

Глава 5

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН

Для решения конкретных задач технологии выращивания интродуцированных видов борщевиков возникает необходимость в установлении региональных морфометрических характеристик их семян. Это необходимо знать в связи с организацией семеноводства определенных, широко внедряемых в производство видов. Данный аспект также представляет интерес в связи с выяснением адаптации борщевика к новым условиям.

Плод борщевика — колонковый вислоплодник, дробный, а доли, на которые он распадается, — полуплодики („мерикарпии” — от греч. мерис — часть, доля) (Манденова, 1950, 1951; Левина, 1967). Мерикарпии от светло-коричневого до желтого цвета, со спинной стороны слабовыпуклые и имеют слегка вогнутую комиссулярную поверхность. На дорсальной стороне имеется пять нитевидных сосудисто-волокнистых пучков (ребер) (табл.-вкл. ХУ1, А) с расположеннымми между ними четырьмя секреторными каналами. В средней части комиссулярной стороны у мерикарпии всех видов хорошо обозначено килеватое возвышение, расположенное между двумя канальцами. Число канальцев на спинной стороне исследованных видов борщевика из 2 секций не было постоянным. Встречались мерикарпии с 3 и 5–6 канальцами. Мерикарпий плотно окружен сухим околоплодником, за исключением халазального и микропилярного концов и комиссулярной стороны, где имеются воздухоносные полости. С помощью краевых ребер и воздухоносных полостей семена могут переноситься ветром, поэтому их относят к анемохорам. Околоплодник при намачивании легко отделяется. Семенная оболочка плотно прилегает к семени.

Зародыш расположен в небольшой эндоспермальной полости, заполненной прозрачной студневидной жидкостью. Зародыш зрелых семян борщевика до стратификации прямой, с овальными семядолями, составляющими около половины длины зародыша, гипокотилем, корешком и зачатком почки. Детальные исследования семян и зародышей видов борщевика, интродуцированных в условия Севера, показали, что в его семенах формируется недоразвитый зародыш, который не прорастает без периода dorазвития во влажно-холодных условиях (Моисеев и др., 1975; Скупченко и др., 1976). С этим обстоятельством связана необходимость при возделывании борщевика проводить предпосевную подготовку семян путем стратификации, если предполагается весенний посев, либо рекомендовать производству осенний посев.

5.1. Характеристика мерикарпиев видов секции *Heracleum*

Борщевик жесткий – *H. asperum*.

Мерикарпии широко-обратнояйцевидной формы, покрыты редкими волосками, направленными вверх. Средняя длина мерикарпия 8.8 и ширина 6.5 мм (табл. 7, 8). Канальцы на спинной стороне нитевидные, почти параллельные друг другу, чуть расширенные. На верхушке мерикарпия небольшая выемка (табл.-вкл. ХУІ, Б). Средняя длина канальцев на спинной стороне 5.9 мм, или 65.9% от длины мерикарпия (табл. 9). Канальцы на комиссуральной стороне в 2-3 раза шире спинных, булавовидной формы и составляют 3.8 мм, или 42.8% от длины мерикарпия.

Семена желтовато-зеленого цвета, уплощенные, обратнояйцевидной формы, с небольшими углублениями следов ребер и канальцев. Средняя длина семени 5.2 и ширина 3.6 мм. Зародыш мелкий, длиной 0.7 мм, семядоли составляют 54.8% от длины зародыша (табл. 10).

Борщевик сибирский – *H. sibiricum*.

Мерикарпии широко-обратнояйцевидной формы (табл.-вкл. ХУІ, В), волосков на спинной стороне нет. На вершине мерикарпия имеется выемка. Край крыльев ровный. Средняя длина мерикарпия 9.9 и ширина 5.9 мм. Канальцы на спинной стороне узкие, немного расширяющиеся к концу. У некоторых мерикарпиев встречаются зачатки 5-го канальца. Средняя длина канальцев на спинной стороне 6.5 мм, или 65.6% от длины мерикарпия. Канальцы на комиссуральной стороне шире спинных. Средняя их длина 3.9 мм, что составляет 40.0% от длины мерикарпия.

Семена зеленовато-желтого цвета, обратнояйцевидные, с небольшими углублениями следов канальцев на комиссуральной стороне. Средняя длина семени 5.6 мм. Зародыш величиной 1.1 мм, или 19.8% от длины семени. Семядоли составляют 57.0% от длины зародыша.

Борщевик рассеченный – *H. dissectum*.

