

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ имени В. Л. КОМАРОВА

На правах рукописи

ЛАВРИНЕНКО Игорь Анатольевич

УДК 582.803-581.522.4(470.13)

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА HERACLEUM L.
В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В КОМУ ССР

Специальность 03.00.05 - ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

1991

Работа выполнена в лаборатории интродукции кормовых растений отдела Ботанический Сад Института биологии Коми Научного Центра Уральского Отделения АН СССР в течение 1986 - 1990 гг.

Научный руководитель - доктор биологических наук И. Ф. Сащперова

Ведущая организация - Биологический научно-исследовательский институт Ленинградского государственного университета

Официальные оппоненты: доктор биологических наук А. И. Сиворцов;
кандидат биологических наук В. П. Зинотрапов

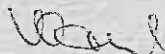
Защита диссертации состоится "14" *Декабрь* 1991 г.
в *14⁰⁰* часов на заседании специализированного совета КОО2.46.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова

Адрес: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2, специализированный совет при БИН АН СССР

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР

Автореферат разослан "18" *Декабрь* 1991 г.

Ученый секретарь
специализированного совета



О. С. КУДИНА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Выявление потенциала внутривидовой изменчивости дикорастущих видов кормовых растений и особенностей его локализации в пределах ареала является одной из актуальных проблем современного реурсоведения. К числу перспективных многолетних кормовых растений можно отнести представителей рода Борщевик (*Heracleum* L.), некоторые из которых в настоящее время используются в сельском хозяйстве СССР и за рубежом. Для создания новых сортов борщевиков необходимо знание внутривидового потенциала этих видов в местах естественного произрастания, который до сих пор еще очень слабо изучен. В связи с этим возникает необходимость постановки широких исследований, направленных на выявление гено- и фенотипа видов этого рода в пределах их ареалов, что позволит повысить эффективность сбора исходного материала для интродукции отдельных видов.

Цель исследования - познание закономерностей фенотипической изменчивости количественных и качественных признаков борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.), б. понтийского (*H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh.), б. Мелендорфа (*H. moellendorffii* Hance) и б. сладкого (*H. dulce* Fisch. et Mey.) для разработки научных основ интродукции и селекции этих видов.

В задачи исследования входило:

1) проведение всестороннего анализа различных форм изменчивости количественных и качественных признаков, а также выявление взаимосвязей между ними в природных популяциях 4-х видов борщевика;

2) анализ фенотипической изменчивости признаков особей б. Мелендорфа в экспериментальной популяции в условиях интродукционного питомника в Коми ССР;

3) создание информационного банка, отражающего внутривидовой потенциал изученных видов борщевика в местах естественного произрастания.

Научная новизна исследования. Выявлены амплитуды эндогенной, индивидуальной, междоупопуляционной и географической изменчивости 4-х видов борщевика в местах естественного произрастания по комплексу количественных и качественных призна-

ков. Выявлены основные тенденции в изменчивости признаков б. Мелендорфа при переносе особей из мест естественного произрастания (Приморский и Хабаровский край) в условия интродукционного питомника (Коми ССР) и проведена количественная оценка этой изменчивости. С использованием персонального компьютера создан информационный банк, отражающий потенциал изменчивости изученных видов борщевика в местах естественного произрастания.

Практическое значение работы. Созданный за время исследований информационный банк может быть использован при подборе наиболее ценных в хозяйственном отношении ценопопуляций борщевика сибирского, б. понтийского б. сладкого и б. Мелендорфа для сбора в них исходного материала при интродукции данных видов борщевика.

Выделены особи б. Мелендорфа, характеризующиеся высокой продуктивностью (до 3,75 кг на растение) и не вызывающие дерматитов, которые послужат исходным материалом для создания первого сорта борщевика Мелендорфа.

Апробация работы. Материалы диссертации обсуждались на научных семинарах в лаборатории интродукции кормовых растений Института биологии КНЦ УрО АН СССР; на X республиканской конференции молодых ученых (Сыктывкар, 1987); на II и III конференциях молодых ботаников г. Ленинграда (Ленинград, 1988, 1990); на VII Всесоюзном симпозиуме по новым кормовым растениям (г. Сыктывкар, 1990).

