

УДК 582.96

ЗНАЧЕНИЕ СКУЛЬПТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДОВ *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*)

А.Б. Шипунов

Тонкая морфология семян привлекает значительный интерес систематиков, занимающихся изучением различных групп цветковых растений. Она особенно актуальна в тех группах, где "обычные" морфологические признаки дают мало ценной для классификации информации. К подобным таксонам относят и подорожники (роды *Plantago* L. и *Psyllium* Mill.)

Светомикроскопические исследования семян подорожников начались еще в XIX в. (Harz, 1885). К настоящему времени изучена морфология семян более 70% видов семейства (Pülgel, 1937; Vrouwer, 1955; Rahn, 1974; Corner, 1976), составлены определительные таблицы по признакам семян (Смирнова, Каден, 1970; Raymond, Swarbrick, 1970). Признаки строения семян используются в таксономических исследованиях как всего рода, так и отдельных его видов (Koch, 1928; Molgaard, 1976; Rahn, 1978).

Начиная с 70-х годов нашего века все большее внимание уделяется исследованиям морфологии семян на электронномикроскопическом уровне, особенно с использованием сканирующего электронного микроскопа. Однако семена подорожников изучены в этом плане явно недостаточно. Есть лишь несколько работ, в которых описывается строение семян отдельных видов рода (Rahn, 1974; Lewalle, Avena, 1989; Kazuhito, 1989) или региональных групп видов (Liu Jun-zhe et al., 1992). Сколько-нибудь представительный обзор видов по этим признакам отсутствует. Поэтому мы поставили своей задачей исследование с помощью сканирующего электронного микроскопа семян возможно большего числа видов родов *Plantago* L. s. str. и *Psyllium* Mill. с целью прежде всего оценить разнообразие скульптуры поверхности и определить таксономическую ценность ее признаков.

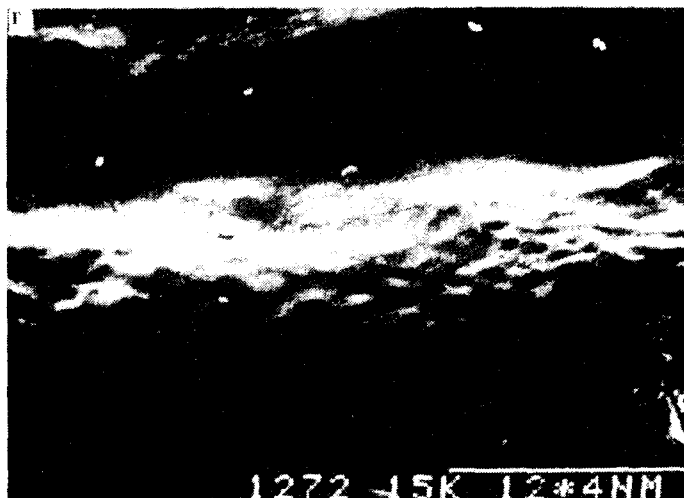
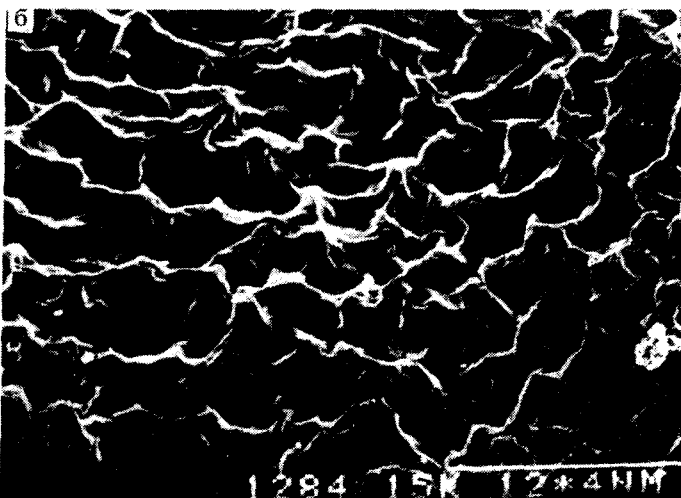
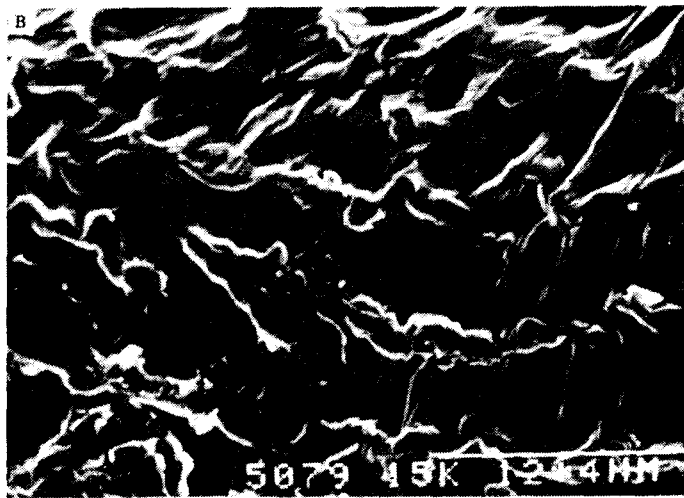
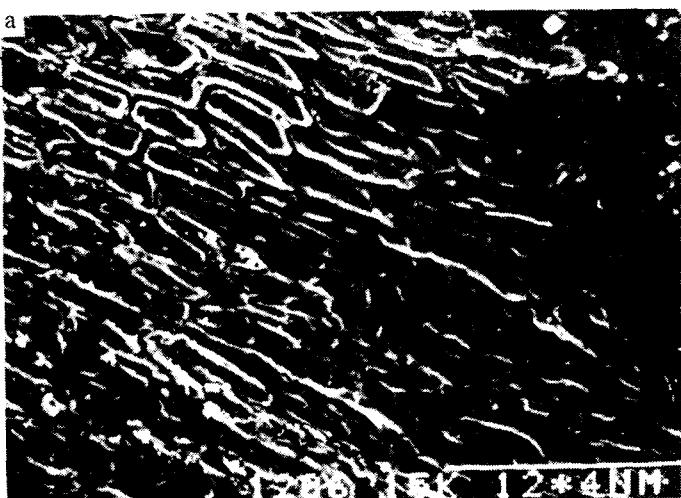


Рис. 1. Первичная скульптура поверхности семян: а — *P. notata* Lagasca (тип 1), б — *P. camtschatica* Link. (тип 3), в — *P. uliginosa* F.W. Schmidt (рис. 4), г — *P. amplexicaulis* Cav. (тип 5). Все микрофотографии с увеличением $\times 250$

