

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *HERACLEUM* L. ВЫРАЩЕННЫХ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Г. Ткаченко

Виды р. борщевик *Heracleum* L. сем. зонтичных *Araliaceae* (*Umbelliferae*) с каждым годом находят все большее использование как высокоурожайные кормовые растения, поэтому изучение особенностей их цветения и семенной продуктивности является актуальным (Сацыперова, 1984).

Виды борщевика являются дву- или многолетними,mono- или поликарпическими, полурозеточными, травянистыми растениями; гемикриптофиты (Сацыперова, 1984). Соцветие у них — сложный зонтик, состоящий из зонтиков. Цветки в зонтиках двух типов — зигоморфные и актиноморфные. Первые по размерам значительно крупнее вторых и образуют внешний круг зонтика. Вторые составляют основную массу цветков в зонтиках, они обеополье, реже однополые, обычно мелкие, большей частью 5-членные; лепестки почти всегда свободные; тычинок одинаковое число с лепестками и они чередуются с ними, имеется интрастаминальный нектарный диск. Гинецей ценокарпный, из двух карпелей, завязь нижняя. Плод — колонковый плодоплодник, распадающийся на два мерикарпия, которые условно называют семенами. Семена с мелким зародышем и обычным эндоспермом (Knuth, 1898; Hegi, 1914; Шишкин, 1950; Марченко, 1954; Шамуров, 1958; Шумова, 1967, 1970; Сацыперова, 1984; Тахтаджян, 1987).

R. Knuth (1898) соцветия борщевиков относит к полигамным. J. Hegi (1914) выделяет у борщевиков одно- и двупольные цветки. А. Н. Пономарев (1960) и И. Ф. Сацыперова (1984) отмечают, что для видов борщевика, как и для многих видов сем. зонтичных, характерна протерандрия, хотя А. А. Марченко (1954) для б. Сосновского *H. sosnowskyi* Manden. в условиях Коми АССР отметил наличие протогинии. И. П. Манденова (1950, 1951) обратила внимание на то, что цветки боковых зонтиков некоторых видов борщевика часто бесполые. J. W. Dawson (1964) и C. J. Webb (1981) отмечали наличие разнопольных цветков в зонтиках разного порядка не только у видов борщевика, но и многих других видов сем. зонтичных.

И. Б. Сандина (1959) у б. Сосновского выделила 4 половых типа цветков: обеополье, функционально-мужские, функционально-женские и бесполые, которые могут встречаться в зонтиках в 6 различных комбинациях. Кроме того, она отметила наличие у цветков этого вида протерандрии и андромонозии. C. J. Webb (1979, 1981) для большинства представителей сем. зонтичных тоже отметил возможное существование 4 вышеизложенных половых типов цветков.

Обеополье, мужские и женские цветки в зонтиках разных кругов были отмечены у следующих видов борщевика: б. Сосновского (Сандина, 1959), б. Лемана *H. lemannianum* Bunge (Жураев, 1971), б. шероховато-окаймленного *H. trachyloma* Fisch. et Mey. (Темирбеков, 1977), б. переднеазиатского *H. antasiaticum* Manden., б. pontийского *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. и б. рассеченного *H. dissectum* Ledeb. (Ткаченко, 1985б, 1986).

Ход распускания цветков в зонтике у видов борщевика происходит центро斯特ремительно, а отцветание — центробежно. В ходе цветения цветки борщевиков проходят две фазы — мужскую и женскую. Для первой характерно то, что тычиночные нити выпрямляются, пыльники растрескиваются и после взаимо-

до 3 сут. После мужской наступает женская фаза цветения, которая начинается с удлинением столбиков пестика, затем происходит расхождение их в разные стороны и выделение нектара пестичным диском. С момента наступления женской фазы лепестки отгибаются к цветоножке, постепенно усыхают и опадают. Длительность женской фазы цветения 109,6 ч (Сацыперова, 1984).

Семенная продуктивность борщевика в настоящее время в литературе освещена недостаточно. Так, Е. В. Тюрина (1978, 1979, 1984), изучая продуктивность б. рассеченного в местах его естественного произрастания, показала, что семенная продуктивность этого вида колеблется от 1,2 до 2 тыс. шт семян на одну особь. По нашим данным (Ткаченко, 1985а), семенная продуктивность при культивировании б. переднеазиатского достигает 25 тыс. шт плодов, б. рассеченного — 12, б. Лемана — 8 и б. pontийского — 15 тыс. шт плодов на один генеративный побег.

Цель настоящей работы — изучение биологических особенностей цветения и определения семенной продуктивности некоторых видов борщевика.

Работа была выполнена в период с 1983 по 1985 г на научно-исследовательской станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН ССР (ст. Отрадное, Ленинградская обл., Приозерский р-н) на коллекции борщевиков, собранной и поддерживаемой И. Ф. Сацыперовой и Т. К. Перфиловой.

