

Глава 1

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЯ
В ТЕЧЕНИЕ БОЛЬШОГО ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Литературные сведения об онтогенезе различных видов борщевика очень скудны. Они касаются в основном 7 видов, да и то часто отрывочны. Наиболее изучены в этом плане *H. sosnowskyi*, выращиваемый в Ленинградской области [390], в Коми АССР [7], в Московской области [560, 561, 563, 567] и в Белоруссии [539], *H. sibiricum* [365], *H. mantegazzianum*, культивируемый в Московской области [559, 561, 562, 564, 566], *H. lehmannianum*, выращиваемый в Коми АССР [7] и в Ленинградской области [468, 469], *H. dulce* и *H. moellendorffii* — в Приморье [36, 200], *H. trachyloma* — в Ленинградской области [172, 173]. Результаты наших исследований обобщены в ряде работ [410, 412, 414].

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД

Мерикарпии борщевиков имеют сухой околоплодник, плотно прилегающий к семени и отстающий от него только около микропилярного и хализального концов. Наиболее мелкие мерикарпии встречаются у видов секции *Wendia*, наиболее крупные — у видов секций *Pubescentia* и *Villosa* (табл. 1).

Для всех видов характерно наличие небольшого зародыша (0.4—1.1 мм), который занимает от 8 до 16% длины мерикарпия. Он расположен в микропилярном конце мерикарпия, в полости, являющейся лизированной зоной эндосперма. Большинство видов секций *Heracleum* и *Wendia*, а также все виды секции *Apiifolia* имеют очень мелкий зародыш (< 0.6 мм) в отличие от видов секций *Pubescentia* и *Villosa* (табл. 2).

Размеры мерикарпиев и зародыша у культивируемых видов в большинстве случаев крупнее таковых у тех же видов, но из естественных мест произрастания. К аналогичной точке зрения пришли Л. А. Скупченко и К. А. Моисеев [438]. Полученные нами данные по размерам зародышей вполне согласуются с данными Стокс [678] для *H. sphondylium*, И. А. Ивановой [186, 187] — для *H. asperum*, *H. mantegazzianum*, *H. sphondylium* и *H. sosnowskyi*, а также Э. М. Шумовой [564] — для *H. mantegazzianum*.

По данным Е. Л. Кордюм [228], у *H. mantegazzianum* зародыш лопатчатый, а у *H. sibiricum* — линейный (линеарный). Иванова [186] указывает на то, что у *H. asperum*, *H. mantegazzianum*, *H. sphondylium* и *H. sosnowskyi* зародыш линейный. По нашим наблюдениям, для борщевиков характерно наличие линейного зародыша, который дифференцирован, хотя у некоторых видов и очень слабо (*H. carpathicum*, *H. palmatum*, *H. ponticum*, *H. sphondylium*), на семядоли, гипокотиль, зачаток зародышевого корешка и стеблевой апекс.

Независимо от сроков созревания семени,¹ попадая на поверхность почвы, начинают прорастать только весной следующего года, а у некоторых видов (*H. carpathicum*, *H. palmatum*, *H. ponticum*) основная масса семян — даже через год. При этом прорастает большая часть семян (56—78%), меньшая же часть сохраняется в почве и прорастает в течение двух последующих лет. Эти

¹ Здесь и далее семенами мы условно будем называть мерикарпии.

Распределение видов рода *Heracleum* L. по длине мерикарпия, см (средние данные; $n = 100$)

Секция	< 0.6	≥ 0.6 < 0.8	≥ 0.8 < 1.0	≥ 1.0
<i>Heracleum</i>		<i>H. aconitifolium</i> <i>H. carpaticum</i> <i>H. palmatum</i> <i>H. ponticum</i>	<i>H. asperum</i> <i>H. barbatum</i> <i>H. colchicum</i> <i>H. cyclocarpum</i> <i>H. dissectum</i> <i>H. dulce</i> <i>H. mandenovae</i> <i>H. moellendorffii</i> <i>H. ossethicum</i> <i>H. sibiricum</i> <i>H. sphondylium</i> <i>H. voroschilovii</i> <i>H. idae</i> <i>H. sosnowskyi</i> <i>H. trachyloma</i> <i>H. wilhelmsii</i>	
<i>Pubescentia</i>				<i>H. circassicum</i> <i>H. grossheimii</i> <i>H. lehmannianum</i> <i>H. mantegazzianum</i> <i>H. pubescens</i> <i>H. sommieri</i> <i>H. steverii</i>
<i>Villosa</i>		<i>H. leskovii</i> <i>H. nanum</i>	<i>H. antasiaticum</i> <i>H. grandiflorum</i> <i>H. scabrum</i> <i>H. pastinacifolium</i>	
<i>Wendia</i>	<i>H. albovii</i> <i>H. chorodanum</i> <i>H. schelkovnikovii</i>	<i>H. roseum</i> <i>H. transcausicum</i>		
<i>Apiifolia</i>		<i>H. apiifolium</i>	<i>H. ligusticifolium</i>	

наши наблюдения вполне согласуются с имеющимися в литературе данными о том, что семенам борщевика свойствен период покоя и для их прорастания необходима стратификация.

Наиболее обстоятельными работами по биологии прорастания семян являются работы Стокс [678—681], И. А. Ивановой [186, 187] и М. В. Разумовой [369]. Стокс первая установила, что причиной затрудненного прорастания семян *H. sphondylium* является наличие у них очень мелкого зародыша, который нуждается в периоде доразвития. Ею же было экспериментально доказано, что оптимальными условиями для внутрисеменного доразвития зародыша являются низкие положительные температуры (2—4 °С) и наличие влаги в почве в течение 2—3 мес. В течение этого периода стратификации происходило увеличение размеров зародыша в 3—4 раза, а его веса — в 30—40 раз. Иванова [186, 187], исследовавшая семена *H. asperum*, *H. mantegazzianum*, *H. sosnowskyi* и *H. sphondylium*, пришла к аналогичному выводу. Она установила, что семена, стратифицированные даже при оптимальных условиях температуры, имеют растянутые сроки прорастания; при хранении семян более 2 лет они становятся практически невсхожими. По данным П. П. Вавилова и А. А. Кондратьева [88, 89], семена *H. sosnowskyi* сразу же после уборки имеют полевую всхожесть 55—65%, после года хранения она снижается до 30—50%, а через 3—4 года прорастают только единичные семена.

М. В. Разумова [369], исследовавшая семена 9 видов борщевика, пришла к заключению, что все его виды следует отнести к группе со сложным, глубоким морфобиологическим покоем. Известно, что для нарушения такого покоя необходима двухэтапная стратификация [331]. В течение первого (теплого — при температуре 9—15 °С) этапа стратификации происходит доразвитие зародыша, а во время второго (холодного — при 0—5 °С) — устранение физиологического механизма торможения. У семян со сложным морфобиологическим покоем доразвитие и прорастание происходят при пониженной положительной температуре. Оптимальной температурой для стратификации является температура от 0 до 3 °С, повышение температуры даже до 5 °С задерживает прорастание. Обработка семян гормонами (гибберелловая кислота и ки-

Распределение видов рода *Heracleum* L. по длине зародыша, мм (средние данные; $n = 30$)

Секция	< 0.6	≥ 0.6 < 0.8	≥ 0.8 < 1.0	≥ 1.0
<i>Heracleum</i>	<i>H. aconitifolium</i> <i>H. colchicum</i> <i>H. cyclocarpum</i> <i>H. dulce</i> <i>H. mandenovae</i> <i>H. ossethicum</i> <i>H. palmatum</i> <i>H. ponticum</i> <i>H. voroschilovii</i>	<i>H. asperum</i> <i>H. carpaticum</i> <i>H. moellendorffii</i> <i>H. sibiricum</i> <i>H. sphondylium</i>	<i>H. barbatum</i> <i>H. dissectum</i>	
<i>Pubescentia</i>		<i>H. idae</i> <i>H. sosnowskyi</i> <i>H. trachyloma</i> <i>H. wilhelmsii</i>	<i>H. circassicum</i> <i>H. grossheimii</i> <i>H. lehmannianum</i> <i>H. mantegazzianum</i> <i>H. pubescens</i> <i>H. nanum</i>	<i>H. sommieri</i>
<i>Villosa</i>		<i>H. scabrum</i>		<i>H. antasiaticum</i> <i>H. grandiflorum</i> <i>H. leskovii</i> <i>H. stevenii</i>
<i>Wendia</i>	<i>H. albovii</i> <i>H. chorodanum</i> <i>H. schelkovnikovii</i> <i>H. roseum</i>	<i>H. pastinacifolium</i> <i>H. transcaucasicum</i>		
<i>Apiifolia</i>	<i>H. apiifolium</i> <i>H. ligusticifolium</i>			

нетин) с последующей их стратификацией вызвала ускорение доразвития зародыша [369]. По данным Разумовой [369], прорастание семян *H. asperum*, *H. dissectum*, *H. dulce* и *H. leskovii* происходит только после стратификации их в течение 2—4 мес при температуре 0—3 °С. За период стратификации размер зародыша у этих видов увеличивался в 2—5 раз. Семена *H. aconitifolium* и *H. carpaticum* даже после 4 мес стратификации не проросли, хотя размеры их зародыша увеличились в 2 раза. Обработка семян *H. asperum*, *H. dissectum* и *H. ponticum* раствором гибберелловой кислоты с последующей их стратификацией в течение 4 мес увеличила их всхожесть на 32, 18 и 12% соответственно.

Наши наблюдения вполне согласуются с данными, полученными ранее. Семена всех борщевиков нуждаются в стратификации. Большинство видов, у которых длина зародыша составляет от 12—14% от длины эндосперма, первый этап стратификации (доразвитие зародыша) проходит в течение 2—3 мес, а второй (устранение физиологического периода торможения) — за последующие 1—2 мес. На протяжении первого этапа стратификации происходит увеличение длины зародыша в 2, 4 и даже 6 раз (табл. 3). Однако только у борщевиков с наиболее крупными зародышами (виды секции *Pubescentia* и ряд видов секции *Villosa*) всхожесть семян после 3-месячной стратификации составляет более 60%. Семена видов секции *Heracleum* даже после 4-месячной стратификации имеют всхожесть не более 53%.

