

## II. ВИДЫ, ИМЕЮЩИЕ В РЕПРОДУКТИВНОМ СОСТОЯНИИ ЖЕЛОБОВИДНО-ОКРУГЛЫЕ ЧЕРЕШКИ

*H. calcareum* (секция *Heracleum*). Черешки выполненные, ребристые, голые, с очень крупными, полулунной формы участками склеренхимы. Периферических проводящих пучков 16—18; центральные пучки (10) сгруппированы вокруг небольшой, неопределенной формы полости. Размеры сечения: 0.4 см выс., 0.3 см шир.

*H. ossethicum* (секция *Heracleum*). Черешки выполненные, голые, слабо ребристые. Периферических проводящих пучков 7—9, центральных — 2—3. Размеры сечения: 0.2 см выс., 0.2 см шир.

*H. apiifolium* (секция *Apiifolia*). Черешки голые, вытянутые в адаксиально-абаксиальном направлении, полые. Ребер и периферических проводящих пучков 10—12, центральный пучок один. Размеры сечения: 0.2 см выс., 0.1 см шир.

### А. РАСТЕНИЯ В ВИРГИНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ С ЖЕЛОБОВИДНЫМИ ЧЕРЕШКАМИ

*H. aconitifolium* (секция *Heracleum*). Черешки голые, с заметными ребрами. У виргинильных растений выполненные (ювенильное состояние) или полые (взрослое вегетативное состояние); полость неопределенной формы (до 0.3 см в диам.), выемка до 0.6 см шир. и 0.3 см глуб. Размеры сечения: 0.9—1.2 см выс., 0.6—0.8 см шир. Ребер и периферических пучков 12—14, центральных пучков 10—12; последние окружают полость. У репродуктивных растений число полостей 1—5, выемка до 0.4 см шир. и глуб. Размеры сечения: 1.0—1.5 см выс., 1.0—1.4 см шир. Ребер и периферических пучков 14—32; центральные пучки (12—37) расположены в 2 круга; внутренний — вокруг каждой полости, наружный — между периферическими пучками.

*H. ponticum* (секция *Heracleum*). Черешки полые, голые, с крупной полостью, вокруг которой расположены центральные проводящие пучки. У виргинильных особей выемка до 0.4 см шир. и глуб., ребер и периферических проводящих пучков 14—16, центральных пучков 11—13, полость до 0.7 см диам. Размеры сечения: 0.5—0.6 см выс. и до 0.8 см шир. У репродуктивных особей ребер и периферических пучков 13—20, округлая полость до 0.8 см диам. Размеры сечения: 0.7—0.9 см выс., 0.8—1.0 см шир.

*H. palmatum* (секция *Heracleum*). В нашем распоряжении были только виргинильные особи двух возрастных состояний (ювенильное и имматурное), что позволило нам предположить, что особи в репродуктивном состоянии будут иметь черешки желобовидно-округлой формы. Черешки у данного вида голые или опушены сидячими игловидными короткими волосками, встречающимися по ребрам. Выемка до 0.1 см шир. и глуб. Ребер и периферических проводящих пучков 12—13, центральных пучков 6. У ювенильных особей черешки выполненные, центральные пучки не равны между собой (4 крупных и 2 мелких). У имматурных особей черешки полые (полость неопределенной формы, до 0.3 см диам.); центральные пучки, равные по размерам, расположены вокруг полости. Размеры сечения 0.9—0.11 см выс., 0.7—0.8 см шир.

*H. pastinacifolium* (секция *Wendia*). Черешки виргинильных особей выполненные, голые; ребер и периферических проводящих пучков 9—10, центральных пучков 3—5, выемка хорошо заметна. Размеры сечения: 0.5 см выс., 0.4—0.5 см шир.

*H. roseum* (секция *Wendia*). Черешки виргинильных особей выполненные, голые; ребер и периферических проводящих пучков у них 5—7 (едва заметные), центральных пучков 1—3, выемка хорошо заметна. Размеры сечения: 0.2 см выс. и шир. У репродуктивных особей черешки полые (полость неопределенной формы, боковая); ребер 11—13; центральных пучков 9, из которых один крупный пучок окружает все остальные. Размеры сечения: 0.4 см выс. и шир.



*H. mandenovae* (секция *Heracleum*). Черешки опушены редкими игловидными длинными волосками, встречающимися по ребрам. Ребра слабо выступающие. Центральные пучки сгруппированы вокруг сердцевидной полости. Черешки виргинильных растений имеют равное число (16—18) ребер, периферических и центральных проводящих пучков. Полость у них с нечетко определенными границами, в сечении округлая. Вокруг нее в один ряд располагаются центральные пучки. Размеры сечения: 0.9—1.1 см выс., 0.8—1.0 см шир. У репродуктивных особей ребер 20—22, периферических проводящих пучков 22—24; центральные пучки сгруппированы вокруг сердцевидной формы полости в 2 круга, из которых внутренний неполный. Размеры сечения: 1.4—1.6 см выс., 1.3—1.4 см шир.

*H. colchicum* (секция *Heracleum*). Черешки голые или опушены по ребрам сидячими игловидными короткими и длинными волосками. Ребра слабо выступающие. У ювенильных особей черешки желобовидные, выполненные, у взрослых вегетативных — с одной или двумя небольшими, неопределенной формы и размеров полостями. Ребер и периферических проводящих пучков 11—13; центральные пучки вытянуты в один ряд в адаксиально-абаксиальном направлении. У репродуктивных растений черешки полые (полость неопределенной формы и размеров). Ребер и периферических пучков 15—22, центральных пучков 13—18; последние разбросаны хаотично вокруг полости. На абаксиальной стороне под каждым из крупных участков колленхимы находятся по 2 периферических проводящих пучка. Размеры сечения: 2.0—2.2 см выс., 1.8—1.9 см шир.

