



HORTUS BOTANICUS

Международный электронный журнал ботанических садов

15 / 2020



Информационно-аналитический центр Совета ботанических садов России
при Ботаническом саде Петрозаводского государственного университета

HORTUS BOTANICUS

Международный электронный журнал ботанических садов

15 / 2020

ISSN 1994-3849

Эл № ФС 77-33059 от 11.09.2008

Главный редактор

А. А. Прохоров

Редакционный совет

П. Вайс Джексон
Лей Ши
Йонг-Шик Ким
Т. С. Мамедов
В. Н. Решетников

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
Е. М. Арнаутова
А. В. Бобров
Ю. К. Виноградова
Е. В. Голосова
Е. Ф. Марковская
Ю. В. Наумцев
Е. В. Спиридович
К. Г. Ткаченко
А. И. Шмаков

Редакция

Е. А. Платонова
С. М. Кузьменкова
К. О. Романова
А. Г. Марахтанов

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31, каб. 12.

E-mail: hortbot@gmail.com

<http://hb.karelia.ru>

© 2001 - 2020 А. А. Прохоров

На обложке:

Партер в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси. Фото Станислава Бакея.

Разработка и техническая поддержка

Отдел объединенной редакции научных журналов ПетрГУ, РЦ НИТ ПетрГУ,
Ботанический сад ПетрГУ

Петрозаводск
2020

Разнокачественность плодов и семян, определяющая ритмы развития особей нового поколения

ТКАЧЕНКО
Кирилл Гаврилович

*Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН,
ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
kigatka@gmail.com*

Ключевые слова:

обзор, репродуктивные
диаспоры, гетерокарпия,
гетероспермия, онтогенез,
качество семян, *Asteraceae*,
Lamiaceae

Аннотация:

Традиционно разнокачественность плодов и семян воспринимается с точки зрения их морфологии, внешних различий в форме и размерах. Однако на растениях формируются плоды и семена разного качества, при внешнем одинаковом виде, в зависимости от степени сформированности и развитости зародыша и эндосперма. В настоящей работе представлены состояние и степень изученности проблемы гетерокарпии и/или гетероспермии, их влияние на ритмы роста и развития нового поколения. На примерах плодов и семян ряда видов, представителей разных семейств, собранных как в природе, так и от культивируемых растений, показано, что при внешне одинаковой форме плоды и семена различаются своим качеством. Разнокачественность репродуктивных диаспор сказывается на их всхожести, на скорости прохождения новыми особями растений не только начальных возрастных состояний виргинильного периода, но и на темпах вступления их в генеративное состояние. Показано, что семена с наибольшими биометрическими показателями размеров и массы, имеют, как правило, более высокую всхожесть, и новые особи развиваются из них активнее, начальные возрастные состояния проходят в более сжатые сроки. Мелкие семена имеют невысокую всхожесть, и особи нового поколения, вырастающие из таких семян, проходят основные фазы своего развития в более длительном временном промежутке.

Получена: 05 июня 2020 года

Подписана к печати: 26 декабря 2020 года

Введение

Разнокачественность плодов и семян играет важную роль в жизни растений, существовании ценопопуляций. Она выражается в различии их формы (по морфологическим особенностям и параметрам внешнего строения), степени развитости семязачатков, формируемых в пределах одного соцветия и соцветий в пределах одной

особи. На качество (выполненность) семян и плодов оказывает влияние степень их сформированности или «зрелости (полнозёрности)», которая зависит от календарных сроков цветения растений и условий для опыления (наличия опылителей), климатических условий конкретного года, региона произрастания, агрофона и обеспеченности элементами питания в период формирования генеративных диаспор.

«Типичная» гетерокарпия известна на примере семян *Calendula officinalis* L. Биологические и ботанические справочники приводят разные определения: так, например, в «Словаре ботанических терминов» (Словарь..., 1984) дано следующее толкование: ««Гетерокарпия» – образование на одном растении плодов различной формы; «гетероспермия» – образование на одном растении семян разной формы». Биологический словарь (Биологический..., 1986) приводит расширенное понятие: ««Гетерокарпия» – разноплодие, генетически обусловленное свойство некоторых видов цветковых растений формировать на одной особи разнотипные генеративные зачатки (диаспоры), различающиеся по морфологии, приспособлением к распространению, характеру прорастания». Обычно в это понятие вкладывали лишь различия в морфологических характеристиках плодов или семян (Словарь..., 1984; Артюшенко, Фёдоров, 1986).

Особенности репродуктивной биологии, и, как основная составляющая её часть – разнокачественность диаспор, отражают всё многообразие популяций, их генетическую разнородность, происходящие эволюционные процессы, особенности распространения видов (Левина, 1980, 1981; Николаева, 1967; Оно, 1973; Майр, 1974; Ли, 1978; Любичев, 1982; Тахтаджян, 1998; Бухаров, 2020).

Р. Е. Левина и В. Ф. Войтенко на протяжении значительного времени, с разной степенью скрупулёзности и детализации, проводили исследования явления гетерокарпии у многих видов растений разных семейств. Наиболее детально и подробно разработаны, классифицированы и представлены формы гетерокарпии и гетероспермии в их работах (Левина, 1980, 1981, 1987; Войтенко, 1989, 1993; Войтенко, Опарина, 1985). Р. Е. Левина объединяет все формы гетерокарпии в 2 большие группы:

– первая группа – с разнотипными целыми плодами (гетероголокарпия), в ней выделяет 2 подгруппы: эквивалентную и неэквивалентную;

– вторая группа – с разнотипными частями плода (гетерофрагмокарпия), в ней выделяет 3 подгруппы: «а» – «гетероартрокарпия» с неоднородными отдельными члениками дробного плода, «б» – «гетеромерикарпия» с разными мерикарпиями, и «в» – «гетерозермокарпия» с разными зремами.

Основные причины, оказывающие влияние на проявление разнокачественности плодов и семян следующие: расположение цветков в пределах соцветия, расположение самих соцветий в пределах одного побега, разное развитие и положение генеративных побегов в пределах одного растения, разная обеспеченность элементами питания в период роста и развития (например, выращенные на хорошем агрофоне или выросшие в природных ценозах на обеднённых почвах (на кислых почвах, с избытком железа или высоким содержанием алюминия, с низким содержанием бора, нарушающих нормальные физиологические процессы у растений), возрастное состояние особи (от молодого генеративного g_1 , до старого генеративного состояния g_3) в ценопопуляции. Гетерокарпия, как важный фактор в селекции и при ведении некоторых сельскохозяйственных культур, была показана для ряда видов семейств *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Cucurbitaceae*, *Solanaceae* (Бурков, 1946; Еременко,

1950; Грушвицкий и др., 1963; Гикало, 1966; Овчаров, Кизилова, 1966; Хорошайлов, 1966; Бухаров и др., 2014, 2017). Разнокачественность семян по количественным признакам выражается в различиях по таким морфометрическим показателям как размеры (крупные, средние и мелкие) и их масса. Структурно выполненные (полноценные, вызревшие) диаспоры имеют полностью сформированный зародыш, наибольшие численные значения размеров, массы и наилучшие показатели лабораторной и полевой всхожести (Опарина, 2003). Такие семена формируются, как правило, в завязях тех цветков (семяпочек обоеполых или физиологически женских цветков), которые зацветают в соцветии первыми и имеют наибольшую продолжительность срока цветения. Это во многом связано с обеспеченностью цветков в период цветения элементами питания, в том числе – микроэлементами (Некрасов, Князева, 1971). Наиболее ярко это наблюдается у плодов (мерикарпиев) из краевых цветков краевых зонтичков у зонтиков разного порядка видов сем. *Apiaceae* (Ерёменко, 1950; Войтенко и др., 1989; Ткаченко, 1985, 1989, 1995), или у семянок, занимающих краевое положение в корзинках видов сем. *Asteraceae*, в бобах видов семейства *Fabaceae* и в коробочках видов рода кирказон *Aristolochia* семейство Кирказоновые (*Aristolochiaceae*) (Носова, 1969; Ткаченко, 1991, 1992, 1994; Ткаченко и др., 2020 а, б).

Разнокачественность плодов (гетерокарпия, гетероголокарпия, гетеромерикарпия, гетерофрагмокарпия, гетероартрокарпия, гетерозремокарпия) и семян (структурная и физиолого-биохимическая гетероспермия) выражается в количественных (биометрические параметры – размеры, масса) и качественных (скульптура поверхности, окраска, форма рубчика, мощность слоёв семенной кожуры) признаках (Тахтаджян, 1980; Дудик, 1981; Войтенко, Опарина, 1985; Артюшенко, Фёдоров, 1986; Фролов, Полетаева, 1998; Войтенко, 1989, 1993; Макрушин, 1989; Меликян, 1989, 1996; Меликян, Девятов, 2001; Соболев, 1989; Опарина, 2003).

Изучению особенностей антропоэкологии и причин разнокачественности семян у разных видов семейства *Orchidaceae* посвящено значительное число работ, опубликованных как у нас в стране, так и за рубежом (Иванов и др., 2009; Akçin et al., 2010; Barthlott et al., 2014; Rasmussen et al., 2015; Кириллова, Кириллов, 2015; Кириллова и др., 2017). Положение плода в соплодии также влияет на всхожесть семян. Установлено, что незрелые семена из коробочек верхнего и нижнего ярусов соплодий *Dactylorhiza longifolia* (Neuman) Aver. (syn. *D. baltica* (Klinge) H. Sund.) и *D. incarnata* (L.) Soó на одной фазе развития (40–45 дней после опыления) имеют достоверно различающуюся всхожесть – 60 и 100% соответственно. Более зрелые семена (50 дней после опыления) теряли всхожесть до 25–33 % независимо от положения коробочки (Андропова и др., 2002; Андропова, 2003).

