

Глава 3

ФОРМИРОВАНИЕ СЕМЕНИ НА МАТЕРИНСКОМ РАСТЕНИИ

3.1. Развитие зародыща и эндосперма

Пыльцу из созревших и лопнувших пыльников одних растений насекомые переносят на цветки других, которые находятся на пестичной фазе, что связано с протандрией борщевика. Попав на рыльце пестика, пыльца прорастает, и пыльцевая трубка проникает по микропилярному каналу в зародышевый мешок, где и происходит оплодотворение. В результате слияния половых клеток образуется зигота. После оплодотворения эндоспермальное ядро начинает делиться раньше зиготы. Во второй декаде июля в полости зародышевого мешка уже видны первые ядра нуклеарного эндосперма (табл.-вкл. X, А). Центральная часть зародышевого мешка заполняется позже периферической. Нуклеарный эндосперм состоит из свободно лежащих крупных ядер сферической формы диаметром 13.6-18.2 мкм, погруженных в крупнозернистую цитоплазматическую массу. Крупные сферические ядрышки встречаются по одному-два в каждом ядре. В период ценоцитной фазы эндосперма зародышевый мешок достигает в длину 451.0-551.0 мкм и в ширину 151.0-183.0 мкм. Клетки интегумента, прилегающие к эндотелию, лизируются (табл.-вкл. X, Б).

На ранних этапах развития семяпочки борщевика в стенке завязи формируются эфирномасляные вместилища и проводящие пучки (табл.-вкл. X1, А). Позднее эти вместилища увеличиваются и преобразуются в цилиндрические полые каналы, выставленные клетками, которые окрашиваются более интенсивно, чем паренхима завязи. Поперечник каналов вместе с выстилающими их клетками и проводящие пучки составляют в диаметре соответственно 59.0-64.0 и 68.0 мкм.

При переходе эндосперма к формированию целлюлярной структуры (табл.-вкл. X1, Б, В) наблюдается неодинаковая интенсивность пиронинофилии его клеток. В наибольшей степени она проявляется на периферии эндосперма, т. е. в клетках, ранее образовавшихся, что свидетельствует о высокой физиологической активности этой зоны. Центральная часть зародышевого мешка заполняется клетками эндосперма в последнюю очередь. Клетки в ней крупные, диаметром до 0.45 мкм, значительно вакуолизированные, в каждой насчитывается до 4-5 вакуолей, занимающих большую часть клетки и разделенных между собой тяжами цитоплазмы.

В халазальной части эндосперма встречаются клетки значительной величины - длиной до 95.0 и в поперечнике 64.0 мкм. Они интенсивно окрашиваются пиронином, содержат сферические

ядра, оболочки их утолщаются до 6.0 мкм. Эти крупные клетки объединяются в осевой части семени с группой вытянутых клеток периферической части эндосперма. У них мелкие ядра, содержащие ядрышки, цитоплазма вакуолизирована. Такая система крупных округлых и проземхимных клеток, по мнению Н. В. Цингер (1958), служит для накопления и транспорта питательных веществ в центральную и микропилярную зоны эндосперма, где клетки активно делятся и где развивается зародыш. Этой группе клеток свойственна, вероятно, гаусториальная функция. После оплодотворения зигота остается длительное время в покое и приступает к делению гораздо позже первичного ядра эндосперма. В период, когда зародышевый мешок заполнен клетками эндосперма, за исключением центральной части, в зиготе проходит всего 4–5 клеточных делений. Образуется многоклеточный проэмбрио грушевидной формы, в котором можно различить подвесок (табл.–вкл. XII, А, Б). Длина зародыша 94.0–114.0 мкм, поперечник – 66.0–80.0 мкм. В апикальной части зародыша клетки имеют большее количество РНК, чем в подвеске.