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 6 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, экспериментальной части, состоящей из шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 168 страницах машинописного текста. В приложении к диссертации 78 таблиц и рисунков. Список литературы содержит 213 названий, из которых 26 на иностранном языке.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

В главе приводится обзор литературы по двум основным разделам. 1. Фенотипическая изменчивость в популяциях растений и методы ее изучения и 2. Краткая характеристика фенотипической изменчивости видов рода *Heracleum* L. В первом разделе рассматриваются некоторые подходы к изучению природных популяций растений, а также методы, используемые в настоящее время в популяционной биологии; во втором - проводится анализ состояния изученности к настоящему времени внутривидовой изменчивости признаков мерикарпиев, взрослых вегетативных и генеративных особей видов рода Борщевик.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В работе обобщены экспериментальные данные, полученные в период с 1986 по 1989 гг.

Основными объектами изучения служили природные популяции четырех видов р. *Heracleum* L. из подрода *Heracleum* секции *Heracleum*, относящиеся по системе рода, предложенной И. Ф. Сацыперовой (1980) к трем подсекциям: 1. Subsect. 1. *Sibirica* - *Heracleum sibiricum* L.; 2. Subsect. 2. *Pontica* - *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh.; 3. Subsect. 3. *Sphondylia* - *H. dulce* Fisch. et Mey., *H. moellendorffii* Hance, * также экспериментальная популяция *H. moellendorffii* в интродукционном питомнике.

Изучение внутривидовой изменчивости проводили во время экспедиционных поездок в следующие районы: на территории Приуралья, прилегающей к Северному, Приполярному и Полярному Уралу в 1988-1989 гг., на плато Лаго-Наки на Северном Кавказе в 1987 г., на полуострове Камчатка и острове Шумшу Курильской гряды в 1988-1989 гг., в Приморском и Кабаровском краях в 1986 г. Стационарное изучение модельных особей проводили в условиях интродукционного питомника лаборатории интродукции кормовых растений Института биологии Коми Научного Центра УрО АН СССР в 1987-1989 гг.

Изучали следующие формы внутривидовой изменчивости

(С. А. Мамаев, 1973): эндогенную, индивидуальную и групповую в форме экологической (межденопопуляционной) и географической. Кроме этого, исследовали внутривидовую изменчивость корреляционных структур признаков у некоторых видов борщевика в местах естественного произрастания и изменчивость признаков особей б. Мелендорфа, возникающую при переносе растений из природы в условия интродукционного питомника.

При описании растений в разных возрастных состояниях в основу были положены разработки и терминология, приведенные в работах Ал. А. Федорова с сотрудниками (1956) и И. Ф. Сацперовой (1984).

Внутривидовую изменчивость изучали, используя метод морфофизиологических маркеров (Мамаев, Махнев, 1982), поэтапно по следующей схеме: эндогенная - индивидуальная - экологическая (межденопопуляционная) - географическая.

Долю индивидуальных, межденопопуляционных и географических различий в общей изменчивости признаков изученных видов *P. negausleum*, а также влияние на изменчивость признаков б. Мелендорфа фактора переноса из природы и условий вегетационного периода проводили методом однофакторного дисперсионного анализа (Шмидт, 1984; Доспехов, 1985).

Полученные данные по изменчивости количественных признаков особей, ценопопуляций, групп ценопопуляций и в целом видов обрабатывали статистически (Шмидт, 1984) с использованием персонального компьютера. Для оценки степени варьирования отдельных признаков была принята эмпирическая шкала уровней изменчивости по коэффициентам вариации (Мамаев, 1969). Изменчивость качественных признаков изучали на основании анализа частот встречаемости вариаций этих признаков в ценопопуляциях и группах ценопопуляций (Яблоков, 1987).

Структуру корреляционных связей изображали в форме корреляционных колец П. В. Терентьева (1959). При оценке достоверности полученных коэффициентов корреляции за основу был принят порог 0.95.

Качественный состав и сумму фотодинамически активных флавоноидов (псоралена, ксантотоксина, бергаптена и ангелицина) определяли по методике, в основе которой лежат разработки Г. К. Кузнецовой (1965).

ГЛАВА 3. ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ МЕРИКАРПИЕВ.

Сравнительный анализ эндогенной изменчивости 8 признаков мерикарпиев у изученных видов *Heraclium* свидетельствует о наличии определенной стабильности амплитуды варьирования большинства (линейные размеры мерикарпиев и эфирномасличных канальцев) признаков в пределах особи, независимо от вида (табл. 1). Тогда, как масса мерикарпия характеризуется относительно высокой лабильностью в пределах отдельных особей. При сравнении видов по изученным признакам мерикарпиев установлено, что линейные размеры мерикарпиев и эфирномасличных канальцев имеют относительно стабильные нижние пределы амплитуды эндогенной изменчивости, тогда как верхние границы уровня эндогенной изменчивости этих признаков являются в значительной степени специфичными для отдельных видов. По-видимому, можно предположить наличие, по крайней мере для ряда видов секции *Heraclium*, сходного минимального уровня эндогенной изменчивости данных признаков.