Положение цветков и, соответственно, плодов на побеге, сказывается на степени их вызревания (соответственно и семян внутри них). Так, для *Fumaria officinalis* L. (семейство *Fumariaceae* — Дымянковые или *Ranunculaceae* — Маковые) показано, что этому виду с многоцветковым открытым соцветием и растянутым периодом цветения и плодоношения характерна матуральная неоднородность плодов и семян, которая выражается, прежде всего, в их окраске по всей длине соцветия, степени их зрелости, всхожести (Добрецова, 1996).

Разнокачественность семян была отмечена рядом авторов и для видов рода *Allium* L. (семейство *Amaryllidaceae*). Она выражается в размерах, окраске, всхожести, особенностях ритма роста и развития нового поколения растений (Ткаченко, 1993 а; Гуревич, 1996, 2012; Черемушкина, 2004).

Формирование семян разного качества на растениях одного и того же вида, но выросших в различных условиях произрастания и/или выращивания, должно рассматриваться как разные репродуктивные стратегии. К примеру, у *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. (семейство Caryophyllaceae) в благоприятных условиях обитания формируется много невыполненных семян. В неблагоприятных условиях формируется мало семян, при этом доля невыполненных семян незначительная (Верещак, Ишмуратова, 2009; Верещак и др., 2010). В работе Р. А. Бадритдинова (2005) показано, что у *Festuca arundinacea* Schreb. (семейство Poaceae) уровень семенной продуктивности зависит от возраста растений и от метеофакторов в период цветения и формирования семян. На формирование плодов разного качества у видов рода *Heracleum* L. (семейство Apiaceae), в природных ценозах, оказывает влияние и высота произрастания над уровнем моря (Тюрина, 1979; Ткаченко, 1984).

Физиологические параметры плодов и семян (всхожесть и энергия прорастания) зависят от возраста и особенностей превегетации материнских растений. Растения, находящиеся в молодом генеративном состоянии, продуцируют небольшое число семян. Эти семена имеют, как правило, самые высокие показатели всхожести и энергии прорастания. Им характерен и наиболее короткий период прорастания плодов и семян. Низким качеством формирующихся репродуктивных диаспор характеризуются те из них, которые образуют стареющие особи (g_3), для которых характерно максимальное число генеративных побегов и наиболее высокая семенная продуктивность. Кроме этого, на разнокачественность репродуктивных диаспор накладывают отпечаток генетическая их разнородность, способ формирования зародыша, параметры генеративного побега и сроки наступления фенологических фаз цветения и плодоношения. Это причины, приводящие к формированию внутривидовой разнокачественности семян на уровне особи, групп особей и/или ценопопуляций. Разнокачественность плодов и семян определяет их выполненность (морфологическая и физиологическая зрелость), степень развития зародыша и сформированность эндосперма (Носова, 1979; Воронкова и др., 1996, 1997; Нестерова и др., 1997, 1998; Гуревич, 1996, 2002; Andersson, 1996; Hilhorst, Toorop, 1997; Austenfeld, 1998; Bekker et al., 1998; Susko, Lovett-Doust, 2000; Imbert, 2001, 2002; Андропова и др., 2002; Андропова, 2003; Виноградова, Пегова, 2002; Виноградова и др., 2003; Печеницын и др., 2019). Семена с разной степенью развитости зародыша внешне могут и не отличаться друг от друга (Виноградова, Пегова, 2002; Андропова, 2003; Matilla et al., 2005; Batygina, Vinogradova, 2007). Это весьма осложняет их дифференциацию при визуальном отборе. Цифровое сканирование семян, также как и использование недеструктивного рентгенографического метода оценки и отбора семян значительно упрощает решение задач оценки качества и выполненности плодов и семян (Бухаров и др., 2015; Староверов и др., 2015; Балеев и др., 2018; Ткаченко и др., 2015, 2020 а, б).

Цели работы – обнаружение разнокачественности репродуктивных диаспор у ряда видов, представителей семейств Apiaceae, Asteraceae и Lamiaceae и оценка её влияния на начальные этапы роста и развития новых особей.

Объекты и методы исследований

Репродуктивные диаспоры (плоды и семена; крылатки, зерновки, семянки, эремы, мерикарпии условно называем семенами) собирали на коллекциях Ботанического сада Петра Великого (интродукционном питомнике полезных растений, альпинарии) и на коллекциях научно-опытной станции БИН РАН «Отрадное» (Ленинградская область, Приозерский район, окрестности посёлка Плодовое). Материалом служили также плоды и

семена, собранные в местах естественного произрастания в разные годы во время экспедиционных поездок на Северный Кавказ, в Приморье, в Казахстан. Дополнительно оценивали качество семян, полученных из разных стран по Index seminum (Delectus'ам). Разделяли на фракции по размерам, используя лабораторные почвенные сита. Лабораторную всхожесть определяли, проращивая семена в стеклянных чашках Петри (Ишмуратова, Ткаченко, 2009).

Объектами исследования были представители некоторых видов родов: *Heracleum*, *Inula*, *Leonuris*, *Mentha*, *Origanum*, *Rhodiola*, *Salvia*, *Telekia* из семейств Apiaceae - Umbelliferae, Asteraceae - Compositae, Crassulaceae, Lamiaceae - Labiatae.

Результаты и обсуждение

У видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) у собственно женских цветков размеры листовок и семян крупнее, потенциальная и реальная продуктивность выше, чем у таковых обоеполых. Кроме этого, эти показатели выше в центральных листовках, поскольку тип распускания цветков в соцветии центробежный (Фролов, Полетаева, 1995, 1998; Ишмуратова, Сацыперова, 1998; Ишмуратова, 2006). Место произрастания и антропогенное воздействие сказываются на качестве семян видов рода *Rhodiola*. Так, в условиях Арктики *Rhodiola arctica* Boriss. и *R. rosea* L. проявляют себя как апофиты на нарушенных (антропогенных) территориях и одними из первых занимают эти территории. *R. rosea* произрастает на материке (в окрестностях посёлков Тобседа и Варандей, на реке Море-Ю, на Югорском п-ове, мысе Белый Нос, на о-ве Вайгач, мысе Болванский Нос), в то время как *R. arctica* встречается только на островах (на Новой Земле). Масса 1000 штук семян *R. rosea* колеблется от 0.1 до 0.15 г. Всхожесть семян этого вида менялась в зависимости от образца от 1 до 20 (23 %). Семена, собранные в зоне интрогрессии, имели всхожесть до 28 %. Масса 1000 шт. семян *R. arctica* не отличалась от таковой *R. rosea* (0.1–0.15 г), однако всхожесть семян этого вида была от 3 (15) до 43 (60 %). Динамика прорастания семян имеющихся образцов родиолы, собранных на северной границе ареала, была различна. Выделено три основных типа прорастания: 1 – двухвершинная кривая (а – вершины сближены [пики на 5-10 и 28-32 дни], б – вершины растянуты [пики на 5-22 и 60-75 дни проращивания соответственно]); 2 – одновершинная кривая и 3 – нисходящая кривая (Лавриненко и др., 1998).

Ю. М. Фролов и И. И. Полетаева (1998) показали, что разнокачественность семян *R. rosea* связана не только с линейными размерами (чем меньше семян в листовке, тем они крупнее и тяжелее), но ещё и с формой (обратнойцевидные, яйцевидные, удлинённойцевидные, продолговатые, ланцетные), цветом (от светло-жёлтой до тёмно-коричневой, почти чёрной), степенью зрелости и типом покоя семян (не имеющие периода покоя, в физиологическом покое, в комбинированном, морфо-физиологическом покое). На качество семян так же влияет и высота произрастания над уровнем моря (Ишмуратова, 2006; Головки и др., 2007).

Анализ каждой партии семян или плодов одного вида растений (собранных в полевых и/или стационарных условиях и сведённый в виде таблицы) позволяет оценить, насколько семена или плоды различаются по своим параметрам качества в пределах соцветия одного растения. В табл. 1 представлены результаты такого анализа для плодов одного вида – *Heracleum dissectum* Ledeb., которые были собраны как в местах естественного произрастания вида (Малое Алма-Атинское ущелье, Тянь-Шань, Казахстан), так и при выращивании этого вида в условиях Научно-опытной станции БИН РАН «Отрадное»

(Приозерский район, Ленинградская область).

Таблица 1. Влияние места произрастания и положения соцветия на генеративном побеге на показатели качества плодов *Heracleum dissectum* Ledeb.

Table 1. The influence of growth location and the inflorescence position on generative shoot on the quality indicators of *Heracleum dissectum* Ledeb. fruits

Положение зонтика на побеге	Положение цветков в зонтике	Фракция * семян	Масса 1000 штук, в г. (min-max)	% щуплых семян	Полевая всхожесть (%)
Комиссаровский перевал, Малое Алма-Атинское ущелье, Тянь-Шань, Казахстан					
центральный	краевое	крупные	24.5 (23.8–25.3)	0–4	89–95
		средние	22.3 (21.8–22.6)	2 –12	79–83
	срединное	крупные	23.8 (23.3–24.3)	0–8	87–91
		средние	21.9 (21.4–22.2)	10–22	60–65
	центральное	крупные	19.9 (19.7–20.1)	0–12	67–71
		средние	18.2 (17.9–18.5)	18–34	60–66
		мелкие	16.6 (16.1–16.9)	28–44	55–59
	краевое	крупные	21.1 (20.8–21.4)	2–15	78–82
		средние	19.7 (19.2–20.2)	14–27	64–69
		мелкие	14.1 (13.2–14.7)	25–33	58–62
I порядка	срединное	средние	16.2 (15.9–16.4)	19–30	57–65
		мелкие	12.9 (12.1–13.4)	42–59	39 –50
	центральное	средние	14.9 (14.3–15.2)	22–37	53–59
		мелкие	11.4 (10.9–11.8)	51–78	35–49
Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное», Ленинградская область, Россия					
центральный	краевое	крупные	25.9 (25.7–26.2)	0–3	82–89
		средние	24.8 (24.4–24.9)	0–9	80–84
	срединное	крупные	24.9 (23.8–25.2)	0–5	74–84
		средние	23.7 (22.9–24.1)	5–14	68–72
	центральное	крупные	23.8 (23.2–24.2)	3–10	83–89
		средние	21.8 (20.8–22.2)	10–17	68–73
		мелкие	19.1 (18.3–19.9)	21–35	49–57
	краевое	крупные	20.1 (19.7–20.4)	8–19	69–77
		средние	19.5 (18.8–19.9)	22–34	57–63
		мелкие	15.1 (14.5–15.6)	27–42	30–45
I порядка	срединное	крупные	18.3 (18.0–18.5)	14–22	58–66
		средние	16.2 (15.9–16.5)	26–33	49–52
		мелкие	11.8 (11.7–11.9)	28–47	28–34

центральное	крупные	16.6 (16.3–16.9)	19–39	48–54
	средние	14.7 (14.4–14.9)	31–47	36–42
	мелкие	12.2 (11.9–12.4)	51–68	27–33

Примечание: * – фракции семян были разобраны на почвенных ситах с диаметром ячеек 10, 7 и 5 мм. Первое число – среднее значение, в скобках – минимальное и максимальное полученные значения.