Исследуемые виды борщевика, по классификации И. Ф. Сацыперовой (1984), в зависимости от продуктивности и урожайности зеленой массы разделены на три группы: высокопродуктивные (свыше 500 ц/га), продуктивные (от 200 до 500 ц/га) и малопродуктивные (менее 200 ц/га) (последние взяты для сравнения). К первой группе видов, из взятых нами для наблюдений, относятся б. Лемана, б. pontийский, б. Сосновского, б. шероховато-окаймленный, б. пушистый *H. pubescens* (Hoffm.) Vierb., б. Вильгельмса *H. wilhelmsii* Fisch. et Avé-Lall. и б. жесткий *H. asperatum* (Hoffm.) Vierb.; ко второй — б. переднеазиатский, б. рассеченный, б. Стевена *H. stevenii* Manden., б. Мелендорфа *H. moellendorffii* Hance и б. Ворошилова *H. voloschikowii* Gorovoi; остальные виды входят в группу малопродуктивных видов.

Б. Сосновского, б. пушистый, б. Лескова *H. leskovi* Grossh. и б. Стевена являются монокарпическими, а остальные — поликарпическими видами.

Для наблюдений за растениями были использованы следующие методики: за ритмом развития — И. Н. Бейдеман (1954); за ходом цветения — А. Н. Пономарева (1960), а также З. Г. Беспаловой и В. Г. Борисовой (1963); при определении пола цветков — П. Диакону (1962) и И. Ф. Сацыперовой (1962). При выделении цветков разного пола принята терминология А. М. Негруль (1935), согласно которой гермафродитные, гермафродитные со стерильными тычинками (функционально женские) или пестиком (физиологически мужские) цветки в дальнейшем мы условно будем называть обеопольными, женскими и мужскими. При изучении семенной продуктивности растений использовали методики И. В. Вайнагия (1973, 1974) и Е. В. Тюриной (1984) и терминологию Е. А. Ходачек (1970). Мы определяли потенциальную (ПСП), условно-реальную (У-РСП) и реальную или фактическую (РСП) семенную продуктивность. ПСП представляет собой общее число семязачатков, У-РСП — число образовавшихся плодов, а РСП — число выполненных полноценных плодов. Разделение семян по фракциям с последующим определением их качества проводили по методике М. К. Фирсовской (1969). Материал статистически обработан по алгоритмам Н. А. Плохинского (1967).

На основании проведенных наблюдений виды борщевика по срокам зацветания можно разделить на три группы: поздневесенние — виды, которые зацветают в мае; пасторнаколистный *H. pastinacifolium* G. Koch и б. Шишкин-

