

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ В ТЕЧЕНИЕ МАЛОГО ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

ПЕРЕЗИМОВКА РАСТЕНИЙ И ВНУТРИПОЧЕЧНОЕ РАЗВИТИЕ

Ряд исследователей [7, 173, 300, 365, 390, 468, 540, 566] относят *H. lehmannianum*, *H. mantegazzianum*, *H. sibiricum*, *H. sosnowskyi* к группе растений, устойчивых к низким температурам воздуха и почвы. По нашим наблюдениям, все борщевики при выращивании их в Ленинградской области сохраняют зеленые листья до конца вегетационного сезона. Под зиму они уходят с зелеными листьями, которые отмирают после наступления длительных заморозков (ноябрь), или, если после легких заморозков устанавливается прочный снежный покров, — к весне следующего года.

Для всех борщевиков характерно наличие терминальных почек двух типов: вегетативных и смешанных; первые имеют конусовидную форму, вторые куполовидные. Те и другие к осени прочно укрыты влагалищами листьев (в будущем листья низкой формации) и находятся на уровне почвы или чуть ниже его. В связи с этим все виды борщевика следует отнести к группе гемикриптофитов [666], перезимовывающих собственными почками [270]. Вегетативные почки в течение 2—5 лет пребывают на II этапе органогенеза. Из такой почки развивается укороченный побег, несущий листья низкой и средней формации, а в точке роста верхней части побега в июле или в августе вновь формируется терминальная почка. Формирование зачатков листьев (примордиев) в вегетативной почке протекает с момента ее заложения до того момента, когда почка весной трогается в рост. К январю в вегетативной почке обычно бывают сформированы почти все примордии; в период с января по апрель происходит их дифференциация и увеличение размеров.

Смешанные почки закладываются в те же сроки, что и вегетативные. В них первоначально образуется зачаток будущего побега с укороченными междуузлиями, который до декабря почти не увеличивается в размерах. За зимние месяцы происходит изменение характера органообразовательной деятельности конуса нарастания и растения переходят от II к III и IV этапам органогенеза. Во время III этапа наблюдается образование более удлиненных междуузлий, возникновение в узлах в акропетальной последовательности бугорков стеблевых примордиев и на верхушке зачатка побега — зачатка центрального зонтика. Длительность этого этапа 30—45 дней. В течение IV этапа органогенеза происходит формирование центрального зонтика и зонтичков (в марте), а также зачатков стеблевых листьев. Одновременно в пазухах стеблевых листьев образуются почки, из которых в дальнейшем развиваются боковые цветочные побеги 1-го порядка. Продолжительность этого этапа развития — 1,5—2 мес. В апреле растения вступают в V этап органогенеза: в почках формируются зачатки цветков (прежде всего лепестков). Дальнейшая дифференциация цветков (VI и VII этапы органогенеза) наблюдается в надземный период развития растений. По данным Л. А. Скупченко и К. А. Моисеева [439], первыми образуются зачатки чашелистиков, затем лепестков, микроспорофиллов, и последними возникают меристематические бугорки плодолистиков.

Кроме терминальных почек, у всех видов *Heracleum* в пазухах последних 2—3 розеточных листьев развиваются пазушные почки, которые всегда бывают вегетативными. У монокарпических особей пазушные почки слабо развиты и усыхают после плодоношения растения. У поликарпических особей они чаще трогаются в рост после отмирания репродуктивного побега, и развитие их аналогично таковому вегетативных терминальных почек. Реже пазушные почки трогаются в рост в течение того же сезона, когда они образовались. При этом развитие вегетативного побега идет по трехфазному фенологическому циклу: почка—росток—розеточный побег. Росток представляет собой укороченный побег, несущий 2—3 сформированных этиолированных листа; зимует он, прикрытый влагалищем.

Таким образом, в течение осенне-зимнего и ранневесеннего периода в почках происходит внутрпочечное развитие вегетативных или репродуктивных побегов. В вегетативных почках в течение периода относительного покоя протекает II этап органогенеза, а в смешанных происходит последовательный переход от II к V этапу органогенеза. Сроки цветения растений зависят от сроков наступления в почках III и IV этапов органогенеза, в течение которых формируются репродуктивные органы. По данным И. Г. Серебрякова [431], у типично северных растений IV этап органогенеза протекает под снегом. У борщевиков при выращивании их в Ленинградской области IV этап органогенеза тоже протекает под снегом, но у видов с раннелетними сроками зацветания (конец мая—июнь) он наступает на месяц раньше, чем у видов с летними (июль—август) сроками цветения.

СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ

Сведения о сезонном ритме развития борщевиков касаются в основном интродуцированных в Москву 14 видов [372], в Сыктывкар — 3 видов [288] и в Минск — 10 видов [190]. Эти виды во всех указанных пунктах успевали пройти полный цикл развития, цвели и плодоносили.

По нашим наблюдениям, все виды борщевика, выращенные в Ленинградской области, трогаются в рост сразу же после стаивания снега. Разрыв в сроках начала вегетации у отдельных особей одного вида в один и тот же сезон не превышает в среднем 10 дней. Все особи, независимо от видовой принадлежности, находящиеся в виргинильном состоянии, в течение всего сезона находятся в вегетативной фазе развития, которая у большинства видов (все виды секции *Heracleum*, кроме *H. carpaticum*, а также секций *Pubescentia*, *Wendia*, *Apiifolia* и *H. scabrum* из секции *Villosa*) длится от 180 до 206 дней. В течение этого периода у однолетних растений появляется от 5 до 9 ассимилирующих листьев, у дву- и многолетних — от 8 до 25. Наименьшее число листьев развивается у видов мезоксерофитной группы (секция *Villosa*), наибольшее присуще мезофитным видам секции *Pubescentia*.

Сроки наступления отдельных фаз у разных видов различны, но иногда они совпадают (у *H. dulce* и *H. voroschilovii*, *H. colchicum* и *H. moellendorffii* — начало цветения) или накладываются (у *H. schelkownikovii* и *H. pastinacifolium* — начало цветения) друг на друга. Цветение борщевиков протекает в период с конца мая по август включительно. Видов с раннелетним сроком цветения примерно столько же, сколько с летним сроком цветения. В секции *Heracleum* преобладают виды с раннелетним сроком цветения. В секции *Pubescentia* только *H. trachyloma* и *H. lehtmannianum* зацветают в середине июня, остальные виды вступают в фазу цветения к концу июня или в начале июля. Все виды секции *Villosa* (кроме *H. scabrum*) начинают цвести во вторую половину июня. *H. scabrum* характеризуется наиболее поздним сроком цветения (некоторые особи начинают цвести даже в начале августа). Виды секций *Wendia* и *Apiifolia* имеют раннелетние сроки цветения, только у *H. chrodanum* цветение начинается в конце июня и затягивается до половины июля. Сроки созревания плодов при выращивании растений в однотипных условиях сближаются, и плоды почти всех видов борщевика в Ленинградской области созревают в августе и в первой половине сентября. Только у *H. carpaticum* и *H. schelkownikovii* они созревают в июле, а у *H. pastinacifolium*, *H. roseum* и *H. apiifolium* с конца июля наблюдается уже осыпание плодов.

По способу распространения плодов борщевика следует отнести к группе баллистов-анемохоров. Рассеивание мерикарпиев у них происходит только при раскачивании репродуктивного побега, который к периоду массового созревания плодов становится сухим и упругим, точно так же, как и лучи зонтика и плодоножки. Резкие порывы ветра, а также сотрясения, происходящие от соприкосновения растений с человеком, животными или птицами, способствуют рассеиванию плоских, легких, с небольшими крыльями мерикарпиев. Они замедленно падают и рассеиваются обычно в радиусе от 60 до 150 см от растения; отдельные плодики встречаются на расстоянии до 3 м от плодоносящей особи.

Осыпавшиеся плоды прорастают только весной следующего года, независимо от сроков их созревания.

Все виды легко сорничают и быстро распространяются за пределы возделываемого участка, занимая обочины дорог, селясь по опушке леса, среди кустарников и вдоль водосточных канав.

Возраст растений не оказывает влияния на сроки наступления и прохождения отдельных фаз, в то время как метеорологические условия года существенно влияют на ритм их сезонного развития. Разрыв между датами начала фазы цветения в годы с ранним наступлением весны (1978-й) и в годы с холодной затяжной весной (1977-й) у борщевиков колеблется от 8 до 18 дней. Устойчивая солнечная погода в период роста репродуктивных побегов способствует зацветанию растений почти в те же сроки, что и при более раннем начале вегетации. Выпадение осадков задерживает созревание плодов на 7—12 дней; затяжная пасмурная погода в период осыпания плодов замедляет отмирание репродуктивного побега (например, у *H. lehmannianum* в 1973 г. — почти на 15 дней). Внезапное и резкое снижение температуры воздуха до $-5 \div -7$ °C способствует тому, что относительный покой наступает в более ранние сроки.

