

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

633.2
С 22
85

И. Ф. САЦЫПЕРОВА

БОРЩЕВИКИ
ФЛОРЫ СССР -
НОВЫЕ
КОРМОВЫЕ
РАСТЕНИЯ

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
В НАРОДНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Ответственные редакторы:

Ал. А. ФЕДОРОВ, Н. Н. ЦВЕЛЕВ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Сацыперова И. Ф., Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. — Л.: Наука, 1984. — 223 с.

Монография посвящена сравнительному изучению всех видов борщевика флоры СССР с привлечением разных методов исследования. Она является итогом многолетних наблюдений за растениями в местах их естественного произрастания и при выращивании в стационарных условиях в Ленинградской области. В ней показаны изменения, происходящие в надземной и подземной сферах растений в онтогенезе, приведены данные, свидетельствующие о наличии внутривидовой изменчивости биологических особенностей, морфологических признаков и качественного состава кумарицов, предложена более естественная система рода, а также показаны перспективы селекционной работы с борщевиками по выведению более ценных в кормовом отношении форм и сортов. В книге приведен ключ для определения видов по морфологическим особенностям листьев и цветков, а также оригинальные рисунки проростков, влагалищ, цветков, плодов и микрофотографии пыльцевых зерен, выполненные на световом и сканирующем электронном микроскопах.

Монография представляет интерес для ботаников различной специализации: биосистематиков, ресурсоведов, интродукторов, а также специалистов сельского хозяйства, интересующихся новыми сибирскими культурами. Библиогр. 670 назв. Ил. 28. Табл. 37.

Рецензенты:

З. Т. АРТЮШЕНКО, И. В. ГРУШВИЦКИЙ

С 2004000000-636
042(02)-84 250-84 — II

© Издательство «Наука», 1984 г.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА
Института физиологии АН СССР

202792

ПРЕДИСЛОВИЕ

В постановлении XXVI съезда КПСС в разделе «Основные направления экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года» [361] четко определено, что одной из важнейших задач земледелия является дальнейший рост производства высококачественных кормов за счет расширения посевов высокобелковых культур. Майский пленум ЦК КПСС 1982 г. одобрил «Продовольственную программу СССР на период до 1990 года». В этой программе подчеркнута актуальность решения проблемы создания в стране прочной кормовой базы, которая смогла бы обеспечить промышленное животноводство депецими и разнообразными по содержанию питательных веществ кормами. В связи с этим большое значение приобретает улучшение качества кормовых культур, в том числе и силосных, уже нашедших использование в сельскохозяйственной практике, а также поиск новых видов, характеризующихся высокой урожайностью, питательностью и безвредностью для животных и человека.

Цель настоящей работы — дать сравнительную оценку всех видов рода борщевик (*Heracleum L.*), произрастающих в СССР, в разных аспектах и выявить среди них наиболее ценные в кормовом отношении.

Задачи исследования были следующими.

1. Изучение онтогенеза видов и их биологических особенностей.
2. Исследование морфолого-анатомических признаков растений и их внутривидовой изменчивости.
3. Определение качественного состава кумаринов листьев и плодов и его внутривидовой изменчивости.
4. Проведение первичной селекционной работы с *H. sosnowskyi* по выведению форм с ослабленным содержанием фотодинамически активных фурукумаринов, не вызывающих дерматиты.
5. Оценка перспективы использования борщевиков в качестве силосных культур и в других отраслях народного хозяйства.

Род *Heracleum L.* — один из крупных и сложных родов сем. *Araliaceae* — привлек наше внимание по следующим соображениям: виды этого рода могут найти разностороннее использование в народном хозяйстве, но особенно они перспективны в кормовом отношении. Ряд борщевиков — гигантские травы высотой до 2,5—3 м, богатые питательными веществами. Четыре вида этого рода — *H. sosnowskyi*, *H. lehmannianum*, *H. trachyloma* и *H. antasiaticum* — выращиваются на полях совхозов нашей страны в качестве силосных культур. Они характеризуются большими урожаями зеленой массы (от 200 до 1500 ц/га), высоким содержанием в ней протеина (до 24%) и сахаров (до 15—20%), прекрасно силосуются. Все же расширение площадей, занятых под этими культурами в совхозах нашей страны, тормозится из-за присущих им серьезных недостатков, основными из которых являются: 1) наличие в соке растений фотодинамически активных фурукумаринов, вызывающих у лиц, работающих с этими культурами, дерматиты, протекающие по типу ожогов; 2) монокарпичность особей, приводящая к изреживанию плантаций.

