клеток интегументального тапетума (табл.-вкл. III, А).^{*} К этому времени в семяпочках формируется фуникулус длиной 516-540 мкм. Микропилярный конец зародышевого мешка занимает яйцевый аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид. Яйцеклетка грушевидной формы, ее массивное ядро с ядрышком располагается в расширенном конце клетки, обращенном в полость зародышевого

* Эпидермис нуцеллуса в своей апикальной части лизируется, его клетки видны только в основании нуцеллуса.

мешка (табл.-вкл. III, Б). Здесь же размещается основная масса цитоплазмы яйцеклетки. В халазальной части зародышевого мешка расположены три угловатые клетки - антиподы (табл.-вкл. IX, А). Расширенный конец их обращен в полость зародышевого мешка, основную часть которого занимает центральная клетка с ядром, находящимся ближе к яйцевому аппарату. Ее ядро значительно больше ядра яйцеклетки (табл.-вкл. IX, Б). При дальнейшем формировании зародышевого мешка (к концу первой декады июля), когда он достигает 191.0-232.0 мкм в длину и 119.0-145.0 мкм в ширину, завязь заметно увеличивается и содержит в стенке крупные паренхимные клетки в длину 76.0 и в поперечнике 54.0 мкм с ядрами, расположеннымными в основном постепенно. Семяпочка достигает в длину 594.0-726.0 и в ширину 261.0-319.0 мкм; рост ее в начальный период развития осуществляется в основном за счет нутреллуса. Паренхима интегумента состоит из клеток, значительно более крупных и менее пиронинофильных, чем в нутреллусе.

Таким образом, проведенный в условиях средней подзоны тайги эксперимент по изучению развития семени борщевика Сосновского позволил установить конкретные календарные сроки наступления этих процессов. Выявлено, что семяпочка и женский гаметофит в условиях Севера развиваются сходно с зонтичными в европейской части СССР.

2.3. Биология цветения и опыления борщевика

Вопросы семеноведения любой культуры находятся в тесной связи с особенностями биологии ее цветения и опыления, с обеспечностью опылителями.

В теоретическом плане эта работа показывает, как происходит цветение интродуцента на Севере, какие адаптационные явления возникают в связи с приспособлением организма к новым условиям. Как отмечал Н.И. Вавилов (1966), для установления методики селекции особого внимания заслуживает изучение биологии цветения: выяснение типов цветения, амплитуды изменчивости морфологического строения цветка, механизма цветения, способа и характера опыления, влияния географических факторов на биологию цветения. И поскольку еще предстоит заниматься селекцией борщевика, изучение этих аспектов антэкологии весьма важно.

Соцветие борщевика - сложный многолучевой зонтик. По классификации А.А. Федорова и З.Т. Артюшенко (1979), он представляет собой сложный зонтик закрытого типа. Последний отличается от открытого наличием цветка, которым заканчивается главная ось. По данным И.Ф. Сацылеровой (1984), исследовавшей значительное количество видов борщевика по различным аспектам, у всех борщевиков - сложные зонтики откры-

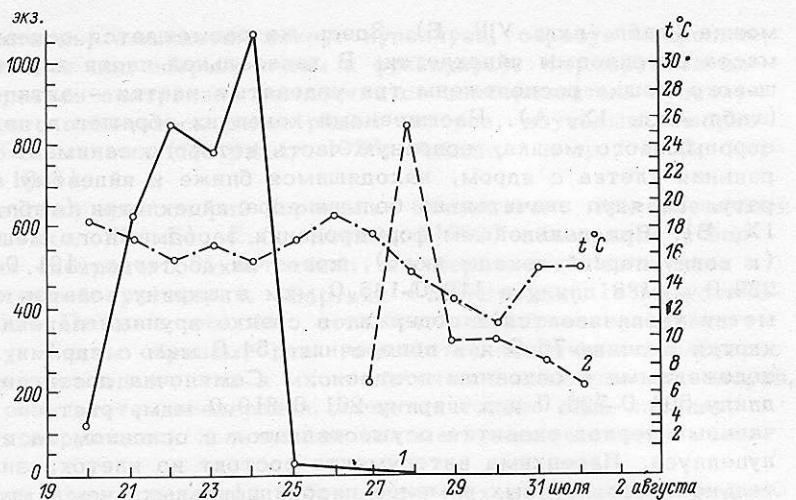


Рис. 10. Сезонный ритм распускания цветков в центральном (1) и боковом (2) зонтике (июль–начало августа 1985 г.).

того типа, но у большинства видов можно найти соцветия, заканчивающиеся одним цветком, и это, как предполагает автор, позволяет считать соцветия борщевиков сложными зонтиками – переходными от открытого к закрытому типу. Как правило, в условиях Севера борщевик формирует зонтики центральные и боковые I порядка. Боковые зонтики II порядка тоже иногда развиваются, но семян на них не бывает.