Для особей б. сибирского были характерны минимальные значения нижнего и верхнего пределов эндогенной изменчивости по большинству (5 из 8) признаков мерикарпиев. В ценопопуляции этого вида особи существенно и достоверно различались по следующим признакам: длина и ширина мерикарпия, длина центрального эфирномасличного канальца, ширина эфирномасличного канальца в средней части, масса мерикарпия. Это может свидетельствовать о том, что высокий уровень вариабельности этих признаков в ценопопуляции в значительной мере вызван индивидуальными различиями растений. Особи б. Мелендорфа имели максимальные величины верхнего порога эндогенной изменчивости по 7 из 8 признакам мерикарпиев; особи б. понтийского и б. сладкого - промежуточные величины пороговых значений эндогенной изменчивости мерикарпиев.

Сравнительный межвидовой анализ абсолютных значений линейных размеров и массы мерикарпиев свидетельствовал о наличии у б. сладкого и б. Мелендорфа более крупных и тяжелых семян по сравнению с б. сибирским и б. понтийским.

Различия между видами по признакам эфирномасличных канальцев были менее существенны.

Таблица 1

Уровень эндогенной изменчивости признаков мерикарпиев (11м Св, %) у четырех видов *Neogaleus* в местах естественного произрастания (n>300).

Признак	<i>H. sibiricum</i> L.	<i>H. ponticum</i> (Lipsky) Schischk. ex Grossh.	<i>H. moellen- dorffii</i> Hance	<i>H. dulce</i> Fisch. et Mey.
Длина мерикарпия	2.2 - 8.1	3.2 - 8.2	5.1 - 21.4	3.3 - 10.1
Ширина мерикарпия	2.2 - 7.9	3.3 - 10.6	5.2 - 18.4	4.0 - 11.4
Длина центрального канала	3.6 - 8.2	5.4 - 16.4	4.5 - 23.9	6.0 - 19.5
Длина бокового канала	3.7 - 18.7	6.4 - 15.5	6.5 - 27.0	7.2 - 18.3
Ширина канала в ниж. части	12.7 - 34.0	14.8 - 27.3	10.4 - 38.4	11.8 - 27.3
Ширина канала в сред. части	10.5 - 28.5	18.0 - 38.6	14.3 - 44.6	13.5 - 34.2
Длина крыла	8.1 - 26.9	14.8 - 45.5	4.5 - 23.9	11.6 - 19.5
Масса мерикарпия	6.9 - 41.1	11.1 - 45.2	20.7 - 66.2	11.0 - 53.3

ГЛАВА 4. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БОРЩЕВИКА

В результате сравнительного анализа амплитуды индивидуальной изменчивости 8 признаков мерикарпиев у изученных видов рода *Negelesium* установлено, что 4 признака: длина и ширина мерикарпия, длины бокового и центрального эфирномасличных канальцев у всех видов имеют относительно высокую стабильность уровня этой формы изменчивости. Именно за счет высокой стабильности уровня варьирования указанных выше признаков в пределах отдельных особей, которая сочетается с высокой долей индивидуальных различий, и наблюдается значительная дифференциация изученных ценопопуляций борщевика по эти показателям. Сходные результаты были получены ранее исследователями при эколого-генетическом анализе длины семян овсяницы Воронова (В. В. Гриценко, 1982; Н. В. Глотов, В. В. Гриценко, 1983). По мнению указанных выше авторов, длина семян - признак, устойчивый к воздействию экологических факторов и имеет большую генетическую обусловленность. Наибольшей степенью дифференцированности по всем изученным показателям отличались ценопопуляции б. сибирского (табл. 2). Так, у этого вида минимальные различия между особями наблюдались по длине крыла мерикарпия (49.9% от общей изменчивости признака), максимальные - по длине мерикарпия (84.4%). В изученной ценопопуляции б. Мелендорфа имела место очень слабая дифференциация растений по таким показателям, как длина крыла мерикарпия (9.1%) и масса мерикарпия (14.0%).