Семенам некоторых видов (*H. aconitifolium*, *H. carpaticum*) необходим более длительный период стратификации: им для прохождения первого этапа требуется не менее чем 4, а второго — не менее чем 2—3 мес. При подзимнем сроке посева семена этих видов, попадая в почву, проходят первый этап развития, но не всегда успевают пройти второй, так как наступает потепление. Они сохраняются в почве, в течение последующего осенне-зимнего периода проходят стратификацию вторично и следующей весной, через год после посева, дружно прорастают. У семян этих видов борщевика длина зародыша составляет менее 11% от длины эндосперма. Среди видов борщевика есть и такие, для которых достаточно всего одного (*H. antasiaticum* — длина зародыша 15.6%) или двух (*H. stevenii* — длина зародыша 15.6%) месяцев стратификации. У этих видов

Влияние сроков стратификации (температура 1—3 °С) на длину зародыша и всхожесть семян видов рода *Heracleum* L. (n = 300)

Вид	Длина зародыша, мм				Всхожесть, %	
	первоначальная	после стратификации, мес			после стратификации, мес	
		1	2	3—4	3	4
	≥ 1.0					
		Секция <i>Heracleum</i>				
<i>H. acontifolium</i>	0.5 ± 0.02	1.1 ± 0.03	1.2 ± 0.02	1.8 ± 0.01	0.5 ± 0.2	0.6 ± 0.08
<i>H. asperum</i>	0.7 ± 0.04	1.5 ± 0.08	1.6 ± 0.07	2.9 ± 0.02	36.7 ± 1.8	51.3 ± 2.1
<i>H. carpathicum</i>	0.6 ± 0.05	1.0 ± 0.04	1.3 ± 0.04	1.5 ± 0.07	0.0	1.2 ± 0.05
<i>H. colchicum</i>	0.5 ± 0.05	1.1 ± 0.05	1.5 ± 0.01	1.8 ± 0.02	0.2 ± 0.01	5.7 ± 0.09
<i>H. dissectum</i>	0.8 ± 0.01	1.3 ± 0.07	2.3 ± 0.05	8.7 ± 0.04	40.8 ± 2.6	50.7 ± 1.6
<i>H. sommieri</i>	0.5 ± 0.02	1.0 ± 0.06	1.2 ± 0.03	1.4 ± 0.05	43.6 ± 2.1	53.1 ± 1.9
<i>H. dulce</i>	0.5 ± 0.04	0.9 ± 0.03	1.5 ± 0.02	1.7 ± 0.01	40.7 ± 2.8	49.3 ± 1.7
<i>H. mandenovae</i>	0.5 ± 0.04	0.9 ± 0.01	1.0 ± 0.04	1.4 ± 0.05	39.6 ± 2.1	40.8 ± 2.2
<i>H. moellendorffii</i>	0.7 ± 0.03	0.8 ± 0.01	0.9 ± 0.02	1.1 ± 0.02	35.2 ± 1.7	43.7 ± 1.8
<i>H. ponticum</i>	0.5 ± 0.02	0.8 ± 0.01	0.9 ± 0.02	1.1 ± 0.02	42.4 ± 2.4	53.6 ± 1.9
<i>H. voroschilovii</i>	0.4 ± 0.05	1.4 ± 0.06	2.8 ± 0.02	3.2 ± 0.03		
		Секция <i>Pubescentia</i>				
<i>H. circassicum</i>	0.9 ± 0.01	1.9 ± 0.02	3.7 ± 0.05	4.2 ± 0.07	68.2 ± 3.1	79.4 ± 2.2
<i>H. lehmannianum</i>	0.8 ± 0.05	0.9 ± 0.01	3.5 ± 0.02	4.1 ± 0.05	68.7 ± 2.6	75.8 ± 2.1
<i>H. mantegazzianum</i>	0.5 ± 0.03	2.0 ± 0.07	4.0 ± 0.06	4.2 ± 0.01	73.2 ± 5.1	87.5 ± 2.4
<i>H. pubescens</i>	0.7 ± 0.02	2.0 ± 0.03	3.8 ± 0.04	4.2 ± 0.02	70.4 ± 1.8	88.4 ± 1.9
<i>H. sosnowskyi</i>	0.6 ± 0.04	2.2 ± 0.05	3.6 ± 0.03	4.9 ± 0.02	74.6 ± 2.3	89.7 ± 1.5
<i>H. trachyloma</i>	0.6 ± 0.06	1.8 ± 0.12	3.4 ± 0.07	4.5 ± 0.18	89.5 ± 0.9	90.4 ± 1.3
<i>H. wilhelmsii</i>	0.7 ± 0.03	1.9 ± 0.15	4.0 ± 0.12	4.7 ± 0.20	85.3 ± 1.2	86.4 ± 1.8
		Секция <i>Villosa</i>				
<i>H. antasiaticum</i> ¹	1.1 ± 0.03	3.7 ± 0.09	4.9 ± 0.13	4.9 ± 0.21	87.3 ± 1.4	96.3 ± 1.7
<i>H. leskovii</i>	1.0 ± 0.05	1.7 ± 0.08	3.7 ± 0.09	3.8 ± 0.10	65.1 ± 2.1	79.4 ± 1.8
<i>H. scabrum</i>	0.7 ± 0.01	0.9 ± 0.02	1.2 ± 0.03	1.7 ± 0.09	13.7 ± 2.4	34.1 ± 2.2
<i>H. stevenii</i>	1.0 ± 0.03	3.5 ± 0.06	4.0 ± 0.07	4.2 ± 0.05	85.2 ± 1.9	97.1 ± 2.3

¹ Данные о всхожести семян *H. antasiaticum* получены после 1 и 2 мес стратификации.

зародыш более дифференцирован, что можно отнести за счет ксерофилизации этих видов [141].

Латентный период у различных видов борщевика в естественных условиях может длиться от 8 мес до 3 лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Прорастание семян у всех видов борщевика происходит однотипно. Первым из микропиллярного отверстия появляется корешок, затем гипокотиль, который выпрямляется и выносит на поверхность почвы 2 (реже 3) семядоли. Таким образом, видам борщевика, как и другим представителям сем. *Ariaceae*, присущ надземный тип прорастания [94]. При посеве семян в грунт период появления проростков растянут: он длится от 20 дней до 2 лет. Это отчасти можно объяснить разнокачественностью семян, вызванной их разным местоположением в соцветии. Семена, находящиеся в периферических кругах зонтика, мельче, и зародыш у них более мелких размеров, чем у семян в его центральных кругах. Аналогичное явление обнаружено и у культурных представителей этого же семейства, в частности у *Daucus carota* L. [142, 165].

Первоначально проростки имеют белый корешок, покрытый корневыми волосками, гипокотиль, окрашенный находящимся здесь антоцианом в розовато-фиолетовый цвет, 2 (очень редко 3) семядоли и эпикотильную почку. В дальнейшем у проростков развивается стержневой корень, ветвление которого происходит обычно с появлением первого настоящего листа. Из эпикотильной почки развивается укороченный побег, несущий 1—2 настоящих листа. Гипокотиль

в период развития настоящих листьев приобретает беловатую окраску, и граница между ним и корнем становится внешне неразличимой.

Отличительной морфологической особенностью возрастного состояния проростков является наличие у них семядолей как фотосинтезирующих органов. Большинство борщевиков имеет сходные по морфологии семядоли типа L (по классификации Серсо—Лариваль) [594]. По данным И. Т. Васильченко [95, 96], семядоли продолговатые. По нашим наблюдениям, пластинка семядолей ланцетная или линейная, на верхушке тупая, реже заостренная, книзу постепенно или иногда внезапно суженная в черешок; жилкование перистое, центральная жилка хорошо заметна. Подсемядольная часть проростков малозаметная, надсемядольное междоузлие не развито. Наиболее мелкие семядоли — у видов секций *Wendia* и *Apiifolia* (табл. 4). Для большинства видов секции *Heracleum* характерно наличие семядолей с длиной пластинки от 1 до 1.5 см; ряд видов секций *Pubescentia* и *Villosa* имеет более крупные семядоли, чем представители всех остальных секций. По морфологическим особенностям проростков в большинстве случаев можно определить вид *Heracleum* (рис. 1).

Переход растений в ювенильное состояние, так же, как и в дальнейшем в имматурное и взрослое вегетативное, у всех видов борщевика сопровождается морфологическими изменениями подземных и надземных органов. Изменения корневой системы однотипны у всех видов. Они выражаются в постепенном разрастании (увеличении длины и диаметра) стержневого корня, увеличении числа боковых корней и степени их ветвления. В результате этого слабоветвящаяся стержневая корневая система превращается в интенсивно ветвящуюся стержневую. Одновременно происходит образование стеблекорня начиная с 2-летнего возраста. Постепенно он становится хорошо выраженным, погруженным, по у одних видов цельным (секции *Heracleum*, *Pubescentia*, *Villosa* и *Apiifolia*), у других — ветвистым (секция *Wendia*) (рис. 2). Из-за однотипности изменений корневой системы разных видов борщевика по ее характеру невозможно установить возрастное состояние растений, но сравнительно легко определить их возраст по числу кольцеобразных годичных групп листовых рубцов, оставшихся на подземной многолетней стеблевой части стеблекорня.

Возрастное состояние часто не зависит от возраста растений: так, например двулетние растения могут находиться в ювенильном и репродуктивном состоянии и в то же время взрослые вегетативные растения (ювенильный этап развития) могут быть однолетнего, 2—4- и даже 9-летнего возраста. По данным Т. А. Работнова [365], в пойме р. Оки ювенильное состояние *H. sibiricum* длится большей частью менее одного сезона, но имматурное (прематурное) может затянуться и до 3 лет. Растения, достигшие взрослого вегетативного состояния, могут находиться в нем в среднем до 9.5 лет. Наши наблюдения за *H. sibiricum* вполне согласуются с данными Работнова.

Возрастные изменения, происходящие у надземных органов борщевиков, настолько резко выражены, что позволяют легко отличать друг от друга особи, относящиеся к разным возрастным состояниям. Ювенильные, имматурные и взрослые вегетативные особи одного вида можно различать по степени расчлененности листовой пластинки. В процессе онтогенеза у всех видов происходит постепенное усложнение характера расчленения листовой пластинки (рис. 3). У видов, имеющих проростки с простыми цельными или слегка лопастными листьями (все виды секции *Pubescentia*, *H. scabrum* из секции *Villosa*, большинство видов секции *Heracleum*), ювенильные особи несут отдельные, имматурные — расчлененные, взрослые вегетативные — тройчато- или перистосложные

Рис. 1. Проростки видов рода *Heracleum*.