Длительность вегетационного сезона репродуктивных растений у видов *Heracleum* 169—206 дней. Аналогичные результаты были получены и для Ленинграда [191].

Из приведенных данных видно, что большинство борщевиков, согласно классификациям Е. В. Вульфа [110] и Н. А. Базилевской [33], следует отнести к растениям 1-й ступени интродукции, так как они в Ленинградской области проходят полный цикл развития, образуют жизнеспособные семена и дичают, расселяясь за пределы возделываемого участка. Это позволяет считать, что эти виды здесь натурализовались. Следует отметить, что некоторые виды борщевика натурализовались также в Москве [372], Киеве [511] и в Сыктывкаре [288].

ДИНАМИКА РОСТА ЛИСТЬЕВ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОБЕГОВ

В литературе неоднократно указывалось на то, что видам борщевика присущ интенсивный рост листьев; именно этим объясняется способность ряда из них накапливать большую зеленую массу к началу лета. Например, суточный прирост листьев *H. lehmannianum* в окрестностях Сыктывкара достигает 4.6—6.6 см [7], в Ленинградской области — 5 см [469]. По данным В. М. Рукаковой [380] и Э. М. Шумовой [566], некоторые виды *Heracleum* при выращивании их в Москве имеют два периода интенсивного роста.

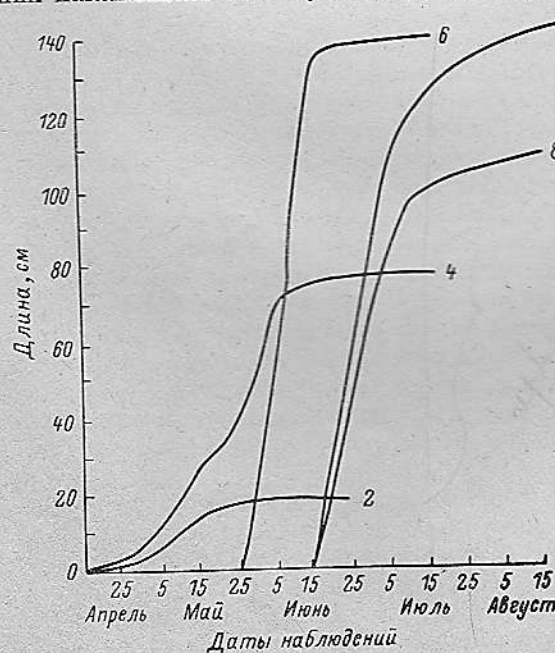


Рис. 7. Динамика роста листьев разного порядка *Heracleum sosnowskyi*.

2, 4, 6, 8, 10 — порядковые номера листьев.

По нашим наблюдениям, всем видам *Heracleum* присущи два периода интенсивного роста, чем обусловлено наличие у них двух генераций листьев. Первый период совпадает с весенне-летним (май—июнь—июль), а второй — с летне-осенним (август—сентябрь) сезонами. Первые ассимилирующие листья (1—3) развиваются одновременно. Они у всех видов наиболее мелкие по размерам, характеризуются коротким периодом и слабой гонкостью роста (рис. 7). Эти ли-

да, независимо от

пределы возделываемого леса, среди кус-

ения и прохождения года существенно начала фазы цветения с холодной 8 дней. Устойчивость способствует началу вегетации на 7—12 дней; замедление репродукции почти на 15 дней). —7 °С способные сроки.

растений у видов и для Лени-

ов, согласно классификации отнести к районной области пропашных и дичают, рассчитывают, что эти виды борщевика Сыктывкаре [288].

ов]

ам борщевика при способности ряда из пример, суточный рост *H. lehmannianum* в 4.6—6.6 см [7], в этой области — по данным В. М. Руденко и Э. М. Шумиловой некоторые виды *Heracleum* в выращивании их имеют два периода роста.