В формирующемся проэмбрио происходит ряд антиклинальных и периклинальных делений, в результате чего образуется удлиненный зародыш (табл.–вкл. XIII, А). В апикальной зоне зародыша клетки интенсивно окрашиваются пиронином, содержат крупные ядра, в базальной зоне они сильно вакуолизированы, также с крупными ядрами. В дальнейшем (обычно к концу второй декады августа) в зародыше обнаруживаются признаки дифференциации: появляются бугорки семядолей (табл.–вкл. XIII, Б), обозначается корешок с центральным цилиндром и корневым чехликом, подсемядольное колено – гипокотиль, группа клеток первичной меристемы апекса стебля и корня. К концу августа семена борщевика созревают, но зародыш в них остается недоразвитым (Скупченко, 1983). * Такой недоразвитый зародыш располагается в микропилярном конце семени, в эндоспермальной полости.

Развитие зародыша изучено у многих представителей семейства зонтичных: у *Daucus carota* (Häkansson, 1923; Borthwick, 1931), у *Seseli montanum* (Souèges, 1955), у *Torilis anthriscus* (Souèges, 1954a), у *Peucedanum austriacum* (Souèges, 1954b), у *Anthriscus cerefolium* (Souèges, 1954c), у *Hydrocotyle vulgaris* (Souèges, 1958), у *Conium maculatum*, у *Coriandrum sativum* и *Foeniculum vulgare* (Cupta, 1960, 1964a), у *Bupleurum tenuifolium* (Gupta, 1964b), у *Bupleurum diae-* *nthifolium* (Marano, 1954a, 1954b).

Метаболиты поступают в зародышевый мешок через фунникулус, проводящий пучок халазальной части, эндосperm и гипо-

* О подобном уровне развития семян борщевика сообщается в ряде работ (Stokes, 1952; Грушвицкий, 1961; Иванова, 1966).

стазу. Последняя у борщевика представлена многоклеточным образованием и является связующим звеном между клетками нукеллуса и развивающимся зародышевым мешком.

Гипостаза у зонтичных играет большую роль в формировании нового спорофита (Souèges, 1954; Цингер, 1958; Поддубная-Арнольди, 1964). После преобразования нуклеарного эндосперма в цеплюлярный клетки гипостазы у борщевика обладают значительной пиронинофилией, что можно связать (Цингер, 1958) с активностью их трофических функций. Суэж (1954а, 1954в, 1954с) также считал, что гипостаза является своего рода физиологическим прибором для подсасывания питательных соков. Н.В. Цингер (1958) на основании гистохимических исследований пришла к выводу о высокой физиологической активности гипостазы, снабжающей зародышевый мешок разнообразными физиологически активными и питательными веществами.

Все перечисленные выше морфологические элементы, свидетельствующие о возможности проникновения трофических компонентов в зародышевый мешок, отмечены у борщевика. Но, несмотря на это, зародыш остается недоразвитым, его развитие приостанавливается на раннем этапе органо- и гистогенеза. А обильный приток питательных веществ идет на развитие крупного эндосперма, который, по нашим данным (Скупченко, 1984) и данным ряда авторов (Козо-Полянский, 1965; Кордюм, 1967), нуклеарного типа, без крахмала, с жирами и протеином, со свободноядерным развитием.

По данным ряда авторов (Stokes, 1952а; Иванова, 1966, 1971) и данным наших исследований (Скупченко, 1975), зародыш борщевика мелкий, в его клетках не содержится запаса питательных веществ, и дальнейший рост его в семени, отделенном от растения, обеспечивается оптимально развитым эндоспермом. Длина зародышей семян центрального зонтика к моменту их полного созревания колеблется от 1.2 до 1.4 мм (табл.-вкл. Х1У, А), что составляет 12-17% длины семени. Семядоли узкие (табл.-вкл. ХУ, Б), уплощенные, длиной 570-590 мкм. Диаметр гипокотиля 57.6-67.2 мкм. Из гипокотиля в семядоли отходят по три проваскулярных пучка.