Секция *Heracleum*: 1 — *H. aconitifolium*, 2 — *H. asperum*, 3 — *H. colchicum*, 4 — *H. carpaticum*, 5 — *H. cyclocarpum*, 6 — *H. dissectum*, 7 — *H. dulce*, 8 — *H. moellendorffii*, 9 — *H. ossethicum*, 10 — *H. ponticum*, 11 — *H. sibiricum*, 12 — *H. sphondylium*, 13 — *H. voroschilovii*. Секция *Pubescentia*: 14 — *H. circassicum*, 15 — *H. lehmannianum*, 16 — *H. mantegazzianum*, 17 — *H. pubescens*, 18 — *H. sosnowskyi*, 19 — *H. sammierei*, 20 — *H. trachyloma*, 21 — *H. wilhelmstii*. Секция *Villosa*: 22 — *H. antasiaticum*, 23 — *H. leskovii*, 24 — *H. nanum*, 25 — *H. scabrum*, 26 — *H. stevenii*. Секция *Wendia*: 27 — *H. chorodanum*, 28 — *H. pastinacifolium*, 29 — *H. roseum*, 30 — *H. schelhovnikovii*, 31 — *H. transcaucasicum*. Секция *Apiifolia*: 32 — *H. apiifolium*, 33 — *H. ligusticifolium*.

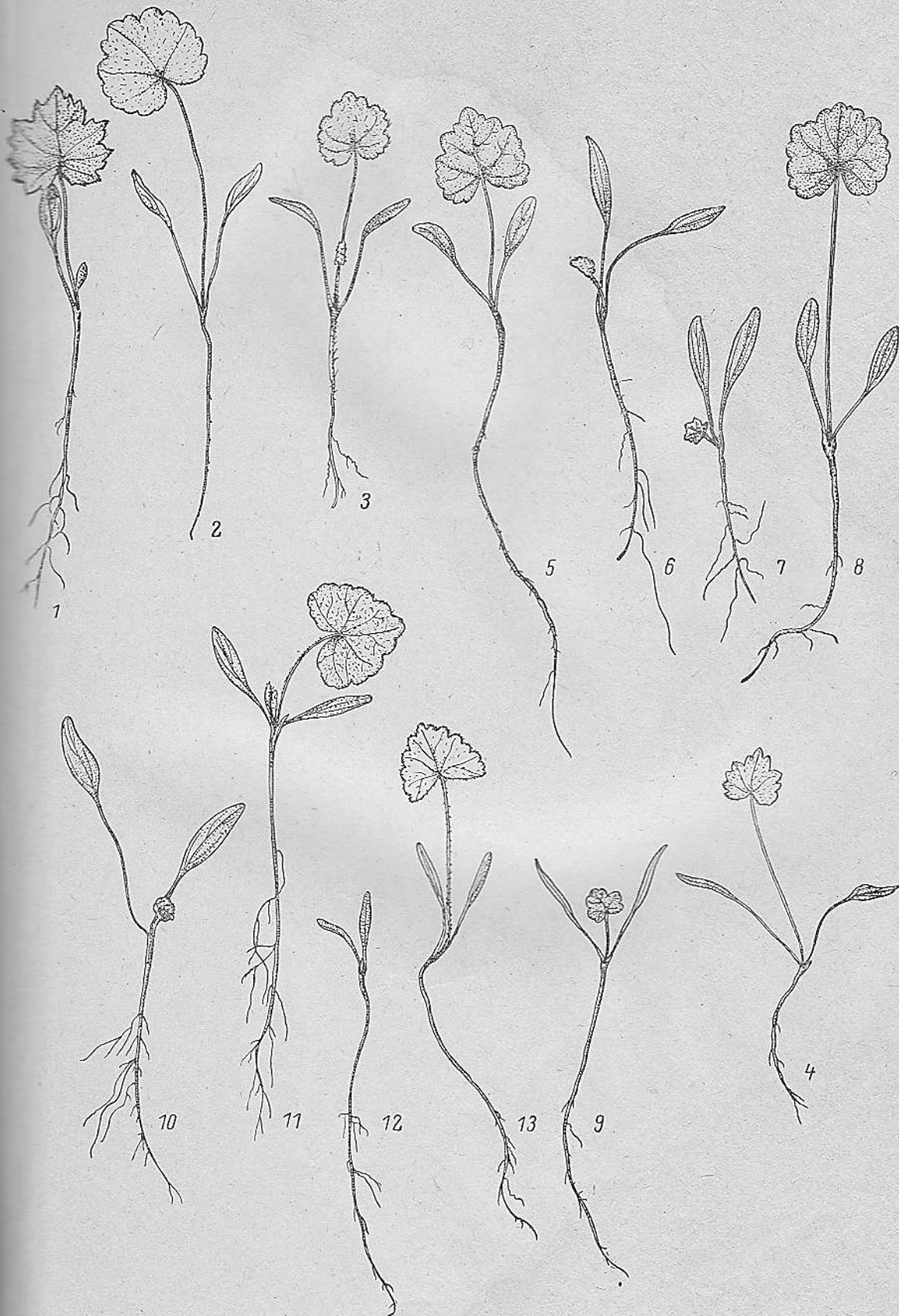
атую окраску, и гра-
ой.

тного состояния про-
тезирующих органов.
семядоли типа I. (по
Васильченко [95, 96]),
тинка семядолей лан-
ная, книзу постепенно
еристое, центральная
в малозаметная, над-
ядоли — у видов сек-
дов секция *Heracleum*
1.5 см; ряд видов сек-
ем представители всех
остков в большинстве

как и в дальнейшем
евика сопровождается
органов. Изменения
аются в постепенном
го корня, увеличении
ате этого слабоветвя-
тенсивно ветвящуюся
екорня начиная с 2-
енным, погруженным,
а, *Villosa* и *Apifolia*),
нотипности изменений
еру невозможно уста-
легко определить их
их рубцов, оставшихся

стений: так, например
и репродуктивном со-
я (виргинильный этап
о возраста. По данным
стояние *H. sibiricum*
атурное (прематурное)
ослого вегетативного
Наши наблюдения за

органов борщевиков,
ь друг от друга особи,
льные, имматурные и
ать по степени расчле-
всех видов происходит
й пластинки (рис. 3).
слегка лопастными ли-
и *Villosa*, большинство
льные, имматурные —
е или перистосложные



1 — *H. sibiricum*, 2 — *H. carpathicum*, 3 —
H. sibiricum, 4 — *H. carpathicum*, 5 —
H. sibiricum, 6 — *H. carpathicum*, 7 — *H. sibiricum*, 8 —
H. carpathicum, 9 — *H. sibiricum*, 10 — *H. ponticum*,
11 — *H. sibiricum*, 12 — *H. carpathicum*, 13 — *H. sibiricum*,
14 — *H. circassicum*, 15 — *H. sibiricum*, 16 — *H. carpathicum*,
17 — *H. sibiricum*, 18 — *H. carpathicum*, 19 — *H. sommierii*,
20 — *H. sibiricum*, 21 — *H. leskovii*, 22 — *H. sibiricum*, 23 — *H. pastinaci-*
Секция *Apifolia*: 24 —

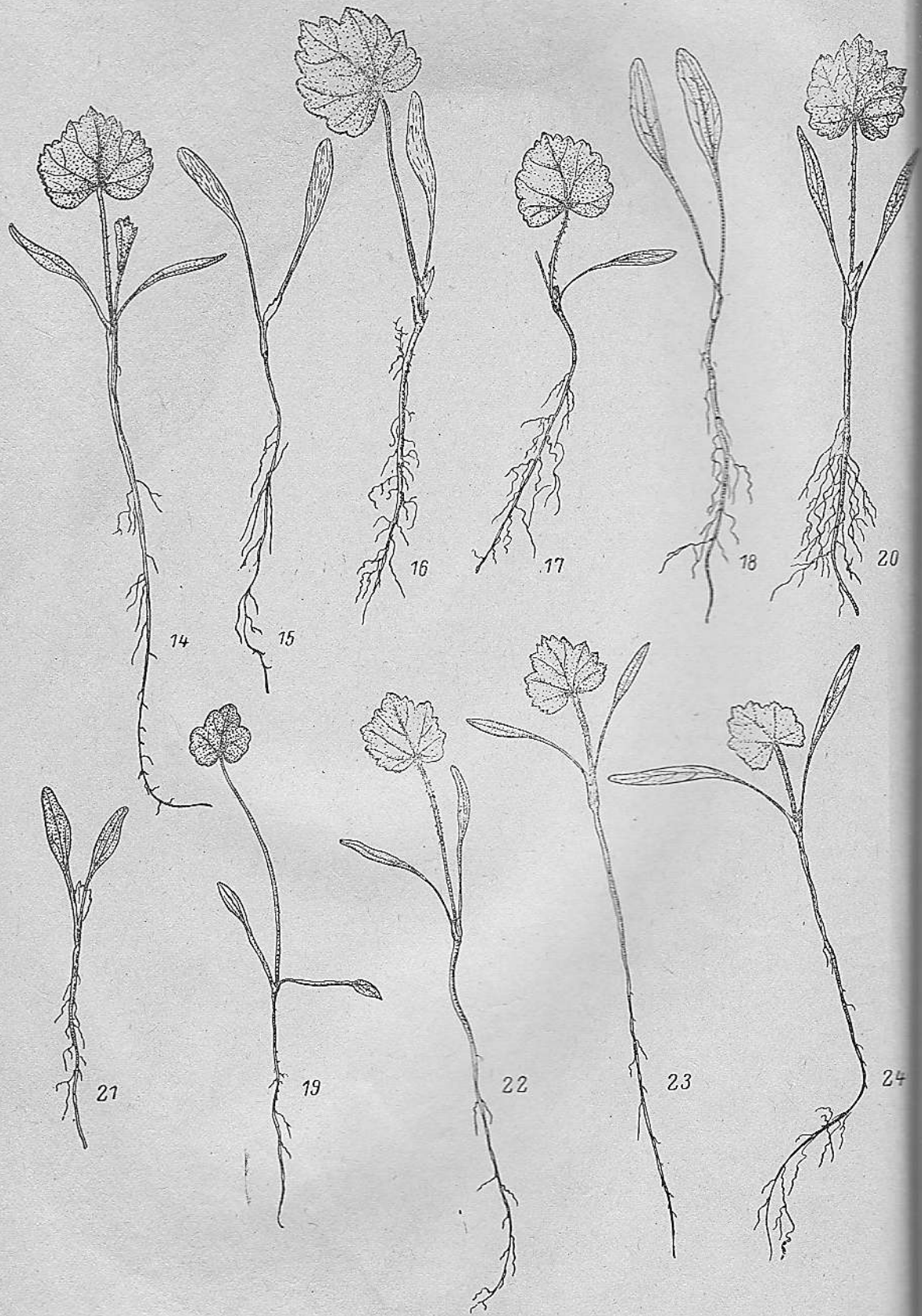


Рис. 1 (продолжение)