*H. dissectum* и *H. barbatum* (секция *Heracleum*) имеют однотипные по анатомическому строению черешки, густо опушенные сидячими игловидными короткими и длинными волосками, находящимися на слабо выступающих ребрах. У ювенильных особей черешки желобовидные, выполненные. У взрослых вегетативных особей в них имеется несколько небольших, неопределенной формы и размеров полостей; ребер и периферических проводящих пучков 11—13, центральных пучков 7—9. Размеры сечения: 0.7—0.8 см выс., 1.1—1.2 см шир. У репродуктивных особей ребер 11—15, периферических проводящих пучков 17—20 (крупные располагаются под ребрами, а мелкие — между ними); центральных пучков 9—15, они сгруппированы вокруг полости в один ряд. Размеры сечения: 1.3—1.5 см выс. и шир. Эти данные совпадают со сведениями, опубликованными ранее [147].

*H. asperum* (секция *Heracleum*). Черешки полые (полость неопределенной формы и размеров), со слабо заметными ребрами, опушенными сидячими шиповидными волосками. Центральные пучки окружают полость и находятся на участках сердцевины, заходящих в полость. У виргинильных растений черешки с 11—15 ребрами, периферических пучков 13—17, центральных — 10—12. Размеры сечения: 1.3—1.4 см выс., до 1.5 см шир. У репродуктивных особей ребер 15—19, периферических проводящих пучков 17—21, центральных — 25—27. Размеры сечения: 1.8—2.0 см выс., 1.6—2.4 см шир.

*H. lehmannianum* (секция *Pubescentia*). Черешки опушены длинными игловидными волосками на подставке. Ребра хорошо заметны. Число их равно числу периферических проводящих пучков (8—10). У виргинильных особей хорошо заметна выемка, полость неопределенной формы и размеров (до 0.2 см diam.), вокруг нее сгруппировано 10—15 центральных пучков. Размеры сечения: 2.8—3.1 см выс., 2.3—2.6 см шир. У репродуктивных особей периферических проводящих пучков 39—41, центральных — 27—29; последних 2 круга, из которых внутренний, расположенный вокруг округлой полости (до 1.6 см diam.), наружный (6 пучков) — только с адаксиальной стороны. Размеры сечения: 2.9—3.2 см выс., 3.0—3.2 см шир.

*H. trachyloma* (секция *Pubescentia*). Анатомическая структура черешков (в поперечном сечении) сходна с таковой предыдущего вида, но они еще опушены сидячими длинными игловидными волосками. У виргинильных особей имеется большая полость (до 2.0 см diam.), периферических и центральных пучков до 31. Размеры сечения: 1.3—1.8 см выс., 1.2—1.6 см шир. У репродук-



тивных особей черешки слегка сжаты в адаксиально-абаксиальном направлении. Периферических проводящих пучков до 36, центральных — до 40; последние сгруппированы в 2 круга, наружный с абаксиальной стороны неполный, из 5 пучков; полость до 2.7 см диам. Размеры сечения: 2.7—2.9 см выс., 3.2—3.4 см шир.

*H. sommieri* (секция *Pubescentia*). Черешки голые. Число ребер, периферических и центральных проводящих пучков равное (до 29). У репродуктивных особей центральные пучки сгруппированы в один круг вокруг полости (до 0.9 см диам.). Размеры сечения: 1.3—1.5 см выс., 1.3—1.6 см шир. У виргинильных — по 13 ребер, периферических и центральных проводящих пучков, а также размеры полости (до 0.5 см) и сечения (1.0—1.3 см выс., 1.0—1.5 см шир.) меньше, чем у репродуктивных особей.

*H. pubescens* и *H. circassicum* (секция *Pubescentia*) имеют сходное строение черешков (в поперечном сечении). Они опушены сидячими игловидными короткими и длинными, а также бородавчатыми и игловидными волосками на подставках. У виргинильных особей полость неопределенной формы (до 1.2 см диам.); число ребер и периферических (до 17), а также центральных (до 15) проводящих пучков всегда меньше, чем у репродуктивных особей. У последних ребер и периферических проводящих пучков до 27, центральных пучков до 48; они сгруппированы вокруг полости (диам. до 1.9 см) в 2 круга, из которых наружный (14—16 пучков) — только с абаксиальной стороны. Размеры сечения: 2.9—3.2 см выс., 3.4—3.5 см шир. Черешки слегка сплюснуты в адаксиально-абаксиальном направлении.

*H. stevenii* (секция *Villosa*). Черешки опушены редкими сидячими шиповидными волосками. Число ребер и периферических проводящих пучков равное. Имеется слабо заметная выемка. У виргинильных растений черешки выполненные. Размеры сечения: 0.8—1.2 см шир. и выс. Ребер 28—32, центральных пучков 29—35; в центре находятся 5 проводящих пучков, вытянутых в адаксиально-абаксиальном направлении, вокруг которых расположены в 2 круга остальные проводящие пучки. Черешки репродуктивных растений выполненные или в центре их имеется полость неправильной формы, вытянутая в адаксиально-абаксиальном направлении. Ребер 34—50, центральных пучков 43—58; последние располагаются вокруг 3 пучков, вытянутых в адаксиально-абаксиальном направлении (выполненные черешки) или вокруг полости. Размеры сечения: 1.7—1.9 см выс., 2.5—2.7 см шир.