Апекс зародышевого стебля имеет диаметр основания 112-136 мкм. Форма его уплощенная, с небольшим возвышением в центральной части (табл.-вкл. Х1У, Б). Клетки туники крупные, размером 14.8-17.6 мкм, с небольшими ядрами. Корешок зародыша созревшего семени прямолинейный, округлый в сечении. Ткани корешка дифференцированы на эпидермис, первичную кору, центральный цилиндр. Корневой чехлик в осевом измерении корня представлен 11-13 слоями клеток (табл.-вкл. ХУ, А).

Зародыш борщевика располагается в небольшой полости эндосперма. Н.В. Цингер (1951) установила для пиона первичный характер формирования этой полости. Однако есть утверждения, что полость возникает на сравнительно поздних этапах развития семени в результате разрушения клеток эндосперма вблизи за-

родыша (Hirsch, 1890; Netolitzky, 1926). Нами на примере развития борщевика установлено, что появление гидролизованной зоны совпадает с моментом начала дифференциации зародыша.

Известно, что семена борщевика при весеннем посеве не дают всходов из-за отсутствия готовности эндосперма снабжать его питательными веществами. После влажно-холодовой обработки в эндосперме происходит изменение соотношения набора аминокислот, в результате которого создаются благоприятные условия питания для дальнейшего роста зародыша (Иванова, 1971).

Таким образом, исследования развития семени борщевика Сосновского в условиях средней подзоны тайги позволили определить конкретные сроки прохождения этих процессов. Выявлено, что развитие семяпочки и женского гаметофита в условиях Севера сходно с таковым в европейской части СССР. В зрелых семенах зародыш слаборазвит, он достигает фазы образования зачатков семядолей. Эндосперм развит оптимально, содержит запасные питательные вещества (белки, жиры).

3.2. Особенность развития семян в зонтиках разных порядков борщевика Сосновского

Для удовлетворения потребностей производства в семенах борщевика необходимо выявление резервов повышения объема их сбора. Считается, что наиболее качественные семена дают центральные зонтики (Страна, 1966), они в основном и используются в производстве. В то же время в боковых зонтиках I порядка в благоприятные годы также формируется достаточно большое количество семян. Однако возможность их использования для целей выращивания оставалась под вопросом, поскольку не было проведено сравнительного эмбриологического исследования, которое могло бы определить их морфологическую полноценность.

Борщевик имеет соцветие — многолучевой сложный зонтик. На одном растении развивается до 5–7 зонтиков, из них один — центральный, которым заканчивается цветонос, остальные относятся к боковым I порядка, первого и второго ярусов. Формируются зонтики II порядка, но они, как правило, недоразвиваются, семена в них не вызревают. На центральном зонтике формируется от 3000 до 10 000 семян. На боковом зонтике семян закладывается вдвое меньше, чем на центральном.

Проведенное исследование динамики развития зародышей семян из центральных и боковых зонтиков I порядка показало, что при полной восковой спелости (8 августа) зародыши семян центральных зонтиков составляют по длине (0.61 ± 0.08) мм, а боковых — (0.26 ± 0.03) мм (табл. 3). Разница между величинами зародышей значительная (рис. 12). Степень созревания семян оценивалась по отношению к развитию семян в центральных зонтиках. Через 2 недели — 20 августа — эта разница по величине зародышей несколько сокращается. В центральных зонтиках зародыши увеличиваются до

Таблица 3

Изменение длины зародышей (мм) в процессе созревания семян боковых и центральных зонтиков борщевика Сосновского (1975 г.)