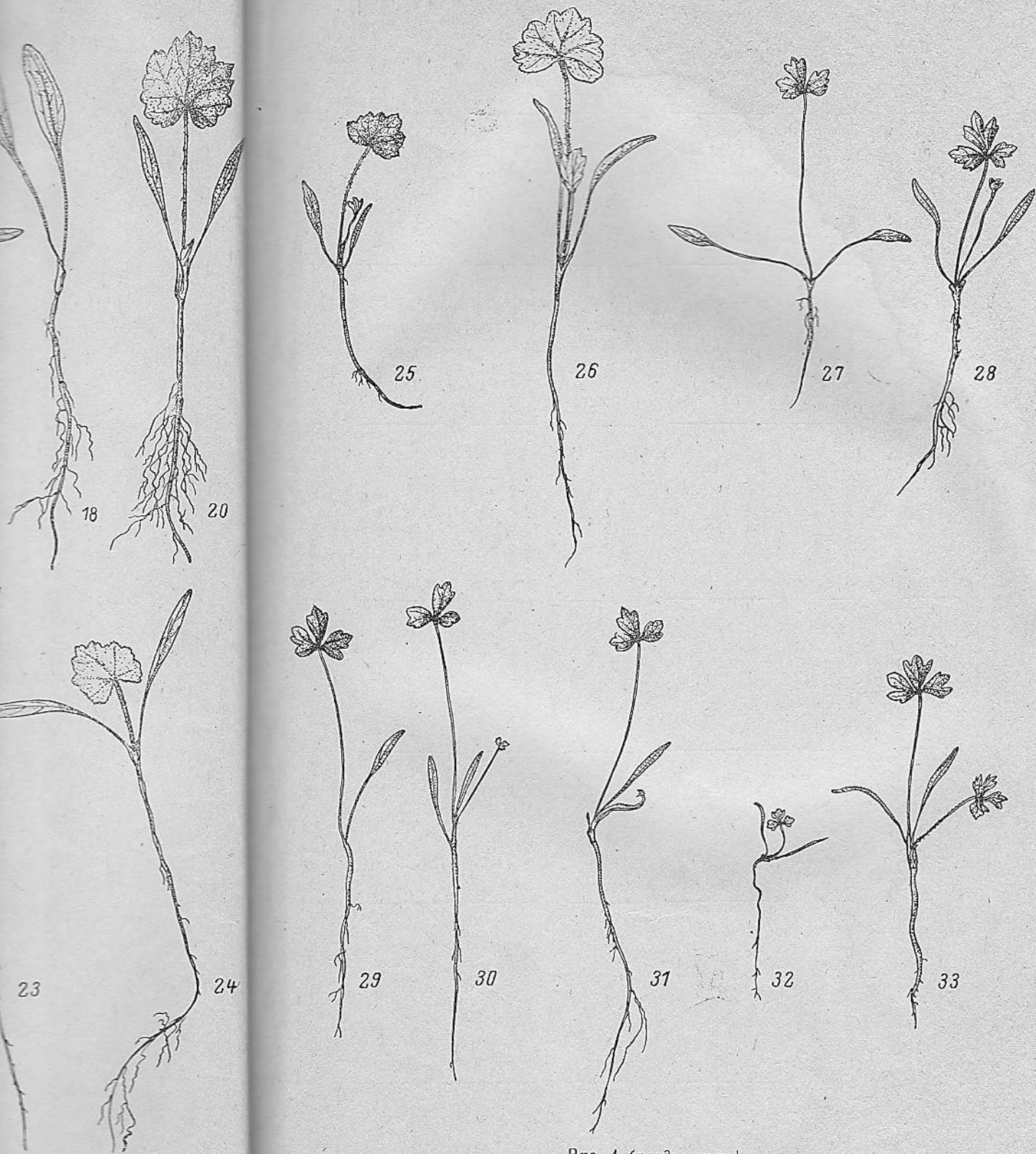


Рис. 1 (продолжение).

Распределение видов рода *Heracleum* L. по размерам семян (средние данные, n = 30)

		Длина пластины, см			Ширина пластины, см					
		< 1.0	≥ 1.0 < 1.5	≥ 1.5 < 2.0	≥ 2.0	< 0.2	≥ 0.2 < 0.3	≥ 0.3 < 0.4	≥ 0.4	
<i>H. sphondylium</i>	<i>H. aconitifolium</i>			<i>H. ponticum</i>	Секция <i>Heracleum</i>		<i>H. asperum</i>	<i>H. barbatum</i>	<i>H. aconitifolium</i>	<i>H. ponticum</i>
	<i>H. asperum</i>						<i>H. carpaticum</i>	<i>H. cyclocarpum</i>	<i>H. dulce</i>	
	<i>H. carpaticum</i>						<i>H. colchicum</i>	<i>H. dissectum</i>	<i>H. mandenovae</i>	
	<i>H. colchicum</i>						<i>H. ossethicum</i>	<i>H. moellendorffii</i>		
	<i>H. cyclocarpum</i>						<i>H. sibiricum</i>			
	<i>H. dissectum</i>						<i>H. sphondylium</i>			
	<i>H. mandenovae</i>						<i>H. voroschilovii</i>			
	<i>H. moellendorffii</i>									
	<i>H. ossethicum</i>									
	<i>H. sibiricum</i>									
<i>H. voroschilovii</i>										
<i>H. sommeri</i>	<i>H. sommeri</i>				Секция <i>Pubescentia</i>			<i>H. circassicum</i>	<i>H. mantegazzianum</i>	<i>H. somniferum</i>
	<i>H. wilhelmsii</i>							<i>H. lehmannianum</i>	<i>H. sosnowskyi</i>	<i>H. mantegazzianum</i>
								<i>H. pubescens</i>	<i>H. trachyloma</i>	<i>H. pubescens</i>
										<i>H. trachyloma</i>
<i>H. antiasiaticum</i>	<i>H. antiasiaticum</i>				Секция <i>Villosa</i>					
	<i>H. grandiflorum</i>							<i>H. nanum</i>	<i>H. leskovii</i>	<i>H. leskovii</i>
	<i>H. scabrum</i>							<i>H. stevenii</i>	<i>H. grandiflorum</i>	<i>H. nanum</i>
<i>H. chorodanum</i>	<i>H. pastinacifolium</i>				Секция <i>Wendia</i>					
	<i>H. roseum</i>								<i>H. antiasiaticum</i>	
	<i>H. schelkownikovii</i>								<i>H. grandiflorum</i>	
<i>H. ligusticifolium</i>	<i>H. schelkownikovii</i>								<i>H. scabrum</i>	
	<i>H. transcaucasicum</i>								<i>H. stevenii</i>	
<i>H. apiifolium</i>	<i>H. apiifolium</i>				Секция <i>Apiifolia</i>					<i>H. apiifolium</i>
	<i>H. ligusticifolium</i>									<i>H. ligusticifolium</i>

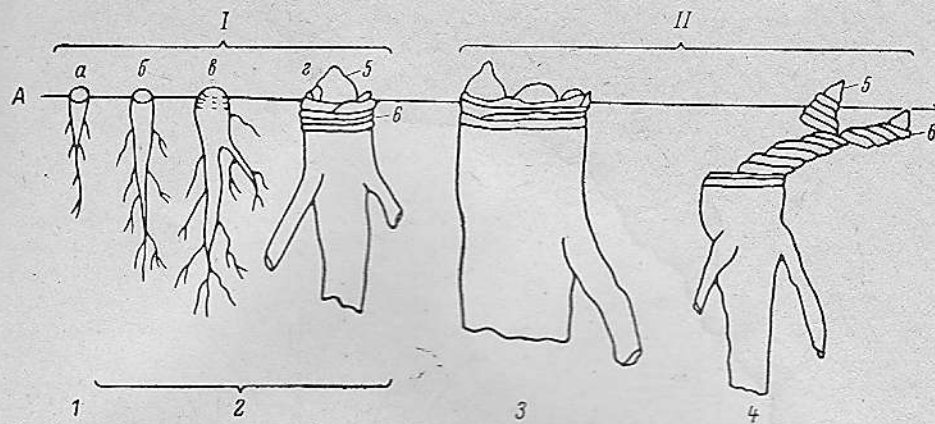


Рис. 2. Изменения строения подземных органов в онтогенезе у видов рода *Heracleum* (схема).
 I — однолетние растения: а — проростки, б — ювенильные, с — имматурные, д — взрослые вегетативные;
 II — многолетние растения; характер корневой системы: 1 — слабо ветвящаяся, 2 — интенсивно ветвящаяся;
 характер стеблекорня: 3 — простой; 4 — ветвящийся; 5 — почки; 6 — листовые рубцы; А — уровень почвы.