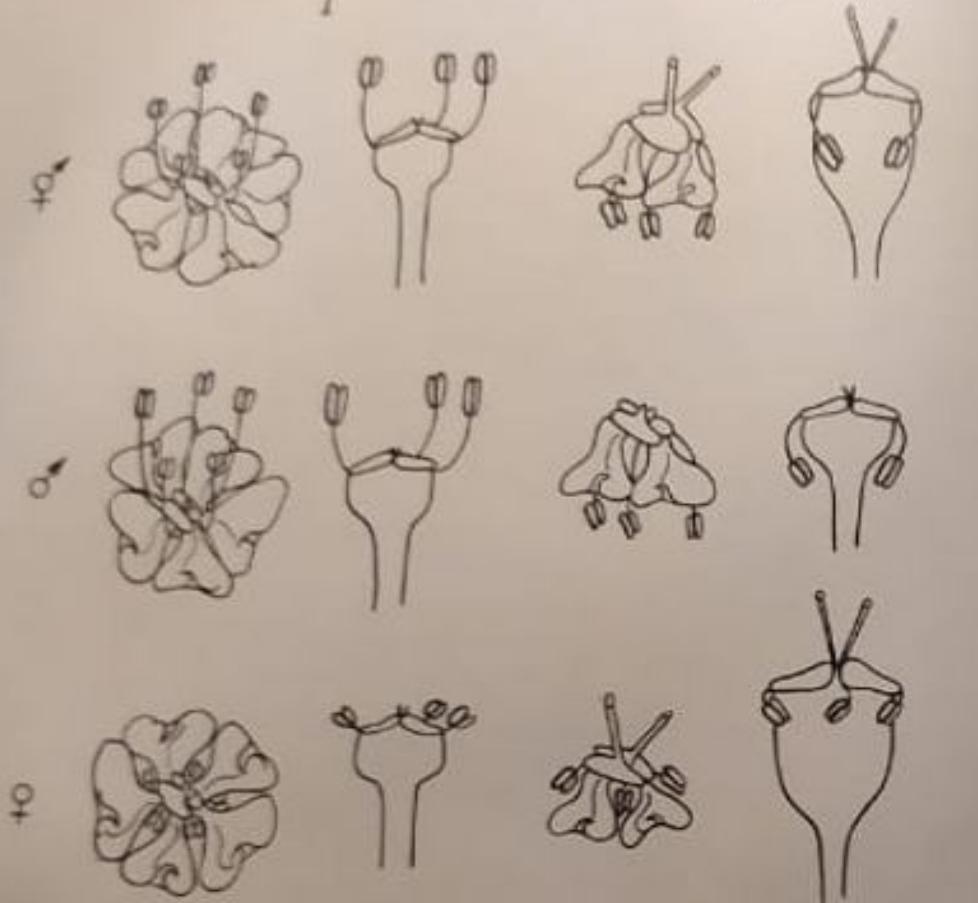


Рис. 1. Схема цветения цветков разных половых типов у видов *Heracleum* L.

Половой тип цветка: ♂ — обоеполый, ♂ — мужской, ♀ — женский. Фазы цветения: I — мужская, II — женская.

Цветки борщевиков в период цветения проходят последовательно две фазы цветения: мужскую и женскую (рис. 1). Так, на рис. 1 видно, что в мужскую фазу цветения мужские и обоепольные цветки морфологически не различаются, женские же цветки в эту фазу отличаются от двух ранее названных половых типов тем, что у них не развиваются тычиночные нити и пыльники не растрескиваются. В женской фазе цветения между половыми типами цветков наблюдаются различия, которые проявляются в том, что у обоепольных и женских цветков увеличивается рыльце и развивается завязь, в то время как у мужских цветков этого не происходит.

В ходе наблюдений было отмечено, что в зонтичке обоепольые и женские цветки являются краевыми, а мужские — центральными. К моменту зацветания в зонтических мужских цветках, т. е. наступления у них мужской фазы цветения, у обоепольых и женских цветков рыльца готовы к восприятию пыльцы. Таким образом, благодаря такой последовательности цветения увеличивается возможность опыления завязей у краевых цветков.

У некоторых видов борщевика секции *Pubescens* (б. Сосновского, б. Лекана и б. Переходского — склонименное)

Вид	Секция	Жизненная форма	Число побегов	Период цветения			Общее число зонтиков на 1 особь
				II	I	III	
<i>H. austriacum</i> Manden.	<i>Villosa</i>	жк	1	1	10	25	36
<i>H. colchicum</i> Lipsky	<i>Heracleum</i>	жк	7	1	3	1	35
<i>H. dissectum</i> Ledeb.	*	жк	4	1	5	4	40
<i>H. lemnopolitanum</i> Bunge	<i>Pubescens</i>	жк	6	1	6	3	60
<i>H. maximowiczii</i> C. Koch	<i>Wendia</i>	жк	27	1	5	3	243
<i>H. pastinaceum</i> (Lipsky) Schischk.	<i>Heracleum</i>	жк	15	1	3	3	135
<i>H. polystachys</i> Manden.	<i>Pubescens</i>	жк	1	1	9	8	18
<i>H. stevenii</i> Manden.	<i>Villosa</i>	жк	1	1	7	13	21
<i>H. trachylepma</i> Fisch. et Mey.	<i>Pubescens</i>	жк	6	1	5	2	32
<i>H. zhiguliensis</i> Gerasim.	<i>Heracleum</i>	жк	4	1	3	3	28

П р и м е ч а н и я . Приведены максимальные численные значения зонтиков; жк — монокарпик, жк — поликарпик; порядок зонтиков: II — центральный, I — первый, III — второй.

(неравнобокие) лепестки, расширенные тычиночные нити, образованные на лепестках пыльцевые мешки; встречались также особи со сросшимися на различной высоте лучами зонтика и лучиками зонтичков и особи, имеющие только женские цветки в зонтиках разного порядка. Такие же отклонения в численности частей цветка от нормальной пятичленной формы и изменения в строении цветка отмечал у некоторых видов сем. зонтичных еще Б. М. Козо-Полянский (1923, 1926).

Из данных табл. 1 видно, что монокарпические виды несут большее число зонтиков I и II порядков, чем поликарпические. Кроме того, для них характерно наличие только одного генеративного побега, тогда как у поликарпических видов число генеративных побегов может колебаться от 15 (б. пастернаклистный) до 27 (б. пастернаклистный). Общее же число зонтиков на одну особь независимо от жизненной формы колеблется у видов борщевика от 20 до 35, за исключением видов секции *Wendia* (более 100 шт зонтиков на одну особь). Эти данные свидетельствуют о том, что жизненная форма влияет на число зонтиков разного порядка у видов борщевика.