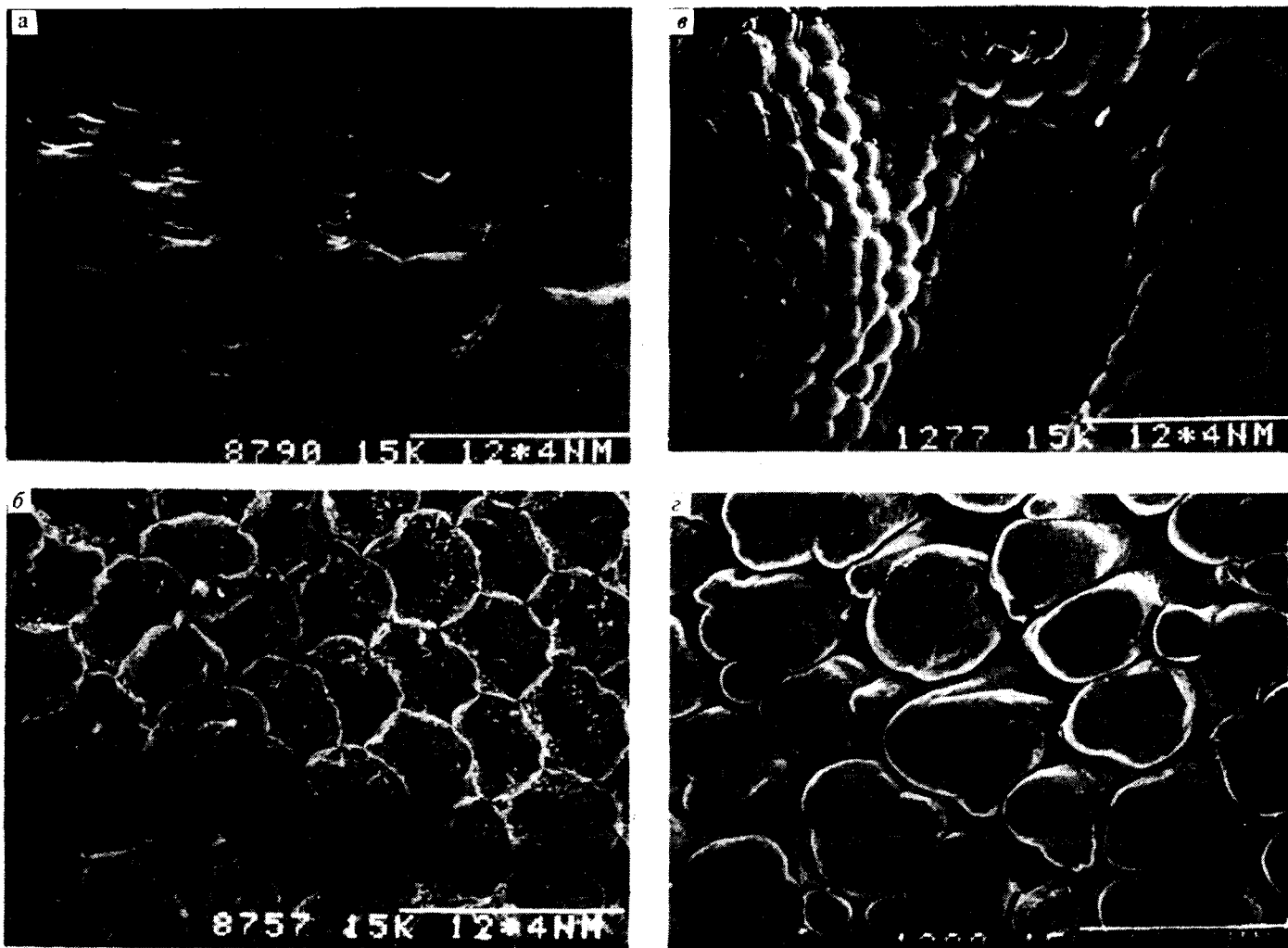


Рис. 2. Первичная скульптура поверхности семян: а — *Ps. chamaepsyllium* (Zoh.) Holub (тип 8, увеличение $\times 250$), б — *P. bellardii* All. (тип 11, увеличение $\times 250$), в — *P. ovata* Forsk. (тип 12, увеличение $\times 1000$), г — *P. leiopetala* Lowę (тип 13, увеличение $\times 250$)

Были изучены зрелые семена 70 видов родов *Plantago* L. s. Str. и *Psyllium* Mill., частично (14 видов) собранные автором в природе, а также взятые из гербарного материала, хранящегося в гербариях Московского университета (MW), Ботанического института РАН (LE), Главного ботанического сада РАН (МНА), Санкт-Петербургского университета (LEU) и Московского педагогического университета (MOSP).

Ультраскульптуру поверхности спермодермы изучали на сканирующем электронном микроскопе "НИТАСНИ-S 405 А". Семена наклеивали лаком на предварительно обезжиренные латунные столики. На столиках семена ориентировали таким образом, чтобы видеть их со стороны спинки-антирафа. Напыление проводили в вакууме сплавом золота и палладия (1:1), поверхность семян просматривали и фотографировали в области спинки-антирафа и в области рубчика. Как правило, использовали два увеличения микроскопа: $\times 250$ и $\times 2000$.

Для описания различных уровней скульптуры поверхности в основном применяли терминологию, предложенную E. Corner (1976), W. Barthlott (1981, 1984), W. Barthlott, B. Ziegler (1981), H.D. Behnke, W. Barthlott (1983) и F. Baesewinkel, F. Bauman (1984). Описания семян составляли по единому плану.

В современной литературе, по-видимому, наиболее удачным для описания скульптуры поверхности семян является подход, развиваемый шко-

лой W. Barthlott в цитированных выше работах. Этот подход основан на выделении трех уровней скульптуры — **первичного, вторичного и третичного**.

На **первичном** уровне наибольшее значение имеет форма клеток экзотесты: очертания, тип антиклинальных стенок (клеточных границ), рельеф клеточных границ, кривизна внешних периклиальных стенок.

На **вторичном** уровне учитываются особенности поверхности клеточных стенок: сложена ли она различными типами кутикулярных скульптур (линейными, сетчатыми, бугорчатыми), видны ли вторичные утолщения на внутренней стороне стенок, которые становятся заметными при сильном усыхании клеток экзотесты.

Третичный уровень скульптуры наблюдается на поверхности семян достаточно редко и обусловлен наличием различных эпикутикулярных выделений, которые могут выглядеть как микрососочки.

Семена подорожников очень легко ослизняются, но слизеобразующие вещества локализованы в на-

