

Распределение видов рода *Heracleum* L. по числу зонтичков в центральном зонтике (средние данные; $n \geq 200$)

< 20	> 20 < 50	> 50
Секция <i>Heracleum</i>		
<i>H. aconitifolium</i> <i>H. calcareum</i> <i>H. carpaticum</i> <i>H. ossethicum</i>	<i>H. asperum</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. palmatum</i> <i>H. ponticum</i> <i>H. sibiricum</i> <i>H. sphondylium</i> <i>H. voroschilovii</i>	
Секция <i>Pubescentia</i>		
<i>H. sommierii</i>	<i>H. lehmannianum</i> <i>H. trachyloma</i> <i>H. wilhelmsii</i>	<i>H. circassicum</i> <i>H. grossheimii</i> <i>H. mantegazzianum</i> <i>H. pubescens</i> <i>H. sosnowskyi</i>
Секция <i>Villosa</i>		
<i>H. scabrum</i>	<i>H. grandiflorum</i>	<i>H. antosiaticum</i> <i>H. leskovii</i> <i>H. nanum</i> <i>H. stevenii</i>
Секция <i>Wendia</i>		
<i>H. albovii</i> <i>H. chorodanum</i> <i>H. roseum</i> <i>H. schelkovnikovii</i>	<i>H. pastinacifolium</i> <i>H. transcaucasicum</i>	
Секция <i>Apiifolia</i>		
<i>H. apiifolium</i> <i>H. ligusticifolium</i>		

шаровидные выпо-

крытого зонтика.
крытого тина.
Артеменко [494].
зонтики открытого
заканчивающиеся
шаровидными зонти-
чками борщевиков ха-
рактерны — III и IV по-
рядковой постоянной.
лучевы, достаточное
максимальное число
лучевых зонтиков.
лучевых несут 17—
20, число зонтиков
H. dulce и *H. voroschi-*

зонтики меньше цент-
ральному зонтику.
— 2,5 раза, зонтики
III и зонтики IV по-
рядка являются вели-
кими в определенных
примерно для поло-
вину. Эти сведения
по данному вопросу.
поэтому, и лучей
шаровид. S видно, что
лучей имеют малолуче-
вым числом лучей
большинство видов
борщевика ребристые
лучей все зонтики
зонтика от периферии
зонтика по рядам зон-
тичной длина лучей зон-
тичной круга зонтичков
H. sibiricum — на 3.
лучей длинны лучей
высоких порядков.
можно объяснить
[405].

центральной части.
H. sibiricum) эта форма
взгляда. У других
принимает уплощенную

форму, которая сохраняется и в период плодоношения. У третьих (*H. carpaticum*, *H. dulce*) зонтик в период цветения имеет уплощенную форму, но в период плодоношения у него снова появляется чашевидная вогнутость. У четвертых (все виды секции *Pubescentia* и *Villosa*) в период цветения зонтик становится полушаровидным, а затем приобретает шарообразную форму.

Примерно для половины видов рода характерно отсутствие листочков обертки [292, 293]. Иногда сведения по данному вопросу противоречивы. Так, по данным И. П. Мандековой [292, 293], листочки обертки у *H. lehmannianum* отсутствуют; Е. П. Коровин [231] считает, что они имеются, но опадающие; по сведениям О. Т. Темирбекова [468], большинство особей у *H. lehmannianum* имеют листочки обертки, которые частично или полностью опадают в период плодоношения; только у части особей они отсутствуют. По нашим наблюдениям, для всех борщевиков (кроме *H. carpaticum* и *H. apiifolium*) характерно наличие листочков обертки, но иногда у части особей одного вида (*H. sibiricum*, *H. dulce*, *H. trachyloma*, *H. lehmannianum* и др.) они отсутствуют. Большинству видов борщевика свойственно наличие опадающих полностью (*H. sibiricum*, *H. asperum*, *H. lehmannianum*, *H. pastinacifolium*) или частично (*H. dissectum*, *H. dulce*, *H. moellendorffii*) листочков обертки. Данные о числе листочков обертки у видов рода *Heracleum* приведены в табл. 9. Обычно листочки обертки цельные или лопастные, различной формы и размеров, не равные между собой (рис. 16),



Рис. 16. Форма листочков обертки центрального зонтика некоторых видов рода *Heracleum*.
 Секция *Heracleum*: 1—5 — *H. dissectum*; 6—10 — *H. dulce*; 11—15 — *H. sibiricum*; 16—20 —



Рис. 16 (продолжение).

H. spondylium. Секция *Pubescentia*: 21-26 — *H. montezumense*; 27-31 — *H. pubescens*; 32-35 — *H. trachytoma*. Секция *Villosa*: 36-40 — *H. toshorii*; 41-45 — *H. nonum*; 46-50 — *H. stevenii*.

... видов рода *Heracleum*.
 ... *Heracleum*; 16-20 —

Число листочков оберток в зонтиках и оберточек в зонтичках I и II порядков у видов рода *Heracleum* L. ($n = 30$)

Вид	Обертка зонтика			Зонтичка зонтика		
	центрального	I бокового	II бокового	центрального	I бокового	II бокового
Секция <i>Heracleum</i>						
<i>H. aconitifolium</i>	0-7	0-15	0-12	1-14	1-13	2-9
<i>H. asperum</i>	1-10	1-11	2-8	3-10	3-10	3-10
<i>H. barbatum</i>	3-7	2-5	5-7	1-3	2-3	2-3
<i>H. calcareum</i>	3-7	3-5	4-7	5-11	7-10	6-11
<i>H. carpaticum</i>	0	0		2-5	1-3	1-2
<i>H. colchicum</i>	3-7	4-6	4-7	5-11	6-11	6-10
<i>H. cyclocarpum</i>	1-5	1-4	2-5	3-12	4-12	6-10
<i>H. dissectum</i>	2-7	3-7	3-6	1-3	2-3	2-3
<i>H. dulce</i>	0-1	3-8	3-6	3-10	4-8	4-8
<i>H. mandenovae</i>	4-7	4-7	5-7	5-8	6-7	6-7
<i>H. moellendorffii</i>	1-6	1-9	8-9	1-9	3-9	4-9
<i>H. ossethicum</i>	3-7	4-7	5-7	3-7	3-7	4-7
<i>H. palmatum</i>	0-2	0-2	0-4	1-5	2-4	2-5
<i>H. ponticum</i>	4-5	4-6	5-6	6-8	6-8	7-8
<i>H. sibiricum</i>	0-4	0-5	0-8	4-12	4-11	4-10
<i>H. spondylium</i>	1-7	0-6	0-7	2-10	1-10	3-7
<i>H. voroschilovii</i>	2-4	2-6	4-12	3-9	5-9	6-9
Секция <i>Pubescentia</i>						
<i>H. circassicum</i>	9-15	9-15	9-11	9-25	6-11	6-10
<i>H. lehmannianum</i>	0-14	3-14	5-14	6-22	10-22	12-20
<i>H. mantegazzianum</i>	1-12	5-12	5-11	8-13	8-14	8-15
<i>H. pubescens</i>	9-15	9-15	9-11	7-20	6-12	6-11
<i>H. sosnowskyi</i>	10-21	12-21	10-12	8-14	8-20	8-20
<i>H. sommieri</i>	5-7	5-7	6-7	6-10	6-11	9-11
<i>H. tracheloma</i>	5-9	5-9	7-9	7-13	8-13	9-13
<i>H. wilhelmsii</i>	6-12	6-12	7-12	7-14	7-14	7-11
Секция <i>Villosa</i>						
<i>H. antasiaticum</i>	5-10	7-12	8-12	7-12	9-15	9-17
<i>H. grandiflorum</i>	3-5	3-5	3-5	7-10	7-12	7-13
<i>H. leskovii</i>	0-16	3-11	5-10	8-13	5-11	2-7
<i>H. nanum</i>	5-7	5-7	5-7	9-11	9-10	9-11
<i>H. scabrum</i>	1-5	1-5	1-3	7-16	7-10	7-14
<i>H. stevenii</i>	4-14	6-10	7-13	8-11	9-12	10-12
Секция <i>Wendia</i>						
<i>H. albortii</i>	0-3	1-3	1-3	2-10	3-13	5-13
<i>H. chorodanum</i>	1-2	1-2	0-1	2-3	2-5	2-5
<i>H. pastinacifolium</i>	0-5	0-10	0-6	2-12	2-11	3-4
<i>H. roseum</i>	1-3	1-5	2-6	3-9	3-10	3-8
<i>H. schelkownikovii</i>	0-5	0-5	0-3	3-10	5-11	7-11
<i>H. transcaucasicum</i>	0-6	0-11	3-13	3-7	3-9	5-9
Секция <i>Apifolia</i>						
<i>H. apifolium</i>	0	0	0	1-3	1-3	2-3
<i>H. ligusticifolium</i>	0	0	0	2-3	2-4	2-5

