

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
им. М. В. ЛОМОНОСОВА  
Биологический факультет

*На правах рукописи*

Шипунов Алексей Борисович

ПОДОРОЖНИКИ (РОДЫ *PLANTAGO* L. И *PSYLLIUM*  
Mill., *PLANTAGINACEAE*) ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И  
СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Специальность 03.00.05 — Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель — член-корр. РАН,  
доктор биологических наук, профессор  
Тихомиров Вадим Николаевич

Москва

1998

# Оглавление

Введение . . . . .	4
<b>Глава I. История систематики семейства <i>Plantaginaceae</i> Juss.:</b>	
<b>обзор литературы . . . . .</b>	<b>12</b>
I.1. Долиннеевские авторы . . . . .	12
I.2. Работы К. Линнея и других ботаников до середины XIX века . . . . .	14
I.3. Работы ботаников с середины XIX века до наших дней	18
<b>Глава II. Семейство <i>Plantaginaceae</i> на территории Европей-</b>	
<b>ской России . . . . .</b>	<b>28</b>
II.1. История изучения разнообразия подорожников с тер-	
ритории Европейской России . . . . .	28
II.2. Систематика отдельных видов подорожников с терри-	
тории Европейской России . . . . .	37
<b>Глава III. Материал и методика работы . . . . .</b>	<b>53</b>
<b>Глава IV. Основные морфологические признаки подорожни-</b>	
<b>ков и их таксономическая значимость . . . . .</b>	<b>60</b>
IV.1. Корень, стебель и лист . . . . .	63
IV.2. Соцветие, цветок и плод . . . . .	77

IV.3. Признаки ультраскульптуры поверхности семян . . . . .	86
IV.4. Признаки кариотипа . . . . .	111
IV.5. Биохимические признаки . . . . .	115
IV.6. Перечень таксономически значимых морфологических признаков . . . . .	117
<b>Глава V. Исследование изменчивости видов «критических групп» с помощью методов статистического анализа . . . . .</b>	<b>123</b>
V.1. Группа <i>Plantago major</i> L. . . . .	130
V.2. Группа <i>Plantago media</i> L. . . . .	144
V.3. Группа <i>Plantago maritima</i> L. . . . .	157
V.4. Группа <i>Plantago lanceolata</i> L. . . . .	168
<b>Глава VI. Система родов <i>Plantago</i> L. и <i>Psyllium</i> Mill. и обзор их видов с территории Европейской России . . . . .</b>	<b>171</b>
VI.1. Обзор видов <i>Plantago</i> L. и <i>Psyllium</i> Mill. . . . .	176
VI.2. Ключ для определения подорожников с территории Европейской России и сопредельных регионов . . . . .	220
<b>Результаты и выводы . . . . .</b>	<b>225</b>
<b>Список литературы . . . . .</b>	<b>227</b>
<b>Приложение 1. Основные системы семейства <i>Plantaginaceae</i></b>	<b>252</b>
1.1. Конспект системы F. M. Barneoud (1845) . . . . .	252
1.2. Конспект системы J. Decaisne (1852) . . . . .	254
1.3. Система R. Pilger (1937) . . . . .	255

Приложение 2. Список изученных образцов . . . . .	259
Приложение 3. Сравнительная характеристика видов <i>Plantaginaceae</i> с территории Европейской России . . . . .	263
Приложение 4. Статистические таблицы . . . . .	267
Приложение 5. Карты распространения подорожников на территории Европейской России . . . . .	281
Приложение 6. Фотографии и микрографии . . . . .	289

# Введение

Подорожники (*Plantago* L. sensu lato<sup>1</sup>, семейство *Plantaginaceae* Juss.) — широко распространенные на территории Европейской России травянистые растения. Они играют значительную роль в растительном покрове, особенно нарушенных местообитаний. Заметна их роль и в естественных сообществах. На лугах, солонцах, по берегам рек, на литорали морей подорожники нередко играют заметную роль в растительном покрове.

Подорожники принадлежат к числу популярных растений. Это связано не только с их своеобразным, легко запоминающимся обликом, но и с определенным хозяйственным значением — в качестве лекарственных и пищевых (Бородина, 1981; Чистяков, 1990), а иногда даже и декоративных (Smit, 1988) растений.

Как лекарственные средства подорожники были известны еще древнегреческой, римской и арабской медицине. В нашей стране чаще всего используют листья подорожника большого (*P. major* L.), которые содержат гликозиды, дубильные вещества, каротин, 20,7–42,2 мг аскорбиновой кислоты, витамин К, маннит, сорбит, лимонную кислоту (Кириянов и др., 1957; Жукова, 1983; Растительные ресурсы СССР, 1990). Лечебный препарат из листьев «Плантаглюцид» (*Plantaglucidum*) в виде гранулиро-

---

<sup>1</sup>Этот род в дальнейшем тексте работы рассматривается в качестве двух самостоятельных, обособленных родов — *Plantago* L. s. str. (сокращенно «*P.*») и *Psyllium* Mill. (сокращенно «*Ps.*»). Для обозначения обоих родов в совокупности мы будем употреблять слово «*Plantaginaceae*», или «подорожники» (упомянутые два рода составляют 99% всего разнообразия семейства).

ванного порошка, а также сок из свежих листьев этого вида применяют для лечения язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, а также для лечения больных гипацидными гастритами (Атлас ареалов лекарственных растений, 1983; Муравьева, 1991). Свежие листья Подорожников большого и ланцетного (*P. lanceolata* L.) и приготовляемые из них экстракты и настои оказывают хорошее кровоостанавливающее, спазмолитическое и бактерицидное действие (Лебедев-Носов, 1980, 1984).

Семена подорожников содержат много слизи и жирных масел, и поэтому рекомендуются как слабительное, противовоспалительное, обволакивающее и кровоостанавливающее средство при кишечных заболеваниях, в том числе хронических колитах и дизентерии (Муравьева, 1991). Экстракт листьев оказывает успокаивающее и снотворное действие, понижает артериальное давление. Настой листьев применяют как отхаркивающее средство (Кирьянов и др., 1957; Атлас ареалов. . . , 1983). Широко известны семена песочника<sup>2</sup> блошиного (*Ps. squalidum*), которые используют, наряду с семенами другого вида, подорожника овального (*P. ovata* Forsk.), кроме лекарственных целей, производстве шелковых и хлопчатобумажных тканей, для глянцеования цветной бумаги, в типографском деле, для изготовления мороженого и как наркотическое средство. Эти виды культивируют в Индии и Японии, а *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják — также на территории Украины (в Полтавской и Сумской областях).

Для приготовления салатов и гарниров в Европе издавна культивируются *P. coronopus* L. и *P. crassifolia* Forsk.). Таким же образом, особенно

---

<sup>2</sup>Так в дальнейшем мы будем называть подорожники из рода *Psyllium* Mill., поскольку другой русский эквивалент этого названия «блошница» уже используется для рода *Pulicaria* Gaertn. (сем. *Compositae*).

широко в странах Азии, используются молодые листья *P. major* L. и *P. maritima* L. Многие подорожники являются кормовыми растениями.

Подорожники используются и как модельный объект. Широкое распространение, видовое разнообразие и легкость культивирования подорожников способствуют их использованию в разнообразных биологических экспериментах и полевых исследованиях, в частности, для исследования общих закономерностей минерального питания растений (азотистого обмена, усвоения микроэлементов, устойчивости к засолению и т. п.), фотосинтеза, устойчивости к экстремальным температурам, радиации и загрязнению, биологии опыления, взаимоотношений в сообществах, генетического полиморфизма и т. д. (Plantago... , 1992).

При таксономическом изучении подорожников возникают определенные проблемы.

Эти проблемы связаны, в частности, с положением семейства *Plantaginaceae* Juss. (подавляющее большинство которого составляют изучаемые нами роды), в системе цветковых растений.

Семейство *Plantaginaceae* насчитывает 4 рода и около 260 видов (Engler, Diels, 1936; Pilger, 1937; Takhtajan, 1997)<sup>3</sup>. Кроме родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. сюда относятся также роды *Littorella* Bergius (3 вида) и *Bougueria* Desne. (1 вид). Последние два рода представляют собой, по видимому, производные, сильно редуцированные формы (Harms, Reiche, 1897).

Положение семейства среди прочих цветковых растений вызывает разногласия. Одни авторы сближают его с семейством *Scrophulariaceae*

---

<sup>3</sup>Наши подсчеты по Index Kewensis (1893–1991) дают несколько иную цифру — около 240 видов, из которых валидными являются 225 названий.

и помещают, следовательно, в порядок *Scrophulariales* (или *Tubiflorae* s. l., *Bignoniales* — Тахтаджян, 1966, 1987; Dahlgren, 1983; Thorne, 1992; Rahn, 1996; Takhtajan, 1997). Н. Hallier (1912) даже включал *Plantago* в *Scrophulariaceae*.

Другие авторы (Engler, Diels, 1936; Тихомиров, 1985; Cronquist, 1988) выделяют *Plantaginaceae* в особый порядок *Plantaginales*, располагающийся опять-таки вблизи *Scrophulariales* (или *Tubiflorae*).

Наконец, третьи (Gundersen, 1950; Hutchinson, 1973; Goldberg, 1986) помещают порядок *Plantaginales* в другом месте системы, около порядков *Primulales*, *Caryophyllales* (или *Centrospermae*) и *Polygonales*.

Нами (Шипунов, 1996б) приведены новые данные, которые позволяют существенно уточнить гипотезу о происхождении *Plantaginaceae* от семейств порядка *Scrophulariales*.

Гораздо более важными в практическом плане представляются проблемы, возникающие при изучении видового разнообразия подорожников, поскольку, несмотря на хорошую изученность семейства, систематика многих видов, в том числе и с территории Европейской России, служит до сих пор предметом значительных разногласий. Их источник — прежде всего высокий полиморфизм видов рода и «нехватка» таксономически значимых признаков. Отсюда неустойчивость системы подорожников в целом, неопределенность границ между близкими видами (особенно в пределах так называемых «критических групп»), а также таксономического статуса некоторых видов и подвидов.

Так, на территории Европейской России различные исследователи насчитывают от 10 до 27 видов рода. Этот разброс связан прежде все-



го с различным пониманием границ между видами. Например, наряду с привычным *P. major* L. многие принимают также близкий *P. uliginosa* F. W. Schmidt; описанный как особый вид *P. urvillei* Opiz часто рассматривают в качестве подвида или даже экологической расы *P. media* L.; некоторые авторы считают, что на территории Европейской России кроме обычного *P. lanceolata* L. встречается также близкий вид-октоплоид *P. altissima* L., хотя использованные ими гербарные материалы этого не подтверждают, и так далее.

По-видимому, существуют группы видов (в дальнейшем называемые «критическими группами»), полиморфизм которых не позволяет однозначно подразделить их на отдельные виды.

В значительной степени неустойчива и система рода *Plantago* L. в целом (для рода *Psyllium* Mill. пока не предложено сколько-нибудь естественной системы). Границы между многочисленными секциями (в системе R. Pilger (1937) их девятнадцать) остаются размытыми, о чем говорят многочисленные попытки видоизменения системы (см., например, работы K. Rahn, 1974–1996).

Все вышесказанное позволяет нам следующим образом сформулировать основные цели и задачи данной диссертации:

- Поиск новых признаков, могущих способствовать дальнейшему развитию систематики как отдельных видов, так и *Plantaginaceae* в целом.
- Уточнение межвидовых и внутривидовых границ у подорожников Европейской России и сопредельных территорий.

Дополнительно необходимы:

- кариологическое исследование не изученных в этом отношении видов и внутривидовых таксонов подорожников;
- флористическое исследование территории Европейской России на предмет выявления новых для этой территории видов подорожников, а также уточнения ареалов уже известных для этой территории видов;
- внесение необходимых корректив в систему семейства *Plantaginaceae*;
- составление ключа для определения видов подорожников Европейской России и сопредельных территорий.

#### Апробация работы

Материалы настоящей диссертации были доложены на IX Московском совещании по филогении растений (декабрь 1996 года), на заседании отделения ботаники Московского общества испытателей природы (апрель 1997 года) и на заседаниях кафедры высших растений Биологического факультета МГУ.

#### Научные публикации по теме диссертации

1. Шипунов А. Б. О новых и редких видах рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) из различных регионов бывшего СССР // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1996а. Т. 101, вып. 2. С. 67–69.
2. Шипунов А. Б. О происхождении семейства *Plantaginaceae* Juss. // IX Московское совещание по филогении растений: Материалы. М.: Изд. секции ботаники Моск. о-ва испытателей природы и каф. высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. 1996б. С. 157–160.

3. Шипунов А. Б. Новые сведения о распространении некоторых видов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) в Восточной Европе // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 3. С. 64.
4. Шипунов А. Б. Значение скульптуры поверхности семян для систематики родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 4 (в печати).

#### Объем и структура диссертации

Диссертация состоит из введения, 6-ти глав, заключения, списка литературы (269 названий, в том числе 182 на иностранных языках) и приложений. Работа изложена на 226 страницах машинописного текста, включая 11 таблиц и 33 рисунка. В приложении объемом 48 страниц приводятся конспекты систем *Plantaginaceae*, список исследованных образцов, сравнительная таблица видов, статистические таблицы, карты распространения видов, фотографии и микрографии.

Мы выражаем глубокую благодарность за постоянную помощь и поддержку своему научному руководителю, профессору В. Н. Тихомирову. Мы благодарны профессору А. П. Меликяну за ценные советы и замечания. Мы благодарим Д. Д. Соколова за предоставление материала по беломорской флоре, помощь в составлении латинского диагноза секции *Uralensae* и консультации, И. М. Калиниченко за помощь в оформлении списка литературы, а также О. В. Юрцеву, критически просмотревшую автореферат диссертации, и других сотрудников кафедры высших растений МГУ: С. Р. Майорова, С. В. Полевою, Е. С. Северову и Т. А. Федорову за помощь в сборе материала и обсуждение различных аспектов нашей работы. Большую помощь в кариологических исследованиях

оказала нам А. Д. Кожевникова. Т. Е. Крамина взяла на себя труд по просмотру главы V и высказала нам свои замечания. С. М. Глаголев и безвременно ушедшая из жизни Т. В. Кузнецова оказали нам помощь в сборе материала. Наша работа в Ботаническом институте РАН была бы невозможна без содействия В. М. Виноградовой, Н. Н. Цвелева и А. А. Оскольского. А. В. Шипунова проделала немало технической работы по подготовке текста диссертации. Большое спасибо им и всем, кто помогал в этой работе.

# Глава I

## История систематики семейства *Plantaginaceae* Juss.: обзор литературы

### I.1. Долиннеевские авторы

Подорожники были известны человеку с древнейших времен прежде всего как лекарственные и пищевые растения. Поэтому неудивительно, что в большинстве языков мира существуют народные названия для этих растений (например, немецкое *Wegerich*; арабское *isphagul*).

Теофраст (371–286 гг. до н. э.) в «Естественной истории растений» (Феофраст, 1951) упомянул около 500 видов, среди которых есть один из представителей рода *Plantago* L. — *P. crassifolia* Forsk., описанный им под названием «*triallis*».

Caesalpinus (1583) дал описания шести подорожников, которые соответствуют некоторым видам, принятым в современных системах:

Таблица 1.1.

Название у Цезальпина (1583)	Современное название
<i>Plantago minor</i>	<i>P. lanceolata</i> L.

Plantago angustifolia	<i>P. maritima</i> L.
Herba stella, sine corni ceruinum	<i>P. coronopus</i> L.
Serpentina matthioli	<i>P. subulata</i> L.
Plantago angustifolia albida	<i>P. albicans</i> L.
Psyllium majus erectum	<i>Ps. arenarium</i> (Waldst. et Kit.) Mirb.

Швейцарский ботаник С. Bauhin (1671) приводит описания уже 19 видов, которые он распределяет по 4 родам. К роду *Plantago* отнесены «типичные» подорожники (*Plantago latifolia tota glabra* = *P. major* L. s.l.); к роду *Coronopus* — перистолистные литоральные формы (*Coronopus maritima major* = *P. coronopus* L.); к роду *Holosteum* — мелкие однолетники, часто развивающие стебель с более или менее удлиненными междоузлиями и очередным листорасположением (*Holosteum hirsutum albicans majus* = *P. albicans* L.); и, наконец, к роду *Psyllium* отнесены виды с удлиненными междоузлиями и супротивным листорасположением (*Psyllium Dioscoridis vel Indicus foliis crenatis* = *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.)

Ж. Р. Tournefort (1719) переработал систему подорожников, среди которых он различал три рода: *Plantago*, *Coronopus* и *Psyllium*. Таким образом он, как и упомянутые выше авторы, считал, что во флоре Европы подорожники представлены несколькими родами.

## I.2. Работы К. Линнея и других ботаников до середины XIX века

C. Linnaeus в «Systema Naturae» (1735) отнес (как и во всех последующих своих работах) все подорожники к одному роду *Plantago* L. В изданной в 1751 г. «Philosophia botanica» (Линней, 1989) он прямо заявляет:

«Следует считать ВЫМЫШЛЕННЫМИ все те роды, которые основаны не только на плодоношении: например *Psyllium* T. с ветвистым стеблем якобы не *Plantago*. . . »

Подорожники Linnaeus относил к классу *Tetrandria* (наряду, например, с родами *Cornus*, *Epimedium*, *Exacum* и *Buddleja*).

В «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753) описано 16 видов подорожников, распределенных по двум группам:

**Scapo nudo:** *P. major*; *P. asiatica*; *P. media*; *P. virginica*; *P. lanceolata*; *P. lagopus*; *P. albicans*; *P. alpina*; *P. cretica*; *P. maritima*; *P. subulata*; *P. Coronopus*; *P. loeflingii*; *P. uniflora*.

**Caule ramoso:** *P. Psyllium*; *P. Cynops*.

Как видно, Linnaeus продолжал считать подорожники, относимые Tournefort к роду *Psyllium*, отдельной таксономической группой, хотя и не родового ранга. Следует также отметить сокращение числа принимаемых, по сравнению с Bauhin и Tournefort таксонов, что можно отнести за счет упразднения Linnaeus многочисленных описанных до него видов и сведения их к разновидностям.

Последующие издания «Systema Naturae» (Linnaeus, 1759) и «Species Plantarum» (Linnaeus, 1762) лишь незначительно дополняют изложенную выше систему. Основные отличия заключаются в трактовке видов, относимых к группе «Caule ramoso». Таблица, объясняющая эти различия, приведена ниже.

Таблица 1.2.

Species Plantarum ed. 1 (1753)	Systema Naturae ed. 10 (1759)	Species Plantarum ed. 2 (1762)	Принятые сейчас названия
<i>P. psyllium</i>	<i>P. indica</i>	<i>P. indica</i>	<i>P. arenaria</i> Waldst. et Kit.
<i>P. cynops</i>	<i>P. cynops</i>	<i>P. psyllium</i> , <i>P.</i> <i>afra</i>	<i>P. squalida</i> Salisb.
—	<i>P. psyllium</i>	<i>P. cynops</i>	<i>P. sempervirens</i> Crantz

Как видно из таблицы, предлагавшиеся Linnaeus названия очень запутывали номенклатуру, и поэтому сейчас часто (см., например, Черепанов, 1995) следуют J. Soják (1971) и J. Holub (1973), которые предложили линнеевское название *P. indica* считать «nomen illegitimum», а *P. afra*, *P. cynops* и *P. psyllium* — «nomina ambigua» и выбрали в качестве правильных следующие по старшинству синонимы.

J. B. Lamarck (1804) в «Encyclopedie methodique» различал уже 40 видов подорожников. Он, как и Linnaeus, относил все эти виды к одному роду *Plantago* L.



В 1805 г. А. Р. de Candolle и Ж. В. Lamarck предложили следующую систему:

Таблица 1.3.

Sectio <i>Plantago</i> Lam. et DC.	Sectio <i>Psyllium</i> Lam. et DC.	Sectio <i>Coronopus</i> Lam. et DC.
<i>P. major</i> L.	например, <i>P. lanceolata</i> L., <i>P. maritima</i> L.	<i>P. coronopus</i> L.

Здесь впервые в истории систематики подорожников выделяются секции. К сожалению, приведенная схема слишком проста, чтобы соответствовать современным представлениям о системе *Plantaginaceae*, и имеет лишь историческое значение.

Другие авторы, продолжая традицию Bauhin и Tournefort, принимали несколько родов. К ним относится, например, А.-Л. Jussieu, (1789), который признавал, вслед за Tournefort, род *Psyllium*, куда относил подорожники с ветвистым стеблем и супротивным листорасположением.

S. F. Gray (1821) различал несколько родов подорожников: *Plantago* L., *Psyllium* Mill., *Arnoglossum* S. F. Gray (соответствует части рода *Coronopus* Tournefort; Gray относил туда, например, *P. lanceolata* L., *P. maritima* L., *P. alpina* L., *P. subulata* L.) и *Asterogeum* S. F. Gray (туда отнесен *P. coronopus* L. s.l.).

J. Fourrey (1869), кроме рода *Plantago* L. и *Psyllium* Mill., признавал также роды *Coronopus* Fourr. (*P. coronopus* L. s.l.), *Lagopus* Fourr. (*P. lagopus* L.) и *Plantaginella* Fourr. (например, *P. triantha* Spreng.).

По-видимому, точка зрения последних двух авторов — достаточно экзотическая. Мнение Linnaeus (все подорожники как один род) в дальнейшем разделяло подавляющее большинство ботаников, например, M. Adanson (1763), C. L. Willdenow (1809) и другие систематики, работы которых будут рассмотрены подробнее ниже.

M. Rapin (1827) в своей работе о роде *Plantago* называет уже 101 вид подорожников. Это — первая в истории изучения *Plantaginaceae* монография, посвященная систематике семейства. Однако автор не выделяет секций или каких-либо других внутривидовых таксонов, довольствуясь выделением групп исключительно по вегетативным признакам и до известной степени повторяя работу A. P. de Candolle, Lamarck (1805). Группы видов в рассматриваемой системе являются в значительной степени искусственными, и поэтому она не получила сколько-нибудь широкого распространения. Интересно, что для описания группы *Psyllium* автор применил, наряду с «привычными» вегетативными, также и генеративные признаки (возможно, для того, чтобы оправдать отнесение сюда *P. ovata*). Кроме того, он применял в систематике подорожников также и метрические признаки (в описании *P. media* L. var. *urvilleana* Rapin).

S. L. Endlicher (1841) приводит 3 группы подорожников:

A. *Psyllium*. Capsula bilocularis, loculis monospermis, caulescens v. acaulis.

B. *Coronopus*. Capsula bilocularis, loculis dispermis, inter semina collateralia septula plus minusve completo bilocularis v. incomplete quadrilocularis. Acaules foliis dentatis v. pinnatifido-incis.

C. *Arnoglosson*. Capsula bilocularis, loculis polyspermis.

Отметим, что Endlicher впервые последовательно применил в систематике *Plantaginaceae* признаки строения генеративных органов (в частности, плода). Название «*Arnoglosson*» он применяет в совершенно другом смысле, чем предыдущие (Gray, 1821) и последующие авторы (Pilger, 1937), относя к этой группе, например, *P. major* L.

Монография F. Leydolt (1836) посвящена в основном морфологии подорожников, которая впервые в литературе освещается во всех аспектах. Подробно описывается строение как генеративных, так и вегетативных органов *Plantaginaceae*. В небольшом приложении содержится ключ для определения 92 видов семейства, причем внутривидовые подразделения отсутствуют.

### **I.3. Работы ботаников с середины XIX века до наших дней**

F. M. Varneoud (1845) издал первую основательно таксономически проработанную монографию, посвященную системе *Plantaginaceae*, в которой приводится 114 видов (4 описано автором), оставшихся после серьезной ревизии семейства. Следуя линнеевской традиции, Varneoud оставляет все подорожники (за исключением уклоняющихся *Littorella* и *Bougueria*) в составе единого рода *Plantago* L. Этот род в разработанной им системе делится на 10 секций (подробный конспект имеется в

Приложении).

Большой заслугой автора можно считать выделение таких групп, как *Virginica* (преимущественно американские виды с клейстогамными цветками), *Oliganthos* (голантарктические виды с редуцированными соцветиями), *Albicans* и *Gnaphaloides* (подорожники соответственно Старого и Нового Света с крупными цветками и двусеменными коробочками). Секция *Eriantha* разбита на группы, ранг которых впоследствии повышен до секции (см. ниже о работах Н. Dietrich и К. Rahn). Однако некоторые таксоны искусственны: это касается прежде всего секции *Montana*, куда Barneoud отнес, по-видимому, большинство ему известных горных видов подорожников, часто достаточно далеких друг от друга (как, например, южноамериканский *P. brasiliensis* Sims. и центральноазиатский *P. arachnoidea* Schrenk); а также некоторых других групп, таких как *Lanceifolia* и *Major*.

Barneoud впервые последовательно использует на всех уровнях таксономической иерархии признаки как генеративных, так и вегетативных органов, причем придает первым большее значение. В целом, несмотря на отдельные неточности, выделенные Barneoud десять секций явились хорошей основой для дальнейшей работы систематиков — монографов подорожников.

Следующая монография *Plantaginaceae* — работа J. Decaisne (1852) появилась в рамках «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis». В своем обзоре Decaisne делит род *Plantago* (насчитывающий уже 199 видов, из которых 34 описаны автором) на 17 секций, 5 из них описано впервые (подробный конспект системы приведен в Приложении), не вы-

деляя, в противоположность Barneoud, никаких групп, промежуточных между секцией и родом. В целом «естественность» системы значительно повысилась, хотя нельзя не отметить склонность автора к чрезмерному дроблению секций, сохранившемуся и в более поздних системах. Так, например, американские подорожники с клейстогамными цветками распределены по трем секциям: *Oreophytum*, *Cleiosantha* и *Novorbis*; виды Старого Света и Австралии с 5 семенами в коробочке — по двум секциям: *Mesembrynia* и *Heptaneuron* (в последнее время вновь восстановленную Н. Н. Цвелевым (1996) для *P. depressa* Schlect. и *P. camtschatica* Link). С другой стороны, крупноцветковые и часто однолетние подорожники соединены в очень крупную секцию *Leucopsyllium*, хотя Barneoud (1845) уже отметил различия между видами Старого и Нового Света из этой группы.

Decaisne точно очертил границы некоторых групп. Прежде всего это относится к секции *Polyneuron*, откуда были убраны многие чужеродные виды (например, относимый туда Barneoud австралийский *P. varia* R. Br.), а также к секции *Micropsyllium* (однолетники с линейными листьями и многосеменной коробочкой, не выделявшиеся Barneoud из секции *Virginica*). Автор впервые обратил внимание на срастание чашелистиков у видов секции *Arnoglossum* (= *Lanceifolia* Barn.), что позволило ему правильно определить объем этого таксона. Decaisne постоянно указывает как главные, так и второстепенные признаки каждой секции, используя практически весь инструментарий морфологии растений того времени, хотя и он не избежал «гипноза габитуса» в отношении некоторых групп. Так же как и Barneoud, он принимает секцию *Dendriopsyllium*

(= *Fernandezia* Barn.), несмотря на явную неполноту и даже неточность («capsula 2-sperma», как и у секции *Psyllium*) диагноза; а в секции *Lep-tostachys* собраны виды явно только в связи с их редкоцветковым соцветием.

В рамках многотомника «Die natürlichen Pflanzenfamilien» публикуются монографические обработки всех семейств растений, в том числе семейства *Plantaginaceae* (Harms, Reiche, 1897). В отношении системы авторы следовали J. Decaisne. Полного списка видов не приводится, хотя авторы указывают, что всего их около 200. Выделены два подрода — subg. *Plantago* и subg. *Psyllium*, а количество секций по сравнению с Decaisne несколько сокращено.

Начиная с 10-х годов XX века R. Pilger публикует статьи по систематике различных видов *Plantago* (Pilger, 1930 и др.); а затем обширную и подробнейшую монографию семейства в рамках работы A. Engler «Das Pflanzenreich» (Pilger, 1937). Монография снабжена предисловием, содержащим подробную морфологическую характеристику семейства. Впервые приводится большое число рисунков отдельных видов, а также определительные ключи для секций, видов и подвидов. Особое внимание Pilger уделил внутривидовой систематике, рассмотрев множество подвидов, форм, морф и т. п. (его исследования в области систематики «критических групп» видов, обитающих на территории Европейской России описаны в главе II). В отношении системы Pilger следовал Decaisne, однако изменения, привнесенные им в систему, гораздо значительнее, чем у авторов обработки в «Die natürlichen Pflanzenfamilien».

Pilger указывает уже 258 видов рода *Plantago* L. (incl. *Psyllium* Mill.),

61 из которых описан автором. С современной точки зрения это количество должно быть даже уменьшено за счет укрупнения мелких и недостаточно обоснованных видов (см. ниже о работах К. Rahn). Виды разнесены по 2 подродам и 19 секциям, 6 секций описано впервые (система Pilger приводится в Приложении). Это — последняя доведенная до вида система *Plantaginaceae*. Автор полностью переработал многие, особенно европейские и южноамериканские, таксоны. Большим достижением является выделение секции *Palaeopsyllium* Pilger, куда вошли виды, прежде относившиеся к секциям *Major* Barn., *Mesembrynia* Desne., *Hertaneuron* Desne. и *Fernandezia* Barn. — Pilger впервые заметил наличие постепенных переходов между древовидными и травянистыми видами (отличающимися мощным, часто вертикальным, одревесневающим корневищем) этих секций, а также сходство генеративных признаков.

Выделенная автором секция *Holopsyllium* Pilger (единственный вид — *P. macrocarpa* Cham. et Schlecht., имеющий невскрывающийся односеменной плод) представляет собой как бы переход к двум другим родам семейства — *Littorella* Berg. и *Bougueria* Desne. Также вполне естественна новая секция *Hymenopsyllium* Pilger, включающая 3 средиземноморских вида, отличающихся своеобразным (с крупным придатком) строением пыльников и обильным опушением из длинных волосков. Менее удачным представляется выделение монотипных секций *Eremopsyllium* Pilger и *Gentianoides* Pilger (включающих соответственно *P. reniformis* G. Beck и *P. gentianoides* Sibth. et Smith), которые вряд ли сильно отличаются от *Lamprosantha* Desne. и *Palaeopsyllium* Pilger. Автор, как и Decaisne, не разделяет секцию *Leucopsyllium* Desne. на виды Старого и

Нового Света, хотя это и отражено в определительном ключе.

Последовательность расположения секций у Pilger отражает приня- тую им концепцию эволюции *Plantaginaceae* — от широколистных мезо- фильных растений со множеством семян в коробочке (секции *Polyneu- ron*, *Palaeopsyllium*) к узколистным ксерофильным растениям с 2 семе- нами в коробочке (секции *Leucopsyllium*, *Psyllium*). Отсюда следует, что основной эволюционной тенденцией является редукция. Центром проис- хождения *Plantaginaceae* автор считает Азиатско-Тихоокеанский регион, откуда предковые формы различных секций распространились в Среди- земноморье и Южную Америку.

Современные исследования систематики подорожников можно раз- бить на несколько групп. Во-первых, это номенклатурные уточнения названий множества видов, а также внутривидовых и внутривидовых групп подорожников (в частности, приведены в соответствие с прин- ципом приоритета названия секций и выбраны новые названия для *P. indica* L., *P. cynops* L., *P. psyllium* L. — см. выше). Следует отметить работы Holub (1973, 1977) и Soják (1971), в которых даны новые комби- нации для подавляющего большинства видов рода *Psyllium* Mill.

Во-вторых — исследования систематики отдельных групп. Наиболее значительными в этом направлении являются работы датского ботаника К. Rahn (1974–1996), осуществившего переработку многих секций ро- да *Plantago*, а также внесшего значительный вклад в развитие системы *Plantaginaceae*.

Первая его сугубо таксономическая работа (Rahn, 1974) была посвя- щена систематике секции *Virginica* Barn. Затем Rahn опубликовал дан-



ные (Rahn, 1978a) об изменениях в системе рода в целом и обосновал программу дальнейших исследований секций (в основном американских).

С 1978 по 1985 годы он публикует серию статей, которые содержат обзоры систем трех преимущественно южноамериканских секций — *Gnaphaloides*, *Oliganthos* и *Carpophorae* (Rahn, 1978b–1985). Для разграничения видов он широко применяет математические методы, в том числе компьютерную обработку методами математической статистики и вычисление коэффициентов сходства по оригинальной методике, предложенной им в отдельной статье, посвященной методам таксономического анализа (Rahn, 1983a). Эти методы не имеют общего с кладизмом и построены на вычислении процентов перекрывания кривых распределения признаков, из которых в дальнейшем выводятся коэффициенты сходства. Таким образом Rahn переработал свыше половины описанных видов рода *Plantago*.

В 1996 г. вышла итоговая статья (Rahn, 1996), посвященная филогенетическому анализу семейства *Plantaginaceae*. В ней автор, находясь уже на позициях кладистики, утверждает, что вне зависимости от того, выделять род *Psyllium* Mill. или оставлять его в составе *Plantago* L., подорожники являются полифилетической группой (хотя он не смог найти сестринской группы подорожникам, что требуется для «нормального» кладистического анализа). В этой связи, в рамках своей «объединительской» политики, он предлагает рассматривать в составе семейства *Plantaginaceae* Juss. только один род — *Plantago* L. Роды *Littorella* Bergius, *Bougueria* Desne. и *Psyllium* Mill. должны, по его мнению войти в состав *Plantago* на правах подродов (наряду с тремя другими подродами

составляющих 6 основных «клад» *Plantaginaceae*). Система *Plantaginaceae* далее выглядит следующим образом:

*Plantago* L.

Subgen. 1. *Plantago* (131 вид)

Выделяются секции: *Micropsyllium* Desne.; *Plantago* (42 вида), где объединены 5 секций Pilger (см. выше); *Oliganthos* Barn. и *Mesembrynia* Desne., замещающие секцию *Plantago* в Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии. Секция *Carpophorae* Rahn, выделенная в 1985 г. для двух южноамериканских видов, имеющих карпофор, рассматривается в качестве ряда в составе секции *Oliganthos*. Точно также обстоит дело и с секцией *Microcalyx* Pilger, объем которой существенно увеличен за счет видов секции *Mesembrynia* и ряда *Oliganthos*.

Subgen. 2. *Coronopus* (Lam. et DC.) Rahn (11 видов)

Выделяются секции: *Coronopus* Lam. et DC. и *Maritima* Dietrich.

Subgen. 3. *Littorella* (Bergius) Rahn (3 вида)

Subgen. 4. *Psyllium* (Juss.) Harms et Reiche (16 видов)

Subgen. 5. *Bougueria* (Desne.) Rahn (1 вид)

Subgen. 6. *Albicans* Rahn. (51 вид)

Система практически тождественна предложенной R. Pilger (1937), но принимается секция *Gnaphaloides* (американские виды), выделяются sect. *Hymenopsyllium* Pilger, *Lanceifolia* Barn., *Bauphula* Desne. (принимается только один вид — *P. amplexicaulis* Cav.), *Albicans* Barn. (выделяется 5 рядов), *Gnaphaloides* Barn. (выделяются 4 ряда).

По мнению Rahn (1996), род *Plantago* насчитывает всего 213 видов (уменьшение их числа произошло за счет таксономической переработ-

ки и укрупнения видов, хотя с 1937 г. описано значительное количество «хороших» видов — см. ниже). Таксономический ранг *Psyllium* в предложенной системе такой же, как у *Bougueria* и *Littorella*. Нельзя, однако, не заметить, что границы между подродами *Albicans*, *Coronopus* и *Plantago* выражены значительно слабее, чем между тремя другими «кладами».

Упомянем еще несколько работ, касающихся систематики *Plantaginaceae*. Кариолог Н. Dietrich (1975), занимавшаяся в основном цитологическими исследованиями подорожников (см. главу IV), предложила выделить секцию *Maritima*, в объеме, впоследствии признанном Rahn (1978). Она же предложила выделить секцию *Diandrae* Dietrich для американских видов, имеющих 2 тычинки (*P. elongata* Pursh и др.), но это нововведение не привилось.

Е. Andrzejewska-Golec, занимавшаяся в основном химизмом и морфологией волосков у *Plantago* s.l. (см. главу IV), опубликовала в 1992 г. систему подрода *Psyllium* (Mill.) Harms, где использовала в основном изученные ею признаки. Была выделена одна секция и 4 ряда:

Ser. *Squarrosae* And. Один вид: *P. squarrosa* Murr.

Ser. *Arenariae* And. Например, *P. arenaria* Waldst et Kit., *P. squalida* Salisb.

Ser. *Sempervirens* And. Один вид: *P. sempervirens* Crantz.

Ser. *Arborescens* And. Например, *P. mauritanica* Boiss. et Reuter.

В целом, за исключением использования новых признаков, изменений в системе, по сравнению с изложенной Pilger (1937) в ключе для определения видов секции *Psyllium*, практически не произошло.

Третье направление изучения систематики *Plantaginaceae* — это исследование флоры различных регионов и описание новых видов.

Начиная с 30-х годов нашего века было описано не менее 40 видов *Plantaginaceae* (Zohary, 1938, Agnew et Chalabi-Ka'bi, 1963, Verdcourt, 1971, Briggs et al., 1973, Craven, 1976, Briggs, 1980, Tutel et R. Mill., 1980, Van Royen, 1983, J. Z. Liu, 1989, Jamasaki, 1992, Ryding, 1994 и др.), более половины которых являются валидными.

Часто бывает и так, что изучение местных флор приводит не к описанию новых видов, а, наоборот, к «закрытию» уже описанных. Так случилось, например, с *P. masonae* Cheesem., вторым видом описанной Pilger секции *Microcalyx* (Allan, 1961). В более неожиданной ситуации оказались исследователи калифорнийского *P. fastigiata* Morris. После подробного изучения с применением методов математической статистики (Bassett, Baum, 1969; Rahn, 1979) оказалось, что калифорнийские образцы практически идентичны со средиземноморскими растениями, относимыми к давно известному виду *P. ovata* Forsk. Эта достаточно необычная ситуация привлекла внимание известного эволюциониста J. Stebbins, который выдвинул гипотезу о древности семейства *Plantaginaceae* и длительной генетической стабилизации среди подорожников (Stebbins, Day, 1967).

## Глава II

# Семейство *Plantaginaceae* на территории Европейской России

### II.1. История изучения разнообразия подорожников с территории Европейской России

Точкой отсчета в изучении российской флоры нужно считать капитальный труд С. Ledebour «Flora Rossica» (Ledebour, 1849). В этой работе при описании *Plantaginaceae* принята система S. Endlicher (1841). Всего для территории Европейской России Ledebour указывает 11 видов (1 вид *Littorella* — *L. uniflora* (L.) Aschers., распространенная на северо-западе территории, и 10 видов рода *Plantago*): это *P. bungei* Steud. (так названы мелкие растения очень полиморфного *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., преимущественно с востока территории), *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *P. major* L., *P. asiatica* auct. non L. (Ledebour использует это название для *P. cornuti* Gouan — между этими видами есть некоторое сходство, например, 4-семенная коробочка, которое и привело к путанице в названиях, продолжавшейся более века), *P. maxima* Juss. ex Jacq., *P. media* L., *P. lanceolata* L., *P. minuta* Pall., *P. maritima* L. (*P. salsa* Pall. считается синонимом) и *P. arenaria* Waldst. et Kit. (= *Psyllium arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.). Отмечается также наличие разновидностей у *P. lanceola-*

*ta* — var. *altissima* Desne. (имеются в виду очень крупные экземпляры *P. lanceolata* L., а не *P. altissima* L.), var. *minor* Schlecht. (в основном север России) и var. *lanuginosa* Mert. et Koch (юг России, разновидность, являвшаяся в дальнейшем предметом значительных таксономических разногласий).