Note: * - seed fractions were disassembled on soil sieves with a cell diameter of 10, 7 and 5 mm. The first number is the average value, in brackets are the minimum and maximum values obtained.

Из данных, приведённых в табл. 1, видно, что качество плодов изменяется в зависимости от положения цветка в соцветии и соцветия на растении. Самые крупные и имеющие высокий процент жизнеспособности мерикарпии у *Heracleum dissectum* формируются в краевых зонтичках центрального зонтика. Мелкие плоды, формирующиеся в центральных зонтичках характеризуются незначительными биометрическими данными своих размеров, массы, низким процентом выполненности, и, соответственно, жизнеспособности.

В табл. 2. приведено изменение биометрических параметров, размеров и массы 1000 шт. плодов культивируемых растений *Heracleum trachyloma* Fisch. et Mey., в зависимости от местоположения мерикарпиев в соцветии и положения соцветия на генеративном побеге. Из данных этой таблицы видно, что плоды, занимающие краевое положение в центральном зонтике имеют максимальные биометрические показатели размеров и их массы. Плоды же, находящиеся в самом центре зонтика, и в зонтиках второго порядка, имеют меньшие показатели своих линейных размеров и массы 1000 шт. плодов. С увеличением порядка зонтика биометрические показатели заметно снижаются. Это связано ещё и с тем, что с увеличением порядка зонтика, в нём меняется соотношение мужских, женских и обоеполых цветков. С возрастанием порядка зонтика, в соцветии становится всё больше мужских цветков, вплоть до 100 % в зонтиках второго (или третьего и выше) порядка. Число же женских и обоеполых цветков в зонтиках первого и последующих порядков, наоборот, пропорционально снижается, и они часто полностью отсутствуют уже в зонтиках 2-го и более высоких порядков (Ткаченко, 1989).

Таблица 2. Изменение массы 1000 штук семян *Heracleum trachyloma* Fisch. et Mey. от порядка и положения соцветия на генеративном побеге

Table 2. Change in weight of 1000 seeds of *Heracleum trachyloma* Fisch. et Mey. from the order and position of the inflorescence on the generative shoot

Положение зонтика на побеге	Положение цветков в зонтике	Фракция * семян	Масса 1000 шт., в г.	% от числа всех цветков зонтика
	краевое	крупные	26.6 (26.3–26.9)	15–25
		средние	24.5 (24.3–24.7)	75–85
		мелкие	–	–
центральный или главный	срединное	крупные	25.8 (25.5–26.0)	1–10

		средние	23.9 (22.8–24.2)	90–99
		мелкие	–	–
	центральное	крупные	25.1 (24.7–25.6)	1–3
		средние	22.8 (22.1–23.2)	80–95
		мелкие	19.8 (19.2–20.3)	4–7
	краевое	крупные	20.1 (19.8–20.4)	0–5
		средние	19.5 (18.8–19.9)	80–90
		мелкие	15.1 (14.2–15.8)	10–15
I порядка	срединное	крупные	18.9 (18.7–19.2)	0–5
		средние	17.2 (16.8–17.4)	70–80
		мелкие	13.9 (12.1–14.4)	20–30
	центральное	крупные	17.5 (17.3–17.7)	0–3
		средние	15.9 (15.6–16.1)	70–80
		мелкие	13.4 (12.3–13.8)	25–35
	краевое	крупные	–	–
		средние	12.3 (11.7–12.8)	60–80
		мелкие		20–40
II порядка	срединное	крупные	–	–
		средние	9.4 (8.5–9.9)	50–70
		мелкие	8.3 (7.7–8.9)	30–50
	центральное	крупные	–	–
		средние	9.1 (8.4–9.5)	50–70
		мелкие	7.4 (6.6–8.0)	30–50

Примечание: * – фракции семян были разобраны на почвенных ситах с диаметром ячеек 10, 7 и 5 мм. Первое число – среднее значение, в скобках – минимальное и максимальное полученные значения.

Note: * - seed fractions were disassembled on soil sieves with a cell diameter of 10, 7 and 5 mm. The first number is the average value, in brackets are the minimum and maximum values obtained.

Стационарные исследования особенностей антропоэкологии интродуцированных видов рода Борщевик *Heracleum* L. (Ткаченко, 1984, 1985, 1989, 1990 а, б, 1993, 1995 и др.) показали, что плодам всех видов этого рода свойственна гетерокарпия (гетеромерикарпия). Разноплодность у видов *Heracleum* проявляется не столько во внешних особенностях строения плодов, сколько в их внутреннем строении. Им свойственны различия как в биометрических показателях, степени их развития и «зрелости» в пределах соцветия, так и в размерах зародыша и степени его развития, объеме эндосперма. Качество мерикарпиев у видов *Heracleum* значительно меняется в зависимости от их местоположения в пределах соцветия, от порядка зонтика на генеративном побеге (табл. 1 и 2). Эти причины и приводят к тому, что при выращивании растений нового поколения из таких, «внутренне»

неоднородных, гетеромерикарпичных плодов, образуются новые особи, которые к концу первого года вегетации дают разброс возрастных состояний виргинильного периода. В табл. 3, приведены данные по распределению возрастных состояний к концу первого года жизни особей *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. в зависимости от их исходного местоположения в соцветии.

Таблица 3. Распределение разновозрастных особей *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. к концу первого года жизни от исходных размеров плодов

Table 3. Distribution of *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. by the end of the first year of life from the original size of the fruit

Возрастное состояние	Мерикарпии					
	Крупные		Средние		Мелкие	
	длительность пребывания	% особей в возрастном состоянии	длительность пребывания	% особей в возрастном состоянии	длительность пребывания	% особей в возрастном состоянии
	в состоянии, дн.	состоянии к концу года	в состоянии, дн.	состоянии к концу года	в состоянии, дн.	состоянии к концу года
Проростки – р	5 – 7	0	14 – 35	до 10	25 – 80	до 40
Ювенильное – j	10 – 15	0	20 – 40	до 30	40 – 60	до 50
Имматурное – i	20 – 30	10 – 20	30 – 50	до 50	10 – 25	до 10
Виргинильное – v	40 – 70	до 80	10 – 15	до 10	–	0
Молодое генеративное – g ₁	15 – 20	до 10	–	0	–	0

Особь нового поколения, выросшие из плодов *Heracleum ponticum* разного исходного качества, достигают репродуктивного состояния в разные календарные сроки. Так, до 10 % растений, выросших из крупных плодов (по своим размерам и массе), к концу первого года переходят в генеративное состояние. А особи, развивающиеся из мелких плодов, к концу первого года жизни остаются в состоянии проростков (до 40 %) и ювенильном состоянии (до 50 %). Из мелких плодов всего лишь до 10 % особей за первый год жизни достигают имматурного состояния.

Представленные в таблицах 1–4 данные наглядно демонстрируют высказанное положение о том, что плоды, образовавшиеся из завязей цветков, занимающих краевое положение в соцветиях и имеющих большую длительность цветения, формируют наиболее выполненные семена, характеризующиеся большой массой 1000 шт. семян и высокой жизнеспособностью.

подавляющему большинству видов семейств Apiaceae и Asteraceae характерно центростремительное зацветание и центробежное отцветание цветков в соцветиях. Цветки, занимающие краевое положение в соцветии, имеют наибольшую длительность цветения и наибольшую вероятность опыления (Ткаченко, 1985, 1989, 1990 а, б; Ткаченко, Смирнов,

2001). Эти закономерности отмечают и для видов других семейств, например, *Asparagaceae*, *Caryophyllaceae* (Демьянова, 2007, 2012).

Наиболее быстрые смены возрастных состояний виргинильного периода, на примере видов рода *Heracleum*, проходят особи, выросшие из плодов, сформированных в краевых зонтиках центрального зонтика. Особи, которые развиваются из мерикарпиев, сформированных в центральных зонтичках зонтиков второго и последующих порядков материнского растения, значительно отстают в своём развитии. Из этих растений лишь на второй год жизни от 20 до 50 % особей вступают в генеративное состояние, основная их масса цветёт уже на третий год. Особи, выросшие из плодов, характеризующихся самыми наименьшими параметрами (линейными размерами и массой 1000 шт. семян), дольше и медленнее всех проходят возрастные состояния. И самый высокий процент гибели растений наблюдается среди особей, развивающихся из плохо сформированных и мелких плодов. Виргинильный период у них может длиться от 3–4 до 5–7 лет.

В популяциях, в том числе и искусственных, особи, достигшие генеративного состояния, формируют новые «выполненные» семена (плоды), имеющие внутреннюю разнородность (разнокачественность). Из выполненных, крупных, хорошо развитых диаспор нового поколения развиваются молодые полноценные развитые особи, некоторые из которых к концу первого года вегетации достигают виргинильного состояния. Единичные особи к концу первого года жизни, выросшие из крупных семян, могут достичь даже молодого генеративного состояния. Такие особи, как правило, зацветают на 20-35 дней позже, чем многолетние особи (Ткаченко, 1989, 1990 а, 1993). Это способствует опылению женских и обоеполых цветков в соцветиях многолетних растений, за счёт того, что зацветающие цветки у молодых особей находятся в мужской фазе цветения.