Все указанные виды борщевика нуждаются в селекционном улучшении. Большинство борщевиков, произрастающих в СССР, еще не изучены в кормовом отношении, и данные о содержании в их соке фурукумаринов отсутствуют или столь скучны, что не позволяют судить об их фотодинамической активности. Следовательно, поиск среди борщевиков новых кормовых растений, имеющих высокую урожайность, содержащих значительные количества питательных веществ и малые количества фотодинамически активных фурукумаринов, является одной из актуальных задач.

Некоторые виды борщевика употребляются в пищу в засоленном или маринованном виде [100, 338], но в ограниченном масштабе.

Наконец, ряд борщевиков могут быть использованы для получения лечебных препаратов, так как содержат биологически активные соединения: флавоноиды и кумарины. Некоторые из них уже нашли применение в медицинской практике.

Мы полагаем, что разностороннее исследование всех видов рода *Heracleum* L. флоры СССР с привлечением современных методов исследования позволит с нетрадиционных позиций подойти к решению спорных систематических вопросов, а также даст возможность оценить потенциал рода с хозяйственной точки зрения, наметить пути дальнейшей селекционной работы с борщевиками для получения высокоурожайных, но практически не вызывающих ожогов сортов и форм.

Считаю приятным долгом выразить глубокую благодарность всем тем, кто окказал какое-либо содействие при выполнении данной работы, и прежде всего ст. лаборанту Т. К. Перфиловой, моей постоянной помощнице в течение 16 лет, и сотрудникам группы интродукции лекарственных, технических и других полезных растений. Выражаю глубокую признательность докторам биол. наук И. П. Манденовой за постоянный интерес к проводимым мною исследованиям, ценные советы и передачу посевного материала, Л. А. Куприяновой за ее исключительно ценные для меня консультации при проведении палинологической части работы и С. К. Черепанову за его помощь при выполнении систематического раздела работы. Часть иллюстраций в настоящей книге выполнены художницами Н. К. Воропковой и И. Н. Клебановой, которым я также выражаю искреннюю благодарность.

ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РОДА

Род *Heracleum* — один из сложных и крупных родов сем. *Araliaceae*. Первоначально он был включен в колено *Peucedaneae* [603], а затем был отнесен к колену *Pastinaceae* [294].

Наименование *Heracleum* было дано Плинием растению, оставшемуся неизвестным, в честь древнегреческого героя Геракла, согласно легенде, одаренного необычайной силой [292]. Линней [641, 642] это название присвоил роду, очевидно, обратив внимание на крупные размеры растений и их мощно развитую корневую систему. Русское название «борщевик», широко распространенное во многих районах Советского Союза, возникло из-за широкого использования местным населением ряда видов этого рода в качестве приправы для борща [20, 312].

Со времен Линнея представление об объеме рода неоднократно менялось. Г. Ф. Гофман [133], изучив 18 известных ему видов рода *Heracleum* L., только один вид — *H. sibiricum* L. — отнес к роду *Heracleum*, включив в него как синонимы ряд считавшихся ранее самостоятельными видов: *H. angustifolium* L., *H. flavescentia* Willd., *H. longifolium* Jacq. и *H. ranae* L. Все остальные виды этого рода Гофман отнес к родам *Sphondylium* Hoffm. и *Wendia* Hoffm. Основанием для их выделения из рода *Heracleum* явились морфологические особенности цветков (наличие или отсутствие зигоморфных цветков) и мерикарпии (форма каналов, наличие или отсутствие их на комиссуре). Кох [630] вновь включил виды, отнесенные Гофманом к родам *Sphondylium* и *Wendia*, в род *Heracleum*. При этом он разбил этот род на три группы видов: *Sphondylium* (Hoffm.) Koch, *Euheracleum* (*Heracleum*) и *Wendia* (Hoffm.) Koch, использовав признаки, приведенные Гофманом для родов. По праву первенства Коха можно считать основоположником системы рода *Heracleum*. Позднее Кох [631] группу видов *Sphondylium* перенес в секцию *Heracleum*.

Род *Heracleum* неоднократно изучался многими известными систематиками: Дюби [604], Декандолем [602], Ледебуром [276], Бентамом и Хукером [580], Рейхенбахом [668], Буасье [587], Кларке [599], Друде [603], Калестани [592, 593], Б. М. Козо-Полянским [210, 211] и Теллунгом [686]. В последние годы им занимались И. П. Манденова [290—207], С. Г. Тамамшян [459], Бруммитт [590], Дэвис [600], Ковал [633], Ковал и Пич [634]. Анализ этих работ показал, что большинство из указанных авторов использовало для деления рода на секции морфологические особенности цветков и мерикарпии. Дюби [604] вслед за Кохом на основании наличия или отсутствия эфирномасличных каналов на комиссуре плода сгруппировал виды в две секции — *Sphondylium* (Hoffm.) Duby и *Wendia* (Hoffm.) Duby. Виды, отнесенные Кохом к группе *Euheracleum*, он включил в секцию *Sphondylium*. В дальнейшем объем секции *Heracleum* расширяли: одни ботаники (Кох, Ледебур, Козо-Полянский и Теллунг) — за счет видов, приведенных Декандолем и Рейхенбахом в секции *Sphondylium*, другие (Тамамшян) — включая виды, отнесенные Манденовой к секциям *Rubescentia* Manden. и *Villosa* Manden. Что касается секции *Wendia*, то ее самостоятельность вслед за Дюби признали Декандоль, Ледебур, Кох, Рейхенбах, Ман-