Таблица 9

порядков

Порядка зонтичка

I бокового

II бокового

1-13	2-9
3-10	3-10
2-3	2-3
7-10	6-11
1-3	1-2
6-11	6-10
4-12	6-10
2-3	2-3
4-8	4-8
6-7	6-7
3-9	4-9
3-7	4-7
2-4	2-5
6-8	7-8
4-11	4-10
1-10	3-7
5-9	6-9
6-11	6-10
10-22	12-20
8-14	8-15
6-12	6-11
8-20	8-20
6-11	9-11
8-13	9-13
7-14	7-11
9-15	9-17
7-12	7-13
5-11	2-7
9-10	9-11
7-10	7-14
9-12	10-12
3-13	5-15
2-5	2-5
2-14	3-11
3-10	3-8
5-11	7-11
3-9	5-9
1-3	2-3
2-4	2-5

Таблица 10

Диаметр (см) зонтичков в зависимости от порядкового номера круга и порядка зонтика у некоторых видов рода *Hetaerium* L. (n=30)

Вид	Порядок зонтика	Порядковый номер круга						
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
<i>H. asperum</i>	Центр. I	4,0 ± 0,02	3,8 ± 0,04	3,4 ± 0,01	3,2 ± 0,05			
		3,0 ± 0,03	2,9 ± 0,03	2,5 ± 0,02	2,4 ± 0,02			
	Центр. II	1,9 ± 0,05	1,8 ± 0,01	1,5 ± 0,02	1,4 ± 0,01			
		3,7 ± 0,03	3,4 ± 0,02	3,1 ± 0,01	3,0 ± 0,02			
	Центр. I	3,0 ± 0,01	1,9 ± 0,01	1,7 ± 0,03				
		1,6 ± 0,01	1,1 ± 0,02	1,0 ± 0,01				
<i>H. dissectum</i>	Центр. I	3,8 ± 0,03	3,3 ± 0,02	2,6 ± 0,01	2,4 ± 0,03	2,1 ± 0,01	2,0 ± 0,05	
		3,4 ± 0,02	3,0 ± 0,05	2,7 ± 0,02	2,5 ± 0,01			
	Центр. II	2,8 ± 0,02	2,3 ± 0,04	1,9 ± 0,03	1,8 ± 0,02			
		2,6 ± 0,04	2,5 ± 0,01	2,0 ± 0,01	1,8 ± 0,01			
	Центр. I	4,0 ± 0,02	1,0 ± 0,02	1,0 ± 0,01	0,9 ± 0,05			
		3,6 ± 0,02	2,8 ± 0,03	2,5 ± 0,03				
Центр. II	2,0 ± 0,04	1,8 ± 0,01	1,5 ± 0,05					
	0,8 ± 0,04	0,5 ± 0,04	0,4 ± 0,06					
<i>H. munitegazianum</i>	Центр. I	6,1 ± 0,01	5,5 ± 0,02	5,0 ± 0,05	4,4 ± 0,03	3,8 ± 0,01	3,4 ± 0,02	
		4,6 ± 0,02	3,6 ± 0,02	2,8 ± 0,01	2,2 ± 0,02	2,0 ± 0,02		
	Центр. II	3,6 ± 0,01	2,8 ± 0,01	1,7 ± 0,02	1,1 ± 0,01			
		2,2 ± 0,05	1,8 ± 0,03	1,5 ± 0,02				
	Центр. III	4,9 ± 0,02	4,5 ± 0,02	3,9 ± 0,01	3,5 ± 0,01	3,3 ± 0,05	3,5 ± 0,04	2,7 ± 0,05
		3,4 ± 0,01	2,7 ± 0,02	2,2 ± 0,03	1,7 ± 0,02			
<i>H. pubescens</i>	Центр. I	2,1 ± 0,02	1,8 ± 0,01	1,6 ± 0,02	1,4 ± 0,03			
		1,8 ± 0,05	1,5 ± 0,03	1,4 ± 0,04				
	Центр. II	6,5 ± 0,01	5,8 ± 0,03	5,4 ± 0,02	4,8 ± 0,02	4,5 ± 0,02	4,3 ± 0,05	4,2 ± 0,05
		5,7 ± 0,01	5,5 ± 0,01	5,1 ± 0,02	4,5 ± 0,01	4,1 ± 0,01	3,8 ± 0,03	
	Центр. III	4,7 ± 0,02	4,4 ± 0,01	4,1 ± 0,04	3,7 ± 0,02	3,2 ± 0,03		
		4,5 ± 0,03	4,4 ± 0,02	3,6 ± 0,02	3,3 ± 0,01			
<i>H. sossnowskyi</i>	Центр. I	6,1 ± 0,01	5,5 ± 0,02	5,0 ± 0,05	4,4 ± 0,03	3,8 ± 0,01	3,4 ± 0,02	
		4,6 ± 0,02	3,6 ± 0,02	2,8 ± 0,01	2,2 ± 0,02	2,0 ± 0,02		
	Центр. II	3,6 ± 0,01	2,8 ± 0,01	1,7 ± 0,02	1,1 ± 0,01			
		2,2 ± 0,05	1,8 ± 0,03	1,5 ± 0,02				
	Центр. III	4,9 ± 0,02	4,5 ± 0,02	3,9 ± 0,01	3,5 ± 0,01	3,3 ± 0,05	3,5 ± 0,04	2,7 ± 0,05
		3,4 ± 0,01	2,7 ± 0,02	2,2 ± 0,03	1,7 ± 0,02			
<i>H. sossnowskyi</i>	Центр. I	2,1 ± 0,02	1,8 ± 0,01	1,6 ± 0,02	1,4 ± 0,03			
		1,8 ± 0,05	1,5 ± 0,03	1,4 ± 0,04				
	Центр. II	6,5 ± 0,01	5,8 ± 0,03	5,4 ± 0,02	4,8 ± 0,02	4,5 ± 0,02	4,3 ± 0,05	4,2 ± 0,05
		5,7 ± 0,01	5,5 ± 0,01	5,1 ± 0,02	4,5 ± 0,01	4,1 ± 0,01	3,8 ± 0,03	
	Центр. III	4,7 ± 0,02	4,4 ± 0,01	4,1 ± 0,04	3,7 ± 0,02	3,2 ± 0,03		
		4,5 ± 0,03	4,4 ± 0,02	3,6 ± 0,02	3,3 ± 0,01			

с верхней стороны голые или опушенные, с нижней — всегда более или менее опушенные. У некоторых видов (*H. dulce*, *H. moellendorffii*, *H. sterenii* и т. д.) они очень специфичны. К сожалению, использовать листочки обертки в качестве диагностического признака затруднительно, так как у большинства видов они могут частично или полностью опадать.

Зонтички периферических рядов всегда крупнее центральных (табл. 10), и число цветков в них всегда большее, чем в последних. Все зонтички несут листочки оберточки, число которых в пределах каждого ряда значительно варьирует. Листочки оберточки у всех видов не равны между собой, наиболее длинные направлены наружу; они бывают линейные, ланцетные и обратнояйцевидные, на верхушке тупые, выемчатые, острые и с оттянутыми шиловидными кончиками. В пределах одного зонтичка обычно имеются разные по форме и размерам листочки оберточки, что затрудняет использовать этот признак для диагностики видов.

Цветоножки у всех борщевиков ребристые, опушенные. Цветоножки в краевых рядах зонтичков обычно длиннее таковых в центральных рядах.

Таким образом, данные по морфологическим особенностям соцветия дополняют характеристику видов.

ЦВЕТОК

Цветок видов *Heracleum*, как и других представителей сем. *Apiaceae*, пятерного типа, четырехкруговой; чашечка пятизубчатая, иногда не развивается; лепестки обратнояйцевидные, на верхушке более или менее глубоко выемчатые или двулопастные, белые, реже — зеленовато-желтые или розовые, краевые обычно сильно увеличенные [292, 293]. Ряд авторов обращали внимание на наличие диморфизма цветков у отдельных представителей рода [173, 390, 468, 559, 563].

По нашим наблюдениям, чашечка у большинства видов секций *Heracleum* и *Apiifolia* слабо заметна, только у некоторых из них (*H. dulce*, *H. ligusticifolium*) чашелистики представлены в виде небольших, треугольной формы бугорков. У всех видов секций *Pubescentia* и *Villosa* чашелистики мелкие, треугольной формы. У видов секции *Wendia* чашечка наиболее сильно развита, чашелистики ланцетной (*H. pastinacifolium*, *H. transcaucasicum*, *H. roseum*), яйцевидной (*H. schelkornikovi*, *H. alborii*) или треугольной (*H. chorodanum*) формы. Венчик состоит из 5 лепестков. У большинства видов лепестки белые, у некоторых видов они иной окраски, например, у *H. sibiricum* — желто-зеленые, у *H. leskovii* — кремовые, у *H. moellendorffii* — бледно-лимонные, у *H. roseum* и *H. carpatium* — розовые, но быстро выцветающие. Некоторые виды имеют розовые бутоны (*H. ponticum*, *H. lehmannianum*), но цветки у них белые. Тычинок 5, свободных, в бутонах загнутых внутрь, при раскрытии венчика распростертых, чередующихся с лепестками; пыльники двугнездные, прикрепленные к ште серединой, раскрываются продольно.

По данным Л. А. Скумченко с соавторами [440], к моменту раскрытия пыльников пыльцевые зерна представляют собой монады. Деление генеративной клетки происходит в них до образования пыльцевой трубки; в результате каждое пыльцевое зерно имеет по 2 спермия и по одному вегетативному ядру. Спермии в разных пыльниках и в одном полиморфны; встречаются спермии 3 форм: округлой, серповидной и в виде занятой.

Рис. 17. Цветки видов рода *Heracleum*.