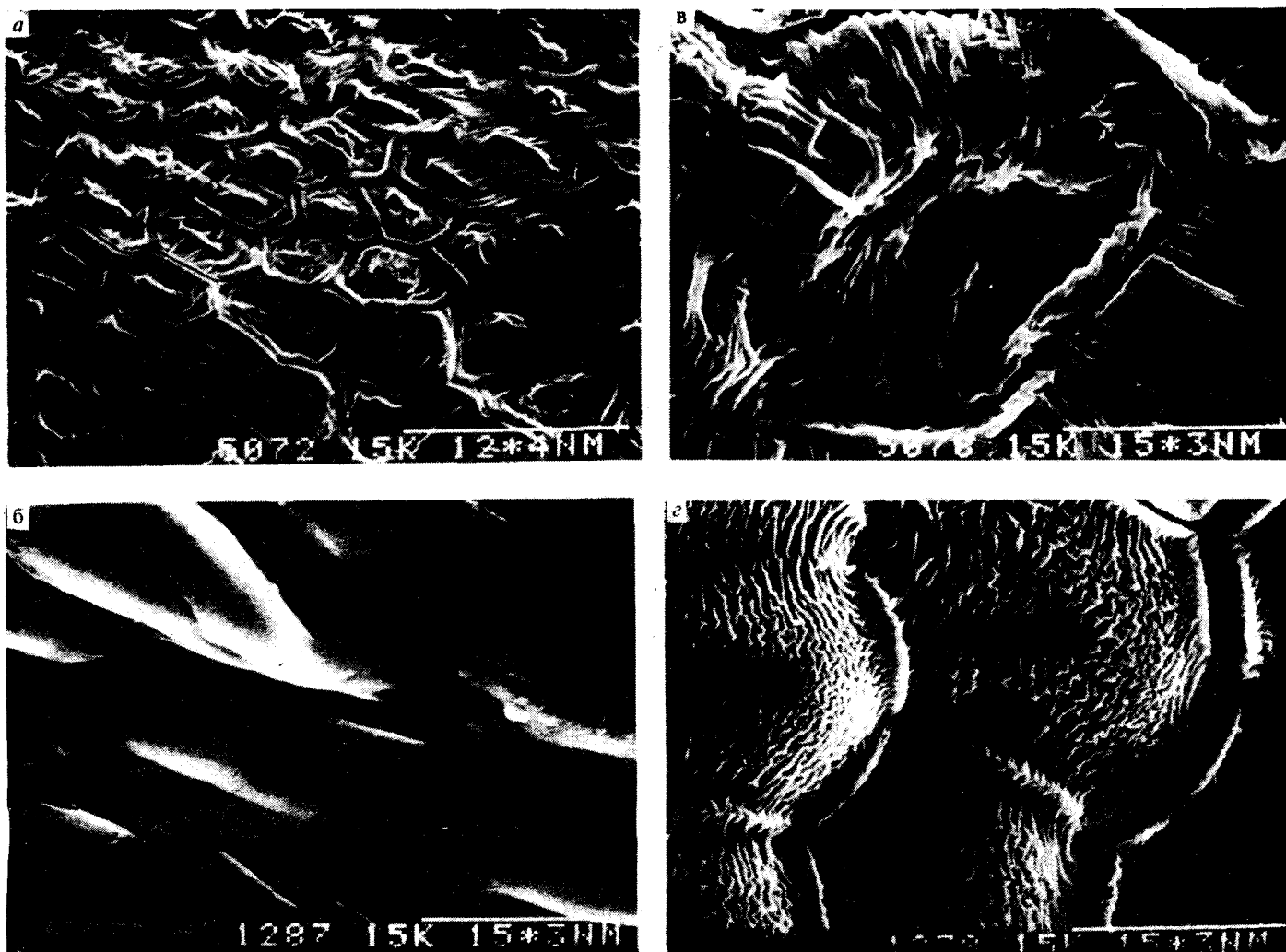


Рис. 3. Первичная скульптура поверхности семян: а — *P. paradoxa* J.D. Hooker (тип 15, увеличение $\times 250$). Вторичная скульптура поверхности семян: б — *P. notata* Lagasca (тип II, увеличение $\times 1200$), в — *P. depressa* Schlecht. (тип IV, увеличение $\times 1200$), г — *P. ovata* Forsk. (тип VI, увеличение $\times 1200$)

ружных слоях кутикулы и не вносят существенного вклада в скульптуру поверхности (Baesewinkel, Bauman, 1984).

Основные варианты первичной и вторичной скульптуры семян изученных видов

Нами выделены следующие основные варианты первичной скульптуры поверхности семян у *Plantago* и *Psyllium* (см. микрографии на рис. 1—3)

1. Клетки экзотесты удлиненные в тангентальном направлении, тетрагональные или гексагональные.

1.1. Наружные периклиналильные стенки (НПС) выпуклые — Тип 1

1.2. НПС плоские или вогнутые

1.2.1. Рельеф клеточных границ (РКГ) приподнятый по всему периметру клетки

1.2.1.1. Ширина клеток экзотесты $0,5-1,5 \times 10^4$ нм — Тип 2

1.2.1.2. Ширина клеток экзотесты $2-3 \times 10^4$ нм — Тип 3

1.2.2. РКГ приподнят только по некоторым сторонам клетки, в результате образуются более или менее ровные гребни, ориентированные вдоль спинки — Тип 4.

2. Клеточные границы не видны под кутикулярными наслоениями — Тип 5.

3. Клетки экзотесты изодиаметрические, как правило, гексагональные.

3.1. Форма клеток экзотесты не вносит вклада в скульптуру поверхности семени (первичная скульптура не выражена)

3.1.1. Диаметр клеток $1-3 \times 10^4$ нм — Тип 6

3.1.2. Диаметр клеток $4-5 \times 10^4$ нм — Тип 7

3.1.3. Диаметр клеток $6-8 \times 10^4$ нм — Тип 8

3.2. Первичная скульптура хорошо выражена

3.2.1. РКГ выпуклый, НПС вдавленные (ячеистая скульптура)

3.2.1.1. Диаметр клеток $1-3 \times 10^4$ нм — Тип 9

3.2.1.2. Диаметр клеток $4-5 \times 10^4$ нм — Тип 10

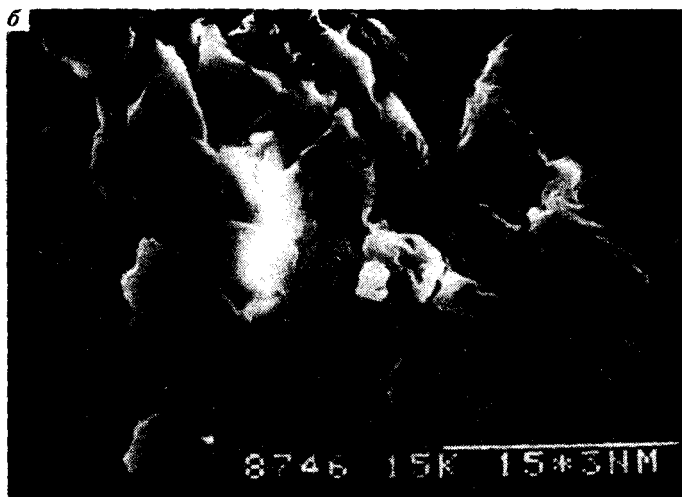
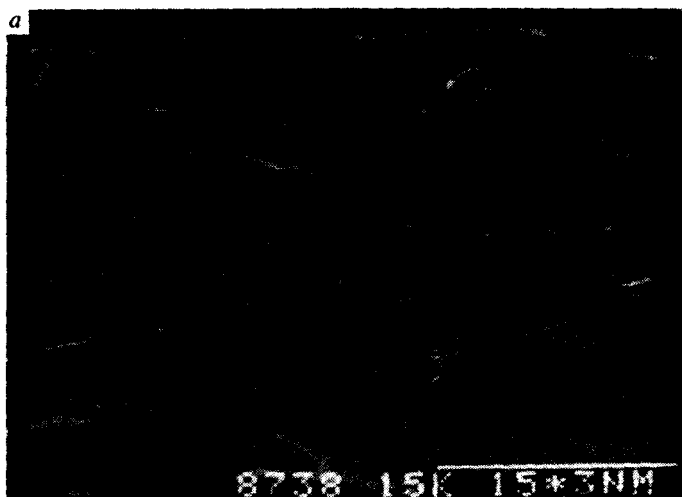


Рис. 4. Вторичная скульптура поверхности семян: а — *P. lanceolata* L. (тип VII), б — *P. maritima* L. (тип IX). Все микрофотографии с увеличением $\times 1200$

3.2.1.3. Диаметр клеток $6-8 \times 10^4$ нм — **Тип 11**

3.2.2. РКГ ровный или вдавленный

3.2.2.1. НПС почти не вдавленные (бугорчатая скульптура)

3.2.2.1.1. НПС слабо выпуклые, РКГ ровный — **Тип 12**

3.2.2.1.2. НПС сильно выпуклые, РКГ вдавленный (столбчатая скульптура) — **Тип 13**

3.2.2.2. НПС ровные или вдавленные

3.2.2.2.1. Антиклинальные стенки тонкие (менее $1/5$ диаметра клетки, т.е. около 1×10^4 нм) — **Тип 14**

3.2.2.2.2. Антиклинальные стенки толстые (более $1/5$ диаметра клетки, т.е. $2-3 \times 10^4$ нм) — **Тип 15**

Вторичная скульптура поверхности семян *Plantago* и *Psyllium* включает следующие типы (микрофотографии на рис. 3–4).