Соотношение цветков разных половых типов в зонтиках различных порядков неодинаково у видов борщевика (Ткаченко, 1985б). Из данных табл. 2 видно, что центральные зонтики изученных видов состоят в основном из обоепольых цветков; количество мужских и женских цветков в центральных зонтиках незначительно (от 1 до 30 %). Зонтики первого порядка образованы, как правило, обоепольными и мужскими цветками, количество последних колеблется в зависимости от вида от 25 до 100 %. Женские цветки в зонтиках этого (I) порядка либо отсутствуют, либо их количество незначительно (0,3—2,3 %). В Ленинградской обл. не у всех видов борщевика развиваются зонтики второго порядка. В том случае если они образовались, то состоят только из мужских цветков — основных поставщиков пыльцы в агропопуляции. В ходе наблюдений было отмечено, что у некоторых видов (б. Лескова и др.) цветки в зонтиках второго порядка не распускаются или вообще не образуются.

Увеличение числа мужских цветков с увеличением порядка зонтика способствует обеспечению пыльцой обоепольных и женских цветков центральных зонтиков. Как уже было показано ранее (Ткаченко, 1985а), плоды краевых зонтичков в центральных зонтиках имеют наибольшую абсолютную массу и высокую полевую всхожесть. Плоды же из разных зонтичков в зонтиках первого

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Среднее число в соцветии цветков разного пола в зонтиках различного порядка
у некоторых видов *Heracleum* L.

Вид	Число цветков	Количество цветков, %			
		общеполых	женских	мужских	
Подрод <i>Heracleum</i>					
Секция <i>Heracleum</i>					
Центральный зонтик					
<i>H. azergatum</i> (Hoffm.) Bieb.	918.9 ± 11.2	81.3 ± 6.2	8.5 ± 0.4	10.2 ± 1.7	
<i>H. carpaticum</i> Ross	108.1 ± 9.3	94.6 ± 1.3	4.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	
<i>H. calcaratum</i> Albov var. <i>colchicum</i> (Lipsky) Satzyperova	1156.4 ± 81.6	69.6 ± 5.1	4.0 ± 0.2	25.4 ± 4.6	
<i>H. moellendorffii</i> Hance	1152.9 ± 99.3	87.7 ± 3.6	5.4 ± 0.7	7.9 ± 0.8	
<i>H. scorodoniae</i> Gocovo	1428.5 ± 86.2	75.1 ± 4.1	3.6 ± 0.2	21.3 ± 1.9	
Зонтики первого порядка					
<i>H. azergatum</i>	460.3 ± 29.1	25.5 ± 2.2	0	74.5 ± 2.2	
<i>H. carpaticum</i>	66.3 ± 1.5	76.4 ± 0.3	1.3 ± 0.1	22.3 ± 0.3	
<i>H. calcicaratum</i> var. <i>colchicum</i>	720.2 ± 14.3	21.9 ± 3.9	0	78.1 ± 3.9	
<i>H. moellendorffii</i>	812.8 ± 33.7	35.7 ± 0.8	1.2 ± 0.1	62.1 ± 0.8	
<i>H. scorodoniae</i>	728.4 ± 68.1	47.7 ± 24	0	52.3 ± 24	
Зонтики второго порядка					
<i>H. azergatum</i> *	165.2 ± 11.2	0	0	100	
Секция <i>Rubescens</i> Manden					
Центральный зонтик					
<i>H. trachyloma</i> Fisch. et Mey.	1972.9 ± 108.4	85.7 ± 4.5	3.2 ± 1.1	11.1 ± 1.1	
<i>H. koznowskii</i> Manden.	6987.6 ± 798.3	69.4 ± 1.3	7.3 ± 0.9	33.4 ± 1.2	
<i>H. pubescens</i> (Hoffm.) Bieb.	5788.9 ± 631.6	78.1 ± 2.9	6.5 ± 0.3	15.4 ± 1.6	
<i>H. wilhelmsii</i> Fisch. et Ave-Lall.	1672.9 ± 342.9	88.2 ± 4.1	2.1 ± 0.3	9.7 ± 2.2	
Зонтики первого порядка					
<i>H. trachyloma</i>	849.6 ± 94.7	28.3 ± 1.2	1.2 ± 0.1	71.5 ± 2.1	
<i>H. koznowskii</i>	3469.0 ± 177.3	45.9 ± 3.2	6.9 ± 1.1	47.2 ± 2.4	
<i>H. pubescens</i>	3825.4 ± 186.2	44.9 ± 1.4	1.5 ± 0.3	54.1 ± 2.7	
<i>H. wilhelmsii</i>	628.2 ± 88.9	32.1 ± 0.9	0	67.9 ± 0.9	
Зонтики второго порядка					
<i>H. trachyloma</i>	321.3 ± 36.2	0	0	100	
<i>H. koznowskii</i>	741.7 ± 49.2	4.4 ± 0.8	0	95.6 ± 0.8	
<i>H. pubescens</i>	972.4 ± 44.8	7.6 ± 0.2	2.3 ± 0.2	90.1 ± 0.2	
<i>H. wilhelmsii</i>	211.5 ± 22.5	3.6 ± 0.1	0	96.4 ± 0.1	
Секция <i>Villosa</i> Manden					
Центральный зонтик					
<i>H. leshkoi Grossh.</i>	4756.7 ± 697.3	64.5 ± 1.7	7.4 ± 0.4	38.1 ± 1.4	
<i>H. stevenii</i> Manden.	5449.3 ± 376.2	74.9 ± 3.1	2.9 ± 0.3	22.2 ± 2.7	
Зонтики первого порядка					
<i>H. leshkoi</i>	2691.4 ± 264.3	36.2 ± 3.8	0	73.8 ± 3.8	
<i>H. stevenii</i>	1769.8 ± 423.7	39.4 ± 1.7	0.3 ± 0.01	60.3 ± 1.3	
Зонтики второго порядка					
<i>H. stevenii</i> *	193.5 ± 4.9	Цветки не распускаются			
Подрод <i>Wendia</i> (Hoffm.) Satzyperova					
Секция <i>Wendia</i> (Hoffm.) Duby					
Центральный зонтик					
<i>H. pastinacifolium</i> C. Koch	856.9 ± 31.4	65.9 ± 2.6	1.2 ± 0.1	33.9 ± 2.5	
<i>H. pastinacifolium</i> C. Koch subsp.	1562.2 ± 101.4	70.1 ± 2.1	1.2 ± 0.1	28.7 ± 2.1	