В работе И. Ф. Шмальгаузена (1897) упоминается 11 видов семейства. По сравнению с Ledebour добавлен *P. lagopus* L. (указан для лугов в окрестностях Севастополя, однако это сообщение в дальнейшем не было подтверждено). *P. salsa* Pall., как и у Ledebour, рассматривается в качестве синонима *P. maritima* L.

Д. П. Сырейщиков (1910) приводит интересные сведения о распространении различных таксонов подорожников. Автор указывает для Московской губернии 4 вида: *P. major* L., *P. lanceolata* L., *P. media* L. и *P. ramosa* (Gilib.) Aschers. (= *Psyllium arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.). Он отмечает, что *P. major* представлен на описываемой территории несколькими разновидностями, в том числе var. *intermedia* (Gilib.) Lange, которая распространена преимущественно по берегам р. Оки и песчаным отмелям р. Москвы. Это первое в российской литературе указание на *P. uliginosa* F. W. Schmidt. Кроме того, Сырейщиков справедливо отмечает ошибочность отнесения крупных экземпляров *P. lanceolata* L. к *P. altissima* L., указывая на такие отличительные признаки, как крупное горизонтальное корневище и толстые придаточные корни (большое число ребер на цветоносе не является, по мнению автора, надежным признаком). Крупные экземпляры *P. lanceolata* следует, по его мнению, относить к var. *sylvatica* Pers.

Б. Л. Федченко и А. Ф. Флеров (1910) приводят 12 видов подорожников. По сравнению со Шмальгаузенем добавлен *P. coronopus* L. (из Крыма). Впервые упоминается о *P. maritima* L. var. *borealis* Lange (= *P. schrenkii* C. Koch) с крайнего севера территории. Для некоторых видов указываются разновидности, причем для *P. major* L. — var. *intermedia* (Gilib.) Lange (ее выделение основано преимущественно на вегетативных признаках).

Д. Сакало (1947) описала с территории Украины новый вид подорожника — *P. glabriflora*, который, по мнению большинства исследователей (см., например, Цвелев, 1981), является лишь одной из форм *P. lanceolata* L., опушение у которой развито в основном на вегетативных органах растения.

В «Определителе растений Украины» (Карнаух, 1950), а затем и во «Флоре БССР» (Томин, 1955) *Plantago intermedia* Gilib. (= *P. uliginosa* F. W. Schmidt) впервые в отечественной литературе рассматривается как самостоятельный вид.

Любопытно указание Г. И. Білик (1951) на нахождение на территории Николаевской области Украины *P. schwarzenbergiana* Schur. К сожалению, гербарный образец утерян или погиб в 1941 г., но судя по рисунку в статье, данный экземпляр, скорее всего, относится к *P. media* L. s.l. и уж во всяком случае не к *P. schwarzenbergiana*.

В «Определителе высших растений европейской части СССР» С. С. Станкова и В. И. Талиева (1957) упоминается 19 видов. По сравнению со сводкой Федченко и Флерова добавлены *P. intermedia* Gilib. (= *P. uliginosa* F. W. Schmidt; «распространен повсеместно»), *P. montana* Lam.

(= *P. atrata* Норре), *P. stepposa* Курриан. (понимаемый несколько иначе, чем у Л. А. Куприяновой (1936)), *P. altissima* ауст. non L. (считающийся синонимом *P. lanceolata* L. var. *altissima* Koch.), *P. lanuginosa* DC. (опушенная форма *P. lanceolata* L.), *P. glabriflora* Sakalo (см. выше) и *P. schrenkii* С. Koch, впервые в отечественной флористической литературе рассматриваемый как отдельный вид (см. ниже о работе В. Н. Андреева, 1930).

Во «Флоре СССР» обработку семейства *Plantaginaceae* произвел Ю. С. Григорьев (1958). Он отмечает, что на территории СССР встречается 27 видов рода *Plantago* L. и 1 вид рода *Littorella* Bergius. На территории Европейской части отмечены: *P. major* L., *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *P. cornuti* Gouan, *P. coronopus* L. (Крым), *P. maritima* L. s. l., *P. schwarzenbergiana* Schur (Украина, ошибочное указание), *P. media* L., *P. stepposa* Курриан., *P. maxima* Juss. ex Jacq., *P. atrata* Норре (Карпаты), *P. lanceolata* L., *P. minuta* Pall., *P. indica* L. (= *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.) и *Littorella uniflora* (L.) Aschers., всего 14 видов. В отношении системы семейства автор целиком стоит на позициях Pilger (1937), а виды понимает широко, за исключением *P. stepposa*, который понимается в несколько ином смысле, чем у Л. А. Куприяновой (1936). Разновидности не приводятся. Кроме перечисленных, указывается один заносной вид — *P. aristata* Michx. (Закарпатье). Указывается, что *P. altissima* L. «в пределах СССР пока не найден». Более подробно взгляды Ю. С. Григорьева на систематику видов «критических групп» (*P. major*, *P. media*, *P. maritima*, *P. lanceolata*) изложены ниже.



О. Д. Висюлина во «Флоре УРСР» (1961) насчитывает 18 видов подорожников. Основные отличия от обработки в «Определителе растений УССР» (Карнаух, 1950) следующие: у *P. indica* L. (= *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.) выделена разновидность var. *pumila* Wissjul. (карликовые экземпляры, которые часто встречаются у однолетних псаммофилов); выделен из предыдущего новый вид — *P. latifolia* Wissjul., отличающийся только более широкими листьями; вместо *P. maritima* L. приведен *P. salsa* Pall. (в том числе и для морских берегов); для *P. major* указана разновидность var. *ramosa* Wissjul. с разветвленным колосом (соответствует описанной у Pilger (1937) f. monstr. *ramosa* Pilger) и, наконец, из *P. major* L. выделен новый вид — *P. borysthenica* (Rogow.) Wissjul., отличающийся мелкими, по краю зубчатыми листьями. Последний, по всей видимости, примерно соответствует *P. major* var. *vulgaris* Hayne subvar. *erecta* Pilger. Для Крыма указан *P. lagopus* L. (по Шмальгаузену, 1897).

В 1961 г. Е. В. Сергиевская описала по материалам гербария И. М. Крашенинникова новый вид подорожника с Южного Урала — *P. krascheninikovii* Ye. V. Serg., который, хотя габитуально и несколько сходен с *P. maritima* L., резко отличается от последнего как генеративными (голая трубка венчика, 1 семя в коробочке), так и вегетативными признаками (одревесневающее основание стебля; узкие, густо опушенные листья) — рис. 1.

А. К. Скворцов (1966) обработал род *Plantago* L. для «Определителя растений Московской области». Он принимает *P. intermedia* Gilib. (= *P. uliginosa* F. W. Schmidt), который встречается «на возделанной почве

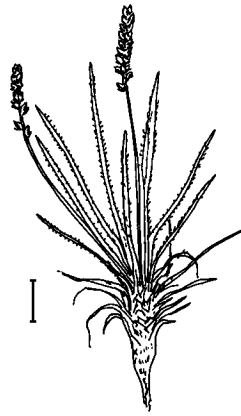


Рис. 1. *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. (Оренбургская обл., LE)

или иногда на сыром песке», и *P. stepposa* Kuprian. В последнем случае указывается, что *P. media* L. s. str. из тенистых мест часто образует формы, сходные с *P. stepposa*. Одним из основных отличительных признаков этих видов автор обработки считает длину волосков и центральной жилки вместе с волосками (соответственно 0,2–0,3/1 мм у *P. media* s. str. и 0,5–0,7/1,5 мм у *P. stepposa*). Последний вид в Московской области указывается только для района Приокско-Террасного заповедника.

Указания на наличие *P. lagopus* L. в Европейской России не подтверждает «Определитель высших растений Крыма» (1972). Для Крыма указывается 9 видов подорожников, в том числе *P. lanceolata* L. (отмечается, что его ксерофильную форму с более узкими мохнатыми листьями и почти овальным соцветием часто считают за отдельный вид *P. lanuginosa* (Bast.) Karnauch), *P. stepposa* Kuprian. («от *P. media* отличается с трудом») и *P. coronopus* L. («на морском берегу близ Севастополя»).

В «Своде дополнений и изменений к „Флоре СССР“ » С. К. Черепанов (1973) добавил к описанным Ю. С. Григорьевым (1958) видам еще 8, из

которых 4 встречаются на территории Европейской России. Это *P. alpina* L., который отмечался Малиновским (1963) в Карпатах (Яремчанский р-н Ивано-Франковской обл.) — его образцы, как впоследствии указал Н. Н. Цвелев (1978), относятся к *P. maritima* L.; описанные О. Д. Висюлиной (1961) во «Флоре УРСР» *P. borysthenica* (Rogow.) Wissjul. и *P. latifolia* Wissjul.; а также *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. Кроме того, автор принимает *P. lanuginosa* Bast. и *P. schrenkii* C. Koch., относимые во «Флоре СССР» соответственно к *P. lanceolata* L. и *P. maritima*. Принимаемый во «Флоре СССР» *P. stepposa* Kurjian., наоборот, рассматривается в ранге подвида: *P. media* subsp. *stepposa* (Kurjian.) Soó. Наконец, изменены названия некоторых таксонов: автономов subgen. *Plantago* и sect. *Plantago*, а также *P. atrata* Норре.

Во «Флоре северо-востока европейской части СССР» В. А. Мартыненко (1974) отмечает 4 вида подорожников (*P. maritima* L., *P. major* L., *P. media* L., *P. lanceolata* L.). Все виды понимаются широко, в том числе и *P. maritima*, для которого указывается, что «формы с широкими линейными листьями и низкорослые с узкими, часто свернутыми листьями и малоцветковыми соцветиями» соединены промежуточными вариациями, и поэтому нет смысла относить их к разным видам: *P. maritima* s. str. и *P. schrenkii* C. Koch.

Во «Flora Europaea» приведено 37 видов семейства *Plantaginaceae*, в том числе 1 вид *Littorella* и 36 видов *Plantago* (Chater, Cartier, 1976). На нашей территории отмечено 13 видов, большинство понимаются широко. Это касается и тех видов, трактовка которых вызывает разногласия у систематиков: *P. major* L., *P. media* L., *P. maritima* L. и *P. lanceola-*

*ta* L. Указывается три подвида *P. major* L.: subsp. *major*, subsp. *winteri* (Wirtg.) W. Ludwig и subsp. *intermedia* (DC.) Arcang. (последние два различаются только числом семян в коробочке). Для *P. maritima* L. приводится subsp. *juncoides* (Lam.) Hultén, отличающийся широкими бракетями и округлой коробочкой с бóльшим, чем у типичного подвида, количеством семян в коробочке (Арктическая Европа, имеется в виду скорее subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl). *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. и *P. schrenkii* C. Koch считаются синонимами *P. maritima*. Для *P. media* отмечается узколистная разновидность var. *urvilleana* Rap. (*P. urvillei* Opiz), «которую лучше считать экотипом».

В обзорной статье «Заметки о роде подорожник (*Plantago* L.) в европейской части СССР» Н. Н. Цвелев (1979) дает краткий перечень видов (подготовленный для V тома «Флоры Европейской части СССР») рода с таксономическими комментариями. Он указывает, в частности, что эволюция рода идет по направлению от розеточных растений с длинными рыхлыми соцветиями и многосеменными коробочками к растениям с развитым стеблем, головчатыми соцветиями и двусеменными коробочками. Виды, относимые нами к роду *Psyllium*, обязаны, по мнению автора, своими признаками специфическим местообитаниям — пескам и галечникам. Поскольку в этой работе виды понимаются в том же объеме, что и в последовавшей затем обработке для «Флоры Европейской части СССР» (Цвелев, 1981), мы цитируем оба источника вместе. Н. Н. Цвелев на территории Европейской части бывшего СССР насчитывает 15 видов рода *Plantago* L. Основными особенностями обработки являются понимание видов в широком смысле и (в согласии с «Флора Еуропаеа»)

принятие многочисленных подвидов. Автор впервые приводит для Европейской России среднеазиатский *P. polysperma* Kar. et Kir. (единичный сбор с оз. Эльтон) и *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. (основываясь на статье Е. В. Сергиевской, 1961). Отмечается, что указания на нахождение *P. altissima* L. в Карпатах «очень сомнительны» и в согласии с Д. П. Сырейчиковым (1910) указываются признаки последнего вида. У *P. scabra* Moench выделяются два подвида — subsp. *scabra* и subsp. *orientalis* (Soó) Tzvel. Последний, по мнению автора, отличается голыми чашелистиками и встречается преимущественно на литоралиях Черного моря. На территории Европейской России указан один подвид *P. atrata* Hoppe — subsp. *carpathica* Pilger (специалист по запутанной таксономии этого вида D. Cartier (1989) отмечает для Карпат только subsp. *atrata*). Виды секций *Mesembrynia* Desne., *Palaeopsyllium* Pilger и *Lamprosantha* Desne. Н. Н. Цвелев рассматривает в составе единой секции *Lamprosantha* Desne., предвосхищая работу Rahn (1996).

Территория, описываемая в многотомной «Арктической флоре СССР», включает север Европейской России. В своей обработке семейства *Plantaginaceae* для этого издания Н. Н. Цвелев (1983) приводит для нашей территории 4 вида подорожника: *P. major* L. (указывается, что subsp. *intermedia* (DC.) Argang. на описываемой территории пока не отмечен), *P. media* L. (в том числе subsp. *stepposa* (Kuprian.) Soó — Мурман), *P. lanceolata* L. и *P. maritima* L. Автор считает, что *P. maritima* L. на территории Арктики представлен в основном двумя подвидами — subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl (= *P. schrenkii* C. Koch) и subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. Последний представляет собой гибрид первого и типового

подвида (subsp. *maritima*), который сохранился только в нескольких местах беломорского и баренцевоморского побережий. *P. maritima* subsp. *juncoides* (Lam.) Nultén с побережья Северного Ледовитого океана автор считает синонимом subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl (а с тихоокеанского побережья Южной Америки — отдельным подвидом).

Из последних флористических находок следует отметить обнаружение *P. cornuti* Gouan на территории Кандалакшского района Мурманской обл. (Соколов, Филин, 1996), что значительно расширяет ареал данного вида (до сих пор крайней северной точкой его нахождения была Ярославская область).

Сводка С. К. Черепанова (1995) подводит итоги изучения флоры бывшего СССР за последние годы. В ней для Европейской России и сопредельных территорий приводится 27 понимаемых в узком смысле видов *Plantaginaceae*.

## **II.2. Систематика отдельных видов подорожников с территории Европейской России**

### **II.2.1. *Plantago major* L.**

*P. major* L. — лектотип рода. Это один из самых обыкновенных и широко распространенных подорожников. Вид чрезвычайно полиморфен — встречаются экземпляры от 4 см высотой, с малоцветковыми соцветиями и мелкими, неяснозубчатыми листьями и крупные экземпляры, до 40 см высотой, с длинными хвостовидными соцветиями и крупными цельнокрайними листьями. Различные формы этого вида иногда описываются как особые виды. Это относится в особенности к *P. major* subsp.

*intermedia* (DC.) Arcang., который многие авторы считают отдельным видом — *P. intermedia* DC. или *P. uliginosa* F. W. Schmidt<sup>1</sup> (например, Станков, Талиев, 1957). Н. М. Павлова (1923), считая *P. major* сборным видом и основываясь на результатах культивирования, разбила его на ряд мелких, например, *P. vulgaris* Pavl. и *P. scopulorum* Pavl. Аналогичным образом поступил и С. Domin (1932, 1933). R. Pilger (1937), соглашаясь с Павловой в отношении выделения конкретных таксонов, придал им другой — внутривидовой — ранг. Система *P. major* L. в его изложении довольно сложна, поскольку насчитывает буквально десятки разновидностей, подразновидностей и форм, но основные подразделения — subsp. *vulgaris* Hayne (= subsp. *major*, с удлиненной коробочкой и 6–12 семенами) и subsp. *plejosperma* Pilger (с округлой коробочкой и 15–30 семенами) — соответствуют подразделениям Павловой.

R. Pilger (1937) рассматривает как подразновидность — var. *vulgaris* Hayne subvar. *erecta* Pilger выделенный С. Domin (1932) отличающийся крупными размерами всего растения *P. dostalii* Domin, с чем в принципе согласны и современные чешские ботаники (Chrtek, Skocdopolova, 1995).

Проблеме взаимоотношений «типичных» и «многосеменных» форм *P. major* посвящена обширная литература. Еще W. Koch (1928) отметил многочисленные различия между этими формами, которые он называет соответственно «*P. major* L.» и «*P. intermedia* Gilib.». Он же впервые применил статистический анализ (сравнение кривых распределения) для доказательства различия двух видов и установил, что наиболее ценными признаками для их диагностики являются число семян в коробоч-

---

<sup>1</sup>Мы видели тип *P. uliginosa* F. W. Schmidt, и, как и Н. Н. Цвелев (1996), считаем это название вида правильным. См. также главу VI.

ке и длина семян. Множество работ посвящено изучению встречаемости этих видов в различных европейских странах (Domin, 1932 в Чехии; Brockhaus, 1957 в Германии; Lousley, 1958 в Англии; Fægri, 1963 в Норвегии; Adema, 1969 в Нидерландах; Amroyd, Doogue, 1988 в Ирландии; Rykala, 1987 в Финляндии; Lambinon, 1991 во Франции), часто приводятся сравнительные таблицы признаков, самые значимые из которых — многосеменная (15–30 семян), округлая коробочка, изогнутые цветоносы с короткими колосьями, почти эллиптические, часто с крупными, вверх направленными тупыми зубцами у основания (Lange, Rompaey, 1962) и опушенность различных частей растения у *P. uliginosa*. Эти различия закреплены генетически (Dijk van, 1989). Проведено несколько подробных исследований таксономических отношений видов, в том числе с применением методов биохимии (хроматографический анализ иридоидов — Rymkiewicz, 1979) и математической статистики. Различие между канадскими популяциями показано S. Warwik и J. McNeil (1982) с применением методов канонического анализа; для европейских популяций такие работы выполнены P. Mølgaard (1976) с применением методов анализа различий между кривыми распределения и корреляционного анализа (при этом отмечены также экологические различия между этими формами — *P. uliginosa* предпочитает береговые местообитания) и T. Pěnková (1986) с применением методов кластерного анализа. Все эти источники SVIDe-тельствуют о «хорошем» различии между этими формами (см. рис. 2), которое позволяет считать их отдельными видами, хотя многие европейские исследователи продолжают, следуя Pilger (1937), рассматривать их как подвиды (Sagar, Harper, 1958; Wagenitz, 1975; Chater, Cartier, 1976).



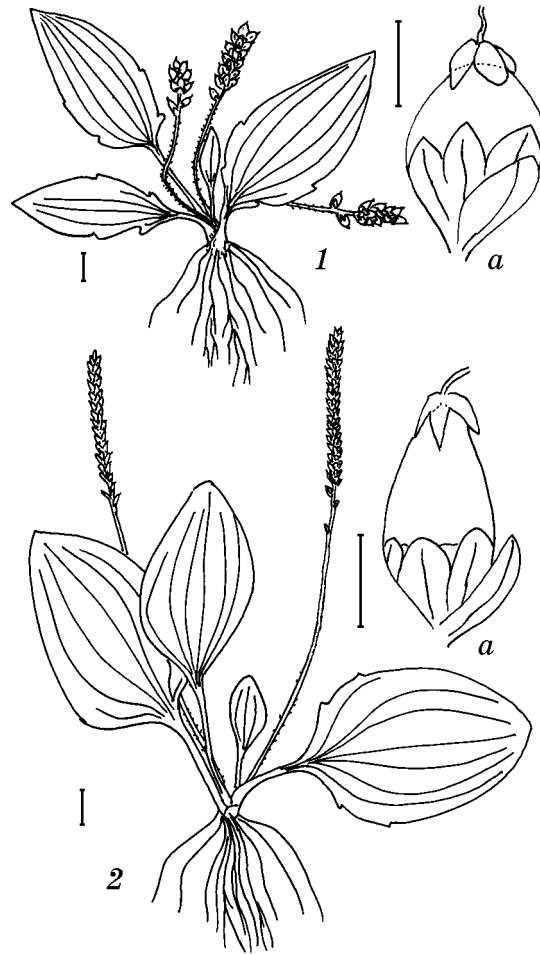


Рис. 2. 1 — *P. uliginosa* F. W. Schmidt (Ленинградская обл., LE), а — зрелая коробочка с остатками околоцветника; 2 — *P. major* L. (Мордовия, MW), а — зрелая коробочка с остатками околоцветника. Длина масштабной линейки у растений 1 см, у коробочек — 1 мм.

P. Wirtgen (1866) описал с засоленных почв Центральной Германии особый вид *P. winteri* Wirtg., схожий по вегетативным признакам с *P. uliginosa* F. W. Schmidt, но отличающийся несколько меньшим числом семян в коробочке. Pilger принимает эту форму в качестве разновидности — subsp. *plejosperma* Pilger var. *salina* Wirtg. Цвелев (1981) считает, что гололистные особи *P. major* с побережья Финского залива могут принадлежать к этой форме, фигурирующей под названием «subsp. *winteri* (Wirtg.) W. Ludw.».

В. Л. Комаровым (1930) описан с Камчатки *P. fonticola* Kom., который считается Ю. С. Григорьевым (1958) одной из форм *P. major* Судя по гербариям Комарова (MW), эта форма сильно напоминает некоторые экземпляры *P. major* с побережья Белого моря (см. также главу V).

### II.2.2. *Plantago media* L.

*P. media* L. из секции *Lamprosantha* Desne. распространен, как и *P. major*, очень широко. Одни авторы включают в этот вид в ранге подвида (subsp. *stepposa* (Kurgian.) Soó — Цвелев, 1981) или разновидности (var. *urvilleana* Rapin — Chater, Cartier, 1976) особую, южную форму с длинными, торчащими вверх листьями, другие (Горшкова, 1936, 1964; Станков, Талиев, 1957; Григорьев, 1958) принимают его в качестве отдельного вида, который фигурирует как «*P. stepposa* Kurgian.» или как «*P. urvillei* Opiz». Эти формы обнаруживают различную экологическую приуроченность, а также отличаются числом хромосом (см. рис. 3).

Следует заметить, что трактовки как названия, так и признаков *P. urvillei* Opiz существенно различаются у разных авторов. Например, во

«Флоре СССР» для *P. stepposa* Kuprian. приводятся овальные, а не ланцетные листья (Григорьев, 1958), хотя у Л. А. Куприяновой (1936) к качестве отличительного признака указаны ланцетные, вытянутые в длинный черешок, листья. Кроме того, она считает, что диагноз Opiz не соответствует первоначальному диагнозу М. Rapin (который описал эту форму из Крыма (район Керчи) под названием «*P. media* var. *urvilleana*»): «Листья ланцетные, с редкими зубцами, волосистые, с 7 жилками... 18 сантиметров длиной и 3 сантиметра шириной...» (Rapin, 1828).

В. К. Казанфарова и А. М. Гасанов (Казанфарова, 1971; Казанфарова, Гасанов, 1973) указывают и на другие — анатомические — различия между *P. media* s. str. и *P. stepposa* Kuprian. Pilger (1937), как и многие европейские авторы (за исключением J. Holub, 1961), не уделяет этой проблеме большого внимания, считая последнюю форму разновидностью или экотипом (Chater, Cartier, 1976) *P. media* (с приоритетным в ранге вида названием *P. urvillei* Opiz).

Интересные проблемы возникают и с хромосомными числами этих форм. Так, K. Rahn (1954) отмечает, что на большей части территории Европы преобладают тетраплоидные формы *P. media*, отличающиеся от испанских диплоидных форм в числе прочих признаков соотношением длин цветоноса и колоса. В дальнейшем диплоидные испанские и итальянские формы подверглись подробному изучению (Löve, Kjelquist, 1974; Dijk van et al. 1990; Dijk van et al. 1992; Plantago..., 1992). Отмечено, что в Пиренеях встречаются как диплоидные, так и тетраплоидные популяции *P. media* L., различающиеся длинами колосьев, размером пыльцевых зерен и числом семян в коробочке. A. Löve и E. Kjelquist

(1974) считают, что признаки испанских дилоидных форм идентичны тем, которые приводит Ю. С. Григорьев (1958) для *P. stepposa* Kurjian.

Данные о количестве хромосом у *P. media* s. l. с территории Европейской России и Сибири достаточно противоречивы (Дубова и др., 1976; Земскова, 1977; Магуляев, 1977; Цвелев, 1981; Малахова, Курбатский, 1995; Курбатский, 1996). Отмечаются и  $2n = 12$  (диплоиды), и  $2n = 24$  (тетраплоиды)<sup>2</sup>.

Трудности возникают и с лектотипификацией изначального линнеевского названия (см. главу VI). Одним словом, проблема видového разнообразия *P. media* s. l. еще далека от разрешения.

### II.2.3. *Plantago maritima* L.

*P. maritima* L. принадлежит к секции *Coronopus* DC. A. Chater, D. Cartier (1976) отмечают, что среди видов «*Coronopus* group» наблюдается сильная гибридизация, которой способствует, в частности, сходство чисел хромосом различных видов. Кроме того, внутри видов секции (так называемых «морских подорожников») наблюдается значительная изменчивость, связанная с условиями среды и географическим распространением. В результате различение как видов, так и внутривидовых таксонов затруднено.

*P. maritima* s. l. — «чрезвычайно вариабельный вид» (Chater, Cartier, 1976) с огромным ареалом, состоящим из обособленных евроазиатского, северо- и южноамериканского участков. Отдельные его формы нередко описывались в качестве особых видов. Так, например, карликовая

---

<sup>2</sup>Подробнее об этих, а также наших оригинальных данных см. главу IV.



Рис. 3. 1 — *P. media* L. subsp. *media* (Тверская обл., MW), *a* — зрелая коробочка с остатками околоцветника; 2 — *P. media* L. subsp. *stepposa* (Kurgian.) Soó (Ростовская обл., MW), *a* — зрелая коробочка с остатками околоцветника. Длина масштабной линейки у растений 1 см, у коробочек — 1 мм.

форма с короткими, малоцветковыми соцветиями с арктических побережий описана как *P. schrenkii* С. Koch (Андреев, 1930; Григорьев, 1958). Н. Н. Цвелев (1981) считает эту форму подвидом *P. maritima* — *P. maritima* subsp. *borealis* (Lange) Blytt ex Dahl., принимая кроме того, еще и subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. (растения, переходные между типичным *P. maritima* и *P. maritima* subsp. *borealis*, описанные В. Н. Андреевым (1930) в качестве особого вида *P. subpolaris* Andrejev).

В. Н. Андреев отмечает, что карликовые растения из Большеземельской тундры, хотя и сходны по некоторым признакам с *P. alpina* L. (горным видом из группы *P. maritima*), отличаются формой листьев и колосьев, меньшей длиной коробочки (у *P. alpina* — 4,25 мм) и числом семян. Не согласен Андреев и с отождествлением этих растений с *P. borealis* Lange, от которого *P. schrenkii* С. Koch отличается преимущественно более крупной коробочкой (3,5 мм против 2,5 мм). *P. subpolaris* Andrejev отличается прежде всего более крупными, чем у типичных *P. maritima* и *P. schrenkii* коробочками и семенами и по мнению Андреева (1930) «выделился из форм, переходных между *P. maritima* и *P. schrenkii*. . . затем. . . появились и выделились крупноцветные и крупноплодные формы» (рис. 4).

Л. А. Сергиенко (1977) в целом согласна с точкой зрения Андреева на самостоятельность трех приполярных видов из группы *P. maritima* s.l., но считает *P. subpolaris* Andrejev гибридным видом, не имеющим своих особых качественных признаков. Н. Н. Цвелев (1981, 1983) же считает принимаемый им подвид *P. maritima* subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. вполне стабилизировавшимся гибридогенным таксоном. Сергиенко (1977) отмечает, кроме того, что на побережье Белого и Баренцева

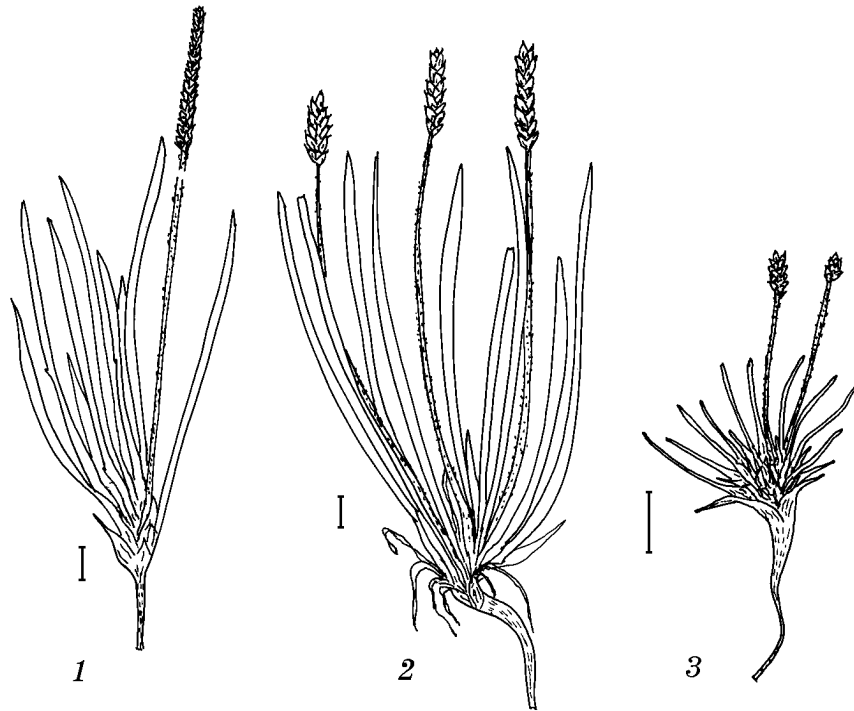


Рис. 4. 1 — *P. maritima* L. subsp. *maritima* (Ленинградская обл., LE); 2 — *P. maritima* L. subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. (Карелия, MW); 3 — *P. schrenkii* C. Koch (Карелия, MW). Длина масштабной линейки 1 см.

морей встречается также и типичный *P. maritima* s. str., в чем с ней не вполне согласен Цвелев (1983).

*P. salsa* Pall. принимается далеко не всеми авторами. Ю. С. Григорьев (1958) категорически возражает против выделения форм с короткоресничатыми долями венчика в отдельный вид, основываясь на сходстве между экземплярами этого вида из Монголии и экземплярами *P. maritima* s. str. с побережья Балтийского моря, а также на том, что «в пределах намеченного ареала данной формы нередко экземпляры... с долями венчика, совершенно лишенными ресничек». Цвелев (1981) рассматривает его в качестве подвида *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz. Видовая обособленность *P. salsa* заслуживает дальнейшего изучения.

Л. С. Макаренко (1969, 1972) рассмотрел различия популяций *P. maritima* s. l. с меловых склонов и солончаков и пришел к выводу о том, что их надо рассматривать как отдельные разновидности — var. *salsa* Makarenko и var. *cretacea* Makarenko.

На территории Карпат встречается еще и subsp. *neumannii* (Opiz) Tzvel. (Цвелев, 1981), который принимался за *P. alpina* L. и иногда рассматривается как отдельный вид *P. neumannii* Opiz (Черепанов, 1995).

Pilger (1937) понимает *P. maritima* в очень широком смысле, включая туда как *P. salsa* в качестве var. *salsa* (Pall.) Pilger, так и описанные у Андреева (1930) *P. schrenkii* C. Koch (в ранге разновидности var. *glauca* Hornem.) и *P. subpolaris* Andrejev (в качестве формы неясного положения, но по предложенному Pilger ключу — скорее var. *juncoides* (Lam.) A. Gray).

Проблему взаимоотношений между видами комплекса *P. maritima*



s. l. не обошли вниманием и современные зарубежные авторы. Так, D. Moore et al. (1972), исследовав *P. maritima* s. l. в объеме всего ареала, находят определенные различия между географически удаленными популяциями как по метрическим признакам (например, ширине колосьев и брактеей), так и по результатам хроматографии флавоноидных соединений. Значительно обособленными биохимически (но не морфологически) оказываются южноамериканские популяции, а также популяции с севера Европы (у последних отсутствует типичный для комплекса в целом лютеолин-7-глюкуронид). К сожалению, морфологические данные по европейским популяциям не дифференцированы, поэтому приходится констатировать лишь значительную морфологическую изменчивость европейских растений по сравнению с северо- и южноамериканскими. Любопытно также (Moore et al., 1972; Primack, 1980), что в приатлантической Северной Америке встречаются популяции *P. maritima* s. l. с многочисленными колосьями и крупными коробочками (иногда они рассматриваются в качестве особого вида *P. oliganthos* Roem. et Schult.). Еще более напоминают *P. subpolaris* Andrejev растения с востока Канады и Ньюфаундленда, традиционно описываемые как *P. maritima* subsp. *juncoides* (Lam.) Hultén.

J.-L. Marcotte (1973, 1974) изучены результаты скрещиваний между растениями из арктических (исландских), английских и канадских популяций комплекса *P. maritima* L. s. l. и средне- и южноевропейских видов этого же комплекса (*P. alpina* L., *P. serpentina* All., *P. subulata* L.). Установлено, что арктические *P. maritima* достаточно далеки от английских и канадских, и могут наряду с другими европейскими видами комплекса

(такими, как *P. alpina* L.) претендовать на видовой ранг.

#### II.2.4. *Plantago lanceolata* L.

*P. lanceolata* L. принадлежит к секции *Lanceifolia* Barn., виды которой отличаются двумя сросшимися передними чашелистиками. Это чрезвычайно полиморфный вид с громадным, почти космополитическим, ареалом. Признаки *P. lanceolata* обнаруживают практически непрерывную изменчивость, особенно в характере опушения, поэтому выделение каких-либо разновидностей или подвидов «представляется нецелесообразным» (Chater, Cartier, 1976). Н. Н. Цвелев (1981), однако, принимает два подвида — *P. lanceolata* subsp. *lanceolata* и *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang. Эти подвиды как раз и отличаются опушением листьев и нижней части стрелок. Он отмечает также, что большая часть популяций последнего подвида из европейской части России имеет листья лишь близ основания густошерстистые, составляя как бы переход к типичным *P. lanceolata* subsp. *lanceolata*. Для таких популяций в ранге вида приоритетно название *P. dubia* L. (а для «типичных» растений — *P. eriophora* Hoffm. et Link). По экземплярам *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang с голыми чашелистиками описан *P. glabriflora* Sakalo (Сакало, 1947).

R. Pilger (1937) рассматривает *P. lanceolata* как совокупность многочисленных разновидностей и подразновидностей: subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang. он принимает в качестве var. *dubia* (L.) Wahl; гололистные растения с короткими головчатыми колосьями, часто встречающиеся в Северной Европе и на севере Европейской России, относит к var. *communis*

Schlecht. subvar. *sphaerostachya* (Mert. et Koch.) Pilger; а крупные гололистные растения (часто смешивающиеся с *P. altissima* L.) — к var. *mediterranea* (Kerner) Pilger.

Ю. С. Григорьев (1958) понимает *P. lanceolata* L. в широком смысле, причем отмечает, что в засушливых условиях листья одного и того же экземпляра могут быть как голыми и широкими, так и опушенными и более узкими, в зависимости от времени года. Для *P. lanceolata* известны также два экотипа (Teramura, 1978).

Таким образом, среди видов рода *Plantago* L., встречающихся на территории Европейской России, наблюдается четыре группы видов, в отношении которых необходима дальнейшая работа по уточнению таксономических границ, а также номенклатурные исследования:

1. Группа *P. major* L.
2. Группа *P. media* L.
3. Группа *P. maritima* L.
4. Группа *P. lanceolata* L.

### II.2.5. Другие виды

Кроме вышеназванных четырех «критических групп» на нашей территории, согласно цитированным выше источникам, произрастает еще некоторое число видов подорожника, также являющихся предметом нашего исследования.

Во-первых, это виды, встречающиеся на территории Европейской России, в отношении объема которых в большинстве флористических сводок и определителей нет разногласий:

5. *P. polysperma* Kar. et Kir. (крайний юго-восток территории — Васильева, 1965; Цвелев, 1979, 1981).
6. *P. tenuiflora* Waldst. et Kit.
7. *P. cornuti* Gouan (по Pilger (1937), на нашей территории встречается var. *pilosa* Pilger (Цвелев, 1981)).
8. *P. maxima* Juss. ex Jacq.
9. *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. (Южный Урал — Сергиевская, 1961; Цвелев, 1979, 1981).
10. *P. minuta* Pall. (subsp. *minuta* — Цвелев, 1979, 1981).
11. *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb. (subsp. *arenarium*; subsp. *orientale* (Soó) Soják встречается на юге Украины (Цвелев, 1981; Черепанов, 1995)).

Во-вторых, «хорошие» виды, встречающиеся на территории европейской части бывшего СССР, но не на территории Европейской России:

12. *P. schwarzenbergiana* Schur (указание с территории Украины (Білик, 1951) ошибочно (см. выше); нами найден на территории Молдавии — Шипунов, 1997).
13. *P. coronopus* L. (Крым — Определитель... , 1972; Цвелев, 1979, 1981).
14. *P. atrata* Норре (Карпаты — Висюлина, 1961; Цвелев, 1979, 1981.).
15. *P. patagonica* Jacq. (Карпаты — Шипунов, 1996а).

В-третьих, виды, не упоминающиеся в цитированных выше работах, но найденные нами в результате флористических исследований как в Европейской России, так и в европейской части всего бывшего СССР и сопредельных регионов (Шипунов, 1996а, 1997):

16. *P. depressa* Schlecht. (сибирский вид (Курбатский, 1996); найден в Мордовии и на крайнем западе Челябинской области).
17. *P. altissima* L. (среднеевропейский вид (Wagenitz, 1975); никогда достоверно не указывался для нашей территории (Сырейщиков, 1910; Цвелев, 1979), найден на территории Калужской области).
18. *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják (южноевропейский и средиземноморский вид (Panigrahi, 1975; Greuter et al., 1989); найден на территории Московской области и Украины (Киевская область)).
19. *Ps. sempervirens* (Crantz) Soják (средиземноморский подорожник (Chater, Cartier, 1976); найден на территории Украины (Крым)).

# Глава III

## Материал и методика работы

С целью исследования таксономического разнообразия и географического распространения подорожников как Европейской России, так и мировой флоры изучены фонды гербариев России и Украины (данные о числе образцов — приблизительные):

Таблица 3.1.