Мерикарпии обратнояйцевидной формы (табл.-вкл. ХУІ, Г), голые, на вершине с небольшой выемкой. Край крыла ровный. Средняя длина мерикарпия 10.5 и ширина 6.7 мм. Средняя длина канальцев на спинной стороне 7.3 мм. Канальцы нитевидные, с расширением к концу, составляют 70.0% от длины полуплодиков. У некоторых мерикарпиев встречаются зачатки 5-го и 6-го канальцев на спинной стороне. Канальцы на комиссуральной стороне значительно шире спинных и имеют булавовидную форму. Длина их равна 4.4 мм.

Семена зеленовато-желтого цвета, их длина 5.9 и ширина 3.5 мм. Зародыш – 0.6 мм.

Таблица 7

Морфометрическая характеристика семян различных видов борщевика

Вид	Длина (мм)										
	мерикария			семени							
	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)		$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)	
Секция Heracleum											
<i>H. Heracleum asperum</i>	8.8±0.14	10.9	1.6	5.2±0.16	22.0	3.2	0.7±0.02	25.9	3.7		
<i>H. sibiricum</i>	9.9±0.13	9.3	1.3	5.6±0.11	13.3*	1.9	1.1±0.04	24.0	3.4		
<i>H. dissectum</i>	10.5±0.15	9.8	1.4	5.9±0.08	9.0	1.3	0.6±0.03	28.0	4.1		
Секция Pubescentia											
<i>H. sosnowskyi</i>	12.3±0.09	5.1	0.7	6.8±0.08	8.6	1.2	1.4±0.06	31.3	4.4		
<i>H. wilhelmsii</i>	13.9±0.02	11.0	1.6	7.6±0.12	11.0	1.0	1.0±0.04	25.0	3.0		
<i>H. mantegazzianum</i>	12.1±0.09	5.1	0.7	6.6±0.06	6.1	0.9	0.7±0.02	16.5	2.7		
<i>H. pubescens</i>	13.2±0.02	10.4	1.5	7.1±0.09	9.7	1.4	0.8±0.03	29.0	4.1		
<i>H. lehmannianum</i>	13.2±0.07	3.9	0.6	6.4±0.05	5.3	0.8	0.6±0.02	18.6	2.7		

Таблица 8

Морфометрическая характеристика семян различных видов борщевика

Вид	Ширина (мм)					
	Мерикарпия			семени		
	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)
Секция <i>Heracleum</i>						
<i>H. asperum</i>	6.5±0.08	8.8	1.3	3.6±0.06	11.2	1.6
<i>H. sibiricum</i>	5.9±0.01	14.4	2.1	3.2±0.07	15.1	2.2
<i>H. dissectum</i>	6.7±0.08	8.2	1.2	3.5±0.06	11.0	1.6
Секция <i>Pubescentia</i>						
<i>H. sosnowskyi</i>	7.6±0.07	6.6	0.9	4.5±0.06	8.8	1.3
<i>H. wilhelmsii</i>	8.0±0.07	6.0	0.9	4.4±0.06	9.8	1.4
<i>H. mantegazzianum</i>	7.6±0.06	5.9	0.8	4.0±0.05	9.5	1.4
<i>H. pubescens</i>	8.1±0.06	5.5	0.8	3.5±0.1	9.8	1.4
<i>H. lehmannianum</i>	7.3±0.04	3.8	0.5	4.2±0.03	5.7	0.8

Таблица 9

Морфометрическая характеристика семян различных видов борщевика

Вид	Длина канатцев (мм)					
	на спинной стороне			на комиссулярной стороне		
	$\bar{X} \pm m$	C_D (%)	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_D (%)	P (%)
Секция Heracleum						
<i>H. asperum</i>	5.9±0.1	12.1	1.7	3.8±0.08	15.0	2.2
<i>H. sibiricum</i>	6.5±0.15	15.7	2.2	3.9±0.05	8.6	1.2
<i>H. dissectum</i>	7.3±0.13	12.0	1.7	4.4±0.1	16.0	2.3
Секция Pubescentia						
<i>H. sosnowskyi</i>	8.5±0.09	7.3	1.1	5.2±0.11	15.7	2.2
<i>H. wilhelmsii</i>	9.9±0.2	14.7	2.1	5.6±0.14	18.0	2.5
<i>H. mantegazzianum</i>	8.2±0.06	4.7	0.7	4.9±0.07	9.9	1.4
<i>H. pubescens</i>	8.4±0.10	9.0	1.3	4.9±0.07	9.4	1.3
<i>H. lehmannianum</i>	8.5±0.05	4.3	0.6	4.7±0.05	7.1	1.0