Как было показано в работе И. Ф. Сацыперовой (1984), особи видов рода *Heracleum*, не успевшие завершить вегетацию в первый год жизни в имматурном или в виргинильном возрастном состоянии, часто гибнут в период зимы. Особи, которые успевают перейти к концу первого года жизни в имматурное или в виргинильное возрастные состояния, легко переносят неблагоприятные периоды года (поздневесенние или ране-осенние заморозки) и нормально развиваются при благоприятных условиях. Почка возобновления у этих особей уже находится ниже уровня почвы. Отмечено, что для видов рода *Heracleum* характерна положительная геотропия, которая осуществляется за счёт сокращения тканей главного корня (Ткаченко, 1986).

Особи, развивающиеся из мелких, слабо развитых семян часто гибнут в течение первого вегетационного периода или в зимний период. Именно такие особи, которые развиваются медленно, длительное время находятся в начальных возрастных состояниях виргинильного периода, продолжительно наращивая биомассу подземных органов, сохраняются в прегенеративном состоянии до 12-15 лет, часто способствуют сохранению и восстановлению вида в ценозе. Такая особенность биологии индивидуального развития способствует поддержанию численности, обеспечивает сохранение вида в популяции. В природных или агропопуляциях особи, находящиеся в разных возрастных состояниях, обеспечивают виду возможность существования за счёт разновозрастных особей.

Данные о лабораторной и полевой всхожести семян разного размера, ряда видов травянистых растений, приведены в табл. 4. Из данных этой таблицы видно, что масса 1000 штук семян оказывает заметное влияние на их прорастание. Хорошо выполненные семена, с наибольшими размерами и массой, имеют наибольшие показатели, чем мельче семена, тем

ниже их всхожесть.

Таблица 4. Изменение массы и всхожести плодов некоторых видов от их размеров

Table 4. Change in mass and germination of some species fruits from their sizes

Вид (семейство)	Фракция * семян по размерам	Масса (г) 1000 шт. по фракциям, (min–max)	% от общего числа min– max	Всхожесть, % min–max	
				лабораторная **	полевая ***
<i>Heracleum</i>	крупные	26.0 (23.5–26.6)	1.5–5.7	–	98–100
<i>sosnowskyi</i>	средние	19.3 (18.5–20.1)	75.9–96.2	–	75–90
Manden. (Apiaceae)	мелкие	10.8 (9.4–12.3)	3.9–6.9	–	10–25
<i>Inula</i>	крупные	1.1 (1.0–1.2)	5–15	98–100	90–100
<i>helenium</i> L.	средние	0.89 (0.83–0.95)	75–80	80–98	79–95
(Asteraceae)	мелкие	0.78 (0.72–0.84)	15–20	50–75	30–55
<i>Telekia</i>	крупные	0.83 (6.8–9.8)	2.8–6.3	95–100	90–97
<i>speciosa</i> (Schreb.)	средние	6.0 (5.6–6.4)	73.8–92.8	83–98	75–92
Baumg. (Asteraceae)	мелкие	2.6 (1.4–3.8)	1.9–4.9	35–57	25–40
<i>Leonurus</i>	крупные	1.2 (0.9–1.6)	10–15	95–100	85–95
<i>cardiaca</i> L.	средние	0.86 (0.80–0.92)	70–80	75–85	55–60
(Lamiaceae)	мелкие	0.44 (0.4–0.5)	15–20	30–45	20–40
<i>Salvia</i>	крупные	24.2 (23.9–24.7)	7–15	94–100	85–92
<i>officinalis</i> L.	средние	18.4 (16.9–19.9)	70–80	76–85	62–75
(Lamiaceae)	мелкие	10.6 (8.8–12.4)	15–20	40–55	32–44

Примечание: «–» – отсутствие данных; * – фракции семян были определены на почвенных ситах с диаметром ячеек: от 10 до 1 мм; ** – лабораторная всхожесть была определена весной, семена предварительно не подвергали никаким обработкам; *** – полевая всхожесть определена в конце мая при осеннем грунтовом посеве свежих семян. Первое число – среднее значение, в скобках – минимальное и максимальное полученные значения.

Note: “–” - lack of data; * - seed fractions were determined on soil sieves with a cell diameter of 10 to 1 mm; ** - laboratory germination was determined in the spring, the seeds were not previously subjected to any treatment; *** - field germination was determined at the end of May during autumn soil sowing of fresh seeds. The first number is the average value, in brackets are the minimum and maximum values obtained.

Место произрастания так же оказывает влияние на всхожесть репродуктивных диаспор дикорастущих и интродуцированных растений. Коллекционное (в Ботаническом саду БИН) и полуплантационное (маточные и экспериментальные поля на научно-опытной станции БИН «Отрадное») выращивание большого ассортимента лекарственных и

эфирномасличных видов растений на протяжении длительного времени позволяло ежегодно собирать семена в значительных объёмах для различных экспериментальных работ. Как показали проведённые исследования, неоднородными являются целые плоды (у видов семейств Asteraceae, Berberidaceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Fabaceae и других), так и их части (распадающиеся плоды, например, мерикарпии или членики видов семейств Apiaceae и Lamiaceae). Репродуктивные диаспоры ряда видов семейств Berberidaceae, Boraginaceae, Brassicaceae и Chenopodiaceae были использованы в работе для сравнения. Плоды изученных видов в пределах соцветия (корзинки, зонтика, колоса, кисти) занимают различное пространственное положение. На неоднородность плодов оказывает влияние и пространственное положение соцветия в пределах особи, и возрастное состояние особи (молодое, среднее или старое генеративное), с которой были собраны семена или плоды. Ниже представлены результаты проведённых исследований для некоторых эфирномасличных видов растений.

Фактическим подтверждением влияния места произрастания на жизнеспособность семян и плодов являются данные о всхожести плодов *Mentha longifolia* (L.) Huds. и *Origanum vulgare* L., представленные в таб. 5 и 6. Из этих данных видно, что место произрастания материнских особей и период хранения плодов существенно влияют на их всхожесть.

Таблица 5. Жизнеспособность плодов *Mentha longifolia* (L.) Huds. в зависимости от места произрастания

Table 5. Viability of the fruits of *Mentha longifolia* (L.) Huds. depending on the growth location

Место произрастания	Всхожесть, %	
	через 60 дней после сбора (min-max)	через 200 дней после сбора (min-max)
Ботанический сад БИН РАН, Питомник лекарственных растений, город Санкт-Петербург	33.6 (28–35)	57.2 (51–65)
Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное», Ленинградская область	40.9 (24–52)	53.8 (45–65)
Краснодарский край, окрестности г. Хадыженска	68.7 (65–72)	92.3 (88–95)
Адыгейская Автономная республика, окрестности г. Майкопа	58.5 (52–63)	69.9 (63–75)

Примечание: семена хранили в лабораторных условиях.

Note: seeds were stored in laboratory conditions.

Таблица 6. Влияние места произрастания на всхожесть семян разных образцов *Origanum vulgare* L.

Table 6. The influence of growth location on the germination of seeds of different samples of *Origanum vulgare* L.

Происхождение образца	Лабораторная всхожесть, % (min-max)
Ботанический сад БИН РАН, Питомник лекарственных растений, город Санкт-Петербург	93.6 (90–95)

Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное», Ленинградская область	89.5 (87–90)
Краснодарский край, окрестности г. Хадыженска	83.9 (78–88)
Адыгейская Автономная республика, окрестности г. Майкопа	83.2 (80–87)
Ботанический сад БИН РАН, Питомник лекарственных растений, город Санкт-Петербург	80.4 (77–84)
Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное», Ленинградская область	84.6 (80–87)
Краснодарский край, окрестности г. Хадыженска	73.7 (69–85)
Адыгейская Автономная республика, окрестности г. Майкопа	73.9 (60–81)
Ботанический сад БИН РАН, Питомник лекарственных растений, город Санкт-Петербург	73.3 (70–77)
Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное», Ленинградская область	70.7 (68–72)
Краснодарский край, окрестности г. Хадыженска	55.9 (50–63)
Адыгейская Автономная республика, окрестности г. Майкопа	54.4 (51–59)
Ботанический сад БИН РАН, Питомник лекарственных растений, город Санкт-Петербург	53.3 (52–55)
Botanical Garden, University of Tartu, Estonia	33.9 (29–37)
Botanical Garden, Paris, France	48.7 (43–53)
Botanical Garden, Barcelona, Spain	66.2 (55–74)
Botanical Garden, Glasgow, UK	41.4 (18–54)
Botanical Garden, Umeo, Sweden	32.8 (24–36)

Примечание: образцы семян были получены в период 1986 по 1991 годы.

Note: seed samples were obtained between 1986 and 1991.

Из представленных результатов видно, что в местах естественного произрастания формируются плоды более высокой жизнеспособности, нежели у растений, интродуцированных в северные регионы.

Семена одного и того же вида, собранные в один год, но от растений, произрастающих в разных почвенно-климатических условиях и значительно удалённых географических точках, имеют разные значения всхожести. Наиболее наглядно это видно из данных по всхожести семян *Origanum vulgare* L. Следует отметить, что плоды этого вида, собранные в регионах естественного произрастания, имеют более высокую всхожесть. Незначительную всхожесть имели плоды, собранные от растений, интродуцированных на Северо-Западе России (Ишмуратова, Ткаченко, 2009).