Вид	Число цветков	Количество цветков, %		
		общеполых	женских	мужских
Зонтики первого порядка				
<i>H. pastinacifolium</i>	357.3 ± 22.7	36.8 ± 2.2	0	73.2 ± 2.2
<i>H. scheireckianum</i>	77.8 ± 10.3	49.4 ± 4.1	0	50.6 ± 4.1
<i>H. roseum</i>	123.8 ± 18.9	62.4 ± 1.2	0.3 ± 0.01	37.3 ± 1.2
Зонтики второго порядка				
<i>H. pastinacifolium</i>	216.3 ± 11.8	15.7 ± 1.1	0	84.3 ± 1.1
<i>H. scheireckianum</i>	54.6 ± 3.9	30.4 ± 2.3	0	69.6 ± 2.3
<i>H. roseum</i>	33.9 ± 6.9	6.9 ± 0.7	0	93.1 ± 0.7

Примечание. — у других изучаемых видов зонтики второго порядка не образуются.

Ход цветения зонтиков разного порядка у некоторых изученных видов борщевика в агропопуляциях представлен на рис. 2. На этом рисунке видно, что наиболее короткий период цветения имеют центральные, первого и второго порядков зонтики б. переднеазиатского, а наиболее продолжительный — б. pontийского. Так, длительность цветения зонтиков разных порядков у б. переднеазиатского составляет 8—14 дней, а у б. pontийского — до 38 дней (наиболее продолжительно цветут цветки в зонтиках первого порядка). Два вида — б. Лемана и б. рассеченный по длительности цветения занимают промежуточное положение.

Число опыленных цветков в наблюдаемых популяциях увеличивается за счет того, что у всех видов борщевика во время цветения происходит наложение женских и мужских фаз (рис. 2). Так, в то время когда цветки центральных зонтиков находятся в женской фазе цветения, цветки в зонтиках первого порядка только вступают в мужскую фазу цветения. Цветки в зонтиках второго порядка находятся в мужской фазе цветения, как правило, тогда, когда цветки зонтиков первого порядка проходят женскую фазу цветения. Таким образом, у всех наблюдаемых видов в агропопуляциях на последние дни зацветания центральных зонтиков приходится максимум распускания цветков в зонтиках первого порядка, а на конец цветения зонтиков первого порядка — максимум цветения зонтиков второго порядка. Подобный ход цветения отмечала Е. В. Тюрина (1978) и для видов *Peucedanum* L.

Общая конфигурация хода цветения (рис. 3) у изучаемых видов борщевика в агропопуляциях из года в год повторяется, лишь несколько варьируя в датах. Возраст же растений оказывает существенное влияние на начало сроков цветения особей (рис. 3). Так, особи б. pontийского, вступившие в молодое репродуктивное состояние, зацветают на 10—12 дней раньше таковых, находящихся в среднем репродуктивном состоянии. Растения того же вида борщевика в старом репродуктивном состоянии зацветают на 5—7 дней позже особей среднего репродуктивного состояния. Как видно на рис. 3, в агропопуляции, состоящей из разновозрастных репродуктивных особей, фаза массового цветения длится 15—20 дней. Длительность периода и разные сроки зацветания обеспечивают особям борщевика опыление максимального числа цветков разных порядков (в основном центрального и первого). Качество же семян, полученных от растений в агропопуляциях выше, чем у одиночно стоящих особей.