1. Тонкий рельеф клеточных стенок не выражен — **Тип I**.

2. Тонкий рельеф клеточных стенок выражен хорошо

2.1. Рельеф гребнистый

2.1.1. Гребни крупные (ширина больше 4×10^3 нм), выражены слабо — **Тип II**

2.1.2. Гребни средние (ширина $2-4 \times 10^3$ нм) — **Тип III**

2.1.3. Гребни мелкие (ширина $1-1,5 \times 10^3$ нм)

2.1.3.1. Гребни хорошо выраженные, рельефные

2.1.3.1.1. Гребни более или менее прямые — **Тип IV**

2.1.3.1.2. Гребни извилистые, рельеф струйчато-мозговой — **Тип VI**

2.1.3.2. Гребни слабые — **Тип V**

2.1.4. Гребни очень мелкие (ширина $3-7 \times 10^2$ нм) — **Тип VII**

2.2. Рельеф сосочковидный или бугорчатый

2.2.1. Сосочки или бугорки крупные (более 4×10^3 нм) — **Тип VIII**

2.2.2. Сосочки или бугорки средние или мелкие ($1-4 \times 10^3$ нм), часто уплощенные — **Тип IX**

Изменчивость признаков скульптуры на индивидуальном уровне

Перед тем как обсуждать ценность признаков скульптуры на уровне видов, секций и родов, следовало проверить, не варьируют ли они на индивидуальном и/или внутривидовом уровне.

Таблица 1

| Происхождение семян | Номер семени | Тип первичной скульптуры | Тип вторичной скульптуры |
|-------------------------------------|--------------|--------------------------|--------------------------|
| Из одной коробочки | 1 | 4 | V |
| | 2 | 3 | V |
| | 3 | 4 | V |
| | 4 | 4 | V |
| | 5 | 3 | V |
| | 6 | 4 | V |
| | 7 | 4 | V |
| | 8 | 4 | IV |
| Из разных коробочек одного растения | 9 | 4 | IV |
| | 10 | 4 | V |
| | 11 | 4 | V |
| | 12 | 3 | V |
| | 13 | 4 | IV |
| | 14 | 4 | V |
| | 15 | 4 | V |
| От разных растений одной популяции | 16 | 4 | V |
| | 17 | 4 | V |
| | 18 | 4 | V |
| | 19 | 3 | IV |
| | 20 | 4 | V |
| | 21 | 4 | V |

Для этого были исследованы семена *Plantago major* L. s. str. (у этого вида семена в одной коробочке часто различаются по форме и размерам), происходящие:

- 1) из одной коробочки;
- 2) из разных коробочек, но с одного растения;
- 3) от разных растений одной популяции.

Результаты исследования помещены в табл. 1.

Приведенные выше данные ясно свидетельствуют о высокой стабильности выделенных типов первичной и вторичной скульптуры как на индивидуальном так и на внутривидовом уровнях. Выявленные отклонения происходят лишь в сторону достаточно близких типов (от типа 4 к типу 3, от типа V к типу IV). Отсюда следует, что можно оценивать таксономическую значимость этих признаков и на более высоких — видовом, секционном и родовом уровнях.

Разнообразие скульптуры у изученных видов

Результаты наших исследований (58 видов рода *Plantago* L. s. str. и 12 видов рода *Psyllium* Mill.) приведены в табл. 2. Виды расположены в ней согласно системе Pilger (1937) (с учетом выделения рода *Psyllium* Mill. и описанных с этого времени новых видов), названия секций исправлены по Rahn (1996). Мы сочли возможным включить сюда также литературные данные, частично для того, чтобы пополнить наш список видов (7 новых видов), частично для сравнения с нашими данными. Они обозначены следующими верхними индексами:

a — для данных из работы A. Lewalle, T. Avena (1989)

m — для данных из работы M. Kazuhito (1989)

l — для данных из работы Liu Jun-zhe et al. (1992)

Таблица 2

| Виды | Тип первичной скульптуры | Тип вторичной скульптуры |
|---|---------------------------------------|--------------------------|
| 1 | 2 | 3 |
| Род <i>Plantago</i> L. | | |
| Sect. <i>Plantago</i> (<i>Polyneuron</i> Decne.) | | |
| <i>asiatica</i> L. | 15, 14 ^m , 15 ^l | IV |
| <i>densiflora</i> J. Z. Liu | 14 ^l | — |
| <i>erosa</i> Wall. (incl. <i>P. centralis</i> Pilger) | 15, 15 ^l | IV |
| <i>hasskarlii</i> Decne. | 15 | IV |
| <i>schneideri</i> Pilger | 14 ^l | — |
| <i>major</i> L. s. l. | 4(3), 4 ^m , 4 ^l | V(IV) |

Продолжение табл. 2.

| 1 | 2 | 3 |
|--|---------------------------------------|---------------------|
| <i>rugellii</i> Decne. | 3 | IV |
| <i>uliginosa</i> F.W.Schmidt | 4(3) | V |
| Sect. <i>Micropsyllium</i> Decne. | | |
| <i>elongata</i> Pursh | 15 | V |
| <i>heterophylla</i> Nutt. | 15 | IV |
| <i>polysperma</i> Kar. et Kir. | 15 | IV |
| <i>pusilla</i> Nutt. | 14 | VIII |
| <i>tenuiflora</i> Waldst. et Kit. | 7, 5 [*] | V, IV ^{**} |
| Sect. <i>Palaeopsyllium</i> Pilger | | |
| <i>africana</i> Verdc. | 14 ^a | IV ^a |
| <i>cornuti</i> Gouan | 15 | V |
| <i>palmata</i> Hook. f. | 15 ^a | IV ^a |
| <i>princeps</i> Cham. et Schlecht. | 15 | IV |
| Sect. <i>Holopsyllium</i> Pilger | | |
| <i>macrocarpa</i> Cham. ex Schlecht. | 1 | V |
| Sect. <i>Oliganthos</i> Barn. | | |
| <i>tubulosa</i> Decne. | 6 | IV |
| <i>paradoxa</i> J.D.Hooker | 15 | IV |
| Sect. <i>Coronopus</i> Lam. et DC. | | |
| <i>krascheninnikovii</i> C.Serg. | 15, 14 | I |
| <i>alpina</i> L. | 15 | IX |
| <i>atlantica</i> Battandier | 10 | IX |
| <i>eocoronopus</i> Pilger | 6 | IX |
| <i>maritima</i> L. | 6, 14 ^{**} , 14 ^l | IX |
| <i>schrenkii</i> C.Koch. | 15 | IX |
| <i>subulata</i> L. | 9 | IX |
| <i>coronopus</i> L. | 9 | IX |
| <i>crypsoides</i> Boiss. | 9 | IX |
| <i>macrorrhiza</i> Poir. | 9 | IX |
| Sect. <i>Virginica</i> Barn. (<i>Novorbis</i> Decne.) | | |
| <i>alimatifolia</i> Pilger | 15 | IV |
| <i>australis</i> Lam. s. l. | 15 | IV |
| <i>virginica</i> L. | 15 ^l | — |
| Sect. <i>Mesembrynia</i> Decne. | | |
| <i>arachnoidea</i> Srenk | 15 ^l | — |
| <i>camschatica</i> Link | 3, 3 ^l | III |
| <i>depressa</i> Willd. | 15, 15 ^l | IV |
| <i>drummondii</i> Decne. | 15 | IV |
| <i>schwarzenbergiana</i> Schur | 15 | IV |
| Sect. <i>Lamprosantha</i> Decne. | | |
| <i>canescens</i> Adams subsp. <i>canescens</i> | 14 | I |