*H. leskovii* (секция *Villosa*). Черешки выполненные, опушены сидячими шиповидными и на подставках длинными игольчатыми волосками. Число ребер и периферических проводящих пучков равное. У виргинильных особей последних 18—20, центральных пучков 19—23. Размеры сечения: 0.8—0.9 см выс., 0.7—0.8 см шир. На адаксиальной стороне хорошо заметна выемка. У репродуктивных особей ребер 25—31, центральных пучков 31—35. Размеры сечения: 1.2—1.4 см выс., 1.1—1.2 см шир.

### III. ВИДЫ, ИМЕЮЩИЕ В РЕПРОДУКТИВНОМ СОСТОЯНИИ ОКРУГЛЫЕ ЧЕРЕШКИ

#### А. РАСТЕНИЯ В ВИРГИНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ С ЖЕЛОБОВИДНО-ОКРУГЛЫМИ ЧЕРЕШКАМИ

*H. voroschilovii* (секция *Heracleum*). Черешки ювенильных растений выполненные, с широкой выемкой (до 0.3 см), опушены сидячими конусовидными волосками. Ребер 9—11, периферических проводящих пучков 10—12, центральных — 3—4. Размеры сечения: 0.9—1.2 см выс., 0.5—0.7 см шир. Черешки репродуктивных особей полые, полость округлая, крупная (до 0.5 см диам.); вокруг нее и на участках сердцевины, заходящих в полость, беспорядочно разбросаны центральные проводящие пучки (23—27). Ребер 17—19, периферических пучков 20—22. На адаксиальной стороне под крупным участком коллен-



химы находятся 2 проводящих пучка. Размеры сечения: 1.6—1.7 см выс., 1.2—1.3 см шир.

*H. carpaticum* (секция *Heracleum*). Черешки полые, опушенные сидячими бородавчатыми волосками. У виргинильных особей — с сильно выступающими ребрами, число которых равно числу периферических проводящих пучков (10—11); центральные пучки (3) расположены вокруг полости. На адаксиальной стороне находится крупный участок колленхимы. Размеры сечения: до 0.4 см выс. и шир. У репродуктивных растений ребер и периферических проводящих пучков 13—15, ребра менее выступающие; центральные пучки (5—6) сгруппированы (в большинстве) на участке сердцевины, вдающейся в полость. На адаксиальной стороне имеется крупный участок колленхимы. Размеры сечения: до 0.5 см выс., 0.6 см шир.

*H. cyclocarpum* (секция *Heracleum*). Черешки опушены длинными, игловидными, на подставках волосками, расположенными иногда попарно по ребрам и между ребрами. Число ребер и периферических проводящих пучков равное. У виргинильных особей периферических проводящих пучков 7—9, центральных (более мелких размеров, чем периферические) — 6—8; последние расположены вокруг намечающейся полости неправильной формы. Размеры сечения: 0.8—0.9 см выс. и шир.; выемка хорошо заметна (0.2 см шир., 0.1 см глуб.). У репродуктивных особей периферических проводящих пучков 25—29, центральных — 29—33; последние сгруппированы вокруг округлой крупной (до 1.2 см диам.) полости. Размеры сечения: до 0.3 см выс., до 3.2 см шир.

*H. moellendorffii* (секция *Heracleum*). Черешки голые, со слабо развитыми ребрами. Число ребер, периферических и центральных проводящих пучков равное; центральные пучки расположены вокруг округлой (до 0.4 см диам.) полости. Размеры сечения: до 1.1 см выс., 0.9—1.0 см шир.

*H. dulce* (секция *Heracleum*). Черешки голые, седва заметными ребрами. Число ребер и периферических проводящих пучков равное между собой (18—22); центральные пучки (20—24) сгруппированы вокруг округлой полости (0.8—1.3 см диам.); на адаксиальной стороне имеются 2 дополнительных проводящих пучка, расположенных между ребрами. Размеры сечения: 1.2—1.4 см выс., 1.2—1.9 см шир.

*H. mantegazzianum* и *H. grossheimii* (секция *Pubescentia*) имеют сходное строение черешков (в поперечном сечении). Черешки опушены короткими волосками на подставках, расположенными по слабо выступающим ребрам. У виргинильных особей ребер и периферических проводящих пучков 19—21; центральные пучки сгруппированы в 2 круга, из которых внутренний (18—20 пучков) окружающий полость (до 1.1 см диам), полный, наружный — неполный (4 пучка с адаксиальной и 3 пучка с абаксиальной стороны). Размеры сечения: 2.0—2.3 см выс., 2.2—2.4 см шир. У репродуктивных особей на адаксиальной стороне имеется килевидный вырост. Под ним находится крупный участок колленхимы, под которым расположены 2 небольших периферических проводящих пучка; число последних достигает 32—34. Центральные проводящие пучки сгруппированы в 2 круга вокруг полости (до 1.2 см диам.); наружный круг пучков (7—9) — только с абаксиальной стороны. Размеры сечения: 2.5—2.8 см выс., 2.6—2.9 см шир.