Зонтики	Положение зонтиков	Восковая спелость семян		$M \pm m$	Частично созревшие семена	Полностью созревшие семена
		Крайние	Срединные			
Центральные	Внутренние	Крайние	0.70 ± 0.04	1.00 ± 0.07	1.28 ± 0.12	
		Срединные	0.45 ± 0.04	1.13 ± 0.08	1.28 ± 0.06	
		Внутренние	0.70 ± 0.08	-	1.28 ± 0.07	
		Крайние	0.65 ± 0.15	1.08 ± 0.03	1.30 ± 0.03	
		Срединные	0.58 ± 0.11	1.00 ± 0.04	1.28 ± 0.05	
	Крайние	Внутренние	-	-	1.23 ± 0.05	
		Крайние	0.78 ± 0.09	1.13 ± 0.07	1.23 ± 0.06	
		Срединные	0.58 ± 0.09	1.15 ± 0.08	1.15 ± 0.04	
		Внутренние	0.45 ± 0.09	1.10 ± 0.11	1.30 ± 0.06	
		Крайние	0.25 ± 0.03	0.53 ± 0.03	1.00 ± 0.02	
Боковые	Внутренние	Срединные	0.35 ± 0.03	0.53 ± 0.03	0.88 ± 0.06	
		Внутренние	-	0.48 ± 0.08	-	
		Крайние	0.33 ± 0.05	0.60 ± 0.03	0.96 ± 0.05	
		Срединные	0.23 ± 0.02	0.63 ± 0.03	0.88 ± 0.04	
		Внутренние	0.23 ± 0.03	0.65 ± 0.08	-	
	Крайние	Крайние	0.23 ± 0.05	0.60 ± 0.02	0.93 ± 0.08	
		Срединные	0.25 ± 0.06	0.60 ± 0.03	0.83 ± 0.05	
		Внутренние	0.25 ± 0.07	0.60 ± 0.04	0.90 ± 0.17	
		Крайние	0.25 ± 0.07	0.60 ± 0.04		

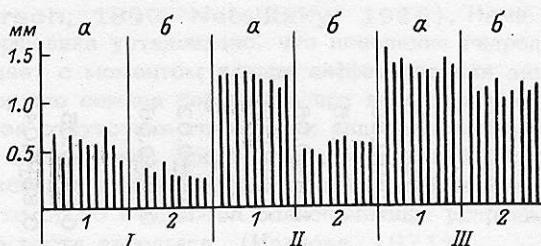


Рис. 12. Величина зародыша в различные фазы спелости семян в центральном (а) и боковом 1 порядке (б) зонтиках (1975 г.).

I – восковая спелость (8 августа), II – единично спелые семена (20 августа), III – полная спелость (28 августа).

(1.08 ± 0.08) мм, а в боковых – до (0.58 ± 0.03) мм. В состоянии полного созревания, которое в окрестностях Сыктывкара наступает в конце августа, разница между линейными величинами зародышей еще более сокращается. Зародыши семян центральных зонтиков по длине составляют (1.25 ± 0.06) мм, а боковых – (0.91 ± 0.07) мм.

Зародыши в семенах центральных зонтиков первоначально имеют высокий темп роста. Суточный прирост по отношению к максимальной длине в период созревания составляет 3.12%. Затем (с 20 по 28 августа) темп роста их затухает и суточный прирост снижается до 1.7%. Зародыши семян из боковых зонтиков в первый период имеют суточный прирост 3.02%, а во второй период, перед полным созреванием семян центральных зонтиков, – 4.27%, что превышает темп роста зародышей из семян центральных зонтиков в 2.5 раза. Темп роста у них не затухает, а увеличивается (табл. 3).

В семенах из зонтиков различных порядков практически к периоду созревания зародыши выравниваются по степени развития. Однако в условиях Севера вегетационный период иногда может сопровождаться заморозками, которые повреждают генеративную сферу в состоянии цветения и на ранних этапах эмбриогенеза, и, таким образом, семена на боковых зонтиках не образуются.

Основным лимитирующим фактором, ограничивающим плодоношение сельскохозяйственных культур на Севере, является недостаток тепла. В связи со значительным расширением посевов борщевика в Коми АССР необходимо изучить влияние этого фактора на продуктивный цикл, так как район характеризуется низкой суммой положительных температур и возможностью заморозков в весенне-летнее время, частота которых составляет 3–4 года из 10 лет. Растения нормально растут и плодоносят в годы, в которые не наблюдаются заморозки в весенне-летнее (май, июнь) время и сумма положительных (за апрель–сентябрь) температур по годам составляет: 1975 г. – 2047° , 1976 – 1867 , 1977 – 2231 , 1979 – 1903 , 1980 г. – 1690° .