Между ПСП и РСП у всех изученных видов борщевика существует разница (Ткаченко, 1985а). Как видно из данных табл. 3, РСП ниже У-РСП и ПСП на 15—35 и 15—70 % соответственно. При этом коэффициент продуктивности цветения у видов зонтиков *Heracleum* гораздо выше, чем у

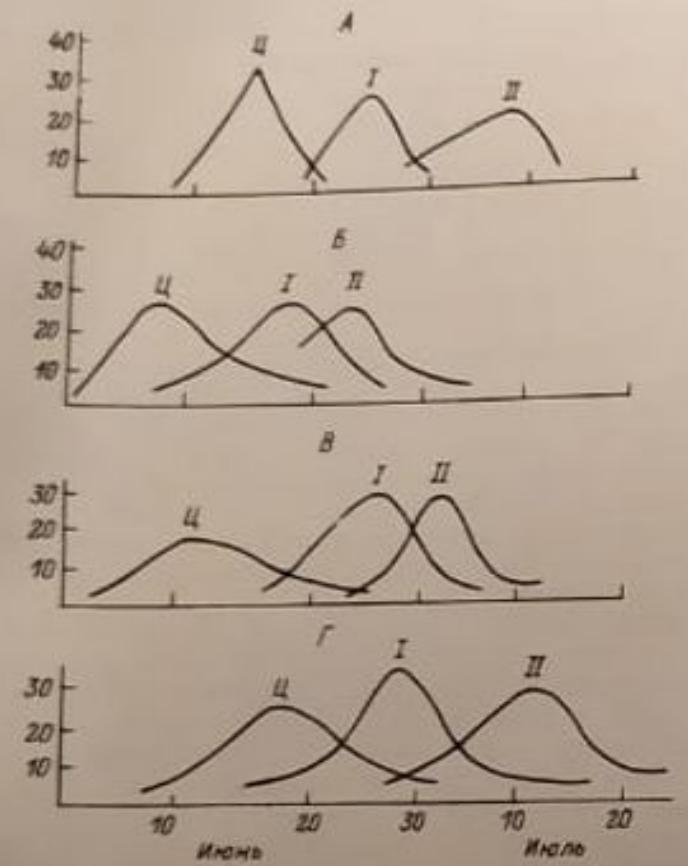


Рис. 2. Схема хода распускания цветков в зонтиках разного порядка в агропопуляциях некоторых видов *Heracleum* L.

A — *H. austriacum* Manden. ($n=50$), B — *H. leibnitzianum* Bunge ($n=100$), C — *H. dissectum* Ledeb. ($n=70$), D — *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. ($n=300$). По оси ординат — число зацветших особей, по оси абсциссе — даты. Порядок зонтика: Ц — центральный, I — первый, II — второй.

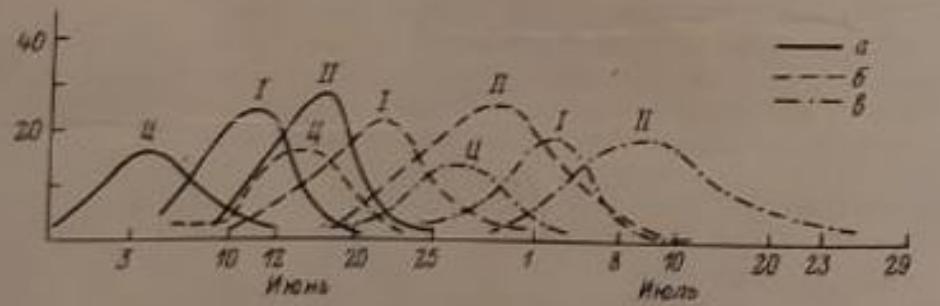


Рис. 3. Схема хода цветения *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. разного возраста.