Заключение

Гетерокарпия (гетероспермия) или разнокачественность репродуктивных диаспёр свойственна всем растениям. На основании имеющихся материалов и данных литературы (Ерёменко, 1950; Грушвицкий и др., 1963; Войтенко, 1989, 1993; Войтенко, Опарина, 1985;

Терехин, 1996; Ходачек, 2003; Жилыев, 2005; Ткаченко, 2004, 2009; Ишмуратова, Ткаченко, 2009) можно заключить, что разнокачественность плодов и семян (гетерокарпия и гетероспермия) определяется не только биоморфологическими показателями, но и способом образования спорофита, положением завязи в семязачатке; положением семени в пределах соцветия; порядком соцветия на генеративном побеге (главное, первое и далее), положением на растении; типом (формой) соцветия; половым типом цветка (собственно женский, функционально женский, обоеполюй); типом распускания цветков в соцветии (центростремительный, центробежный); особенностями опыления, положением семени в плоде (краевое, центральное); погодными условиями в момент созревания семян; типом покоя, генетической неоднородностью, пространственным размещением популяции, в зависимости от жизненной формы и стратегии жизни.

Наличие у растений гетерокарпии и/или гетероспермии необходимо рассматривать как элемент стратегии на поддержание возрастной и жизненной полнотности ценопопуляций. Морфологически дифференцированные семена (плоды) имеют отличия в темпах реализации онтогенеза (скорости прохождения возрастных, особенно начальных, состояний виргинильного периода) выросших из них особей (Злобин, 1980, 1989 а, б, 1993; Ткаченко, 1998; Ходачек, 2003; Жилыев, 2005; Ишмуратова, Ткаченко, 2009). Причины гетерокарпии и гетероспермии кроются и во влиянии превегетации материнских растений на образуемые плоды и семена, и проявляются в ритмах роста и развития особей нового поколения (Гуревич, 1996, 2002, 2012).

Анализ данных литературы выявил, что многие авторы обнаружили сходные закономерности в проявлении разнокачественности плодов и семян. Гетеросперия в разной степени отмечена у представителей многих семейств: *Amaranthaceae*, *Araceae*, *Asclepiadaceae*, *Berberidaceae*, *Campanulaceae*, *Convolvulaceae*, *Convallariaceae*, *Crassulaceae*, *Cuscutaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Hostaceae*, *Iridaceae*, *Fabaceae*, *Fumariaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, *Lobeliaceae*, *Orchidaceae*, *Papaveraceae*, *Primulaceae*, *Scrophulariaceae*, имеющих простые или сложные цимбидные, ботриодные, составные или агрегатные соцветия, обеспечивающие формирование разнокачественных семян и плодов (Дудик, 1981; Артюшенко, Фёдоров, 1986; Ткаченко, 1985, 1989, 1991, 1992, 1994, 1998; Кузнецова и др., 1992; Коробова, Ткаченко, 1992; Лавриненко и др., 1998; Добрецова, 1996; Опарина, 2003; Ткаченко и др., 2020).

Таким образом, явление гетеродисспории (равно как гетерокарпии и гетероспермии – разнокачественности плодов и семян) характерно значительному числу видов растений, представителей разных семейств, и проявляется оно в разной степени их сформированности на материнском растении. Разнокачественность репродуктивных диаспор сказывается на всхожести, на скорости прохождения новыми особями растений не только начальных возрастных состояний виргинильного периода, но и на темпах вступления их в генеративное состояние.

Следовательно, для выращивания будущих коллекционных растений необходимо использовать крупные, выполненные семена. Для реинтродукции вида в места естественного произрастания нужно использовать весь объём репродуктивных диаспор – для обеспечения гетерогенности особей и наличия в популяции разновозрастных особей.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания по плановой теме «Коллекции живых растений

Ботанического института им. В. Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)», номер AAAA-A18-118032890141-4.

Литература

Андропова Е. В. Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s. l. (Orchidaceae) in situ // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 63—71.

Андропова Е. В., Федорова Н. Е., Ивасенко Ж. В. Развитие проростков *Dactylorhiza maculata* s. l. (Orchidaceae) в симбиотической культуре in vitro // Тез. докладов II Межд. конф. по анатомии и морфологии растений (14–18 октября 2002 г. Санкт–Петербург). СПб., 2002. С. 121.

Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.

Бадритдинов Р. А. Репродуктивная стратегия *Festuca arundinacea* (Poaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 386—400.

Балеев Д. Н., Бухаров А. Ф., Иванова М. И. Цифровое сканирование и анализ матрикальной разнокачественности семян овощных культур // Вестник Марийского государственного университета. Серия «Сельскохозяйственные науки. Экономические науки». 2018. Т. 4. № 4. С. 16—21. DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-4-16-21 .

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Бурков А. В. Влияние крупности семян на урожай // Селекция и семеноводство. 1946. № 9—10. С. 15—17.

Бухаров А. Ф. Разнокачественность семян: теория и практика (обзор) // Овощи России. 2020. 2:23—31. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-23-31> .

Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Иванова М. И. Морфометрия разнокачественности семян овощных зонтичных культур в процессе формирования и прорастания // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 7 (117). С. 26—32.

Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Иванова М. И. Полиморфизм основных морфометрических показателей семени укропа (*Anethum graveolens* L.) // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. 2017. № S12. С. 118—121.

Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Мусаев Ф. Б. Мягколучевая рентгеноскопия – эффективный метод выявления «пустосемянности» овощных зонтичных культур // Пермский аграрный вестник. 2015. № 1 (9). С. 6—11.

Верещак Е. В., Ишмуратова М. М. Оценка состояния ценопопуляций *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. в ходе мониторинговых исследований на Южном Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. Оренбург, 2009. № 6. С. 103—105.

Верещак Е. В., Ямалов С. М., Баянов А. В. Эколого–фитоценоотические характеристики *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. на Южном Урале // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12 (33). № 1 (3). С. 657—660.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Гетероспермия у орхидных (Orchidaceae) на примере *Corallorhiza trifida* Chatel. // Тез. докладов II Межд. конф. по анатомии и морфологии растений (14–18 октября 2002 г., Санкт–Петербург). СПб., 2002. С. 132.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н., Осипьянц А. И., Пугачева П. В., Савченко А. С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясо–красного *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo // Биологический вестник. 2003. Т. 7. № 1–2. С. 64–66.

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосемянных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 281–297.

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия как комплексная научная проблема и перспективные направления ее исследования // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 36–45.

Войтенко В. Ф., Опарина С. Н. Гетерокарпия в семействе Boraginaceae // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 865–875.

Гикало Г. С. Разнокачественность семян на растении сладкого перца // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1966. Т. 38. Вып. 1. С. 110–123.

Воронкова Н. М., Нестерова С. В., Журавлев Ю. Н. Прорастание семян некоторых редких и исчезающих видов Приморского края // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 51–60.

Воронкова Н. М., Бурундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Нестерова С. В., Абанькина М. Н. Структурно-функциональные особенности некоторых редких и исчезающих видов растений // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 44. С. 72–88.

Головко Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С., Бабак Т. В., Захожий И. Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб.: Наука, 2007. 205 с.

Грязнов А. Ю., Староверов Н. Е., Жамова К. К., Холопова Е. Д., Ткаченко К. Г. Исследование качества репродуктивных диаспор видов рода Яблоня (*Malus* Mill.) с помощью микрофокусной рентгенографии // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2015. № 55. С. 49–53.

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. Т. XIV. М.; Л., 1961. 46 с.

Гуревич А. С. Преадаптация и её роль в жизни растений // Интродукция, акклиматизация и культивация растений. 1996. С. 3–9.

Гуревич А. С. Преадаптация растений // Известия КГТУ. Калининград, 2002. № 2. С. 177–186.

Гуревич А. С. Преадаптация и морфофизиологические процессы растений. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2012. 409 p.

Добрецова Т. Н. Семенная продуктивность и разнокачественность плодов дымянки лекарственной // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь, 1996. С. 82–83.

Дудик Н. М. Морфология плодов бобовоцветных (Fabales Nakai) в связи с эволюцией :

Автореф. дисс. . . . докт. биол. наук. Новосибирск, 1981. 35 с.

Ерёменко Л. Л. О разнокачественности цветков и семян в зонтике моркови // Агробиология. 1950. № 6. С. 123—127.

Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: Национальная академия наук Украины, 2005. 304 с.

Злобин Ю. А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн. 1980. Т. 65. N 3. С. 311—322.

Злобин Ю. А. Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций // Биол. науки. 1989 а. № 7. С. 77—89.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: КГУ, 1989 б. 147 с.

Злобин Ю. А. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 8—15.

Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2009. Вып. 98. С. 22—26.

Ишмуратова М. М. Оценка состояния ценопопуляций *Rhodiola iredelica* (Crassulaceae) на Южном Урале. Сообщение 2. Семенная продуктивность // Раст. ресурсы. 2006. Т. 42. Вып. 2. С. 49—55.

Ишмуратова М. М., Сацыперова И. Ф. Начальные этапы онтогенеза и некоторые биологические особенности развития *Rhodiola rosea* L. и *R. iredelica* Boriss., интродуцированных в Башкирию // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 1. С. 3—11.

Ишмуратова М. М., Ткаченко К. Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа: Гилем, 2009. 116 с.

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. 2015. № 4. С. 617—629.

Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) на северной границе ареала // Поволжский экологический журнал. 2017. № 2. С. 117—127.

Лавриненко И. А., Ткаченко К. Г., Елсаков В. В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) в условиях Арктики // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 63—70.

Левина Р. Е. Новый аспект в трактовке гетерокарпии // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 5. С. 680—684.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Ленинград: Наука, 1987. 260 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. Москва: Мир, 1978. 565 с.

Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Москва: Наука, 1982. 278 с.

Майр Э. Популяции, виды, эволюция. Москва: Мир, 1974. 462 с.

Макрушин Н. М. Основы гетеросперматологии. Москва, 1989. 288 с.

Меликян А. П. Некоторые современные аспекты исследования семян цветковых растений // Теоретическая и прикладная карпология. Тез. докл. Всесоюзн. конф. Кишинев. 1989. С. 24—26.

Меликян А. П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Московское совещание по филогении растений. М.: МГУ, 1996. С. 86—88.

Меликян А. П., Девятков А. Г. Основные карпологические термины. Справочник. М.: КМК, 2001. 47 с.