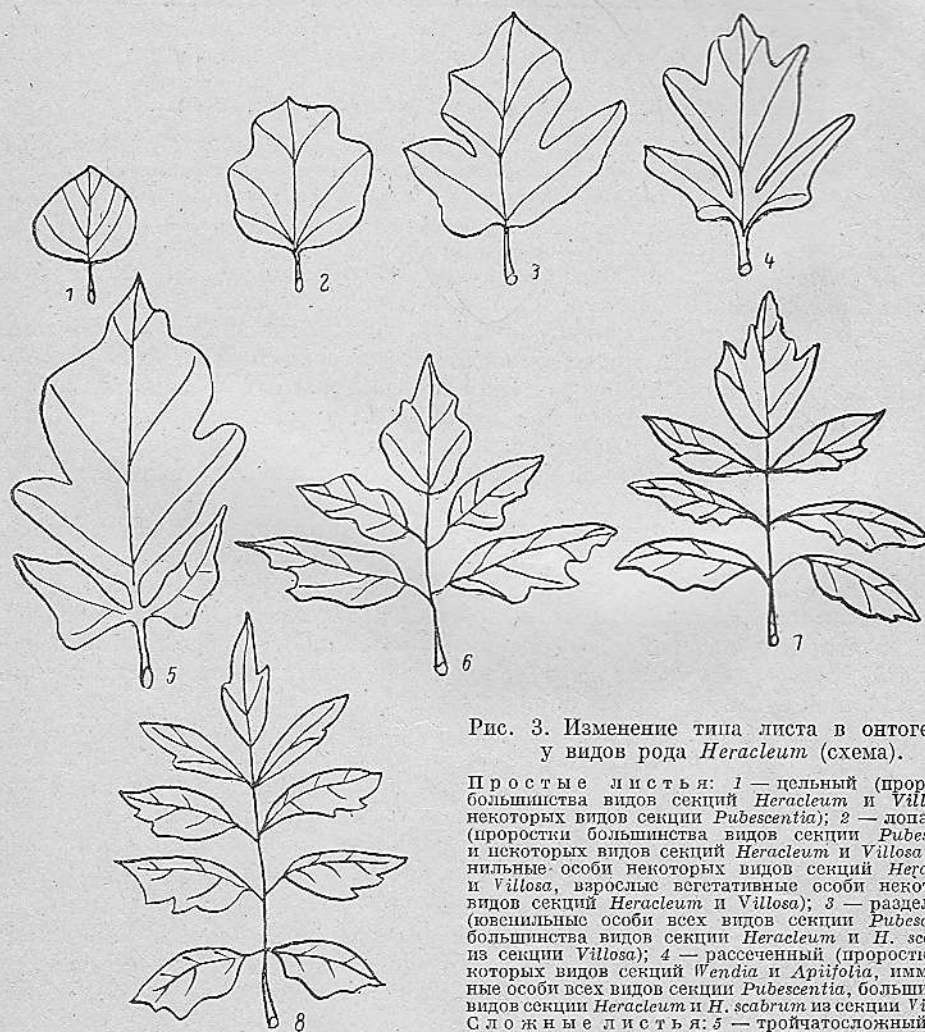


Рис. 3. Изменение типа листа в онтогенезе у видов рода *Heracleum* (схема).

Простые листья: 1 — цельный (проростки большинства видов секций *Heracleum* и *Villosa* и некоторых видов секции *Pubescentia*); 2 — лопастный (проростки большинства видов секции *Pubescentia* и некоторых видов секций *Heracleum* и *Villosa*, ювенильные особи некоторых видов секций *Heracleum* и *Villosa*, взрослые вегетативные особи некоторых видов секций *Heracleum* и *Villosa*); 3 — раздельный (ювенильные особи всех видов секции *Pubescentia*, большинства видов секции *Heracleum* и *H. scabrum* из секции *Villosa*); 4 — рассеченный (проростки некоторых видов секций *Wendia* и *Apiifolia*, имматурные особи всех видов секции *Pubescentia*, большинство видов секции *Heracleum* и *H. scabrum* из секции *Villosa*).
 Сложные листья: 5 — тройчато-сложный (проростки всех видов секций *Wendia* и *Apiifolia*, взрослые вегетативные особи большинства видов секции *Heracleum*); 6 — непарноперистосложный с двумя парами листочков (ювенильные особи секций *Wendia* и *Apiifolia*, взрослые вегетативные особи всех видов секции *Pubescentia*, некоторых видов секции *Heracleum* и *H. scabrum* из секции *Villosa*); 7 — непарноперистосложный с тремя парами листочков (имматурные особи всех видов секций *Wendia* и *Apiifolia*, взрослые вегетативные особи *H. scabrum*); 8 — непарноперистосложный с четырьмя парами листочков (взрослые вегетативные особи некоторых видов секций *Wendia* и *Apiifolia*).

H. scabrum
H. stellatum
H. chorodanum
H. pastinacifolium
H. roseum
H. schelkownikovii
H. transcaucasicum
H. apiifolium
H. ligusticifolium

Секция *Wendia*

Секция *Apiifolia*

H. scabrum
H. pastinacifolium
H. roseum
H. schelkownikovii
H. transcaucasicum
H. ligusticifolium

H. chorodanum

H. apiifolium

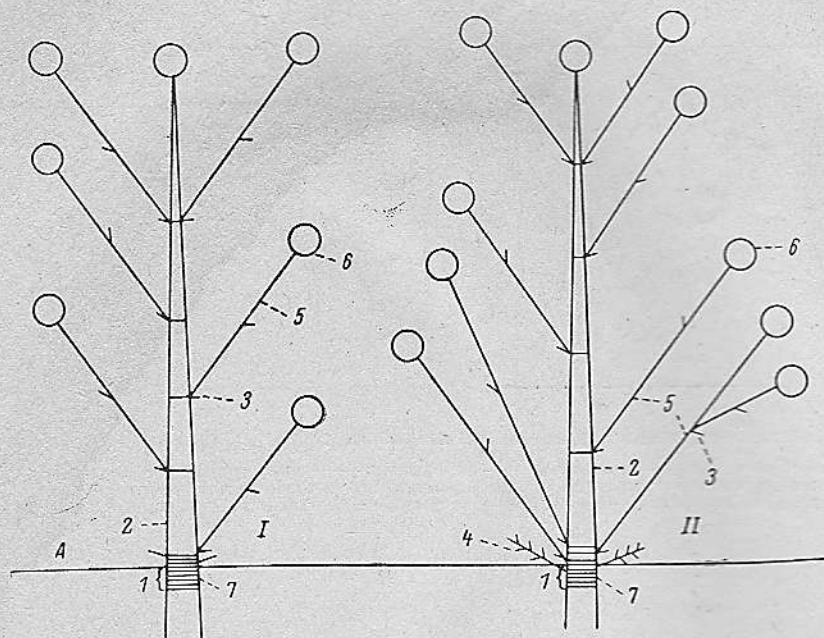


Рис. 4. Строение побега у видов рода *Heracleum* (схема).

I — моноподиальный побег; II — система моноподиального побега; 1 — подземная многолетняя часть побега, 2 — надземная однолетняя часть побега, 3 — листья, 4 — побег обрастания, 5 — побег обогачения, 6 — сложный зонтик, 7 — годовые листовые рубцы. А — уровень почвы.

листья.¹ Виды борщевика, проростки которых имеют тройчато-сложные или простые, рассеченные листья (виды секций *Wendia* и *Apiifolia*) в ювенильном состоянии несут непарноперистосложные листья с 2 парами листочков, в имма-турном — с 3 парами листочков и во взрослом вегетативном — с 4 парами листочков. У некоторых видов борщевика (из секций *Heracleum* и *Villosa*) простые листья сохраняются у растений всех возрастных состояний, но в процессе онтогенеза степень рассечения листовой пластинки изменяется от слабо-лопастной (у ювенильных особей), глубоколопастной или раздельной (у имма-турных растений) до раздельной или рассеченной (у взрослых вегетативных растений).

В виргинильном состоянии у борщевика формируется либо один скелетный моноподиальный побег (у монокарпических особей всех видов секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*, а также *H. chorodanum* из секции *Wendia*), либо система скелетного моноподиального побега (у поликарпических особей всех видов из секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*, а также видов секций *Wendia* и *Apiifolia*) (рис. 4). Последняя возникает в результате появления на скелетном побеге моноподиальных побегов обрастания. Скелетный побег и все побеги обрастания являются полурозеточными полиметамерными. Скелетный побег развивается из терминальной почки, а побеги обрастания — из пазушных вегетативных почек, которые закладываются в год, предшествующий развитию побега. Для моноподиального побега характерен моноподиальный тип нарастания. Растения, имеющие систему моноподиальных побегов, нарастают базисим-подиально. Многолетние взрослые вегетативные растения могут иметь от 4 до 8 побегов обрастания различной цикличности.

Для всех борщевиков характерно явление геофилии, наблюдающееся с юве-нильного состояния растений, когда базальная часть побега начинает погружаться в почву. Наиболее активно этот процесс протекает в первый год разви-

¹ Ряд авторов [459, 477] считают, что зонтичные несут только простые листья с разной степенью расчленения. Мы полагаем, что лист некоторых зонтичных (в том числе борще-виков) можно условно называть сложным [492], как это делал, например, Е. П. Коровин [231], что значительно упрощает описание морфологических особенностей листа.

тия растений. У *H. ponticum* к концу первого вегетационного периода основание скелетного моноподиального побега погружается в среднем до 2.64 см, у *H. lehmannianum* — до 3.2 и у *H. stevenii* — до 2.85 см. В последующие годы жизни погружение основания скелетного моноподиального побега или его системы продолжается, но с каждым годом темпы его снижаются. Терминальная почка всегда находится на уровне почвы или чуть выше его; боковые почки, из которых развиваются побеги обрастания, погружены в почву.

Средняя продолжительность виргинильного периода у разных видов борщевика в естественных условиях произрастания колеблется от 2 до 12.5 лет. При выращивании этих видов все этапы развития протекают гораздо быстрее: большинство особей в течение первого года жизни успевают пройти три первых этапа развития виргинильного периода, зато взрослое вегетативное состояние у них затягивается иногда до 5 лет. В связи с этим средняя продолжительность виргинильного периода у культивируемых растений колеблется от 7 мес до 4—5 лет.

РЕПРОДУКТИВНЫЙ (ГЕНЕРАТИВНЫЙ) ПЕРИОД

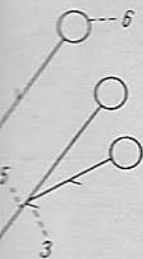
Вступление растений в репродуктивный период вновь сопровождается изменениями, происходящими в основном в надземной сфере. Формирование первого репродуктивного побега происходит в терминальной почке, которая становится смешанной, а всех последующих репродуктивных побегов — в боковых (пазушных) смешанных почках, которые закладываются в конце лета в год, предшествующий их цветению.

Рапо весной, как только смешанные почки трогаются в рост, из них развиваются ортотропные монокарпические репродуктивные побеги. Первые междоузлия этих побегов укороченные (поэтому листья образуют розетку), последующие междоузлия удлинненные. Заканчиваются побеги сложными зонтиками. Репродуктивные побеги несут побеги обогачения, развивающиеся из почек, находящихся в пазухах листьев. Они могут быть ди-(виды секции *Wendia*) и полициклическими (виды секций *Heracleum*, *Pubescentia*, *Villosa* и *Apiifolia*). Каждый репродуктивный побег, прежде чем он достигнет репродуктивного состояния, в течение нескольких месяцев или лет проходит последовательно все этапы виргинильного периода. Таким образом, все виды борщевика следует отнести к группе полурозеточных растений с репродуктивными и вегетативными побегами разной цикличности.