*H. antasiaticum* (секция *Villosa*). Черешки опушены сидячими редкими шиповидными волосками. У виргинильных растений черешки выполненные, с едва заметной выемкой; ребер и периферических проводящих пучков 13—15, центральных пучков 14—16; в центре находятся несколько слитных пучков, расположенных в ряд, вытянутый в адаксиально-абаксиальном направлении. Размеры сечения: 0.9—1.1 см выс., 1.0—1.1 см шир. У репродуктивных растений черешки полые (с несколькими неопределенной формы и размеров полостями); ребер 23—25, периферических пучков 23—26, центральных — 50—68, встречаются одиночные слитные пучки. Размеры сечения: 2.0—2.2 см выс., 1.8—2.0 см шир.



Б. РАСТЕНИЯ В ВИРГИНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ  
С ЖЕЛОБОВИДНО-ОКРУГЛЫМИ ИЛИ ОКРУГЛЫМИ ЧЕРЕШКАМИ

*H. wilhelmsii* и *S. sosnowskii* (секция *Pubescentia*) имеют сходное строение черешков (в поперечном сечении). Последние опушены по ребрам сидячими игловидными короткими и длинными волосками, а также бородавчатыми и игловидными волосками на подставках. Они слегка сплюснуты в адаксиально-абаксиальном направлении. Периферические и центральные проводящие пучки многочисленные; последние располагаются вокруг крупной полости в 2 круга, из которых наружный — неполный только с абаксиальной стороны. У *H. wilhelmsii* периферических пучков до 39, центральных — до 50, полость до 1.6 см diam. У *H. sosnowskii* периферических проводящих пучков до 50, центральных — до 56. С адаксиальной стороны имеется килевидный выступ. Размеры сечения: 2.6—2.8 см выс., 2.6—2.7 см шир.

В. РАСТЕНИЯ В ВИРГИНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ  
С ОКРУГЛЫМИ ЧЕРЕШКАМИ

*H. scabrum* (секция *Villosa*). Черешки опушены редкими сидячими шиповидными волосками. Число ребер и периферических проводящих пучков равное, центральные пучки крупнее периферических. У виргинильных растений черешки компактные. Размеры сечения: 0.5—0.7 см выс., 0.4—0.5 см шир. Ребер 15—17; центральных пучков 8—9, из них 5 вытянуты в один ряд в адаксиально-абаксиальном направлении, а остальные расположены между ними и периферическими пучками. Черешки репродуктивных особей сплюснуты с боков в адаксиально-абаксиальном направлении, полые (полостей несколько, небольших, неправильной формы). Ребер 21—23; центральных пучков 11—13, они группируются вокруг полостей. Имеются слитные пучки. Размеры сечения: 1.1—1.4 см выс., 0.9—1.1 см шир.

*H. grandiflorum* (секция *Villosa*). Черешки выполненные, голые, число ребер и периферических проводящих пучков равное. У виргинильных особей ребер 9—12; центральных пучков 3; последние вытянуты в один ряд в адаксиально-абаксиальном направлении. Размеры сечения: 0.4—0.5 см выс., 0.5 см шир. У репродуктивных особей ребер и периферических проводящих пучков 16—19, центральных пучков 13—15. Размеры сечения: 0.6 см выс. и шир.

*H. nanum* (секция *Villosa*). Черешки опушены редкими длинными волосками на подставках, расположенными по ребрам. У виргинильных особей ребер и периферических проводящих пучков 16—18, центральные пучки расположены в 2 ряда: наружный ряд состоит из 11—13 пучков, находящихся между периферическими пучками, внутренний — из 3 пучков, вытянутых в адаксиально-абаксиальном направлении. У репродуктивных особей черешки килеватые. Ребер и периферических проводящих пучков 22—26; центральные пучки расположены в 3 ряда, из которых наружный неполный (2 пучка), следующий ряд состоит из 12—14 пучков и в центре расположены 5 пучков. Размеры сечения: 1.7 см выс., 1.6 см шир.

Полученный нами материал часто расходится с данными Г. С. Кикнадзе [202]. Мы объясняем это тем, что автор имел в своем распоряжении только гербарный деформированный материал и не принимал во внимание возрастное состояние растений. В то же время они вполне согласуются с данными Рейхарда [667], Веленовского [688], Л. Е. Гусак и Л. К. Сафиной [147].

Все виды борщевика по типу черешков у репродуктивных растений можно разбить на 3 группы. Первая характеризуется наличием желобовидных черешков (2 вида из секции *Heracleum*, 4 — из секции *Wendia* и один — из секции *Apiifolia*). Вторая группа объединяет виды, имеющие желобовидно-округлые черешки (10 видов из секции *Heracleum*, 5 — из секции *Pubescentia*, 2 — из секции *Villosa*, 2 — из секции *Wendia* и один — из секции *Apiifolia*). Третья группа включает виды, имеющие округлые черешки (5 видов из секции *Heracleum*, 4 — из секции *Pubescentia* и 4 — из секции *Villosa*). У некоторых видов (*H. barbatum* и *H. dissectum*, *H. circassicum* и *H. pubescens*, *H. mantegazzianum* и *H. gros-*

*sheimii*) черешки имеют анатомическую близость. Все виды имеют криптические черешки с явными [459].

Несмотря на то, что у некоторых видов лишь в качестве исключения встречается только 2 типа по нашему мнению.

Полученный материал в эволюции в виде, но разницей в организации может быть и Исходя из этого, мы считаем, что желобовидные черешки представляют

возможность. Каждому типу развития (I-рианта (подтип б, а в я

При переборе наблюдается тенденция к периферическому исходу сокращению центральных пучков и более крупных по форме выполненных пучков (положением данных мы на основании в онтогенезе Л. К. Сафиной и Л. К. Сафиной черешков *H.*

Существуют различные признаки за исходный тип Веленовский [1] принял за исходный тип пучков. Г. С. Кикнадзе [202] представители различных групп подтверждают точность

В секции *H.* только 2 вида: секция характеризуется наличием полости в состоянии черешков в виргинильном (в килевидными.