по наблюдениям, *Heracleum* присущи интенсивного роста в течение 15 дней генераций листьев. Период совпадает с вегетацией (май—июнь—июль) — с летней вегетацией (август—сентябрь) северо-западных ассимилирующих (1—3) развиваются. Они у всех видов более мелкие по сравнению с другими. Характеризуются коротким и слабой гонимостью (рис. 7). Эти ли-

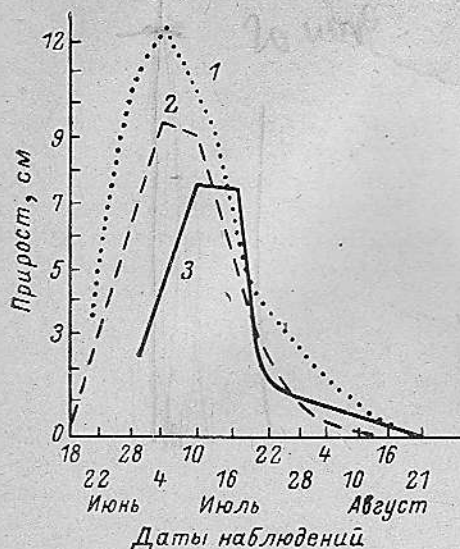


Рис. 8. Динамика среднего суточного прироста (за каждые 6 дней) 5-го листа видов рода *Heracleum*.

1 — *H. sosnowskyi*, 2 — *H. asperum*, 3 — *H. leskovii*.

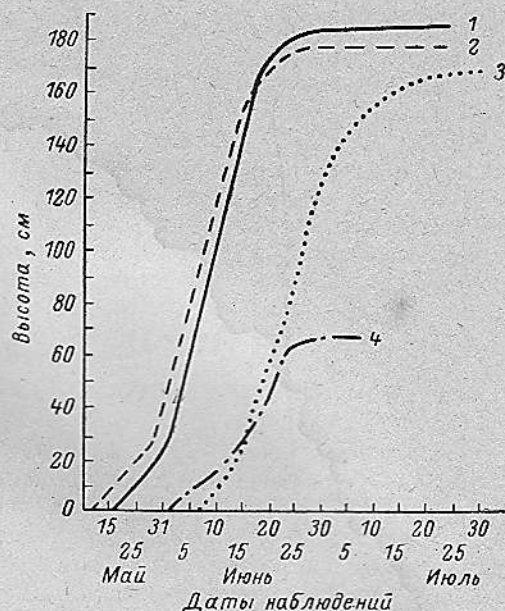


Рис. 9. Динамика роста репродуктивных побегов видов рода *Heracleum*.

1 — *H. lehmannianum*, 2 — *H. trachylova*, 3 — *H. ponticum*, 4 — *H. leskovii*.

стья достигают максимальных размеров через 20—25 дней после того, как растения тронулись в рост, и срок жизни их не превышает 50 дней. Последующие 2—8 листьев (первая генерация) наиболее крупные по размерам и отличаются более интенсивным ростом. В течение тех же 20—25 дней они достигают в 5—10 раз более крупных размеров, чем первые листья, затем в последующие 10—12 дней прирост у них происходит менее интенсивно (рис. 8). Длительность жизни этих листьев 60—70 дней. Последующие листья (второй генерации) всегда меньше по размерам, чем листья первой генерации, но темпы роста первых 2—3 листьев близки к таковым 4-го и 5-го листьев первой генерации, последующих — замедлены. Листья второй генерации уходят под снег в зеленом состоянии.

Длительность роста листьев виргинийских растений всегда больше таковой листьев репродуктивных особей на 10—25 дней.

Ход роста репродуктивных побегов у всех видов рода *Heracleum* происходит однолинейно (рис. 9). Максимальных размеров репродуктивный побег достигает к фазе цветения. В дальнейшем размеры его увеличиваются незначительно; у некоторых видов это происходит за счет прироста боковых ветвей 1-го порядка, которые иногда возвышаются над центральным зонтиком. В течение первых нескольких дней рост побега происходит медленно, так как в это время формируется типичный розеточный побег. В последующие 15 дней темпы роста побега резко увеличиваются, и у видов, например, секции *Pubescentia* среднесуточный прирост составляет 5—15 см.

Увеличение размеров репродуктивных побегов происходит за счет удлинения междоузлий. У растений с крупными репродуктивными побегами (виды секций *Heracleum*, кроме *H. carpaticum* и *H. ossethicum*, *Pubescentia*, *Villosa*) последние 2—3 междоузлия сильно укорочены и почти не развиваются. В результате этого верхние боковые побеги 1-го порядка располагаются на стебле супротивно или мутовчато. От каждого узла отходят цветоносные побеги 1-го порядка. Начало их развития у всех видов также происходит однолинейно: они появляются из пазушных почек одновременно. Ход роста этих побегов такой же, как у осевого побега. Интенсивный прирост побегов 1-го порядка начинается через 5—7 дней после начала их отрастания, но уже через 10—15 дней замедля-

ется. Максимальных размеров они достигают через 20—40 дней после того, как тронулись в рост.