Секции *Heracleum*: 1 — *H. aconitifolium*; 2, 2a — *H. asperum*; 3 — *H. calcareum*; 4 — *H. carpatium*; 5 — *H. colchicum*; 6 — *H. cyclocarpum*; 7 — *H. dissectum*; 8 — *H. dulce*; 9 — *H. mandenovic*; 10 — *H. moellendorffii*; 11 — *H. osseticum*; 12 — *H. palmatum*; 13 — *H. ponticum*; 14, 14a — *H. sibiricum*; 15 — *H. sphaerolobium*; 16 — *H. voroschilovii*. Секция *Pubescentia*: 17 — *H. circassicum*; 18 — *H. idae*; 19 — *H. lehmannianum*; 20 — *H. montegazzianum*; 21 — *H. pubescens*; 22 — *H. sommeri*; 23 — *H. sosnowskyi*; 24 — *H. trachelium*; 25 — *H. wilhelmsii*. Секция *Villosa*: 26 — *H. antasiaticum*; 27 — *H. grandiflorum*; 28 — *H. leskovii*; 29 — *H. nanum*; 30 — *H. scabrum*; 31, 31a — *H. sterenii*. Секция *Wendia*: 32 — *H. alborii*; 33 — *H. chorodanum*; 34 — *H. pastinacifolium*; 35 — *H. roseum*; 36 — *H. schelkornikovi*. Секция *Apiifolia*: 37 — *H. apiifolium*; 38 — *H. ligusticifolium*.

более или менее
H. sterenii и т. д.)
 обертки в качестве
 свойства видов они

льных (табл. 10),
 е воитчики несут
 значительно варь-
 ир, наиболее длин-
 ратнойшевидные,
 овидными кончи-
 форме и размерам
 для диагностики

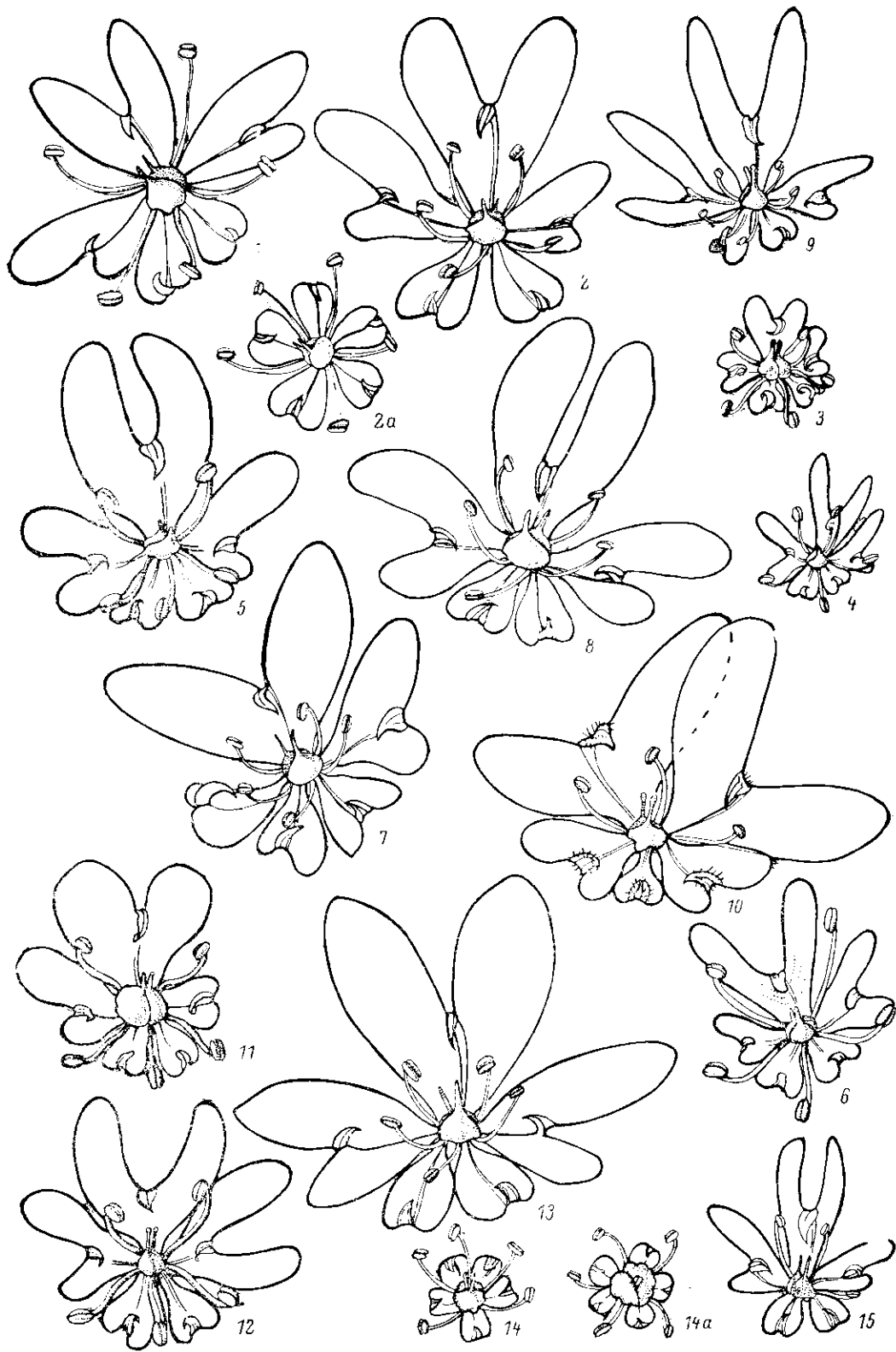
Цветоножки в кра-
 ных рядах.
 ам соцветия допол-

тей сем. *Ariaceae*,
 иногда не развива-
 менее глубоко выем-
 или розовые, кра-
 брацали внимание
 ей рода 1173, 390.

в секции *Heraclium*
H. edce, *H. ligusticifo-*
 льной формы бугор-
 кой мелкие, треуголь-
 но развита, чашели-
 (*seum*), яйцевидной
) формы. Венчик
 у некоторых видов
 ные, у *H. leskovii* —
seum и *H. carpati-*
 имеют розовые бу-
 ные. Тычинок 5, сво-
 чика распростертых.
 прикрепленные к нити

кату раскрытия пыль-
 деление генеративной
 ки в результате каж-
 зивному ядру. Спер-
 азятся спермии 3 форм:

1 — *H. carpaticum*; 5 —
H. leucogae; 10 — *H. moell-*
H. edce; 15 — *H. sphaer-*
H. edce; 19 — *H. lehmann-*
H. sphaer-; 24 — *H. traci-*
H. edce; 28 — *H. lesko-*
H. albavii; 33 — *H. ch-*
 Секция *Ariifolia*: 37 —



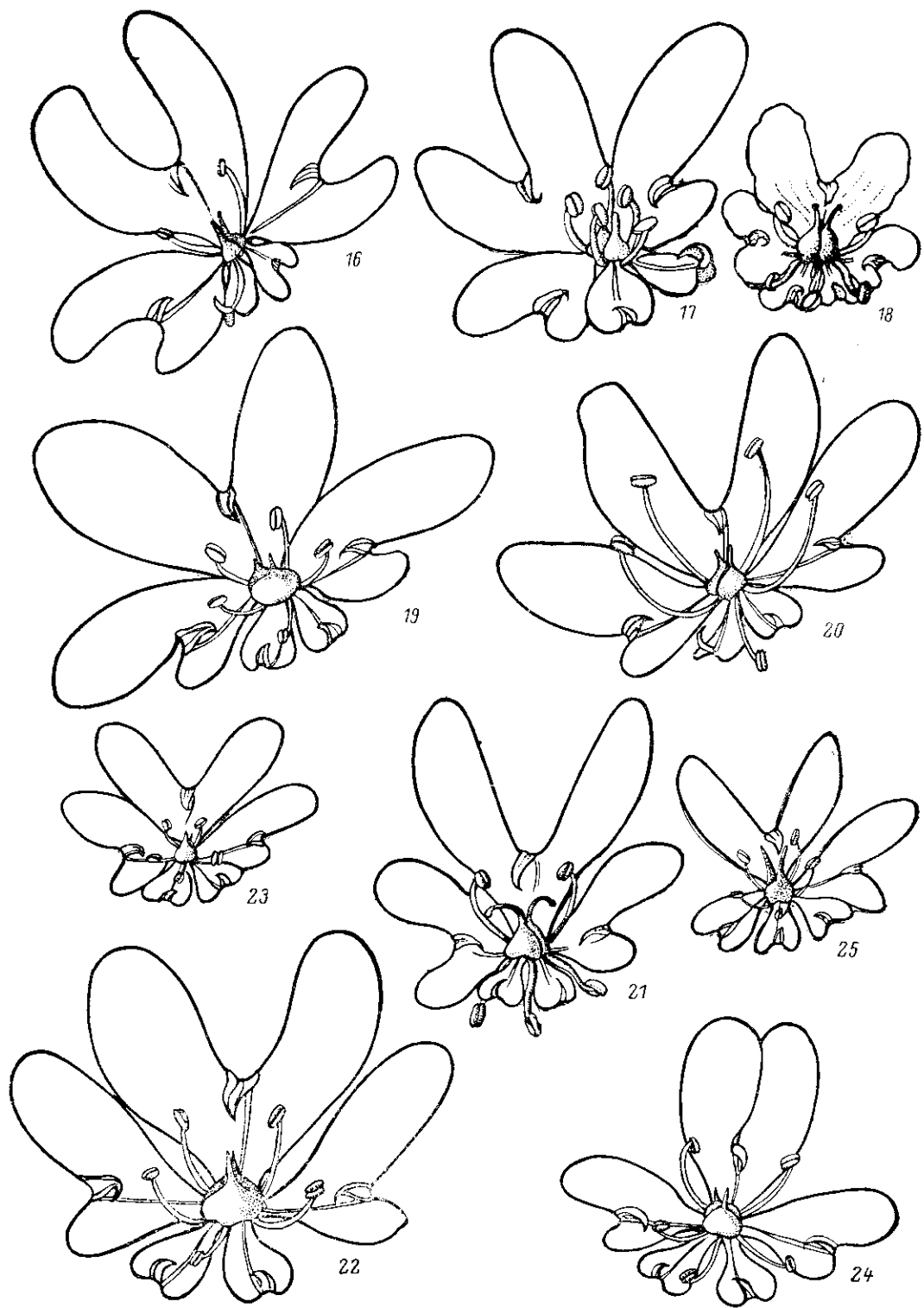


Рис. 17 (продолжение).