На формирование репродуктивных органов значительное влияние оказывают весенние заморозки. Например, в 1978 г. это отразилось на органогенезе генеративных осей борщевика Сосновского. Вегетационный период характеризовался недостаточной теплообеспеченностью ($\epsilon t=1478^{\circ}$), с заморозками в первую декаду мая ($\epsilon t=156^{\circ}$). В другие годы сумма положительных температур мая была значительно выше: 1975 г. - 315° , 1976 - 240 , 1977 - 352 , 1979 - 367 , 1980 г. - 198° .

Часто страдают от заморозков боковые зонтики I порядка, так как дифференциация боковых апексов проходит позже центральных. Однако в обычные годы зародыши семян зонтиков обоих порядков к моменту созревания оказываются сформированными практически в одинаковой степени. Они дифференцированы на семядоли, составляющие около 40% общей длины зародышей, корешок, имеют морфологические апексы стебля и корня. По степени развития и размерам зародышей и эндосперма семена из боковых зонтиков I порядка имеют достаточный уровень сформированности и пригодны к посеву.

Для проверки посевных качеств семян из различных зонтиков, развившихся в благоприятный год, был проведен эксперимент по определению их полевой всхожести. Установлено, что полевая всхожесть семян из боковых и центральных зонтиков отличается незначительно. Так, например, средние результаты всхожести соответственно по вышеуказанным состояниям спелости составили: 68.2, 75.2, 75.0% у семян из центральных зонтиков и 57.6, 78.2, 67.6% у семян боковых зонтиков I порядка. Полевая всхожесть семян, собранных в указанные нами три срока созревания, но высеванных после просушивания, была выше и составила соответственно 82.0, 79.0, 71.4% у семян из центральных зонтиков и 75.6, 72.6, 75.4% у семян из боковых зонтиков I порядка (табл. 4). Появление всходов из семян центральных зонтиков было зарегистрировано на 2-3 сут раньше, чем у боковых.

Наряду с этим определялась полевая всхожесть семян борщевика шероховато окаймленного, взятых из центральных и боковых зонтиков I порядка. Семена собраны в состоянии только полного созревания и высеваны с просушиванием и без него. Полевая всхожесть семян центральных зонтиков составила у них при высеве без просушки 74.0%, а боковых - 66.4%. У семян, высеванных после просушки, всхожесть увеличилась и составила соответственно 77.0 и 72.6%, т. е. различие всхожести семян из центральных и боковых зонтиков как у борщевика Сосновского, так и у борщевика шероховато окаймленного незначительное.

Необходимо отметить, что семена ранних сроков сбора, при восковой спелости - из боковых зонтиков I порядка, несмотря на малые размеры зародышей (в длину до 0.3 мм), имели достаточно высокую полевую всхожесть. Это становится возможным благодаря способности зародышей дополнительно развиваться в семенах, находящихся в почве при осеннем посеве.

Таблица 4

Полевая всхожесть семян борщевика из зонтиков различных порядков (1976 г.)

Вид	Положение зонтика	Уровень спелости	Дата сбора и высева	Кол-во семян по повторностям	Всхожесть семян по повторностям (%)				Средний %
					I	II	III	IV	
Б е з п р о с у ш и в а н и я									
<i>H. sosnowskyi</i>									
Центральный	Восковая спелость	19.08	100	59	66	67	77	72	68.2
Боковой	"	19.08	100	62	52	53	62	59	57.6
Центральный	Частично созревшие	24.08	100	81	71	70	74	80	75.2
Боковой	"	24.08	100	70	82	81	84	74	78.2
Центральный	Полностью созревшие	1.09	100	80	73	71	76	75	75.0
Боковой	"	1.09	100	67	73	64	69	65	67.6
<i>H. trachyloma</i>	Центральный	"	25.08	100	65	73	80	70	82
	Боковой	"	25.08	100	63	70	67	66	66.4
П о с л е п р о с у ш и в а н и я									
<i>H. sosnowskyi</i>									
Центральный	Восковая спелость	19.08 и 9.09	100	87	77	77	82	87	82.0
Боковой	"	19.08 и 9.09	100	80	68	72	75	83	75.6
Центральный	Частично созревшие	24.08	100	77	78	77	79	84	79.0
Боковой	"	9.09	100	79	62	75	66	81	72.6
Центральный	Полностью созревшие	1.09	100	62	67	75	69	84	71.4
Боковой	"	25.08 и 9.09	100	82	70	81	70	74	75.4
<i>H. trachyloma</i>	Центральный	"	8.09	81	84	85	69	66	77.0
	Боковой	"	25.08 и 9.09	100	64	71	79	73	76
									72.6