К началу цветения борщевика имеют максимальное число наиболее крупных по размерам розеточных листьев, а также репродуктивный побег, достигший к этому периоду максимальных размеров. Число листьев в одной розетке, а также стеблевых листьев в этот период у разных видов колеблется от 3 до 8. У поликарпических особей число листьев всегда значительно больше, чем у монокарпических, так как они несут несколько вегетативных и репродуктивных побегов. Поэтому вполне естественно, что для получения максимального урожая зеленой массы следует скашивать борщевика в период начала цветения [89, 288, 541, и др.].

ХОД И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЦВЕТЕНИЯ

Распускание цветка у всех борщевиков происходит однотипно. Его ход достаточно полно освещен для отдельных видов борщевика в ряде работ [172, 390, 469, 559, 563]. Начинается распускание цветка с раскрытия одного за другим лепестков; одновременно происходит выпрямление тычиночных нитей, которые в бутоне находятся в согнутом состоянии, но иногда они выпрямляются раньше, чем откроются лепестки. Цветки всех видов с момента раскрытия бутонов вступают в мужскую фазу цветения, которая длится до опадения пыльников. Обычно уже к 8 ч утра тычиночные нити бывают выпрямлены и пыльники начинают растрескиваться. В течение 30—60 мин после растрескивания пыльники становятся пустыми, лепестки отгибаются вниз, по направлению к цветоножке, сморщиваются и опадают. Длительность мужской фазы 1.5—2 сут. Еще в конце мужской фазы (лепестки отогнуты к цветоножке) наступает женская, во время которой происходит удлинение столбиков пестика, постепенное расхождение их в разные стороны, а также выделение нектара. Через 2—3 сут после начала женской фазы происходит усыхание столбиков и одновременно разрастание завязи, что свидетельствует о завершении женской фазы. Последняя всегда на 10—30 ч более продолжительна, чем мужская. Из приведенных данных видно, что для цветков всех борщевиков, так же как и для многих видов зонтичных [360, 629], характерна протандрия.

Цветение начинается с цветков центрального зонтика и в базипетальной последовательности распространяется на цветки боковых зонтиков, первоначально 1-го, а затем 2-го и последующих порядков. Цветки в боковых зонтиках 1-го порядка распускаются только после окончания женской фазы цветения в цветках центрального зонтика. Цветение в боковых зонтиках 2-го порядка начинается после отцветания цветков в зонтиках 1-го порядка и т. д. Это свидетельствует о синхронности цветения. Первыми зацветают цветки в периферических (краевых) зонтиках наружного ряда, затем распускание цветков в зонтике и в зонтичках происходит центростремительно. Самыми последними распускаются центральные цветки, находящиеся в зонтичках центрального ряда.

Динамика распускания цветков в центральном и боковых зонтиках у всех видов борщевика однотипна. В качестве доказательства можно привести графики динамики цветения двух видов секции *Pubescentia* (рис. 10, 11), из которых видно, что у разных видов ход распускания не зависит от метеорологических условий, так как в дождливые, пасмурные и солнечные дни число распускающихся цветков почти одинаково. Начинается распускание цветков обычно с восходом солнца, но наиболее интенсивно оно идет от 4 до 8 ч утра: именно в этот период распускается основная масса (75—90%) цветков. В дневные часы, несмотря на повышение температуры, количество распустившихся цветков составляет 1—5%. В вечерние и ночные часы раскрываются только отдельные цветки. Эти данные свидетельствуют о том, что виды борщевика следуют отнести к группе растений с утренним типом распускания цветков [543].