Рис. 17 (продолжение).

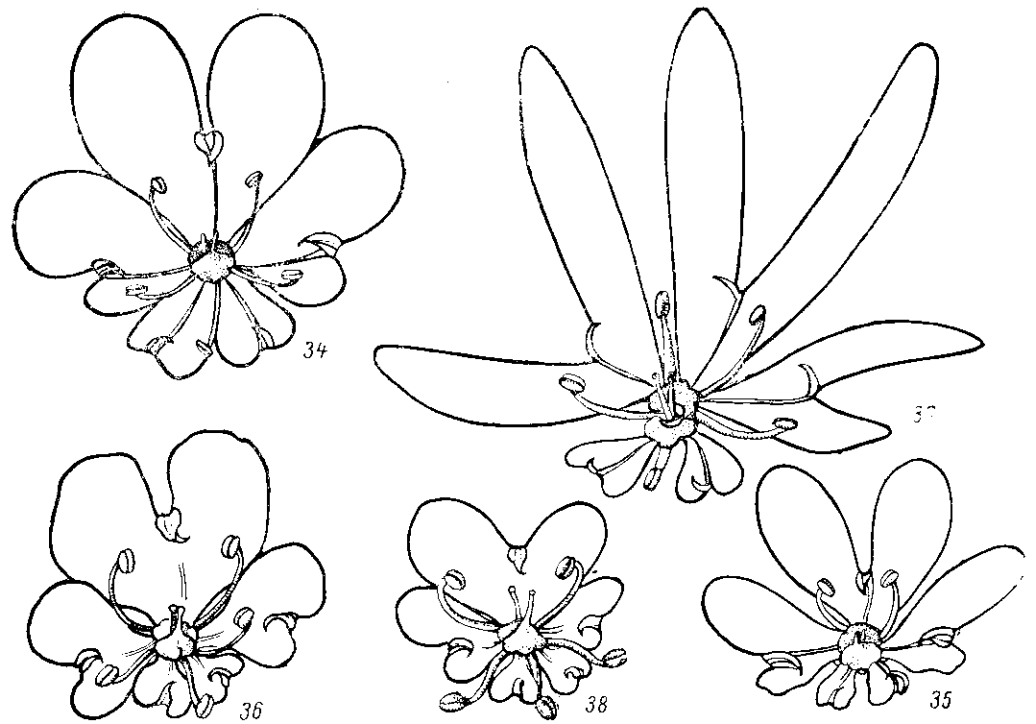


Рис. 17 (продолжение).

Пестик один, завязь у него, как и у других зонтичных, полунижняя, сепкарная, двугнездная, образованная двумя плодолистиками и приросшими к их основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок при незначительном участии оси, с одним фертильным семязачатком в каждом гнезде [471, с. 478]. Стилиоды внизу расширенных, узко- или ширококонусовидных, находящихся на длинном видном подтолобьи, которое является стерильной частью завязи, принося на себя функцию нектароотделения [472].

Для всех борщевиков характерно наличие актиноморфных и зигоморфных цветков. Первые расположены во внутренних рядах зонтичков, вторые во внешних, периферические. Актиноморфные цветки всех видов сходны. Они имеют обратояйцевидные цельные лепестки, постепенно сужающиеся к основанию, верхушка их острая, загнута внутрь. Размеры этих цветков у разных видов различны. Форма лепестков зигоморфных цветков очень своеобразна, и ее вполне можно использовать для диагностики видов. Еще в 1945 г. об этом писала С. Г. Тараскина [456], а затем — В. П. Тихомиров [477]. Несмотря на это, мы не имеем работ с описанием зигоморфных цветков видов борщевика, поэтому приведем рисунки этих цветков (рис. 17).

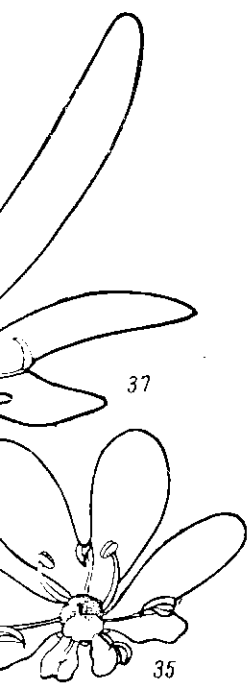
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ И ТАКСОНОМИЯ

В настоящее время для решения вопросов филогенетической систематики часто прибегают к палинологическому изучению таксонов разных рангов — семейств, родов и видов. В этом плане уже неоднократно исследовались зонтичные [13, 28, 495, 595, 596, 597].

Палинологические данные о роде *Heracleum* немногочисленны и очень скудны. Первое описание морфологии пыльцевых зерен (п. з.) было приведено для *H. sphondylium* [650]. В дальнейшем пыльца этого вида исследована неоднократно [596, 605, 623, 645]. Во многих из этих работ, кроме детального описания морфологических особенностей пыльцы, приводятся ее микрофотографии. Позднее была изучена морфоструктура пыльцы *H. pastinacifolium*.

Размеры пыльцевых зерен (микр) видов рода *Heracleum* L. (n = 30)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр поперечного зерна	Длина оры	Ширина оры	Длина борозды	Толщина экзины	
						у экватора	у полюсов
Секция <i>Heracleum</i>							
<i>H. aconitifolium</i>	45.0 ± 0.3 (40.0 - 50.0)	25.0 ± 0.2 (20.0 - 28.0)	8.7 ± 0.08	3.8 ± 0.06	36.0 ± 0.6	3.2	3.2
<i>H. asperum</i>	56.4 ± 0.1 (44.0 - 75.0)	26.7 ± 0.5 (21.0 - 36.0)	9.0 ± 0.03	4.7 ± 0.02	41.5 ± 0.7	3.2	2.9
<i>H. barbatum</i>	49.5 ± 0.2 (42.0 - 60.0)	22.6 ± 0.2 (18.0 - 30.0)	8.3 ± 0.05	3.4 ± 0.05	44.6 ± 0.3	3.3	2.3
<i>H. calcarum</i>	48.7 ± 0.3 (48.0 - 64.0)	22.5 ± 0.3 (24.0 - 32.0)	7.7 ± 0.05	3.6 ± 0.04	43.8 ± 0.3	3.5	3.0
<i>H. carpathicum</i>	51.2 ± 0.7 (37.5 - 58.0)	25.3 ± 0.6 (21.0 - 31.5)	8.4 ± 0.05	3.7 ± 0.05	40.9 ± 0.3	3.5	3.0
<i>H. colchicum</i>	46.2 ± 0.6 (36.0 - 57.0)	21.9 ± 0.7 (18.0 - 27.0)	7.8 ± 0.02	3.7 ± 0.03	41.6 ± 0.2	2.5	2.0
<i>H. cyclocarpum</i>	49.8 ± 0.2 (44.0 - 60.0)	24.0 ± 0.3 (20.0 - 28.0)	7.2 ± 0.01	3.3 ± 0.04	39.8 ± 0.2	4.2	3.2
<i>H. dissectum</i>	47.9 ± 0.4 (36.0 - 54.0)	22.2 ± 0.5 (20.0 - 28.0)	8.3 ± 0.02	3.4 ± 0.01	43.1 ± 0.2	3.5	2.0
<i>H. dileri</i>	46.2 ± 0.1 (44.0 - 64.0)	21.5 ± 0.2 (20.0 - 28.0)	9.3 ± 0.02	3.8 ± 0.04	36.9 ± 0.5	4.2	2.2
<i>H. mandenoricum</i>	52.3 ± 0.3 (44.0 - 64.0)	24.1 ± 0.4 (24.0 - 32.0)	9.6 ± 0.10	4.0 ± 0.09	41.8 ± 0.3	4.0	4.0
<i>H. moellendorffii</i>	46.0 ± 0.7 (44.0 - 68.0)	21.0 ± 0.5 (24.0 - 32.0)	9.1 ± 0.09	4.5 ± 0.18	41.4 ± 0.1	4.1	2.5
<i>H. osseticum</i>	43.4 ± 0.4 (36.0 - 51.2)	19.9 ± 0.4 (18.0 - 30.0)	5.3 ± 0.30	2.6 ± 0.05	34.7 ± 0.7	3.2	3.2
<i>H. palmatum</i>	43.8 ± 0.1 (39.0 - 60.0)	22.8 ± 0.3 (18.0 - 30.0)	9.9 ± 0.09	4.5 ± 0.11	39.4 ± 0.02	3.4	3.0
<i>H. ponticum</i>	47.9 ± 0.2 (40.0 - 60.0)	22.6 ± 0.3 (20.0 - 28.0)	9.0 ± 0.15	4.5 ± 0.06	38.3 ± 0.4	4.8	3.8
<i>H. sibiricum</i>	44.7 ± 0.5 (39.0 - 60.0)	21.7 ± 0.4 (15.0 - 30.0)	7.3 ± 0.15	3.4 ± 0.18	33.3 ± 0.3	4.0	2.0
<i>H. sphondylium</i>	46.2 ± 0.6 (44.0 - 68.0)	23.1 ± 0.5 (20.0 - 36.0)	7.5 ± 0.20	3.5 ± 0.01	36.9 ± 0.3	3.0	2.0
<i>H. vicoschibocii</i>	46.2 ± 0.2 (32.0 - 64.0)	22.6 ± 0.2 (16.0 - 28.0)	8.2 ± 0.22	4.8 ± 0.05	36.9 ± 0.4	3.9	1.9
Секция <i>Pubescentia</i>							
<i>H. circassicum</i>	64.5 ± 0.2 (45.0 - 75.0)	30.4 ± 0.3 (24.0 - 36.0)	15.3 ± 0.1	6.5 ± 0.02	45.1 ± 0.4	3.8	3.8
<i>H. ichmanianum</i>	57.0 ± 0.5 (42.0 - 72.0)	28.1 ± 0.2 (24.0 - 36.0)	10.6 ± 0.06	5.3 ± 0.03	39.9 ± 0.5	2.8	2.4
<i>H. mantegazzianum</i>	60.6 ± 0.3 (43.5 - 72.0)	29.1 ± 0.6 (18.0 - 34.5)	13.0 ± 0.04	5.9 ± 0.01	42.4 ± 0.2	3.5	3.0
<i>H. pubescens</i>	61.8 ± 0.2 (45.0 - 75.0)	34.2 ± 0.4 (30.0 - 42.0)	10.1 ± 0.03	5.0 ± 0.01	43.3 ± 0.3	3.9	3.9