денова и Тамамшян. Козо-Полянский отнес виды секции *Wendia* к подгруппе *Heracleum* (L.) Calest. группы *Branca-Ursina* K.-Pol. рода *Pastinaca*. Брике [589], изучив анатомические особенности плодов, пришел к заключению, что отсутствие каналов на комиссуре плода не имеет таксономического значения и не может служить основанием для признания самостоятельности секции или рода *Wendia*.

Декандоль [602], которому принадлежит первая, наиболее разработанная система рода, взяв за основу систему Коха, дополнил ее и установил три новые секции: *Carmelia* DC., *Tetrataenium* DC. и *Trichogonium* DC. Буасье [587] выделил секцию *Carmelia* в монотипный род *Syneleasciadum* Boiss., а Манденова секцию *Tetrataenium* возвела в ранг рода *Tetrataenium* (DC.) Manden. В секцию *Trichogonium* Декандоль включил всего два вида: *H. wallichii* DC. — вид, очень близкий к видам *H. nepalense* D. Don, *H. obtusifolium* Wall. и *H. tuberosum* Mol. В настоящее время *H. wallichii*, *H. nepalense* и *H. obtusifolium* перенесены в род *Tetrataenium*.

Буасье создал систему рода, положив в основу ее два новых признака: наличие или отсутствие листочек обертки и оберточек у зонтиков и зонтичков, а также морфологические особенности листьев. Он разделил род на две секции: *Euheracleum* DC. и *Pseudotragium* Boiss., отнеся к последней только вид *Heracleum pastinaca* Fenzl, который Брике [589] перенес в род *Pastinaca*. Позднее сперва Телтувг [686], а затем Манденова [295] признали самостоятельность секции *Pseudotragium*, включив в нее всего один вид — *H. pastinaca*.

В период с 1867 г. и по настоящее время ряд систематиков — Бентам и Хукер [580], Кларк [599], Друде [603], Бруммитт [590], Дэвис [600] — предпочли рассматривать виды рода *Heracleum* без деления на секции. За этот же период дважды этот род не был признан самостоятельным. В 1905 г. Калестани [592, 593] расширил объем рода *Pastinaca*, отнеся к нему, в частности, виды рода *Heracleum* и объединив их в секции *Heracleum* (L.) Calest. и *Vocontia* Calest. В последнюю попали виды, относимые Декандолем к секции *Wendia*. Козо-Полянский [211] вслед за Калестани включил виды рода *Heracleum* в род *Pastinaca*, но он объединил их в группу *Branca-Ursina* K.-Pol.

Ковал [633] проанализировал морфологические и совместно с Пичем [634] анатомические особенности мерикарпиев 21 вида борщевика, в том числе 12 видов флоры СССР. Он не только привел детальную характеристику особенностей плодов каждого вида (за основу были взяты 72 морфологических и 66 анатомических признаков), но обработал полученные им данные математически, с использованием дендрического метода. В результате такой обработки Ковал пришел к заключению, что различия в анатомическом строении и морфологии мерикарпиев отдельных видов столь велики, что позволяют использовать их для построения системы рода. Такие системы рода и были им построены. Согласно морфологическим особенностям мерикарпиев, род был разделен на три секции:

SECT. 1	
Ser. A	
<i>H. alpinum</i> L.	<i>H. lehmannianum</i> Bunge
<i>H. austriacum</i> L.	<i>H. leskovii</i> Grossh.
<i>H. elegans</i> Jacq.	<i>H. mantegazzianum</i> Somm. et Levier
<i>H. lanatum</i> Michx.	<i>H. persicum</i> Desf.
<i>H. palmatum</i> Baumg.	<i>H. platyaenium</i> Boiss.
<i>H. pyrenaicum</i> Lam.	<i>H. pubescens</i> Bieb.
Ser. B	<i>H. stevenii</i> Manden.
<i>H. sibiricum</i> L.	Ser. B
<i>H. sphondylium</i> L.	<i>H. ponticum</i> (Lipsky) Grossh.
SECT. 2	Ser. C
Ser. A	<i>H. sosnowskyi</i> Manden.
<i>H. granadense</i> Boiss.	Ser. D
<i>H. latifolium</i> Hornem.	<i>H. trachyloma</i> Fisch. et Mey.
	SECT. 3
	<i>H. schelkovnikovii</i> Woronow