сходное строение ребрам сидячими родавчатыми и игты в адаксиально-проводящие пучки полости в 2 круга, стороны. У *H. wil-* . полость до 1.6 см 50, центральных — . Размеры сечения:

ми сидячими шипо- щих пучков равное, льных растений че- —0.5 см шир. Ребер ряд в адаксиально- у ними и перифери- уты с боков в адак- только, небольших, 11—13, они группи- еры сечения: 1.1—

голые, число ребер льных особей ребер ряд в адаксиально- выс., 0.5 см шир. щих пучков 16—19, . и шир. длинными волосками льных особей ребер пучки расположены дихся между перифе- тых в адаксиально- черешки килеватые. альные пучки распо- следующий ряд со- в. Размеры сечения:

Г. С. Кикнадзе [202]. ни только гербарный возрастное состояние ыми Рейхарда [667],

ных растений можно желобовидных череш- и один — из секции желобовидно-округлые *descentia*, 2 — из сек- *ifolia*). Третья группа из секции *Heraclium*, оторых видов (*H. bar-* *tegazianum* и *H. gros-*

*sheimii*) черешки имели аналогичное или сходное (*H. wilhelmsii* и *H. sosnowskyi*) анатомическое строение. Такое сходство может быть объяснено филогенетической близостью видов или тем, что часть из них не являются самостоятельными. Все виды из приведенных пар (кроме *H. circassicum* и *H. pubescens*) являются криптическими. Мы полагаем, что наличие у этих пар аналогичных по строению черешков свидетельствует в пользу тех авторов, которые не признали самостоятельными *H. barbatum* [102, 251, 419], *H. grossheimii* [421, 459] и *H. sosnowskyi* [459].

Несмотря на обнаруженное сходство в анатомическом строении черешков у некоторых видов *Heraclium* петиолярные признаки могут быть использованы лишь в качестве дополнительных при их диагностике. У представителей секции *Heraclium* встречались черешки всех 3 типов, во всех остальных секциях — только 2 типов. Наличие в одной секции видов с разными типами черешков, по нашему мнению, свидетельствует о разном эволюционном уровне их развития.

Полученный материал позволяет сделать предположение о направлении эволюции в роде *Heraclium*. Особенности строения черешков растений одного вида, но разных возрастных состояний, дают возможность выявить черты более низкой организации, чем имеющиеся у растений во взрослом состоянии, и это может быть истолковано как частичное повторение в онтогенезе филогенеза [213]. Исходя из этих позиций и проанализировав полученные нами материалы, мы считаем, что наиболее примитивным типом черешка в роде *Heraclium* является желобовидный выполненный черешок с V-образным расположением периферических проводящих пучков. Все остальные отмеченные нами типы черешков представляют собой производные этого типа (рис. 15).

Возможных путей эволюции черешка в роде *Heraclium* оказалось 12 (рис. 15). Каждому типу черешков (A—B) соответствует определенный этап (уровень) развития (I—III). В пределах каждого типа черешков встречаются по 3 варианта (подтипа) черешков (a—e), из которых подтип a всегда более подвинут, чем b, a e является наиболее совершенным подтипом.

При переходе растений из виргинильного в репродуктивное состояние наблюдается тенденция к увеличению диаметра черешка, числа ребер, а также периферических и центральных проводящих пучков. Одновременно с этим происходит сокращение глубины и ширины желобка, упорядочение расположения центральных проводящих пучков, образование полостей более крупных размеров и более правильной формы или, наоборот, появление небольших, неправильных по форме полостей. Таким образом, намечается переход от желобовидных выполненных черешков с V-образным расположением периферических проводящих пучков (тип IАa) к округлым, внутри полым черешкам с O-образным расположением периферических проводящих пучков (тип IIIBe). Аналогичные данные мы нашли в работе Е. В. Тюриной [482], которая проследила за изменениями в онтогенезе черешков листьев 2 видов *Peucedanum*, и в работе Л. Е. Гусак и Л. К. Сафиной [447], изучивших анатомические особенности в онтогенезе черешков *H. dissectum*.

Существуют два противоположных мнения о направлении эволюции петиолярных признаков. Одно из них высказал Рейхард [667], который признал за исходный тип черешка желобовидный. Точку зрения Рейхарда поддержали Веленовский [688], В. М. Раменская [370] и С. Г. Тамамшян [458]. Хэр [616] принял за исходный тип черешок с O-образным расположением проводящих пучков. Г. С. Кикнадзе [202] и В. Н. Тихомиров [477] считают, что древнейшие представители зонтичных «должны были иметь округлые черешки с круговым расположением проводящих пучков. . .» (с. 12). Полученные нами данные подтверждают точку зрения Рейхарда и его последователей.

В секции *Heraclium* наиболее примитивный тип организации черешка имели только 2 вида: *H. sibiricum* и *H. sphondylium*. Для большинства видов (10) этой секции характерно наличие желобовидно-округлых черешков с неоформившейся полостью. В то же время встречались виды (3) с округлыми черешками, имеющими округлую полость, и, кроме того, виды, у которых в репродуктивном состоянии черешки были желобовидно-округлыми и даже округлыми, а в виргинильном (в ювенильном и даже во взрослом вегетативном состоянии) — желобовидными.