полукруглая, сплюснутая, приросшим к ним на значительном участке (рис. 478). Стилодия 2-3, сидящих на дисковидной связке, принявшей

разных и зигоморфных форм, вторые всегда имеют обратную ориентацию, верхушка у всех видов различна. Описание ее вполне можно найти у С. Г. Таманского, поэтому приводим

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

в таксономической систематике разных рангов: следовательно, и зон

данны и очень отрывочно (рис. 3) было приведено описание вида, последовала попытка, кроме детального описания ее микрофотографий, *H. pastinacifolium*

Таблица 11 (продолжение)

Вид	Длина педикулярной оси	Диаметр педикулярного зерна	Длина орны	Ширина орны	Длина борозды	Толщина эпидермы	
						у экватора	у полюсов
Секция <i>Pubescentia</i>							
<i>H. sosnowskii</i>	66.6 ± 0.4 (48.0—75.0)	32.7 ± 0.3 (24.0—42.0)	12.0 ± 0.03	5.7 ± 0.02	39.9 ± 0.2	3.6	3.4
<i>H. sommieri</i>	63.9 ± 0.2 (48.0—70.0)	30.0 ± 0.4 (23.5—36.0)	10.3 ± 0.02	4.5 ± 0.02	38.3 ± 0.6	3.9	3.5
<i>H. trachiptoma</i>	57.2 ± 0.3 (42.0—72.0)	26.9 ± 0.5 (19.5—30.0)	9.9 ± 0.05	4.8 ± 0.03	40.0 ± 0.3	4.4	3.2
<i>H. wilhelmsii</i>	60.8 ± 0.6 (42.0—74.0)	28.7 ± 0.7 (19.0—36.0)	11.1 ± 0.03	5.8 ± 0.01	42.6 ± 0.4	4.8	3.3
Секция <i>Villosa</i>							
<i>H. antasiaticum</i>	60.9 ± 0.1 (58.0—70.0)	27.8 ± 0.3 (24.0—32.0)	10.2 ± 0.02	5.8 ± 0.02	48.7 ± 0.4	3.5	3.2
<i>H. grandiflorum</i>	67.2 ± 0.4 (58.0—80.0)	27.3 ± 0.5 (24.0—32.0)	10.4 ± 0.05	5.5 ± 0.01	53.8 ± 0.5	4.3	4.3
<i>H. leskovii</i>	65.3 ± 0.1 (52.0—80.0)	24.9 ± 0.2 (22.0—30.0)	9.5 ± 0.03	4.3 ± 0.01	52.2 ± 0.3	3.7	3.3
<i>H. nanum</i>	58.0 ± 0.6 (44.0—68.0)	33.3 ± 0.2 (24.0—40.0)	10.7 ± 0.02	6.1 ± 0.01	46.4 ± 0.6	4.0	3.6
<i>H. scabrum</i>	51.0 ± 0.3 (42.0—66.0)	27.6 ± 0.4 (24.0—33.0)	8.1 ± 0.04	3.6 ± 0.02	45.9 ± 0.3	3.2	3.2
<i>H. stevenii</i>	59.9 ± 0.2 (51.0—69.0)	25.1 ± 0.1 (22.0—33.0)	10.4 ± 0.01	4.8 ± 0.02	47.9 ± 0.1	3.6	3.2
Секция <i>Wendia</i>							
<i>H. alborii</i>	57.6 ± 0.4 (50.0—66.0)	24.5 ± 0.4 (21.0—30.0)	9.8 ± 0.05	4.5 ± 0.05	51.3 ± 0.3	4.0	3.8
<i>H. chlorodanum</i>	52.9 ± 0.3 (42.0—60.0)	22.6 ± 0.4 (21.0—30.0)	9.4 ± 0.04	4.1 ± 0.03	47.6 ± 0.4	2.4	2.1
<i>H. postinacifolium</i>	57.0 ± 0.5 (42.0—60.0)	23.4 ± 0.5 (21.0—28.5)	8.4 ± 0.02	3.9 ± 0.05	51.3 ± 0.3	4.3	2.5
<i>H. roseum</i>	54.3 ± 0.4 (48.0—61.5)	24.6 ± 0.3 (21.0—31.5)	8.6 ± 0.05	3.5 ± 0.04	43.4 ± 0.5	2.3	2.0
<i>H. transcasicum</i>	57.4 ± 0.2 (51.0—66.0)	24.1 ± 0.3 (21.0—30.0)	9.8 ± 0.03	4.5 ± 0.03	51.4 ± 0.3	3.0	2.2
<i>H. schelkovicovii</i>	57.2 ± 0.3 (51.0—66.0)	26.4 ± 0.4 (21.0—30.0)	8.9 ± 0.04	4.2 ± 0.04	51.5 ± 0.4	4.1	3.6
Секция <i>Apifolia</i>							
<i>H. apifolium</i>	47.3 ± 0.1 (41.0—53.0)	23.6 ± 0.2 (21.0—31.5)	10.1 ± 0.03	4.1 ± 0.02	39.1 ± 0.7	2.0	2.0
<i>H. ligusticifolium</i>	53.5 ± 0.3 (48.0—60.0)	23.9 ± 0.3 (18.0—34.5)	10.7 ± 0.04	4.2 ± 0.03	42.8 ± 0.2	2.7	2.3

H. trachyloma [514] и *H. mantegazzianum* [596]. Последняя работа была выполнена с привлечением сканирующего микроскопа. Наибольшее число видов *Heracleum* было исследовано Л. А. Скупченко с соавторами [440], которые провели сравнительный анализ пыльцы на сканирующем микроскопе 12 видов борщевика, интродуцированных в Коми АССР. К сожалению, авторы располагали невыверенным материалом, как нам удалось установить, поэтому к сведениям, ими приводимым, следует относиться с большой осторожностью.

Результаты наших исследований мы приводим ниже, располагая материал по системе И. П. Манденовой [293]. Основные размеры п. з. даны в табл. 11, иллюстрации — на рис. 18—19 (вклейка).

Род HERACLEUM L.

П. з. средние или крупные, трехборздно-оровые. С полюса они округло-треугольные, с экватора — от эллиптических до продолговато-эллиптических.