Цветение борщевика Сосновского в Коми АССР проходит в следующем порядке: зонтик освобождается от листьев покрывала; вначале распускаются зонтики периферические, в них – периферические цветки, затем срединные и внутренние зонтики, в них цветки распускаются в таком же порядке. Подобный ход распускания зонтиков и в них цветков наблюдали и в других условиях развития борщевика (Шумова, 1967; Жураев, 1971; Темирбеков, 1977). Первыми, еще у закрытых периферических цветков, выдвигаются лепестки венчика. После раскрытия цветка в утренние часы происходит поочередное выпрямление тычиночных нитей и последовательное поднятие пыльников – вначале одного, затем – другого и так до пятого. Пыльники вначале темно-зеленые, бурые, а затем при растрескивании они приобретают желтый цвет.

2.3.1. Сезонный ритм цветения

Исследование сезонной динамики цветения борщевика Сосновского показало, что раскрывание цветков с растрескиванием пыльников по продольным щелям началось 21.07.1985 г. (в другие годы возможен сдвиг по времени из-за метеорологических

условии) при температуре +19 °С. Раскрытие максимального количества цветков – 1048 экз. – произошло через 4 сут, т. е. 25.07 (рис. 10). Цветение центрального зонтика борщевика Сосновского в Коми АССР длится 8–12 сут, в Ленинградской обл. – 10–14 сут (Сандина, 1959), борщевика Лемана – 20 сут (Темирбеков, 1974). В ходе анализа сезонной динамики цветения не обнаружено зависимости раскрывания цветков от колебания температуры, о чем также сообщает О. Т. Темирбеков (1977), однако необходимо подчеркнуть, что колебание температуры в это время года незначительное. Начало раскрывания цветков и растрескивания пыльников связано с суммой положительных температур, при этом необходимо, чтобы она была не менее 950°. В конце цветения она должна быть равна 1100°. В 1978 г. сумма положительных температур на начало цветения составляла всего 820°, а этого недостаточно для оптимального развития и дифференциации цветков борщевика. В мае этого года были заморозки, которые совпали с периодом дифференциации цветков в боковых зонтиках и привели к тому, что в этот год не было семян на боковых зонтиках. Наряду с распусканьем цветков центрального зонтика анализировали цветение боковых зонтичков I порядка. Из графика на рис. 10 видно, что наблюдается запаздывание цветения боковых зонтиков и значительно меньшее количество цветков в них по сравнению с центральными. Зацветание бокового зонтика начинается в последние дни цветения центрального зонтика, т. е. здесь нет интервала между цветением центрального и бокового зонтика I порядка (такой интервал в 7–10 сут отмечен для борщевика Сосновского в Ленинградской обл.; Сандина, 1959). Сближение по времени конца цветения центрального зонтика и начала цветения бокового характерно для условий Севера и объясняется, вероятно, климатическими условиями.

2.3.2. Суточный ритм цветения

Анализируя суточный ход раскрывания цветков борщевика Сосновского, следует отметить, что с 6 до 8 ч количество расцветших цветков минимальное – 14–19. Основной пик раскрывания приходится на период с 9 до 11 ч. За это время раскрывается 741 цветок при температуре 16–20 °С, т. е. преоблада-

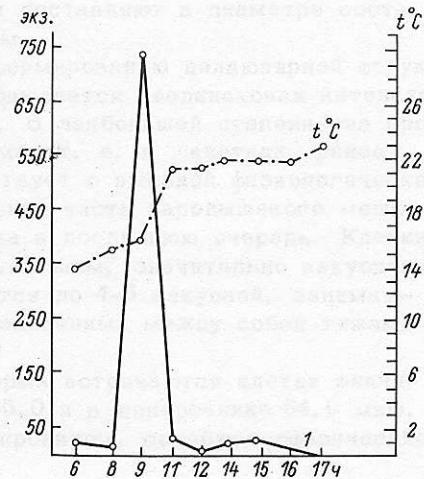


Рис. 11. Суточный ход распуска цветков в центральном зонтике (1) (23 июля 1985 г.).

ет утренний тип раскрывания (рис. 11). Следует отметить, что ритм раскрывания цветков борщевика самостоятельный и не зависит от температуры. В остальную часть дня при более высокой температуре - 23 °С - раскрывание отмечено только у единичных цветков. Установленный факт позволяет заключить, что у борщевика на Севере в течение суток существует один пик распускания цветков, приходящийся на утренние часы. В Ленинградской обл. утренний пик приходится на более раннее время - 4-8 ч (Сацыперова, 1984) и 6-10 ч (Бабарыкина, 1978б). По-видимому, это различие можно связать с более высокой среднегодовой температурой Ленинградской обл. по сравнению с Коми АССР.

2.3.3. Опыление

Борщевик, как и другие представители зонтичных, - перекрестноопыляемые растения (Сандина, 1959; Кордюм, 1967). Их опылителями являются мухи, шмели, пчелы. Массовый лёт насекомых совпадает с моментом растрескивания пыльников - с 9 до 11 ч. Борщевик - прекрасный медонос (Токарь, 1965; Бабарыкина, 1978а). Выделение нектара цветками борщевика, как отмечает А.Н. Бабарыкина (1978а), происходит на протяжении всего дня с максимумом в 14 ч и минимумом в 20 ч. 100 цветков борщевика различных видов выделяют от 1.1 до 1.7 мг нектара за 1 сут. Уровень нектароносности зависит от вида. Так, по данным А.Н. Бабарыкиной (1978а), медопродуктивность борщевика Сосновского составляет 194 кг/га, а для других видов - от 115 до 237 кг/га.