Система рода, основанная на анатомических особенностях плодов, следующая:

SECT. 1	SECT. 3	SECT. 6
Podsect. A	Podsect. A.	<i>H. schelkownikovii</i>
<i>H. sibiricum</i>	<i>H. granatense</i>	SECT. 7
<i>H. sphondylium</i>	<i>H. mantegazzianum</i>	<i>H. persicum</i>
Podsect. B	Podsect. B	SECT. 8
<i>H. alpinum</i>	Ser. a	<i>H. leskovii</i>
<i>H. elegans</i>	<i>H. lehmannianum</i>	<i>H. trachyloma</i>
<i>H. pyrenaicum</i>	<i>H. laciniatum</i>	SECT. 9
Podsect. C	Ser. b	<i>H. pubescens</i>
<i>H. lanatum</i>	<i>H. platyaenium</i>	SECT. 10
Podsect. D	SECT. 4	<i>H. stevenii</i>
<i>H. palmatum</i>	<i>H. ponticum</i>	
SECT. 2	SECT. 5	
<i>H. austriacum</i>	<i>H. sosnowskyi</i>	

Из приведенных данных видно, что деление борщевика по морфологическим особенностям плодов только в общих чертах совпадает с подразделением рода по их анатомическим особенностям, проведенным этим же автором. Ковал полагает, что анатомические особенности плодов дают более четкую картину филогенетических связей между видами. Он отмечает, что постоянство выбранных им признаков является проблематичным, так как изучение проводилось на количественно ограниченном материале. Приведенные Ковалем [633] рисунки мерикарпий убеждают нас в том, что автор не всегда располагал систематически выверенным материалом (*H. trachyloma* и *H. pubescens*). Хотя для сравнения видов и было отобрано 66 признаков, многие из них кажутся нам малозначимыми для филогении, и поэтому созданные авторами системы рода мы считаем искусственными.

Наиболее естественные, с нашей точки зрения, — системы рода, созданные Манденовой [292, 293] и Тамамшян [459], из которых наиболее полной и разработанной является первая. Согласно этой системе, род, включающий около 70 видов [292, 691], разделен на 8 секций: *Heracleum* (*Euheracleum* DC.), *Pubescentia* Manden., *Villosa* Manden., *Wendia* (Hoffm.) Duby, *Apifolia* Manden., *Vocontia* (Calest.) Thell., *Laseopetala* Manden. и *Pseudotragium* Boiss. На территории СССР встречаются представители 5 секций: *Heracleum* (17 видов), *Pubescentia* (10), *Villosa* (7), *Wendia* (5) и *Apifolia* (2 вида). Большинство из них (29 видов) растет на Кавказе, 4 вида — в Закарпатье, по 3 вида встречаются в горах Крыма и Средней Азии, 2 вида распространены на Алтае и 5 видов — на советском Дальнем Востоке. Тамамшян [459] не признала самостоятельными секции *Pubescentia* и *Villosa*, выделенные Манденовой [292]. Все виды этих секций, за исключением *H. osseticum* Manden., который она отнесла к секции *Wendia*, были включены ею в секцию *Heracleum*. Кроме того, автор не признала самостоятельность некоторых видов, описанных Манденовой (*H. sosnowskyi*, *H. grossheimii*, *H. transcaasicum*).

Бруммитт [590], приведя для флоры Европы 8 видов борщевика, перенес в ранг подвидов *H. sphondylium* L. и ранее известные как самостоятельные следующие виды флоры СССР: *H. sibiricum* L., *H. palmatum* Baumg. и *H. dissectum* Ledeb. В секции *Wendia* являются сомнительными видами *H. schelkownikovii* Woronow, который А. А. Федоров [494] отнес к рангу подвида *Wendia pastinacifolium* C. Koch ssp. *schelkownikovii* (Woronow) Fed. и *H. transcaasicum* Manden., который Дэвис [600] рассматривал как подвид *H. pastinacifolium* ssp. *transcaasicum* (Manden.) Davis.