Спородерма состоит из интины (пеструктурная часть), экзины, мэкзины и сэксины (внешняя скульптурная часть). По стратификации спородермы п. з. резко различаются: экзина имеет почти одинаковую толщину по всей поверхности зерна; мэкзинный слой в экваториальной части либо не утолщается, либо утолщается незначительно или значительно (мэкзина в 2—3 раза толще, чем на полюсе), и п. з. становятся слабо и сильно экваториально-сжатыми. Форма зерен может быть эллиптическая, с четко выраженной сжатостью (сжато-эллиптическая) и без сжатости, а также продолговато-эллиптическая со сжатостью (продолговато сжато-эллиптическая) и без сжатости. Апертуры п. з. борздно-оровые. Борозды всегда не доходят до полярной части зерна, реже — редуцированные (менее длинные), узкие или шевелювидные, глубокие, с неровными или почти ровными краями, иногда смыкающимися, повторяющими орнаментацию экзины мезокольнума, у оры, а иногда и у концов, расширяющиеся. По форме и очертанию оры экваториально-вытянутые: эллиптические или узкоэллиптические, со сжатостью посередине (сжато-эллиптические), закрытые или не закрытые краями борозд. Снаружи оры прикрыты полусферической крышечкой (оперкулом), имеющей гладкую, без перфорации или перфорированную, морщинистую, складчатую или бугорчатую поверхность. Крышечка, погруженная или выступающая не только над краями борозды, но и часто над поверхностью зерна, срастается с боковыми стенками борозды. Скульптурная орнаментация экзины мезокольнума (ак.) не всегда однотипна с таковой мезокольнума (мк.). Скульптура гладкая, с крупными перфорациями, иногда со складками и морщинами, бугорчатая, бугорчато-морщинистая, сглаженно-морщинистая или морщинистая.

Секция *Heracleum*

Ряд 1. *Sibirica*

H. sibiricum. № 41.* П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, сжато-эллиптические. Борозды узкие, по краю крупноволнистые. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, иногда с крупными перфорациями, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. сглаженно-морщинистая или морщинистая, мк. — сглаженно-бугорчатая или сглаженно бугорчато-морщинистая.

Ряд 2. *Sphondylia*

H. cyclocarpum. № 116а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, сжато-эллиптические. Борозды узкие, по краю крупноволнистые. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. сглаженно-морщинистая.

* Здесь и далее номера обозначают происхождение образцов (см. с. 194).

H. zosterifolium. № 6а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-морщинистая, выступающая над краями борозды и слегка — над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

H. palmatum. № 71. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры скато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. гладко-морщинистая.

H. carpaticum. № 76а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, скато-эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые, местами смыкающиеся краями. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, перфорированная (удлиненно-эллипсоидальные зерна) или бугорчатая (зерна иной формы), выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. гладкая, перфорированная (удлиненно-эллипсоидальные зерна) или морщинистая (зерна иной формы).

H. ponticum. № 7а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, перфорированная, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая, мк. — переходная от гладкой, перфорированной к гладко-морщинистой.

H. mandenocae. № 41а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, продолговато-эллиптические, с экватора не сжатые. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры скато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

H. dulce. № 39а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, по краю почти ровные. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая или гладко-морщинистая.

H. sphondylium. № 74а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, по краю крупноволнистые. Оры эллиптические. Крышечка гладкая или морщинистая, с перфорациями, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая, с перфорациями, мк. — бугорчато-морщинистая.

H. asperum. № 31а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, скато-эллиптические. Борозды щелевидные, с почти ровными краями. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

H. dissectum. № 97а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, с крупноволнистыми краями. Оры эллиптические. Крышечка складчатая, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая.

H. barbatum. № 48б. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. скато-морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая.

H. moellendorffii. № 23а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды узкие, по краю почти ровные. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-бугорчатая, мк. — гладко-морщинистая.

H. colchicum. № 5а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды щелевидные, с крупноволнистыми краями, местами смыкающиеся. Оры скато-эллиптические. Крышечка складчато-бугорчатая, погруженная или выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая или морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая, переходящая в морщинистую.

H. calcareum. № 14б. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, скато-эллиптические. Борозды щелевидные. Оры скато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. гладко-морщинистая, мк. — морщинистая.

H. ossethicum. № 85а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, продолговато-эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры сжато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

H. voroschilovii. № 24а. П. з. средние и крупные, с преобладанием средних, сжато-эллиптические. Борозды щелевидные или узкие, по краю мелковолнистые, местами смыкающиеся. Оры широкоэллиптические. Крышечка гладкая, погруженная или выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. глаженно-морщинистая.

Секция *P u b e s c e n t i a*

Ряд 1. *Pubescentia*

H. pubescens. № 81. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые, редуцированные. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. глаженно-морщинистая, мк. — морщинистая.

Ряд 2. *Mantegazziana*

H. mantegazzianum. № 12а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-морщинистая, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. глаженно-морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая.

H. wilhelmsii. № 125а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, сжато-эллиптические. Борозды узкие, с мелковолнистыми краями. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-морщинистая, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. морщинистая, мк. — бугорчатая или бугорчато-морщинистая.

H. sosnowskyi. № 56а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые, местами смыкающиеся. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-морщинистая, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. глаженно-морщинистая, перфорированная, мк. — бугорчато-морщинистая.

H. sommierii. № 131. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры сжато-эллиптические. Крышечка погруженная или едва выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. глаженно-морщинистая.

H. circassicum. № 20а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка бугорчатая, погруженная или выступающая над краями борозды. Скульптура ак. глаженно-морщинистая, мк. — бугорчатая или бугорчато-морщинистая.

Ряд 3. *Trachyloma*

H. trachyloma. № 109а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, сжато-эллиптические. Борозды узкие, с мелковолнистыми краями. Оры эллиптические. Крышечка складчатая, погруженная или выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. бугорчато-морщинистая.

H. lehmannianum. № 87а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю крупноволнистые, местами смыкающиеся. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-складчатая, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. почти гладкая, с крупными перфорациями, сильно глаженно-морщинистая, мк. — морщинистая.

Секция *Villosa*

H. scabrum. № 5а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, эллиптические. Борозды узкие, с крупноволнистыми краями. Оры эллиптические. Крышечка гладкая, погруженная или выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. сглаженно бугорчато-морщинистая.

H. stevenii. № 8а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, сжато-эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры слегка продолговато сжато-эллиптические. Крышечка бугорчато-морщинистая, сильно выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

H. leskovii. № 32а. П. з. средние и крупные, с преобладанием последних, сжато-эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры слегка сжато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. сглаженно бугорчато-морщинистая.

H. nanum. № 60а. П. з. средние и крупные, с преобладанием первых, эллиптические. Борозды узкие, по краю крупноволнистые. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. сглаженно-морщинистая.

H. antasiaticum. № 129а. П. з. крупные, продолговато-эллиптические. Борозды узкие, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка бугорчато-складчатая, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. сглаженно-морщинистая или морщинистая.

H. grandiflorum. № 50а. П. з. крупные, продолговато-эллиптические. Борозды узкие, с крупноволнистыми краями. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. сглаженно бугорчато-морщинистая.

Секция *Wendia*

Ряд 1. *Pastinacifolia*

H. pastinacifolium. № 102а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, продолговато сжато-эллиптические. Борозды узкие, с крупноволнистыми краями. Оры слегка сжато-эллиптические. Крышечка бугорчатая, перфорированная, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. переходная от гладкой к сглаженно-морщинистой, с крупными перфорациями, мк. — сглаженно-морщинистая.

H. chorodanum. № 34а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, эллиптические. Борозды щелевидные, по краю мелковолнистые. Оры эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды и над поверхностью зерна. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

Ряд 2. *Transcaucasica*

H. transcausicum. № 110а. П. з. по морфологическим особенностям оказались идентичными с п. з. *H. pastinacifolium* (ряд 1), отличаются от последних меньшей сжатостью у экватора по полярной оси и более длинными орами.

H. roseum. № 66а. П. з. средние и крупные, с преобладанием крупных, продолговато-эллиптические. Борозды узкие или щелевидные, местами смыкающиеся, по краю крупноволнистые, расширяющиеся не только у экватора, но и у полюсов. Оры сжато-эллиптические. Крышечка складчатая, погруженная или выступающая над краями борозды. Скульптура ак. сглаженно-морщинистая, мк. — бугорчато-морщинистая или бугорчатая, переходящая в сглаженно-морщинистую.

H. schelkownikovii. № 915. П. з. имеют сходное строение с п. з. *H. transcausicum*, отличаются от последних меньшей сжатостью у экватора по полярной оси и более широкими орами.

H. albovii. № 1326. П. з. оказались сходными по морфоструктуре с такими *H. transcaucasicum*.

Секция *Apiifolia*

H. apiifolium. № 119a. П. з. крупные, сжато-эллиптические. Борозды щелевидные, с мелковолнистыми краями. Оры сжато-эллиптические. Крышечка гладкая, погруженная или едва выступающая над краями борозды. Скульптура ак. морщинистая, мк. — слаженно бугорчато-морщинистая.

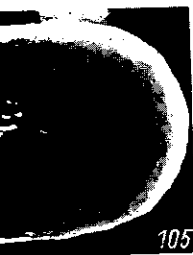
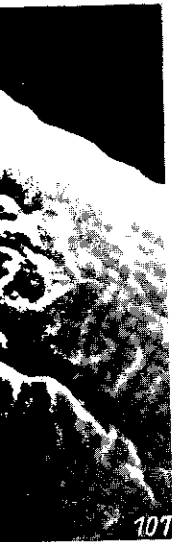
H. ligusticifolium. № 77. П. з. средние и крупные, продолговато-эллиптические. Борозды щелевидные. Оры сжато-эллиптические. Крышечка, выступающая над краями борозды. Скульптура ак. и мк. морщинистая.