Отцветание цветков в зонтиках и в зонтичках внутри зонтика происходит центробежно, т. е. в обратном распусканию цветков порядке. Первыми всегда засыхают и опадают лепестки цветков, расположенных во внутренних рядах

Количество распустившихся цветков, %

Рис. центр

1 — в среднем

зонтичных зонтиков в течение Длинна зонтичных зонтиков в ряду деленных Н. lehm в цветках боковых зонтиках

ЖИЗ

Наибольшее количество В. Т. двумя м. трифени сбора [3] за день вальность ства пол скливания после ра более 9% монатно после сб

0 дней после того,

о наиболее крупных
й побег, достигший
льев в одной ро-
дов колеблется от 3
ачительно большее,
тивных и репродук-
ения максимального
период начала цве-

однотипно. Его ход
а в ряде работ [172,
рытия одного за дру-
ночных питей, кото-
они выпрямляются
момента раскрытия
я до опадения пыль-
рямлены и пыльники
ескивания пыльники
правлению к цвето-
ой фазы 1.5—2 сут.
е) наступает женская,
а, постепенное расхо-
Через 2—3 сут после
одновременно разра-
ой фазы. Последняя
Из приведенных дан-
и для многих видов.

в базипетальной по-
тиков, первоначально
в боковых зонтиках
ия женской фазы
в боковых зонтиках
ах 1-го порядка и т. д.
и зацветают цветки
, затем распусканпе
ительно. Самыми по-
ся в зонтичках цент-

вх зонтиках у всех
ва можно привести
и (рис. 10, 11), из ко-
ит от метеорологиче-
е дни число распуска-
цветков обычно с вос-
до 8 ч утра: именно
тков. В дневные часы,
аспустившихся цвет-
аются только отдель-
виды борщевика сле-
скания цветков [543].
и зонтика происходит
ядке. Первыми всегда
во внутренних рядах

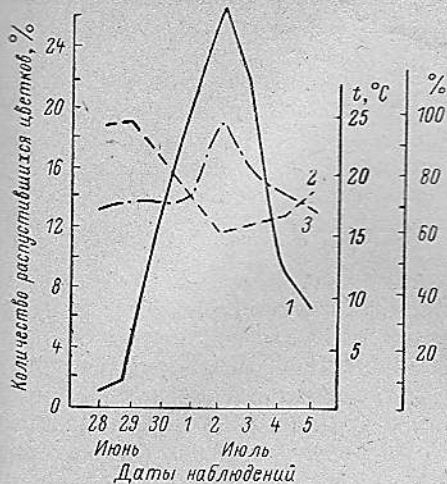


Рис. 10. Ход распускания цветков центрального зонтика у *Heracleum lehmannianum*.

1 — количество распустившихся цветков, 2 — среднесуточная температура воздуха, 3 — средняя относительная влажность воздуха.

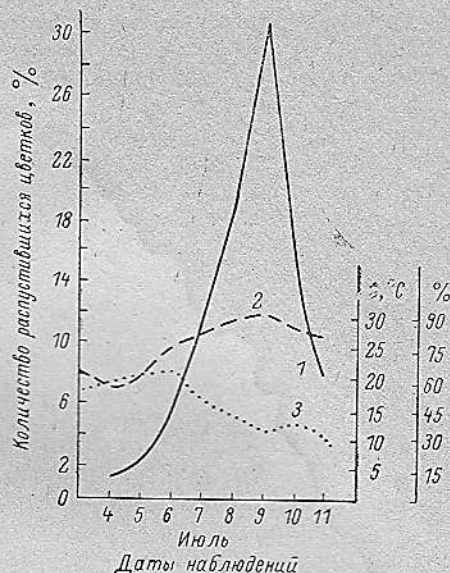


Рис. 11. Ход распускания цветков центрального зонтика у *Heracleum trachyloma*.

1 — число распустившихся цветков, 2 — среднесуточная температура воздуха, 3 — средняя относительная влажность воздуха.

зонтиков, последними — лепестки цветков краевых рядов. Сохранение крупных зигоморфных лепестков в периферическом ряду на протяжении всего периода цветения зонтика способствует посещению насекомых-опылителей в течение более длительного периода.

Длительность цветения отдельного цветка зависит от его расположения в зонтике. Продолжительность цветения цветков краевых зонтиков у всех видов равна длительности цветения всего зонтика. У разных видов борщевика длительность цветения центрального и боковых зонтиков 1-го и последующего порядков не зависит от возраста растений, но колеблется у каждого вида в определенных пределах. Так, согласно данным О. Т. Темирбекова [468] по *H. lehmannianum*, у 2- и 5-летних растений центральные зонтики находились в цветущем состоянии 7—8 дней, боковые зонтики 1-го порядка — 5—11 дней; боковые зонтики 2-го порядка — 4—11 дней. Аналогичные данные были получены и А. Журавым [173] для *H. trachyloma*.