Некрасов В. И., Князева О. М. О стимуляции плодоношения древесных интродуцентов микроэлементами // Бюлл. ГБС. 1971. Вып. 78. С. 73—76.

Нестерова С. В., Холина А. Б., Воронков А. А. Всхожесть семян некоторых представителей семейства бобовых после длительного хранения // Животный и растительный мир Дальнего Востока: (Сб. науч. тр.). Уссурийск, 1997. Вып. 3. С. 207—210.

Нестерова С. В., Холина А. Б., Воронкова Н. М. Жизнеспособность семян и развитие однолетних особей двух видов рода *Lespedeza* Michx. Дальнего Востока России // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 2. С. 40—47.

Николаева М. Г. Покой семян и способы его преодоления // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 4. С. 79—86.

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л., 1967. 207 с.

Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1999. 233 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 268 с.

Носова Л. И. Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. на верхнем пределе ее распространения в условиях Памира // Бот. журн. 1969. Т. 54. Вып. 3. С. 421—430.

Носова Л. И. Всхожесть семян разновозрастных особей *Gypsophila capituliflora* Rupr. (Caryophyllaceae) // Бот. журн. 1979. Т. 64. Вып. 7. С. 1025—1030.

Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г. Разнокачественность семян и продуктивность растений. М.: Колос, 1966. 160 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.

Опарина С. Н. Гетероспермия у *Cuscuta europaea* L. (Cuscutaceae) // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18—22 августа 2003, Новосибирск

– Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 2. С. 159.

Печеницын В. П., Абдуллаев Д. А., Ахмеджанов И. Г. Внутрипопуляционная разнокачественность семян видов рода *Eremurus* (Xanthorrhoeaceae) флоры Узбекистана // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 4. С. 1—11. DOI: 10.1134/S0033994619040083 .

Словарь ботанический терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. Киев: Наукова думка, 1984. 308 с.

Соболев А. М. Разнокачественность плодов и семян в связи с их положением на растении // Изв. АН ТаджССР. Отделение биол. наук. 1989. № 2. С. 34—42.

Староверов Н. Е., Грязнов А. Ю., Жамова К. К., Ткаченко К. Г., Фирсов Г. А. Применение метода микрофокусной рентгенографии для контроля качества плодов и семян–репродуктивных диаспор // Биотехносфера. 2015. № 6 (42). С. 16—19.

Тахтаджян А. Л. Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов. СПб: Наука, 1998. С. 489—523.

Тахтаджян А. Л. Плод // Жизнь растений / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1980. Т. 5 (1). С. 91—96.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья–95, 1996. 377 с.

Ткаченко К. Г. Семенная продуктивность и качество семян у некоторых видов рода *Heracleum* L., интродуцированных в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21. Вып. 3. С. 309—315.

Ткаченко К. Г. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области // Раст. ресурсы. 1989. Т. 25. Вып. 1. С. 52—61.

Ткаченко К. Г. О латентном периоде некоторых видов семейства Fabaceae // Новые идеи в растениеводстве и пути их реализации: Матер. конференции молод. учёных и аспирантов. (9–13 июля 1991 г., г. Воронеж). М., 1991. С. 69—70.

Ткаченко К. Г. Особенности онтогенеза видов рода Амарант // Изучение онтогенеза интродуцированных видов природных флор в ботанических садах. Теоретические и методические аспекты, результаты изучения. Киев, 1992. С. 205—206.

Ткаченко К. Г. Особенности латентного периода у видов *Baptisia* // Особенности развития и прорастания семян интродуцентов: Тез. докл. X Совещания по семеноведению интродуцентов (Чебоксары, 1994). М., 1994. С. 40.

Ткаченко К. Г. Гетерокарпия у видов рода *Heracleum* L. и ее влияние на ход онтогенеза // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Материалы научной конференции (12–15 декабря 1995 г., г. Санкт–Петербург). СПб., 1995. С. 176—177.

Ткаченко К. Г. Разнокачественность семян и ритм развития нового поколения // Проблемы интродукции растений и отдалённой гибридизации. Тез. докл. Междунар. конфер., посвящ. 100–летию со дня рождения акад. Н. В. Цицина. М., 1998. С. 201—203.

Ткаченко К. Г. Программа работ по изучению латентного периода растений в полевых и

стационарных условиях // Методы популяционной биологии: Сб. материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара (Ч. 1). 16–21 февраля 2004 г. Республика Коми, г. Сыктывкар. Сыктывкар, 2004. С. 212—213.

Ткаченко К. Г. Гетеродиаспория и сезонные колебания в ритмах прорастания // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки. 2009. № 11 (66). Вып. 9. С. 44—51.

Ткаченко К. Г., Капелян А. И., Грязнов А. Ю., Староверов Н. Е. Качество репродуктивных диаспор *Rosa rugosa* Thunb., интродуцированных в Ботаническом саду Петра Великого // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2015. № 13. С. 41—48.

Ткаченко К. Г., Тимченко Н. А., Щербакова О. Н., Бобенко В. Ф., Староверов Н. Е., Грязнов А. Ю., Холопова Е. Д. Качество семян *Maackia amurensis* Rupr. (Leguminosae) и условия предпосевной подготовки // Сибирский лесной журнал. 2020 г. № 1. С. 47—57. DOI: 10.15372/SJFS20200105 .

Ткаченко К. Г., Фирсов Г. А., Волчанская А. В. Качество семян *Aristolochia macrophylla* Lam. и *A. manshuriensis* Kom. в Санкт-Петербурге // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020 б. Т. 181. № 2. С. 14—22. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-2-14-22> .

Тюрина Е. В. Семенная продуктивность зонтичных (Umbelliferae) в условиях высокогорий Юго-Восточного Алтая // Экология и биология высокогорных растений: Проблемы ботаники. Новосибирск, 1979. Т. 14. № 2. С. 74—79.

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Родиола розовая на Европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, 1998. 192 с.

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Морфологические особенности и посевные качества семян *Rhodiola rosea* L. // Интродукция растений на Европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1995. С. 43—57.

Ходачек Е. А. Особенности репродукции цветковых растений в условиях Арктики // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18–22 августа 2003 г., гг. Новосибирск – Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 2. С. 171—172.

Хорошайлов Н. Г. Разнокачественность семян клевера на материнском растении // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1966. Т. 38. Вып. 1. С. 103—109.

Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 280 с.

Akçin Tülay Aytaş, Ozdener Yasemin, Akcin Adnan. Taxonomic Value of Seed Characters in Orchids from Turkey // Belgian Journal of Botany. 2010. 142 (2) : 124—139. DOI: 10.2307/41427182 .

Andersson S. Seed size as a determinant of germination rate in *Crepis tectorum* (Asteraceae): evidence from a seed burial experiment // Canadian Journal of Botany. 1996. 74. 568—572.

Austenfeld F. A. Seed dimorphism in *Salicornia europaea*: nutrient reserves // Physiologia Plantarum. 1998. 73. 502—504.

Barthlott W., Große-Veldmann B. & Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. Berlin, 2014. 245 p.

Batygina T. B., Vinogradova G. Y. Phenomenon of polyembryony. Genetic heterogeneity of seeds // Russ. J. Dev. Biol. 2007. 38. 126—151. <https://doi.org/10.1134/S1062360407030022>.

Bekker R. M., Bakker J. P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K., Willems J. H. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. Functional Ecology. 1998. 12. 834—842.

Hilhorst H. W. M. Toorop P. E. (1997) Review on dormancy, germinability, and germination in crop and weed seeds. Advances in Agronomy 61. 111—165.

Imbert E. Capitulum characters in the seed heteromorphic species, *Crepis sancta* (Asteraceae): variance partitioning and inference for the evolution of dispersal rate // Heredity. 2001. 86. 78—86.

Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2002. 5. 13—36.

Matilla A. J., Gallardo M., Puga-Hermida M. I. Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: A review // Seed Science Research. 2005. 15 (02). 63—76. DOI: 10.1079/SSR2005203.

Rasmussen H. N., Dixon K. W., Jersáková J., Těšitelová T. Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements // Ann Bot. 2015 Sep. 116(3). 391—402. Published online 2015 Aug 12. DOI: 10.1093/aob/mcv087 PMID: PMC4549959.

Susko D. J., Lovett-Doust L. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae) // American Journal of Botany. 2000. 87. 56—66.

Diversity of fruits and seeds, which determines the rhythms of new generation individual development

TKACHENKO
Kirill

Komarov Botanical Institute of RAS,
Professor Popov str., 2, Saint Petersburg, 197376, Russia
kigatka@gmail.com

Key words:

review, reproductive diasporas,
heterocarpia, heterospermia,
ontogenesis, seed quality,
Apiaceae, Asteraceae, Lamiaceae

Summary:

Traditionally, the different quality of fruits and seeds is perceived from the point of view of their morphology, external differences in shape and size. However, fruits and seeds with the same appearance may differ by the degree of the embryo and endosperm development. There are many reasons that determine their future quality: the position of the flower in the inflorescence, the position of the inflorescence on the plant, the presence of pollinators, the supply of the mother plant with nutrients. This paper provides an overview of the status of knowledge of the problem of heterocarp and / or heterospermia. On the examples of fruits and seeds of a number of species from different families, collected both in nature and from cultivated plants, it is shown that identical by shape, fruits and seeds differ in their quality. The high quality of the reproductive diasporas affects their germination ability, the speed of passage by new plant individuals not only of the initial age-related states of the virginal period, but also the rate of their entry into the generative state. It has been shown that seeds with the highest biometric indicators of size and weight, as a rule, have high germination, and new individuals develop more actively from them, the initial age-related states pass in a short time. Small seeds have a low germination capacity, and individuals of a new generation, growing from such seeds, go through the main phases of their development in a longer time period.