Таблица 10

Морфометрическая характеристика семян различных видов борщевика

Вид	Отношение (%)				
	зародыша к семени			семядолей к зародышу	
	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)
Секция Heracleum					
<i>H. asperum</i>	11.6±0.5	31.0	4.4	54.8±0.5	6.8
<i>H. sibiricum</i>	19.8±0.6	22.0	3.1	57.0±0.7	8.3
<i>H. dissectum</i>	9.9±0.5	31.7	4.5	54.6±0.6	7.7
Секция Pubescentia					
<i>H. sosnowskyi</i>	21.7±0.4	12.0	1.8	44.1±0.7	11.5
<i>H. wilhelmsii</i>	14.0±0.6	31.4	4.5	47.3±1.1	16.1
<i>H. mantegazzianum</i>	10.5±0.3	18.6	2.7	55.8±0.8	9.5
<i>H. pubescens</i>	11.4±0.5	31.4	4.5	53.0±1.0	13.7
<i>H. lehmannianum</i>	9.0±0.2	15.4	2.2	54.3±0.6	7.6

5.2. Характеристика семян видов секции Pubescentia

Борщевик Сосновского – *H. sosnowskyi*.

Полуплодик широкоэллиптической, обратнояйцевидной формы (табл.–вкл. ХУ1, Ж). На спинной стороне и по краю крылатки хорошо заметны редкие волоски. У основной массы семян насчитываются до 4 канальцев, но единично встречаются по 3–5 канальцев. Канальцы булавовидные, заканчивающиеся расширением. Средняя длина мерикарпия 12.3 мм.. Ширина полуплодика 7.6 мм. Средняя длина канальцев на спинной стороне 8.5 мм, или 69.4% от длины мерикарпия. На комиссулярной стороне канальцы шире, чем на спинной, длина их 5.2 мм. Эта величина наиболее вариабельна – $C_v = 15.7\%$, канальцы составляют 42.5% от длины полуплодиков.

Семя зеленовато–желтого цвета, с небольшими углублениями следов ребер. Средняя длина семени 6.8 и ширина 4.5 мм. Средняя длина зародыша 1.4 мм. Отношение длины зародыша к длине семени составляет 21.7%. Семядоли составляют 44.1% от длины зародыша.

Борщевик Вильгельмса – *H. wilhelmsii*.

Полуплодики борщевика Вильгельмса обратнояйцевидной формы, более удлиненные (табл.–вкл. ХУ1, А,Д,Е,З), чем у борщевика Сосновского. Со спинной стороны и по краям мерикарпии густо опущены. Средняя длина мерикарпия 13.9 и ширина 8.0 мм. У некоторых полуплодиков бывает по три канальца. Средняя длина канальцев на спинной стороне

		Отношение (%)					
		канальцев спинной стороны к мерикарпию		канальцев комиссуральной стороны к мерикарпию			
	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)	$\bar{X} \pm m$	C_v (%)	P (%)
	0.9	65.9±0.6	6.8	0.9	42.8±0.5	8.9	1.3
	1.2	65.6±0.8	8.8	1.3	40.0±0.4	7.7	1.1
	1.1	70.0±0.7	6.7	0.9	41.9±0.6	10.0	1.4
	1.5	69.4±0.5	5.3	0.8	42.5±1.0	16.9	2.4
	2.3	71.0±0.7	6.5	0.9	40.0±0.6	11.0	1.6
	1.4	67.8±0.6	5.8	0.9	41.4±0.6	10.6	1.4
	1.9	64.0±0.7	7.7	1.1	37.7±0.7	13.8	2.0
	1.1	64.6±0.3	3.7	0.5	35.1±0.4	7.4	1.1

9.9 мм. Канальцы булавовидной формы и составляют 71.0% от длины мерикарпия. Мерикарпий на комиссуральной стороне голый, канальцы длиной 5.6 мм, занимают 40.0% длины полуплодика.

Семена зеленовато-желтые, средняя их длина 7.6 и ширина 4.4 мм (см. табл. 7). Средняя длина зародыша 1.0 и ширина 0.5 мм. От длины мерикарпия зародыш составляет 14.0%. Семядоли составляют 48.1% от длины зародыша.

Боршевик Лемана - *H. lehmannianum*.

Полуплодики яйцевидно-продолговатые (табл.-вкл. ХУ1, И, К), длиной 13.2 и шириной 7.3 мм. На спинной стороне мерикарпии опущены. Канальцы булавовидные, средняя их длина 8.5 мм, что составляет 64.6% от длины мерикарпия. Канальцы на комиссуральной стороне короткие, широкие, булавовидные, средняя их длина 4.7 мм, или 35.1% от длины мерикарпия.