Рассматриваемый опыт позволил установить, что семена борщевика, собранные в фазу полной восковой спелости и высеванные после просушивания, имеют самую высокую полевую всхожесть. Аналогичные данные более высокой всхожести семян, собранных при восковой спелости, были получены для злаков (Овчаров, 1969). Наряду с этим известно (Бабаян, 1954; Тараненко, 1963; Строна, 1966), что у семян некоторых растений (ячмень, пшеница, гречиха, просо, сорго) всхожесть по мере созревания снижается.

Результаты исследования развития зародышей и полевой всхожести семян из центральных и боковых зонтиков I порядка убедительно свидетельствуют о том, что для посева пригодны семена, собранные в состояниях от полной восковой спелости до полного созревания. В годы, благоприятные по метеоусловиям для вызревания боковых зонтиков I порядка, можно одновременно убирать семена с центральных и боковых зонтиков с последующим тщательным их просушиванием. Аналогичные данные были получены нами и на другом виде борщевика — шероховато окаймленном. Таким образом, повысить сбор урожая для производства борщевика можно за счет сбора семян боковых зонтиков I порядка.

3.3. Разнокачественность семян

Разнокачественность выражается в различии семян одной и той же партии по форме, размеру, степени выполненности, биохимическим характеристикам и т. п. (Словарь ботанических терминов, 1984). Причина возникновения разнокачественности семян — разнообразные окружающие условия.

Большие размеры центральных зонтиков борщевика и наличие на одном растении нескольких боковых зонтиков обуславливают разнотипность периода цветения и наличия семян. Формирование семян центральных зонтиков происходит при одних, а боковых — при других погодных условиях. Поэтому в пределах как самого центрального зонтика, так и боковых возникает неравнотипность семян. Подобное проявление разнокачественности семян в метелке, колосе, початке с сохранением своих отличительных свойств в следующих поколениях отмечают Л.Л. Еременко (1950), И.Г. Строна (1966), В.В. Гриценко, З.М. Калошина (1984). Завязываемость семян в боковых зонтиках борщевика в отдельные годы снижается из-за заморозков, обильного выпадения осадков и в связи с этим недостаточного лёта насекомых. Следовательно, природа разнокачественности зрелых семян борщевика может быть различной: генетической, матричной, экологической (по классификации Строна, 1962). От степени развития зародыша и его размеров (по классификации — Методические указания ..., 1980) зависит структурная* неоднородность семян.

* Семена борщевика, как и других зонтичных, имеют недоразвитый зародыш и нуждаются в покое. По классификации М.Г. Никола-

Таблица 5

Масса семян различных видов борщевика на третьем году жизни (1972–1975 гг.; Моисеев и др., 1979)

Вид	Масса 1000 семян в зонтике (г)	
	центральном	боковом
<i>Heracleum lehmannianum</i>	12.0	9.5
<i>H. mantegazzianum</i>	12.5	10.3
<i>H. trachyloma</i>	16.0	13.0
<i>H. pubescens</i>	13.5	12.5
<i>H. wilhelmsii</i>	12.8	9.6
<i>H. sosnowskyi</i>	15.3	12.6
<i>H. asperum</i>	6.5	5.5
<i>H. sibiricum</i>	5.1	4.3