Название гербария	Отдел гербария	Количество просмотренных образцов
Гербарий Московского университета (MW)	Европейская часть	800
	Крым	50
	Средняя Азия	150
	Кавказ	100
	Сибирь и Дальний Восток	200
	Зарубежная Европа	100
	Зарубежная Азия	100
	Африка	10
	Австралия	5
Америка	30	

(продолжение таблицы 3.1)

Название гербария	Отдел гербария	Количество просмотренных образцов
Гербарий Главного ботанического сада РАН (МНА)	Дальний Восток	150
	Сибирь	150
	Средняя Азия	100
	Кавказ	100
	Европейская часть	500
	Московская область	180
	Зарубежный	250
Гербарий ВИЛР (МОСМ)	Общий	100
	Зарубежный	20
Гербарий Московского педагогического государственного университета (МОСП)	Общий	200
Гербарий Ботанического института РАН (ЛЕ)	Европейская часть	2000
	Средняя Азия	550
	Кавказ	250
	Сибирь и Дальний Восток	600
	Зарубежный	2400

(продолжение таблицы 3.1)

Название гербария	Отдел гербария	Количество просмотренных образцов
	Восточная Азия	400
Гербарий Санкт-Петербургского университета (LEU)	Север Европейской части	250
	Общий	200
Гербарий ВИР (VIR)	Сорные растения	300
Гербарий Института ботаники НАН Украины (KW)	Флора Украины	2000
	Флора СССР	600
	Мировая флора	200
Гербарий Центрального республиканского ботанического сада НАН Украины (KWHA)	Общий	200

Всего критически просмотрено около 13 тыс. образцов 160 видов мировой флоры подорожников, что составляет более 70% видового состава семейства (для территории Евразии — почти 100%). Для большинства фиксировали географическое распространение, делали зарисовки новых для нас видов и наиболее интересных экземпляров. Были просмотрены



типовые образцы (или их фотокопии) большинства известных на территории России видов.

Для последующего изучения морфологических признаков и статистической обработки материала с целью выяснения взаимоотношений внутри «критических групп» видов производился сбор природного (как единичного, так и массового<sup>1</sup>) материала из различных точек Европейской России (см. в Приложении список сборов). Всего в Карелии, Ленинградской, Псковской, Тверской, Московской, Ростовской, Оренбургской областях и Краснодарском крае собрано около 400 листов гербария.

Значительный гербарный материал был предоставлен в распоряжение автора В. Н. Тихомировым (сборы из Рязанской обл., Владимирской обл. и Центрального Черноземья, сделанные в ходе экспедиций кафедры высших растений МГУ). Мы получали гербарий также от С. Р. Майорова (сборы из Калужской обл.), Н. Н. Цвелева (сборы из Ленинградской обл.) и множества других лиц, за что выражаем им сердечную благодарность.

Для сравнения растений, относимых к различным формам внутри «критических групп» использовали культивирование в однородных условиях среды. Для этого семена, собранные в природе, высеивали в теплице, где поддерживается постоянная плюсовая зимняя (+10+15°С), постоянная (+25 + 35°С) летняя температура и высокая (65–85%) влажность воздуха. После появления 2–3 листа растения рассаживали в небольшие керамические горшки и размещали в одинаковых по освещению условиях. Затем образцы измеряли и фотографировали, а в конце работы —

---

<sup>1</sup>То есть пригодного для последующей статистической обработки, в количестве 25–30 особей.

гербаризировали. Так были изучены различные формы из групп *P. major* L., *P. media* L. и *P. maritima* L. (см. главу V и фотографии 1–5 в Приложении).

Для выяснения таксономических взаимоотношений различных форм внутри «критических групп» видов проводили статистическая обработка результатов измерений различных морфологических признаков. Измерения проводили с использованием измерительных линеек, бинокулярного микроскопа МБС-9 и микроскопа «Биолам Р15», снабженных окулярными микрометрическими линейками. Результаты заносили в таблицы, а затем переводили в электронный вид для последующей обработки с использованием статистических пакетов прикладных программ *Stadia 6.0 for Windows* и *STATISTICA 4.3 for Windows*. Всего таким образом было обработано 553 образца.

Обработку вели методами описательной статистики, корреляционного анализа, а также многомерными методами — при помощи факторного, дискриминантного и кластерного анализа.

Для исследования таксономически значимых морфологических признаков на живых объектах материал собирали как в природе (Удомельский р-н Тверской области — материал по строению волосков и анатомии черешков и цветоносов *P. media* L. и *P. lanceolata* L.; Невельский район Псковской области — материал по количеству листьев, генеративных побегов и листорасположению), так и в теплице (например, материал по анатомии черешков, цветоносов и эпидермальных структур *P. media* L.). Для изучения анатомии вегетативных органов свежий материал резали опасной бритвой, срезы окрашивали раствором J/KJ и рассматривали

под микроскопом «Биолам Р15», а затем зарисовывали.

Для изучения ультраскульптуры семян как таксономически значимого признака использованы 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 государственного университета (MOSP). Нашими исследованиями охвачены практически все секции рода *Plantago* L., выделяемые Pilger (1937). Не удалось получить семена подорожников трех из 22 секций: *Microcalyx* Pilger, *Oreophytum* Desne. и *Eremopsyllium* Pilger.

Ультраскульптуру поверхности спермодермы изучали на сканирующем электронном микроскопе HITACHI-S 405 A. Семена наклеивали лаком на предварительно обезжиренные латунные столики. На столиках семена ориентировали таким образом, чтобы видеть их со стороны спинки-антирафе. Напыление проводили в вакууме сплавом золота и палладия (1:1), поверхность семян просматривали и фотографировали в области спинки-антирафе и в области рубчика. Как правило, использовали два увеличения микроскопа:  $\times 250$  и  $\times 2000$ . Всего было получено 212 микрографий (см. Приложение).

Для изучения кариотипов таксонов (см. главу IV), принадлежащих к группам *P. maritima* L. и *P. media* L. использовали давленные препараты кончиков корней проростков и молодых растений. Семена собирали в естественных местообитаниях и высевали в чашки Петри на увлаж-

ненную фильтровальную бумагу. Семена после обработки естественным светом прорастали в течение 1–1,5 недель. Для предобработки использовался насыщенный раствор (эмульсия) монобромнафталина в течении 1,5–2 часов. Затем кончики корней фиксировали в растворе Кларка (1:3), окрашивали ацет-железным гематоксилином или ацет-орсеином в течении 0,5–1 часа, и раздавливали в смеси Гоэра. Готовые препараты рассматривали под микроскопом Биолам Р15 с максимальным увеличением  $\times 1200$  и под микроскопом NU2 с максимальным увеличением  $\times 1250$ . Для подсчета числа хромосом отбирали 5–7 метафазных пластинок. Хромосомные числа вычисляли каждый раз как среднее между несколькими проводимыми измерениями, поскольку из-за многочисленных случайных факторов (качество препарата и оптики, положение метафазной пластинки и отдельных хромосом) результаты измерений несколько варьировали.

## Глава IV

# Основные морфологические признаки подорожников и их таксономическая значимость

Большинство подорожников — многолетние корневищные поликарпические растения, гемикриптофиты. Однолетники встречаются преимущественно среди видов из рода *Psyllium*, секций *Micropsyllium*, *Coronopus* и подрода *Albicans*. В других секциях однолетники встречаются редко (например, *P. uliginosa* F. W. Schmidt). Растения последнего вида, по нашим данным, хорошо сохраняют эту особенность и в культуре: они очень плохо переносят период покоя и зимой, как правило, погибают. Есть среди подорожников полукустарники (например, южноуральский *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg), подушковидные растения (виды южноамериканской секции *Gnaphaloides*) и даже розеточные деревья (тихоокеанские виды секции *Palaeopsyllium*).

Онтогенез подорожников довольно единообразен. Выделены различные возрастные состояния (Жукова, 1983, 1986; Ищенко, Ахмедерова, 1991), причем отмечается (Жукова, Комаров, 1991; Жукова, Шестакова, 1995), что онтогенез *P. major* отличается значительной поливариантностью. Ювенильные экземпляры последнего в прошлом часто рассматри-

вались в качестве особого вида — *P. minor* Gilib. (*P. major* subsp. *eumajor* Pilger var. *intermedia* (Gilib.) Decne. f. *minor* (Gilib.) Pilger, 1937).

Изучение габитуальных признаков *Plantaginaceae* российской и в особенности мировой флоры дало нам возможность выделить «морфологические типы» (рис. 5), представляющие собой наиболее распространенные и устойчивые совокупности внешнеморфологических признаков:

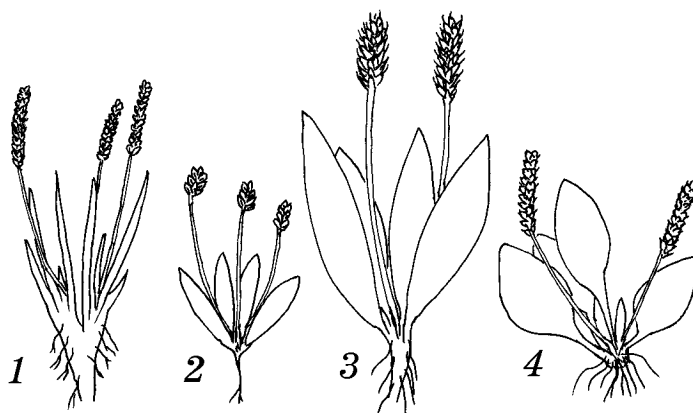


Рис. 5. Различные морфологические типы подорожников.

Тип *Psyllium*. Растения с главным корнем и одревесневающими многолетними побегами с удлинёнными междуузлиями (по крайней мере в генеративной фазе — Марков, 1981, 1989). Апикальная меристема выпуклая (в отличие от остальных подорожников, имеющих вогнутую апикальную меристему). Главный корень сохраняется. Листорасположение супротивное, перекрестнопарное. Листья узкие, линейные. Соцветия головчатые, на коротких цветоносах, очень многочисленные. — *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb., *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják, *Ps. semper-virens* (Crantz) Soják.

Тип *P. maritima* (рис. 5, 1). Растения в большинстве случаев с хорошо развитым, многоглавым, толстым вертикальным корневищем<sup>1</sup>, причем верхняя его часть может возвышается над субстратом и одревесневать. Главный корень сохраняется в течение всей жизни. Листорасположение очередное. Листья толстые, узкие, иногда формируют лопасти или крупные зубцы. Точка роста возвышается над уровнем почвы. Соцветия удлинённые, плотные — *P. maritima*, *P. coronopus*, *P. krascheninikovii*, *P. eocoronopus* Pilger. Однолетние *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. и *P. polysperma* Kar. et Kir. представляют переходные формы между этим и следующим типом.

Тип *P. minuta* (рис. 5, 2). Растения без корневища или со слабо развитым корневищем, главный корень сохраняется. Точка роста часто возвышается над уровнем почвы (особенно у многолетних побегов). Листорасположение очередное. Листья более или менее узкие. Соцветия короткие, часто головчатые, плотные, не сильно превышающие листья. — *P. minuta* Pall., *P. patagonica* Jacq., *P. atrata* Норре; *P. lanceolata* L.

Тип *P. cornuti* (рис. 5, 3). Растения с коротким и очень толстым косым или горизонтальным корневищем, главный корень отмирает на третий-четвертый год жизни (корневище может недоразвиваться, а главный корень — не отмирать у короткоживущего *P. depressa* Schlecht. и у диплоидных *P. media*). Точка роста находится на уровне почвы. Листорасположение очередное. Листья крупные, приподнятые над субстратом или (реже) распластанные по нему. Соцветия на длинных цветоносах,

---

<sup>1</sup>В этом и некоторых других случаях вертикальный одревесневающий подземный побег подорожников, соединенный с главным корнем, лучше называть «каудекс» (Жмылев и др., 1993), однако для единообразия терминологии мы в дальнейшем везде употребляем термин «корневище».

более или менее рыхлые. — *P. cornuti* Gouan, *P. depressa* Schlecht., *P. schwarzenbergiana* Schur, *P. media* L., *P. maxima* Juss ex Jacq., *P. altissima* L.

Тип *P. uliginosa* (рис. 5, 4). Малолетние или однолетние растения с очень коротким вертикальным корневищем или вовсе без корневища, главный корень отмирает в первые недели жизни (Василевская и др., 1973). Точка роста находится на уровне субстрата. Листорасположение очередное. Листья распластаны по субстрату, реже приподняты над ним. Соцветия на коротких или более или менее длинных цветоносах, рыхлые, цветки находятся уже на уровне первой трети цветоноса. — *P. major* L., *P. uliginosa* F. W. Schmidt.

#### IV.1. Корень, стебель и лист

Корневая система подорожников довольно разнообразна по строению. Мочковатая корневая система у *P. major* и *P. uliginosa* — хороший отличительный признак обоих видов. Таким образом легко, например, различить *P. major* и *P. depressa* Schlecht. В систематике американских видов секции *Palaeopsyllium* Pilger имеет значение наличие сохраняющегося первичного корня (например, у *P. eriopoda* Torr.). Следует, однако, заметить, что в сухие годы главный корень у растений этих видов может и не отмереть в первые недели жизни, а продолжать расти в попытке «добратся» до водоносных слоев грунта (Н. В. Готов, личное сообщение). Подобный экземпляр видели и мы в среднеазиатском гербарии LE (сборы *P. uliginosa* из Восточного Казахстана).



В строении придаточных и боковых корней у разных видов существуют определенные различия. Так, у *P. altissima* и некоторых близких к нему видов секции *Lanceifolia* все придаточные корни значительно утолщены, возможно в связи с развитой контрактильной функцией (Марков и др., 1982), тогда как у *P. lanceolata* эти корни остаются довольно тонкими.

Неоднократно отмечалось развитие эндотрофной микоризы у различных подорожников (*P. media* — Жукова, 1983; *P. major* — Утемова, 1987), но возбудители эндотрофных микориз изучены недостаточно и этому признаку не придается существенного таксономического значения.

Подорожники — преимущественно розеточные растения, то есть основная особенность их побеговой системы — укороченные междуузлия вегетативных побегов. Даже у растений, относящихся к роду *Psyllium*, в пазухах листьев развиваются боковые укороченные вегетативные и удлиненные генеративные побеги. У растений из рода *Plantago* стебель с удлиненными междуузлиями и очередным (в отличие от *Psyllium*) листовым расположением формируется достаточно редко: у некоторых тихоокеанских древовидных видов секции *Palaeopsyllium*, у средиземноморских *P. lagopus* L. и *P. amplexicaulis* Cav., а также у ближневосточных и американских представителей секций *Albicans* Barn. и *Gnaphaloides* Barn. На нашей территории эти виды не встречаются. У большинства растений из рода *Plantago* ось первого порядка длительное время растет моноподиально, образуя (при помощи контрактильной деятельности боковых корней — Серебряков, 1952) неспециализированное эпигеогенное корневище, в состав которого у многих подорожников входит верхняя часть

главного корня, гипокотиль и нижние междоузлия побега, а генеративные почки закладываются в пазухах отмерших прошлогодних листьев или самых первых листьев текущего года (Комарова, 1987). В наших условиях розеточные побеги большинства многолетних видов зимуют с зелеными листьями.

Виды подорожника различаются степенью ветвления вегетативных побегов. Так, у *P. major* ветвление корневища наблюдается крайне редко, поскольку, как правило, вслед за этим происходит распад растения на отдельные партикулы (Жукова, 1986). Мы наблюдали растения *P. uliginosa* с ветвящимся корневищем в сборах с территории Ленинградской области и Республики Коми (LEU), причем исключительно с окультуренных местообитаний. *P. media* и в особенности *P. lanceolata* ветвятся значительно сильнее, а *P. maritima* subsp. *maritima* и subsp. *subpolaris* (Andreev) Tzvel. (в отличие от *P. schrenkii* C. Koch) часто образует громадные (площадью до 2 м<sup>2</sup>) клоны, возникшие, по-видимому, за счет ветвления и последующего распада одной особи. Однолетние подорожники (*P. tenuiflora*, *P. minuta*) практически не ветвятся.

Анатомические признаки строения древесины у подорожников с одревесневающими стеблями довольно однообразны (Metcalfе, Chalk, 1950; Carlquist, 1970) и могут использоваться, по-видимому, лишь для уточнения положения всего семейства в системе цветковых растений.

У представителей рода *Psyllium* листорасположение перекрестнопарное. Другие виды подорожников, по нашим данным, также могут отличаться признаками расположения листьев на побеге, в частности, числом развитых зеленых листьев и формулой листорасположения (2/5 у

*P. major*; 1/3 у *P. media*<sup>2</sup>, *P. maritima* и *P. lanceolata*).

Отмирающие в течение сезона нижние листья у степных многолетних видов (например, у *P. maxima* Juss. ex Jacq. и у тетраплоидных растений *P. media*) не перегнивают полностью, а образуют своими основаниями своеобразную «муфту», которая, по нашим наблюдениям в Оренбургской области, может препятствовать серьезному повреждению точки роста во время степных пожаров.

Вегетативное размножение не отличается среди подорожников большим разнообразием. Как правило, оно происходит путем партикуляции старых особей (Жукова, 1983). В этой связи стоит отметить только *P. lanceolata*, способный к образованию придаточных почек на корнях (Sagar, Harper, 1964) и *Littorella uniflora*, которая, как и некоторые другие водные растения, образует ползучие укореняющиеся боковые побеги-«усы» — без сомнения, хорошая адаптация к водному образу жизни. В некоторых местообитаниях (например, на оз. Высокинское Карельского перешейка), мы наблюдали исключительно вегетативное размножение *Littorella*.

Признаки листа подорожников широко используются для их систематики. Размер листа, его форма, форма основания и верхушки, соотношение между черешком и листом являются важнейшими признаками для различения видов подорожников. Так, например, *P. maritima* и близкие к нему виды (*P. eocoronopus*, *P. schrenkii*) отличаются узкими, вальковатыми, практически унифациальными листьями. Интересная особенность свойственна листовой серии *P. uliginosa*: первые, разворачивающиеся в

---

<sup>2</sup>Иногда также 3/8 (Troll, 1954).

Средней России в апреле-мае, листья, как правило, узколанцетные, тогда как последующие становятся все более широкими (С. Р. Майоров, личное сообщение). Листовая серия *P. lanceolata*, как заметил еще Ю. С. Григорьев (1958), отличается тем, что в начале сезона листья более широкие, а затем делаются все более узкими и густо опушенными. Это же подтверждают и наши наблюдения в Ростовской области. Гетерофиллия встречается и у *P. alpina*, нижние листья которого значительно шире и короче верхних. По нашим наблюдениям, соцветия, в противоположность мнению Н. Н. Цвелева (1979), выходят из пазух как коротких, так и длинных листьев. В более «сглаженном» виде то же различие наблюдается между листьями *Plantago schrenkii*, а у *Psyllium arenarium* листья, расположенные на пазушных укороченных побегах, значительно короче листьев главного побега.

Листья подорожников, по мнению Arber (1950), ведут свое происхождение от редуцированных до срединной жилки листьев (так называемые «rachis-leaves»). В этой связи крупные зубцы и даже лопасти на листьях, представляют собой, по-видимому, рудиментарные образования. Они могут служить таксономическим признаком, служащим для разграничения подвидов или разновидностей, таких как *P. media* var. *brutia* (Tenore) Rapin и подвиды *P. coronopus*. Мелкие зубчики по краю листа чрезвычайно характерны для *P. lanceolata* и время от времени встречаются у *P. maritima* (экземпляры из Херсонской области — LE).

Основание листовой пластинки у подорожников чаще всего плавно переходит в черешок (или черешка нет вовсе). Некоторые виды, однако, имеют хорошо отграниченный от листовой пластинки черешок — *P.*

*ciliata* Desf., *P. fisheri* Engler, *P. maxima*. Изредка этот признак также приобретает таксономическое значение: например, тетраплоидные формы *P. media*, по нашим наблюдениям, отличаются от диплоидных своим почти округлым (а не клиновидным) основанием листовой пластинки. Острая, в отличие от *P. major*, верхушка листа характерна для *P. uliginosa*.

Жилкование листа подорожников преимущественно гифодромное или акродромное (дуговидное), что хорошо отличает подорожники в вегетативном виде от похожих растений (например, видов *Scorzonera*), однако встречаются и другие варианты: у подорожников с лопастными листьями (например, *P. coronopus*) и у некоторых видов секции *Palaeopsyllium* (например, у американского *P. cordata* Lam. три центральные жилки сближены на протяжении более 1/3 листа, а у африканского *P. fisheri* жилкование практически перистонервное).

Исследования анатомии листа и других органов подорожников привели к выявлению некоторых таксономически важных признаков (Metcalfе, Chalk, 1950). Прежде всего это касается анатомии черешков и цветоносов (Mill, Tutel, 1980). Поперечные срезы цветоносов различных видов подорожников подтверждают, по нашим наблюдениям, мнение о диагностической ценности этого признака (рис. 6). Так, на поперечном срезе цветоносов *P. lanceolata* отчетливо видны 5–6 ребер, укрепленных склеренхимными тяжами, 20–25 проводящих пучков и центральная полость. У *P. media* центральная полость отсутствует, проводящих пучков 12–18, склеренхима располагается равномерно. Для тетраплоидных форм в литературе (Казанфарова, 1972) отмечалось большее (до 21) число пучков.

У *P. major* 18–22 проводящих пучка, центральная полость отсутствует, а общее количество механических тканей превышает таковое у *P. media*. Есть некоторые различия даже между близкими видами. Так, например, *P. uliginosa* характеризуется бóльшим, чем у *P. major*, числом проводящих пучков как в цветоносах, так и в черешках листьев (рис. 6): 25–30 пучков в на поперечном срезе цветоноса и 7–9 крупных пучков в черешке листа — против соответственно 15–20 и 5–8 пучков.

Структура черешков листьев несколько отличает южнороссийские тетраплоидные формы *P. media* от диплоидных. У первых склеренхимные тяжи, располагающиеся прямо под проводящими пучками, значительно более развиты. Кроме того, на поперечном срезе листа (рис. 8) видно, что хлоренхима у тетраплоидных форм развита сильнее (5–7 слов против 3–5 у диплоидных форм), отчего листья у тетраплоидов на просвет темно-зеленые, практически непрозрачные, тогда как у диплоидных — светло-зеленые, хорошо просвечивающие. Об этом же свидетельствуют и данные В. К. Казанфаровой (1972).

Достаточно изменчивы у подорожников и признаки нодалльной анатомии. R. Misra (1966b, 1970) отметил, что у подорожников секции *Coronopus* и рода *Psyllium* узел однолакунный, тогда как у *P. lanceolata* (секция *Lanceifolia*) и *P. major* (секция *Plantago*) — многолакунный, а у *P. ovata* Forsk. (секция *Albicans*) — трехлакунный. Таким образом, число лакун до некоторой степени зависит от ширины основания листа.

Анатомия эпидермальных структур, в частности, устьиц и волосков у подорожников имеет определенное таксономическое значение. Устьица преимущественно диацитные (кариофиллоидные), хотя В. К. Казан-

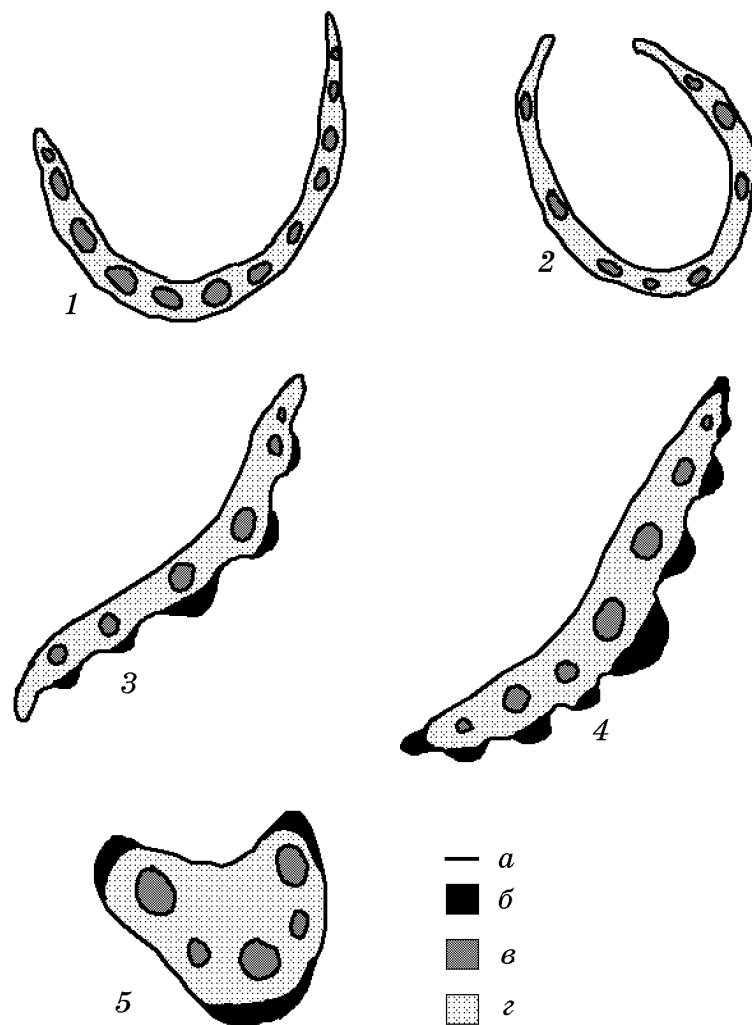


Рис. 6. Расположение проводящих пучков и механической ткани в черешках различных видов *Plantago*: 1 — *P. uliginosa* F. W. Schmidt; 2 — *P. major* L. s. str.; 3 — *P. media* L. (диплоидные формы); 4 — *P. media* L. (тетраплоидные формы); 5 — *P. lanceolata* L.; *a* — эпидермис; *б* — механическая ткань; *в* — проводящие пучки; *г* — основная паренхима. Срезы сделаны в нижней трети черешка.

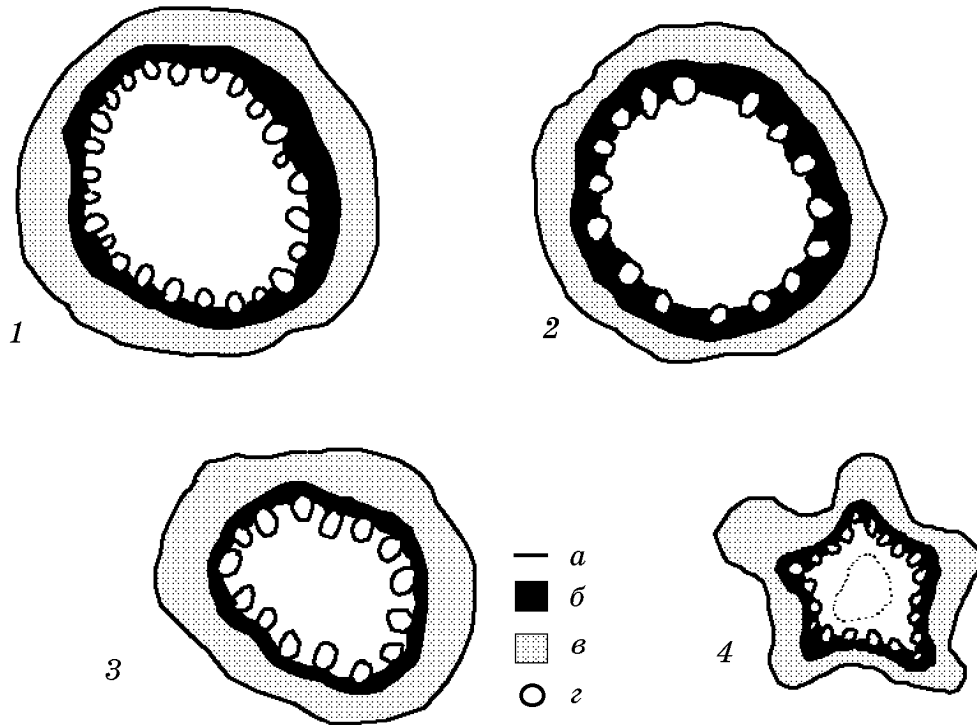


Рис. 7. Расположение проводящих пучков и механической ткани в цветоносах различных видов *Plantago*: 1 — *P. uliginosa* F. W. Schmidt; 2 — *P. major* L. s. str.; 3 — *P. media* L.; 4 — *P. lanceolata* L.; а — эпидермис, б — механическая ткань; в — основная паренхима; г — проводящие пучки.



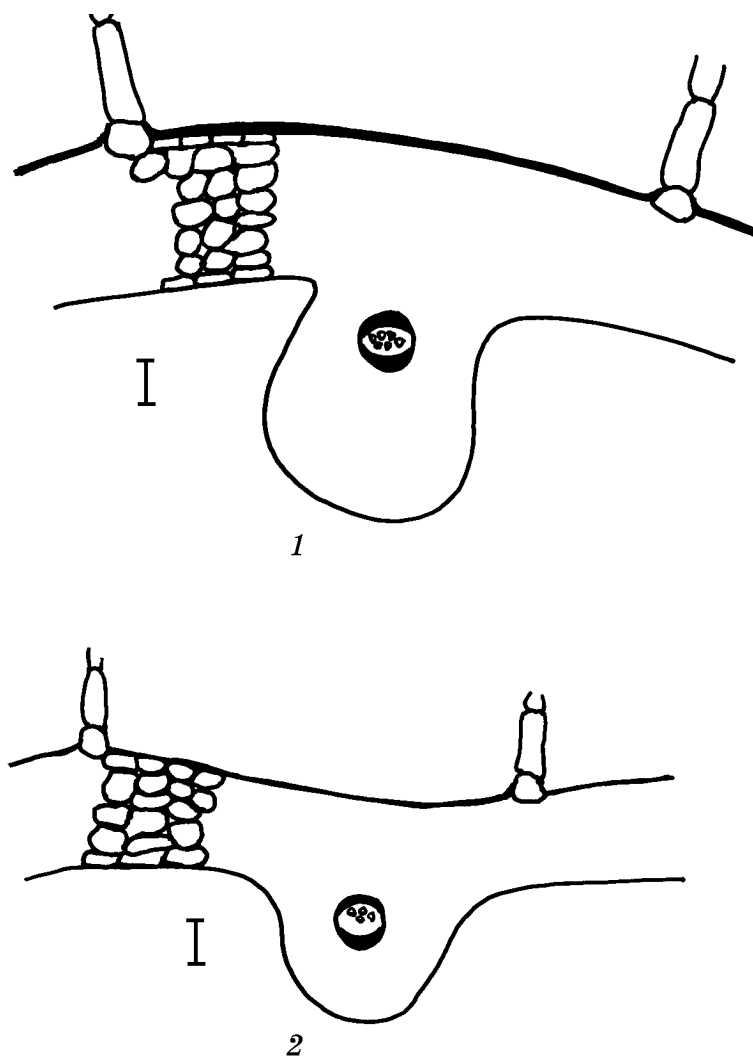


Рис. 8. Поперечные срезы листьев *P. media* L.: 1 — тетраплоидные растения; 2 — диплоидные растения. Длина масштабной линейки 0,1 мм.

фарова (1971) отмечает у *P. media* анизокитные и аномоцитные устьица. Устьица у *Littorella uniflora* часто не дифференцируются до конца (Moncoutie, Gorenflot, 1966). Найдены соответствия между плоидностью и размером устьиц (Moncotie, 1969). Так, у *P. coronopus* две хромосомные расы, рассматриваемые сейчас (Chater, Cartier, 1976) в качестве подвидов: subsp. *coronopus*,  $2n = 10$  (встречается на нашей территории) и subsp. *commutata* (Guss.) Pilger,  $2n = 20$ , различаются размерами устьиц. Аналогичным образом различаются *P. lanceolata* ( $2n = 12$ ) и *P. altissima* ( $2n = 72$ ). Наши наблюдения над *P. media* в культуре подтверждают эти сведения. У тетраплоидных форм наибольший диаметр устьиц составил в среднем  $22 \mu$  ( $19\text{--}25 \mu$ ), а у диплоидных —  $17 \mu$  ( $15\text{--}19 \mu$ ). Максимальная ширина эпидермальных клеток также зависит от плоидности растения, но в меньшей степени ( $45\text{--}70 \mu$  у тетраплоидных растений и  $30\text{--}55 \mu$  у диплоидных).

Форма и строение волосков, как показано в многочисленных работах Andrzejewska-Golec Andrzejewska-Golec (1991–1993) и других авторов (Andrzejewska-Golec, Swiatek, 1993; Andrzejewska-Golec, Swietoslawsky, 1987–1992; Tanaka et al. 1994; Rahn, 1996), имеет значение в систематике преимущественно на уровне секций. Так, подтверждается близость секций *Leucopsyllium* Desne., *Baiphula* Desne., *Montana* Barn. и *Lanceifolia* Barn. и в то же время их значительная удаленность от видов *Psyllium* (Andrzejewska-Golec, 1992a,c). Также близки, по мнению Andrzejewska-Golec (1991a,b) секции *Plantago*, *Leucopsyllium* и *Mesembrynia*. Секции *Maritima* и *Coronopus* характеризуются различными типами волосков (Andrzejewska-Golec, Swietoslawsky, 1987; Andrzejewska-

Golec, 1992b): соответственно «сморчковидными» и «бутылковидными», что является еще одним аргументом в пользу их разделения. На уровне видов данные о строении волосков оказываются менее ценными в диагностическом отношении (Andrzejewska-Golec, 1991a).

Применялись для целей систематики и такие признаки, как густота расположения волосков (Rahn, 1974), их длина и ширина на различных органах, а также характер их роста (Rahn, 1978a). У подорожников из секции *Albicans* волоски на цветоносах такие же, как на листьях, и чаще всего перпендикулярны поверхности, а у подорожников секции *Gnaphaloides* волоски на цветоносе толще, чем на листьях, и направлены вверх (Rahn, 1978a,b). Обильное опушение почти всех частей растения отличает некоторые восточноазиатские и североамериканские образцы *P. major*, часть которых недавно (Цвелев, 1996) описана как *P. popovii* Tzvel.

У *P. eocoronopus* Pilger из секции *Maritima*, а также у видов секции *Hymenopsyllium* основания листьев опушены очень длинными рыжеватыми волосками, почти полностью закрывающими нижнюю часть растения. Похожие волоски, по нашим наблюдениям, присутствуют и у самых обычных видов — *P. major* (короткие беловатые), *P. media* (короткие рыжеватые) и *P. lanceolata* (длинные белые). Их наличие, длина и окраска, таким образом, могут служить хорошим таксономическим признаком.

У австралийских *P. rauolii* Desne. и *P. spathulata* Hook. fil. опушение «скапливается» по краю листа. Довольно часто (например, у средиземноморского *P. ciliata* Desf.) опушено почти все растение (в данном случае

не опушена только трубка венчика). Разнообразие в опушении листьев и брактеей *P. lanceolata* (рис. 9) неоднократно служило поводом для выделения таксонов различного ранга, в том числе видов (см. гл. II).

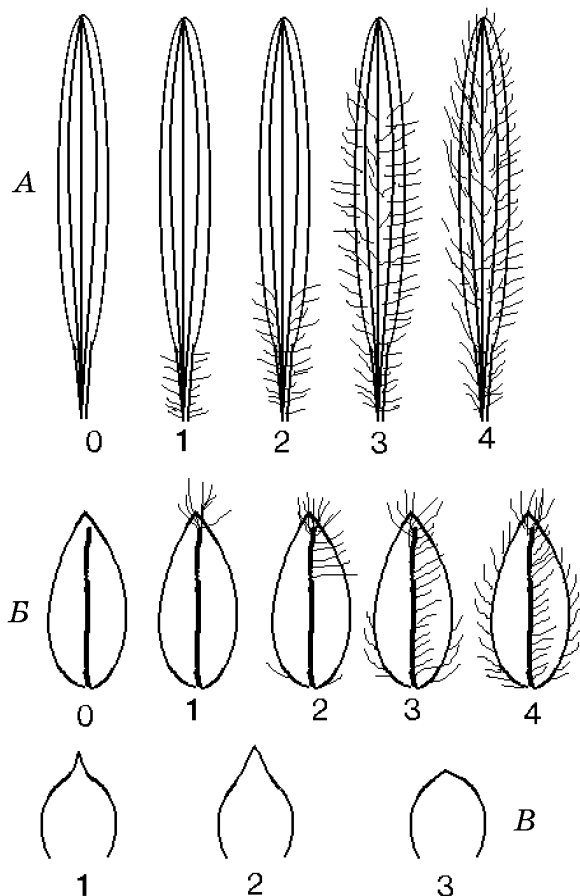


Рис. 9. Признаки, используемые для диагностики различных форм *P. lanceolata*: А — степень опушения листьев; Б — степень опушения брактеей; В — форма отгиба лепестков.

Прорастание семян и строение проростков у подорожников более или менее однообразны (Misra, 1966a; Марков, 1981). По нашим данным, для прорастания обязательно необходимо однократное освещение дневным светом в течение хотя бы 2–3 часов. Такое отношение к свету свойственно многим сорным растениям (Sagar, 1958). Медленно прорастают семена

*P. lanceolata* и *Ps. arenarium* (Любарский, 1982), а, по нашим наблюдениям также и подорожников из секции *Maritima*. Возможно, что очень низкий процент прорастания у *P. schrenkii*, а также *P. krascheninnikovii* объясняется их реликтовой и/или гибридной природой (см. главу VI). В отличие от большинства наших видов рода *Plantago*, первые два настоящих листа у *P. maritima* почти супротивные.

Подорожники выступают преимущественно как растения открытых пространств, занимая луговые, степные, альпийские, литоральные или рудеральные местообитания. Большинство подорожников хорошо переносит как засоление, так и избыток ионов  $\text{Ca}^{2+}$ , с чем связана их способность произрастать и на солонцах, и на известковых почвах (Blom, 1983). *P. major* предпочитает почвы, богатые азотистыми соединениями (Plantago. . . , 1992). Некоторые виды, такие как *P. uliginosa*, устойчивы и к длительному затоплению (Lotz et al., 1990; Engelaar et al., 1993)

Экологическая приуроченность различных видов сопряжена с их таксономическим положением. Так, большинство представителей секции *Coronopus* — литоральные виды теплых морей, а среди представителей секции *Maritima* немало как альпийских, так и литоральных арктических видов. Близкие виды, такие, как *P. major* и *P. uliginosa*, также демонстрируют разную экологическую приуроченность (первый вид растет в основном вдоль дорог и в населенных пунктах, тогда как второй — по песчаным берегам рек и на литорали Балтийского моря). Подобные же различия (рудеральные и луговые местообитания) заставляют европейских исследователей (Teramura, 1978; Groendael, 1986; Plantago. . . , 1992) выделять два экотипа *P. lanceolata*: более мелкие растения с восходящи-

ми цветоносами, примерно соответствующие var. *communis* Schlechtend. subvar. *shpaerostachya* (Mert. et Koch) Pilger, 1937 и более крупные растения, с прямостоячими цветоносами и удлиненными колосьями, примерно соответствующие subvar. *genuina* (Dietr.) Pilger.

Экологические факторы также существенно влияют на полиморфизм различных видов *Plantaginaceae*. Н. В. Цингер (1901, 1904) впервые обратил внимание на тот факт, что в некоторые влажные годы однолетний подорожник *P. tenuiflora* переходит к «многолетности», чрезвычайно напоминая описанный с о. Эланд *P. minima* Fries, что позволило сделать вывод об идентичности этих видов. Велико влияние экологических факторов и на признаки *P. media* (Любарский и др., 1985), а также других видов «критических групп», которое более подробно обсуждается в следующей главе.