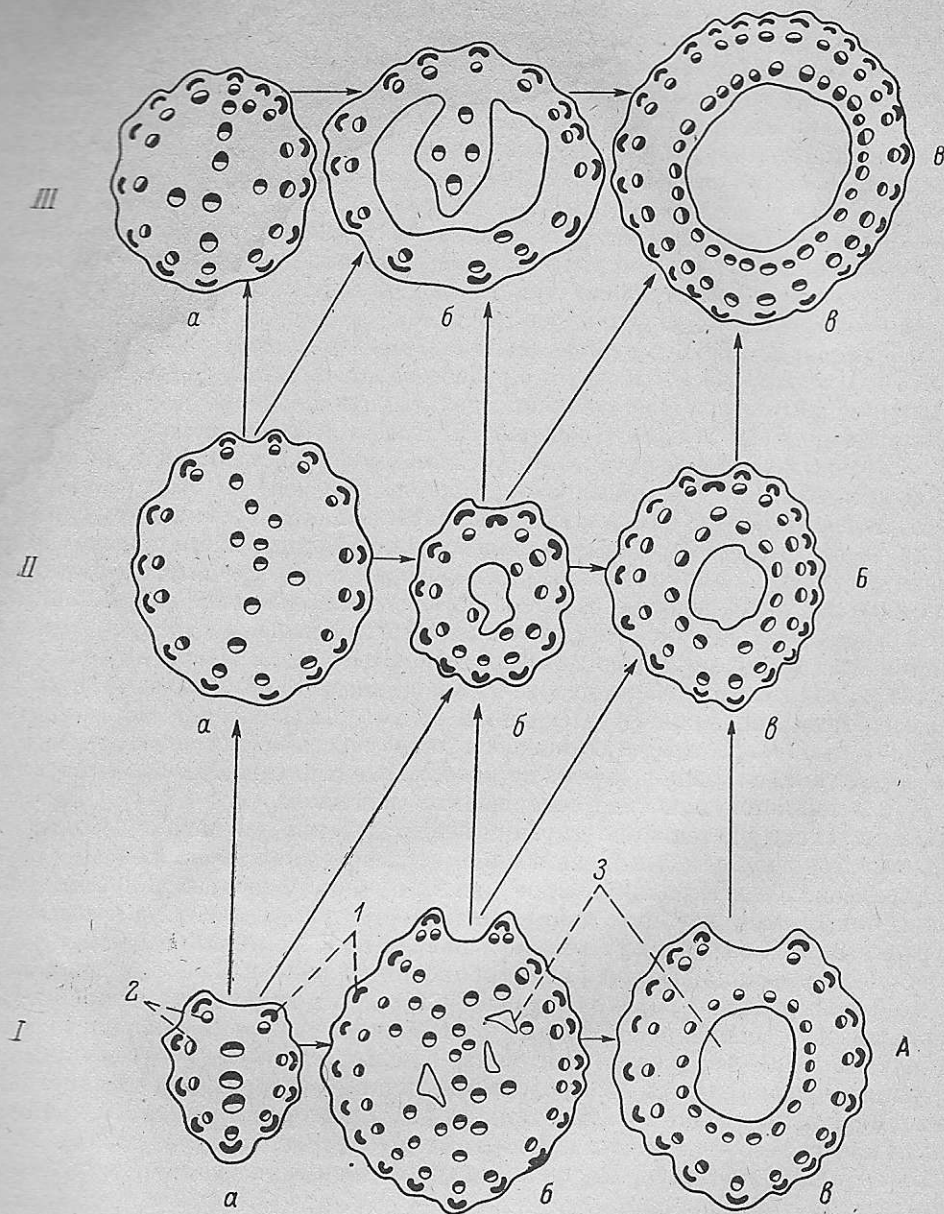


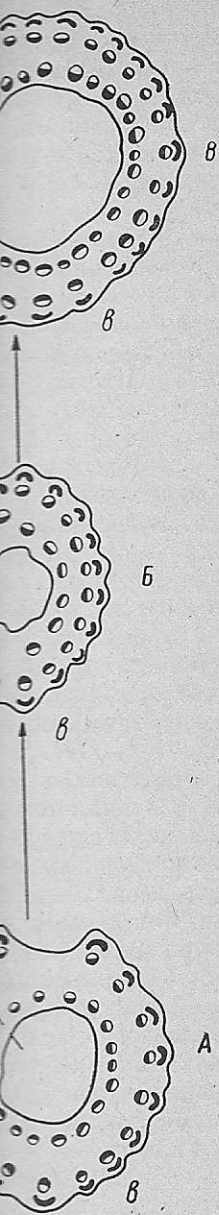
Рис. 15. Эволюция строения черешка у видов рода *Heracleum*.

Типы черешка: А — желобовидный, Б — желобовидно-округлый, В — округлый; а — выполненный, б — с формирующейся полостью, в — с округлой полостью. Этапы (уровни) эволюционного развития: I — первый, II — второй, III — третий. 1 — участки колленхимы; 2 — проводящие пучки; 3 — полость. Стрелкой показаны направления возможных путей эволюции.