Продолжение табл. 2

Окончание табл. 2

| 1 | 2 | 3 |
|--|---------------------|------|
| <i>canescens</i> subsp. <i>jurtzevii</i> Tzvel. | 9 | IV |
| <i>maxima</i> Juss. ex Jacq. | 1, 3 ¹ | I |
| <i>media</i> L. (<i>urvillei</i> Opiz) | 14 | IV |
| Sect. <i>Montanae</i> Barn. (<i>Oreades</i> Decne.) | | |
| <i>atrata</i> Hoppe s. l. | 15 | III |
| Sect. <i>Gentianoides</i> Pilger | | |
| <i>gentianoides</i> Sibth. et Smith | 15 | V |
| Sect. <i>Bauphula</i> Decne. | | |
| <i>amplexicaulis</i> Cav. s. l. | 5 | — |
| Sect. <i>Lanceifolia</i> Barn. (<i>Arnoglossum</i> Decne.) | | |
| <i>altissima</i> L. | 3 | IV |
| <i>lagopus</i> L. | 7 | — |
| <i>lanceolata</i> L. s. l. | 7, 7 ¹ | VII |
| <i>leiopetala</i> Lowe | 13 | VI |
| Sect. <i>Albicans</i> Barn. S. l. (<i>Leucopsyllium</i> Decne.) | | |
| <i>cylindrica</i> Forsk. | 5 | VII |
| <i>lachnantha</i> Bunge | 8 | IV |
| <i>lagocephala</i> Bunge | 7 | — |
| <i>minuta</i> Pall. s. l. | 15, 15 ¹ | VI |
| <i>notata</i> Lagasca | 1 | II |
| <i>ovata</i> Forsk. s. l. | 12 | VII |
| <i>stocksii</i> Boiss. | 6 | IX |
| <i>aristata</i> Michx. | 14, 14 ¹ | III |
| <i>bismarckii</i> Niederl. | 14 | IV |
| <i>patagonica</i> Jacq. s. l. | 14 | III |
| <i>brasiliensis</i> Sims s. l. | 14 | IV |
| <i>erecta</i> Morris | 7 | VI |
| <i>hispidula</i> Ruiz. et Pav. | 5 | VII |
| Sect. <i>Hymenopsyllium</i> Pilger | | |
| <i>bellardii</i> All. | 11 | IX |
| <i>cretica</i> L. | 11 | IX |
| <i>Psyllium</i> Mill. | | |
| <i>arborescens</i> (Poir.) Mirb. | 2 | VIII |
| <i>arenarium</i> (Waldst. et Kit.) Mirb. | 1, 5 ¹ | II |
| <i>aspermum</i> (Gand.) Holub | 5 | I |
| <i>chamaepsyllium</i> (Zon.) Holub | 8 | I |
| <i>exiguum</i> (Murr.) Sojak | 2 | I |
| <i>mauritanicum</i> (Boiss. et Reut.) Sojak | 12 | I |
| <i>phaeostomum</i> (Boiss. ex Hadr.) Sojak | 15 | IV |

| 1 | 2 | 3 |
|--|----|-----|
| <i>sempervirens</i> (Crantz) Sojak | 8 | IV |
| <i>sinaicum</i> (Barn. ex Decne.) Holub | 5 | I |
| <i>squalidum</i> (Salisb.) Sojak | 8 | — |
| <i>squarrosum</i> Dum. | 7 | VII |
| <i>webbii</i> (Barn.) Sojak | 14 | I |

* Семена от растений, произрастающих на острове Эланд (ранее относились к особому виду *P. minima* Fries.)

** Семена *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz (*P. salsa* Pall.).

Следует отметить значительное соответствие наших и литературных данных по скульптуре поверхности семян родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. По-видимому, кроме единообразия методик исследования, это говорит и о незначительной географической изменчивости изучаемых признаков.

Таксономическая ценность признаков скульптуры на межпопуляционном и межвидовом уровнях

Прежде всего следует отметить невысокую ценность исследуемых признаков на видовом уровне, в частности для различения видов так называемых "критических групп". Например, неразличимы по признакам скульптуры поверхности виды, часто выделяемые из *P. lanceolata* L. Это же наблюдается и для других групп близких видов или внутривидовых таксонов (*P. major* L. и *P. uliginosa* F.W. Schmidt; *P. media* L. subsp. *media* и *P. media* L. subsp. *stepposa* (Kuprian.) Soó; *P. atrata* Hoppe и *P. monosperma* Poir.; *P. amplexicaulis* Cav. и *P. amplexicaulis* var. *bauphula* (Edgew.) Pilger.

С другой стороны, в нескольких подобных ситуациях близкие виды (или внутривидовые таксоны) хорошо различаются между собой. Это касается, например, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. и *P. tenuiflora* f. *minor* (Fries) Erikson (*P. minima* Fries), которые, невзирая на значительный отрыв в ареале (степная Юго-Восточная Европа и Азия и о. Эланд в Балтийском море), в начале XX в. были объединены Н.В. Цингером (1901, 1904) в один вид. Похожая ситуация наблюдается и с *P. maritima* L. subsp. *maritima* и *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz (*P. salsa* Pall.). В обоих случаях устойчивые различия касаются только первичной скульптуры и вполне объяснимы разницей в толщине кутикулярного покрытия семян (более толстая у географически более северных *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. f. *minor* (Fries) Erikson и *P. maritima* L. subsp. *maritima*).

На уровне первичной скульптуры *P. maritima* L. s. str. отличается от *P. schrenkii* C. Koch (*P. mari-*

tima L. subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl), однако здесь различие касается толщины антиклинальных стенок и, возможно, является дополнительным свидетельством видового статуса *P. schrenkii* C. Koch.

Значительно более резко различаются *P. canescens* Adams subsp. *canescens* и *P. canescens* Adams subsp. *jurtzevii* Tzvel. Отличия проявляются на обоих уровнях скульптуры и касаются не размерных, а качественных морфологических признаков. По-видимому, микроскопические признаки подтверждают мнение Н.Н. Цвелева (1996) о видовом уровне различий между вышеупомянутыми подвидами.

Таксономическая ценность признаков скульптуры на уровне секций

На уровне секций (в понимании R. Pigler, 1937) значение признаков скульптуры семян более очевидно. Хотя нашими исследованиями охвачены не все секции рода *Plantago* L., выделяемые Пильгером. Не удалось получить семена подорожников трех из 22 секций: *Microcalyx* Pigler, *Oreophytum* Decne. и *Eremopsyllium* Pilger (причем первая, и, по-видимому, вторая группы, скорее всего, не заслуживают ранга секции — (Rahn, 1974), довольно крупные секции *Oliganthos* Barn. и *Virginica* Barn. представлены в нашем исследовании всего 1–2 видами. Все же, скорее всего, можно говорить о секционном значении большинства рассматриваемых признаков скульптуры поверхности семян.

Подобный вывод основывается прежде всего на значительном однообразии скульптуры (особенно на вторичном уровне) внутри секций *Palaeopsyllium* Pilger, *Virginica* Barn., *Mesembrynia* Decne., *Hymenopsyllium* Pilger. Но в остальных секциях ситуация далеко не так проста и требует более детального рассмотрения.

Sect. *Plantago* (*Polyneuron* Decne). Первичная скульптура либо гребневидная (у *Plantago major* L., *P. rugellii* Decne. и *P. uliginosa* F.W. Schmidt), либо с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (остальные виды). Вторичная скульптура с мелкими, более или менее рельефными гребнями.