## IV.2. Соцветие, цветок и плод

Генеративные побеги *Plantaginaceae* представляют собой цветочные стрелки, возникающие из пазух вегетативных листьев. Несмотря на сходную организацию, они все же довольно хорошо различаются по размерам и характеру роста. Дуговидный рост цветоносных побегов использовали для разграничения некоторых видов и подвидов, в частности, *P. major* и *P. uliginosa*, а также подвидов *P. coronopus* (Chater, Cartier, 1976; Цвелев, 1981), хотя этот признак и подвержен сильной экологической изменчивости, особенно в связи с вытравыванием (Blom, 1976; Blom, 1979).

Важным признаком является и относительный размер листьев и цветоносов, а также стерильной и фертильной части цветоноса. Эти призна-

ки более подробно обсуждаются в главе V. Тип соцветия у подорожников не варьирует (ветвистое соцветие встречается лишь как уродство, чаще всего у *P. major*), но цветорасположение у разных видов несколько различается. В частности, цветки у видов секции *Gnaphaloides* Barn. часто расположены мутовками по 3 (например, у *P. patagonica* Jacq.). Густота расположения цветков имеет значение при определении видов из секции *Plantago* (например, дальневосточных *P. asiatica* L. и *P. erosa* Wall.; редкоцветковые экземпляры изредка встречаются и среди северокавказских образцов *P. major* — MW) и других секций. Наиболее густые соцветия среди наших видов у *P. maxima*. Очень небольшое число цветков в соцветии (5–20) характеризует *P. schrenkii*.

Цветки *Plantaginaceae* преимущественно сидячие, хотя у некоторых видов секции *Palaeopsyllium*, например, у североамериканского *P. rugelii* Десне., развиваются относительно длинные (0,5–1,5 мм) цветоножки. Размер цветков варьирует в довольно широких пределах. В частности, карпатские и особенно кавказские образцы *P. atrata* отличаются от габитуально схожего с ним *P. lanceolata*, помимо всего прочего, именно крупным размером цветков (до 7 мм в длину).

Одна из наиболее ценных для систематики подорожников структур — брактей<sup>3</sup> (см. рис. 10). Большое значение имеет размер брактей, в том числе и соотносительно с размером чашелистиков, как у секции *Montana* Barn., виды которой отличаются очень крупными брактями, или у *P. cornuti* Gouan с очень короткими брактями. Любопытно, что в последнем случае размер брактей не всегда хорошо отличает *P. cornuti* от *P.*

---

<sup>3</sup>Или несущие листья, в литературе часто употребляется термин «прицветники».

*major*, поскольку формы описанные В. Л. Комаровым (1930) с Камчатки под названием *P. fonticola*, а также виденные нами растения *P. major* с каменистых участков беломорского побережья, также характеризуются аномально короткими брактями.

Имеет значение для систематики и характер опушения брактей (использующийся для диагностики многочисленных форм *P. lanceolata*) и их форма (хорошо различаются по форме брактей у видов рода *Psyllium*, а также у *P. canescens* Adams. и *P. media*), а также наличие или отсутствие кия и его расположение. Остистые брактей характеризуют, например, *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják, *P. patagonica*, *P. aristata* Michx. (рис. 10, 10). Растения *P. maritima* из Крыма (м. Казантип, MW) также склонны к образованию остистых брактей.

Признаки чашелистиков, также как и брактей, широко используются в систематике подорожников. Достаточно хорошо изучена зигоморфная чашечка видов секции *Lanceifolia*, которая образовалась в результате срастания передних чашелистиков. Следует указать, что срастание это далеко не полное — например, различные экземпляры *P. lanceolata* обнаруживают разную степень срастания чашелистиков. Размер, форма, опушение и характер кия тоже являются важными таксономическими признаками.

Вследствие приспособлений к анемофилии венчик *Plantaginaceae* имеет довольно однообразное строение. Значительно различается в пределах рода *Plantago* лишь степень и характер опушения венчика. Так, виды подорожников из секций *Coronopus* и *Maritima* имеют опушенную трубку венчика (за исключением *P. krascheninnikovii* который заслуживает вы-



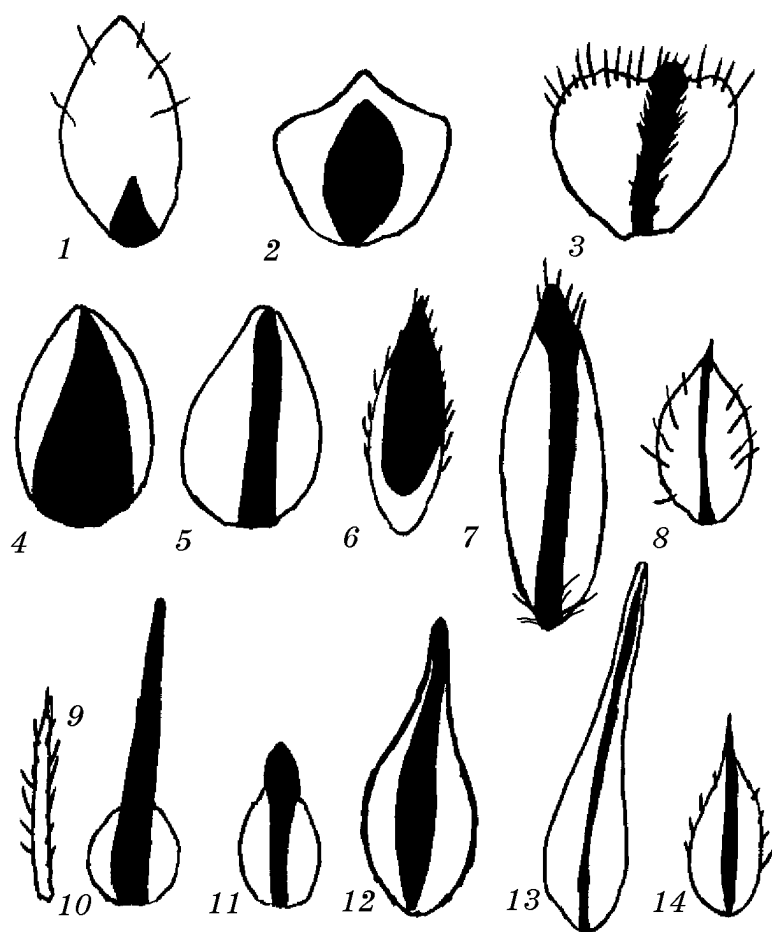


Рис. 10. Разнообразие формы брактей у *Plantaginaceae*: 1 — *P. nivalis* Boiss.; 2 — *Ps. exiguum* (Murr.) Soják; 3 — *P. atrata* Hoppe; 4 — *P. elongata* Pursh; 5 — *P. virginica* L.; 6 — *Ps. asperrinum* (Gand.) Holub; 7 — *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják; 8 — *P. subulata* L., 9 — *P. helleri* Small; 10 — *P. aristata* Michx.; 11 — *P. lachnantha* Bunge; 12 — *Ps. chamaepsyllium* (Zoh.) Holub; 13 — *P. canescens* Adams; 14 — *Ps. arborescens* (Poir.) Mirb.

деления в отдельную секцию — см. главу VI). У *P. maritima* subsp. *ciliata* Grinz (*P. salsa* Pall.) по краям лепестков развиты<sup>4</sup> многочисленные реснички, которые есть, однако, и у представителей других подвидов, а также у *P. eocoronopus* (см. главу V). У подорожников из секции *Lamprosanthia* блестящие беловатые лепестки и белые (иногда фиолетовые), сильно выдающиеся тычиночные нити создают очень характерный облик соцветия.

Несколько различается и размер долей венчика. Среди видов Европейской России наибольший размер долей (до 3 мм) имеет *P. maxima*, а один из самых маленьких венчиков — у *P. major* (доли около 1 мм длиной).

Большинство наших видов подорожника — ветроопыляемые растения, соцветия которых имеют хорошо выраженную «пестичную» и «тычиночную» стадии цветения, то есть протогиничны (Пономарев, Колесникова, 1974; Sharma et al. 1993). В этой связи самоопыление маловероятно, а зафиксированные случаи посещения перепончатокрылыми насекомыми соцветий подорожников из секции *Lamprosanthia* (например, *P. media*) не приводят к опылению даже на «промежуточной» стадии, поскольку посещаются только функционально мужские цветки, а функционально женские находятся выше по соцветию. Цветки *P. major*, *P. uliginosa* и *P. cornuti* насекомыми практически не посещаются. Разные виды имеют в условиях Европейской России различные сроки цветения (Пясеукене, Вайцюкене, 1984). Так, различаются, по нашим наблюдениям, на 2–3 недели сроки начала и конца цветения *P. major* и *P. uliginosa*.

---

<sup>4</sup>Не всегда — отсутствуют, например, у многих среднеазиатских растений.

Значительно позже диплоидных (на 1–1,5 недели) зацветают в тепличной культуре тетраплоидные экземпляры *P. media*.

Тычинки подорожников на «тычиночной» стадии цветения, как правило, выдаются из венчика, пыльники их крупные и производят много пыльцы, за исключением клейстогамных видов, которыми очень богата американская флора (у нас встречается *P. patagonica*). Кроме того, наши *P. polysperma* и *P. tenuiflora* также могут образовывать клейстогамные цветки. У видов с клейстогамными цветками андроцей очень невелик и производит крайне мало пыльцы.

Существуют различия и в других признаках андроцея. Так, например, средиземноморские подорожники из секции *Hymenopsyllium* имеют своеобразный нерасчлененный придаток на верхушке пыльников, не свойственный больше никаким видам *Plantaginaceae*.

Достаточно хорошо изучена пыльца подорожников. Выделяется несколько типов пыльцы (Bassett, Crompton, 1968; Clarke, Marilyn, 1978): с утолщенным краем пор — (1) тип *P. lanceolata*<sup>5</sup> (*P. lanceolata*, *P. altissima*, пыльцевые зерна последнего вида в 1,5–2 раза крупнее пыльцы первого), (2) тип *P. coronopus* (близок к первому типу), (3) тип *P. maritima* (*P. alpina*, *Ps. agenarium*, *Ps. squalidum* — у этих видов утолщенный край выражен слабо); с ровным краем пор — (4) тип *P. tenuiflora*, (5) тип *Littorella* (очень близок к предыдущему типу), (6) тип *P. media* и (7) тип *P. major* (куда относится и *P. uliginosa*). Отдельный (8) тип (Basset, Crompton, 1968), составляет *P. patagonica*.

---

<sup>5</sup>В скобках указаны виды Европейской России, имеющие данный тип пыльцы.

Данные, любезно предоставленные нам Е. С. Северовой и С. В. Полевой, подтверждают мнение европейских и американских авторов (Dietrich, 1968; Clarke, Marilin, 1978; Saad, 1986; Ubera et al., 1988; Leonardis et al., 1992) о несомненной таксономической ценности палинологических признаков. Признаки размера пыльцевых зерен, число пор, наличие утолщенных стенок пор и другие, несомненно, могут употребляться при разграничении как секций, так и отдельных видов. В этой связи любопытно отметить близость строения пыльцы видов из секции *Maritima* и рода *Psyllium*, а также *P. tenuiflora* и *Littorella*, которая может указывать на эволюционные связи перечисленных таксонов. Однако нам не удалось найти существенных различий между пыльцевыми зернами видов, относящимся к «критическим группам». Более того, иногда этих различий нет даже там, где их традиционно ожидают исследователи: при изучении пыльцы диплоидных и тетраплоидных растений *P. media* выяснилось, что их пыльцевые зерна имеют практически одинаковый размер, и только у искусственно полученных при помощи обработки колхицином тетраплоидов пыльцевые зерна «достаточно» велики (Plantago. . . , 1992).

Эмбриологические признаки (Карлова, 1986; Жукова, Титова, 1987; Rahn, 1996) не дают существенной информации для внутривидовой систематики подорожников. У *P. coronopus* в литературе отмечен апомиксис (Paliwal, Hyde, 1959), с которым, возможно, связана значительная таксономическая дифференциация этого вида.

Некоторым таксономическим значением обладают признаки строения гинецея, в частности, относительный размер рыльца в «пестичной» фазе цветения. Так, *P. cornuti* характеризуется, по сравнению с *P. maj-*

or более длинным и широким рыльцем. Волоски на рыльце лучше всего развиты у *P. media* и *P. maxima*. Наряду с признаком числа семян в коробочке (см. ниже), перспективным для систематики представляется также признак числа семяпочек в завязи, поскольку часто при созревании семян некоторые семяпочки отмирают. Так, у растений с побережья Финского залива, часто относимых к *P. winteri* Wirtg., число семян в коробочке варьирует, как правило, от 8 до 12. Однако число семяпочек значительно выше (более 15, Н. Ившин, личное сообщение), что говорит в пользу отнесения этих растений к *P. uliginosa* F. W. Schmidt. Сходная проблема встает иногда и при определении «континентальных» образцов этого вида.

Плод подорожников уникален, поскольку это — двугнездная коробочка, вскрывающаяся поперечной кольцевой трещиной (такой тип плода встречается у очень немногих цветковых растений, преимущественно среди *Centrospermae*). Этот весьма легко вскрывающийся плод и ослизняющаяся семенная кожура значительно облегчает распространение семян. В систематике *Plantaginaceae* играют роль некоторые внешние признаки плода: размер коробочки, положение кольцевой трещины относительно чашечки (венчик по созревании коробочки, как правило, разрывается) и форма коробочки (в качестве примера можно привести овальные или широко конические коробочки *P. uliginosa* и узкоконические коробочки *P. major*). Но значительно более важными для систематики являются особенности внутреннего строения плода (Смирнова, Каден, 1970), в частности, степень срастания поперечной перегородки с крышечкой плода (несросшаяся у *P. major* и *P. atrata* Норре; почти сво-

бодная у *P. depressa* Schlecht.) и число семян в коробочке. Последний признак широко используется для диагностики подродов — например, subgen. *Psyllium* в работе К. Rahn (1978a) характеризуется прежде всего 2 семенами в коробочке, не меньшее значение в эволюции *Plantaginaceae* придает этому признаку Н. Н. Цвелев (1979); отдельных видов — *P. uliginosa* и *P. polysperma* характеризуются обыкновенно 14–30 семенами в коробочке, что представляет собой «рекорд» среди подорожников; и даже внутривидовых таксонов — диплоидная и тетраплоидная формы *P. media* несколько различаются средним числом семян в коробочке (Plantago... , 1992, см. также главу V).

Строение семян подорожников на светомикроскопическом уровне хорошо изучено (Harz, 1885; Younghen, 1934; Скурма, 1936; Martin, 1946; Brouwer, 1955; Misra, 1964; Raymond, Swarbrick, 1970; Смирнова, Каден, 1970; Corner, 1976; Rymkiewicz, 1979; Rezk, 1980; Malick, Safui, 1985). Многие особенности семян, такие, как размер, форма, вес, могут использоваться как диагностические признаки. Например, вогнутая со стороны рубчика-антирафе поверхность семени свойственна всем видам рода *Psyllium*, а также видам секций *Montana*, *Hymenopsyllium*, *Bauphula*, *Albicans* и *Gnaphaloides*, относящихся, по системе Rahn (1996), к подроду *Albicans*. У этих же видов плоскость, проходящая через семядоли зародыша, перпендикулярна плаценте. Этот признак замечен достаточно давно (Pilger, 1937), но лишь в системах Rahn (1978, 1996) ему придается первостепенное таксономическое значение.

Семена подорожников легко ослизняются, что несомненно помогает в их распространении. Наибольшее количество слизиобразующих пек-

тиновых веществ среди наших видов имеют *P. maritima* и *P. lanceolata*, наименьшее — *P. media*. Вещества, образующие слизь, локализованы в наружных слоях кутикулы и, по-видимому, не вносят значительного вклада в скульптуру поверхности (Rymkiewicz, 1979; Baesewinkel, Вауман, 1984). Для того чтобы удостовериться в этом, мы удаляли слизь с поверхности семян *P. maritima*, но существенных изменений скульптуры по сравнению с необработанными семенами не обнаружили.

У видов секций *Mesembrynia*, *Maritima* и *Coronopus* встречается гетероспермия: как правило, одно из семян в коробочке значительно меньше других (или другого). По нашим наблюдениям, в обычно односеменных не вскрывающихся плодах *P. macrocarpa* Cham. et Schlecht. изредка наблюдается второе, почти рудиментарное семя (MW). Напротив, у видов секции *Plantago* число семян возрастает за счет уменьшения общего размера семени, а форма семян становится неопределенно-угловатой.

### **IV.3. Признаки ультраскульптуры поверхности**

#### **семян**

Начиная с 70-х годов нашего века все большее внимание уделяется исследованиям морфологии семян растений на ультраскульптурном 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 и поставили своей задачей исследование с помощью сканирующего электронного микроскопа семян возможно большего числа видов родов *Plantago* и *Psyllium* с целью прежде всего оценить разнообразие скульптуры поверхности и определить таксономическую ценность ее признаков.

В современной литературе, по-видимому, наиболее удачным для описания скульптуры поверхности семян является подход, развиваемый школой W. Barthlott (Barthlott, 1981, 1984; Barthlott, Ziegler, 1981; Baesewinkel, Bauman, 1984). 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 периклинальных 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 реже и обусловлен наличием различных эпикутикулярных выделений, которые могут выглядеть как микрососочки.



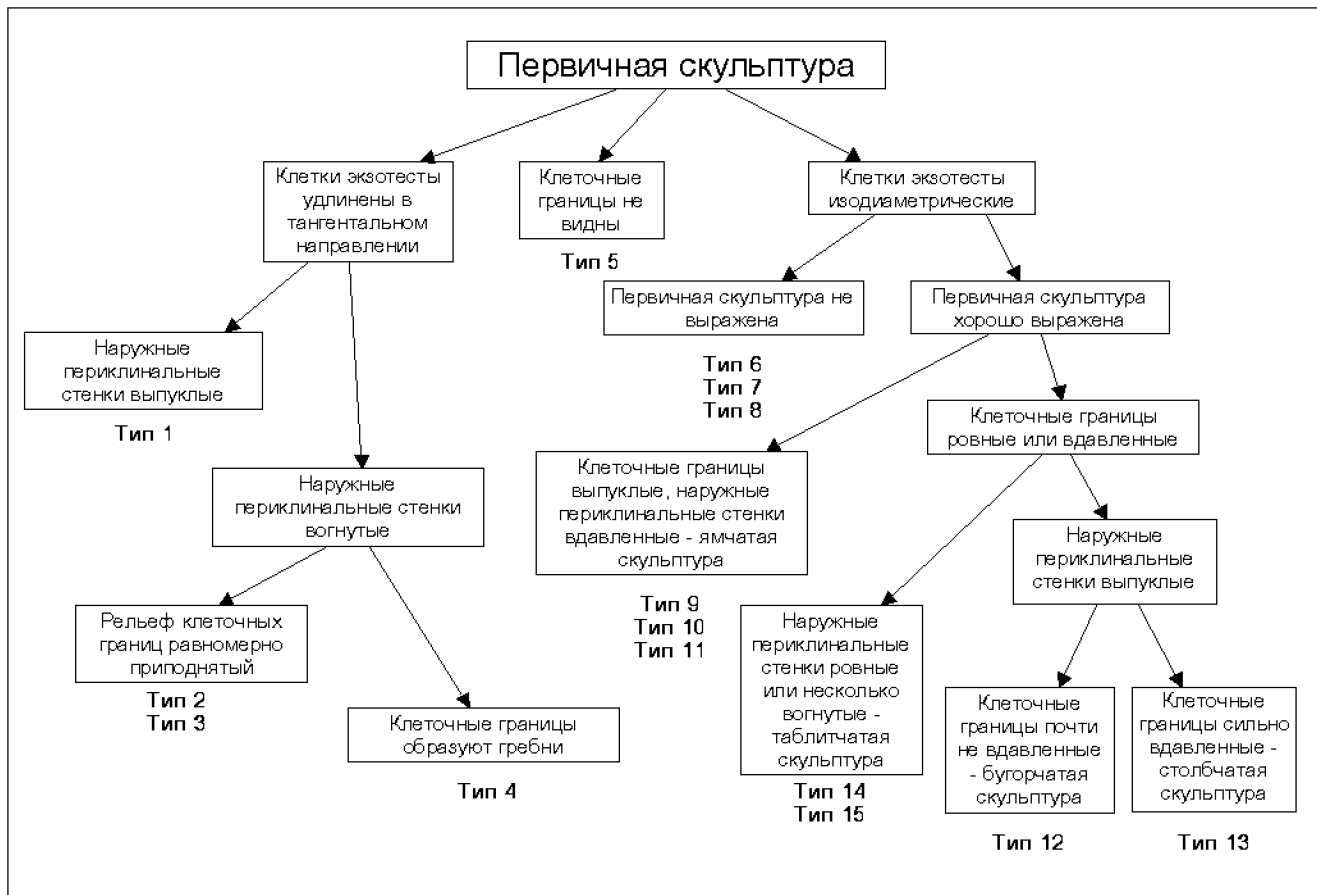


Рис. 11. Схема классификации типов первичной скульптуры.

### IV.3.1. Основные варианты первичной и вторичной скульптуры семян изученных видов

Нами выделены следующие основные варианты первичной скульптуры поверхности семян у *Plantago* и *Psyllium* (рис. 11, см. также микрофотографии 1–9 в Приложении):

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 (ямчатая 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

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 выпуклые

3.2.2.1.1. НПС слабо выпуклые, РКГ ровный, почти не вдавленный (бугорчатая скульптура) — Тип 12

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

3.2.2.2. НПС ровные или несколько вогнутые (таблитчатая скульптура)

3.2.2.2.1. Антиклинальные стенки тонкие (менее  $1/5$  диаметра клетки, то есть около  $1 \times 10^4$  нм) — Тип 14

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

Вторичная скульптура поверхности семян *Plantago* и *Psyllium* включает следующие типы (рис. 12, см. также микрографии 10–14 в Приложении):

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  $4 \times 10^3$  нм), выражены слабо — Тип II

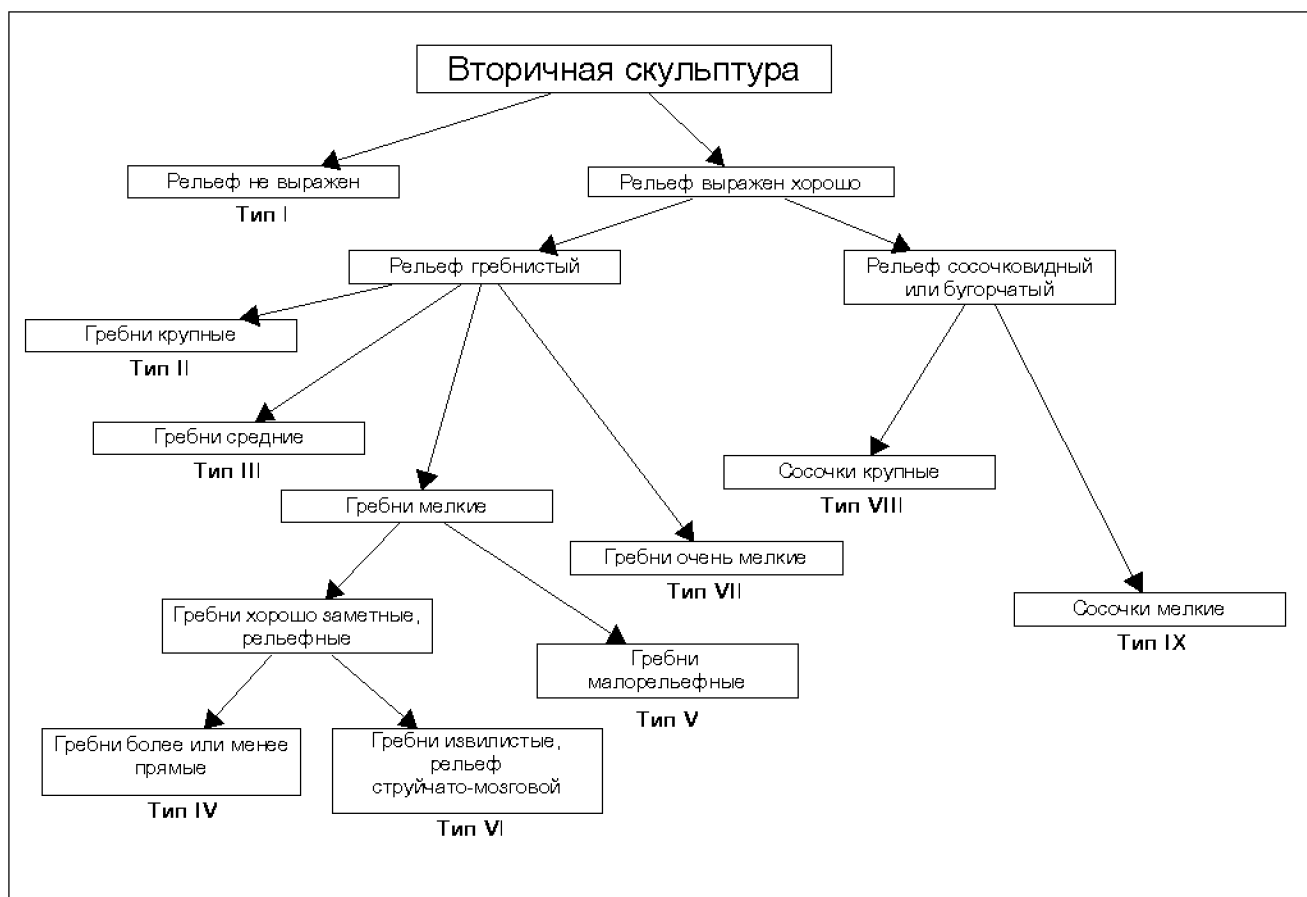


Рис. 12. Схема классификации типов вторичной скульптуры.

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 заметные, 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  $4 \times 10^3$  нм) —  
Тип VIII

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

#### **IV.3.2. 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. Для этого были исследованы семена *P. major* L. s. str. (у этого вида семена в одной коробочке часто различаются по форме и размерам), происходящие:

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

Результаты исследования помещены в следующей таблице:

Таблица 4.1

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 различных растений одной популяции	16	4	V
	17	4	V
	18	4	V
	19	3	IV
	20	4	V

(продолжение таблицы 4.2)

Происхождение семян	Номер семени	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
	21	4	V

Приведенные выше данные ясно свидетельствуют о высокой стабильности выделенных типов первичной и вторичной скульптуры как на индивидуальном, так и на внутривидовом уровне. Выявленные отклонения происходят лишь в сторону достаточно близких типов (от типа 4 к типу 3, от типа V к типу IV). Статистический анализ каждого случая показывает, что распределение типов поверхности не отличается от распределения редких случайных событий (Пуассона); а, стало быть, ее изменчивость не должна иметь большого значения (Зайцев, 1984). Отсюда следует, что можно оценивать таксономическую значимость этих признаков и на более высоких — видовом, секционном и родовом уровнях.

#### IV.3.3. Разнообразие скульптуры у изученных видов

Результаты наших исследований (58 видов рода *Plantago* и 12 видов рода *Psyllium*) приведены в следующей таблице. Виды расположены согласно системе R. Pilger (1937) (с учетом выделения рода *Psyllium* и описанных с этого времени новых видов), названия секций исправлены по K. 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 Lewalle, Avena (1989)
- m* — для данных из работы Kazuhito (1989)
- l* — для данных из работы Liu Jun-zhe et al. (1992)

Таблица 4.2.

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>Plantago</i> L.		
Sect. <i>Plantago</i>		
<i>P. asiatica</i> L.	15, 14 <sup>m</sup> , 15 <sup>l</sup>	IV
<i>P. densiflora</i> J. Z. Liu	4 <sup>l</sup>	...
<i>P. erosa</i> Wall.	15, 15 <sup>l</sup>	IV
<i>P. hasskarlii</i> Decne.	15	IV
<i>P. schneideri</i> Pilger	14 <sup>l</sup>	...
<i>P. major</i> L. s.l.	4 (3), 4 <sup>m</sup> , 4 <sup>l</sup>	V (IV)
<i>P. rugelii</i> Decne.	3	IV
<i>P. uliginosa</i> F. W. Schmidt	4 (3)	V
Sect. <i>Micropsyllium</i> Decne.		
<i>P. elongata</i> Pursh	15	V
<i>P. heterophylla</i> Nutt.	15	IV
<i>P. polysperma</i> Kar. et Kir.	15	IV
<i>P. pusilla</i> Nutt.	14	VIII



(продолжение таблицы 4.3)

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>P. tenuiflora</i> Waldst. et Kit.	7	V
<i>P. tenuiflora</i> Waldst. et Kit. (Эланд)	5	IV
Sect. <i>Palaeopsyllium</i> Pilger		
<i>P. africana</i> Verdc.	14 <sup>a</sup>	VI <sup>a</sup>
<i>P. cornuti</i> Gouan	15	V
<i>P. palmata</i> Hook. fil.	15 <sup>a</sup>	IV <sup>a</sup>
<i>P. princeps</i> Cham. et Schlecht.	15	IV
Sect. <i>Holopsyllium</i> Pilger		
<i>P. macrocarpa</i> Cham. ex Schlecht.	1	V
Sect. <i>Oliganthos</i> Barn.		
<i>P. tubulosa</i> Decne.	6	IV
<i>P. paradoxa</i> J. D. Hooker	15	IV
Sect. <i>Coronopus</i> Lam. et DC.		
<i>P. krascheninnikovii</i> Ye. V. Serg.	15, 14	I
<i>P. alpina</i> L.	15	IX
<i>P. atlantica</i> Battandier	10	IX
<i>P. eocoronopus</i> Pilger	6	IX
<i>P. maritima</i> L.	6, 14 <sup>6</sup> , 14 <sup>l</sup>	IX
<i>P. schrenkii</i> C. Koch	15	IX

<sup>6</sup>Семена *P. maritima* L. subsp. *ciliata* Printz (*P. salsa* Pall).

(продолжение таблицы 4.3)

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>P. subulata</i> L.	9	IX
<i>P. coronopus</i> L.	9	IX
<i>P. crypsoides</i> Boiss.	9	IX
<i>P. macrorhiza</i> Poir.	9	IX
Sect. <i>Virginica</i> Barn.		
<i>P. alismatifolia</i> Pilger	15	IV
<i>P. australis</i> Lam. s.l.	15	IV
<i>P. virginica</i> L.	15 <sup>l</sup>	...
Sect. <i>Mesembrynia</i> Decne.		
<i>P. arachnoidea</i> Srenk	15 <sup>l</sup>	...
<i>P. camtschatica</i> Link	3, 3 <sup>l</sup>	III
<i>P. depressa</i> Schlecht.	15, 15 <sup>l</sup>	IV
<i>P. drummondii</i> Decne.	15	IV
<i>P. schwarzenbergiana</i> Schur	15	IV
Sect. <i>Lamprosantha</i> Decne.		
<i>P. canescens</i> Adams. subsp. <i>canescens</i>	14	I
<i>P. canescens</i> subsp. <i>jurtzevii</i> Tzvel.	9	IV
<i>P. maxima</i> Juss. ex Jacq.	1, 3 <sup>l</sup>	I
<i>P. media</i> L. s.l.	14	IV
Sect. <i>Montana</i> Barn.		

(продолжение таблицы 4.3)

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>P. atrata</i> Hoppe s. l.	15	III
Sect. <i>Gentianoides</i> Pilger		
<i>P. gentianoides</i> Sibth. et Smith	15	V
Sect. <i>Bauphula</i> Decne.		
<i>P. amplexicaulis</i> Cav. s. l.	5	...
Sect. <i>Lanceifolia</i> Barn.		
<i>P. altissima</i> L.	3	IV
<i>P. lagopus</i> L.	7	...
<i>P. lanceolata</i> L. s. l.	7, 7 <sup>l</sup>	VII
<i>P. leiopetala</i> Lowe	13	VI
Sect. <i>Albicans</i> Barn. (incl. <i>Gnaphaloides</i> Barn.)		
<i>P. cylindrica</i> Forsk.	5	VII
<i>P. lachnantha</i> Bunge	8	IV
<i>P. lagocephala</i> Bunge	7	...
<i>P. minuta</i> Pall. s. l.	15, 15 <sup>l</sup>	VI
<i>P. notata</i> Lagasca	1	II
<i>P. ovata</i> Forsk. s. l.	12	VII
<i>P. stocksii</i> Boiss.	6	IX
<i>P. aristata</i> Michx.	14, 14 <sup>l</sup>	III
<i>P. bismarckii</i> Niederl.	14	IV

(продолжение таблицы 4.3)

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>P. patagonica</i> Jacq. s. l.	14	III
<i>P. brasiliensis</i> Sims s. l.	14	IV
<i>P. erecta</i> Morris	7	VI
<i>P. hispidula</i> Ruiz. et Pav.	5	VII
<i>Sect. Hymenopsyllium</i> Pilger		
<i>P. bellardi</i> All.	11	IX
<i>P. cretica</i> L.	11	IX
<i>Psyllium</i> Mill.		
<i>Ps. arborescens</i> (Poir.) Mirb.	2	VIII
<i>Ps. arenarium</i> (Waldst. et Kit.) Mirb.	1, 5 <sup>l</sup>	II
<i>Ps. asperrimum</i> (Gand.) Holub	5	I
<i>Ps. chamaepsyllium</i> (Zoh.) Holub	8	I
<i>Ps. exiguum</i> (Murr.) Soják	2	I
<i>Ps. mauritanicum</i> (Boiss. et Reut.) Soják	12	I
<i>Ps. phaeostomum</i> (Boiss. ex Heldr.) Soják	15	IV
<i>Ps. sempervirens</i> (Crantz) Soják	8	IV
<i>Ps. sinaicum</i> (Barn. ex Decne.) Holub	5	I
<i>Ps. squalidum</i> (Salisb.) Soják	8	...

(продолжение таблицы 4.3)

Виды	Тип первичной скульптуры	Тип вторичной скульптуры
<i>Ps. squarrosum</i> (Murr.) Dum.	7	VI
<i>Ps. webbia</i> (Barn.) Soják	14	I

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

#### IV.3.4. Таксономическая ценность признаков скульптуры на межпопуляционном и межвидовом уровнях

Прежде всего следует отметить невысокую ценность исследуемых признаков уровне для различения видов «критических групп». Так, например, неразличимы по признакам скульптуры поверхности виды, выделяемые из *P. lanceolata*. Это же наблюдается и в других группах близких видов или внутривидовых таксонов (*P. major* и *P. uliginosa*; *P. media* и *P. urvillei* Opiz); *P. atrata* и *P. monosperma* Poir.; *P. amplexicaulis* Cav. s. str. и *P. amplexicaulis* var. *bauphula* (Edgew.) Pilger.

С другой стороны, в нескольких подобных ситуациях близкие виды (или внутривидовые таксоны) хорошо различаются. Это касается, например, *P. tenuiflora* и *P. tenuiflora* f. *minor* (Fries) Erikson (*P. min-*

*ima* Fries), которые, невзирая на значительный разрыв в ареале (степная Юго-Восточная Европа и Азия и о-в Эланд в Балтийском море), в начале XX века были объединены Н. В. Цингером (1901, 1904) в один вид. Похожая ситуация наблюдается и с *P. maritima* subsp. *maritima* и *P. maritima* L. subsp. *ciliata* (*P. salsa*). 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* f. *minor* и *P. maritima* subsp. *maritima*).

На уровне первичной скульптуры отличается от *P. maritima* и *P. schrenkii*, однако здесь различие касается толщины антиклинальных стенок и, возможно, служит дополнительным SVIDетельством видового статуса *P. schrenkii*.

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

#### **IV.3.5. Таксономическая ценность признаков скульптуры на уровне секций**

На уровне секций (в понимании R. Pilger, 1937) значение признаков скульптуры семян значительно более очевидно. Подобный вывод основывается прежде всего на значительном однообразии скульптуры (особенно на вторичном уровне) внутри секций *Palaeopsyllium*, *Virginica*, *Mesem-*

*brynia*, *Hymenopsyllium*. Но в остальных секциях ситуация далеко не так проста и требует более детального рассмотрения.

### **Sect. *Plantago***

Первичная скульптура либо гребневидная (у *P. major*, *P. uliginosa* и *P. densiflora*, см. микрографию 3 в Приложении), 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* и *Mesembrynia*, вторая же достаточно обособлена в пределах рода.

### **Sect. *Micropsyllium* Decne.**

Первичная скульптура с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (за исключением *P. tenuiflora*, у которого первичная скульптура почти не выражена). Вторичная скульптура с мелкими гребнями, иногда (*P. pusilla*) с крупными сосочками.

Данные анализа скульптуры свидетельствуют о близости видов секции прежде всего к секциям *Palaeopsyllium* и *Mesembrynia* и о значительных отличиях от секции *Coronopus*, 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* и *Virginica*.

### **Sect. *Holopsyllium* Pilger**

Первичная скульптура с удлиненными выпуклыми клетками экзотесты. Вторичная скульптура со слабо выраженными гребнями.

Признаки первичной скульптуры у единственного вида этой секции (*P. macrocarpa*) подтверждают мнение Pilger (1937) о значительной его обособленности от видов 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 выраженная (*P. tubulosa*), либо с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. paradoxa*); 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 (Rahn, 1978a) секциями *Palaeopsyllium*



и *Mesembrynia*. 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*) в особую секцию или серию (Rahn, 1996) *Carpophorae*.

### Sect. *Coronopus* Lam. et DC.

Первичная скульптура довольно разнообразна: с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. krascheninnikovii*, *P. alpina*, *P. schrenkii*, *P. maritima* subsp. *ciliata*), с изодиаметрическими вогнутыми мелкими клетками («ямчатая»: *P. subulata* L., *P. coronopus*, *P. crypsoides* Boiss., *P. macrorhiza* Poir., *P. atlantica* Battandier) или почти не выражена (*P. eocoronopus*, *P. maritima* subsp. *maritima*). Вторичная скульптура со средними сосочками (у *P. krascheninnikovii* она, однако, практически не выражена).

Свидетельства неоднородности этой секции подтверждают точку зрения Н. Dietrich (1975) о необходимости разделения этой секции на *Coronopus* s. str. (сюда попадают все виды с ямчатой первичной скульптурой; вообще, это одна из самых гомогенных с точки зрения признаков скульптуры секций) и *Maritima*. Последняя группа менее однородна, в особенности же выделяется по признакам скульптуры *P. krascheninnikovii*, что подтверждает точку зрения Цвелева (1979) о значительной обособленности этого вида. По-видимому, основываясь как на внешних морфологических признаках, так и на признаках скульптуры семян, можно выделить *P. krascheninnikovii* в качестве особой секции (см. главу VI).

### Sect. *Virginica* Barn. (*Novorbis* Decne.)

У исследованных видов<sup>7</sup> первичная скульптура сложена изодиаметрическими плоскими клетками. Вторичная скульптура с рельефными мелкими гребнями.