Все же в пределах секции *Heracleum* можно проследить 2 линии развития. Одна из них включает в себя близкородственные виды с простыми листьями — *H. palmatum*, *H. aconitifolium*, *H. ponticum*, *H. cyclocarpum*, *H. carpaticum*. Все эти виды, кроме последних двух, находятся на II этапе развития, но из них *H. ponticum* является более подвинутым, о чем свидетельствует наличие сформированной округлой полости в черешках данного вида. Предки двух первых, очевидно, имели выполненные желобовидные черешки, которые сохранились у этих видов только в виргинильном состоянии. Причем *H. aconitifolium* и *H. ponticum* близки по анатомическому строению черешков к *H. mandenovae*, находящемуся тоже на II этапе развития, но несущему тройчатосложные листья. *H. cyclocarpum* и *H. carpaticum* находятся на III этапе эволюционного развития.

Первый из 1  
секции *Pube*  
ющими пери  
Вторая л  
и перистосл  
*H. calcareum*  
*H. dorffii*, *H. du*  
первые два,  
К этим видам  
с *H. asperum*  
этапе разви  
к *H. moellena*  
ного развити  
ложение в это  
пучки в его  
*Villosa* и у 2  
В секции *P*  
видно-округл  
лую полость;  
стоянии жело  
приобретает ф  
лист [454]. Во  
черешки. Они  
как для них х  
дящих пучков,  
секции состав  
вития группы  
тех же этапах  
Виды секци  
только у *H. ste*  
леводной трещ  
они представля  
находится на I  
от более древни  
(в поперечном  
полненные, с м  
ками). Среди ви  
лестья, а остал  
более древние  
сущие первым  
имеют простые  
Для видов со сл  
ральных провод  
Эти данные на  
сложными лист  
лестьями.  
В подроде *W*  
ленные черешки,  
по анатомически  
В пределах этой  
ания черешков.  
*lanii* и *H. albovii*  
ных центральных  
направлении; чер  
*H. sibiricum* и *H.*  
ним состоянии. В  
имела центральн  
той-то степени на  
*H. roseum*, для ко  
ших пучков в оди





а *Heracleum*.  
 1 — округлый; а — выполнен-  
 (уровни) эволюционного раз-  
 2 — проводящие пучки; 3 —  
 эволюции.

ить 2 линии развития.  
 простыми листьями —  
*argum*, *H. carpathicum*.  
 же развития, но из них  
 ствует наличие сформи-  
 Предки двух первых,  
 которые сохранились  
 ичем *H. aconitifolium*  
 шков к *H. mandenovae*,  
 ойчатосложные листья.  
 олюционного развития.

Первый из названных видов обнаруживает близость с *H. ponticum* и с видами секции *Pubescentia*, находящимися на II этапе эволюционного развития, но имеющими перистосложные листья (*H. lehmannianum*, *H. trachyloma*).

Вторая линия развития видов в секции *Heracleum* включает виды с тройчато- и перистосложными листьями: *H. sibiricum*, *H. sphondylium*, *H. ossethicum*, *H. calcareum*, *H. colchicum*, *H. barbatum*, *H. dissectum*, *H. asperum*, *H. moellendorffii*, *H. dulce* и *H. voroschilovii*. В этой группе наиболее древними являются первые два, сохранившие в репродуктивном состоянии желобовидные черешки. К этим видам особенно близок *H. colchicum*, у которого прослеживаются связи с *H. asperum* и *H. dissectum*, находящимися уже на следующем эволюционном этапе развития. *H. dissectum* по анатомическому строению черешков близок к *H. moellendorffii*, *H. dulce* и *H. voroschilovii*, достигшим III этапа эволюционного развития. Следует отметить, что *H. voroschilovii* занимает обособленное положение в этом ряду, так как в отличие от всех видов данной секции центральные пучки в его черешках разбросаны, как это имеет место у всех видов секции *Villosa* и у 2 видов из подрода *Wendia*.

В секции *Pubescentia* почти в равных соотношениях находятся виды с желобовидно-округлыми и округлыми черешками, имеющими сформированную округлую полость; для всех видов характерно наличие во взрослом вегетативном состоянии желобовидно-округлых черешков. Благодаря полости черешок листа приобретает форму полого цилиндра, который способен поддерживать громадный лист [454]. Все виды этой секции имеют сходные по анатомическому строению черешки. Они являются более подвинутыми, чем виды секции *Heracleum*, так как для них характерно большее число периферических и центральных проводящих пучков, а также расположение центральных пучков в 2 круга. Виды этой секции составляют одну линию развития, продолжающую первую линию развития группы видов секции *Heracleum*, несмотря на то что они находятся на тех же этапах эволюционного развития, что и виды данной секции.

Виды секции *Villosa* в основном имели выполненные округлые черешки; только у *H. stevenii* встречались желобовидно-округлые, иногда в центре со щелевидной трещиной. По анатомическому строению черешки всех видов сходны: они представляют одну линию развития. Большинство видов этой секции (4 из 5) находится на III этапе эволюционного развития и образует переходную группу от более древних мезофильных форм к подвинутым ксерофильным, и черешки их (в поперечном сечении) отличаются своеобразными чертами строения (они выполнены, с многочисленными, хаотично расположенными центральными пучками). Среди видов этой секции 2 (*H. scabrum* и *H. grandiflorum*) имеют сложные листья, а остальные — простые. Ранее мы высказали предположение, что наиболее древние представители данной секции сохранили сложные листья, присущие первым ее представителям; наиболее же молодые и прогрессивные виды имеют простые листья, которые можно рассматривать как вторично-простые. Для видов со сложными листьями оказалось характерным меньшее число центральных проводящих пучков (11—15), чем для видов с простыми (31—58). Эти данные наглядно свидетельствуют о том, что виды секции *Villosa* со сложными листьями являются более древними, чем виды с простыми листьями.