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И ВОСПРИИМЧИВОСТЬ РЫЛЬЦА

Наиболее детальные исследования жизнеспособности пыльцы и восприимчивости рыльца проведены А. Журавым [173], О. Т. Темирбековым [468] и В. Т. Будяком [71]. Первые два автора изучили жизнеспособность пыльцы двумя методами: методом окрашивания пыльцы 1%-ным водным раствором трифенилтетразолия [159] и путем опыления цветков пыльцой разных сроков сбора [394]. Результаты исследования оказались однотипными. Так, до раскрытия бутона количество жизнеспособной пыльцы не превышало 4%; за день до распускания цветка оно увеличивалось на 39—40%, но количество полностью жизнеспособной пыльцы не превышало 5%. Максимальное количество полностью жизнеспособной пыльцы (до 79%) наблюдалось в момент растрескивания пыльников, но уже через 4 ч оно снижалось на 27—29%. Через 12 ч после растрескивания пыльников пыльца имела низкую жизнеспособность (не более 9%), а через 24 ч стала нежизнеспособной. Пыльца, хранившаяся при комнатной температуре в эксикаторе, становилась нежизнеспособной через 72 ч после сбора. По данным Будяка [71], пыльца *H. sosnowskyi*, хранившаяся

в холодильнике при низкой положительной температуре (2—4 °C) даже через 40 дней обладала высокой степенью фертильности (83,8%). В связи с вышеизложенным можно рекомендовать использовать для селекционных целей свежесобранную пыльцу не более чем через 9 ч после сбора или хранившуюся в холодильнике при низких положительных температурах.

Результаты исследований Жураева [173] и Темирбекова [468] свидетельствуют о том, что рыльца готовы к восприятию пыльцы тогда, когда пыльца этих цветков потеряла жизнеспособность. В течение 18 ч с момента созревания рылец их способность воспринимать пыльцу повышается до 98%, а затем очень быстро начинает снижаться и через 60—70 ч после раскрытия цветка составляет не более 2—3%. Эти данные еще раз подтверждают наличие протандрии у борщевиков.

Для всех борщевиков характерны полигамные соцветия [629], в которых встречаются обоеполые, функционально мужские и функционально женские цветки. Еще И. П. Манденова [292, 293] обратила внимание на то, что в боковых зонтиках цветки часто бесплодны. Позднее И. Б. Сандина [390], А. Жураев [173] и О. Т. Темирбеков [468] установили, что функционально обоеполые цветки имели нормально развитые тычинки и пестики. Функционально мужские цветки были с редуцированными пестиками (столбики недоразвиты или отсутствовали), а функционально женские — с редуцированными тычинками (они были в 2,5 раза короче нормально развитых тычинок, не разворачивались и не пылили). При попадании пыльцы на рыльца функционально мужских цветков оплодотворения и развития зародыша не происходило, хотя околоплодник разрастался. При попадании же пыльцы на рыльца функционально женских цветков наблюдалось их оплодотворение и завязывание семян.

У всех борщевиков в центральных и боковых зонтиках 1-го и последующих порядков находятся все три типа функциональных цветков, но их соотношение меняется в зависимости от положения зонтика. В центральных зонтиках число функционально обоеполых и функционально женских цветков превалирует над числом функционально мужских цветков, поэтому именно в них всегда завязывается максимальное количество жизнеспособных семян. В боковых зонтиках 1-го порядка функционально обоеполые цветки отсутствуют или имеется их небольшое количество (не более 3%); число функционально женских цветков всегда меньше числа функционально мужских цветков (на 2—77%). В боковых зонтиках 2-го и последующих порядков всегда находятся функционально мужские цветки (85—100%), иногда с примесью функционально женских. Распределение числа функционально разных типов цветков у различных видов борщевика является переменной величиной. Она колеблется у особой одного вида, выращенных в относительно равных условиях.