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

### Sect. *Mesembrynia* Decne.

Первичная скульптура у большинства видов с изодиаметрическими плоскими клетками, а у *P. camtschatica* с удлинёнными 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 *P. camtschatica* по остальным изученным морфологическим признакам не имеет сколько-нибудь заметных отличий надвидового ранга, сто́ит провести более серьёзное 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.

---

<sup>7</sup>Надо отметить, что *P. australis* Lam. понимается нами в смысле К. Rahn (1974), и поэтому изученные семена соответствуют нескольким видам в системе R. Pilger (1937).

### **Sect. *Lamprosantha* Decne.**

Первичная скульптура разнородная: с изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (*P. media* и *P. canescens* subsp. *canescens*), с удлинёнными клетками (*P. maxima*) или крупная ямчатая (*P. canescens* 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 скульптуры секции *Mesembrynia*) не позволяют подтвердить ни точку зрения Н. Н. Цвелева (1981), объединяющего секции *Lamprosantha* и *Mesembrynia*, ни точку зрения Rahn (1978a), признающего их самостоятельность.

### **Sect. *Montana* Barn.**

У *P. atrata* (одного из двух видов данной секции) первичная скульптура сложена плоскими изодиаметрическими клетками, а вторичная — гребнями среднего размера.

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

### **Sect. *Gentianooides* 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*. Тем самым получено еще одно подтверждение мнения некоторых авторов (Tutel, Mill, 1980; Jamasaki, 1992) о том, что *P. gentianooides* должен относиться к секции *Palaeopsyllium*.

### **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 (1978a, 1996) о значительной близости секции *Bauphula* к секции *Albicans*.

### **Sect. *Lanceifolia* Barn.**

Первичная скульптура с удлинёнными вогнутыми клетками экзотесты (*P. altissima*) или выражена слабо (*P. lagopus*, *P. lanceolata*); вторичная скульптура гребнистая с мелкими (*P. altissima*) или средними (*P. lanceolata*) гребнями. У *P. leiopetala* же весьма необычная 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 уровне 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. (incl. *Gnaphaloides* Barn.)**

В системе R. 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 уровне. Все же у трети изученных видов первичная скульптура сложена плоскими изодиаметрическими клетками экзотесты с различной толщиной антиклинальных стенок. Кроме того, первичная скульптура может быть образована удлиненными выпуклыми клетками (*P. notata*), изодиаметрическими выпуклыми клетками (*P. ovata* Forsk.<sup>8</sup>) или быть почти не выраженной (другая треть видов). Вторичная скульптура у подавляющего большинства изученных видов гребнистая (гребни различного диаметра) и лишь у *P. stocksii* с мелкими сосочками.

Полученные данные говорят о близости секции *Albicans* к секциям *Lanceifolia* и *Montana*, и до некоторой степени к секции *Coronopus* s. l. На уровне скульптуры семян хорошо заметна неоднородность секции, послужившая K. Rahn (1978a,b) основанием для восстановления ранга включенной в нее секции *Gnaphaloides* Barn. — виды Старого Света (секция *Albicans*) имеют часто почти не выраженную первичную скульптуру и

---

<sup>8</sup>Изучены в том числе экземпляры, относившиеся ранее к особому американскому виду *P. fastigiata* Morris (Basset, Baum, 1969).

вторичную скульптуру с мелкими гребнями, тогда как виды Нового Света (почти целиком относящиеся к секции *Gnaphaloides*) имеют первичную скульптуру с изодиаметрическими клетками и вторичную скульптуру преимущественно с крупными гребнями. Выделение *P. minuta* в особую секцию *Minutae* Tzvel. (Цвелев, 1979) 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 (то есть 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* и *Albicans*.

### **Род *Plantago* L. в целом**

Внутри рода *Plantago* наблюдаются три более или менее отличающиеся по признакам скульптуры поверхности семян группы:

- 1) секции *Plantago*, *Palaeopsyllium* Pilger (включая *Gentianoides* Pilger), *Virginica* Barn., *Holopsyllium* Pilger, *Oliganthos* Barn., *Mesembrynia* Decne., *Lamprosantha* Decne., *Micropsyllium* 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. s. l. с ямчатой у большинства видов первичной скульптурой и сосочковидной вторичной скульптурой;
  - 3) секции *Montana* Barn., *Lanceifolia* Barn., *Albicans* Barn., *Bauphula* Desne., 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.

Изучено 12 из 14 описанных видов. Первичная скульптура довольно разнообразна — у нескольких видов (*Ps. chamaepsyllium*, *Ps. asperimum*, *Ps. sempervirens*, *Ps. sinaicum*, *Ps. squalidum*, *Ps. squarrosum*) форма клеток экзотесты почти не влияет на первичную скульптуру поверхности; *Ps. arborescens* и *Ps. exiguum* имеют первичную скульптуру из удлиненных узких клеток экзотесты с приподнятыми краями; а *Ps. mauritanicum*, *Ps. phaeostomum* и *Ps. webbii* — из изодиаметрических ровных или слегка выпуклых клеток.

Вторичная скульптура у большинства видов практически не выражена (хорошо заметны только эпикутикулярные сосочки — элементы третичной скульптуры): *Ps. asperrimum*, *Ps. webbii*, *Ps. arborescens*, *Ps. chamaepsyllium*, *Ps. exiguum*, *Ps. mauritanicum*, *Ps. sinaicum*, иногда также 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. webbia* — к видам секции *Albicans* Wagn.; 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* Wagn. рода *Plantago*. Что же касается внутривидовой систематики, то признаки скульптуры семян не позволяют сделать каких-либо однозначных выводов о внутривидовой структуре рода *Psyllium*.

#### IV.4. Признаки кариотипа

Хромосомные числа *Plantaginaceae* изучены достаточно подробно (McCullagh, 1934; Rahn, 1957; Cartier, 1965, 1989; Gorenflot, 1964; Rune-mark, 1967; Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Dietrich, 1975, 1980; Дубова и др., 1976; Земскова, 1977; Badr et al., 1987; Siljak-Jakovlev et al., 1992), измерениями охвачено более 50% видов семейства. Установлено, что основное хромосомное число у подорожников 6 (редко, например, у видов секции *Coronopus* s. str. и *Gnaphaloides* — 5). Достаточно часто встречаются полиплоидные формы, например, у *P. coronopus* ( $2n = 10, 20$ ), у *P. major*<sup>9</sup> s. l. ( $2n = 12, 24, 48$ ), *P. alpina* ( $2n = 12, 24$ ) и *P. maritima* ( $2n = 12, 24$  — Cartier, Lenoir, 1968). В некоторых случаях полиплоидия, по-видимому, привела к образованию нового вида — так случилось с *P. altissima*, который представляет собой гекса- ( $2n = 72$ ) или даже октоплоид ( $2n = 96$ ) *P. lanceolata* (Dietrich, 1980; сведения

---

<sup>9</sup>В основном на территории Дальнего Востока (Vasudevan, 1976).



о  $2n = 12$  у *P. altissima* скорее всего основаны на неверных определениях). Изученность хромосомных наборов подорожников с территории Европейской России несколько слабее, чем с территории Западной Европы. Это касается и подвидов *P. maritima* (по Н. Н. Цвелеву, 1981), в частности subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel., и в особенности *P. media*.

Мы поставили задачу уточнить число хромосом у растений *P. media*, взятых из различных точек на территории Европейской России. Кроме того, были измерены хромосомные числа растений из некоторых популяций *P. maritima*, в том числе с беломорского побережья Карелии. К сожалению, не удалось получить проростки *P. krascheninnikovii* (у этого вида, как оказалось, очень плохо завязываются семена, по крайней мере, в во всех известных нам сборах с территории Оренбургской области) и *P. schrenkii* (прорастить семена не удалось, что может быть связано либо с быстрой потерей всхожести, либо с недоразвитием зародыша — последнее более вероятно). Результаты измерения числа хромосом отражены в следующей таблице (методика измерения приведена в главе III, а подробные координаты мест сборов — в Приложении):

Таблица 4.3.

Вид	Место сбора	Данные измерений
<i>P. media</i>	Н. Пулонга (Карелия)	$2n = 12$
<i>P. media</i>	Васкелово (Ленинградская обл.)	$2n = 12$
<i>P. media</i>	Трехалево (Псковская обл.)	$2n = 12$
<i>P. media</i>	Молдино (Тверская обл.)	$2n = 12$

Вид	Место сбора	Данные измерений
<i>P. media</i>	Недвиговка (Ростовская обл.)	2n = 24
<i>P. media</i>	Каргала (Оренбургская обл.)	2n = 24
<i>P. media</i>	Сазан (Оренбургская обл.)	2n = 24
<i>P. maritima</i>	Н. Пулонга (Карелия)	2n = 12
<i>P. maritima</i>	Озерки (Ленинградская обл.)	2n = 12

Полученные результаты хорошо согласуются с данными Е. А. Земсковой (1977) — она приводит для *P. media*  $2n = 12$  из Ленинградской и Тульской областей и  $2n = 24$  для Дагестана и менее — с данными Н. А. Дубровой и др. (1976), которые отмечают для всех западносибирских образцов  $2n = 12$ , а для образцов, присланных из ботанических садов Тарту и Москвы  $2n = 24$ . Сибирские авторы (Малахова, Курбатский, 1995; Курбатский, 1996) указывают для Томской области как диплоиды, так и тетраплоиды.

Таким образом, выясняется, что распространение различных по пloidности растений *P. media* на территории Европейской России подчинено определенным географическим закономерностям: на севере преобладает диплоидная раса, а на юге — тетраплоидная. Это несколько не соответствует картине, описываемой европейскими авторами (Rahn, 1954, 1957; Wagenitz, 1975, *Plantago...*, 1992): на большей части центральной Европы, в Англии и Скандинавии — тетраплоиды, а в Испании, Италии, Румынии и Украине — диплоиды (рис. 13).

Результаты измерения числа хромосом у *P. maritima* отвечают уже имеющимся в литературе (Cartier, Lenoir, 1969; Земскова, 1977; Dietrich,

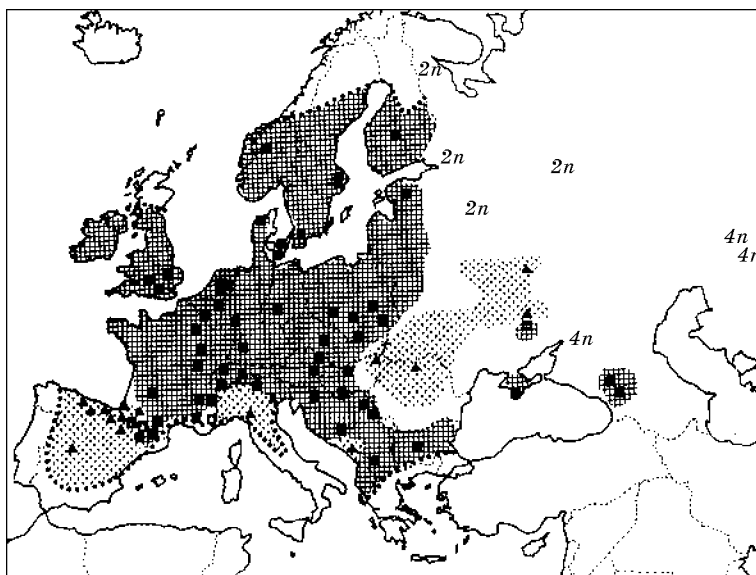


Рис. 13. Карта распространения диплоидных и тетраплоидных растений *P. media* L. (по: Plantago..., 1992, исправлено) — двойной штриховкой выделена область распространения тетраплоидных форм; точками выделена область распространения диплоидных форм; наши данные указаны как « $2n$ » и « $4n$ ».

1980). Растения, относимые к *P. maritima* L. subsp. *subpolaris* (Andreev) Tzvel. (сборы из Карелии), имеют одинаковое с типовым подвидом число хромосом, что не подтверждает, но и не опровергает гипотезы Л. А. Сергиенко (1977) о гибридном происхождении беломорского подвида, а, кроме того, является SVIDетельством против гипотезы Н. Н. Цвелева (1983) о происхождении и последующей стабилизации этого таксона путем амфилоидии.

#### IV.5. Биохимические признаки

Биохимические признаки *Plantaginaceae* имеют определенное таксономическое значение. Rymkiewicz (1979), основываясь на хроматографических исследованиях иридоидных соединений, нашел некоторые различия в количестве аукубина между видами подорожника. Наибольшая концентрация аукубина в семенах свойственна *P. maritima* и *P. lanceolata* (1,2–2,1% сухой массы семян), а наименьшая — *P. major* и *Ps. arenarium* (0,02–0,05% сухой массы семян). *P. media* занимает промежуточное положение, причем демонстрирует значительный полиморфизм в содержании аукубина (0,08–0,48%). Другие исследователи (Andrzejewska-Golec, Swiatek, 1984, 1986; Handjieva N. et al., 1991; Andrzejewska-Golec, 1993) также отмечали полиморфизм в химическом составе подорожников, придавая наличию тех или иных иридоидных соединений значение признака, различающего секции. Любопытны данные и о различии в химическом составе *P. major* и *P. uliginosa*: на территории Голландии большая часть растений первого вида содержит майорозид, а второго — еще и вербаскозид (Plantago. . . , 1992).

Kuzmanov et al. (1984), произведя биохимическое исследование болгарских и некоторых средиземноморских видов подорожника, пришли к выводу о серьезных различиях между *Psyllium* и *Plantago* (подтвержденных впоследствии Andrzejewska-Golec, 1992a, 1993). Так, растения из первого рода содержат преимущественно C<sub>10</sub>-иридоиды (такие, как бошниакин и вновь описанный авторами плантареналозид), а второго рода — C<sub>9</sub>-иридоиды (аукубин, катальпол и другие). На этом основании авторы утверждают бóльшую примитивность видов *Psyllium* по сравнению с видами *Plantago*.

По всей видимости, сугубо биохимическую природу имеет и особенность *P. cornuti*, *P. maxima* и *P. atrata*, а также *P. gentianoides* Sibth. et Smith чернеть при сушке (возможно, это связано с бóльшим, чем у других видов, количеством иридоидных соединений).

Генетические исследования различных видов *Plantaginaceae*, в частности, исследования полиморфизма изоферментов также дают некоторую информацию для систематики (Wolff, 1991a, 1991b; Wolff et al., 1994). Выяснено, например, что популяциям *P. lanceolata* свойствен высокий генетический полиморфизм (что может свидетельствовать, например, о значительном «потоке генов» из соседних популяций), тогда как популяции *P. major* s.l. и *P. coronopus* характеризуются довольно низким уровнем генетического полиморфизма. Обнаружены также аллели, видоспецифичные для *P. major* и для *P. uliginosa* (Plantago..., 1992).

#### **IV.6. Перечень таксономически значимых морфологических признаков**

В заключение мы приводим список морфологических признаков, которые имеют существенное значение для классификации и диагностики видов *Plantaginaceae* с территории Европейской России. Выбраны в основном такие признаки, которые характеризуют не один-два, а сразу несколько видов. Кроме того, мы старались избегать (за исключением нескольких случаев, обозначенных «\*») признаков, которые не наблюдаются в полевых исследованиях (например, биохимических). Наконец, не приводятся ниже признаки, которые у каких-либо видов варьируют, а также размерные признаки, значение которых обсуждается в главе V. Для того чтобы выявить диагностическое значение признаков, они изложены в «двоичной» форме, то есть в виде утверждений и отрицаний, как в тезах и антитезах определительных ключей.

Этот список признаков послужил основой для составления сравнительной таблицы видов *Plantaginaceae* (см. Приложение), а также морфологических описаний и определительного ключа (см. главу VI).

##### **Признаки надземных побегов**

- (1) однолетники или двулетники / многолетники;
- (2) растения не превышают 15 (20) см в высоту / растения более крупные;
- (3) надземные стебли травянистые / надземные стебли одревесневают;

- (4) вегетативные побеги укороченные / вегетативные побеги удлиненные;
- (5) вегетативные побеги не ветвятся / вегетативные побеги ветвятся;
- (6) листорасположение супротивное / листорасположение очередное;
- (7) развитых зеленых листьев на растении в среднем не больше 5 / развитых зеленых листьев на растении в среднем больше 5;
- (8) основание побега покрыто остатками влагалищ отмерших листьев / основание побега свободно от влагалищ отмерших листьев.

### **Признаки подземных побегов и корневой системы**

- (9) корневище свыше 1 см в диаметре / корневище более тонкий;
- (10) косое или горизонтальное корневище / вертикальное корневище;
- (11) главный корень быстро отмирает / главный корень сохраняется у взрослых растений;
- (12) придаточные и боковые корни толстые (1–2 мм в диаметре) / придаточные и боковые корни тонкие (менее 1 мм в диаметре);

### **Признаки листа**

- (13) есть гетерофиллия / гетерофиллия отсутствует;
- (14) листья тонкие, просвечивающие / листья толстоватые, непросвечивающие;
- (15) листья при сушке чернеют / листья при сушке не меняют цвет или только буреют;
- (16) листья голые / листья опушенные;

- (17) листья плоские / листья в сечении округлые или несколько желобчатые;
- (18) листья лопастные или крупнозубчатые / листья цельнокрайние или редко- и короткозубчатые;
- (19) листья линейные / листья более широкие;
- (20) листья ланцетные / листья более широкие;
- (21) листья яйцевидные / листья эллиптические или овальные;
- (22) верхушка листа тупая / верхушка листа острая;
- (23) основание листа широкое, лист быстро сужается в черешок / основание листа узкое, лист плавно переходит в черешок;
- (24) край листа редкозубчатый / край листа цельный;
- (25) жилок обычно 7–11 / жилок обычно меньше 7;
- (26) черешки есть / черешков нет;
- (27) черешки примерно равны пластинке или несколько короче ее / черешки значительно короче пластинки;
- (28) черешки в нижней трети бескрылые / черешки в нижней трети крылатые.

### **Признаки цветоносов, соцветий и брактей**

- (29) цветоносы лежачие или приподнимающиеся / цветоносы прямостоячие или изогнутые;
- (30) цветоносы голые / цветоносы опушенные;
- (31) цветоносы ребристые / цветоносы цилиндрические;
- (32) колосья лишь несколько короче стерильной части цветоноса / колосья значительно короче стерильной части цветоноса;



(33) колосья длинноцилиндрические или хвостовидные / колосья головчатые или короткоцилиндрические;

(34) нижние брактей значительно шире остальных / брактей все одинаковые;

(35) средние и верхние брактей не длиннее чашелистиков / средние и верхние брактей длиннее чашелистиков;

(36) брактей на верхушке заостренные / брактей на верхушке тупые;

(37) ширина брактей превышает длину / длина брактей превышает ширину;

(38) брактей опушенные / брактей голые;

(39) брактей остистые / брактей безостые.

### **Признаки цветка**

(40) цветки более или менее отстоят от оси колоса, соцветие рыхлое / цветки прижаты к оси колоса, соцветие плотное;

(41) передние и задние чашелистики резко неодинаковые / все чашелистики более или менее одинаковые;

(42) чашелистики узкие / чашелистики широкие;

(43) чашелистики на верхушке заостренные / чашелистики на верхушке тупые;

(44) чашелистики опушенные / чашелистики голые;

(45) передние чашелистики сросшиеся / передние чашелистики свободные;

(46) трубка венчика опушенная / трубка венчика голая;

(47) доли венчика широкие, округло-яйцевидные или округлые / доли венчика узкие, продолговато-яйцевидные или ланцетные;

(48) доли венчика острые / доли венчика тупые;

(49) доли венчика серебристо-белые / доли венчика желтоватые или коричневатые;

(50) тычинки не выдаются из трубки венчика / тычинки выдаются из трубки венчика;

(51) тычиночные нити желтоватые или коричневатые / тычиночные нити белые, розоватые или фиолетовые.

### **Палинологические признаки**

(52) \*пыльцевые зерна с утолщенным окаймлением пор / пыльцевые зерна без утолщенного окаймления пор;

(53) \*пыльцевые зерна в среднем с (9) 10 и более порами / пыльцевые зерна в среднем с 8 и менее порами.

### **Признаки плода и семени**

(54) коробочка овальная или широко коническая / коробочка удлиненно коническая или продолговатая;

(55) одно или два семени значительно меньше остальных / все семена в коробочке одинаковые;

(56) семян в коробочке не более 2 / семян более 2;

(57) семян от 3 до 5 / семян 6 и более;

(58) семена уплощенные / семена округлые или неправильно угловатые;

(59) \*плоскость, проходящая через семядоли зародыша, перпендикулярна плаценте / плоскость, проходящая через семядоли зародыша, параллельна плаценте.

### **Кариологические признаки**

(60) \*полиплоиды / диплоиды;

(61) \*  $x = 5$  /  $x = 6$ .

## Глава V

### **Исследование изменчивости видов «критических групп» с помощью методов статистического анализа**

Из предыдущего изложения видно, что даже подробный анализ дискретных морфологических признаков не всегда позволяет различать отдельные формы подорожников, которые мы относим к «критическим группам» видов. Для того, чтобы лучше разобраться в таксономических взаимоотношениях форм, относящихся к упомянутым группам, представляется необходимым статистический анализ изменчивости.

Для того чтобы получить возможно более полную картину изменчивости, мы использовали многомерные методы анализа данных, которые оперируют сразу несколькими переменными (признаками), измеренными у множества объектов. Эти методы, как правило, сокращают размерность пространства наблюдений, то есть уменьшают число признаков настолько, что исследуемая система становится доступной для визуального анализа (Факторный, дискриминантный и кластерный анализ, 1989).

Факторный анализ исходит из того, что видимое разнообразие является следствием влияния неких скрытых от нас немногочисленных факторов (например, особенностей генотипа, влияющих на множество фенотипических признаков). Если расположить оси исходных переменных

ортогонально друг другу, то в получившемся многомерном пространстве объекты будут группироваться в виде некоего эллипса рассеяния. Если затем провести новые оси соответственно осям эллипса рассеяния, то можно говорить о выделении факторов и оценивать их сравнительный вклад в разнообразие соответственно их вкладу в общую дисперсию (рассеяние) данных. При этом обычно оказывается, что по некоторым новым осям толщина многомерного эллипса рассеяния близка к нулю, и поэтому эти оси (факторы) можно в дальнейшем вовсе не рассматривать (Айвазян и др., 1989; Тюрин, Макаров, 1995; Кулаичев, 1996).

Метод факторного анализа обычно включает: выделение первоначальных факторов; вращение исходных факторов с целью добиться большего соответствия между ними и исходными признаками (мы использовали метод «варимакс»); и интерпретацию результатов, которая включает анализ исходного разнообразия на плоскости (или в пространстве) основных факторов, а также вычисление факторных нагрузок, то есть величин проекций каждого признака на факторную координатную ось (эта величина отвечает «доли» каждого признака в значении данного фактора). Факторный анализ используется для обработки как количественных, так и ранговых признаков, но в отношении последних его применимость обоснована только эвристически (Факторный, дискриминантный и кластерный анализ, 1989).

Дискриминантный анализ использовался нами для того, чтобы проверить, насколько непротиворечивыми являются наши рабочие гипотезы о классификации выборок, принадлежащих к тем или иным «критическим группам» видов. Кроме того, дискриминантный анализ позволяет клас-

сифицировать выборки с неясной принадлежностью. Этот вид многомерного анализа является разновидностью классификационных методов «с обучением», которые требуют создания предварительных гипотез о принадлежности выборки к определенной группе. В ходе вычислений для каждой группы определяется набор дискриминантных функций, обеспечивающих разбиение множества объектов на заданное число классов:

$$d_l = b_{l0} + b_{l1} \cdot X_1 + \dots + b_{lm} \cdot X_m; \quad l = 1, \dots, k,$$

где  $X_m$  — значение дискриминантной переменной для данного класса, а  $b_{lm}$  — коэффициенты, выбранные таким образом, чтобы средние значения данной функции для различных классов как можно больше отличали друг от друга (Факторный, дискриминантный и кластерный анализ, 1989). Эти коэффициенты отражают «вклад» каждого признака в выделение данной группы, и поэтому, чем больше разница между коэффициентами для разных групп, тем большее диагностическое значение имеет данный признак. Для определения дистанции между группами вычислялось расстояние Махаланобиса.

В качестве метода, позволяющего строить классификацию, свободную от заранее определенных рабочих гипотез, нами использованы варианты кластерного анализа. Этот анализ позволяет строить «дерево» классификации путем последовательного объединения объектов в группы (или «кластеры») все более высокой общности (которая, в свою очередь, вычисляется на основе минимизации расстояния между объектами в пространстве признаков). В отличие от «нумерических систематиков», защищающих равноценность всех признаков для классификации и на-

стаивающих на максимальном увеличении числа анализируемых признаков (Sneath, Sokal, 1973), мы отбирали для кластерного анализа только таксономически значимые признаки, ценность которых определялась в предшествующем анализе. Для вычисления расстояний между объектами мы пользовались нормированным Эвклидовым расстоянием.

Для вычисления расстояний между кластерами пользовались методом UPGMA (невзвешенного межгруппового среднего).

Для определения зависимости нескольких признаков от некоей характеристики нами использовался линейный регрессионный анализ, в котором зависимые переменные выражаются в виде линейной функции от независимой переменной. Коэффициенты такой функции (регрессионные коэффициенты) определяются методом наименьших квадратов, то есть минимизацией выражения  $(Ry_i - M_y)^2$ , где  $Ry_i$  — регрессионные значения (отклики) для каждого наблюдения, а  $M_y$  — среднее значение переменной  $y$ . Мерой зависимости данного признака от исследуемой характеристики в данном случае является взвешенный регрессионный коэффициент  $R$ , отражающий относительную «важность» признака (Кулаичев, 1996).

Часть использованных признаков была количественными (дискретными или непрерывными) и измерялись в штуках, сантиметрах или миллиметрах; а часть — ранговыми или бинарными, которые измеряли в баллах. Применение бинарных (то есть имеющих только два значения) признаков в факторном и особенно дискриминантном анализе весьма ограничено, поэтому мы либо переводили их в ранговые, либо исключали из дискриминантного анализа.

Среднее значение признака и стандартное отклонение, характеризующее изменчивость данного признака в целом, вычисляли по формулам:

$$M = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i; \quad S = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - M)^2}{n - 1}},$$

где  $M$  — среднее выборочное значение признака;  $S$  — стандартное отклонение (корень квадратный из дисперсии);  $x_i$  — выборка с числом значений  $i = n$  (Зайцев, 1984; Шмидт, 1984). Вычисляли также нижний и верхний квартили, которые представляют собой значения, делящие выборку на 4 равные части.

Для вычисления корреляции между признаками в большинстве случаев использовали так называемые непараметрические методы, не зависящие от типа распределения данных. Как правило, мы вычисляли коэффициенты ранговой корреляции Спирмена  $R$ , значения которых (в отличие от других подобных коэффициентов) отвечают степени связи различных признаков между собой.

В некоторых специально оговоренных случаях мы использовали также линейным (параметрическим) коэффициентом корреляции Пирсона  $r$ .

Конечно, невозможно произвести подобный анализ на всей совокупности особей растений (так называемой генеральной совокупности), относящихся к «критическим группам». В подобных исследованиях фигурируют выборки из генеральной совокупности, представляющие в нашем случае выборки из отдельных популяций исследуемых видов (Рокицкий, 1967).



Статистическая обработка информации требует соблюдения нескольких условий. Во-первых, материал должен собираться в достаточном количестве (так называемые «массовые сборы»). Опыт многомерного анализа ботанических данных свидетельствует о том, что минимальное число растений, взятых из природной популяции, не должно быть ниже 20. Меньшие выборки допустимы, но достоверность статистических выводов при этом падает (Шмидт, 1984). Во-вторых, выборка растений из популяции должна производиться случайным образом. Тем самым утверждается, что не следует отдавать предпочтение наиболее развитым, или, скажем, наиболее «кондиционным», то есть подходящим для гербаризации экземплярам. Нельзя утверждать, что если следовать этой последней рекомендации, выборка получится абсолютно случайной, но, по всей видимости, будет достигнуто приближение к желаемому результату.

Поскольку изменчивость определяется совместным действием наследственных факторов и факторов окружающей среды, выделение наиболее важного для систематики «наследственного компонента» можно провести только после сравнения изменчивости таксона в природе и в одинаковых, более или менее нейтральных к экологическим предпочтениям условиях. Поэтому наше исследование в некоторых случаях включает анализ изменчивости растений не только из природных популяций, но и выращенных в условиях тепличной культуры (см. главу III).

В начале исследования нужно проанализировать используемые признаки. Некоторые из них практически не влияют на общую картину изменчивости таксона. Кроме того, определенные признаки являются «лишними» в том смысле, что их значения практически полностью за-

висят от значений каких-то других признаков, и поэтому могут отрицательно влиять на результаты некоторых чувствительных к таким ситуациям методов, в частности, кластерного анализа. Поэтому статистический анализ должен начинаться с описания изменчивости по отдельным признакам (так называемая «описательная статистика») и анализа зависимостей между признаками (корреляционный анализ).

Последующий статистический анализ призван ответить на несколько вопросов: Различаются ли действительно формы, кажущиеся нам обособленными? Какова степень этих различий? Какие признаки лежат в основе этих различий? Какие закономерности наблюдаются в изменчивости этих форм?

Для каждой «критической группы», кроме перечисленных выше общих вопросов, встают и более частные вопросы, для решения которых также необходим аппарат математической статистики:

1. Группа *P. major* L. Насколько различаются между собой *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt? К какой из двух форм ближе *P. winteri* Wirtg.? Насколько важно для различения этих форм число семян в коробочке?
2. Группа *P. media* L. Как влияют экологические факторы на изменчивость этой группы? Каковы взаимоотношения между южными, тетраплоидными растениями и более северными, диплоидными?
3. Группа *P. maritima* L. Насколько отличаются от *P. maritima* L. s. str. *P. subpolaris* Andreev и *P. schrenkii* C. Koch? Можно ли сделать вывод о гибридном происхождении второго вида? Входит ли *P. salsa* Pall. в спектр изменчивости *P. maritima* L.?

4. Группа *P. lanceolata* L. Насколько различия в опушении различных форм связаны с географическим распространением?

Ниже излагаются результаты наших исследований изменчивости видов «критических групп» *Plantaginaceae*.

## V.1. Группа *Plantago major* L.

Исследовали данные по 157 образцам, принадлежащим к «критической группе» *P. major*. Большинство образцов было собрано в местах массовых сборов или в теплице (см. главу III и список образцов в Приложении), некоторые исследовали непосредственно на месте произрастания, другие же были получены из различных гербариев. К последним относится прежде всего лектотип *P. uliginosa* (LE), а также образцы близких к *P. major* восточноазиатских видов (см. ниже).

### V.1.1. Анализ признаков

Для статистического анализа первоначально было выбрано 19 признаков (см. сравнительную таблицу в конце раздела). Кроме того, были добавлены два признака, являющиеся отношениями между уже измеренными: соотношение длины колоса и длины стрелки, а также показатель яйцевидности листа (отношение положения наибольшей ширины листа к длине пластинки листа). Необходимость добавления подобных признаков вызвана тем, что рост многих частей растения является аллометрическим. R. Goodwin (1949) показал, что размер брактеей у *P. aristata*

Місх. связан с размером колоса по известной формуле аллометрического роста:  $y = bx^k$ , где  $x$  — размер главной части;  $y$  — размер подчиненной части; а  $b$  и  $k$  — константы, отражающие отношение скоростей роста указанных органов. Для нашего исследования наиболее важными представляются значения этих констант, а не абсолютные размеры органов. Поэтому нами и были введены признаки, представляющие собой отношения размеров других органов.

Для всех этих признаков было вычислено среднее значение и стандартное отклонение (см. Приложение<sup>1</sup>, табл. П4.1). Как видно из таблицы, изменчивость достаточно велика, поэтому нет оснований исключать какие-либо признаки из дальнейшего рассмотрения.

Были отобраны такие пары признаков, значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена  $R$  для которых превышают по абсолютной величине 0,55 (табл. П4.2). Во всех этих случаях уровень значимости оказался менее 0,05, что говорит о высокой статистической достоверности вычисленных коэффициентов связи между признаками. Как видно из таблицы, по крайней мере один признак является «излишним». Это признак длины листа (LEN\_LF), который сильно ( $R > 0,8$ ) связан с тремя другими признаками (длиной черешка — LEN\_PET, шириной листа — WIDTH\_LF и положением наибольшей ширины листа — MAXIMUM). Отсюда следует, что признак длины листа не несет значимой дополнительной информации.

Кроме этого, были изучены две небольшие выборки. Одна из них (15 измерений) содержит данные об изменчивости числа семян в коробочке

---

<sup>1</sup>В дальнейшем все статистические таблицы, кроме итоговых, помещаются в Приложении.

*P. major* s. str. в зависимости от положения коробочки в колосе. Вычисления показали отсутствие значимых корреляций положения коробочки как с числом, так и с размером семян в ней (на уровне  $< 0,05$ ). Другая выборка (14 измерений) содержала данные об изменчивости некоторых признаков у *P. major* s. str. в зависимости от высоты травяного покрова (0–35 см) и удаленности от берега водоема (15–150 см). Оказалось, что корреляции между типом стрелки, числом стрелок и упомянутыми характеристиками не являются значимыми на уровне  $< 0,05$ .

**V.1.2. Изучение изменчивости *P. major* s. str.,  
*P. uliginosa* F. W. Schmidt и *P. winteri* Wirtg.**

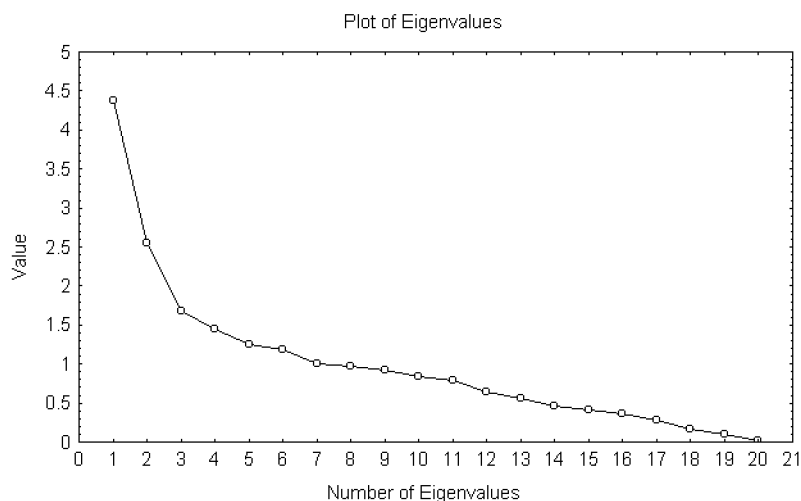


Рис. 14. График собственных значений факторов (*P. major* L. s.l.)

Обработке методом факторного анализа подверглась вся совокупность имеющихся у нас данных по *P. major* s.l., а также по некоторым близким видам. Вначале было выделено 5 основных факторов, но

после изучения графика собственных значений («долей» каждого фактора в общем рассеянии) факторов (или «scree-plot»; см. рис. 14) оставлено только 3 первых фактора, поскольку точка перегиба на графике находится вблизи этого числа (Кулаичев, 1996). Затем были подсчитаны факторные нагрузки и произведено вращение факторных осей методом «варимакс» с целью оптимизации факторных нагрузок на каждый признак. Итоговая таблица нагрузок (П4.3) обсуждается ниже.

Другим результатом анализа было получение графика (рис. 15), отражающего распределение изученных объектов на плоскости первых двух факторов, которые занимают максимальную долю в общем рассеянии данных. График ясно показывает, что эти факторы разделяют популяции, предварительно определенные нами как *P. uliginosa* F. W. Schmidt (бассейн р. Оки, окрестности г. Крымска и г. Оренбурга) и *P. major* s. str. (Карелия, Псковская и Тверская обл.). Популяции с побережья Балтийского моря, определенные как *P. winteri* Wirtg., занимают до некоторой степени промежуточное положение.

Если же проанализировать график распределения на плоскости второго и третьего фактора (см. рис. 16), то видно, что распределение образцов *P. winteri* Wirtg. вполне укладываются в спектр изменчивости *P. uliginosa*. Кроме того, необходимо учесть, что число зрелых семян у растений с побережья Балтийского моря не соответствует числу семян (5–8 против 11–18, см. главу IV), тогда как первые два основных фактора имеют значительную нагрузку на признак NUM\_SEED (число семян). В обоих случаях максимальное разделение видов идет по фактору 2, максимальные нагрузки на который имеют признаки формы коробочки,

числа и длины семян.

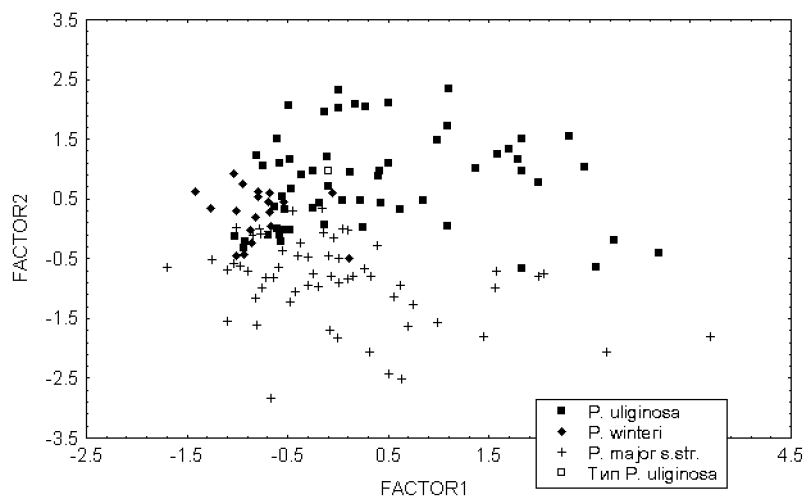


Рис. 15. Распределение образцов на плоскости первых факторов (*P. major* L. s.l.)

Таким образом, мы получили подтверждение того, что разнообразие *P. major* s.l. складывается из двух основных компонент, принимаемых нами в качестве особых видов — *P. major* s.str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt.

Дискриминантный анализ данной группы подтверждает вышеприведенное заключение. С вероятностью более 95% все исследованные объекты были отнесены к одному из двух видов, причем подтвердились все наши заключения, сделанные на основе факторного анализа. Все образцы с побережья Балтийского моря, предварительно отнесенные к группе *P. uliginosa*, в результате анализа с большой вероятностью были оставлены в этой группе (табл. П4.4). Таким образом, еще раз подтверждается наше заключение о сильных различиях между обоими видами, относимыми к данной «критической группе». Признакам приписаны разные

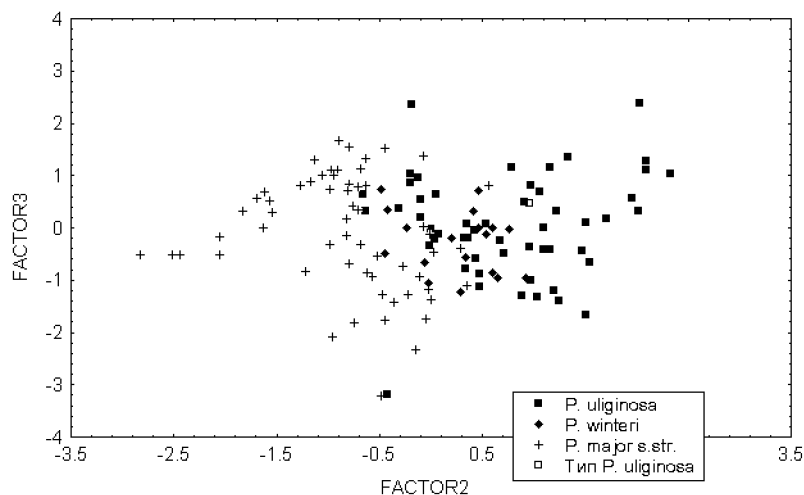


Рис. 16. Распределение образцов на плоскости последних факторов (*P. major* L. s.l.)