Is received: 05 june 2020 year

Is passed for the press: 26 december 2020 year

References

- Akçin Tülay Aytaş, Ozdener Yasemin, Akcin Adnan. Taxonomic Value of Seed Characters in Orchids from Turkey // *Belgian Journal of Botany*. 2010. 142 (2) : 124—139. DOI: 10.2307/41427182 .
- Andersson S. Seed size as a determinant of germination rate in *Crepis tectorum* (Asteraceae): evidence from a seed burial experiment // *Canadian Journal of Botany*. 1996. 74. 568—572.
- Andronova E. V. Germination of seeds of *Dactylorhiza maculata* s. l. (Orchidaceae) in situ // *Bot. zhurn.* 2003. T. 88. , 5. No. 63—71.
- Andronova E. V., Fedorova N. E., Ivasenko Zh. V. Development of seedlings of *Dactylorhiza maculata* s. l. (Orchidaceae) in symbiotic culture in vitro // *Thes. Papers II Int. conf. on the anatomy and morphology of plants* (October 14—18, 2002 St. Petersburg). SPb., 2002. No. 121.
- Artyushenko Z. T., Fedorov A. A. *Atlas on Descriptive Morphology of Higher Plants*. Plod. L.: Nauka, 1986. 392 P.

- Austenfeld F. A. Seed dimorphism in *Salicornia europea*: nutrient reserves // *Physiologia Plantarum*. 1998. 73. 502—504.
- Badritdinov R. A. Reproductive Strategy of *Festuca arundinaceae* (Poaceae)// *Bot. zhurn.* 2005. T. 90. , 3. No. 386—400.
- Baleev D. N., Bukharov A. F., Ivanova M. I. Digital Scanning and Analysis of Matrix Variety of Vegetable Seeds// *Vestnik Marijskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Selskokhozyajstvennye nauki. Ekonomicheskie nauki»*. 2018. T. 4. , 4. No. 16—21. DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-4-16-21 .
- Barthlott W., Große-Veldmann B. & Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. Berlin, 2014. 245 p.
- Batygina T. B., Vinogradova G. Y. Phenomenon of polyembryony. Genetic heterogeneity of seeds // *Russ. J. Dev. Biol.* 2007. 38. 126—151. <https://doi.org/10.1134/S1062360407030022> .
- Bekker R. M., Bakker J. P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K., Willems J. H. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*. 1998. 12. 834—842.
- Biological Encyclopedic Dictionary. Gl. red. M. No. Gilyarov. M.: Sov. entsiklopediya, 1986. 831 P.
- Bukharov A. F. Variety of seeds: theory and practice (Review)// *Ovotshi Rossii*. 2020. 2:23—31. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-23-31> .
- Bukharov A. F., Baleev D. N., Ivanova M. I. Morphometry of different quality seeds of vegetable umbrella crops in the process of formation and germination// *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2014. , 7 (117). No. 26—32.
- Bukharov A. F., Baleev D. N., Ivanova M. I. Polymorphism of the main morphometric indicators of dill seed (*Anethum graveolens* L.)// *Novye i netraditsionnye rasteniya i perspektivy ikh ispolzovaniya*. 2017. , S12. No. 118—121.
- Bukharov A. F., Baleev D. N., Musaev F. B. Soft beam fluoroscopy is an effective method for detecting the "seed" of vegetable umbrella crops// *Permskij agrarnyj vestnik*. 2015. , 1 (9). No. 6—11.
- Burkov A. V. The effect of seed size on the crop// *Selektsiya i semenovodstvo*. 1946. , 9—10. No. 15—17.
- Dictionary of Botanical Terms. Pod obtsh. red. I. A. Dudki. Kiev: Naukova dumka, 1984. 308 P.
- Dobretsova T. N. Seed productivity and different quality of the fruits// *Problemy reproduktivnoj biologii rastenij*. Perm, 1996. No. 82—83.
- Dudik N. M. Morphology of legumes (Fabales Nakai) in connection with evolution: Avtoref. disP. . . . dokt. biol. nauk. Novosibirsk, 1981. 35 P.
- Frolov Yu. M., Poletaeva I. I. Morphological features and sowing qualities of seeds of *Rhodiola rosea* L.// *Introduktsiya rastenij na Evropejskom Severo-Vostoke*. Syktyvkar, 1995. No. 43—57.
- Frolov Yu. M., Poletaeva I. I. *Rhodiola rosea* in the European Northeast. Ekaterinburg, 1998. 192

P.

Gikalo G. S. Variety of seeds on a sweet pepper plant// Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selektsii. 1966. T. 38. Vyp. 1. No. 110—123.

Golovko T. K., Dalke I. V., Batcharov D. S., Babak T. V., Zakhozhij I. G. Crassulacean Plants in Cold Climate (Biology, Ecology and Physiology. SPb.: Nauka, 2007. 205 P.

Grushvitskij I. V. The role of embryo underdevelopment in the evolution of flowering plants// Komarovskie tchteniya. T. XIV. M.; L., 1961. 46 P.

Gryaznov A. Yu., Staroverov N. E., Zhamova K. K., Kholopova E. D., Tkatchenko K. G. A study of the quality of reproductive diaspores of species of the genus Apple tree (*Malus* Mill.) Using microfocus radiography// Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2015. , 55. No. 49—53.

Gurevitch A. S. Plant Preadaptation// Izvestiya KGTU. Kaliningrad, 2002. , 2. No. 177—186.

Gurevitch A. S. Preadaptation and its role in plant life// Introduktsiya, akklimatizatsiya i kultivatsiya rastenij. 1996. No. 3—9.

Gurevitch A. S. Preadaptation and morphophysiological processes of plants. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2012. 409 r.

Hilhorst H. W. M. Toorop P. E. (1997) Review on dormancy, germinability, and germination in crop and weed seeds. *Advances in Agronomy* 61. 111—165.

Imbert E. Capitulum characters in the seed heteromorphic species, *Crepis sancta* (Asteraceae): variance partitioning and inference for the evolution of dispersal rate // *Heredity*. 2001. 86. 78—86.

Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2002. 5. 13—36.

Ishmuratova M. M. Assessment of the state of cenopopulations of *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) in the Southern Urals. Message 2. Seed Productivity// *Rast. resursy*. 2006. T. 42. Vyp. 2. No. 49—55.

Ishmuratova M. M., Satsyperova I. F. The initial stages of ontogenesis and some biological features of the development of *Rhodiola rosea* L. and *R. iremelica* Boriss. Introduced in Bashkiria// *Rast. resursy*. 1998. T. 34. Vyp. 1. No. 3—11.

Ishmuratova M. M., Tkatchenko K. G. Seeds of herbaceous plants: features of the latent period, use in introduction and reproduction in vitro. Ufa: Gilem, 2009. 116 P.

Ivanov S. P., Fateryga A. V., Tyagniryadno V. V. Pollination efficiency of orchids (Orchidaceae) blooming singly and in groups// *Byulleten Nikitskogo botanicheskogo sada*. 2009. Vyp. 98. No. 22 —26.

Khodatchek E. A. Features of reproduction of flowering plants in the Arctic // *Botanical research in Asian Russia: Mater. XI RBO Congress (August 18–22, 2003, Novosibirsk–Barnaul)*. Barnaul, 2003. T. 2. No. 171—172.

Khoroshajlov N. G. The variety of clover seeds on the mother plant// *Tr. po prikladnoj botanike*,

genetike i selektsii. 1966. T. 38. Vyp. 1. No. 103—109.

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Features of reproductive biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on the northern border of the range// *Sibirskij ekologicheskiy zhurnal*. 2015. , 4. No. 617—629.

Kirillova I. A., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reproductive biology *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of the range// *Povolzhskij ekologicheskiy zhurnal*. 2017. , 2. No. 117—127.

Lavrinenko I. A., Tkatchenko K. G., Elsakov V. V. Population and interspecific variability of two species of the genus *Rhodiola* (Crassulaceae) in the Arctic// *Bot. zhurn.* 1998. T. 83. , 9. No. 63—70.

Levina R. E. A new aspect in the interpretation of heterocarp// *Zhurn. obtsh. biologii*. 1980. T. 41. , 5. No. 680—684.

Levina R. E. Morphology and ecology of fruits. Leningrad: Nauka, 1987. 260 P.

Levina R. E. Reproductive Biology of Seed Plants. M., 1981. 96 P.

Li Tch. Introduction to Population Genetics. Moskva: Mir, 1978. 565 P.

Lyubitshev A. A. Problems of the form, systematics and evolution of organisms. Moskva: Nauka, 1982. 278 P.

Majr E. Populations, species, evolution. Moskva: Mir, 1974. 462 P.

Makrushin N. M. The basics of heterospermatology. Moskva, 1989. 288 P.

Matilla A. J., Gallardo M., Puga-Hermida M. I. Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: A review // *Seed Science Research*. 2005. 15 (02). 63—76. DOI: 10.1079/SSR2005203 .

Melikyan A. P. Comparative carpology and systematics of angiosperms // IX Moscow meeting on plant phylogeny. M.: MGU, 1996. No. 86—88.

Melikyan A. P. Some modern aspects of the study of seeds of flowering plants // Theoretical and Applied Carpology. Tez. doc. All-Union conf. Kishinev. 1989. No. 24—26.

Melikyan A. P., Devyatov A. G. Basic carpological terms. Directory. M.: KMK, 2001. 47 P.

Nekrasov V. I., Knyazeva O. M. On stimulation of fruiting of wood introducers by microelements// *Byull. GBN*. 1971. Vyp. 78. No. 73—76.

Nesterova S. V., Kholina A. B., Voronkov A. A. Seed germination of some members of the legume family after long-term storage// *Zhivotnyj i rastitelnyj mir Dalnego Vostoka: (Sb. nauch. tr.)*. Ussurijsk, 1997. Vyp. 3. No. 207—210.

Nesterova S. V., Kholina A. B., Voronkova N. M. Seed viability and development of annuals of two species of the genus *Lespedeza* Michx. Of the Russian Far East// *Rast. resursy*. 1998. T. 34. Vyp. 2. No. 40—47.

Nikolaeva M. G. Physiology of deep dormancy of seeds. L., 1967. 207 P.