Семя желтовато-зеленое, продолговатое. Длина семени 6.4 и ширина 4.2 мм. Зародыш длиной 0.6 мм, или 9.0% от длины семени. Семядоли составляют 54.3% от длины зародыша.

Боршевик Мантегазци - *H. mantegazzianum*.

Полуплодики широкоэллиптической формы, с хорошо заметной выемкой на верхушке. Спинка голая, а по краям крыльев частые широповатые волоски. Средняя длина мерикарпия 12.1 и ширина 7.6 мм. Длина и ширина мерикарпия данного вида - величина стабильная и варьирует в небольших пределах (см. табл. 7, 8). Канальцы на спинной стороне булавовидные, широкие, особенно крайние. Средняя длина их 8.2 мм и составляет 67.8% от длины полуплодика. На

комиссуральной стороне канальцы более широкие, средняя их длина 4.7 мм, или 41.4% от длины мерикарпия (см. табл. 9).

Семя желто-зеленое, эллиптической формы. Средняя длина семени 6.6 и ширина 4.0 мм. Зародыш длиной 0.7 и шириной 0.3 мм. Зародыш составляет 13% от длины семени, семядоли – 55.8% от длины зародыша (см. табл. 10).

Борщевик пушистый – *H. pubescens*.

Мерикарпии крупные, обратнояйцевидной формы. По краям полуплодик опущен мелкими шиловидными волосками, изредка они встречаются в центре спинки. Средняя длина мерикарпия 13.2 и ширина 8.1 мм. Канальцы на спинной стороне булавовидные, длиной 8.4 мм, что составляет 34.8% от длины полуплодика.

Семя светло-зеленое, продолговатое. Длина его 7.1 и ширина 3.5 мм. Длина зародыша 0.8 мм. Зародыш составляет 11.4% длины семени, семядоли – 53.0% от длины зародыша.

Зародыш борщевика расположен в центре микропилярной части семени и вытянут вдоль его оси. Согласно классификации А.С. Мартина (1946), составленной на основании внутренней морфологии, с учетом относительной величины эндосперма, формы и величины зародыша, зародыш борщевика можно отнести к линеарному типу.

Результаты замеров показали, что зародыш мелкий и составляет 12–19% от длины эндосперма. Среди зародышей наибольшее варьирование отмечено по величине в пределах вида. Особенно большой коэффициент вариации (C_v) отмечен у *H. sosnowskyi* – 31.3%. Вариабельность длины зародыша объясняется неодновременностью цветения в пределах сложного зонтика и в связи с этим – разной продолжительностью сроков развития семян и зародышей, их разнокачественностью. Л.Л. Еременко (1950), изучая вариабельность в темпах развития семян в зонтике моркови, отмечает, что разница в размере зародышей четко выражена до определенного момента – перехода семян к восковой спелости, после чего она делается менее заметной. И.В. Грушвицкий (1963) при исследовании семян моркови за 11-летний период, распределяя семена по группам в зависимости от длины зародыша, пришел к выводу, что самый крупный зародыш (2.0 мм) оказался почти в 7 раз длиннее самого мелкого (0.3 мм). Е.Л. Кордюм (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.

Различия обнаружаются не только в размерах семян и зародышей, но также и в их форме. Так, И.Ф. Сацьперова (1984) отмечает, что у разных особей одного вида, растущих рядом, бывают мерикарпии разной формы. Поэтому автор не советует различать виды одной секции по плодам.

Исходя из морфометрических характеристик мерикарпиев, мы обнаружили, что в новых условиях произрастания, на Севере, борщевик формирует плоды по размеру крупнее, чем в Ленинградской обл., в Белорусской ССР и в естественном ареале (табл. 11).