Длительность репродуктивного периода у монокарпических особей (виды секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*) колеблется от 7 до 10 мес, у поликарпических же особей (виды секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*) и видов (секций *Wendia* и *Apiifolia*) в естественных условиях — от 3 до 15 лет, при культивировании — от 3 до 10 и более лет.

Первое цветение может наступить на 2—15-й год жизни. Культивируемые растения при одиночном стоянии зацветают на 2—5-й год жизни, в загущенных посевах вступление в репродуктивный период затягивается на 5—7 лет. Многим видам борщевика присуща нерегулярность цветения. Т. А. Работнов [365] у *H. sibiricum*, Д. Д. Басаргин и П. Г. Горовой [40] у *H. moellendorffii*, Н. Н. Качура [200] у *H. dulce* наблюдали перерывы в цветении особей, вступивших в репродуктивный период, на 2—3 года. Мы наблюдали это явление не только у указанных выше видов, но и у большинства видов секции *Heracleum* (*H. asperum*, *H. aconitifolium*, *H. carpathicum*, *H. colchicum* и т. д.), а также у 2 видов секции *Pubescentia* (*H. lehmannianum* и *H. trachyloma*). Мы полагаем, что это вызвано наличием у поликарпических особей вегетативных побегов (побеги обрастания), находящихся в разном возрастном состоянии.

Средневозрастные репродуктивные поликарпические особи (виды секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* и виды секции *Apiifolia*) имеют одновременно от 1 до 6 репродуктивных побегов и от 1 до 18 вегетативных побегов обрастания.



II

(схема).

земная многолетняя часть
листьев, 5 — побег обогачения,
3 — побег обрастания.

ройчатосложные или
apiifolia) в ювенильном
и листочков, в имма-
тивном — с 4 парами
Heracleum и *Villosa*)
состояний, но в про-
изменяется от слабо-
раздельной (у имма-
тивных вегетативных ра-

либо один скелетный
видов секций *Heracleum*
и *Wendia*), либо си-
мметрических особей всех
видов секций *Wendia* и
зависения на скелетном
побег и все побеги
симметричны. Скелетный побег
образуется из пазушных ве-
гетативных побегов, ве-
дущий к развитию
в терминальном типе нараста-
ния, нарастают базиссим-
метрично и могут иметь от 4 до

наблюдающееся с юве-
нильного возраста побеги
побега начинает погру-
жаться в почву в первый год разви-

простые листья с разпой
листьев (в том числе борще-
вик, например, Е. П. Коровин
различия в форме и численности листа.

СЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД

У видов борщевика из секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* наблюдается одновременно наличие монокарпических (дву- и многолетних) и поликарпических особей. Все виды секций *Wendia* и *Apifolia* являются поликарпическими, только *H. chorodanum* (секция *Wendia*) — одно-двулетнее растение. Монокарпические особи начинают отмирать сразу же после созревания плодов — первоначально надземная, а затем и подземная часть. Иногда у культивируемых растений надземная часть отмирает к осени, подземные же органы зимуют, но весной теряют тургор, начинают загнивать и вместе с ними отмирают боковые пазушные почки, которые первоначально трогаются в рост. Таким образом, у монокарпических особей фаза отмирания побега совпадает с сенильным периодом, который длится 2—2.5 мес или затягивается до 7 мес.

Первые признаки старения поликарпических особей начинают проявляться во время репродуктивного периода после отмирания первого репродуктивного побега. Отмирание побега приводит к разрушению базальной части центрального цилиндра стержневого корня. В результате этого сперва образуется одно дупло, а затем, после отмирания ряда побегов, — несколько дупел, которые постепенно углубляются и расширяются. В результате этого процесса происходит расчленение стеблекорня, но не обособление партикул. Растение существует несколько лет, развивает только побеги, находящиеся во взрослом вегетативном состоянии, а затем отмирает. Эти наши наблюдения вполне согласуются с данными Д. Д. Басаргина и П. Г. Горового [40] о партикуляции корневой системы *H. moellendorffii*. Поликарпические особи борщевика, находящиеся в сенильном состоянии, отличаются от репродуктивных растений наличием расчлененного стеблекорня.

Данные о средней продолжительности жизни видов борщевика почти отсутствуют. Известно, что средняя продолжительность жизни *H. sibiricum* — 12.6 лет [365], а *H. sosnowskyi* при выращивании его в Коми АССР — 11 лет [61]. Нам не удалось установить среднюю длительность жизни ни одного вида. В нашей коллекции имеются особи ряда видов, достигшие 16 лет; они находятся в репродуктивном состоянии.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Известно, что организмы, совсем не похожие друг на друга во взрослом состоянии, могут иметь ряд общих черт на ранних этапах развития [573]. Еще в 1967 г. А. А. Уранов писал: «...есть все основания ожидать, что закономерности развития внешней формы растения в онтогенезе... могут дать богатый материал, имеющий самостоятельное значение при решении эволюционных вопросов» [485, с. 4]. Работами последователей и учеников И. Г. Серебрякова, возглавившего эволюционно-морфологическое направление работ, прекрасно это доказано [117, 118, 433, 485, 544].

Давно сложилось мнение о том, что процесс эволюции жизненных форм у покрытосеменных связан с сокращением длительности жизненного цикла скелетных надземных частей. В связи с этим их эволюция шла от деревьев через кустарники к травам, у травянистых же растений — от поликарпических к монокарпическим многолетним, а затем однолетним растениям [428, 430, 463, 465, 512].

Известно, что формирование жизненной формы происходит под воздействием тех условий, в которых данный вид обитает [431, 666].

Большинство борщевиков — мезофильные лугово-лесные растения, но в составе рода имеется группа мезоксерофитов: секция *Villosa* [293]. Экологически виды очень неоднородны: одни обитают только в равнинных условиях среди пойменного высокотравья — *H. dulce* [130], другие встречаются как в равнинных условиях, так и в горах, поднимаясь до нижнегорного (*H. moellendorffii*), среднегорного (*H. sibiricum*) и верхнегорного (*H. sphondylium*, *H. dissectum*) высотного пояса [130, 251], третьи являются горными растениями. Среди горных растений большая группа (около 20 видов) образует высокотравье по опушкам и на лужайках лесов, а также входит в состав субальпийских лугов, по

встречаются виды, растущие на каменистых субстратах: на осыпях (в лесном и субальпийском поясах) и среди расщелин скал альпийского пояса [137, 293]. Последние низкорослы, побеги у них прижаты к почве, что, очевидно, является следствием развития защитных приспособлений против холода и сухости [432]. Борщевики могут быть ассектаторами, доминантами, соэдификаторами и эдификаторами. Они входят в состав полидоминантных или более или менее монодоминантных луговых сообществ, принимая чаще всего участие в образовании 1-го яруса [269, 441, 545].

Одной из своеобразных черт видов *Heracleum* является их приуроченность к определенным условиям увлажнения: они всегда встречаются по берегам рек и ручьев, около родников, в местах постоянного подтока грунтовых или талых вод. Согласно классификации И. Н. Бейдеман [43], виды борщевика следует отнести к группе трихогидрофитов, использующих конденсационную и капиллярно поднимающуюся почвенную влагу. Они предпочитают участки с глубоким залеганием грунтовых вод, но мирятся и со стоянием грунтовых вод на уровне от 18 до 85 см. Многие виды хорошо развиваются при умеренно и сильно переменном увлажнении и вполне поймовыносливы (*H. sibiricum*, *H. lehmannianum*, *H. mantegazzianum* и т. д.). Так, например, *H. sibiricum* может находиться под водой до 1.5 мес; непродолжительное (10—15 дней) затопление полыми водами переносит легко. Этот вид устойчив к заилению: он хорошо развивается в условиях умеренного (около 2 см) и сильного (2—4 см) отложения наилка; даже при катастрофической мощности наилка (10—15 см) можно встретить его единичные экземпляры [569]. В то же время *H. sibiricum* неустойчив к замерзанию почвы, насыщенной водой. Притертая ледяная корка, образующаяся на почве осенью, зимой или весной во время оттепелей способствует выпадению видов борщевика. Аналогичную картину выпадов *H. sibiricum* от образовавшейся ледяной корки на почве после осеннего паводка наблюдал Т. А. Работнов [368].

Большинство борщевиков — эутрофы. Они встречаются массово и обильно в местах с богатыми и довольно богатыми почвами с нейтральной или слабо кислой реакцией [569]. В то же время среди борщевиков есть группа олиготрофных видов (*H. albovii*, *H. calcareum*, *H. schelkovnikovii*, *H. colchicum*), которые растут среди расщелин скал, на осыпях известняка [292, 293]. Все виды борщевика быстро реагируют на внесение в почву органических и минеральных удобрений. Это наблюдается не только при их выращивании, но и в местах их естественного произрастания. Так, внесение удобрений на луга, где встречался *H. sibiricum*, способствовало особенно пышному его развитию и даже переходу в доминанты [367].

Многие борщевики легко сорничают и при благоприятных условиях (богатые органическими удобрениями и достаточно влажные почвы), легко вытесняя ряд видов, становятся преобладающими растениями и существенно изменяют состав травостоя. По данным Т. А. Работнова [366], травостой злакового пойменного луга спустя 4 года после подсева *H. sibiricum* превратился в разнотравно-злаковый с преобладанием борщевика. *H. sosnowskyi* в тех районах, где его выращивают на полях, переселился на опушки леса, луга и занял обочины дорог.

В то же время выпас скота приводит к выпадению особей борщевика из травостоя. Мы в течение 2 лет выезжали в Бахмаро и пытались собрать плоды *H. albovii*, но безуспешно. Все встреченные особи были объедены овцами, находились в угнетенном состоянии и не плодоносили. По данным Т. А. Работнова [365], достаточно сенокосный луг с участием *H. sibiricum* превратился на 3—4 года в пастбище — и он исчезает из травостоя.