В ценопопуляциях борщевика у взрослых вегетативных особей большинство (высота растения, длина черешка, линейные размеры листовой пластинки и другие) количественных признаков обусловлено условиями, в которых произрастает ценопопуляция. Однако такой показатель для изученных видов, как среднее значение индекса листовой пластинки, оказался высоко стабильным, хотя в ряде случаев (б. сибирский и б. Мелендорфа) это сочетается с высоким уровнем индивидуальной изменчивости данного признака (более 32%). Распределение частот встречаемости вариаций изученных качественных признаков в ценопопуляциях является случайным и, в основном, может служить маркером от-

Таблица 2

Доля компоненты, обусловленной различиями между особями (X), в изменчивости признаков мерикарпиев в пределах ценопопуляции у четырех видов *Heracleum* L.

Признак	<i>H. sibiricum</i> L.	<i>H. ponticum</i> (Lipsky) Schischk. ex Grossh.	<i>H. moellen-dorffii</i> Hance	<i>H. dulce</i> Fisch. et Mey.
Длина мерикарпия	84.4***	64.9***	66.5***	54.5***
Ширина мерикарпия	83.0***	64.6***	39.6***	53.8***
Длина центрального канальца	77.2***	63.5***	68.9***	53.0***
Длина бокового канальца	64.1***	40.9***	62.4***	37.3***
Ширина канальца в нижн. части	53.2***	38.8***	23.4***	50.0***
Ширина канальца в сред. части	60.5***	43.5***	39.7***	24.7***
Длина крыла	49.9***	25.4***	9.1***	34.7***
Масса мерикарпия	69.0***	47.6***	14.0***	64.6***

Примечание: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

дельных ценопопуляций, в редких случаях - групп ценопопуляций.

Анализ индивидуальной изменчивости количественных и качественных признаков генеративных особей изученных видов борщевика показал существенную дифференциацию ценопопуляций по абсолютным значениям следующих количественных признаков: высота растения, длина и ширина листовой пластинки, диаметр основания побега, число генеративных побегов у особи, число побегов обогатения, число зонтиков на побеге и у особи. Наиболее значительно гетерогенность ценопопуляций была выражена у б. сибирского, наименее - у б. Мелендорфа. Амплитуда варьирования индивидуальной изменчивости изученных количественных признаков в значительной мере определяется характером изучаемого признака и в гораздо меньшей степени зависит от вида борщевика. В ценопопуляциях борщевика такие признаки генеративных особей, как число удлинённых междоузлий и число лучей центрального зонтика, являются относительно стабильными. По распределению частот встречаемости вариаций качественных признаков изученных ценопопуляций характеризовались значительной вариабельностью. У б. сибирского по большинству изученных качественных признаков численно преобладали полиморфные ценопопуляции над мономорфными, у б. Мелендорфа - наоборот.

ГЛАВА 5. ГРУППОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Межценопопуляционная изменчивость. В пределах изученных групп ценопопуляций б. сибирского наблюдается их существенная дифференциация по большинству количественных признаков (табл. 3). Количественная оценка доли межценопопуляционных различий по каждому из изученных признаков в модельной группе ценопопуляций б. сибирского позволила разделить изученные признаки борщевика на четыре группы. К первой группе были отнесены признаки, влияние межценопопуляционных различий на изменчивость которых было несущественным (менее 1%) и недостоверным при 5%-ном уровне значимости. К этой группе относились следующие признаки: у взрослых вегетативных особей - индексы листовой пластинки и конечного листочка; у генеративных особей - индекс листовой пластинки. Во вторую группу попали признаки, у которых межценопопуляционные различия обуслови-

Таблица 3

Структура изменчивости признаков взрослых вегетативных особей *Heracleum sibiricum* L. в местах естественного произрастания (доля фактора, %)

Признак	Факторы			Признак	Факторы		
	Различия между популяциями	Различия между ценопопуляциями	Различия группами		Различия между популяциями	Различия между ценопопуляциями	Различия группами
1	2	3	1	2	3		
Высота растения	84.6***	3.6*	Индекс листовой пластинки	0.3	6.7**		
Длина черешка листа	82.6***	0.2	Длина конечного листочка	57.7***	4.1*		
Диаметр черешка листа	69.2***	4.7*	Ширина конечного листочка	64.2***	6.6**		
Длина листовой пластинки	77.2***	5.6**	Индекс конечного листочка	0.4	7.6**		
Ширина листовой пластинки	72.0***	7.4**	Диаметр основания побегов	49.4***	11.0***		
Число побегов	15.0***	0.6	Масса особи	35.4***	1.1		
Число листьев на побеге	4.7*	0.1					

Примечание: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

вали не более 20% их изменчивости в группе ценопопуляций. Это были следующие признаки: у взрослых вегетативных особей - число побегов у особи и число листьев на побеге; у генеративных особей - индекс конечного листочка, число лучей в центральном зонтике, диаметр центрального зонтика, число генеративных и вегетативных побегов у особи.