Таблица 11

Сравнительная таблица некоторых показателей мерикариев видов борщевика

Вид	Размеры мерикариев видов борщевика (мм)		Длина канаплев мерикариев (% от длины плода)		из мест естественного произрастания ^{**}	из мест естественного произрастания ^{**}						
	сырьевкой белорусской репродукции	из мест естественного про- израстания	сырьевкой белорусской репродукции*	белорусской репродукции*								
<i>Cenkia</i> <i>Heracleum</i>												
<i>H. sibiricum</i>	9.9	5.9	7-10	6-8	7-8	5-6	65.6	40.0	75.0	50.0	75.0	50.0
<i>H. dissectum</i>	10.5	6.7	7-10	4-7	8-9	5-7	70.0	41.9	67.0	50.0	75.0	50.0
<i>H. asperum</i>	8.8	6.5	5-9	5-7	6-10	5-6	65.9	42.8	75.0	67.0	75.0	50.0
<i>Cenkia</i> <i>Pubescens</i>												
<i>H. lehmarianum</i>	13.2	7.3	9-13	5.5-8	10-12	6-8	64.9	35.1	75.0	50.0	75.0	50.0
<i>H. wilhelmsii</i>	13.9	8.0	9-13	6-8	10-13	7-9	71.0	40.0	75.0	50.0	75.0	50.0
<i>H. sosnowskyi</i>	12.3	7.6	9-15	6-8	10-12	6-8	69.4	42.5	75.0	50.0	75.0	50.0
<i>H. mantegazzianum</i>	12.1	7.6	9-12	6-7	10-11	6-7	82.2	49.6	75.0	50.0	75.0	-
<i>H. pubescens</i>	13.2	8.1	-	-	13-14	8-10	84.3	48.7	-	-	-	-

* По данным М.А. Кудинова и др. (1980).

** По данным И.П. Манденовой (1950).

Таблица 12

Размеры зародышей и семядолей у видов борщевика, интродуцированных в различные места произрастания

Вид	Длина зародыша		Ширина зародыша (мм)	Длина семядолей (мм)	Отношение длины семядолей к длине зародыша (%)
	мм	% от длины эндосперма			
Московская репродукция*					
<i>H. asperum</i>	1.0	19.6	0.3	0.5	50.0
<i>H. mantegazzianum</i>	1.6	18.6	0.3	0.9	56.2
<i>H. sosnowskyi</i>	1.6	29.1	0.4	0.9	56.2
Сыктывкарская репродукция					
<i>H. asperum</i>	0.7	11.6	0.3	0.4	54,8
<i>H. mantegazzianum</i>	0.7	10.5	0.3	0.4	55.8
<i>H. sosnowskyi</i>	1.4	21.7	0.5	0.6	44.1
Ленинградская репродукция**					
<i>H. asperum</i>	0.6	0.8	-	-	-
<i>H. mantegazzianum</i>	0.8	1.0	-	-	-
<i>H. sosnowskyi</i>	0.6	0.8	-	-	-

* По данным И.А. Ивановой (1966, 1971).

** По данным И.Ф. Сацыперовой (1977).

Сравнивая размеры эфирномасляных канальцев плодов борщевика сыктывкарской репродукции с белорусской репродукцией и из мест естественного произрастания, следует отметить, что в условиях Севера их размеры меньше как на спинной, так и на комиссулярной сторонах. Отношение длины канальцев к мерикарпию на спинной стороне — довольно постоянный признак для видов, интродуцированных на Север. И коэффициент корреляции составляет от 3.7 до 8.8. Для комиссулярной стороны мерикарпия он несколько выше — от 7.4 до 16.9. Зародыши семян видов борщевика в условиях Севера мельче, чем в Московской обл., но крупнее, чем в Ленинградской обл. (табл. 12). Следует отметить, что при переселении борщевика на Север происходит увеличение как размеров его семян, так и вегетативных органов. Борщевик Сосновского, интродуцированный в новые условия, вырастает в высоту до 3—4 м и при оптимальных агротехнических приемах дает высокий урожай зеленой массы (800—1000 ц/га). В местах же естественного произрастания, как отмечает И.П. Манденова (1950), он достигает только 1—1.5 м в высо-

ту. По мнению Л.А. Шаврова (1958), гигантизм органов растений, переселенных на Север, происходит не столько за счет увеличения числа клеток, сколько за счет укрупнения их, т. е. за счет клеточного гигантизма.

При выращивании борщевика на Севере подтверждается перспективность его дальнейшего культивирования, поскольку он имеет законченный репродуктивный цикл и формирует семена с жизнеспособными зародышами. По морфологическим признакам мерикарпии сохраняют свою видоспецифичность и формируются по размеру крупнее, чем в других зонах произрастания, а канальцы с эфирными маслами — меньше.

Исходя из приведенных морфометрических показателей — длины секреторных канальцев, можно сделать заключение о меньшем на- капливании кумаринов у растений, выросших в условиях Севера. Укрупнение плодов борщевика является адаптационным приспособлением к неблагоприятным погодным условиям Севера. Произошла натурализация растений рода *Hercleum*, и в дальнейшем можно ожидать не обеднения, а расширения формового его разнообразия благодаря совокупному влиянию природных условий Севера и естественного хода формообразовательного процесса.