- Nikolaeva M. G. Seed rest and ways to overcome it// *Ontogenez*. 1993. T. 24. , 4. No. 79—86.
- Nikolaeva M. G., Lyanguzova I. V., Pozdova L. M. Seed biology. SPb.: NII khimii SPbGU, 1999. 233 P.
- Nikolaeva M. G., Razumova M. V., Gladkova V. N. A guide to germinating dormant seeds. L.: Nauka, 1985. 268 P.
- Nosova L. I. Seed Productivity *Artemisia rhodantha* Rupr. at the upper limit of its distribution in the conditions of the Pamirs// *Bot. zhurn*. 1969. T. 54. Vyp. 3. No. 421—430.
- Nosova L. I. Seed germination of *Gypsophila capituliflora* Rupr. (Caryophyllaceae)// *Bot. zhurn*. 1979. T. 64. Vyp. 7. No. 1025—1030.
- On the different quality of flowers and seeds in an umbrella of carrots// *Agrobiologiya*. 1950. , 6. No. 123—127.
- Ono S. Genetic mechanisms of progressive evolution. M.: Mir, 1973. 228 P.
- Oparina S. N. Heterospermia in *Cuscuta europaea* L. (Cuscutaceae) // Botanical studies in Asian Russia. Mater. XI Congress of the RBO (August 18—22, 2003, Novosibirsk – Barnaul). Barnaul, 2003. T. 2. No. 159.
- Ovtcharov K. E., Kizilova E. G. Variety of seeds and plant productivity. M.: Kolos, 1966. 160 P.
- Petchenitsyn V. P., Abdullaev D. A., Akhmedzhanov I. G. Intrapopulation diversity of seeds of species of the genus *Eremurus* (Xanthorhoeaceae) of the flora of Uzbekistan// *Rastitelnye resursy*. 2019. T. 55. , 4. No. 1—11. DOI: 10. 1134/S0033994619040083 .
- Rasmussen H. N., Dixon K. W., Jersáková J., Těšitelová T. Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements // *Ann Bot*. 2015 Sep. 116(3). 391—402. Published online 2015 Aug 12. DOI: 10. 1093/aob/mcv087 PMID: PMC4549959 .
- Sobolev A. M. Different quality of fruits and seeds in connection with their position on the plant// *Izv. AN TadzhSSR. Otdelenie biol. nauk*. 1989. , 2. No. 34—42.
- Staroverov N. E., Gryaznov A. Yu., Zhamova K. K., Tkatchenko K. G., Firsov G. A. The use of microfocus radiography to control the quality of fruits and seeds—reproductive diaspores// *Biotehnosfera*. 2015. , 6 (42). No. 16—19.
- Susko D. J., Lovett-Doust L. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae) // *American Journal of Botany*. 2000. 87. 56—66.
- Takhtadzhyan A. L. Darwin and the modern theory of evolution// *Darvin Tch. Proiskhozhdenie vidov*. SPb: Nauka, 1998. No. 489—523.
- Takhtadzhyan A. L. Fruit // *Plant Life*. Pod red. A. L. Takhtadzhiana. M., 1980. T. 5 (1). No. 91—96.
- Tcheremushkina V. A. Onion Biology of Eurasia. Novosibirsk: Nauka, 2004. 280 P.
- Terekhin E. S. Seed and seed propagation. SPb.: Mir i semya—95, 1996. 377 P.
- Tkatchenko K. G. Features of the latent period in *Baptisia* spp. Features of the development and

germination of seeds of introducers // Abstract. doc. X Meetings on the seed science of introducers (Cheboksary, 1994). M., 1994. No. 40.

Tkatchenko K. G. Features of the ontogenesis of species of the genus *Amaranth* // Study of the ontogenesis of introduced species of natural flora in botanical gardens. Theoretical and methodological aspects, the results of the study. Kiev, 1992. No. 205—206.

Tkatchenko K. G. Heterodiasporia and seasonal fluctuations in the rhythms of germination// Nautchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye nauki. 2009. , 11 (66). Vyp. 9. No. 44—51.

Tkatchenko K. G. On the latent period of some species of the Fabaceae family. // New ideas in crop production and ways of their implementation: Mater. the conference is young scientists and graduate students. (July 9—13, 1991, Voronezh). M., 1991. No. 69—70.

Tkatchenko K. G. The program of work on the study of the latent period of plants in field and stationary conditions // Methods of population biology. Sat materials of reports of the VII All-Russian Population Seminar (Part 1). February 16—21, 2004 the Republic of Komi, Syktyvkar. Syktyvkar, 2004. No. 212—213.

Tkatchenko K. G. The quality of seeds and the rhythm of the development of a new generation // Problems of plant introduction and distant hybridization. Tez. doc. Int. confer., ded. Acad. 100th Birthday N. V. Citsin. M., 1998. No. 201—203.

Tkatchenko K. G., Firsov G. A., Voltchanskaya A. V. Seed quality of *Aristolochia macrophylla* Lam. and *A. manshuriensis* Kom. in St. Petersburg// Trudy po prikladnoj botanike, genetike i seleksii. 2020 b. T. 181. , 2. No. 14—22. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-2-14-22> .

Tkatchenko K. G., Heracleum L. Features of flowering and seed productivity of some species of *Heracleum* L. grown in the Leningrad region// Rast. resursy. 1989. T. 25. Vyp. 1. No. 52—61.

Tkatchenko K. G., Heracleum L. Heterocarpy in species of the genus *Heracleum* L. and its effect on the course of ontogenesis // Biological diversity. Plant introduction: Materials of the scientific conference (December 12—15, 1995, St. Petersburg). SPb., 1995. No. 176—177.

Tkatchenko K. G., Heracleum L. Seed productivity and seed quality in some species of the genus *Heracleum* L. introduced into the Leningrad region// Rast. resursy. 1985. T. 21. Vyp. 3. No. 309—315.

Tkatchenko K. G., Kapelyan A. I., Gryaznov A. Yu., Staroverov N. E. The quality of the reproductive diaspores of *Rosa rugosa* Thunb. Introduced in the Peter the Great Botanical Garden// Byulleten Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN. 2015. , 13. No. 41—48.

Tkatchenko K. G., Timtchenko N. A., Tsherbakova O. N., Bobenko V. F., Staroverov N. E., Gryaznov A. Yu., Kholopova E. D. Seed quality of *Maackia amurensis* Rupr. (Leguminosae) and presowing conditions// Sibirskij lesnoj zhurnal. 2020 a. , 1. No. 47—57. DOI: 10.15372/SJFS20200105 .

Tyurina E. V. Umbelliferae seed productivity in the highlands of Southeast Altai// Ekologiya i biologiya vysokogornyx rastenij: Problemy botaniki. Novosibirsk, 1979. T. 14. , 2. No. 74—79.

Veretshak E. V., Ishmuratova M. M. Assessment of the state of cenopopulations of *Dianthus*

acicularis Fisch. ex Ledeb. during monitoring studies in the South Urals// Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Orenburg, 2009. , 6. No. 103—105.

Veretshak E. V., Yamalov S. M., Bayanov A. B. Ecological and phytocenotic characteristics of *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. in the southern Urals// Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk. 2010. T. 12 (33). , 1 (3). No. 657—660.

Vinogradova T. N., Pegova A. N. Heterospermia in orchids (Orchidaceae) by the example of *Corallorhiza trifida* Chatel. // Abstract. Papers II Int. conf. on the anatomy and morphology of plants (October 14–18, 2002 St. Petersburg). SPb., 2002. No. 132.

Vinogradova T. N., Pegova A. N., Osipyants A. I., Pugatcheva P. V., Savtchenko A. S. Potential germination, individual and geographical variability of the seeds of the Palmatocore meat-red *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo// Biologicheskij vestnik. 2003. T. 7. , 1—2. No. 64—66.

Vojtenko V. F. Heterocarpia as a complex scientific problem and promising areas of its research// Problemy reproduktivnoj biologii semennykh rastenij. SPb., 1993. No. 36—45.

Vojtenko V. F. Heterocarp (heterodiasporia) in Angiosperms: concept analysis, classification, terminology// Bot. zhurn. 1989. T. 74. , 3. No. 281—297.

Vojtenko V. F., Oparina S. N. Heterocarp in the Boraginaceae Family// Bot. zhurn. 1985. T. 70. , 7. No. 865—875.

Voronkova N. M., Burundukova O. L., Zhuravlev Yu. N., Nesterova S. V., Abankina M. N. Structural and functional features of some rare and endangered plant species// Komarovskie tchteniya. Vladivostok, 1997. Vyp. 44. No. 72—88.

Voronkova N. M., Nesterova S. V., Zhuravlev Yu. N. Germination of seeds of some rare and endangered species of Primorsky Krai// Rast. resursy. 1996. T. 32. Vyp. 3. No. 51—60.

Zhilyaev G. G. Viability of plant populations. Lvov: Natsionalnaya akademiya nauk Ukrainy, 2005. 304 P.

Zlobin Yu. A. On the inequality of individuals in coenopopulations of plants// Bot. zhurn. 1980. T. 65. N 3. No. 311—322.

Zlobin Yu. A. Population and coenotic regulation of reproduction in flowering plants// Problemy reproduktivnoj biologii semennykh rastenij. SPb., 1993. No. 8—15.

Zlobin Yu. A. Principles and methods for the study of coenotic plant populations. Kazan: KGU, 1989 b. 147 P.

Zlobin Yu. A. Reproduction in flowering plants: level of individuals and level of populations// Biol. nauki. 1989 a. , 7. No. 77—89.

Цитирование: Ткаченко К. Г. Разнокачественность плодов и семян, определяющая ритмы развития особей нового поколения // Hortus bot. 2020. T. 15, 2020, стр. 226 - 253, URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=7425>. DOI: [10.15393/j4.art.2020.7425](https://doi.org/10.15393/j4.art.2020.7425)
Cited as: Tkachenko K. (2020). Diversity of fruits and seeds, which determines the rhythms of new generation individual development // Hortus bot. 15, 226 - 253. URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=7425>