ОПЫЛЕНИЕ И ОПЫЛИТЕЛИ

Ряд исследователей [172, 173, 300, 390, 468, 559, 561] совершенно справедливо относят борщевики к перекрестноопыляемым растениям. Действительно, из-за резкого разграничения мужской и женской фазы у борщевиков возможно только перекрестное опыление между особями. Для успешного осуществления его необходимо, чтобы особи находились в разных фазах цветения, что и наблюдается в природе. Именно этим мы объясняем растянутость сроков цветения каждого вида. По мнению А. А. Марченко [300] и И. Б. Сандиной [390], основными опылителями *H. sosnowskyi* являются представители отрядов перепончатокрылых — Hymenoptera (пчела *Apis mellifera* и шмель *Bombus terrestris*), двукрылых — Diptera (мухи — *Calliphora uralensis* и *Lucilla caesar*) и жуков — Coleoptera. А. Жураев [172] высказал предположение, что насекомые из отряда перепончатокрылых в основном опыляют *H. trachyloma*, так как интенсивность их посещения связана с интенсивностью пыления пыльников. О. Т. Темирбеков [468] полагает, что основными опылителями *H. lehmannianum* являются перепончатокрылые и двукрылые насекомые, посещающие цветки в период прохождения ими мужской и женской фаз.

Мы присоединяемся к мнению Темирбекова по данному вопросу. По нашим

—4 °С) даже через
связи с вышеизло-
женных целей свеже-
анившуюся в холо-

а [468] свидетель-
гда, когда пыльца
момента созревания
98%, а затем очень
и цветка составляет
протандрии у бор-

[629], в которых
ионально женские
а то, что в боковых
Д. А. Жураев [173]
обоеполюе цветки
но мужские цветки
или отсутствовали),
ками (они были
лись и не пылили).
х цветков оплодо-
одник разрастался.
женских цветков

го и последующих
но их соотношение
ых зонтиках число
в превалирует над
них всегда завязи-
боковых зонтиках
т или имеется их
женских цветков
—77%). В боковых
нкционально муж-
женских. Распре-
личных видов бор-
обей одного вида,

вершено справед-
м. Действительно,
щевиков возможно
пешного осущест-
азах цветения, что
утость сроков цве-
Б. Сандиной [390],
и отрядов перепон-
ль *Bombus terro-*
и *Lucilla caesar*)
ожение, что насе-
H. trachyloma, так
ыления пыльников.
и *H. lehmannianus*
сецающие цветки
вопросу. По нашим

наблюдениям, перепончатокрылые посещают цветки с рассвета до ночи, но к 6 ч утра количество их посещений достигает максимума (60—63% от общего числа посетителей), а затем постепенно снижается. Двукрылые появляются на цветках также с рассветом, но к 6 ч утра число их посещений резко падает (до 15—18%) и только к 15 ч дня вновь возрастает (до 60%). Насекомые из отряда жесткокрылых и другие представители насекомых (клопы, бабочки и т. д.) являются сравнительно редкими посетителями цветков. Их число в утренние и дневные часы невелико (не более 11%). Наиболее длительное время (круглые сутки), находятся на цветках насекомые из отряда жесткокрылых, но они в основном поедают пыльцу. С опадением лепестков число посещений цветков насекомыми резко снижается. Первыми покидают цветки представители жесткокрылых, затем перепончатокрылых и самыми последними — представители двукрылых.

БОЛЕЗНИ И ВРЕДИТЕЛИ

Борщевики в культуре поражаются мучнистой росой, аскохитозом и цилиндроспориозом [97—99]. По данным И. Б. Сандиной [390], Х. Г. Кулиевой [256], П. П. Вавилова и А. А. Кондратьева [89], наиболее часто листья, соцветия и плоды повреждаются гусеницами борщевичной моли (*Depressaria heracleana*). Личинки многоядерного минера (*Phytomyza atricornis*) и борщевичной буровницы (*Acidia heraclei*) пробуравливают в толще листа извилистые ходы [390]. Входы и цветки повреждаются разными видами тли (*Siphocoryne pastipasaе*, *Aphis fabae*), пастерначным листовым комариком (*Macrolabis corrugaus*), а также блошками [146, 390]. По данным Т. А. Работнова [363], на лугах полевые мыши выгрызают корни *Heracleum sibiricum*.

По нашим наблюдениям, в Ленинградской области всходы уничтожаются личинками майского хруста, от тли и блошек они страдают мало. Основным вредителем почти всех борщевиков является борщевичная моль; гусеницы которой надгрызают цветоносы в период цветения растений, и соцветия в местах повреждения надламываются и усыхают. К сожалению, до сих пор не разработаны меры борьбы с этим злостным вредителем. Плоды наиболее часто поражаются аскохитозом и цилиндроспориозом, гифы этих грибов часто полностью разрушают эпидерму. Эндосперм плодов в местах естественного произрастания, а также в Ленинградской области выедают личинки борщевичной моли.