Для третьей группы признаков межценопопуляционные различия обуславливали от 21 до 50% их изменчивости. К этой группе относились следующие признаки: у взрослых вегетативных особей - диаметр основания побега и масса особи; у генеративных особей - число удлинненных междоузлий, число побегов обогащения и число листьев на вегетативном побеге.

Для признаков четвертой группы различия между ценопопуляциями обуславливали более 50% их варьирования в модельной группе ценопопуляций. Это были следующие признаки: у взрослых вегетативных особей - высота растения, длина и диаметр черешка листа, длина и ширина листовой пластинки, длина и ширина конечного листочка; у генеративных особей - высота растения, длина и диаметр черешка листа, длина и ширина листовой пластинки, длина и ширина конечного листочка, число зонтиков на скелетном побеге и число зонтиков на особи, диаметр основания побега и масса особи.

Проведенная дифференциация признаков по группам, по-видимому в какой-то мере отражает степень их экологической пластичности в модельной группе ценопопуляций. Учет этого показателя, на наш взгляд, является немаловажным при отборе растений для интродукции и позволяет дать приблизительную оценку тех изменений количественных признаков, которые могут произойти при переносе растений в иные условия существования.

Большинство изученных признаков б. сибирского и б. Мейендорфа характеризуются существенным колебанием уровня межценопопуляционной изменчивости (высота растения, длина и ширина листовой пластинки, диаметр основания побега и другие). Это в то время такой признак, как индекс листовой пластинки взрослых вегетативных особей всех видов отличался минимальными значениями межценопопуляционной изменчивости, а число побегов у особи и число листьев на побеге - максимальными. У генеративных растений незначительно варьировали такие признаки, как

индекс листовой пластинки и число удлинненных междоузлий, существенно - число генеративных и вегетативных побегов у особи. *Б. сибирский* обладает наиболее высокой вариабельностью признаков в группах ценопопуляций. Это можно объяснить, с одной стороны, более широким, по сравнению с другими видами, спектром экологических ниш, занимаемых этим видом, с другой стороны - более высокой экологической пластичностью изученных признаков у *б. сибирского*.

У всех видов борщевика в пределах групп ценопопуляций наблюдается высокая гетерогенность в распределении частот вариаций большинства качественных признаков растений и лишь иногда такие признаки, как форма листовой пластинки, наличие опушения и антоциановой окраски стебля и черешка листа, могут маркировать группы ценопопуляций борщевика.

Географическая изменчивость. У взрослых вегетативных особей *б. сибирского* дифференциация между группами ценопопуляций наиболее существенно проявилась в отношении такого признака, как диаметр основания побега (11.0%), наименее - в отношении высоты растения (3.6%) (табл. 3); у генеративных особей наиболее высокий уровень географической изменчивости был характерен для диаметра центрального зонтика (27.0%), числа зонтиков на скелетном побеге (25.5%) и числа зонтиков на особи (24.7%), наименее - для числа генеративных побегов у особи (4.7%) и длины черешка листа (4.6%).

Географическая изменчивость большинства признаков у изученных видов борщевика была ненаправленной и, по-видимому, в значительной мере обусловлена разной степенью гетерогенности групп ценопопуляций. Однако для целого ряда признаков у всех видов при расположении ценопопуляций с севера на юг прослеживались относительно постепенные и направленные изменения как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения абсолютных значений. Например, у генеративных особей *б. сибирского* такого типа изменчивость наблюдалась в случае с индексом, длиной и шириной листовой пластинки, длиной черешка листа и числом вегетативных побегов у особи; у *б. сладкого* - с числом генеративных и вегетативных побегов у особи, числом удлинненных междоузлий, а у *б. Мелендорфа* подобным образом изменялся такой признак, как диаметр основания побега.

В большинстве случаев варьирование встречаемости частот вариаций изученных качественных признаков между группами ценопопуляций было ниже такового между ценопопуляциями в пределах отдельных групп. По-видимому, это свидетельствует о доминирующей роли межценопопуляционных различий в изменчивости отдельных признаков в пределах изученных ареалов.

ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР ПРИЗНАКОВ У ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ БОРЩЕВИКА

Анализ изменчивости корреляционных структур признаков мерикарпиев б. Мелендорфа на уровнях особей, ценопопуляций и групп ценопопуляций показал: 1) наличие двух корреляционных плеяд признаков, которые с высокой частотой встречались на всех уровнях изучения изменчивости. К первой плеяде относились такие признаки, как длина и ширина мерикарпия, длина крыла мерикарпия, длины центрального и бокового эфирномасличных канальцев, масса мерикарпия. Ко второй плеяде - ширина эфирномасличного канальца в нижней и средней частях. Для первой корреляционной плеяды признаком-индикатором, по-видимому, является длина мерикарпия; 2) высокую зависимость корреляционной структуры признаков мерикарпиев от степени индивидуальной и эколого-географической дифференциации вида.

Установлено, что корреляционные структуры признаков генеративных особей б. сибирского подвержены значительному варьированию в зависимости от условий существования ценопопуляций. По мере улучшения условий существования в ценопопуляциях наблюдалось некоторое уменьшение числа корреляционных связей и их силы. Большинство изученных признаков генеративных особей б. сибирского образовали одну корреляционную плеяду, которая обладала высокой степенью динамичности в зависимости от условий существования ценопопуляции. Признаком-индикатором в данной плеяде являлась высота растений.

Таблица 4

Доля изменчивости, обусловленная переносом особей *H. moellendorffii* Hance (% от общей дисперсии) из природы в интродукционный питомник

Признак	Доля изменчивости, обусловленная переносом растений	Признак	Доля изменчивости, обусловленная переносом растений
1	2	1	2
Высота растения	63.3***	Число побегов	0.6
Длина черешка листа	18.6***	Число зонтиков	1.1
Длина листовой пластинки	48.9***	Число зонтиков на особи	1.1
Ширина листовой пластинки	35.2***	Число междоузлий	0.6
Индекс листовой пластинки	18.4***	Число лучей в зонтике	1.1
Диаметр основания побега	0.7	Число вегетативных побегов	0.5
Число генеративных побегов	12.4***		

Примечание: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

ГЛАВА 7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСОБЕЙ БОРЩЕВИКА МЕЛЕНДОРФА ПРИ ПЕРЕНОСЕ В УСЛОВИЯ КУЛЬТУРЫ

Изучение изменчивости признаков генеративных особей б. Мелендорфа при переносе растений из природы в условия интродукционного питомника показало наличие существенной дифференциации признаков по их реакции в ответ на перенос (табл. 4). При изучении модельных особей б. Мелендорфа в условиях культуры установлено, что такие признаки, как линейные размеры листовой пластинки и диаметр основания побега, сильно изменяются в зависимости от условий вегетационного периода, а длина черешка листа, индексы листовой пластинки и конечного листочка, число удлинненных междоузлий и число вегетативных побегов у особи - несущественно. Пересаженные в питомник растения сохраняли индивидуальные различия по большинству признаков на протяжении периода изучения.

ГЛАВА 8. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ БОРЩЕВИКА В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Изучение степени гетерогенности экспериментальной популяции б. Мелендорфа по таким признакам, как сумма и компонентный состав фотодинамически активных фурукумаринов в мерикарпиях, позволило выявить особи, отличающиеся относительно высокой продуктивностью (2.50-3.75 мг на растение), низким содержанием фотодинамически активных фурукумаринов (менее 0.5% от массы мерикарпиев) и отсутствием псоралена и коантоксина.

Сравнительный анализ изменчивости признаков у генеративных особей б. Мелендорфа в природе и на протяжении трех лет интродукции в Коми ССР позволил выявить основные типы реагирования абсолютных значений признаков и амплитуд их варьирования в ответ на перенос растения в условия питомника. Выявлено 5 типов реагирования абсолютных значений признаков в ответ на интродукцию.

К первому типу реагирования были отнесены признаки, средние значения которых при переносе особей б. Мелендорфа в условия культуры колебались незначительно и несущественно от-

клонялись от их средних значений у растений в местах естественного произрастания. К этому типу относится такой признак, как индекс листовой пластинки.

Ко второму типу реагирования были отнесены признаки, абсолютные значения которых в первый год интродукции существенно уменьшались и в последующие годы не достигали значений, характерных для них у растений в местах естественного произрастания. К этому типу относятся число удлинённых междоузлий, длина черешка листа, высота растения, длина и ширина листовой пластинки.