Из приведенных материалов видно, что п. з. всех исследованных видов относятся к одному — трехбороздно-оровому — типу, характерному для многих зонтичных [13, 265, 495, 514, 571, 595, 597]. Размеры п. з. в пределах каждого вида сильно варьируют. У большинства видов одновременно встречаются п. з. средних и крупных размеров. В этом отношении исключение составляют 7 видов (1 вид из секции *Pubescentia*, 4 — из секции *Villosa* и 2 — из секции *Wendia*), у которых п. з. только крупные. Наиболее мелкие п. з. имеют *H. sibiricum*, *H. ossethicum* (секция *Heracleum*) и *H. schelkownikovii* (секция *Wendia*), а наиболее крупные — *H. leskovii* и *H. grandiflorum* (секция *Villosa*). Виды секций *Pubescentia* и *Villosa* отличаются от видов других секций средними размерами п. з.

Стратификация спородермы оказалась групповым признаком в роде *Heracleum*. В пределах секции *Heracleum* все виды (кроме *H. aconitifolium*, *H. mandeniocae* и *H. ossethicum*) имели сжато-эллиптические п. з. У видов секции *Pubescentia* преобладали эллиптические п. з. В секции *Villosa* хотя и встречались п. з. разной формы, но тоже преобладали эллиптической формой п. з. В секции *Wendia* большинство видов имело п. з. продолговато-эллиптические. Виды секции *Apiifolia* оказались разнородными по форме п. з. Таким образом, по данному признаку наблюдалась определенная приуроченность отдельных форм п. з. к четырем секциям рода. Полярные очертания п. з. всех видов были однотипными, кроме *H. scabrum* (архаичный вид!), у которого п. з. были сплюснuto округло-треугольные.

Апертура п. з. оказалась надежным видовым и групповым признаком. Борозды у всех исследованных видов были длинные — величина Б/Р всегда была равна 0,8—0,9; исключение составляли лишь виды секции *Pubescentia*, у которых борозды редуцированные (Б/Р=0,6—0,7). Приуроченности формы оры к определенной секции не наблюдалось. У всех видов оры снаружи прикрыты крышечкой полусферической формы. Она погружена в борозду (некоторые виды секции *Pubescentia* — *H. sommieri* и *H. circassicum*, секции *Villosa* — *H. scabrum* и секции *Apiifolia* — *H. apiifolium*) или выступает над ее краями, а иногда и над поверхностью зерна (все остальные виды). Н. М. Федороичук [495] отмечает, что форма и размеры крышечки связаны с функциональным состоянием зерна и не могут являться таксономическим признаком. Мы считаем, что характер положения крышечки по отношению к борозде, а также ее скульптура (прекрасно просматривается на скапирующем микроскопе) являются видовыми признаками. В секции *Heracleum* виды имеют п. з., наиболее разнообразные по скульптурной орнаментации крышечки. Они бывают гладкие, без перфораций и перфорированные, с бугорчатой, складчатой, морщинистой и переходными формами поверхности — бугорчато-морщинистые и бугорчато-кладчатые.

П. з. исследованных видов по характеру скульптуры довольно однообразны. Так, встречаются зерна почти гладкие, с крупными перфорациями, бугорчатые и морщинистые, а также со скульптурой, имеющей промежуточный характер между ними. Иногда в пределах одного вида (*H. carpaticum*, *H. aconitifolium* и *H. ponticum*) зерна отличаются не только по размерам и форме, но и по структуре ак. и мк. Почти гладкие, перфорированные зерна обнаружены только у некоторых видов секций *Heracleum* и *Wendia*. П. з. с бугорчатой и



и также промежуточной между ними структурой встречаются у ~~некоторых~~ ~~разных~~ секций. Этот признак можно использовать в качестве дополнительного при диагностике видов.

При сравнении исследованных видов *Heracleum* по основным диагностическим признакам п. з. видно, что большинство из них отличаются друг от друга. В то же время у некоторых видов п. з. имеют поразительное сходство. Так, например, *H. dissectum* и *H. barbatum* отличаются друг от друга лишь размерами п. з.: у второго п. з. несколько крупнее, чем у первого, причем при оценке достоверности выборочных средних п. з. эти данные недостоверны ($t_d < t_{st}$) при пороге вероятности 0.95. Аналогичная картина наблюдается у *H. colchicum* и *H. calcareum*, *H. transcaucasicum* и *H. alborii*, *H. pubescens* и *H. circassicum*. Виды первой пары относятся к криптическим видам, и отсутствие различий в морфологии п. з. у *H. barbatum* свидетельствует еще раз о несамостоятельности данного вида. *H. colchicum* и *H. calcareum* имели не только сходные по морфологии п. з., но и аналогичные по анатомическому строению мерикарпии, что позволяет взять под сомнение самостоятельность первого из них. Относительно же *H. alborii* И. П. Манденова [292] писала, что «вид этот является, по-видимому, производной формой *H. transcaucasicum*, возникшей на крайнем западе на периферии ареала, вследствие географической изоляции и климатической дифференциации» (с. 84). Полученные нами палинологические данные подтверждают правильность этой точки зрения. *H. pubescens* и *H. circassicum* имели однотипные по структуре черешки и мерикарпии, что позволяет взять под сомнение самостоятельность второго вида.

На основании морфологических признаков в пределах исследованных видов можно выделить 5 типов п. з. (рис. 20).

Первый тип — п. з. сжато-эллиптические, длиннобороздные, с неравномерно утолщенной эндэкзимой, средних размеров (средняя длина полярной оси 41.7—49.8 мкм, средний экваториальный диаметр 19.9—26.7 мкм; величина P/E = 1.8—2.4).

Второй тип — п. з. эллиптические, борозды редуцированные, с неравномерно утолщенной эндэкзимой, крупных размеров (средняя длина полярной оси 57.0—65.3 мкм, средний экваториальный диаметр 28.1—32.7 мкм; величина P/E = 1.8—2.4).

Третий тип — п. з. эллиптические, борозды длинные, с неравномерно утолщенной эндэкзимой, крупных размеров (средняя длина полярной оси 51.0—67.2 мкм, средний экваториальный диаметр 24.9—33.3 мкм; величина P/E = 1.8—2.4).

Четвертый тип — п. з. продолговато сжато-эллиптические, борозды длинные, с неравномерно утолщенной эндэкзимой, крупных размеров (средняя длина полярной оси 52.9—57.6 мкм, средний экваториальный диаметр 22.6—26.4 мкм; величина P/E = 2.3—2.4).

Пятый тип — п. з. сжато-эллиптические, длиннобороздные, с равномерно утолщенной эндэкзимой, средних размеров (средняя длина полярной оси 47.3 мкм, средний экваториальный диаметр 23.6; величина P/E = 2.0).

Результаты палинологического изучения видов *Heracleum* подтверждают принадлежность их к одному роду. Только *H. apifolium* (5-й тип п. з.) по характеру п. з. ближе стоит к роду *Pastinaca*. Система рода полностью не согласуется с палинологическими данными. Однако наблюдается определенная приуроченность отдельных типов п. з. к трем секциям подрода *Heracleum* и к одной секции подрода *Wendia*.

Секция *Heracleum* (подрод *Heracleum*) — наиболее примитивная в роде, как это было отмечено ранее, и содержит наибольшее число (16 из 17) видов с п. з. 1-го типа. П. з. *H. ossethicum* являются, по-видимому, промежуточным звеном между 1-м и 3-м типами. Они занимают обособленное положение в секции. Это подтверждает точку зрения И. П. Манденовой, что у этого вида нет близких сородичей среди кавказских и европейских представителей рода. П. з. *H. mandenovae* и *H. asperum* можно рассматривать как высшие ступени эволюционного развития п. з. 1-го типа, образование которых шло по линии увеличения размеров п. з. (*H. asperum*) и далее с одновременным уменьшением сжатости п.

урой встречаются
качестве дополни-

ловным диагности-
личаются друг от
ительное сходство
от друга лишь раз-
причем при оценке
на ($t_d < t_{st}$) при по-
у *H. colchicum* и
и *H. circassicum*.
сутствие различия
самостоятельности
сходные по морф-
ю мерикарпии, что
из них. Относитель-
вид этот является
нижней на крайне-
воляции и климатиче-
ологические данные
H. sibiricum и *H. circassicum*,
что позволяет вка-

исследованных в

нобороздные, с
(средняя длина
метр 19.9—26.7 м-

дуцированные, с
(средняя длина
метр 28.1—32.7 м-

ные, с неравномер-
а полярной оси 51
мкм; величина Р/Е

о-эллиптические,
и. крупных разме-
экваториальных

обороздные, с ре-
я длина полярной
на Р/Е=2.0).

Heracleum подтвер-
и (5-й тип п. з.) б-
да полностью не
ея определенная
рода *Heracleum* и

имитивная в роде
16 из 17) видов
промежуточным

эволюции в секции
того вида нет б-
тей рода. П. з. *H.*
не ступени эволю-

по линии увели-
меньшением сжато-

экваториальной оси (*H. mandenovae*).
В этой секции можно наметить две
линии развития.