В последние годы род пополнился новыми видами: *H. voroschilovii* Gorovoи из Приморья [129], *H. anatolicum* Manden., *H. artvinense* Manden., *H. davisi* Manden. из Турции [295], *H. idae* Kulieva из Азербайджана [258], *H. mandenovae* Satzyperova из Абхазии [411] и *H. nanum* Satzyperova из Предкавказья [414]. В то же время группа видов — один среднеазиатский и 17 индо-гималайских — были отнесены к роду *Tetraitaenium* (DC.) Manden. [294, 298], а среднеазиатский вид *H. transiliense* (Regel et Herd.) O. et B. Fedtsch. перенесен в род *Semenovia* Regel et Herd. [294].

dia к подгруппе
са. Брике [589],
нию, что отсут-
то значения и не
секции или рода

е разработанная
новил три новые
Буасье [587] вы-
ss., а Манденова
Manden. В секцию
DC. — вид, очень
H. tuberosum Mol.
перенесены в род

новых признака:
иков и зонтичков,
од на две секции:
ко вид *Heracleum*
. Позднее сперва
тельность секции

— Бентам и Ху-
600) — предпочли
За этот же период
Калестани [592,
ности, виды рода
Vocontia Calest.
Wendia. Козо-По-
т в род *Pastinaca*,

но с Пичем [634]
в том числе 12 ви-
ристику особенно-
тических и 66 ана-
ие математически
и обработки Ковал
ни и морфологии
т использовать их
им построены. Со-
разделен на три

et Levier

sh.

стях плодов, сле-

МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Исследования биологических и химических особенностей видов рода *Heracleum* L. флоры СССР проводились нами в течение 15 лет (1965—1979 гг.).

За основу была принята система рода, предложенная И. П. Мацденовой [292, 293], как естественная и наиболее полно разработанная.

Изучение растений проводили в природе: разовые наблюдения — во время экспедиционных поездок и стационарные — на научно-опытной станции БИН, находящейся в Приозерском районе Ленинградской области (ст. Отрадное), а также в лаборатории группы интродукции лекарственных, технических и других полезных растений БИН и в фондах ряда гербариев СССР.

Экспедиционные поездки, во время которых собирались плоды всех встреченных видов *Heracleum*, были совершены в Закарпатье (1971 г.), на Кавказ (1966, 1968, 1972 и 1978 гг.) и в Среднюю Азию (1970 г.). Кроме того, нам был передан ряд образцов плодов из Крыма, с Кавказа, из Казахстана, Средней Азии, с Алтая и Дальнего Востока (перечень пунктов, из которых были собраны образцы плодов, приведен на с. 194—197). Все собранные нами и полученные от коллекторов образцы делили на две части, из которых одну высевали в Отрадном, другую оставляли в лаборатории для морфолого-анатомического изучения, а затем передавали Н. Ф. Комиссаренко (Всесоюзный научно-исследовательский институт химии и технологии лекарственных средств — ВНИИХТЛС) для установления в них качественного состава кумаринов.

В Отрадном была создана коллекция борщевиков, насчитывающая в настоящее время 36 видов. Многие из них представлены здесь образцами из разных популяций, что позволило провести изучение их внутривидовой изменчивости. Два вида (*H. grossheimii* и *H. albovii*) мы видели только в местах их естественного произрастания, вырастить их в Отрадном не удалось. С тремя видами (*H. calcareum*, *H. barbatum*, *H. idae*) мы смогли познакомиться только по гербарным материалам.

Экспериментальный участок с коллекцией видов борщевика и опытными делянками имел площадь 0,5 га. Большинство образцов плодов высевали осенью (в конце октября) в грунт или в пикировочные ящики, которые оставляли на зиму на участке. Часть образцов плодов стратифицировали в песке (при $t=0-5^{\circ}\text{C}$), а затем высевали весной в грунт. Почва на участке подготавливалась следующим образом: осенью проводилась зяблевая вспашка с одновременным внесением органических удобрений (из расчета 20 ц на 1 га), затем — маркировка для квадратно-тизандрового посева (60×60 или 50×50 см). Посев проводили вручную, по 2—5 шт. плодов в лунку. Заделка плодов поверхностная — слоем почвы не более 0,5 см. После появления всходов и учета их прореживали, оставляя в каждой лунке по одному растению. В пустые лунки подсаживали растения. На протяжении каждого вегетационного периода за растениями осуществляли необходимый уход: прополку сорняков, рыхление, подкормку весной минеральными удобрениями.

За всеми выращенными растениями проводили регулярные наблюдения на протяжении большого жизненного цикла по методике И. П. Игнатьевой [188]. Возрастное состояние видов устанавливали, взяв за основу положения, приведенные в работах И. Т. Работникова [364], И. Г. Серебрякова [429, 431] и А. А. Уранова [484], а основные этапы органогенеза — с учетом положений, разработанных Ф. М. Куперман [263]. Онтогенез понимается нами «как последовательность сменяющих друг друга морфологических состояний и изменений растений от семени до отмирания особи» [485, с. 3]. Эмбриональные явления (подготовка к оплодотворению, половой процесс, формирование семени), хотя они и составляют часть онтогенеза, нами не изучались. В онтогенезе мы различали 4 периода: латентный, виргинильный, репродуктивный (генеративный) и сенильный; в виргилином периоде — состояния проростков, ювенильное, имматурное и взрослое вегетативное. При рассмотрении жизненных форм была принята классификация И. В. Борисовой [64], несколько видоизмененная нами.