Для третьего типа реагирования были характерны признаки, средние величины которых в первый год интродукции существенно уменьшались, а в последующие годы увеличивались и достигали уровня, характерного для данных признаков растений в природе. Подобным образом изменялись диаметр основания побега и число лучей центрального зонтика.

Специфика четвертого типа реагирования признаков заключалась в незначительном уменьшении их абсолютных значений в первый год интродукции и существенном увеличении их средних величин в последующие годы. Причем, значения этих признаков интродуцируемых растений превышали таковые в местах естественного произрастания б. Мелендорфа. К этому типу реагирования относятся число генеративных побегов у особи и число зонтиков на побеге.

Для пятого типа реагирования были характерны более высокие значения средних величин признаков у растений в условиях питомника, начиная с первого года интродукции. Это были следующие признаки: число побегов обогащения на скелетном побеге, число зонтиков на особи и число вегетативных побегов у особи.

Амплитуды изменчивости признаков по типам реагирования мы также распределили на 5 типов. Для первого типа реагирования были характерны признаки с относительно стабильной амплитудой изменчивости в природе и при интродукции. К данному типу относятся такие признаки б. Мелендорфа, как высота растения, диаметр основания побега, число удлинённых междоузлий.

Второй тип реагирования характеризовался постепенным уменьшением амплитуды изменчивости признаков, начиная с пер-

вого года интродукции. Подобным образом реагировали такие признаки, как число побегов обогащения и число вегетативных побегов у особи.

Амплитуда варьирования признаков третьего типа реагирования воарастала, начиная с первого года интродукции, превышая таковую в природе. Это были такие признаки, как индекс листовой пластинки и число зонтиков на особи.

Для четвертого типа реагирования было характерно некоторое уменьшение амплитуды варьирования признака (число генеративных побегов у особи) в первый год интродукции и увеличение ее в последующие годы до уровня изменчивости в местах естественного произрастания.

Пятый тип реагирования характеризовался некоторым увеличением варибельности признаков в первый год интродукции с последующим снижением амплитуды изменчивости до природного уровня или несколько ниже его. К этому типу мы отнесли длину черешка листа, длину и ширину листовой пластинки, число лучей центрального зонтика и число зонтиков на скелетном побеге.

Рассмотренные типы реагирования абсолютных значений признаков и амплитуд их изменчивости, по-видимому, не отражают всего спектра направлений изменчивости признаков при интродукции растений в силу ограниченности числа изученных признаков и сроков исследований.

ВЫВОДЫ

1. В изученных ценопопуляциях *Heracleum sibiricum* L., *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh., *H. moellendorffii* Hance и *H. dulce* Fisch. et Mey. выявлены значительные индивидуальные различия между особями по следующим признакам мерикарпиев: длина и ширина мерикарпия, длина крыла мерикарпия, длины центрального и бокового эфирномасличных канальцев, ширина эфирномасличного канальца в нижней и средней частях, масса мерикарпия, а также относительно низкий уровень эндогенной изменчивости данных признаков. У всех последованных видов борщевика наиболее стабильными были такие признаки мерикарпиев, как их длина и ширина, наименее - масса мерикарпия. Для особей *H. sibiricum* был характерен: минимальный уро-

зень эндогенной изменчивости признаков мерикарпиев.

2. В ценопопуляциях видов р. *Heracleum* пределы колебания индивидуальной изменчивости количественных признаков (высота растения, линейные размеры листовой пластинки и конечного листочка, индексы листовой пластинки и конечного листочка, число генеративных и вегетативных побегов у особи, диаметр центрального зонтика, число лучей в центральном зонтике, диаметр основания побега, число удлинненных междоузлий, число побегов обогащения, число зонтиков на скелетном побеге и у особи) в значительной мере определяются характером признака и в гораздо меньшей степени видовой принадлежностью. Распределение частот вариаций качественных признаков (наличие опушения и антоциановой окраски черешка листа и стебля, форма листовой пластинки и конечного листочка) может являться маркером для отдельных ценопопуляций.

3. На примере модельной группы ценопопуляций *H. sibiricum* выявлено 4 группы признаков, которые различаются по доле межценопопуляционных различий в изменчивости данных признаков в группе ценопопуляций.

4. В пределах групп ценопопуляций исследованных видов р. *Heracleum* наблюдается высокая гетерогенность в распределении частот вариаций таких признаков, как наличие опушения и антоциановой окраски черешка листа и стебля и лишь в отдельных случаях частоты вариаций этих признаков могут маркировать группы ценопопуляций бордевика.