Для первой (*H. ponticum*, *H. cyclocarpum* и *H. carpaticum*) было характерно наличие более крупных п. з., чем для второй (остальные виды). Наиболее примитивным среди этой группы видов являлся *H. ponticum*, скульптура мк. которого была переходной от гладкой к сглаженно-бугорчатой. Этот вид очень близок к *H. cyclocarpum*, имевшим п. з. со сглаженно-морщинистой скульптурой, и к *H. carpaticum*, скульптура п. з. которого была сходна с таковой *H. ponticum*. Завершал этот ряд вид тройчатосложными листьями (*H. mandenovae*), у которого п. з. имели морщинистую скульптуру.

Вторая группа видов имела п. з. более мелких размеров, со скульптурой от сглаженно-бугорчатой до морщинистой. Наиболее примитивными по строению п. з. в этой группе являются *H. sibiricum* и *H. sphondylium*. От последнего вида можно проследить связи с *H. colchicum*, *H. dissectum* и *H. asperum*, причем он подобно *H. mandenovae* как бы завершает этот палинологический ряд. *H. dissectum* в свою очередь близок к группе дальневосточных видов (*H. moellendorffii*, *H. dulce*, *H. voroschilovii*). Все виды имеют п. з. примерно одних размеров и

формы, которые отличаются между собой по характеру скульптуры и форме ор. Можно считать совершенно справедливым утверждение Д. Д. Басаргина и П. Горового [41] о том, что группа этих видов представляет собой филогенетический ряд, отдельные звенья которого настолько тесно связаны друг с другом, что создается впечатление об отсутствии границ между ними. Все же в этой группе наиболее обособленным является *H. voroschilovii*, у которого п. з. имеют наиболее широкие эллиптические оры.

В секции *Pubescens* (подрод *Heracleum*) большинство (6 из 8) видов имеет п. з. эллиптические, с редуцированными бороздами (2-й тип). У 2 видов данной секции (*H. trachyloma* и *H. wilhelmsii*) п. з. сжато-эллиптические. Вероятно, в эволюционном развитии п. з. в секции *Pubescens* сопровождался уменьшением сжатости п. з. по полярной оси с одновременным увеличением не только длины полярной оси, но и экваториального диаметра (причем в большей степени), а также редуцией борозд. В этой секции наиболее примитивными видами по характеру п. з. являются *H. trachyloma* и *H. lehmannianum*. Для первого вида была характерна бугорчато-морщинистая скульптура ак. и мк., а второго — скульптура ак. сильно сглаженно-морщинистая или почти гладкая с крупными перфорациями, сходная с таковой некоторых видов секции *Heracleum*. *H. wilhelmsii* имел п. з., сходные с п. з. *H. sosnowskyi* и *H. mantegazzianum*, а последние в свою очередь были близки к *H. sommieri* и *H. circassicum*.

В секции *Villosa* (подрод *Heracleum*) преобладают (4 вида из 6) тоже эллиптические п. з., но борозды у них не редуцированные (3-й тип). У *H. leskovii* п. з. продолговато сжато-эллиптические, а у *H. stevenii* — сжато-эллиптические, но крупные. Виды секции *Villosa* являются так же, как и виды секции

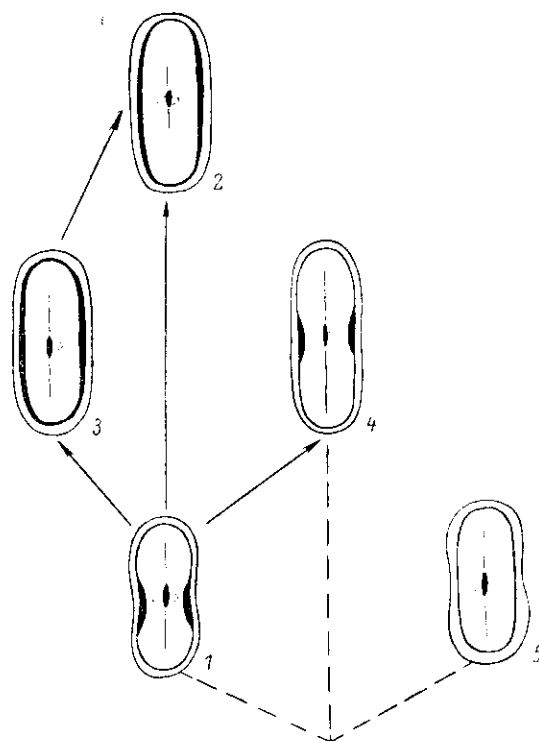


Рис. 20. Эволюция формы пыльцевых зерен видов рода *Heracleum*.

1 — сжато-эллиптическая, длиннороздкая, с неравномерно утолщенной эндэкзиной; 2 — эллиптическая, с редуцированными бороздами, с неравномерно утолщенной эндэкзиной; 3 — эллиптическая, длиннороздкая, с неравномерно утолщенной эндэкзиной; 4 — продолговато сжато-эллиптическая, длиннороздкая, с неравномерно утолщенной эндэкзиной; 5 — сжато-эллиптическая, длиннороздкая, с равномерно утолщенной эндэкзиной.

Pubescentia, более подвинутыми, чем виды секции *Heracleum*, о чем свидетельствуют более крупные размеры п. з., наличие сжатости по экваториальной оси только у 2 видов. Реликтовый вид *H. scabrum* имеет минимальные по размерам п. з. со слаженно бугорчато-морщинистой скульптурой ак. и мк. Аналогичная скульптура наблюдается у п. з. *H. grandiflorum*. Мы полагаем, что эти виды являются более примитивными, чем *H. antasiaticum* и *H. sterenii*.

В секции *Wendia* (подрод *Wendia*) в основном находятся виды с продолговато-эллиптическими зернами (4-й тип), поэтому ее можно рассматривать как более подвинутую по сравнению с секцией *Heracleum*. В то же время один из этой секции — *H. pastinacifolium* — имеет сжато-эллиптические п. з. Пять близких к нему видов (*H. transcausicum*, *H. schelkownikovii* и *H. albortii*) сохранила еще легкую сжатость полярной оси и занимает как бы переходную ступень от сжато-эллиптических к продолговато-эллиптическим зернам. П. з. *H. chorodanum* отличались от п. з. всех остальных видов, они были более близки к 3-му типу п. з. Можно полагать, что этот вид является наиболее подвинутым в секции *Wendia*. Из приведенных данных видно, что секция *Wendia* по морфологическим особенностям п. з. является менее эволюционно подвинутой, чем секции *Pubescentia* и *Villosa*. Эти данные противоречат точке зрения И. П. Медведевой [292], которая считала секцию *Wendia* наиболее «поздним звеном в развитии рода *Heracleum*» (с. 96).

Секция *Apiifolia* (подрод *Apiifolia*), состоящая всего из двух видов — *H. apiifolium* и *H. ligusticifolium*, оказалась по характеру п. з. разнородной. П. з. *H. apiifolium* были 5-го типа, а *H. ligusticifolium* — 3-го. По характеру п. з. *H. apiifolium* был ближе к роду *Pastinaca*, чем к роду *Heracleum*. Это же и по структуре мерикарпиев имел некоторые черты сходства с родом *Pastinaca*, но по ряду морфологических особенностей вегетативных и репродуктивных органов он был ближе к роду *Heracleum*. В связи с тем что число признаков характеризующих его как один из видов рода *Heracleum*, превалировало над числом признаков, по которым его можно было бы отнести к роду *Pastinaca*, мы оставили его в подроде *Heracleum*.

Наличие в разных секциях подродов *Heracleum*, *Wendia* и *Apiifolia* различных п. з. можно объяснить параллелизмом в изменчивости признаков в разных таксонах. Следовательно, закон гомологических рядов Н. П. Павлова находит подтверждение и в изменчивости морфологии пыльцы. А. М. Гурьева [526] наблюдала аналогичную картину при изучении п. з. видов сем. *Cruciferae*.

ПЛОД

Плод борщевиков, как и у многих представителей сем. *Apiaceae*, — это мелкий дробный колонковидный многоплодник [472], распадающийся на 2 плоских, ломенного или буроватого цвета мерикарпия; на спинной (дорзальной) стороне мерикарпиев имеется 5 слабо выступающих нитевидных первичных ребер, из которых краевые крыловидные, между ребрами расположены секреторные каналы (кавалыды); на брюшной (комиссуральной) стороне хорошо заметна колонковидная борозда и у видов секций *Heracleum*, *Pubescentia*, *Villosa* и *Apiifolia* — 2 эфирномасляных канала.

Размер мерикарпиев у борщевиков колеблется от 0.4 до 1.7 см дл. и от 0.2 до 1.1 см шир. Виды с мелкими мерикарпиями (0.6 см дл.) встречаются во всех секциях, кроме секции *Pubescentia*, но в секциях *Heracleum*, *Wendia* и *Apiifolia* они составляют 50 и более процентов от общего числа видов, а в секции *Villosa* — около 16%. В пределах одного вида размах популяционной изменчивости средних размеров мерикарпиев составляет 0.17—0.29 см (табл. 1). Коэффициент варьирования данного признака 13—28%. Мерикарпии, собранные с одной особи, но из зонтиков разных порядков, также отличаются по размерам. Наиболее крупные из них развиваются в центральных зонтиках I порядка в боковых зонтиках I порядка, расположенных в пазухах самых верхних левых листьев. Увеличение размеров мерикарпиев в зонтиках I порядка происходит в акропетальной последовательности. В зонтиках II порядка мерикарпии