Фенологические наблюдения проводили через каждые два дня на третий по методике И. Н. Бейдеман [44]. В развитии растений, согласно положениям,

тей видов рода
(1965—1979 гг.).
П. Манденовой

ения — во время
стации БИН,
(ст. Отрадное),
тических и дру-
г.

оды всех встре-
1 г.), на Кавказ
не того, нам был
ахстана, Средней
которых были со-
е нами и получен-
и одну высевали
о-анатомического
зный научно-ис-
нных средств —
кумаринов.
зывающая в па-
образцами из раз-
ривидовой измен-
лько в местах их
удалось. С тремя
комиться только

ика и опытными
плодов высевали
и, которые остав-
ировали в песке
участке подготов-
вспашка с одно-
0 ц на 1 га), за-
или 50×50 см).
делка плодов по-
я всходов и учета
тению. В пустые
ционного периода
няков, рыхление,

е наблюдения на
Игнатьевой [188].
положения, при-
кова [429, 431] и
четом положений,
ся нами «как по-
стояний и изме-
н. Эмбриональные
формирование се-
зучались. В онто-
репродуктивный
состояния проро-
При рассмотрении
рисовой [64], не-

ва дня на третий
часно положениям,

высказанным Г. Э. Шульцем [558], различали: в цикле вегетативных фаз — отрастание побегов и отмирание вегетативных органов; в цикле репродуктивных фаз — начало цветения, отрастание репродуктивных побегов, цветение, плодоношение, осеменение и усыхание репродуктивных побегов. Фазу бутонизации не выделяли, так как образование зачатков бутонов происходит в почках в период относительного покоя растений и фаза отрастания репродуктивных побегов совпадает с фазой бутонизации. При изучении биологических особенностей цветения были учтены положения, приведенные в работах А. П. Попомарева [359], В. Ф. Шамурина [543], З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой [53]; при изучении характера распространения плодов за основу была взята классификация Р. Е. Левиной [274].

Морфологические особенности видов борщевика изучали на живом и гербарном материале. При описании морфологических особенностей растений была использована терминология, предложенная в работах Ал. А. Федорова с сотрудниками [490—493], В. Н. Голубева [127, 128], П. К. Красильщикова [245], Л. Е. Гатцук [119] и В. Н. Тихомирова [471, 472]. Для определения ширины доли листьев использовали индекс доли ($\Pi_x = \frac{l_x}{d_x}$), который был условно принят для широкодольчатых листьев ≤ 2 , для узкодольчатых — ≥ 3 , а для промежуточных — $> 2 < 3$. При характеристике мерикарпий принимались во внимание их длина (l_m) и ширина (d_m). Мерикарпии, у которых $l=d$ или $l \leq 1.5d$, были отнесены условно к группе а: типы форм — округло-сердцевидная (а), широко-обратояйцевидная (a_1), округлая (a_2). Во вторую группу (б) были включены мерикарпии, имевшие величину $l \geq 1.5 < 2d$; типы форм — эллиптическая (б), обратояйцевидная (b_1) и яйцевидная (b_2). К третьей группе в были отнесены мерикарпии с величиной $l \geq 2d$; типы форм — продолговато-эллиптическая (e_1) и продолговато-обратояйцевидная (e_2).

Изучение морфологической структуры пыльцевых зерен проводили с помощью светового, а также растрового (сканирующего) электронного микроскопа типа CWYC-SKAN-100/2 в лаборатории электронной микроскопии Отдела систематики БИН АН СССР. Пыльца собиралась в основном с живых растений, но частично была взята из гербарных материалов. Препараты пыльцы были приготовлены ацетолизным методом с последующим заключением их в глицерин-желатину и переданы для хранения в споротеку БИН. Для просмотра на сканирующем микроскопе пыльца помещалась на объективодержатель, покрытый тонким слоем лака, и напылялась в вакууме золотом. Исследование пыльцевых зерен со световым микроскопом проводили при увеличении в 1000 раз, а на сканирующем микроскопе пыльцевые зерна каждого вида были просмотрены при увеличениях в 1.5—2.5—6 и 8—13.5 тыс. раз. Пыльцевые зерна (по 20 и более штук каждого вида) измеряли с помощью окулярного микрометра с последующими вычислениями их истинных величин. Микрофотографии были выполнены при увеличении в 1000 раз. При описании пыльцевых зерен, просмотренных под световым микроскопом, были использованы терминология и схема описания, приведенные в работах Г. Эрдтмана [571], Л. А. Куприяновой [264], Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной [265]. Согласно классификации Эрдтмана [571], зерна с длиной полярной оси $P > 25.0 < 50$ мкм были отнесены к классу средних, с длиной $P > 50 < 100$ мкм — к классу крупных.