Литературные сведения о жизненной форме борщевиков очень скудны. Наиболее полные данные в этом плане имеются лишь о *H. sibiricum* [127, 365]. Для всех остальных видов приводятся отрывочные сведения. Чаще всего встречаются указания на то, что виды борщевика являются многолетними или двулетними растениями [109, 292, 293, 459, 590, 602]. В некоторых случаях для видов приводятся противоречивые данные. Например, *H. sphondylium* L., по данным Ледебура [276], — однолетник, по данным И. Шмальгаузен [551] — двулетник, а по данным И. П. Манденовой [293] — двулетник или многолетник. Таких примеров можно привести много.

По наблюдениям Манденовой [293], большинство видов *Heracleum* являются дву- или многолетними растениями, 2 вида — *H. carpathicum* и *H. chorodanum* — двулетниками и 5 видов (*H. calcareum*, *H. ossethicum*, *H. pastinacifolium*, *H. schelkownikovii* и *H. albovii*) — многолетними растениями. Далее Манденова [292] отмечает, что у многих видов борщевика «ясно выражен монокарпический цикл развития» (с. 5).

Наблюдения за видами борщевика в местах их естественного произрастания и при выращивании в Отрадном позволили нам распределить их в 3 основные группы: 1) поликарпические травы; 2) монокарпические многолетние травы и 3) монокарпические двулетние травы. Первая группа оказалась разнородной; ее мы подразделили на 3 подгруппы: а) виды с цельным стеблекорнем, ди- или полициклическими репродуктивными побегами, цельным или лопастным первым листом проростков (секция *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*); б) виды с цельным стеблекорнем, ди- или полициклическими репродуктивными побегами, рассеченным первым листом проростков (секция *Apiifolia*); в) виды с ветвистым стеблекорнем, дициклическими репродуктивными побегами, раздельным или рассеченным первым листом проростков (секция *Wendia*). Для растений первой группы была характерна система моноподиального побега с базисимподиальным типом нарастания, которая в репродуктивном состоянии состояла из побегов обрастания и обогащения. Вторая группа растений (секции *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*) отличалась от первой (подгруппа а) наличием одного полициклического моноподиального побега, имеющего в репродуктивном состоянии побег обрастания; тип нарастания побега моноподиальный. Третья группа растений в отличие от второй имела один дициклический (секции *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa*) или моноциклический (*H. chorodanum* из секции *Wendia*) репродуктивный побег с моноподиальным типом нарастания.

Таким образом, в секциях *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* в пределах каждого вида мы наблюдали три жизненные формы, что не явилось для нас неожиданным. Т. А. Работнов [365] первый обратил внимание на то, что в популяции *H. sibiricum* с поймы р. Оки находится до 20% монокарпических особей, что позволило ему отнести этот вид к группе растений, переходных от поликарпических к монокарпическим. Обнаруженная биологическая особенность оказалась генотипической. Она наблюдалась в отдельных семьях и в пределах популяций одного вида. При этом одна семья отличалась от другой (так же, как и популяции) соотношением числа особей каждой жизненной формы, но в определенных пределах. Точно так же один вид от другого отличается соотношением жизненных форм

Таблица 5
Соотношение разных жизненных форм внутри некоторых видов рода *Heracleum* L., выращенных в пос. Отрадном Ленинградской области ($n \geq 200$)

Вид	Количество особей, %			Вид	Количество особей, %		
	поликарпических	монокарпических			поликарпических	монокарпических	
Секция <i>Heracleum</i>				Секция <i>Pubescentia</i>			
<i>H. ponticum</i>	95.5	0.9	3.6	<i>H. lehmannianum</i>	82.4	9.0	8.6
<i>H. cyclocarpum</i>	90.3	3.0	6.7	<i>H. trachyloma</i>	78.9	12.7	8.4
<i>H. carpathicum</i>	89.7	6.2	4.1	<i>H. wilhelmsii</i>	1.7	41.2	57.1
<i>H. mandenovae</i>	88.4	6.8	4.8	<i>H. mantegazzianum</i>	1.6	42.3	56.1
<i>H. aconitifolium</i>	86.2	8.7	5.1	<i>H. pubescens</i>	1.4	41.4	57.2
<i>H. sphondylium</i>	84.1	7.7	8.2	<i>H. circassicum</i>	1.4	41.5	57.1
<i>H. colchicum</i>	83.9	8.9	7.2	<i>H. sosnowskyi</i>	1.2	41.3	57.5
<i>H. sibiricum</i>	83.8	7.9	8.3	<i>H. sommierii</i>	1.2	42.3	56.5
<i>H. asperum</i>	82.5	8.0	9.5	Секция <i>Villosa</i>			
<i>H. dissectum</i>	82.3	8.0	9.7	<i>H. scabrum</i>	0.9	7.1	92.0
<i>H. moellendorffii</i>	81.6	6.8	11.6	<i>H. grandiflorum</i>	0.9	5.8	93.3
<i>H. dulce</i>	80.3	6.4	13.3	<i>H. nanum</i>	0.3	36.0	63.7
<i>H. voroschilovii</i>	80.0	4.0	16.0	<i>H. leskovii</i>	0.1	33.0	66.9
				<i>H. antasiaticum</i>	0.0*	85.5	13.5
				<i>H. stevenii</i>	0.0	97.8	2.2

* В природе встречаются поликарпические особи [22].

Heracleum являются
и *H. chorodanum* —
inacifolium, *H. schel-*
ее Манденова [292]
нокарпический цикл

ного произрастания
ть их в 3 основные
ноголетние травы и
алась разнородной;
екорнем, ди- или по-
и лопастным первым
; б) виды с цельным
ми побегам, рассе-
ны с ветвистым стеб-
дельным или рассе-
дений первой группы
осимподиальным ти-
ояла из побегов об-
и *Heracleum*, *Pubes-*
centia одного полици-
ктивного состоянии
Третья группа расте-
ни *Heracleum*, *Pubes-*
кции *Wendia*) репро-

losa в пределах каж-
лось для нас неужи-
то, что в популяции
ических особей, что
дних от поликарпи-
обенность оказалась
пределах популяций
же, как и популяции)
определенных преде-
нем жизненных форм

Таблица 5
и *Heracleum* L.,

Количество особей, %		
поликар- пических	монокарпи- ческих	
82.4	9.0	8.6
78.9	12.7	8.4
1.7	41.2	57.1
1.6	42.3	56.1
1.4	41.4	57.2
1.4	41.5	57.1
1.2	41.3	57.5
1.2	42.3	56.5
0.9	7.1	92.0
0.9	5.8	93.3
0.3	36.0	63.7
0.1	33.0	66.9
0.0*	85.5	13.5
0.0	97.8	2.2

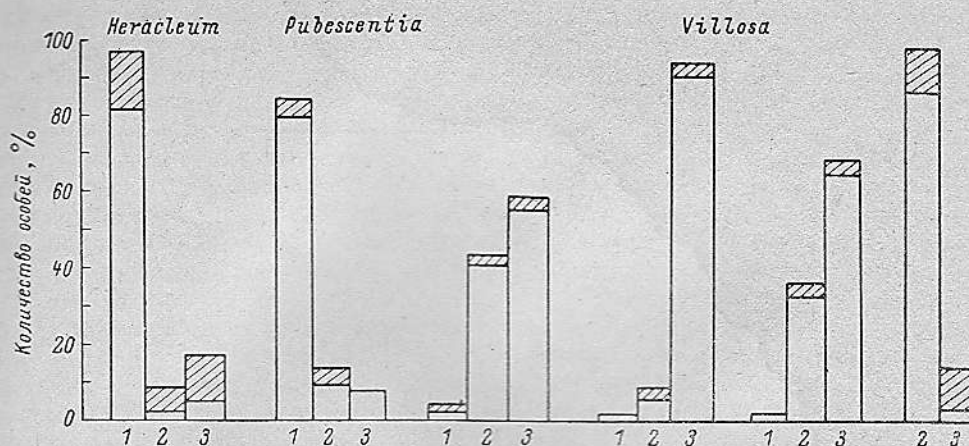


Рис. 5. Встречаемость разных жизненных форм внутри видов секций рода *Heracleum*.

Жизненная форма растений: 1 — поликарпическая, 2 — монокарпическая многолетняя, 3 — двулетняя. Число особей: минимальное — не заитриховано, максимальное — заитриховано.

(табл. 5). Из данных табл. 5 видно, что все виды борщевика можно расположить в последовательные ряды, каждый из которых в пределах одной секции будет иметь меньшее число поликарпических особей за счет увеличения числа монокарпических (многолетних или двулетних). Это свидетельствует о наличии внутри- и межвидовой изменчивости жизненных форм, подчиняющейся закону гомологических рядов Н. И. Вавилова [79]. Кроме того, при сравнении составленных рядов ясно заметна тенденция сокращения числа многолетних поликарпических особей от секции *Heracleum* к секции *Pubescentia* и далее к секции *Villosa* (рис. 5). В секциях *Apiifolia* и *Wendia* всем видам было присуще наличие только одной жизненной формы.

На основании полученных данных все исследованные виды можно разделить на 3 группы, фактически соответствующие по объему секциям *Heracleum*, *Wendia* (Hoffm.) Duby и *Apiifolia* Manden. в понимании С. Г. Тамамшян [459]. Первая из них (секции *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* в понимании Манденовой) — гомогенная группа растений, произошедшая, вероятно, от одного предка, представлявшего собою многолетнее поликарпическое растение с простыми цельными листьями. По мнению Б. М. Козо-Полянского [210], именно простые цельные листья являются архаическим типом листа зонтичных. Основываясь на этом, можно полагать, что виды секции *Heracleum* более архаичны по данному признаку, чем виды секций *Wendia* и *Apiifolia*, у которых уже первые листья рассеченные. В то же время, принимая за основу положение, что эволюция травянистых растений шла от многолетних к однолетним растениям [463], можно считать, что секции *Wendia* и *Apiifolia* являются не менее древними, чем секция *Heracleum*, ибо в них преобладают многолетние поликарпические виды, в то время как все виды секции *Heracleum* являются переходными от многолетних к двулетним растениям. Это позволяет предположить, что развитие всех трех секций (*Heracleum*, *Wendia* и *Apiifolia* в понимании Тамамшян) шло обособленно и параллельно. В результате этого одни секции оказались более подвинутыми по одним признакам, другие — по другим, т. е. имеет место широко известное явление гетеробатмии, когда эволюция основных признаков протекает независимо и таксоны, характеризующиеся совокупностью признаков, по разным признакам находятся на разных уровнях организации [466, 474—476].