Таблица 6

Размеры мерикарпия и зародыша видов борщевика

Вид	Длина (мм)	
	мерикарпия	зародыша
	лимиты	
<i>Heracleum dissectum</i>	7.7–12.3	0.3–1.1
<i>H. asperum</i>	6.2–11.0	0.3–0.9
<i>H. sosnowskyi</i>	11.0–13.5	1.1–1.7
<i>H. wilhelmsii</i>	11.5–17.7	0.5–1.5
<i>H. mantegazzianum</i>	10.7–13.5	0.4–1.0
<i>H. lehmannianum</i>	11.6–14.1	0.4–0.8

Разнокачественность их проявляется также в массе 1000 семян центральных и боковых зонтиков I порядка (табл. 5). Причем по всхожести и энергии прорастания они также отличаются.

(Продолжение сноски).

евой (1967), впервые давшей четкое представление о типах покоя семян, зародыш борщевика находится в глубоком сложном морфо-физиологическом покое, обусловленном приостановкой развития зародыша на материнском растении. Для нарушения такого типа покоя на семена воздействуют низкими температурами при достаточном увлажнении (стратификация).

У окопника щершавого в условиях Севера также отмечается значительная разнокачественность семян. Наиболее полноценные и выполненные семена формируются в нижней части центрального тирса, что видно из показателя массы 1000 семян: у шести ярусов, считая снизу, она составила 8.41–10.21 г, а у верхних четырех ярусов – 3.60–7.76 г (Фролов, 1982).

Неоднородность семян борщевика проявляется также в размерах мерикарпий и их зародышей (табл. 6; Скупченко, 1984). Подобное явление было отмечено И.А. Ивановой (1971), когда в пределах каждой пробы семян разных видов борщевика можно было наблюдать колебания длины зародыша в пределах ± 0.5 мм. Автор объясняет это тем, что семенам зонтичных, как и других растений, свойственна разнокачественность, связанная с местоположением семян в соцветии. Этот факт отмечается и И.Ф. Сацыперовой (1984). Место образования семян на растении обуславливает то или иное количество разнокачественных семян не только потому, что такие семена формируются в несколько отличающихся условиях внешней среды, но, по-видимому, они иначе обеспечиваются жизненно необходимыми веществами (Овчаров и др., 1966). И, как показывает опыт многочисленных наблюдений, наиболее крупные семена – более жизнестойкие, в них больше физиологически активных соединений, что создает предпосылки более быстрого перехода прорастающего семени на самостоятельный, автотрофный тип питания. Естественно, что разнокачественность семян или их неоднородность сказываются на урожае.

Так как борщевикам свойственно перекрестное опыление, то генетическая разнокачественность присуща им в полной мере. Опьляются растения не собственной пыльцой, а с других растений, и происходит слияние гамет, гетерогенных в наследственном отношении. В пределах сложного зонтика нет синхронности в заложении меристематических бугорков будущих зонтичков, а в них потом неодновременно происходит формирование цветков, и это обстоятельство в свою очередь увеличивает разнокачественность семян борщевика. На степень разнокачественности семян влияет, вероятно, и тип цветка. У борщевика в зонтике формируются зигоморфные – периферические и актиноморфные – центральные цветки.

О подобной неравнотенности цветков и семян моркови, заключающейся в том, что цветение и формирование зародыша происходят с большой скоростью в цветках средних и внутренних частей зонтика и медленнее – в периферических, сообщает Л.Л. Еременко (1950). Следует отметить, что разница в размере зародышей четко выражена до определенного момента – перехода семян в восковую спелость, после чего она делается менее заметной. Е.Л. Кордюм

* Тирс – сложное соцветие, у которого паракладии несут парциальные соцветия цимоидного характера.

(1967) указывает на то, что одной из причин различной дифференциации зародышей в плодиках одного соцветия могут быть особенности развития семяпочек в завязях цветков, занимающих различное положение в соцветии и, в частности, связанных, возможно, с неодинаковым поступлением питательных веществ. Кроме того, разнокачественностью семян борщевика объясняется растянутый период появления проростков, высеванных в грунт, — от 20 дней до 2 лет (Сацьперова, 1984).