Таким образом, на уровне признаков первичной скульптуры секция выглядит неоднородно. Интересно, что изодиаметрические клетки экзотесты имеют семена восточноазиатских видов, в то время как вытянутые клетки — видов с голарктическим ареалом. Первая группа видов стоит, таким образом, близко к секциям *Palaeopsyllium* Pilger и *Mesembrynia* Decne., вторая же достаточно обособлена в пределах рода.

Sect. *Micropsyllium* Decne. Первичная скульптура с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (за исключением *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., у которого первичная скульптура почти не выраже-

на). Вторичная скульптура с мелкими гребнями, иногда (*P. pusilla* Nutt.) с крупными сосочками.

Данные анализа скульптуры свидетельствуют о близости видов секции прежде всего к секциям *Palaeopsyllium* Pilger и *Mesembrynia* Decne. и о значительных отличиях от секции *Coronopus* Lam. et DC., с которой их иногда сближают на основании внешних морфологических признаков.

Sect. *Palaeopsyllium* Pilger. Первичная скульптура с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты. Вторичная скульптура с мелкими прямыми или извилистыми гребнями.

Секция вполне однородна по признакам как первичной, так и вторичной скульптуры. Наиболее близкие секции — *Mesembrynia* Decne. и *Virginica* Barn.

Sect. *Holopsyllium* Pilger. Первичная скульптура с удлинненными выпуклыми клетками экзотесты. Вторичная скульптура со слабо выраженными гребнями.

Признаки первичной скульптуры у единственного вида этой секции подтверждают мнение Pilger (1937) о значительной его обособленности от предыдущей секции, с которой его часто сближали (Decaisne, 1852). С другой стороны, признаки вторичной скульптуры идентичны с таковыми у предыдущей секции, что не позволяет, по-видимому, рассматривать эту секцию как таксон более высокого ранга.

Sect. *Oliganthos* Barn. У изученных видов первичная скульптура либо слабо выражена (*P. tubulosa* Decne.), либо с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. paradoxa* J.D. Hooker); вторичная скульптура с мелкими рельефными гребнями.

Данные анализа скульптуры семян у двух из 25–30 описанных видов этой секции свидетельствуют лишь об отсутствии глубоких различий со считающимися близкими (см., например, Rahn, 1978) секциями *Palaeopsyllium* Pilger и *Mesembrynia* Decne. Отличия в первичной скульптуре между двумя изученными видами могут говорить в пользу точки зрения К. Rahn (1985) о целесообразности выделения видов с карпофором (в том числе *P. tubulosa* Decne.) в особую секцию *Carpophorae*.

Sect. *Coronopus* Lam. et DC. Первичная скульптура довольно разнообразна: с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. krascheninnikovii* Ye.V. Serg., *P. alpina* L., *P. schrenkii* C. Koch, *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz), с изодиаметрическими вогнутыми мелкими клетками (“ямчатая”; *P. subulata* L., *P. coronopus* L., *P. crypsoides* Boiss., *P. macrorrhiza* Poir., *P. atlantica* Battandier) или почти не выражена (*P. eocoronopus* Pilger, *P. maritima* L. subsp. *maritima*). Вторичная скульптура с сосочками средних размеров; у *P. krascheninnikovii* Ye.V. Serg., вторичная скульптура почти не выражена.

Свидетельства неоднородности этой секции подтверждают точку зрения Н. Dietrich (1975) о необходимости разделения этой секции на *Coronopus* Lam. et DC. s. str. (сюда попадают все виды с ворончатой первичной скульптурой; вообще, это одна из самых однородных с точки зрения признаков скульптуры секций) и *Maritima* Dietrich. Последняя группа менее однородна, в особенности же выделяется по признакам скульптуры *P. krascheninnikovii* Ye.V. Serg., что подтверждает точку зрения Н.Н. Цвелева (1979) о значительной обособленности этого вида. Вероятно, основываясь как на внешних морфологических признаках, так и на признаках скульптуры семян, можно выделить *P. krascheninnikovii* Ye.V. Serg. в качестве особой секции (описания новых таксонов будут даны в отдельной статье).

Sect. *Virginica* Barn. (*Novorbis* Decne.) У исследованных видов первичная скульптура сложена изодиаметрическими плоскими клетками. Надо отметить, что *P. australis* Lam. понимается в смысле К. Rahn (1974), и поэтому изученные семена соответствуют нескольким видам в системе R. Pilger (1937). Вторичная скульптура с рельефными мелкими гребнями.

Исследования скульптуры поверхности семян не подтверждают мнение (Rahn, 1974, 1996) о значительной обособленности этой секции от секции *Palaeopsyllium* Pilger. Для получения более однозначных выводов необходимы исследования других видов секции.

Sect. *Mesembrynia* Decne. Первичная скульптура у большинства видов с изодиаметрическими плоскими клетками, а у *P. camtschatica* Link с удлинненными вогнутыми клетками. Вторичная скульптура с мелкими или средними (*P. camtschatica*) рельефными гребнями.

Таким образом, *P. camtschatica* сильно выделяется на более или менее однородном фоне остальных изученных видов секции. Здесь следует заметить, что, хотя этот вид по остальным изученным морфологическим признакам не имеет сколько-нибудь заметных отличий надвидового ранга, стоит провести более серьезное исследование его взаимоотношений с остальными видами секции. С другой стороны, небольшой процент исследованных видов (5 из 23—26 описанных) не позволяет, по-видимому, делать обоснованные выводы о таксономических отличиях изученных таксонов.

Sect. *Lamprosantha* Decne. Первичная скульптура разнородная: с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. media* L. s. l. и *P. canescens* Adams subsp. *canescens*), с удлинненными клетками (*P. maxima* Juss. ex Jacq.) или крупная ямчатая (*P. canescens* Adams subsp. *jurtzevii* Tzvel.).

Вторичная скульптура слабо выражена (*P. maxima*, *P. canescens* subsp. *jurtzevii*) либо гребнистая с

мелкими прямыми гребнями (*P. media*, *P. canescens* subsp. *canescens*).

Полученные данные (учитывая также и то, что было сказано при обсуждении признаков скульптур секции *Mesembrynia* Decne.) не позволяют подтвердить ни точку зрения Н.Н. Цвелева (1981), объединяющего секции *Lamprosantha* Decne. и *Mesembrynia* Decne., ни точку зрения Rahn (1978), признающего их самостоятельность.

Sect. *Montanae* Barn. (*Oreades* Decne.) У *P. atrata* Норре (одного из двух видов данной секции если считать *P. monosperma* Rouq. синонимом *P. atrata*) первичная скульптура сложена плоскими изодиаметрическими клетками, а вторичная — гребнями среднего размера.

По-видимому, признаки скульптуры говорят прежде всего о близости *P. atrata* Норре к видам секции *Albicans* Barn. (что подтверждается также и кариологическими исследованиями — Dietrich 1980), но не к *P. notata* Lagasca, как считает Rahn (1978), а скорее к *P. minuta* Pall.

Sect. *Gentianoides* Pilger. У единственного вида этой секции первичная скульптура с плоскими изодиаметрическими клетками, а вторичная — со средними гребнями.

Эти показатели совершенно не отличаются от свойственных секции *Palaeopsyllium* Pilger. Тем самым получено еще одно свидетельство (см. также Tutel, Mill, 1980; Jamasaki, 1992) того, что *P. gentianoides* Sibth. et Smith должен относиться к секции *Palaeopsyllium* Pilger.

Sect. *Bauphula* Decne. У единственного вида (изученные экземпляры иногда относят к двум различным видам: *P. bauphula* Edgew. и *P. amplexicaulis* Cav.) первичная скульптура практически не выражена (данные по вторичной скульптуре отсутствуют).