Второе положение противоречит взглядам Козо-Полянского [213] и Манденовой [292], согласно которым в ходе эволюции зонтичных наблюдается уменьшение секреторного аппарата и его редукция.

Мы полагаем, что в группе секций *Heracleum*, *Wendia* и *Apiifolia* (в понимании Тамамшян) последние две занимают столь обособленное положение, что мы вправе перевести все три секции в ранг подродов: *Heracleum*, *Wendia* (Hoffm.) Satzyperova и *Apiifolia* (Manden.) Satzyperova. В подрод *Heracleum* мы включаем

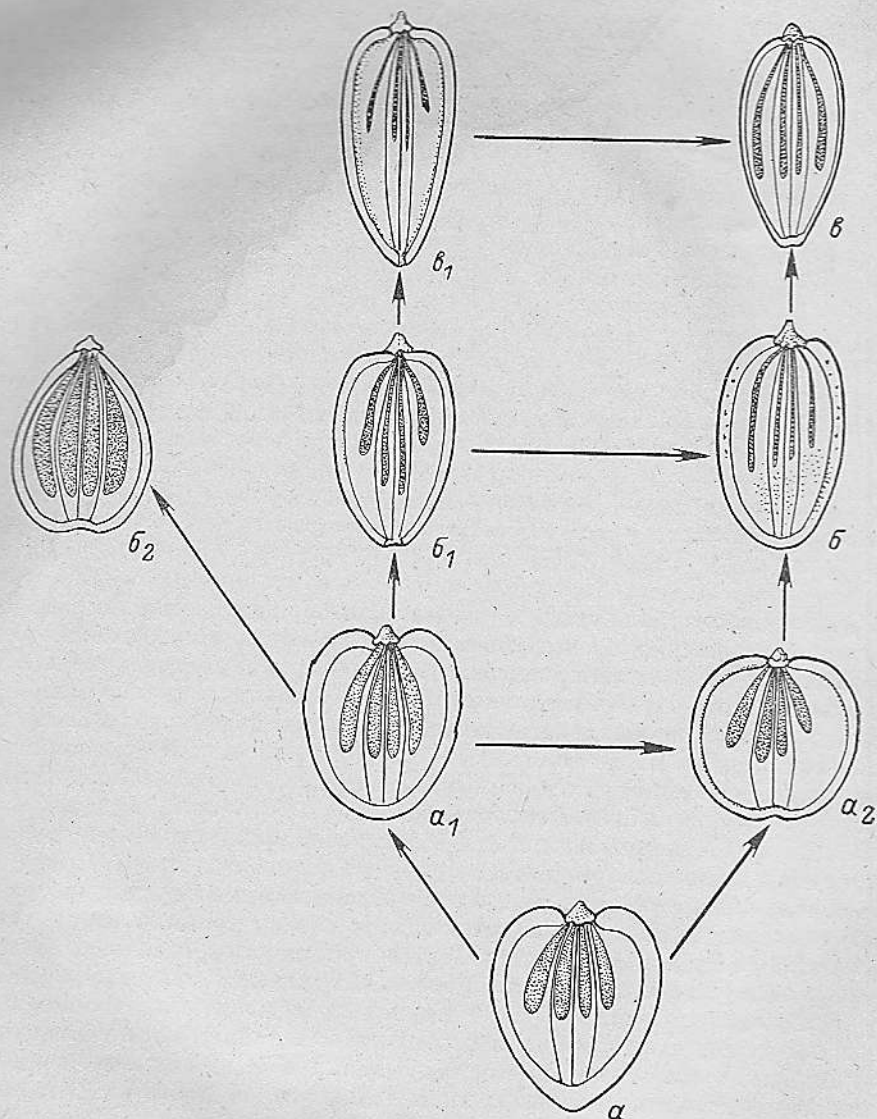


Рис. 6. Основные типы формы плода у видов рода *Heracleum* и направление их эволюции. Форма плода: *a* — округло-сердцевидная, *a*₁ — широко-обратнояйцевидная, *a*₂ — округлая, *b* — эллиптическая, *b*₁ — обратнояйцевидная, *b*₂ — яйцевидная, *e* — продолговато-эллиптическая, *e*₁ — продолговато-обратнояйцевидная.

три секции: *Heracleum*, *Pubescentia* Manden. и *Villosa* Manden. в объеме, предложенном Манденовой. В группе секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* наиболее древней мы вслед за Манденовой [292] признаем первую. Ареал этой секции палеоэндемического характера и почти совпадает с ареалом рода.

Секция *Heracleum* объединяет больше всего видов (около 30) по сравнению с остальными секциями. Центром ее формирования можно признать Восточную Азию, и в частности горные области Юньнаня и Сычуаня, где представлено значительное число видов, в том числе эндемичных. Кавказ является вторичным центром развития видов этой секции. Здесь насчитывается 17 видов, в том числе 5 эндемичных, из которых большинство встречается в области распространения реликтовой колхидской флоры или в сопредельных с ней районах. В секции *Heracleum* внутри каждого вида имеется 80—96,2% поликарпических особей и у большинства из них мерикарпии с наиболее мелкими зародышами (см. табл. 2). Именно в ней находятся виды (*H. ponticum*, *H. aconitifolium* и др.) с максимальным числом округло-сердцевидных мерикарпиев, характерных для видов, най-

денных в ископаемом состоянии (*H. sibiricum*, *H. sphondylium* и *H. proponticum*). Возможные пути эволюции формы мерикарпиев показаны на рис. 6.

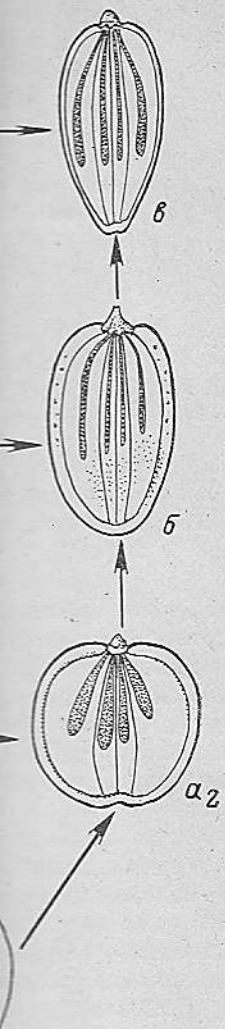
Секция *Pubescentia* объединяет 8 видов. Ее ареал охватывает Кавказ и прилегающие к нему на юге Курдские горы, а также горные районы Иранского Азербайджана, на западе заходит в Крым, на востоке доходит до Афганистана. В этой секции всего лишь у 2 видов (*H. lehmannianum* и *H. trachyloma*) имелось около 80% поликарпических особей, все остальные изученные виды содержали преимущественно монокарпические особи. У большинства видов этой секции мерикарпии с более крупными зародышами, чем у видов секции *Heracleum*; мерикарпии округло-сердцевидной формы встречались редко (только у *H. trachyloma*).

Секция *Villosa* является наименее многочисленной (7 видов). Ареал ее лежит в горных районах Крыма, Кавказа и Анатолии. Во всех видах преобладают монокарпические особи, но в основном двулетние. Все они (кроме *H. scabrum*) имеют мерикарпии с наиболее крупными зародышами; у половины видов встречаются в небольшом количестве мерикарпии округло-сердцевидной формы.

Виды секции *Pubescentia* подобно таковым секции *Heracleum* — мезофиты; они как бы продолжают линию развития секции *Heracleum*. Связующими между двумя этими секциями являются *H. trachyloma* и *H. lehmannianum*, у которых преобладают поликарпические особи. Виды секции *Villosa* представляют собой группу переходных растений от более древних мезофитов к подвинутым ксерофитам. Часть ее видов сохранила черты мезофильного облика предков (крупные размеры, сложные малоопушенные листья, средних размеров зонтики). Их еще связывает с видами секции *Heracleum* и некоторыми видами секции *Pubescentia* наличие в пределах каждого вида отдельных многолетних поликарпических особей. Таким образом, вслед за Манденовой [292] мы можем признать, что секции *Pubescentia* и *Villosa* являются более подвинутыми в эволюционном отношении, чем секция *Heracleum*, и что «секция *Pubescentia* представляет собой ближайшее звено секции *Heracleum*» (с. 34).

Основываясь на приведенном выше толковании положения секций *Heracleum*, *Pubescentia* и *Villosa* внутри подрода *Heracleum*, можно говорить о том, что прогрессивное развитие в подроде шло по линии перехода от поли- к монокарпическим растениям, превращения простой цельной пластинки в сложную, а также увеличения размеров секреторных каналов и превращения узких каналов в каналы, внезапно расширенные к основанию (секция *Pubescentia*), или широкие (секция *Villosa*).

Подтверждением вышеприведенного положения является установленный нами факт усложнения степени расчленения листовой пластинки в ходе онтогенеза каждого вида. В пределах секции *Heracleum* все виды по характеру расчленения листовой пластинки нижних стеблевых листьев репродуктивных особей можно расположить в один ряд. В начале этого ряда будут находиться виды с цельной или лопастной пластинкой (*H. carpaticum*, *H. palmatum* и *H. cyclocarpum*), в конце — виды со сложноперистыми листьями (*H. sibiricum*, *H. colchicum*, *H. sphondylium*). В секции *Pubescentia* у всех видов репродуктивные особи имели нижние стеблевые листья перистосложные. В секции же *Villosa* встречаются виды с перистосложными (*H. scabrum*, *H. grandiflorum*) и простыми (*H. antasiaticum*, *H. leskovii* и *H. stevenii*) листьями. Мы полагаем, что в этой секции наиболее древние виды (*H. scabrum*, который Манденова отнесла к консервативным реликтам, и *H. grandiflorum*) сохранили сложные листья, присущие первым представителям данной секции. Наиболее же молодые и прогрессивные виды имеют простые листья, которые можно рассматривать как возврат к предковым формам.



направление их эволюции.

а₂, б — округлая, б — эллиптическая, а₁ — продолговатая.

Манден. в объеме, пред-
Pubescentia и *Villosa* нап-
им первую. Ареал этой
ет с ареалом рода.

около 30) по сравнению
но признать Восточную
а, где представлено зна-
аз является вторичным
ся 17 видов, в том числе
области распространения
ней районах. В секции
икрпических особей и
зародышами (см. табл. 2).
ium и др.) с максималь-
терных для видов, най-