5. При расположении групп ценопопуляций с севера на юг наблюдались постепенные и направленные изменения по географической трансекте средних значений для *H. sibiricum* - индексов, длины и ширины листовой пластинки, длины черешка листа, числа вегетативных побегов у особи, для *H. dulce* - высоты растения, числа вегетативных и генеративных побегов у особи, числа удлинненных междоузлий, для *H. joellendorffii* - диаметра основания побега. Географическая изменчивость остальных количественных признаков была ненаправленной.

6. Колебание частот вариаций качественных признаков изученных видов бордевика между группами ценопопуляций в большинстве случаев было ниже такового в пределах каждой из групп. Это свидетельствует о компенсирующей роли межценопопуля-

ционных различий в изменчивости данных признаков.

7. Корреляционные структуры признаков мерикарпиев и генеративных особей исследованных видов борщевика на разных уровнях иерархической системы вида образуют корреляционные плеяды, признаками-индикаторами которых являются: для мерикарпиев - длина мерикарпия, для генеративных особей - высота растения.

8. Особи *H. moellendorffii*, перенесенные с Дальнего Востока в Коми ССР, сохраняли индивидуальные различия по всем изученным признакам на протяжении трехлетнего периода изучения, несмотря на существенную изменчивость этих признаков в разные вегетационные сезоны.

9. Перенос особей *H. moellendorffii* из природы в условия интродукционного питомника оказал существенное и достоверное при 5%-ном уровне значимости влияние на абсолютные значения следующих признаков: высота растения, длина черешка листа, длина и ширина листовой пластинки, число генеративных побегов у особи, число побегов обогачения и зонтиков на скелетном побеге, число зонтиков на особи. По характеру реагирования признаков *H. moellendorffii* на перенос растений в новые условия существования установлено 5 типов реагирования средних значений признаков и 5 типов реагирования амплитуд изменчивости признаков.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

На основании изучения внутривидовой изменчивости *Heraclium sibiricum* L., *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh., *H. dulce* Fisch. et Mey., *H. moellendorffii* Hance рекомендуем:

1) Воим учреждениям, занимающимся селекционными работами с видами борщевика, использовать отобранные нами особи *H. moellendorffii*, сочетающие относительно высокую продуктивность (2.50-3.75 кг на растение) надземной массы с пониженным содержанием фотодинамически активных фурукумаринов в мерикарпиях, в качестве исходного материала для селекционных целей.

2) Всем учреждениям, занимающимся изучением видов *H. negaleum*, использовать впервые созданный нами с применением персонального компьютера и современных зарубежных программ информационный банк, отражающий потенциал изменчивости изученных видов *H. negaleum* в местах их естественного произрастания с учетом эколого-географических особенностей произрастания ценопопуляций.

По теме диссертации опубликованы следующие материалы:

1. Морфологический анализ популяций борщевика Мелендорфа в местах естественного произрастания //Тезисы X республиканской конференции молодых ученых. -Сыктывкар. , 1987. -С. 76-77.
2. Внутривидовая изменчивость биологических признаков *Hegaleum politicum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. и *H. asonitifolium* Woronow //Тр. II конференции молодых ботаников г. Ленинграда. -Л.: Ботанический институт АН СССР, 1988. -С. 157-171. Деп. в ВИНИТИ, N5684-В88.
3. Морфологическая изменчивость *Hegaleum moellendorffii* Hance на западных склонах Сихотэ-Алиня //Растит. ресурсы. -1989. -Т. 25-В. 2. -С. 223-229.
4. Изменчивость корреляционной структуры борщевика сибирского *Hegaleum sibiricum* L. на Урале //Тр. III конференции молодых ботаников г. Ленинграда. -Л.: Ботанический институт АН СССР, 1990. -Ч. 4. -С. 90-101. Деп. в ВИНИТИ, 14.11.90. N5703-В90.
5. Индивидуальная и географическая изменчивость мерикарпиев *Hegaleum moellendorffii* Hance в ценопопуляциях на западных склонах Сихотэ-Алиня //Растит. ресурсы. -1990. -Т. 26. -В. 1. -С. 58-68.
6. Морфологическая и биохимическая изменчивость борщевика Мелендорфа в природе и в культуре //Тез. докл. VII Всесоюз. симпоз. по новым кормовым растениям. -Сыктывкар, 1990-С. 104-105.

И. п. т. 3. 580 Т. 100