Таким образом, наши данные не противоречат мнению Rahn (1978) о слиянии этой секции с секцией *Albicans* Barn.

Sect. *Lanceifolia* Barn. (*Arnoglossum* Decne.) Первичная скульптура с удлинненными вогнутыми клетками экзотесты (*P. altissima* L.) или выражена слабо (*P. lagopus* L., *P. lanceolata* L.); вторичная скульптура гребнистая с мелкими (*P. altissima* L.) или средними (*P. lanceolata* L.) гребнями. У *P. leiopetala* же совершенно необычная среди всех изученных видов столбчатая первичная скульптура (вторичная — с сетчатыми гребнями), напоминающая только структуру с выпуклыми наружными периклинальными стенками у *P. notata*.

Изученные признаки свидетельствуют прежде всего о неоднородности секции (только *P. lagopus* и *P. lanceolata* более или менее сходны). Остается неясным, какое таксономическое значение необходимо придать этим отличиям (особенно в случае с *P. leiopetala*) — ведь на макроморфологическом уров-

не секция обнаруживает значительное единство (Pilger, 1937). Возможно, что особенности скульптуры семян у видов этой секции говорят о необходимости выделения таксонов подсекционного уровня (подсекций или серий).

Sect. *Albicans* Barn. s. l. (*Leucopsyllium* Decne.). В системе Pilger (1937) это самая крупная секция, насчитывающая 66 видов (нами изучено 15). Она отличается значительным разнообразием типов скульптуры поверхности как на первичном, так и на вторичном уровнях. Все же у трети изученных видов первичная скульптура сложена плоскими изодиаметрическими клетками экзотесты с различной толщиной антиклинальных стенок. Кроме этого первичная скульптура может быть образована удлиненными выпуклыми клетками (*P. notata* Lagasca), изодиаметрическими выпуклыми клетками (*P. ovata* Forsk.) (изучены в том числе экземпляры, относившиеся ранее к особому американскому виду *P. fastigiata* Morris (Basset, Baum, 1969)) или быть почти не выраженной (другая треть видов). Вторичная скульптура у подавляющего большинства изученных видов гребнистая (гребни различного диаметра) и лишь у *P. stocksii* Boiss. с мелкими сосочками.

Полученные данные говорят о близости секции *Albicans* Barn. к секциям *Lanceifolia* Barn. и *Montanae* Barn., и до некоторой степени к секции *Coronopus* Lam. et DC. s. l. На уровне скульптуры семян хорошо заметна неоднородность секции, послужившая Rahn (1978) основанием для восстановления ранга включенной в нее секции *Gnaphaloides* Barn.: виды Старого Света (секция *Albicans* Barn.) имеют часто почти не выраженную первичную скульптуру и вторичную скульптуру с мелкими гребнями, тогда как виды Нового Света (почти целиком относящиеся к секции *Gnaphaloides* Barn.) имеют первичную скульптуру с изодиаметрическими клетками и вторичную скульптуру преимущественно с крупными гребнями. Выделение *P. minuta* Pall. в особую секцию *Minutae* Tzvel. (Цвелев, 1978) не находит подтверждения с точки зрения скульптуры поверхности семян.

Sect. *Hymenopsyllium* Pilger. Одна из самых однородных по скульптуре семенной поверхности секций рода *Plantago*. Первичная скульптура крупная, ямчатая (т.е. клетки экзотесты изодиаметрические с вдавленными наружными периклинальными стенками и выпуклым рельефом клеточных границ), а вторичная скульптура представлена мелкими сосочками.

На основании изученных признаков можно говорить о значительной обособленности секции в пределах рода, более или менее явная связь наблюдается лишь с секциями *Coronopus* Lam. et DC. и *Albicans* Barn.

Род *Plantago* L. в целом. Внутри рода *Plantago* L. наблюдаются три группы, более или менее отли-

чающиеся по признакам скульптуры поверхности семян.

1. Секции *Plantago*, *Palaeopsyllium* Pilger (включая *Gentianoides* Pilger), *Virginica* Barn., *Holopsyllium* Pilger, *Oliganthos* Barn., *Mesembrynia* Decne., *Lamprosantha* Decne., *Microsyllium* Decne. с первичной скульптурой в большинстве своем из плоских изодиаметрических клеток экзотесты и гребнистой (чаще всего с крупными гребнями) вторичной скульптурой.

2. Секция *Coronopus* Lam. et DC. с ямчатой у большинства видов первичной скульптурой и сосочковидной вторичной скульптурой.

3. Секции *Montanae* Barn., *Lanceifolia* Barn., *Albicans* Barn. (включая *Bauphula* Decne.), и, по-видимому, *Hymenopsyllium* Pilger со слабо выраженной (более чем у половины видов) первичной скульптурой и гребнистой (чаще всего с мелкими гребнями) вторичной скульптурой.

Род *Psyllium* Mill. Первичная скульптура довольно разнообразна — у нескольких видов (*Ps. chamaepsyllium* (Zoh.) Holub, *Ps. asperrimum* (Gand.) Holub, *Ps. sempervirens* (Crantz) Sojak, *Ps. sinaicum* (Barn. ex Decne.) Holub, *Ps. squalidum* (Salisb.) Sojak, *Ps. squarrosum* Dum.) форма клеток экзотесты почти не вносит вклада в первичную скульптуру поверхности; *Ps. arborescens* (Poir.) Mirb. и *Ps. exiguum* (Murr.) Sojak имеют первичную скульптуру из удлиненных узких клеток экзотесты с приподнятыми краями; а *Ps. mauritanicum* (Boiss. et Reut.) Sojak, *Ps. phaeostomum* (Boiss. ex Hadr.) Sojak и *Ps. webbii* (Barn.) Sojak — из изодиаметрических ровных или слегка выпуклых клеток.

Вторичная скульптура у большинства видов рода не выражена (*Ps. asperrimum*, *Ps. webbii*, *Ps. arborescens*, *Ps. chamaepsyllium*, *Ps. exiguum*, *Ps. mauritanicum*, *Ps. sinaicum*); реже гребнистая (*Ps. phaeostomum*, *Ps. sempervirens*, *Ps. squarrosum*).

Для рода *Psyllium* в целом характерна слабо выраженная первичная и вторичная скульптура. Наблюдаются определенные сходства с некоторыми группами рода *Plantago*. Например, *Ps. phaeostomum* близок по признакам скульптуры к видам секции *Palaeopsyllium* Pilger, *Ps. arenarium* — к *P. notata*, *Ps. webbii* — к видам секции *Albicans* Barn.; но, по-видимому, речь может идти только об определенных параллелизмах между родами *Plantago* и *Psyllium*. По совокупности признаков род *Psyllium* ближе всего стоит к секции *Albicans* Barn. рода *Plantago*. Что же касается внутривидовой систематики, то признаки скульптуры семян не позволяют сделать каких-либо однозначных выводов о внутривидовой структуре рода *Psyllium*.

Заключение

Изученный материал позволяет считать, что скульптура поверхности семян растений из родов

Plantago L. и *Psyllium* Mill. дает ценный материал для систематики этих таксонов. Наиболее ценен ее вклад в систематику на уровне секций и подсекций.

Изменчивость скульптуры на индивидуальном и внутривидовом уровне весьма велика. Кроме того, соответствие наших и литературных данных позволяет сделать вывод и о незначительной географической изменчивости исследованных признаков.

Выделенные 15 типов первичной скульптуры и 9 типов вторичной скульптуры семян позволяют провести подробный морфологический анализ семян видов родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. Исследование 77 видов этих родов (всего описано около 230 видов) послужило основой для следующих выводов.