Анатомическое строение черешков листьев и мерикарпий изучали на поперечных срезах. Черешки были взяты в основном от живых растений (33 вида), большинство из которых было выращено в Отрадном. Черешки двух видов (*H. circassicum* и *H. grossheimii*) были срезаны во время экспедиционных поездок, а остальные взяты от гербарных экземпляров. Для срезки черешков всегда использовали розеточные листья виргинильных и репродуктивных особей каждого вида. Срезы делали от руки только в средней части черешка, для которой характерна наиболее постоянная структура [19], и просматривали под бинокулярной лупой или микроскопом МБИ-1. Описание строения черешков проводили по схеме, использованной Г. С. Кикнадзе [202]. Учитывались форма, опушение, число ребер, диаметр, расположение и число периферических и центральных проводящих пучков, наличие или отсутствие слитных (синтетических) пучков, степень развития склеренхимных влагалищ над флоэмой, ха-

рактер расположения и степень развития колленхимы, наличие или отсутствие полости. Черешки каждого вида схематически зарисовывали.

Исследовали плоды, собранные с растений из естественных мест произрастания. У нескольких видов параллельно были изучены и плоды растений, выращенных в Отрадном. Для приготовления срезов плоды помещали в 70°-ный этиловый спирт, затем кипятили в течение 15 мин в смеси глицерин—вода—спирт (1 : 1 : 1), после чего переносили в смесь спирт—глицерин (1 : 1); поперечные срезы делали от руки и на микротоме. Схематические рисунки общего вида плода и эндосперма на поперечном срезе сделаны при увеличениях 8 и 16. Детали морфологического строения плода были изучены с помощью бинокулярной лупы, а анатомического строения — под микроскопом «Биолам». Зарисовывали рисовальным аппаратом РА-754.2 при увеличении 1×8 и 10×40; микрофотографии были выполнены при увеличении 7×40.

При описании структуры плода использовались признаки, считающиеся наиболее ценными в таксономическом отношении: строение эпидермы, мезокарпа — особенности проводящей системы, стереомного (механического) футляра, характер его соединения с латеральным тяжем, а также своеобразие эндосперма [6, 212—214, 311, 344, 389, 456, 471, 473, 477, 592]. Кроме того учитывали особенности крыльев: их направление, длину, соотношение их с основной частью ширины мерикарпия, а также местоположение латерального тяжа в крыле. За длину крыла было принято расстояние от начала (места расходления прозеихимных элементов) до конца крыла. Для определения соотношения длины крыла с основной частью ширины мерикарпа последнюю измеряли без учета длины крыльев. Для установления местоположения латерального тяжа измеряли расстояния от начала крыла до середины латерального тяжа и от его середины до конца крыла. За основу было принято всего 13 признаков. При описании анатомических особенностей плодов была использована терминология, приведенная в работах Н. В. Первухиной [344, 345], Эсау [572], Л. К. Сафиной [392], Л. К. Сафиной и Л. К. Гусак [393] и В. Н. Тихомирова [477]. При описании перикарпа было принято подразделение его на экзо-, мезо- и эндокарп, хотя эти термины и не дают представления о происхождении различных тканей стенки плода, но они, как отмечает Эсау, полезны при описании зрелых плодов.

Качественный состав кумариновых соединений в черешках листьев и в мерикарпиях определяли методом хроматографии на бумаге в двух системах: 1) петролейный эфир—20%-ный водный раствор этиленгликоля; 2) петролейный эфир—10%-ный раствор формамида в метаноле—бензол. Сок растений наносили на бумагу в количестве 0.02 мл. Идентификация веществ проводилась путем сравнения их с аутентичными образцами, полученными из ВНИИХТЛС, под ультрахемископом. Содержание кумаринов оценивали визуально по 5-балльной системе: пятна, светящиеся очень ярко, — 4 балла (очень много кумаринов); ярко — 3 балла (много кумаринов); слабо — 2 балла (мало кумаринов); очень слабо — 1 балл (следы кумаринов); отсутствие пятна — 0 баллов (отсутствие кумаринов). Для выделения индивидуальных веществ была проведена экстракция кумариновых соединений из листьев 80°-ным этиловым спиртом с последующим упариванием, очисткой и разделением кумаринов на колонке с Al_2O_3 кисл., III акт. [217]. Определение количественного содержания суммы кумаринов и отдельных фотодинамически активных фурокумаринов проведено методом хромато-спектрофотометрии [120]. Качественный состав кумаринов в плодах, а также количественное содержание суммы кумаринов в листьях определены в ВНИИХТЛС.