В подрode *Wendia* большинство видов (4 из 6) имело желобовидные выполненные черешки, и только 2 из них (*H. roseum* и *H. pastinacifolium*) находились по анатомическим особенностям черешков на более высоком этапе развития. В пределах этой секции можно выделить 3 группы видов с разным ходом развития черешков. К первой группе мы отнесли *H. transcaucasicum*, *H. schelkovnikovii* и *H. albovii* — для них было характерно наличие нескольких (3—4) крупных центральных пучков, вытянутых в один ряд в адаксиально-абаксиальном направлении; черешки этих видов (в поперечном сечении) сходны с таковыми *H. sibiricum* и *H. sphondylium*, но только растений, находящихся в виргинильном состоянии. Вторая группа видов — *H. pastinacifolium* и *H. chorodanum* — имела центральные пучки, хаотично разбросанные, и по этому признаку в какой-то степени напоминала виды секции *Villosa*. Третья группа включала только *H. roseum*, для которого было характерным размещение центральных проводящих пучков в один круг вокруг одного крупного пучка, находящегося в центре.



В подроде *Apiifolia* один вид (*H. ligusticifolium*) имел желобовидные выполенные черешки, а второй (*H. apiifolium*) — желобовидно-округлые. К сожалению, мы не имели возможности изучить анатомию черешков обоих видов в онтогенезе, поэтому затрудняемся представить себе линию развития этих видов.

## Глава 2

### РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ

#### СОЦВЕТИЕ

Троль [687] отнес соцветие зонтичных к типу сложного открытого зонтика. По мнению Фребе [607], у зонтичных — сложный зонтик закрытого типа. Этой же точки зрения придерживаются Ал. А. Федоров и З. Т. Артищенко [491]. По нашим наблюдениям, у всех борщевиков — сложные зонтики открытого типа, но всегда у большинства видов можно найти соцветия, заканчивающиеся одним цветком. Это позволяет считать соцветия борщевиков сложными зонтиками, переходными от открытого к закрытому типу. Для всех борщевиков характерно наличие центрального и боковых зонтиков I, II, реже — III и IV порядков. Общее число сложных зонтиков не является величиной постоянной. Растения, находящиеся в оптимальных условиях (богатые почвы, достаточное увлажнение и освещение, одиночное стояние) развивают максимальное число боковых побегов и поэтому несут максимальное число сложных зонтиков. Например, *H. leskovii* и *H. antasiaticum* в благоприятных условиях несут 17—23 зонтика, в неблагоприятных — всего 3; у *H. lehmannianum* число зонтиков колеблется от 6 до 18, а у *H. carpathicum*, *H. ossethicum*, *H. dulce* и *H. voroschilovii* — от 2 до 7.

Центральный зонтик всегда самый крупный; боковые зонтики меньше центральных, хотя иногда и приближаются по размеру к центральному зонтику. Чаще всего зонтики I порядка меньше центральных в 1.5—2.5 раза, зонтики II порядка — в 2—8 раз, зонтики III порядка — в 3.5—10 раз и зонтики IV порядка — в 4—12 раз. Диаметр зонтика и число зонтичков в нем являются величинами, сильно варьирующими в пределах каждого вида, но в определенных пределах. В литературе [173, 215, 256, 292, 293, 390, 468, 559] примерно для половины видов рода имеются сведения о числе зонтичков в зонтиках. Эти сведения в большинстве случаев совпадают с нашими наблюдениями по данному вопросу.

Все изученные виды борщевика по числу зонтичков, а следовательно, и лучей зонтика, можно разбить на 3 группы (табл. 8). Из данных табл. 8 видно, что все виды секции *Apiifolia* и большинство видов секции *Wendia* имеют малолучевые зонтики. В секции *Heraclium* преобладают виды со средним числом лучей (не более 50). В секциях же *Pubescentia* и *Villosa*, наоборот, большинство видов имеет многолучевые зонтики. Лучи зонтика у всех видов борщевика ребристые и в большей или меньшей степени опушенные. В каждом зонтике все зонтички располагаются в несколько рядов (по кругу). Длина лучей зонтика от периферии к центру всегда уменьшается. Уменьшение длины лучей зонтика по рядам зонтичков у разных видов происходит не однотипно. Например, длина лучей зонтика 1-го круга зонтичков по сравнению с таковой у 2-го круга зонтичков уменьшается у *H. leskovii* на 2.5 см, у *H. stevenii* — на 1.5, у *S. sibiricum* — на 3, а у *H. sphondylium* — на 4 см. Аналогичная картина изменений длины лучей зонтика наблюдается по рядам зонтичков 3—4-го и более высоких порядков. Именно разными размерами длины лучей зонтиков частично можно объяснить наличие разной формы зонтиков у разных видов борщевика [405].

Первоначально форма зонтиков всегда уплощенная в центральной части, чашевидно вогнутая. У одних видов (*H. sibiricum*, *H. sphondylium*) эта форма сохраняется на протяжении периодов цветения и плодоношения. У других (*H. ponticum*, *H. colchicum*) зонтик в период цветения приобретает уплощенную

форму,  
сит, *H.*  
плодоно  
(все вид  
полуша  
При  
обертки  
по данн  
отсутств  
по сведе  
имеют л  
плодоно  
для всех  
листочк  
*H. trach*  
борщев  
ит, *H.*  
*H. moell*  
дов рода  
лопастны