1. Признаки вторичной скульптуры более устойчивы и "маркируют" таксономические различия на уровне секций и подродов; признаки первичной скульптуры менее устойчивы и "маркируют" различия на уровне подсекций (рядов) и секций.

2. В некоторых случаях признаки скульптуры "маркируют" различия на уровне видов и внутривидовых категорий: это касается *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. f. *minor* (Fries)

Erikson, *P. schrenkii* C. Koch и *P. canescens* Adams subsp. *jurtzevii* Tzvel.

3. Многие секции (*Palaeopsyllium* Pilger, *Virginica* Barn., *Hymenopsyllium* Pilger) вполне однородны по признакам скульптуры поверхности семян.

4. Секции *Plantago*, *Oliganthos* Barn., *Coronopus* Lam. et DC. s. l., *Lanceifolia* Barn., *Albicans* Barn. обнаруживают значительную неоднородность, которая в некоторых случаях является лишним свидетельством уже предложенного таксономического разделения (например, *Albicans* Barn., *Oliganthos* Barn.), в других случаях вкуче с известными различиями в других морфологических признаках требует ревизии объема секции (*Coronopus* Lam. et DC. s. l., *Plantago*), в третьих — служит поводом для всестороннего морфологического исследования в будущем (*Lanceifolia* Barn.).

5. Секции *Gentianoides* Pilger и *Bauphula* Desne., напротив, не обнаруживают существенных отличий от соответственно секций *Palaeopsyllium* Pilger и *Albicans* Barn., что вкуче с уже имеющимися данными говорит о необходимости понизить их таксономический ранг.

6. Признаки скульптуры семян позволяют указать три основные группы секций внутри рода *Plantago* L., которые могут служить основой для выделения подродов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Смирнова С.А., Каден Н.Н. Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1970. Т. 292: Ботаника, вып. 5. С. 35—46.
- Целев Н.Н. Заметки о роде Подорожник (*Plantago* L.) в европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 169—175.
- Целев Н.Н. Сем. *Plantaginaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Т. 5. Л., 1981. С. 342—356.
- Целев Н.Н. О родах *Polemonium* (*Polemoniaceae*), *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) и *Plantago* (*Plantaginaceae*) на Дальнем Востоке // Новости сист. высш. раст. 1996. Т. 30. С. 138—147.
- Цингер Н.В. Поучительные экземпляры *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit. // Дневник 2-го съезда русских естествоиспытателей и врачей в СПб. 1901. С. 253.
- Цингер Н.В. *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit. и *Plantago minor* Fries // Записки Киевского о-ва естествоиспытателей. Т. 19, вып. 1. 1904.
- Andrzejewska-Golec E. A taxonomic study of *Plantago* subg. *Psyllium* (Miller) Harms // Bot. J. Linn. Soc. 1992a. Vol. 108, № 1. P. 49—53.
- Baesewinkel F., Bauman F. The seed: structure // Embryology of angiosperms / Ed. by B.M. Johri. Berlin; Heidelberg, 1984. P. 567—610.
- Barneoud F.M. Monographie generale de la famille des *Plantaginaceae*. Paris, 1845. 52 p.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. Journ. Bot. 1981. Vol. 1, № 3. P. 345—355.
- Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.
- Barthlott W., Ziegler B. Micromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1981. Bd. 94. Hf. 2. S. 267—273.
- Bassett I.J., Baum B.P. Conspecificity of *Plantago fastigiata* of North America with *Plantago ovata* of the Old World // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1865—1868.
- Brouwer W. *Plantaginaceae* // Handbuch der samenkunde. 1955. S. 410—414.
- Corner E.J.H. *Plantaginaceae* // The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. P. 219.
- Decaisne J. *Plantaginaceae* // Candolle de, Alph. Prodromus systematic naturalis. Regni vegetabilis. 1852. Pars. 13, sect. 1. P. 693—737.
- Dietrich H. Zusammenstellung bekannter Chromosomenzahlen und der Vergleich zwischen Grundsahl und Lebensdauer. 2 // Wiss. Zeitschr. Fr.-Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R. 1975. Bd. 24. S. 437—461.
- Dietrich H. Cytologische untersuchungen innerhalb der familie der *Plantaginaceae*. 3 // Wiss. Zeitschr. Fr.-Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R. (Beitr. Phytotax. 6) 1980. Bd. 29, Hf. 4. S. 563.
- Harz C. O. *Plantago* // Landwirthschaftliche Samenkunde. Hf. 1. 1885. S. 391—400.
- Jamasaki K. O *Plantago hakusanensis* Koidz. // J. Jap. bot. Vol. 67, № 2. 1992. P. 116—117 (на яп. яз.).
- Kazuhito M. Изменчивость *Plantago japonica* и близких видов // Acta phytotax. et geobot. 1989. Vol. 40, № 1/4. P. 37—60 (на яп. яз.).

Koch W. Studien uber kritische Schweizerpflanzen I. *Plantago intermedia* Gilibert. // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1928. Hf. 37. S. 44—66.

Lewalle A., Avena T. Les graines de *Plantago palmata* en microscopie electronique a balayage // Bull. Mus. nat. hist. 1989. Vol. 11, № 4. P. 407—412.

Liu Jun-zhe et al. Морфология семян в роде *Plantago* и ее таксономическое значение // Acta Phytotax. sin. 1992. Vol. 30, № 2. P. 118—125 (на кит. яз.).

Molgaard P. *Plantago major* ssp. *major* and ssp. *pleiosperma*. Morphology, biology and ecology in Denmark // Bot. Tidsskr. 1976. Vol. 171, № 1/2. P. 31—56.

Pilger R. *Plantaginaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Hf. 102 (4, 269). Leipzig, 1937. 432 S.

Rahn K. *Plantago* sect. *Virginica*. A taxonomical revision of a group of American plantains, used experimental, taxonomical and classical methods // Dansk. Bot. Ar. 1974. Vol. 30, № 2. 180 p.

Rahn K. Nomenclatorial changes within the genus *Plantago* L., infraspecific taxa and subdivisions of the genus // Bot. Tidsskr. 1978. Vol. 73, № 2. P. 106—111.

Rahn K. *Plantago* ser. *Sericeae*, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1, № 3. P. 297—323.

Rahn K. *Plantago* ser. *Hispidulae*, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1982. Vol. 2, № 1. P. 29—39.

Rahn K. *Plantago* sect. *Carpophorae*, a taxonomic study // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5, № 2. P. 143—151.

Rahn K. A phylogenetic study of *Plantaginaceae* // Bot. Journ. Linn. Soc. 1996. Vol. 120, № 2. P. 145—198.

Raymond J.C., Swarbrick J.T. The identification of the seeds and achenes of the British *Plantaginaceae* // Ann. Bot. Vol. 34, № 138. 1970. P. 1123—1129.

Tutel B., Mill R.R. Materials for a flora of Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1980. Vol. 38, № 1. P. 61—64.

Биологический ф-т МГУ

Поступила в редакцию
29.05.97

SIGNIFICANCE OF SEED SURFACE STRUCTURE FOR THE SYSTEMATICS OF *PLANTAGO* L. AND *PSYLLIUM* MILL. (*PLANTAGINACEAE*)

A.B. Shipunov

Summary

Surface ultrasculpture of 70 species from two genera (*Plantago* and *Psyllium*, *Plantaginaceae*) was examined by means of scanning electron microscope. The classification of seed ultrasculpture types was suggested. The characters of seed surface ultrasculpture were evaluated and their taxonomic value was discussed.