Для таксономического анализа рода использовался метод Е. С. Смирнова [442], дополненный В. М. Шмидтом [555], который основан на сопоставлении качественных признаков видов с помощью попарного сравнения показателей (удельных весов признаков) сходства и различий.

Мною принятая политипическая концепция вида, которую обосновали и развили С. И. Коржинский [229], А. Семенов-Тян-Шанский [427], Э. Майр [283], А. Л. Тахтаджян [464]. Вид вслед за А. Г. Елепевским [164] мы понимаем как таксономическую единицу, устанавливаемую на основании объективных критериев. Подвидом считаем сформированную расу, почти достигшую

состояния молодого вида [229]. Разновидность — это группа особей, отличающихся от типовых по одному из морфологических признаков, являющихся генотипическими [671]. Популяция — обособленное поселение, способное устойчиво, длительное время воспроизводиться в пределах освоенной территории [175]. В качестве надвидовых таксономических категорий мы использовали понятия «подсекция», «секция» и «подрод». Все эти категории, в нашем представлении, — естественные таксоны, выделяемые на основании совокупности признаков входящих в них видов: секция — это обособляющаяся группа видов, связанная между собой рядом генотипических признаков; подрод — обособленная группа видов, которая может рассматриваться и в ранге самостоятельного рода.

По синонимике отдельных видов и подвидов приведены лишь самые необходимые сведения: обязательно цитируются две работы И. П. Манденовой [292, 293] и те литературные источники, которые не были ею использованы [523]. Сокращения фамилий авторов при таксонах заимствованы из работы М. Э. Кирпичникова [205], а сокращения периодических изданий — из работы Т. И. Заиконниковой [176]. Фамилии авторов на русском языке сокращены в цитатах при таксонах так же, как и на латинском языке. Фамилии авторов при таксонах флоры СССР приведены в тексте только в гл. 1 (с. 136). Распространение видов приведено для европейской части СССР согласно ботанико-географическому районированию, принятому во «Флоре европейской части СССР» [501], для остальной территории СССР, кроме Кавказа, — по «Флоре СССР» [502]. Для Кавказа были использованы схема ботанико-географических окружков, типы высотных поясов и ареалов, приведенные в работе Р.И. Гагнадзе [113]. Продуктивность растений определялась у трехлетних особей, вступивших в репродуктивный период. Учет зеленой массы был проведен в фазу начала цветения. Для срезки бралось по 10 особей каждого вида. Урожай зеленой массы был вычислен из расчета оптимальной густоты стояния растений (2100 шт. на 1 га) и является величиной приблизительной. Содержание в зеленой массе переваримого сухого вещества, суммы сахаров и сырого протеина было определено в биохимической лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института кормов (ВНИИК).

Первичная селекционная работа с *H. sosnowskyi* была начата в 1964 г. Исходным материалом для нее послужила популяция из окрестностей г. Нальчика; плоды из этой популяции были высажены в 1960 г. в Отрадном И. Б. Сандиной. При проведении этой работы мы столкнулись с трудностями: растения были перекрестноопыляемыми, преимущественно многолетними монокарпиками, характеризующимися разновременностью сроков зацветания.

Для селекционного улучшения *H. sosnowskyi* были использованы 3 метода: 1) массовый и индивидуально-семейственный хемотипический отбор с изоляцией особей с ослабленным содержанием фотодинамически активных фурокумаринов; 2) получение мутантов; 3) межвидовая гибридизация. При оценке исходной и полученной улучшенной популяции был применен закон Харди—Вайнберга [161]. Селекционные работы проводились путем искусственного опыления особей. Изоляторы состояли из кальки, сверху которой находилась марля; начиная с 1975 г. использовали изоляционные камеры (размерами 2 и 4 м³). Для получения мутантов применялся этилметансульфонат в концентрациях 0.10, 0.15 и 0.20%. Плоды намачивали в указанных выше растворах и выдерживали в каждом из них в течение 8, 10 и 12 ч, а затем промывали водой и высевали под зиму в грунт. Контролем служили растения, выращенные из плодов, выдержаных при тех же экспозициях в дистиллированной воде. Каждый вариант опыта был поставлен в трехкратной повторности; для каждой повторности опыта использовалось по 100 шт. плодов.

Объем каждой выборки для измерений размеров при характеристике отдельных особей и плодов составлял не менее 30 единиц, объем выборки для определения распределения особей в популяциях — не менее 200 единиц. В тех случаях, когда ошибка опыта была велика и получились недостоверные данные, объем выборки увеличивался.

При обработке данных были использованы алгоритмы биометрии [357]. Средние величины размеров плодов получены с помощью ЭВМ.