Возраст растений: а — 2 года, б — 5 лет, в — 10 лет.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Вид	ПСП	У-РСП	РСП	Коэффициент продуктивности семян
Секция <i>Heracleum</i>				
<i>H. alpinum</i> (Hoffm.) Bieb.	22653.9 ± 963.4	12004.5 ± 688.2	9403.9 ± 121.4	41.5
<i>H. europaeum</i> Port.	474.4 ± 36.2	380.4 ± 21.8	301.4 ± 18.3	63.5
<i>H. calcareum</i> Albov var. <i>colchicum</i> (Lipsky) Satzyperova	8168.6 ± 716.3	5609.2 ± 181.7	5034.6 ± 119.7	61.6
<i>H. moellendorffii</i> Hance	8858.2 ± 691.4	5048.1 ± 212.4	3706.7 ± 84.9	41.8
<i>H. scorodonia</i> Gorovsz.	6784.4 ± 368.6	4545.3 ± 341.6	4119.4 ± 123.1	60.7
Секция <i>Pubescensia</i> Manden.				
<i>H. trachyloma</i> Fisch. et Mey.	12790.3 ± 864.2	6198.1 ± 478.3	5742.6 ± 359.8	44.9
<i>H. soosnowskyi</i> Manden.	28972.6 ± 981.5	10643.8 ± 703.7	8836.2 ± 218.9	30.5
<i>H. pubescens</i> (Hoffm.) Bieb.	28537.4 ± 767.4	15405.2 ± 568.4	12124.8 ± 489.7	42.5
<i>H. wilhelmsii</i> Fisch. et Ave-Lall.	6131.5 ± 282.4	2452.6 ± 223.3	2017.3 ± 174.6	32.9
Секция <i>Villosa</i> Manden.				
<i>H. leskovii</i> Grossh.	16447.6 ± 242.8	12212.9 ± 357.3	10817.4 ± 267.2	69.7
<i>H. stevenii</i> Manden.	15928.4 ± 731.9	9238.4 ± 482.8	8794.6 ± 321.3	55.2
Секция <i>Verticillata</i> (Hoffm.) Duby				
<i>H. pastinacifolium</i> C. Koch	4287.8 ± 634.3	3521.1 ± 225.8	3147.3 ± 265.9	73.4
<i>H. pastinacifolium</i> C. Koch subsp. <i>scheffleri</i> (Woronow) Satzyperova	1484.6 ± 273.5	1232.6 ± 147.1	976.8 ± 39.5	65.8
<i>H. roseum</i> Stev.	932.1 ± 59.2	824.5 ± 32.3	787.6 ± 24.3	84.5

Примечание. Семенная продуктивность: ПСП — потенциальная, У-РСП — условно-реальная, РСП — реальная.

по отношению к ПСП и У-РСП происходит за счет образования большого числа щуплых семян. Щуплые (невыполненные) семена довольно легко можно отделить от выполненных (полноценных) путем отвеевания, так как масса первых ниже последних в 3—8 раз. Невыполненные семена появляются в результате разрастания неопыленной завязи цветков, что может быть вызвано смыванием пыльцы с пыльников осадками, отсутствием лёта насекомых при высокой влажности воздуха и низких температурах воздуха, а также повреждением насекомыми-вредителями и прочими причинами.

ВЫВОДЫ

1. В зонтиках видов р. борщевик *Heracleum* L. встречаются гермафродитные (обоеполые), гермафродитные со стерильными тычинками (функционально женские) и гермафродитные со стерильным пестиком (физиологически мужские) цветки, количественное соотношение которых в зонтиках разных порядков различное.

2. Цветки всех видов борщевика отличаются друг от друга по ходу и длительности прохождения ими мужской и женской фаз цветения.

3. Жизненная форма вида влияет на образующееся число зонтиков, находящихся на одном генеративном побеге: монокарпические виды имеют макси-

25 тыс. шт плодов на одну особь), при этом реальная семенная продуктивность ниже потенциальной на 15—70 %.