дискриминационные коэффициенты (табл. П4.5), отличие между которыми отражает значимость признака в данной классификации и может использоваться для выяснения сравнительного веса признаков.

В результате проведенных вычислений выяснилось, что существуют признаки, в каждом случае обладающие наибольшими факторными нагрузками и разностью между дискриминационными коэффициентами (табл. П4.3 и П4.5). Эти признаки, по всей видимости, и являются наиболее таксономически значимыми. Таких признаков не более 10 (можно уменьшить их число за счет исключения сильно коррелирующих признаков размера листа): TEETH, WIDTH\_LF, LEN\_PET, MAXIMUM, TYP\_SCAP, LEN\_SPIK, CIR\_CAPS, NUM\_SEED, LEN\_SEED, NLEAF. Разница в средних значениях всех признаков отражена на рис. 17. Очень показательны также гистограммы, на которых сравнивается распределение образцов, относимых нами к *P. major* s.str. и *P. uliginosa*



(рис. 17–19). Хорошо видно, что распределения значений этих признаков у сравниваемых видов сильно различаются.

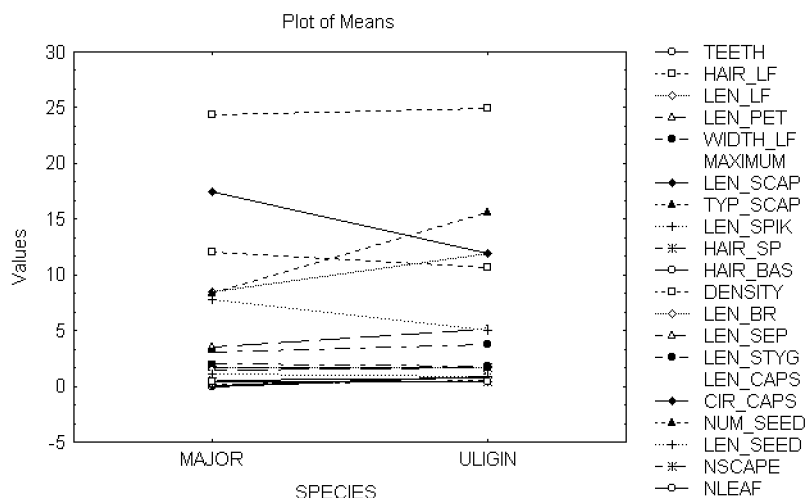


Рис. 17. Разница в средних значениях признаков у *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt

Кластерный анализ использовался нами, чтобы уточнить сделанные выводы, проанализировать результаты культивирования различных видов в теплице, а также выяснить отношения между «нашими» видами из этой группы и близкими восточноазиатскими и североамериканским видами. Результаты сравнения образцов из различных популяций приведены на рис. 21. Замечательно, что образцы, культивировавшиеся в теплице из семян, собранных соответственно в Молдино (Тверская обл., предварительно отнесены к *P. major* s. str.) и в Пуцино (Московская обл., бассейн р. Оки, предварительно отнесены к *P. uliginosa*) «присоединились» к соответствующим группам. Таким образом, можно считать доказанным, что при культивировании в однородных условиях видовые различия сохраняются (см. также фотографии 1–2 в Приложении). Описанный В. Л. Комаровым (1930) с Камчатки *P. fonticula* Kom. относится

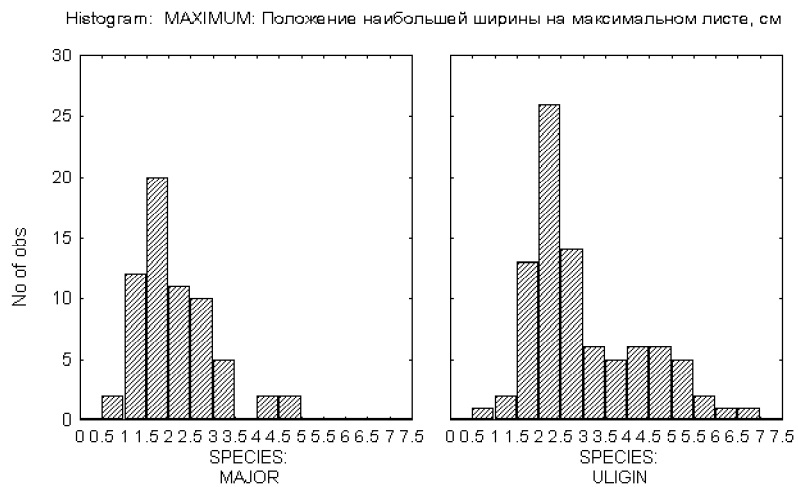


Рис. 18. Распределение значений признака положения наибольшей ширины листа у *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt

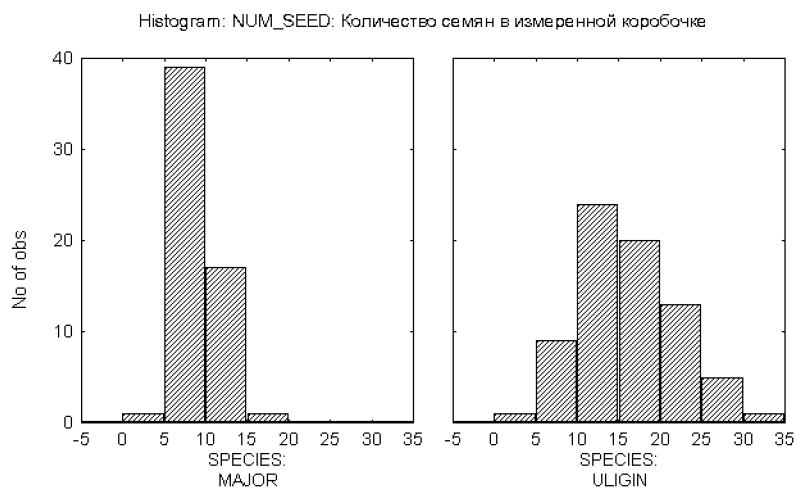


Рис. 19. Распределение значений признака числа семян в коробочке у *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt

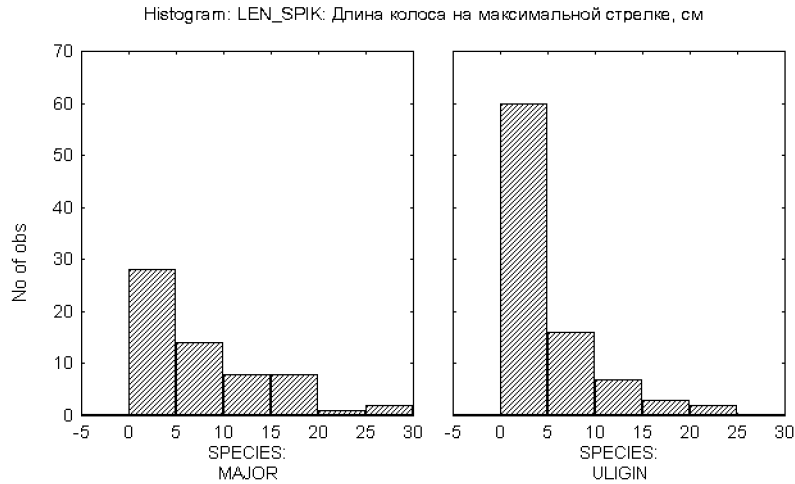


Рис. 20. Распределение значений признака длины колоса у *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt

на этой схеме к группе *P. major* L. s. str. (как и предполагал Ю. С. Григорьев, 1958).

Сравнение «наших» видов с близкими (относимыми Pilger (1937) к секции *Polyneuron* Desne. (= *Plantago*)) восточноазиатскими *P. asiatica* L., *P. erosa* Wall., *P. taquetii* Leveille и североамериканским *P. rugelii* Desne. (использован гербарный материал из LE, включающий по несколько (2–3) образцов каждого вида) по тем же признакам показывает, что самым «далеким» в данной группе является *P. rugelii* Desne., а наши виды образуют единую группу, причем *P. winteri* Wirtg. группируется с *P. uliginosa* (рис. 22). Эти результаты согласуются с теми, которые мы получили, анализируя ультраскульптуру поверхности семян видов секции *Plantago*. Любопытно, что корейский *P. taquetii* Leveille настолько слабо отличается от *P. asiatica* L., что можно поставить под сомнение его видовой ранг, хотя окончательное решение этого вопроса требует дополнительных исследований.

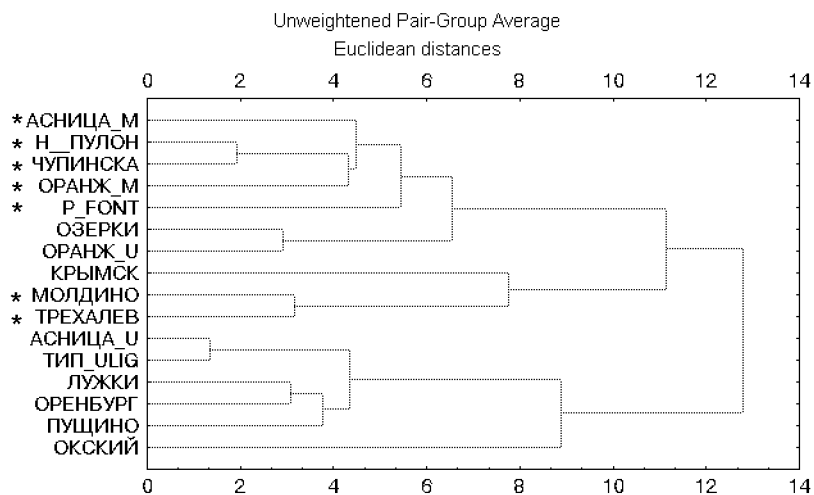


Рис. 21. Результаты классификации образцов из различных популяций. Звездочкой отмечены популяции *P. major* L. s. str.

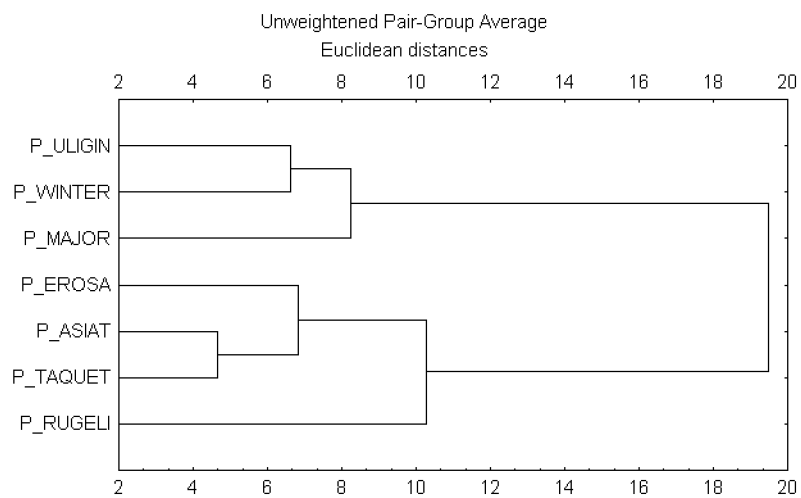


Рис. 22. Результаты классификации образцов, принадлежащих к различным видам, близким к *P. major* L.

Итогом нашего исследования может служить сравнительная таблица для *P. major* s. str. и *P. uliginosa*, в которой указаны среднее значение (для количественных признаков) или наиболее распространенное значение (для ранговых признаков), а также интервал изменчивости, ограниченный верхним и нижним квартилями. Наши данные хорошо согласуются с многочисленными работами, в которых также использовался статистический анализ признаков для «критической группы» *P. major* s. l. (Koch, 1928; Warwick, McNeil, 1982; Mølgaard, 1976; Pěnková, 1986)

Приведенная ниже таблица дополняет приведенную в главе IV сравнительную таблицу видов, поскольку, во-первых, содержит размерные признаки, а во-вторых, отражает изменчивость внутри «критической группы» (см. также главу VI). Названия признаков, в наибольшей степени различающих данные виды, выделены жирным шрифтом.

Таблица 5.1.

Признак	Значение признака	<i>P. major</i> , <i>N</i> = 64	<i>P. uliginosa</i> , <i>N</i> = 88
<b>TEETH</b>	Наличие крупных зубцов у основания листа	нет	чаще есть
HAIR_LF	Индекс опушения листа (количество волосков на 1 мм <sup>2</sup> )	12(2–15)	11(1–20)
<b>LEN_LF</b>	Длина наиболее крупного (наибольшего) листа с черешком, см	8,4(5,1–9,3)	12,0(7,4–16,0)
<b>LEN_PET</b>	Длина черешка наибольшего листа, см	3,5(2,0–4,0)	5,1(2,3–6,9)
<b>WIDTH_LF</b>	Ширина наибольшего листа, см	3,1(1,8–3,7)	3,8(2,2–4,8)
<b>MAXIMUM</b>	Положение наибольшей ширины на листе, см	2,1(1,5–2,7)	2,9(2,1–3,9)

(продолжение таблицы 5.1.)

Признак	Значение признака	<i>P. major</i>	<i>P. uliginosa</i>
LEN_SCAP	Длина наиболее крупной (наибольшей) стрелки, см	17,4(7,5–22,5)	11,9(5,7–15,8)
TYP_SCAP	Показатель направления стрелки <sup>2</sup>	3, 2	1, 2
LEN_SPIK	Длина колоса на наибольшей стрелке, см	7,8(2,5–11,4)	5,0(2,2–5,9)
HAIR_SP	Опушение под колосом <sup>3</sup>	0, 1, 2	0, 1, 2
HAIR_BAS	Опушение у основания стрелки (то же)	0, 1, 2	0, 1, 2
DENSITY	Густота расположения цветков, штук/см	24(19–25)	25(19–29)
LEN_BR	Длина брактей у среднего цветка, мм	1,6(1,2–2,0)	1,7(1,5–2,0)

<sup>2</sup>1 — прижатая к субстрату; 2 — изогнутая; 3 — прямая.

<sup>3</sup>0 — нет, 1 — прижатое; 2 — отстоящее.

(продолжение таблицы 5.1.)

Признак	Значение признака	<i>P. major</i>	<i>P. uliginosa</i>
LEN_SEP	Длина одного из передних чашелистиков, мм	1,6(1,5–1,9)	1,7(1,5–2,0)
LEN_STYG	Длина рыльца у среднего цветка, мм	2,1(1,8–2,4)	1,9(1,5–2,2)
LEN_CAPS	Длина зрелой коробочки у среднего цветка, мм	2,6(2,2–3,0)	2,8(2,5–3,0)
CIR_CAPS	Показатель округлости коробочки	коническая	округлая
NUM_SEED	Число семян в измеренной коробочке, штук	8(6–10)	16(11–20)
LEN_SEED	Длина семени в измеренной коробочке, мм	1,1(0,9–1,2)	0,9(0,8–1,0)
NSCAPE	Отношение длина колоса к длине всей стрелки	0,4(0,3–0,5)	0,4(0,3–0,5)



(продолжение таблицы 5.1.)

Признак	Значение признака	<i>P. major</i>	<i>P. uliginosa</i>
<b>NLEAF</b>	Отношение положения наибольшей ширины листа к длине пластинки	0,5(0,4–0,5)	0,4(0,4–0,5)

## V.2. Группа *Plantago media* L.

Работа с этой «критической группой» строилась на анализе данных о 154 образцах, принадлежащих к группе *P. media* s.l. Образцы собирали как в природе (в основном это массовые сборы), так и в теплице (см. главу III и список образцов в Приложении). Эти образцы предварительно определяли и как *P. media* L. s.str., и как *P. urvillei* Opiz<sup>4</sup>. Данные об экологической изменчивости собирали непосредственно в природе (окр. дер. Полукарпово, Удомельский район Тверской обл.) — всего собраны данные о 66 образцах. Наконец, данные об изменчивости некоторых признаков опушения получены с 54 образцов из той же группы, для которой получена основная часть данных.

---

<sup>4</sup>Или как *P. stepposa* Kurgian. В этой главе мы будем придерживаться первого названия.

### V.2.1. Анализ признаков

Для статистического анализа основных данных нами было выбрано 17 признаков, и кроме того, один (NSCAPE) получен комбинацией уже измеренных признаков (см. ниже сравнительную таблицу). Поскольку, как уже говорилось выше, зависимость между размерами главных и подчиненных частей у подорожников, скорее всего, описывается степенной функцией, в данном случае мы вычисляли обратный натуральный логарифм отношения длины колоса к длине всей цветочной стрелки.

Для всех количественных признаков вычислены средние значения и стандартное отклонение (см. табл. П4.6). Анализ этих величин показывает, что все признаки обладают достаточной изменчивостью для того, чтобы использовать их в дальнейшей работе. Однако признак густоты расположения цветков (DENSITY) измерен всего в 6 случаях, что затрудняет его дальнейшее использование в работе, особенно в анализе корреляций и в дискриминантном анализе. Были вычислены также коэффициенты ранговой корреляции Спирмена  $R$ . Всего в таблице П4.7 приведено 15 коэффициентов, абсолютные значения которых превышают 0,55. Однако статистически значимыми на уровне  $p < 0,05$  являются только 9 из них. Среди последних имеется две «тройки» признаков, коррелирующих друг с другом. Они составлены признаками длины листа (LEN\_LF), ширины листа (WIDTH\_LF), длины черешка листа (LEN\_PET) и длины цветочной стрелки (LEN\_SCAP). Однако мы не стали исключать ни один из этих признаков из дальнейших расчетов, так как коэффициенты  $R$  в каждой «тройке», как правило, не превышают 0,7.

### V.2.2. Морфологическая изменчивость *P. media* L.

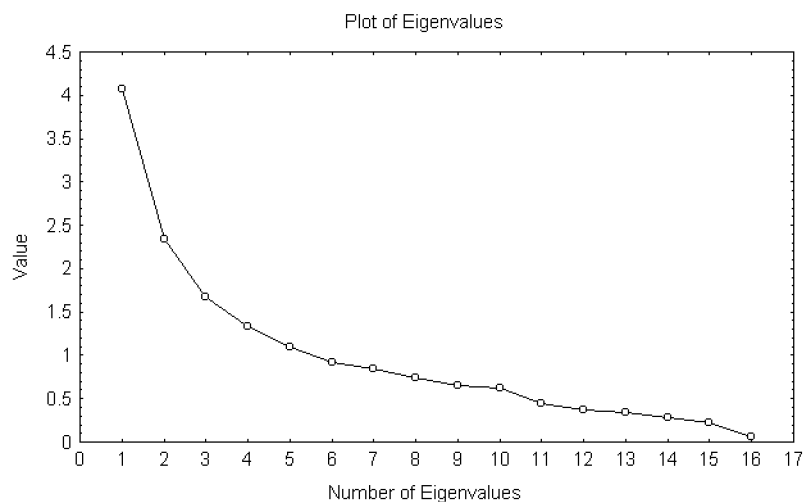


Рис. 23. График собственных значений факторов (*P. media* L. s.l.)

Для изучения изменчивости группы мы использовали методы факторного анализа. Было выделено 3 фактора, поскольку точка перегиба на графике собственных значений факторов (см. выше) находится около этого значения (рис. 23). Анализ распределения образцов из различных популяций на плоскости первых двух и последних двух факторов (рис. 24 и 25) показывает, что, если следовать наиболее распространенным определительным ключам (Горшкова, 1964; Скворцов, 1966; Цвелев, 1981), нельзя визуальнo разделить группы, содержащие только *P. media* s. str. и *P. urvillei*. Те образцы, которые мы, следуя этим ключам, должны были бы без колебаний отнести ко второму виду (на графике обозначены «?urvillei (2n)» и «media (4n)»), нельзя сколько-нибудь отграничить от остальных образцов, как промежуточных по габитусу (обозначены «media/urvillei (2n)»), так и от типичных *P. media* s. str. (обозначены «media s. str. (2n)»).

Таким образом, факторный анализ показывает явную недостаточность, если не ошибочность принятого в литературе способа разделения *P. media* s.l. на виды (или подвиды). С другой стороны, видно, что диплоидные и тетраплоидные образцы *P. media* s.l. более или менее разделяются на обоих полученных графиках. Здесь необходимо учесть, что признак пloidности не входил в число исходных признаков, и поэтому такое распределение образцов можно считать очень показательным, хотя различие между группами в данном случае и хуже, чем между *P. major* s.str. и *P. uliginosa* (см. выше). Таким образом, факторный анализ SVIDетельствует о том, что если внутри *P. media* s.l. и есть какое-то различие, то оно соответствует различиям между двумя хромосомными расами, диплоидной и тетраплоидной. Сходные с нашими в отношении признаков, составляющих разные факторы, результаты были получены и исследователями, занимавшимися изучением хромосомного полиморфизма у *P. media* s.l. в Западной Европе (Rahn, 1954, 1957; Plantago... , 1992; см. также главу IV).

Поэтому для дискриминантного анализа нами была использована в качестве предварительной классификация не на *P. media* s.str. и *P. urvillei*, а на растения, принадлежащие либо к диплоидной, либо к тетраплоидной хромосомной расе. Относительно некоторых сборов мы не имели собственных данных о хромосомных числах и проставили их, исходя из работы Земсковой (1977). Результаты анализа с вероятностью более 90% подтвердили общий принцип нашей предварительной классификации. Некоторые несоответствия наблюдались только для образцов из Недвиговки (Ростовская обл., 4n), но и в этом случае общая вероят-

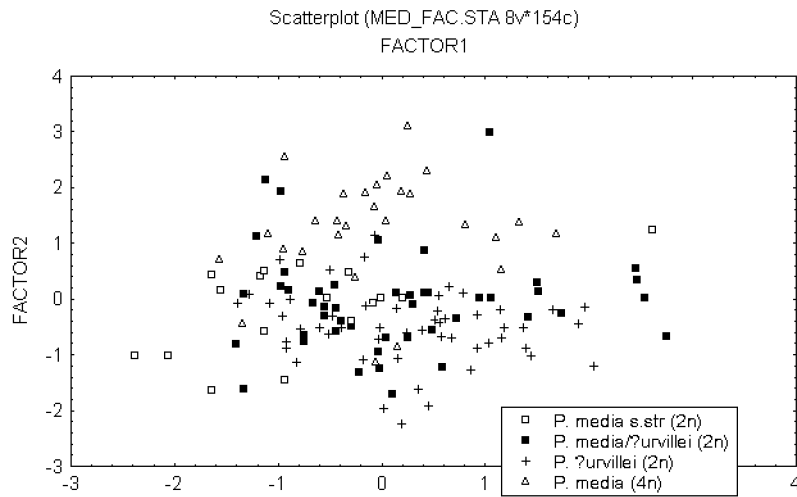


Рис. 24. Распределение образцов на плоскости первых факторов (*P. media* L. s.l.)

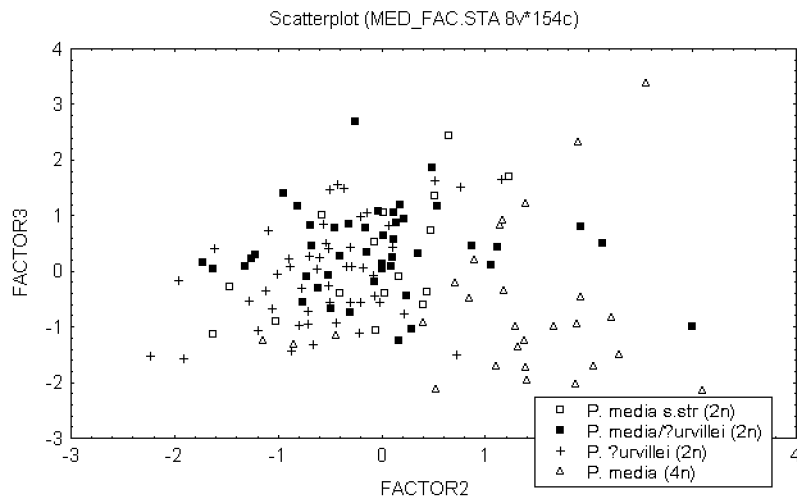


Рис. 25. Распределение образцов на плоскости последних факторов (*P. media* L. s.l.)

ность превышала 80% (табл. П4.9). Дискриминантный анализ позволил лучше разделить эти группы, чем факторный (см. рис. 26), хотя и здесь имеются явные «выбросы» данных.

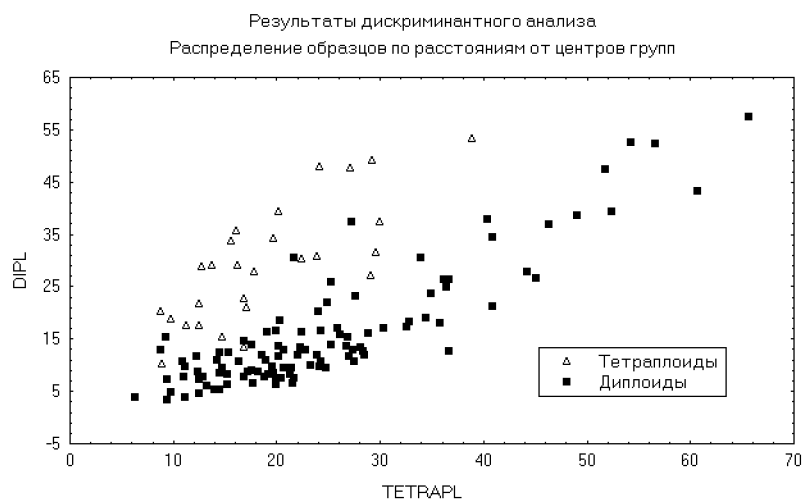


Рис. 26. Распределение образцов на плоскости расстояний от центров групп (*P. media* L. s.l.)

Были исследованы также растения, которые культивировали в теплице. Результаты факторного и дискриминантного анализа признаков этих растений подтвердили наши выводы: не представляется возможным различить растения выросшие из семян, собранных с подорожников, определенных по наиболее распространенным определительным ключам (см. выше) как «*P. media* L. s. str.» и «*P. urvillei* Opiz»; но вполне возможно различить растения, выросшие из семян подорожников с диплоидным и тетраплоидным наборами хромосом. Таким образом, признаки, различающие диплоидную и тетраплоидную расы, сохраняют свое значение и при культивировании в однородных условиях (см. также фотографии 3–4 в Приложении).

### V.2.3. Экологическая изменчивость признаков *P. media* L. s. l.

Для того, чтобы выяснить, насколько различные признаки *P. media* s. l. зависят от экологической обстановки, мы измерили в природе (окр. дер. Полукарпово Удомельского р-на Тверской обл.) значения различных признаков у растений, выбранных таким образом, чтобы изменялась высота места наблюдения над уровнем воды в близко расположенном оз. Молдино. Кроме этого, измеряли среднюю максимальную высоту травяного покрова, образованного преимущественно злаками и сложноцветными. Среди признаков подорожника фигурировали, в частности, угол наклона листа по отношению к почве (этот признак часто используется в определении, но редко сохраняется при гербаризации) и направление цветочной стрелки (прямая, значительно или незначительно изогнутая в основании). Для вычисления зависимостей применялся обычный (линейный) коэффициент корреляции Пирсона  $r$ , поскольку, хотя признаки и не имеют выраженного нормального распределения, при объеме выборки свыше 50 наблюдений вполне возможно вычислять статистическую значимость этого коэффициента лишь с небольшими ошибками (STATISTICA... , 1993).

Оказалось (табл. П4.11), что особенно сильно связаны с высотой над уровнем озера признаки длины листа и длины цветочной стрелки ( $r \approx 0,5$  с уровнем значимости  $p < 0,05$ ). С высотой травяного покрова связь еще сильнее. Признаки угла наклона листа, длины листа, длины черешка, длины соцветия и длины колоса сильно положительно ( $r > 0,55$  с уровнем значимости  $p < 0,05$ ) связаны с этой характеристикой. Инте-

ресно заметить, что признаки направления цветочной стрелки, длины волосков и обратный натуральный логарифм отношения длины колоса к длине цветочной стрелки не обнаруживают такой зависимости. Отсюда следует ценность этих последних признаков для систематики *P. media* s.l.

Е. Р. Войцеховская (1995) показала, что, в противоположность большинству травянистых многолетников, биомасса, размер листьев, а также число генеративных побегов у *P. media* s.l. возрастают при увеличении степени загрязнения воздуха. Возможно, таким образом *P. media* отвечает и на другие стрессовые ситуации. Тогда возрастание размеров листьев и цветоносов при затенении объясняется этой характерной особенностью «поведения» данного вида.

В этой связи уместно упомянуть еще об одном признаке, использовавшемся для различения *P. media* s.str. и *P. urvillei* Opiz. Это — ширина средней жилки, измеренная вместе с волосками (Скворцов, 1966). Анализ 54 образцов (из Тверской, Московской и Ростовской обл.) показал, что этот признак не позволяет отличить традиционно относившиеся ко второму виду образцы из Лужков (Московская обл.) от «типичных» *P. media* s.str. из Тверской обл. Однако этот признак вполне пригоден для различения диплоидных и тетраплоидных растений *P. media* s.l. (последние представлены в этом исследовании образцами из Ростовской обл.). Анализ средних значений этого признака говорит о серьезных различиях между формами с разной ploидностью (рис.27). Эти различия для признака ширины центральной жилки вместе с волосками значительно выше, чем для признаков ширины центральной жилки и длины



волосков по отдельности. Таким образом, этот признак может служить диагностическим.

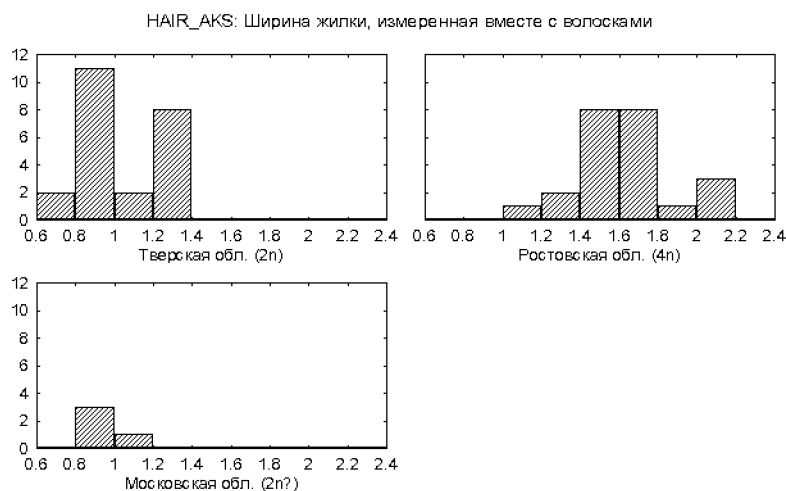


Рис. 27. Распределение значений признака ширины центральной жилки вместе с волосками у растений различных популяций *P. media* L. s. l.

Анализ факторных нагрузок (табл. П4.8) и дискриминантных коэффициентов (табл. П4.10) показывает, что наиболее значимыми для классификации данной группы являются, во-первых, вегетативные признаки размеров листа и длины соцветия (LEN\_LF LEN\_PET, WIDTH\_LF, LEN\_SCAP)<sup>5</sup>. Они имеют значительную нагрузку на первый фактор. Однако их высокая экологическая изменчивость (за исключением не изучавшегося в этом отношении WIDTH\_LF) не позволяет нам придавать этим признакам высокое таксономическое значение. Ко второй группе относятся размерные признаки частей цветка (LEN\_SEP, LEN\_PETL, LEN\_CAPS, LEN\_BR, LEN\_SEED), имеющие высокую нагрузку на второй фактор. Высокую нагрузку на третий фактор имеют признаки длины соцветия (LEN\_SPIK) и числа семян в коробочке (NUM\_SEED).

<sup>5</sup>Расшифровку обозначений см. ниже, в итоговой сравнительной таблице.

Дискриминантный анализ добавляет к этому перечню также признак длины волосков (HAIRS). Следовательно, наиболее пригодны для классификации *P. media* s.l. десять признаков: LEN\_SEP, LEN\_PETL, LEN\_CAPS, LEN\_BR, LEN\_SEED, LEN\_SPIK, NUM\_SEED и HAIRS.

Таким образом, изучение группы *P. media* s.l. показывает, что ее можно разделить на диплоидную и тетраплоидную хромосомные расы. Эти расы, скорее всего, не заслуживают видového ранга, поскольку границы между ними менее резко очерчены, чем, скажем, между *P. major* s.str. и *P. uliginosa*. Признаки, на которых должно базироваться различение этих рас, выявлены нами в результате факторного и дискриминантного анализа. Ниже приводится сравнительная таблица, в которой указаны среднее значение и размах (минимум и максимум<sup>6</sup>) для каждого признака (см. также главу VI); соотносительные признаки даны в абсолютном, а не в логарифмическом выражении. Названия признаков, в наибольшей степени различающих данные расы (в том числе по результатам факторного и дискриминантного анализа), выделены жирным шрифтом.

---

<sup>6</sup>Поскольку изменчивость *P. media* s.l. в целом ниже изменчивости *P. major* s.l., мы вместо квартилей указываем минимальное и максимальное значение.

Таблица 5.2.

Признак	Значение признака	Диплоиды, $N = 126$	Тетраплоиды, $N = 28$
<b>HAIRS</b>	Средняя максимальная длина волосков по краю листа, мм	0,6(0,4–0,8)	0,8(0,4–1,4)
VEINS	Число жилок на наибольшем листе	6(3–8)	6(5–8)
TEETH	Регулярная зубчатость листа <sup>7</sup>	0, 1, 2	0
LEN_LF	Длина наибольшего листа с черешком, см	15,2(2,4–42,9)	16,0(4,6–29,6)
LEN_PET	Длина черешка наибольшего листа <sup>8</sup> , см	3,7(0,3–15,5)	4,9(0,6–12,8)
<b>WIDTH_LF</b>	Ширина наибольшего листа, см	3,9(0,9–11,3)	3,4(1,1–5,0)
LEN_SCAP	Длина наибольшей стрелки, см	44,4(9,8–83,7)	39,0(16,7–79,9)

<sup>7</sup>0 — отсутствует, 1 — мелкие, 2 — крупные зубцы.

<sup>8</sup>От основания листа и до места, где ширина зеленых частей больше ширины жилок.

(продолжение таблицы 5.2.)

Признак	Значение признака	Диплоиды	Тетраплоиды
LEN_SPIK	Длина зрелого колоса на наибольшей стрелке, см	5,8(0,7–16,7)	7,0(1,2–18,7)
TYPE_SCAP	Показатель направления стрелки <sup>9</sup>	0, 1, 2	0, 1
DENSITY	Число цветков в середине колоса, штук/см	...	33(29–38)
<b>LEN_BR</b>	Длина брактей у одного из средних цветков, мм	1,8(0,7–2,8)	2,2(1,5–3,2)
LEN_SEP	Длина чашелистиков у одного из средних цветков, мм	1,8(1,1–2,5)	2,1(1,2–2,8)
LEN_PETL	Длина отгиба лепестков у одного из средних цветков, мм	1,4(1,0–2,6)	1,7(1,2–2,1)

<sup>9</sup>0 — прямая, 1 — изогнутая в основании, 2 — дугообразная.

(продолжение таблицы 5.2.)

Признак	Значение признака	Диплоиды	Тетраплоиды
<b>LEN_CAPS</b>	Длина зрелой коробочки у одного из средних цветков, мм	2,5(1,1–3,5)	2,9(2,0–3,5)
<b>NUM_SEED</b>	Число семян в измеренной коробочке	4(1–7)	3(1–6)
<b>LEN_SEED</b>	Длина семени в измеренной коробочке, мм	1,2(0,7–2,1)	1,4(1,0–2,0)
<b>NSCAPE</b>	Отношение длины колоса к длине всей стрелки	0,1(0,03–0,3)	0,2(0,1–0,7)
<b>HAIR_AKS</b>	Ширина средней жилки, измеренная вместе с волосками <sup>10</sup> , мм	1,1(0,8–1,4)	1,6(1,2–2,1)

<sup>10</sup>Измерена на половине длины наибольшего листа.

### V.3. Группа *Plantago maritima* L.

Анализировали данные о 134 образцах, относящихся к данной «критической группе» видов. Наши сборы (с побережий Балтийского и Белого морей) составили лишь около 1/2 исследованного материала, другая половина образцов изучалась в основном в гербарных хранилищах или по ксерокопиям гербарных листов. В этой связи многие признаки, в особенности признаки генеративных органов, содержали значительное число пропущенных значений. С другой стороны, мы имели возможность исследовать типовой материал *P. salsa*, *P. schrenkii* и *P. subpolaris*. Кроме того, мы сопоставляли наши виды с некоторыми зарубежными подорожниками (гербарные образцы получены из LE) — представителями *P. alpina* (Пиренеи, 7 экз.) и *P. borealis* (Гренландия, 4 экз.). Наконец, были использованы данные по исследованным нами образцам *P. eocoronopus* Pilger (Вост. Казахстан — Шипунов, 1996а; Ирак, Иран), относительно статуса которого существуют серьезные разногласия в литературе (Pilger, 1937; Patzak, Reichinger, 1965).

#### V.3.1. Анализ признаков

Для анализа было взято 22 признака (больше, чем в какой-либо другой группе, поскольку систематика исследуемых видов весьма запутана и в литературе для их различения используют самые разные признаки). Из два (NSCAPE и NSHAPE) были вычислены на основании измерений других признаков.

Анализ средних значений и стандартного отклонения (табл. П4.12), а также числа исследованных по каждому признаку образцов показы-

вает, что признак HAIRS (длина волосков, расположенных в основании листьев) измерен всего 4 раза и поэтому не может использоваться в дальнейшей работе.

Анализ коэффициентов корреляции  $R$  Спирмена (табл. П4.13) указывает на обилие корреляций между признаками генеративных органов (в отличие от предыдущих двух групп). Выделяется «четверка» признаков с высокими коэффициентами взаимной корреляции — это признаки формы соцветия (NSHAPE), длины соцветия (LEN\_SCAP), длины колоса (LEN\_SPIK) и длины листа (LEN\_LF). Признак формы соцветия мы исключили из дальнейшей обработки методом кластерного анализа, поскольку коэффициенты корреляции этого признака с остальными тремя максимальны (приближаются к 0,8).

### **V.3.2. Изучение изменчивости *P. maritima* L. s.l.**

Факторный анализ позволил выделить три фактора, которые образованы комбинацией наиболее значимых признаков. Однако, несмотря на то, что точка перегиба на графике собственных значений примерно соответствует трем значимым факторам, третий фактор на деле оказался «не способен» различить какие-либо группировки образцов. Поэтому все дальнейшее описание относится к двум первым факторам, первый из которых характеризует в основном размерные признаки листьев и соцветий, тогда как второй — признаки коробочки (см. табл. П4.14).

Анализ расположения данных на плоскости двух факторов (рис. 29 и 28) приводит нас к выводу, что образцы, часто описываемые как *P. salsa* (сборы из Добринки, Липецкая обл. и типовые образцы), не отграничены

сколькo-нибудь заметно от *P. maritima* s. str. Более серьезно отличие *P. subpolaris*, однако и в этом случае велик разброс данных (см. ниже результаты дискриминантного и кластерного анализа). Гораздо меньший разброс показывают данные по *P. schrenkii* (сборы из Чупинской губы и с острова Колгуев). Область их разброса полностью перекрывает значения для *P. borealis*, что вполне отвечает нашей точке зрения на идентичность этих двух видов. *P. alpina* не вполне отличается от последней группы, но следует учесть, что в исследование не был включен признак гетерофиллии (см. главу IV), отделяющий *P. alpina* от всех видов из родства *P. maritima*. Заметим, что расположение данных по *P. subpolaris* не является «промежуточным» между *P. schrenkii* и *P. maritima* s. str., что может говорить против гипотезы Л. А. Сергиенко (1977) о его гибридной природе.

Наконец, *P. eocoronopus* значительно отличается от всех указанных видов, что, по нашему мнению, подтверждает мнение о его самостоятельности.

Поскольку факторный анализ подтвердил некоторые наши предварительные гипотезы, для дискриминантного анализа была взята исходная классификация на 4 вида: *P. maritima*, *P. schrenkii*, *P. alpina* и *P. eocoronopus*. В связи с недостаточной представительностью многих признаков в дискриминантном анализе нам пришлось ограничиться шестью (хотя и весьма значимыми по результатам факторного анализа) количественными признаками (см. табл. П4.17). Мы специально не относили образцы, определявшиеся как *P. subpolaris*, *P. salsa* и *P. borealis* к какой-либо предварительной группе. В результате с вероятностью около



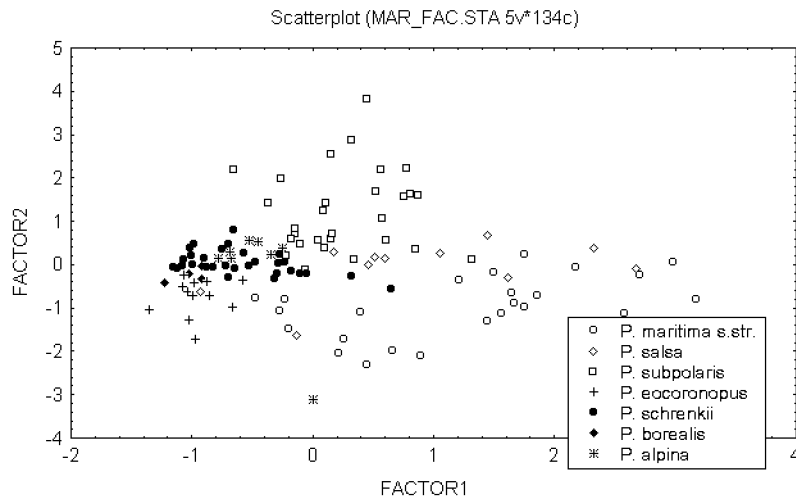


Рис. 28. Распределение образцов на плоскости первых факторов (группа *P. maritima*)

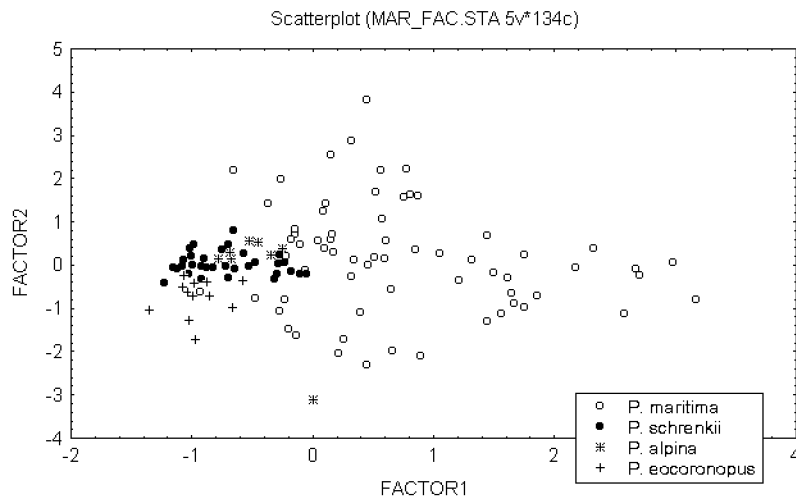


Рис. 29. Распределение образцов на плоскости первых факторов (группа *P. maritima*)

90% (см. табл. П4.15) эти образцы были отнесены соответственно к *P. maritima/schrenkii*, *P. maritima* и *P. schrenkii*. Подтвердилась также и предварительная классификация. Расстояние между центром группы *P. schrenkii* и *P. eocoronopus* оказалось выше, чем между первым видом и *P. maritima* (см. табл. П4.16). Таким образом, на основании наших данных можно говорить о том, *P. schrenkii* С. Koch. и *P. eocoronopus* Pilger представляют собой «хорошие» виды, тогда как для принятия видового ранга *P. salsa* и *P. borealis* не имеется достаточных оснований.

Менее ясную ситуацию с *P. subpolaris* может прояснить кластерный анализ. Мы группировали две выборки из наших данных: по четырем видам, часто принимаемым в литературе — *P. maritima* s. str., *P. salsa*, *P. subpolaris* и *P. schrenkii*; и по четырем принимаемым нами видам — *P. maritima*, *P. schrenkii*, *P. alpina* и *P. eocoronopus*. Результаты анализа изображены на рисунках 30 и 31. Видно, что анализ первой выборки говорит о большей близости *P. subpolaris* к *P. maritima* s. str., чем к *P. schrenkii*.

Если к тому же учесть сведения о существовании в различных частях ареала *P. maritima* (Южная Америка, Северная Америка — см. главу II) форм с крупными коробочками, а также то, что культивирование растений, выращенных из семян растений, относящихся к *P. maritima* s. str. (Балтийское море) и *P. subpolaris*, в однородных условиях также не позволило нам найти сколько-нибудь серьезно различающие их признаки (за исключением, может быть, более медленного роста последних — см. фотографию 5 в Приложении), можно с достаточной степенью уверенности говорить лишь о внутривидовом ранге образцов, относимых к этому

последнему виду.

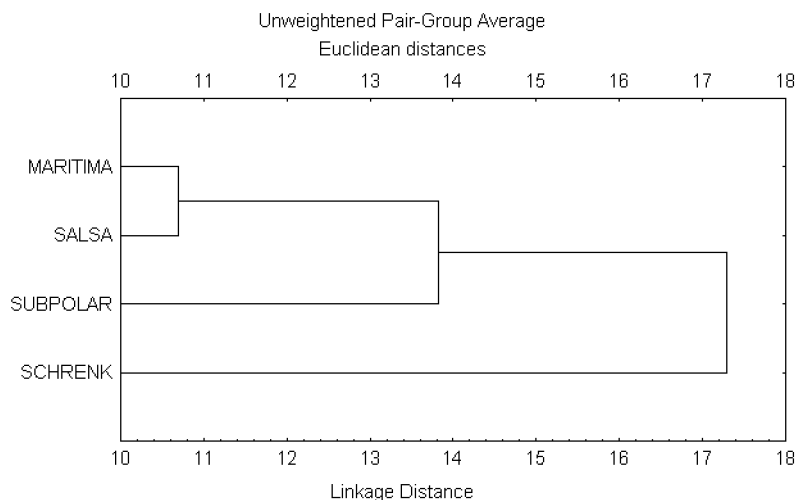


Рис. 30. Результаты классификации четырех принимаемых в литературе видов (группа *P. maritima*)

Анализ второй выборки позволяет сделать вывод о видовой самостоятельности *P. eocoronopus* и о значительной близости *P. alpina* и *P. schrenkii*, хотя для более полного выяснения взаимоотношений последних нужны дополнительные исследования.

Ниже приводится сравнительная таблица, в которой указаны среднее значение и размах (минимум и максимум) для всех признаков, за исключением тех, отсутствие данных по которым у двух из трех видов не позволяет использовать их как сравнительные. Названия признаков, в наибольшей степени различающих принимаемые нами виды (по результатам факторного и дискриминантного анализа), выделены жирным шрифтом.

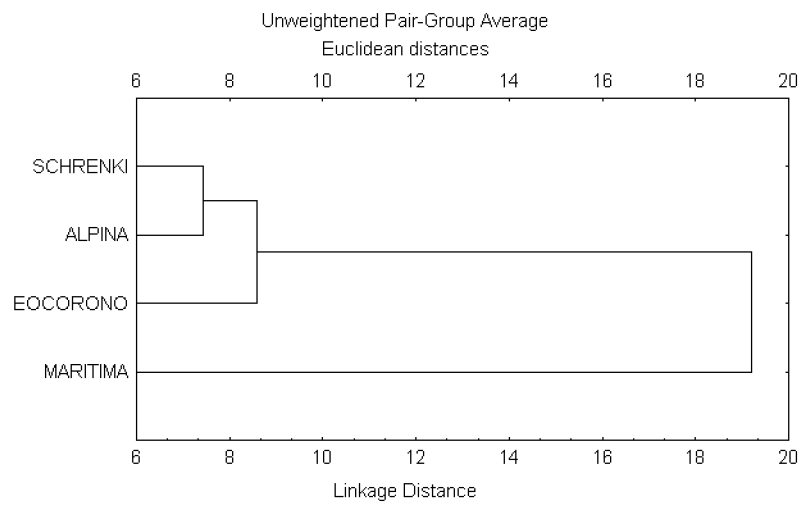


Рис. 31. Результаты классификации четырех принимаемых нами видов (группа *P. maritima*)

Таблица 5.3.

Признак	Значение признака	<i>P. maritima</i> , <i>N</i> = 68	<i>P. schrenkii</i> , <i>N</i> = 43	<i>P. eocoronopus</i> , <i>N</i> = 15
HAIR_BAS	Обилие опушения в основании растения <sup>11</sup>	0, 1	1, 0	2
NUM_SC	Число стрелок на растении	4,2(1,0–26,0)	3,4(1,0–9,0)	...
LEN_LF	Длина наибольшего листа, см	14,8(3,8–25,1)	5,3(1,7–9,5)	2,7(1,4–4,9)
WIDTH_LF	Ширина наибольшего листа, мм	2,7(0,8–5,8)	1,5(0,7–2,9)	1,4(0,7–2,5)
SPOTS	Наличие пятен на листьях	чаще нет	нет	нет
NUM_VEI	Число заметных жилок	2,8(1,0–5,0)	4,0(1,0–6,0)	...

<sup>11</sup>0 — практически отсутствует, 1 — слабое, 2 — обильное.

(продолжение таблицы 5.3.)

Признак	Значение признака	<i>P. maritima</i>	<i>P. schrenkii</i>	<i>P. eocoronopus</i>
UNEQ_VEI	Неравномерность распределения жилок по пластинке <sup>12</sup>	1, 0	0	0, 1
<b>LEN_SCAP</b>	Длина наибольшей стрелки, см	19,2(6,6–36,7)	8,6(1,8–14,7)	4,0(2,6–5,8)
<b>LEN_SPIK</b>	Длина колоса на наибольшей стрелке, см	3,6(1,1–9,1)	1,0(0,5–1,8)	1,4(0,8–2,1)
WID_SPIK	Максимальная ширина колоса на наибольшей стрелке, мм	5,1(3,0–8,0)	4,6(3,0–7,0)	3,3(1,8–4,9)

<sup>12</sup>0 —равномерно, 1 —неравномерно.

(продолжение таблицы 5.3.)

Признак	Значение признака	<i>P. maritima</i>	<i>P. schrenkii</i>	<i>P. eocoronopus</i>
DENSITY	Число цветков на 1 см посередине колоса	30(8–44)	30(24–38)	30(18–38)
LEN_BR	Длина брактей у среднего цветка, мм	2,3(1,0–3,5)	2,4(2,0–2,8)	1,7(1,0–2,1)
LEN_SEP	Длина одного из передних чашелистиков среднего цветка, мм	2,3(1,8–3,2)	...	1,9(1,7–2,0)
HAI_PETL	Опушение отгиба лепестков <sup>13</sup>	1, 2	1	1, 2

<sup>13</sup>0 — нет, 1 — одиночные длинные волоски у основания, 2 — короткие волоски по всей длине.

(продолжение таблицы 5.3.)

Признак	Значение признака	<i>P. maritima</i>	<i>P. schrenkii</i>	<i>P. eocoronopus</i>
<b>LEN_CAPS</b>	Длина зрелой коробочки среднего цветка, мм	3,7(2,1–5,2)	...	2,8(2,8–2,8)
<b>NUM_SEED</b>	Число семян в измеренной коробочке	2(1–3)	...	2
<b>LEN_SEED</b>	Длина семени в измеренной коробочке	2,2(1,2–3,0)	...	1,7(1,7–1,7)
<b>NSCAPE</b>	Отношение длины колоса к длине всей стрелки	0,2(0,1–0,3)	0,1(0,04–0,6)	0,3(0,2–0,5)
<b>NSHAPE</b>	Отношение длины колоса к ширине колоса	7,4(1,5–22,3)	2,2(0,7–4,5)	0,4(0,2–0,9)



## V.4. Группа *Plantago lanceolata* L.

Анализировали данные о 108 образцах, собранных в различных точках Европейской России. В отличие от предыдущих групп, все изученные растения были измерены по всем 11 признакам, поэтому пропущенные значения отсутствовали. Сборы производили так, чтобы иметь информацию об изменчивости признаков *P. lanceolata* с юга на север.

### V.4.1. Анализ признаков

Измерения производили по 11 признакам, причем 3 из них являются ранговыми (см. рис.9), а последний (форма колоса — «NSHAPE») вычислялся на основании других измерений. Анализ средних значений и стандартного отклонения (табл. П4.18) показывает, что все признаки вполне пригодны для дальнейшего анализа. Анализ коэффициентов корреляции *R* Спирмена (табл. П4.19) показывает, что между исследованными признаками относительно мало корреляций. Наибольшие значения коэффициента корреляции наблюдаются между признаками длины листа (LEN\_LF), длины колоса (LEN\_SPIK) и формы колоса (NSHAPE). Поэтому последний, как имеющий очень высокий коэффициент корреляции со вторым признаком, можно исключить из обработки чувствительными к таким ситуациям методами, например, кластерным анализом.

### V.4.2. Изучение изменчивости *P. lanceolata* L.

Факторный анализ позволил выявить два фактора, являющихся комбинацией наиболее значимых признаков, причем первый из них гораздо больше отвечает за общую изменчивость, чем второй (см. табл. П4.20).

Наибольший на первый фактор имеют признаки длины листа и размеров колоса; а на второй фактор — также опушения листа и длины лепестков. Однако изучение расположения образцов на плоскости 2 факторов (рис. 32) показало отсутствие сколько-нибудь выраженных границ между данными из различных регионов. Еще меньшими оказываются различия в расположении, если рассматривать только первый фактор. Таким образом, факторный анализ не может способствовать формулировке каких-либо гипотез о классификации исследуемого материала.

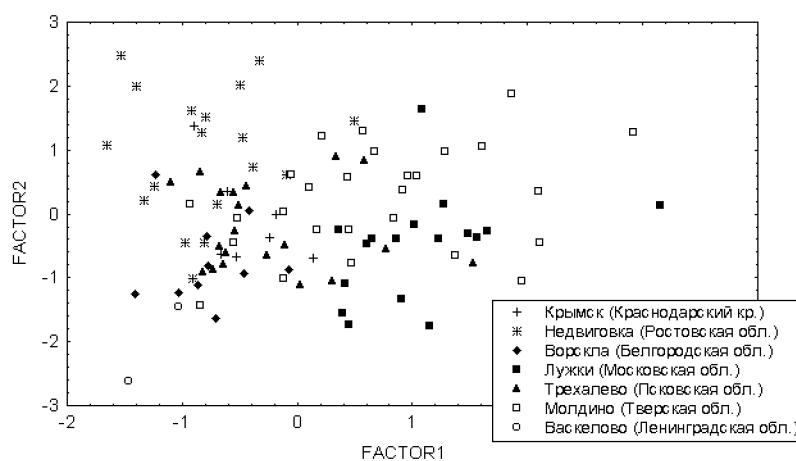


Рис. 32. Распределение образцов из различных популяций на плоскости первых факторов (*P. lanceolata* L. s.l.)

Уместно также задать вопрос — насколько изменчивость *P. lanceolata* обусловлена географически? Для его разрешения мы провели регрессионный анализ наиболее значимых признаков (большинство из них обнаруживают нормальное распределение), а также первого фактора по признаку географической широты места сбора образцов. Результаты анализа приведены в таблице П4.21. Получается, что по крайней мере три важных признака (HAIR\_LF, LEN\_LF, LEN\_SCAP) сильно зависят от

географической широты. Такая же зависимость от широты обнаруживается и при анализе регрессии первого фактора. Это значит, что изменчивость *P. lanceolata* на территории Европейской России клинальна, причем в данном случае она зависит от географической широты местобитания. Таким образом, изменчивость *P. lanceolata* на территории Европейской России такова, что выделение таксонов в ранге подвида или вида не представляется обоснованным.

## Глава VI

# Система родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. и обзор их видов с территории Европейской России

Для предлагаемого здесь обзора мы переработали систему *Plantaginaceae* Juss., руководствуясь в основном наблюдениями над морфологией различных (в том числе иноземных) видов, а также данными, полученными в результате исследования ультраскульптуры поверхности семян на сканирующем электронном микроскопе. Основные отличия нашей системы (см. рис. 33) от систем R. Pilger (1937) и K. Rahn (1996) следующие:

- Признается самостоятельность родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill., которые радикально отличаются друг от друга многочисленными морфологическими признаками. Ниже (табл. 6.1) приводится сравнительная таблица морфологических признаков обоих родов.
- Принимаются (с учетом данных по ультраскульптуре) 3 из 6 подродов, выделенных в работе K. Rahn (1996): *Plantago*, *Coronopus* и *Albicans*, в указанном там объеме.
- Ряды *Carpophorae*, *Oliganthos* и *Microcalyx* принимаются в границах, определенных K. Rahn (1996), но в ранге секций.
- Секция *Palaeopsyllium* понимается в несколько ином объеме: в нее включается секция *Gentianoides* (Pilger, 1937) и виды, традиционно

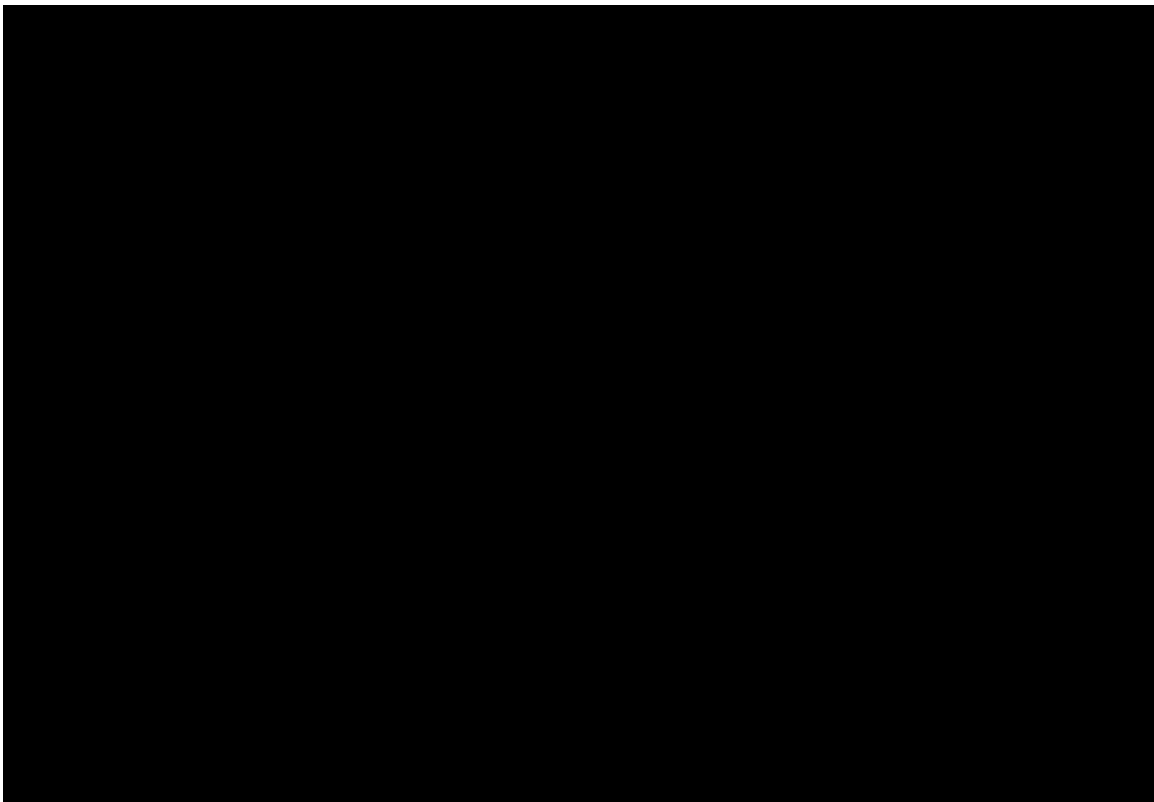


Рис. 33. Схема классификации рода *Plantago* L. Заштрихованы секции, встречающиеся в Европейской России. Диаметр окружностей пропорционален числу видов в секции.

относившееся к секции *Plantago*, имеющие, как правило, 4 семени в коробочке и таблитчатую скульптуру экзотесты. Исключены монотипная секция *Holopsyllium* и секция *Lamprosantha*. Последняя, по сравнению с упомянутыми работами, дополнена балканским *P. reniformis* G. Beck (у R. Pilger этот вид составляет отдельную секцию *Eremopsyllium*).

- Принимается особая секция *Uralensae* для *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg.
- В секцию *Albicans* включена секция *Bauphula*, а также однолетние подорожники, относимые K. Rahn (1996) к секции *Montana*.
- В согласии с нашими результатами несколько изменен видовой состав секций, например, в отношении гавайских видов секции *Palaeopsyllium* (Rahn, 1996), секции *Maritima* (добавлены *P. schrenkii* C. Koch и *P. eocoronopus* Pilger), *Lamprosantha* (добавлен *P. jurtzevii* Tzvel.) и других.

Таблица 6.1.

Признак	<i>Psyllium</i>	<i>Plantago</i>
Жизненная форма	Однолетние стержнекорневые травы или кустарники и полукустарники.	Однолетние и многолетние травы, редко полукустарники и розеточные деревья (виды секции <i>Palaeopsyllium</i> )
Междоузлия	Удлиненные (иногда также пазушные укороченные), побеги обильно ветвятся.	Укороченные, редко ( <i>P. amplexicaulis</i> , <i>P. albicans</i> ) удлиненные; ветвятся, как правило, только подземные побеги.
Нодальная анатомия	Узел однолакунный	Узел 1–многолакунный
Листорасположение	Супротивное, перекрестнопарное.	Очередное, в большинстве случаев многорядное.

(продолжение таблицы 6.1)

Признак	<i>Psyllium</i>	<i>Plantago</i>
Опушение	Есть простые (короткие и длинные) и железистые волоски. Трубка венчика голая.	Как правило, железистые волоски отсутствуют. Трубка венчика голая или опушенная (секции <i>Maritima</i> , <i>Coronopus</i> и один вид секции <i>Albicans</i> ).
Соцветие	Почти головчатое, сильно сжатое, цветки расположены мутовками по три.	Чаще колосовидное, более или менее рыхлое, цветки расположены мутовками только у представителей секции <i>Gnaphaloides</i> .
Число семян	Всегда 2.	От 1 до 30.
Анатомия семени	Плоскость между семядолями перпендикулярна плаценте.	Плоскость между семядолями параллельна или перпендикулярна плаценте (последнее — у представителей подрода <i>Albicans</i> ).



(продолжение таблицы 6.1)

Признак	<i>Psyllium</i>	<i>Plantago</i>
Ультрас- культура поверхности семени (см. главу IV)	Первичная скульптура выражена слабо, во вторичной скульптуре преобладают мелкие сосочки и гребни.	Первичная скульптура, как правило, выражена хорошо, во вторичной скульптуре преобладают крупные гребни, реже сосочки
Хромосомные числа	$x = 6$ , полиплоиды практически отсутствуют	$x = 4, 5, 6$ , полиплоиды встречаются очень часто
Биохимия	Содержат $C_{10}$ -иридоиды	Содержат $C_9$ -иридоиды

## VI.1. Обзор видов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill.

### Род 1. подорожник — PLANTAGO L.

1753, Sp. Pl.: 112, Gen. Pl. ed. 5: 52

Однолетние или многолетние травянистые растения, реже полукустарники. Листья простые, очередные, без прилистников, собраны в прикорневой розетке. Цветки обоеполые, собраны в простых ботрических пазушных колосьях. Чашечка 4-листная, остающаяся, ее листки часто с выраженным килем. Венчик актиноморфный, трубчатый, с 4 долями отгиба, пленчатый. Тычинок 4, чередующихся с долями венчика, нити тычинок, как правило, сильно выдающиеся из трубки венчика. Плод —

двугнездная коробочка с 1–30 семенами, по созревании вскрывающаяся в верхней части по кольцевому шву.

Лектотип: *P. major* L.

Род насчитывает около 205 видов, распространенных по всему земному шару (за исключением Антарктиды), но преимущественно во внутритропических и/или альпийских областях Евразии, Австралии и Южной Америки. Наибольшее количество видов сосредоточено в Средиземноморье, Андах, Восточной Азии и на островах Тихого океана. Меньше всего видов произрастает в Африке.

Подрод 1. CORONOPUS (Lam. et DC.) Rahn

1978, Bot. Tidsskr. **73**, 2: 107. — Sect. *Coronopus* Lam. et DC. 1805, Fl. Fr. 3: 417.

Многолетние или однолетние травы или полукустарники с укороченными междоузлиями. Листья от линейных до эллиптических, иногда зубчатые или даже перистолопастные. Трубка венчика опушенная (за исключением секции *Uralensae*). Семяпочек (1) 2–5. Плоскость между семядолями перпендикулярна внутренней стороне семени.

Тип: *P. coronopus* L.

Распространены по побережьям Атлантического и Тихого океанов, но в основном в Средиземноморье.

Секция 1. **Maritima** Dietrich, 1975, Wiss. Z. Fr.-Schiller Univ. Jena, Math.-Naturwiss. **24**, 4: 455.

Цветки в поперечном сечении почти округлые, внутренние чашелистики с узкой средней жилкой. Трубка венчика опушенная. Многолетники. Основное хромосомное число  $x = 6$ .

Тип: *P. maritima* L.

Распространены преимущественно по морским побережьям Средиземного, Белого и Баренцева морей, Атлантического и Тихого океанов, а также в континентальных областях Евразии и в горах Зап. Европы.

1. ***P. maritima*** L. 1753, Sp. Pl.: 114; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 485; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 169; Григорьев, 1958, Фл. СССР, 23: 143, р.р.; Cartier, 1976, Fl. Europ. 4: 41, р.р.; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 350, р.р. — *P. salsa* Pall. 1773, Reise, 1, Anh.: 486. — *P. juncoides* Lam. 1791, Illustr. Genr. 342. — *P. oliganthos* Roem. et Schult. 1818, Syst. Veg. 3: 122.

Многолетник с одревесневающими основаниями надземных побегов и ветвистым вертикальным корневищем. Главный корень сохраняется в первый год жизни. Растения (5) 15–40 см высотой, с 5–20 развитыми зелеными листьями. Листья узколинейные, 1–6 мм шириной, сидячие, с острой верхушкой, цельным (редко мелкозубчатым<sup>1</sup>) краем, голые или опушенные. Листовая пластинка толстоватая, непросвечивающая, в сечении почти округлая, при сушке, как правило, буряющая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, более или менее опушенные; колосья коротко- или длиннотрубчатые (длина превышает ширину в (2) 7–22 раза), (1) 4–9 см длиной, лишь несколько короче стерильной части цветоноса. Брактеи ланцетные или почти линейные, безостые (или с короткими остями), голые или опушенные, 1–4 мм длиной; чашелистики одинаковые, 2–3 мм длиной, узко эллиптические или почти округлые, на верхушке заостренные; доли венчика яйцевидные, коричневатые, 1–2 мм длиной, по краю и/или при основании часто с ресничками; коробочка

---

<sup>1</sup>Такие растения встречаются, например, на косе Джарилгач в Одесской области — ЛЕ.

широко коническая или почти яйцевидная, 2–5 мм длиной, с 1–3 семенами. Семена продолговатые, плоско-выпуклые, 1–3 мм длиной.

Протолог: «Habitat in littoribus marimis Europae borealis». Лектотип: «144.17 maritima» (LINN, photo LE!).

1) Subsp. *maritima*. — *P. maritima* subsp. *n. ciliata* Printz, 1921, Veg. Sib.-Mong. Front. (Contr. Fl. Asiae Inter. 3): 397. — *P. salsa* Pall. 1773 l. c. — *P. maritima* subsp. *n. neumannii* (Opiz) Tzvel. 1978, Новости сист. высш. раст. 16: 172; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 354 — *P. neumannii* Opiz, 1838, in Bercht. et Opiz, Oekon.-Techn. Fl. Böhm. 2, 1: 48. — *P. alpina* auct. non L.: Малиновский, 1963, Укр. бот. журн. 20, 1: 89.

Цветоносы малочисленные (2–3, редко до 15). Колосья длинноцилиндрические, коробочка 3,5–4,25 мм длиной, семена 1,75–2 мм длиной.

Литоральный вид, обитающий на морских побережьях, а также на засоленных лугах, солончаках, обнажениях мела и известняка, обитает также на альпийских лугах, иногда как заносное на железнодорожных путях и в населенных пунктах.

Ареал дизъюнктивный: на севере территории (побережье Финского залива) и на юге (северная граница распространения примерно соответствует границе лесостепной полосы) вплоть до Сев. Кавказа (на черноморском побережье Краснодарского края не отмечался) — карта 1. Общее распространение: горы Зап. Европы, Средиземноморье, Средн. и Центр. Азия, Сибирь, атлантическое и тихоокеанское побережье Сев. Америки, юг Южн. Америки.

Мы не нашли существенных отличий subsp. *salsa* от типового подвида. Реснички на венчике, а также опушенные листья достаточно часто встречаются и у «типичных» subsp. *maritima* с морских побережий Европы и Сев. Америки. Отмеченный для Карпат (Малиновский, 1963) *P. alpina* в действительности принадлежит к этому подвиду. Что же касается отнесения этих образцов к subsp. *neumannii*, то для выделения последнего не имеется достаточных оснований, поскольку в качестве диагностических используются весьма варьирующие у *P. maritima* признаки (цвет листьев, опушение листа).

2) Subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 173; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 350; он же, 1983, Аркт. флора СССР, 8, 2: 22 — *P. subpolaris* Андреев, 1930, Журн. Русск. бот. общ. 15, 4: 298; Л. Сергиенко, 1977, Новости сист. высш. раст. 14: 212.

Цветоносы многочисленные (10–15, иногда до 40). Колосья короткоцилиндрические, коробочка 3,75–5 мм длиной, семена 2,25–2,75 мм длиной.

Обычен на каменистой литорали, встречается также на приморских лугах.

Тип: «Канин. Берег Чешской губы в устье р. М. Голубницы, солонцеватые лайды, 9 VII 1914, С. Г. Григорьев» (LE!).

На севере территории (побережье Белого и Баренцева морей вплоть до о. Колгуев и м. Св. Нос) — карта 1. Возможно, встречается в арктической Скандинавии.

Мы предпочитаем принимать описанную В. Н. Андреевым форму в качестве подвида (Семенов-Тянь-Шанский, 1910), поскольку ареал ее со-

прикасается с ареалом типового подвида, и на этой границе (преимущественно на юге Карелии и в Архангельской области) наблюдаются переходные формы, которые не всегда легко отнести к тому или иному подвиду (см., например, Сергиенко, 1977). Кроме того, наличие во флоре Северной Америки сходных по некоторым признакам (размер коробочки, число цветоносов) форм также говорит, как нам кажется, о невысоком ранге отличий subsp. *subpolaris*. Гибридное происхождение этого подвида, утверждавшееся некоторыми авторами (Сергиенко, 1977; Цвелев, 1981, 1983), нельзя считать доказанным (см. главы IV и V).

2. **P. schrenkii** С. Koch, 1848, Linnaea, 21: 710; Андреев, 1930, Журн. Русск. бот. общ. **15**, 4: 296; Л. Сергиенко, 1977, Новости сист. высш. раст. **14**: 214. — *P. borealis* Lange, 1867 Fl. Dan. **16**, 46: 5. — *P. maritima* subsp. *n borealis* (Lange) Blytt. et Dahl. 1906, Haandb. Norg. Fl.: 651; Цвелев 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 350; он же, 1983, Аркт. фл. СССР, **8**, 2: 23.

Многолетник с несколько одревесневающими основаниями надземных побегов и коротким, почти неветвящимся корневищем. Растения 9–14 см высотой, с многочисленными развитыми зелеными листьями. Листья очень узкие, линейные, 1–3 мм шириной, с заостренной верхушкой, цельным краем, слабо опушенные или голые. Листовая пластинка толстоватая, в сечении округлая, при сушке буреющая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, опушенные короткими прижатыми волосками, малочисленные (обычно 3–5); колосья яйцевидные или овальные (длина превышает ширину в 2–4 раза), 1–2 см длиной, много короче стерильной части цветоносов. Брактеи ланцетные, голые, немного длиннее

чашелистиков или равные им, 2–3 мм длиной; чашелистики одинаковые, эллиптические на верхушке заостренные; доли венчика ланцетные, буроватые, 1–1,5 мм длиной, по краю без ресничек; коробочка яйцевидная 3–4 мм длиной, с 2–3 семенами. Семена плоско-выпуклые, 1,5–2 мм длиной.

На морских побережьях, обычно на голых камнях или в трещинах скал, реже на приморских лугах.

Тип: «Insula Waigatsch, Schrenk 1837» (LE!).

На севере территории: побережье Белого, Баренцева и частично Карского морей (юго-восточная оконечность Новой Земли и о. Вайгач) — карта 1. Кроме того, имеется один образец с южного побережья Финского залива (Ленинградская обл., Кингисеппский р-н, LE). Общее распространение амфиарктическое: северо-восток Сев. Америки, южный берег Гренландии, Исландия, Арктическая Европа.

Очень небольшое число развитых семян у наших растений говорит, возможно, о реликтовом характере местообитаний *P. schrenkii* на территории России.

Другие виды секции: *P. alpina* L.; *P. atlantica* Battandier; *P. eocoronopus* Pilger<sup>2</sup>; *P. rhizoxylon* Emberg.; *P. subulata* L.

Секция 2. **Uralensae** A. B. Shipunov, sect. nov. provis.

Flores in sectione transversali non compressi. Sepala interna nervo medio angusto. Tubus corollae glaber. Suffrutices humiles.

Area geographica: Montes Uralenses australes.

---

<sup>2</sup>Обсуждение таксономического статуса этого вида см. в главе V. В дальнейшем все названия не встречающихся в Европейской России видов, в понимание объема или положения которых мы внесли изменения, будут выделяться полужирным шрифтом.

Affinitas: A sectionibus reliquis subgeneris Coronopi tubo corollae glabro differt.

Typus: *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg.

Sectio monotypica.

3. **P. krascheninnikovii** Ye. V. Serg. 1961, Бот. мат. (Ленингр.), 21: 338, рис.; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 352; Шипунов, 1996, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **101**, 2: 68.

Полукустарнички высотой 5–12 см. Листья узколинейные, 1,5–3 мм шириной, с заостренной верхушкой, цельным краем, густо паутинисто опушенные. Листовая пластинка толстоватая, при сушке окраски почти не меняет. Цветоносы цилиндрические, прямые или несколько дуговидно изогнутые, редко опушенные; колосья рыхловатые (20–30 цветков), (1,5) 2,5–3 см длиной. Брактеи ланцетные, безостые, голые, короче чашелистиков, 2–2,5 мм длиной; чашелистики одинаковые, 2,5–3 мм длиной, ланцетные на верхушке заостренные; доли венчика узкие, буроватые; коробочка продолговато-яйцевидная, 3–4,5 мм длиной, с 1–2 семенами. Семена несколько уплощенные, буроватые, 2–2,5 мм длиной.

Тип: «Башкирская АССР, Хайбуллинский район, окрестности д. Н. Юлбарсовой на р. Зерень-агач, полынные солонцы на цветных юрских глинах, 22 VIII 1935, N 642, М. Крашенинников» (LE!).

На каменистых и глинистых обнажениях в степных предгорьях Урала.

Только на Южном Урале (юг Башкирии и Оренбургская область) — карта 1. Редкий среди *Plantaginaceae* пример континентального локального эндемика.



Виденные нами в природе и в сборах из Оренбургской обл. растения образуют чрезвычайно мало развитых семян (хотя у типового образца из Башкирии их, по-видимому, нормальное количество), что может говорить о реликтовом характере его местообитаний. Этот вид несомненно заслуживает внесения в список редких и исчезающих растений Оренбургской обл. и России в целом, поскольку его местообитания подвергаются значительной угрозе в связи с хозяйственным освоением территории. Одно из них (в Павловском районе) уже, по-видимому, исчезло в связи с постройкой газоконденсатного завода.

Секция 3. **Coronopus** Lam. et DC. 1805, Fl. Fr. 3: 417.

Цветки в поперечном сечении уплощенные, внутренние чашелистики с широкой средней жилкой. Трубка венчика опушенная. Однолетники, реже многолетники. Основное хромосомное число  $x = 5$ .

Лектотип: *P. coronopus* L.

Распространены преимущественно в Средиземноморье.

4. **P. coronopus** L. Sp. Pl. 1753: 115; Pilger, 1937, in Pflanzenr. 102: 126; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 142; Cartier 1976, Fl. Europ. 4: 40; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 352.

Однолетник. Главный корень сохраняется в течение всей жизни. Растения 4–30 см высотой, с 5–10 развитыми зелеными листьями. Листья узкие, линейно-ланцетные, обычно с расставленными острыми боковыми долями или зубцами, реже цельные и цельнокрайние, почти сидячие заостренные, густо усаженные жесткими волосками. Листовая пластинка толстоватая, жесткая, не просвечивающая, при сушке буряющая или не изменяющая окраски. Цветоносы цилиндрические, дуговидно восхо-

дящие или прижатые к субстрату, опушенные; колосья цилиндрические, 2–10 см длиной. Брактеи яйцевидные, иногда более или менее длинно заостренные, опушенные, короче чашелистиков, 2–2,5 мм длиной; чашелистики неодинаковые, задние резко килеватые, 2–3 мм длиной, эллиптические или (задние) почти яйцевидные, доли венчика яйцевидные, буроватые, около 1 мм длиной; коробочка не выдающаяся из чашечки, овальная, с 2–5 семенами. Семена двояковыпуклые, коричневые, 1–1,5 мм длиной.