ЛИТЕРАТУРА

- Байдемак И. Н. Изучение фенологии растений // Популяция геоботаника. М., Л., 1964. Т. 2. С. 333—366.
- Бесланова З. Г. Борисова В. Г. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений // Бот. журн., 1963. Т. 48, № 9. С. 1271—1294.
- Вайнахий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla* L. // Раст. ресурсы, 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287—296.
- Вайнахий И. В. Семенная продуктивность и всхожесть некоторых высокогорных растений Карпат // Бот. журн., 1978. Т. 59, № 10. С. 1439—1451.
- Дикону П. Определение жизнеспособности пыльцы полевых культур с применением трифиль-термодиаграммы // Селекция и семеноводство, 1962. № 3. С. 68—69.
- Журавлев А. О. Особенности цветения южного соловьевого растения *Heracleum trachyloma* Fisch. et Mey. // Раст. ресурсы, 1971. Т. 7, вып. 1. С. 55—62.
- Козо-Польский Б. М. Цветок *Umbelliferae* и третий способ проникновения пыльцы // N. Acta Univers. Wroclawensis, pars Dogmat. Sect. 2, 1923. Т. 1. S. 1—48.
- Козо-Польский Б. М. К морфологии цветка *Umbelliferae* // Бюл. Воронеж. об-ва естествоиспытателей, 1926. С. 153—168.
- Манденова И. П. Кавказские виды рода *Heracleum* L. Тбилиси, 1950. 103 с.
- Манденова И. П. Род Борщевик — *Heracleum* L. // Флора СССР. М., Л., 1951. Т. 17. С. 223—238.
- Марченко А. А. Биологические особенности и кормовые достоинства борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). Автореф. канд. дис. Л., 1954. 17 с.
- Негруль А. М. Теоретические основы селекции вегетативно размножаемых растений // Теоретические основы селекции растений. М., Л., 1936. Т. 1. С. 647—688.
- Поздняков Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1967. 81 с.
- Покемарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Популяция геоботаника. М., Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.
- Сидякин И. Б. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), его биология и опыт выращивания в Ленинградской области. Автореф. канд. дис. Л., 1959. 18 с.
- Сакимгерова И. Ф. Отчет о колхозировке в Народную Республику Болгарию. М., 1962. 10 с.
- Сакимгерова И. Ф. Борщевик флоры СССР — новый кормовой растений. Л., 1984. 222 с.
- Тихладзе А. Л. Система матрично-графиков. Л., 1987. 440 с.
- Тенирбеков О. Т. Морфогенез, биологические особенности и биодинамическая характеристика *Heracleum leonopolitanum* Bunge, выращиваемого в Ленинградской области. Автореф. канд. дис. Л., 1977. 19 с.
- Ткаченко К. Г. Семенная продуктивность в качестве семян у некоторых видов р. *Heracleum* L., интродуцированных в Ленинградскую область // Раст. ресурсы, 1985. Т. 21, вып. 3. С. 309—315.
- Ткаченко К. Г. Особенности цветения некоторых видов р. *Heracleum* L. // Труды VII конференции молодых ученых Ботанического института АН СССР, 1985. С. 115—125. — Рукопись № 6591—85 Деп. в ВИНИТИ, № 6591—85 Деп.
- Ткаченко К. Г. Сравнительная характеристика некоторых видов р. *Heracleum* L. как эфирномасличных растений. Автореф. канд. дис. Л., 1986. 22 с.
- Тюрина Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск, 1978. 240 с.
- Тюрина Е. В. Семенная продуктивность зонтичных (*Umbelliferae*) в условиях высокогорной Юго-Восточного Алтая // Экология и биология высокогорных растений: Проблемы ботаники. Новосибирск, 1979. Т. 14 № 2. С. 74—79.
- Тюрина Е. В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. *Araliaceae* // Раст. ресурсы, 1984. Т. 20, вып. 4. С. 572—577.
- Фирсова М. К. Семенной контроль. М., 1969. 295 с.
- Ходаков Е. А. Семенная продуктивность и сроки жизни растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн., 1970. Т. 55, № 7. С. 995—1010.
- Шамиурина В. Ф. Студия ритмики и экологии цветения некоторых семенных растений // Бот. журн., 1958. Т. 43, № 4. С. 548—557.
- Шишаков Б. К. Сем. Зонтичные — *Umbelliferae* Морг. // Флора СССР, 1950. Т. 16. С. 36—40.
- Шумкова З. М. Особенности цветения борщевика Мантигации (*Heracleum mantegazzianum* Somm. et Levier.) // Докл. ТСХА, 1967. Вып. 131. С. 331—335.
- Шумкова З. М. Особенности цветения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Докл. Высш. школы. Биол. науки, 1970. № 10. С. 43—48.
- Джонсон J. W. Inbreeding in the New Zealand Umbelliferous // Tuatara, 1964. Vol. 12, N 2. P. 67—68.

Webb C. J. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apocynum Umbelliferous // Evolution, 1979. Vol. 33, N 2. P. 662—672.

Webb C. J. Test of a model predicting equilibrium frequencies of Gynodioecious angiosperms // Heredity, 1981. Vol. 46, N 3. P. 397—405.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Поступила 25 XI 1987



тивные... 1960. Полетко, Михаил // Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) этого вида в природных условиях резко сократилась, в связи с чем он включен в «Красную книгу Белорусской ССР» (1981) и «Красную книгу Карелии» (1985), а также взят под охрану в Удмуртии (Растительный..., 1980), Псковской (Растения..., 1977), Ивановской, Владимирской (Шилов, 1982), Московской (Скворцов, Тихомиров, 1986) и других областях.

Поскольку вид взят под охрану и нуждается в восстановлении численности, в задачи нашей работы входило: изучение природных популяций (с учетом экологических и фитоценотических условий местообитаний) и оценка качества семян в них (на внутрипопуляционном и межпопуляционных уровнях); поиски оптимальных температурных режимов для долговременного хранения семян; изучение возможности культивирования в условиях питомников и оценка морфологических показателей семян, получаемых в культуре.

К широколистный — неморальный евразиатский вид, травянистый полукарлик, мезогигрофит.

В 1983—1986 гг. в Московской области было изучено восемь ценопопуляций