Протолог: «Habitat in Europae glareosis». Лектотип: «144.24 coronopus» (LINN, photo LE!).

Литоральный вид, обитающий преимущественно на приморских песках.

Крым (окрестности Севастополя) — карта 1. Общее распространение: Зап. Европа, Средиземноморье, Мал. Азия, Вост. Закавказье, Ср. Азия.

На территории Крыма удерживается уже более 100 лет и, возможно, является аборигенным растением. Крымские растения относятся к subsp. *coronopus*, имеющему хромосомное число  $2n = 10$  (Cartier, 1976).

Другие виды секции: *P. asphodeloides* Svent.; *P. crassifolia* Forsk.; *P. crypsoides* Boiss.; *P. macrorhiza* Poir.; *P. serraria* L.; *P. subspathulata* Pilger.

## Подрод 2. PLANTAGO

— Subgen. *n Euplantago* Harms in Engler et Prantl, 1895,

Nat. Pflanzenfam. 4, 3b: 370

Многолетние или однолетние розеточные травы, изредка розеточные деревья. Листья от широкоэллиптических до почти линейных. Семяпочек 2–∞. Трубка венчика голая. Плоскость между семядолями параллельная.

лельна плоской стороне семени, или, если семян больше 4, не имеет определенного положения.

Тип: лектотип рода.

Распространены космополитически.

Секция 1. **Micropsyllium** Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 696. — Sect. *n* *Diandra* Dietrich, 1980, Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. **29**, 4: 563.

Эфемеры со стержневой корневой системой. Листья почти линейные, сидячие. Семян 4–∞, очень мелких. Доли венчика короткие, тычинки часто почти не выдаются из околоцветника, у некоторых видов 2 тычинки редуцированы.

Лектотип: *P. tenuiflora* Waldst. et Kit.

Континентальная Евразия и Сев. Америка.

5. **P. tenuiflora** Waldst. et Kit. 1801 Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 1: 37, tab. 39; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 476; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 68; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 139; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 39; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 348.

Однолетник; главный корень сохраняется в течение всей жизни. Растения 3–20 см высотой. Листья линейные, 0,5–4 см шириной, туповатые, с расширенным основанием и цельным краем, голые или несколько опушенные. Листовая пластинка тонкая, при сушке буреющая или не меняющая окраски. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, почти голые, практически не превышающие по длине листья; колосья цилиндрические, рыхловатые, 0,5–10 см длиной. Брактеи яйцевидные, часто остистые, длиннее чашелистиков или почти равные им, 2–2,5 мм дли-

ной; чашелистики одинаковые, 1,5–2 мм длиной, эллиптические, на верхушке округлые или коротко заостренные; доли венчика продолговатояйцевидные, сомкнутые или отклоненные, буроватые, около 1 мм длиной; коробочка 3–4 мм длиной, сильно выдающаяся из чашечки, с 6–15 семенами. Семена веретеновидные, несколько угловатые, 1–1,5 мм длиной.

Протолог: «In praedio Szent Ivan Comitatus Pesthiensis obviam habuimus. . . ». Тип в Будапеште (ВР).

На засоленных лугах и солонцах.

На юге территории (северная граница ареала в общем близка к южной границе лесостепной полосы), как заносное в Ярославской обл. — карта 2. Общее распространение: Скандинавия (о. Эланд), Ср. Европа, Мал. Азия, Кавказ, Южн. Сибирь, Центр. Азия.

Ультраскульптура поверхности семени у образцов с о. Эланд отличается от «типичной» для *P. tenuiflora* (см. главу IV).

6. ***P. polysperma*** Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15: 431; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 72; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 140; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 348.

Однолетник; главный корень сохраняется в течение всей жизни. Растения 3,5–12 см высотой. Листья линейные или узколинейные, 0,5–3 мм шириной, с тупой верхушкой, несколько расширенным основанием и цельным краем, почти голые. Листовая пластинка толстоватая, не просвечивающая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, редко опушенные или голые, практически не превышающие по длине листья; колосья цилиндрические, довольно густые, 6–7 см длиной. Брактеи яйцевидные, с

широкой средней жилкой, голые, примерно равные чашелистикам, 1,5–2 мм длиной; чашелистики одинаковые, эллиптические, на верхушке тупые; доли венчика яйцевидные, сомкнутые или отклоненные, 0,5–1 мм длиной; коробочка узкоконическая, 3–4,5 мм длиной, с 12–30 семенами. Семена веретеновидные, темно-фиолетовые, 1–1,5 мм длиной.

Лектотип: «In salsis Songoriae inter Usun-bulak et Gorkoi Piket, 1841, Karelin et Kirillov» (MW!).

На солончаковых лугах и солончаках.

Единственный образец с оз. Эльтон (Астраханская обл.) — карта 2. Общее распространение: юг Зап. Сибири, Центр. и Средн. Азия.

Другие виды секции: *P. bigelovii* A.Gray; *P. elongata* Pursh; *P. heterophylla* Nutt.; *P. pusilla* Nutt.

Секция 2. **Plantago** — Sect. *n Polyneuron* Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 694, p.p.

Однолетние или многолетние розеточные травы без главного корня. Листья от ланцетных до широкоэллиптических, черешковые. Семян 6–∞, мелких, угловатых, с гребневидной скульптурой.

Тип: лектотип рода.

Распространены космополитически (естественный ареал, по-видимому, Евразия и Сев. Африка).

Мы предпочитаем оставлять в этой секции только виды с гребневидной скульптурой семян (см. главу IV) и многочисленными угловатыми семенами в коробочке. Все остальные, преимущественно южно- и восточноазиатские виды, мы переносим в секцию *Palaeopsyllium* Pilger.

7. **P. major** L. 1753, Sp. Pl.: 112; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 476; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 41; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 138; Chater,

1976, Fl. Europ. 4: 39; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 346. — *P. villifera* Kitag. 1835, Rep. First. Sci. Exped. Manch. Sect. 4, 2: 30; Цвелев, 1996, Новости сист. высш. раст. 30: 146. — *P. japonica* Franch. et Savat. 1875, Enum. Pl. Jap. 1: 384; Цвелев, 1996, Новости сист. высш. раст. 30: 146. — *P. fonticola* Kom. 1930, Фл. Камч. 3: 98. — *P. vulgaris* N. M. Pavlova, 1923, Журн. Русск. бот. общ. 8: 95. — *P. borysthenica* (Rogow.) Wissjul. 1960, Фл. УРСР, 10: 87.

Многолетник с очень коротким вертикальным корневищем. Главный корень отмирает в первые недели жизни. Растения 5–50 см высотой, с 5–11 развитыми зелеными листьями. Листья яйцевидные или широкояйцевидные, 2–9 см шириной, с хорошо развитым черешком и с закругленной или острой верхушкой, округлым или сердцевидным основанием и цельным, изредка мелкозубчатым краем, голые или опушенные редкими волосками. Листовая пластинка несколько кожистая, хорошо просвечивающая, при сушке окраску не меняет. Цветоносов на взрослом растении 4–7, они цилиндрические, прямостоячие или несколько дугообразные, голые или несколько опушенные, колосья длиннотрубчатые, внизу с расставленными цветками, выше довольно плотные, 3–12 см длиной. Брактеи треугольно-яйцевидные, голые, короче или длиннее чашелистиков, 1,2–2 мм длиной; чашелистики одинаковые, 1,5–2 мм длиной, эллиптические, на верхушке округлые; доли венчика яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, буроватые, на верхушке округлые, около 1 мм длиной; коробочка коническая, 2,2–3 мм длиной, с 6–10 семенами. Семена неправильно угловатые, буроватые, 0,9–1,2 мм длиной.

Протолог: «Habitat in Europa ad vias». Лектотип: «144.4 major» (LINN, photo LE!).

Одно из самых распространенных рудеральных растений. Предпочитает постоянно вытаптываемые места в населенных пунктах, дороги, пастбища, посевы зерновых и бобовых культур. Встречается также на лугах, лесных полянах и по берегам водоемов.

Практически по всей территории, за исключением арктических районов Архангельской обл. и Республики Коми (граница распространения частично совпадает с границей Большеземельской тундры) — карта 3. Общее распространение: космополитическое, аборигенное растение на большей части территории Евразии (кроме, может быть, Южной и Юго-Восточной Азии), заносное на всех остальных континентах (кроме Антарктиды).

8. ***P. uliginosa*** F. W. Schmidt s.l., 1791, in G. Mey. Samml. Phys. Aufs. 1: 199; T. Pěnková, 1986, Preslia **58**, 2: 117; Цвелев, 1996, Новости сист. высш. раст. 30: 145.— *P. sinuata* Lam. 1791, Encycl. Méth. Bot. III. Genr.: 338. — *P. intermedia* DC. 1815, in Lam. et DC. Fl. Fr. ed. **3**, 5(6): 376; Gilib. 1806, Hist. Pl. Eur. ed. 2, 1: 125, nom. invalid.; Томин, 1955, Фл. БССР 4: 422; А. Скворц. 1966, Опред. раст. Моск. обл.: 229; — *P. scopulorum* N. M. Pavlova, 1923, Журн. Русск. бот. общ. 8: 94, рис. 6. — *P. major* subsp. *n. intermedia* (DC.) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 501; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 39. — *P. major* L. subsp. *n. plejosperma* Pilg. 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 47; P. Mølgaard, 1976, Bot. Tidsskr. **71**, 1–2: 31. — *P. winteri* Wirtg. 1866, Verh. Naturhist. Ver. Rheinl. Westph. 23, Corresp. 2: 44. — *P. major* subsp. *n. winteri* (Wirtg.) W. Ludw. 1956, Jahrb. Nassau

Ver. Naturk. 92: 21; Chater, 1976, l. c.: 39. — *P. major* var. *n. salina* Wirtg. ex Pilg. l. c.: 50.

Однолетник с очень коротким вертикальным корневищем. Главный корень отмирает в первые недели жизни. Растения 5–15 см высотой, с 4–10 развитыми зелеными листьями. Листья эллиптические (иногда даже ланцетные) или несколько яйцевидные, 2–5 см шириной, с хорошо развитым черешком и закругленной верхушкой, треугольным или клиновидным основанием и цельным краем (иногда с крупными зубцами при основании листа), голые или опушенные редкими волосками (особенно у молодых растений). Листовая пластинка толстоватая, слабо просвечивающая, при сушке окраску не меняющая. Цветоносов на взрослом растении (3)5–8, они цилиндрические, дуговидные или прижатые к субстрату, голые или несколько опушенные, колосья овальные или цилиндрические, довольно плотные, 2–6 см длиной. Брактеи яйцевидные, голые, равные чашелистикам, 1,5–2 мм длиной; чашелистики одинаковые, эллиптические, на верхушке округлые; доли венчика яйцевидные, буроватые, около 1 мм длиной; коробочка округлая, иногда почти шаровидная, 2,5–3 мм длиной, с 11–20 (до 35) семенами. Семена неправильно угловатые, буроватые, 0,8–1 мм длиной.

Тип: «Mayer Johann 1791: Sammlung physikalischer Aufsätze, . . . , Bande I. In uliginosis undis et pratis Moldavae fluvii inter Praham Koenigsaal» (PRC, isotypus LE!).

По берегам водоемов, в особенности на отмелях крупных рек, на влажных песчаных местах, у дорог, на паровых полях (иногда также среди посевов).



По всей территории приблизительно до 60° с. ш., но тяготеет к долинам крупных рек бассейна Волги, Дона, Днепра и Зап. Двины. К югу начинает преобладать над *P. major*. Кроме того, встречается на побережье Финского залива. Как заносное растение встречается в нижнем течении Сев. Двины и в окрестностях г. Кировска (Мурманская обл.) — карта 3. Общее распространение: Европа (в основном бассейны крупных рек, побережья Балтийского и Северного морей), Средиземноморье, Мал. Азия, Кавказ, Средн. Азия, Южн. Сибирь, российский Дальний Восток, возможно также северо-восток Китая и Корея. Занесен в Сев. Америку (Канада).

Отличия *P. uliginosa* от *P. major* (см. главу V) SVIDетельствуют, по нашему мнению, о видовом ранге первого. *P. winteri* должен войти в состав этого вида в ранге разновидности (вряд ли подвида, поскольку их ареалы значительно перекрываются, а отличительные признаки неустойчивы) — *P. uliginosa* F. W. Schmidt var. *winteri* (Wirtg.) A. B. Shipunov comb. nov. provis (*P. winteri* Wirtg. 1866, Verh. Naturhist. Ver. Rheinl. Westph. 23, Corresp. 2: 44). Эта разновидность отличается в основном толстоватыми глянцевитыми листьями с небольшим количеством механических тканей и (5)6–11 семенами в коробочке. Кроме того, существуют так называемые «полевые» формы этого вида (Plantago. . . , 1992; Н. Ившин, личное сообщение), отличающиеся преимущественно наличием крупных зубцов у основания листовой пластинки. Эти формы, возможно, заслуживают описания в ранге разновидности.

Другие виды секции: *P. africana* Verdc.; *P. densiflora* J. Z. Liu.

Секция 3. **Palaeopsyllium** Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 75 emend. A. B. Shipunov hoc loco provis.

Многолетние розеточные травы с крупным вертикальным, реже почти горизонтальным корневищем, изредка розеточные деревья. Листья от ланцетных до широкоэллиптических, сидячие, реже черешковые. Семян 4–8, довольно крупных, плоских или несколько угловатых, с сетчатой скульптурой.

Лектотип (выбран в нашей работе): *P. cornuti* Gouan.

Распространены практически по всему земному шару, за исключением Австралии, Южной Америки и Антарктиды, но центр разнообразия находится, по-видимому, в зоне Япония—Алеутские о-ва—Британская Колумбия—о-ва восточной части Тихого океана.

9. **P. cornuti** Gouan, 1773, Ill. Observ. Bot.: 6; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 83, f. 12; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 141; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 40; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 348.

Многолетник с толстым (до 3 см в диаметре) вертикальным корневищем. Главный корень у взрослых растений не сохраняется. Растения 20–100 см высотой. Листья яйцевидные или яйцевидно-эллиптические, до 15 см шириной, с хорошо развитым черешком, по длине нередко превосходящим пластинку, с округлой верхушкой, ширококлиновидным основанием и цельным краем, опушенные редкими жесткими волосками или почти голые. Листовая пластинка толстоватая, при сушке чернеющая. Цветоносы несколько бороздчатые, очень длинные (до 1 м), прямостоячие, слабо опушенные; колосья длинноцилиндрические, 5–20 см длиной. Брактеи до 1,5 мм длиной, округлые, почти в 2 раза короче чашелистиков, чаше-

листки одинаковые, около 3 мм длиной, широкие, округло-яйцевидные, тупые; доли венчика яйцевидные, с остроконечием, буроватые, 1,5–2 мм длиной; коробочка яйцевидно-эллиптическая, 4–5 мм длиной, с 3–4 семенами. Семена черные, продолговатые, уплощенные, 2–3 мм длиной.

Протокол: «circa stagna prope Lattes» (Южн. Франция). Тип в Лондоне (BM).

На солонцеватых лугах и солончаках, иногда у выхода на поверхность соленых источников.

Юг территории (северная граница российской части ареала в общем близка к северной границе лесостепной полосы, южная граница проходит в предгорьях Кавказа). В Крыму отсутствует. Как заносное в Ярославской обл. и в Мурманской обл. (окрестности ст. Пояконда) — карта 4. Общее распространение: юг Ср. Европы, Средн. и Центр. Азия, Южн. Сибирь.

На территории России мы встречали только var. *pilosa* Pilger, отличающуюся несколько опушенными листовыми пластинками и черешками. Западноевропейские образцы имеют практически голые черешки и пластинки. Этот признак вариабелен и вряд ли может соответствовать рангу подвида, как предполагает Н. Н. Цвелев (1981).

Другие виды секции: *P. anatolica* Tutel et Mill.; *P. asiatica* L. s. l. (incl. *P. popovii* Tzvel., *P. taquettii* Leveille); *P. aucklandica* Hook.f.; *P. cordata* Lam.; *P. dielsiana* Pilger; *P. eriopoda* Torrey; *P. erosa* Wall.; *P. fernandezia* Bertero ex Barn.; *P. fisheri* Engler; *P. gentianoides* Sibth. et Smith; *P. hakusanensis* Koidzumi; *P. hasskarlii* Decne.; *P. hawaiiensis* (Gray) Pilger; *P. hedleyi* Maiden; *P. incisa* Hassk.; *P. laxiflora* Decne.; *P. longissima* Decne.; *P. pachyphylla* Gray s. str.; *P. palmata* Hook. f.; *P. princeps* Cham. et Schlecht.; *P. rapensis* F. Brown; *P. remota* Lam.; *P. robusta* Roxb.; *P. rugelii* Decne.; *P.*

*rupicola* Pilger; *P. P. sawadai* Yamamoto; *P. schneideri* Pilger.; *P. shastensis* Greene; *P. sparsiflora* Michx.; *P. tanalensis* Baker; *P. tweedyi* A. Gray.

Секция 4. **Mesembrynia** Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 701.

Однолетние или многолетние розеточные травы с главным корнем или с коротким вертикальным корневищем. Листья преимущественно ланцетные, черешковые или почти сидячие. Семян обычно 5, неравных (верхнее семя меньше остальных), плоских, с сетчатой скульптурой.

Лектотип: *P. debilis* R. Br. (Prodr. Fl. Nov. Holland.: 425, 1810).

Распространены преимущественно в Австралии и Юго-Восточной Азии, но несколько видов заходят в Вост. Азию и далее на запад, вплоть до Ср. Европы.

10. **P. depressa** Schlecht. 1813 in Willd. Enum. Pl. Horti Berol. Suppl.: 8; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 272; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 145; Курбатский, 1996, Фл. Сибири, 12: 104; Шипунов, 1996, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **101**, 2: 68.

Однолетник или двулетник. Главный корень сохраняется в течение всей жизни. Растения 5–30 см высотой. Листья продолговато-эллиптические или ланцетные, 1–3,5 см шириной, с короткими черешками, острые, с клиновидным основанием и цельным краем (иногда в нижней половине с редкими зубцами), голые или главным образом с нижней стороны опушенные. Листовая пластинка тонкая, при сушке окраски не меняет. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие или дуговидные, иногда прижатые к субстрату, опушенные; колосья длиннотрубчатые, рыхловатые, до 20 см длиной. Брактеи эллиптические, заостренные, голые, несколько короче чашелистиков, около 2 мм длиной; чашелистики

одинаковые, 2–2,5 мм длиной, доли венчика яйцевидные, буроватые, коробочка удлинненно коническая, до 5 мм длиной, с (4)5 семенами. Семена вытянутые, черноватые, около 1,5 мм длиной.

Протолог: «Hortus botanicus Berolinensis». Тип в Берлине (В).

На лугах, по прибрежным пескам, береговым склонам, вдоль дорог и в населенных пунктах.

Мордовия (Ковылкинский р-н, скорее всего как заносное) и крайний запад Челябинской обл. (Чисменский р-н) — карта 4. Общее распространение: Сибирь (примерно с 65° вост. д.), Средн., Центр., Южн. и Вост. Азия.

Хорошо отличается от габитуально схожего *P. major* L. наличием стержневого корня и 5(4) семенами в коробочке.

11. ***P. schwarzenbergiana*** Schur, 1855, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. 6: 3; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 271; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 41; Шипунов, 1997, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **102**, 3: 64. — Excl. *P. schwarzenbergiana* auct. non Schur: Билик, 1951, Бот. журн. АН УРСР, **8**, 1: 95; Григ. 1958 Фл. СССР, 23: 145; Цвелев 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 349 (*P. media* L.).

Многолетник с вертикальным корневищем. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Растения 10–25 см высотой. Листья продолговато-ланцетные или яйцевидно-ланцетные, с 3(5) жилками, 2–4 см шириной, в основании суженные в длинный черешок, туповатые, с треугольным основанием и цельным краем, почти голые. Листовая пластинка толстоватая, слабо просвечивающая; при сушке часто буреющая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, почти голые; колосья тон-

кие, длинноцилиндрические, в основании прерывистые, 3–9 см длиной. Брактеи эллиптические, на верхушке округлые, равные чашелистикам или несколько короче их, около 2 мм длиной; чашелистики резко неодинаковые (передние с хорошо выраженным килем, задние — почти без киля), 2–2,5 мм длиной, эллиптические, задние — пленчатые, на верхушке тупые; доли венчика яйцевидные, беловатые, блестящие, около 1,5 мм длиной; коробочка до 5 мм длиной, яйцевидно-коническая, с 4(5) семенами. Семена неправильно эллиптические, несколько уплощенные, буроватые, около 1,25 мм длиной.

Протокол: «Truppenweise bei Thorda an den Salzlachen. . . » (Румыния). Тип в Париже (P).

На солонцах и засоленных лугах.

Молдавия (долина р. Бык) — карта 4. До последнего времени во флоре Молдавии не отмечался (Гейдеман, 1975). Общее распространение: Венгрия и Румыния.

Может быть спутан с *P. media* L. (особенно с южнороссийскими тетраплоидными формами), от которых хорошо отличается уникальным среди подорожников (за исключением средиземноморского *P. amplexicaulis* Cav.) признаком: задние, прилегающие к оси цветоноса, чашелистики короче передних.

Другие виды секции: *P. alpestris* B. C. P.; *P. antarctica* Decne.; ***P. arachnoidea*** Schrenk<sup>3</sup>; *P. bellidoidea* Decne.; *P. camtschatica* Link; *P. cladarophylla* B. C. P.; *P. cunninghamii* Decne.; *P. daltonii* Decne.; *P. debilis* R. Br.; *P. drummondii* Decne.; *P. eu-*

---

<sup>3</sup>Мы предполагаем экземпляры из Кашгарии, описанные как *P. arachnoidea* Schrenk var. *lorata* J. Z. Liu, считать особым видом ***Plantago lorata*** (J. Z. Liu) A. B. Shipunov comb. nov. provis. (*P. arachnoidea* var. *lorata* J. Z. Liu, 1989, Acta Phytotax. Sin. **27**, 4: 300).

*ana* Hurlim; *P. euryphylla* B. C. P.; *P. exilis* Decne.; *P. gaudichaudii* Barn.; *P. glabrata* J. D. Hooker; *P. hispida* R. Br.; *P. komarovii* Pavl.; *P. montisdicksonii* van Royen; *P. multiscapa* B. G. Briggs; *P. papuana* van Royen; *P. pentasperma* Hemsley; *P. perssonii* Pilger; *P. picta* Colenso; *P. rauolii* Decne.; *P. spathulata* J. D. Hooker; *P. stauntonii* Reiche.; *P. tasmanica* J. D. Hooker; *P. trichophora* Merr. et Perry; *P. turrifera* B. C. P.; *P. varia* R. Br.

Секция 5. **Lamprosantha** Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 697; Цвелев, Фл. европ. части СССР, 5: 348 р. р.

Многолетние розеточные травы с крупным корневищем. Листья от узкоэллиптических до почковидных, с хорошо развитым черешком. Семян 2–4(–6), довольно крупных, плоских или несколько угловатых, преимущественно с сетчатой скульптурой. Доли венчика серебристые, крупные, заостренные. Тычинки далеко выдаются из трубки венчика.

Лектотип: *P. media* L.

Распространены в на территории Евразии, а также северо-западе Сев. Америки.

12. **P. media** L. 1753, Sp. Pl.: 113 ex diagn., quoad specim. lectotyp. № 2; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 480; Pilger, 1937, in Pflanzenr. 102: 277; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 148; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 41; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 349. — ?*P. media* var. *n longifolia* G. Mey. 1836, Chlor. Hanov.: 347 ex diagn.

Многолетник с коротким вертикальным корневищем. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Растения 5–80 см высотой, с 4–6 развитыми зелеными листьями. Листья от ланцетных до широкояйцевидных, 1–12 см шириной, черешковые, с острой верхушкой, ширококлиновидным или почти округлым основанием и цельным, иногда

редкозубчатым краем, густо опушенные. Листовая пластинка тонкая или толстоватая, при сушке не чернеющая. Цветоносов на взрослом растении 1–3, они цилиндрические, прямостоячие или восходящие, опушенные; колосья короткоцилиндрические, более или менее плотные, 2–18 см длиной. Брактеи яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, равные чашечке, 0,7–3,2 мм длиной; чашелистики все одинаковые, 1,1–2,8 мм длиной, эллиптические, на верхушке заостренные, пленчатые, килеватые; доли венчика яйцевидные, белые, блестящие, 1–2,6 мм длиной; коробочка яйцевидная, 1,5–3,5 мм длиной, с (1)2–6(7) семенами. Семена неправильно эллиптические, буроватые, 0,7–2,1 мм длиной.

Протолог: «Habitat in Europae pascuis sterilibus apricis argillosis». Лектотип этого вида из Линнеевского гербария в Лондоне (LINN!) оказался смешанным: на одном листе (номер «144.5») находятся образец, помеченный номером «2», представляющий собой «типичный» *P. media*, и образец без номера, который, как мы выяснили с помощью С. Jarvis и S. Cafferty, относится к *P. lanceolata* L. Внизу листа рукой Линнея написано: «3 media». Дело осложняется тем, что в «Species Plantarum» Linnaeus помечает номером «2» *P. asiatica*, который имеет очевидный лектотип — лист под номером «144.3». Мы лектотипифицируем в настоящей работе *P. media* L. заново и выбираем в качестве типового образец под номером «2».

1) Subsp. *media*.

Ширина средней жилки, измеренная вместе с волосками — 0,8–1,4 мм; колосья в 5–8 раз короче стерильной части цветоноса; брактеи 1,1–2,5 мм длиной; пластинка листа хорошо просвечивающая, светло-зеленая,



краевые жилки развиты слабо, край листа цельный. Основание побега часто почти голое. Диаметр устьиц 15–19  $\mu$ . Хромосомное число  $2n = 12, 24$ .

Луга, луговые степи, сухие склоны, опушки, поляны, обочины дорог, населенные пункты.

Почти по всей территории, за исключением арктических островов, Большеземельской тундры и Сев. Урала, практически отсутствует также в пустынных и полупустынных районах Калмыкии и Астраханской обл. Как заносное в районе Воркуты — карта 5. Общее распространение: Европа, Мал. Азия, Кавказ, Центр. и Средн. Азия, Сибирь. На Дальнем Востоке как заносное.

Полиморфный подвид, в пределах которого наблюдаются формы с очень крупными вегетативными органами (диплоиды из Италии и Испании — Löve, Kjelquist, 1974) и с крупнозубчатыми листьями (*var. brutia* (Tenore) Rapin, произрастающая и у нас в Брянской и Белгородской обл.). Мы предпочитаем оставлять европейские тетраплоидные формы в рамках типового подвида, поскольку не наблюдали у этих образцов большинства признаков, характерных для тетраплоидных форм из Южной России, Крыма и Украины (см. ниже); более того, в наших исследованиях некоторые признаки (например, соотносительная длина колоса и цветочной стрелки) обнаруживают распределения, противоположные наблюдавшимся (Rahn, 1954; *Plantago...*, 1992) для диплоидных и тетраплоидных растений из Зап. Европы.

2) Subsp. *stepposa* (Kuprian.) Soó, 1967, *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **13**, 3–4: 304; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 349. — *P. stepposa*

Kuprian. 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, **1**, 3: 280; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 148 p.p. — *P. media* var. *n urvilleana* Rapin, 1828, Mem. Soc. Linn. Paris, 6: 453. — *P. urvillei* Opiz, in Bercht. et Opuz, Oekon.-Techn. Fl. Böhm. **2**, 1: 42 p.p. saltem quoad pl. ross. australis.

Ширина средней жилки, измеренная вместе с волосками — 1,2–2,1 мм; колосья в 3–6 раз короче стерильной части цветоноса; брактей 1,5–3,2 мм длиной; пластинка листа слабо просвечивающая, темно-зеленая или сероватая, краевые жилки хорошо развитые, край листа цельный. Основание побега прикрыто «муфтой» из отмерших влагалищ листьев. Диаметр устьиц 19–25  $\mu$ . Хромосомное число  $2n = 24$ .

Протокол: «Hab. in pascuis Tauriae prope Kerk». Тип в Женеве (G).

На солонцах и подсолонных почвах, в степных западинах, реже на известняках и песчаниках, вдоль дорог.

Если полагаться на морфологические признаки, то северной границей распространения подвида в России будет линия Белгород–Уфа — карта 5. По-видимому, может расти совместно с предыдущим подвидом. Поскольку речь идет только о тетраплоидных растениях из Южной России, Украины и Крыма, в настоящее время невозможно дать картину общего распространения этих форм, хотя тетраплоидные растения и произрастают на большей части территории Средней Европы (см. гл. IV).

Мы принимаем этот подвид только для южнорусских и крымских тетраплоидных растений *P. media*. По-видимому, число хромосом — это в данном случае только один из факторов формирования подвида, поскольку европейские тетраплоидные растения значительно меньше отличаются от диплоидных (например, не являются значимыми отличия в

размере устьиц — Rahn, 1954).

К сожалению, в отношении типа названия *Opiz* мы можем полагаться только на SVИДетельство J. Soják (Цвелев, личное сообщение), и поэтому можно предполагать, что оно относится к тем же образцам из Крыма, по которым описана var. *urvilleana* Rapin. Разновидность var. *longifolia* G. Mey., для которой имеется название в ранге подвида, описана из лесной полосы Средней Европы и поэтому не может использоваться как базионим.

13. **P. maxima** Juss. ex Jacq. 1786, Collect. Bot. 1: 82; Aiton 1789, Hort. Kew. 1: 151; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 480; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 277; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 151; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 41; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 349; Шипунов, 1996, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **101**, 3: 69.

Многолетник с толстым коротким вертикальным корневищем. Главный корень у взрослых растений не сохраняется. Растения 20–90 см высотой. Листья широкие, яйцевидные, до 12 см шириной, с черешками, превышающими по длине пластинку, с острой верхушкой, почти округлым основанием и цельным краем, густо опушенные с обеих сторон или только снизу. Листовая пластинка толстоватая, не просвечивающая, при сушке чернеющая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие или несколько восходящие, опушенные; колосья короткоцилиндрические, очень толстые и плотные, 5–20 см длиной. Брактеи продолговатые, заостренные, опушенные, несколько короче чашелистиков, 2–2,5 мм длиной; чашелистики все одинаковые, 2,5–3 мм длиной, эллиптические, пленчатые, килеватые, заостренные; доли венчика продолговато-яйцевидные, острые, бе-

лые, блестящие, 2–2,5 мм длиной; коробочка продолговато-эллиптическая, около 3 мм длиной, с 4 семенами. Семена уплощенные, продолговатые, около 2 мм длиной, черноватые.

Протолог: «Juss. hort. paris.». Тип в Париже (P).

На засоленных лугах, степных западинах, реже на лесных полянах и опушках.

Преимущественно юг территории, хотя на востоке северная граница распространения этого вида поднимается примерно до 57° с. ш. В Предкавказье *P. maxima* не заходит. Как заносное растение отмечался в Прибалтике (окрестности Таллина) и в Санкт-Петербурге — карта 4. Общее распространение: Ср. Европа, Средн. и Центр. Азия, Южн. Сибирь.

Вид часто путают с *P. cornuti* Gouan (как, например, в указаниях для Предкавказья — Григорьев, 1958), от которого он, однако, хорошо отличается формой листовой пластинки.

Другие виды секции: *P. canescens* Adams.; *P. jurtzevii* Tzvel.; ***P. reniformis*** G. Beck.

Не встречаются на нашей территории виды из следующих секций: sect. *Virginica* Barn.; sect. *Holopsyllium* Pilger; sect. *Carpophorae* Rahn; sect. *Oliganthos* Barn.; sect. *Microcalyx* Pilger.

### Подрод 3. ALBICANS (Barn.) Rahn

1996, Bot. Journ. Linn. Soc. **120**, 2: 197. — Sect. *n Albicans* Barn. 1844, Rech. dével. struct. génér., classif. Plantag. et Plumbag.: 18.

Однолетние, реже многолетние травы или полукустарники. Междоузлия укороченные или удлиненные. Листья от линейных до ланцетных, изредка более широкие. Семяпочек и семян 2. Трубка венчика голая (за

исключением *P. lachnantha* Bunge). Плоскость между семядолями перпендикулярна внутренней, глубоко вогнутой, стороне семени.

Тип: *P. albicans* L.

Распространение космополитическое, но бóльшая часть видов сосредоточена в Средиземноморье и Южной Америке.

Секция 1. **Lanceifolia** Barn. 1844, Rech. dével. struct. génér., classif. Plantag. et Plumbag.: 18. — Sect. *n Arnoglossum* Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 714, non Endl. ex Ledeb. 1849.

Наружные чашелистики сросшиеся более чем наполовину в широкую чешую с двумя килями. Цветоносы бороздчатые. Колосья очень плотные. Многолетники с вертикальным, реже горизонтальным корневищем.

Лектотип: *P. lanceolata* L.

Распространены космополитически, но наибольшее число видов — в Средиземноморье.

14. **P. altissima** L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 164; Pilger, 1937, in Pflanzenr. 102: 328; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 42; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 354; Шипунов, 1996, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **101**, 2: 67.

Многолетник с толстым горизонтальным или косым корневищем и толстыми (до 2 мм в диаметре) придаточными корнями. Главный корень быстро отмирает. Растения 20–90 см высотой. Листья ланцетные или широколанцетные, 1,5–4 см шириной, постепенно суженные в длинный черешок, заостренные, с клиновидным основанием и цельным, редко тупозубчатым, краем, голые или несколько опушенные. Листовая пластинка кожистая, при сушке не чернеющая. Цветоносы бороздчатые, прямо-

ячие, голые, колосья короткоцилиндрические, 2,5–5 см длиной. Брактеи яйцевидные, коротко заостренные, голые, короче чашелистиков, брактеи нижних цветков 6–7 мм длиной, брактеи верхних цветков — 4–5 мм длиной; чашелистики около 4 мм длиной, задние округлые, заостренные, доли венчика яйцевидные, коротко заостренные, с остроконечием, буроватые, до 2,5 мм длиной; коробочка узко эллиптическая, 4–4,5 мм длиной, с 2 семенами. Семена удлинённые, вогнутые, красновато-коричневые, 3,25–3,5 мм длиной.

Протокол: «Habitat in Italia». Лектотип: «144.10 altissima» (LINN, photo LE!).

На сырых лугах и влажных песчаных местах (в Европе), у нас — как заносное растение на железнодорожной насыпи.

Только как заносное в Калужской обл. (Боровский р-н) — карта 6. Общее распространение: юго-восток Ср. Европы, Средиземноморье.

Растение часто не отличают от *P. lanceolata* L. Все просмотренные нами образцы *P. «altissima»* с Украины, Кавказа и Средней Азии принадлежат к *P. lanceolata*.

15. ***P. lanceolata*** L. 1753, Sp. Pl.: 113; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 481; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 313; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 156; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 42; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 353. — *P. dubia* L. 1755, Fl. Suec. ed. 2: XVI et 46. — *P. eriophora* Hoffmgg. et Link, 1809, Fl. Portug. 1: 423. — *P. glabriflora* Sakalo, 1948, Бот. журн. АН УРСР, 4, 3–4: 84. — *P. lanuginosa* (Bast.) Karst, 1950, Визн. росл. УРСР: 442. — *P. lanceolata* subsp. *n. lanuginosa* (Bast.) Arisang, 1882, Comp. Fl. Ital.: 500; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5:

353.

Многолетник, изредка однолетник с коротким вертикальным корневищем. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Растения 8–70 см высотой, с 7–15 развитыми зелеными листьями. Листья от эллиптически-ланцетных до линейно-ланцетных, 1–4 см шириной, постепенно суженные в короткий или длинный черешок, острые, с клиновидным основанием и цельным или редко- и острозубчатым краем, опушенные или почти голые. Листовая пластинка тонкая, хорошо просвечивающая, при сушке не чернеющая. Цветоносов на взрослом растении 1–5 (иногда до 12), они бороздчатые, прямостоячие или восходящие, почти голые, колосья короткоцилиндрические или почти головчатые, 0,5–6,5 см длиной. Брактеи яйцевидные или эллиптические, пленчатые, с килем, не достигающим верхушки, заостренные, голые или опушенные, равные чашелистикам, брактеи нижних цветков до 4 мм длиной, длиннее брактеев верхних цветков; чашелистики 2,2–3,5 мм длиной, задние эллиптические, заостренные, доли венчика яйцевидные, буроватые, около 2 мм длиной; коробочка эллиптическая, до 3 мм длиной, с 2 вогнутыми семенами. Семена коричневые, около 3 мм длиной.

Протолог: «Habitat in Europae campis sterilibus». Лектотип: Herb. Cliff., «9» (ВМ!).

Эвритошный вид, связанный в своем происхождении с лугами. Встречается также на сухих склонах, известняковых осыпях, в светлых лесах, на полянах, залежах, по берегам водоемов, по обочинам дорог, реже как сорное в населенных пунктах.

Практически по всей территории, за исключением арктических районов Мурманской, Архангельской обл. и Республики Коми (хотя по же-

лезной дороге до Воркуты). Общее распространение: космополитическое (естественный ареал включал, по-видимому, запад и центр Евразии, но в настоящее время вид занесен на все континенты, кроме Антарктиды).

Чрезвычайно полиморфный вид, характеризующийся клинальной изменчивостью типов опушения листьев и брактеей (см. главу V). Выделение каких-либо подвидов или даже разновидностей представляется нам, как и А. Chater (1976), нецелесообразным, за исключением, быть может, спорадически встречающейся на севере территории и на Украине var. *sphaerostachya* Mert. et Koch, которая отличается почти округлыми колосьями и мелкими размерами всего растения.

Другие виды секции: *P. argentea* Chaix; *P. lacustris* Maire; *P. lagopus* L.<sup>4</sup>; *P. leiopetala* Lowe.

Секция 2. **Montana** Barn. 1844, Rech. dével. struct. génér., classif. Plantag. et Plumbag.: 18. — Sect. *n Oreades* Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 717.

Цветоносы цилиндрические, передние чашелистики свободные. Брактеи очень широкие, полностью скрывающие чашелистики. Средняя жилка на чашелистиках развита лишь у основания. Многолетние травы с вертикальным корневищем.

Лектотип: *P. montana* Lam. (= *P. atrata* Норре).

Распространены в горах Европы, на Кавказе и в Иране.

---

<sup>4</sup>По-видимому, этот вид можно исключить из списка видов *Plantaginaceae* Европейской России, поскольку со времени упоминания И. Ф. Шмальгаузенем (1897) для Крыма его ни разу не собирали на нашей территории.



16. ***P. atrata*** Hoppe, 1799, Bot. Taschenb.: 85; Pilger, 1937, in Pflanzenr. 102: 281; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 152; Cartier, 1976, Fl. Europ. 4: 42; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 353. — *P. saxatilis* Bieb. 1802, Fl. taur.-cauc. 1: 109; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 483. — *P. monosperma* Pourr. 1786, Hist. et Mém. Acad. Sci. Toulouse, 3: 325. — *P. montana* Lam. 1791, Encycl. Méth. Bot. III. Gen.: 341, non Huds. 1762.

Многолетник с вертикальным, иногда ветвистым корневищем. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Растения 5–35 см высотой. Листья линейные или ланцетные, 3–15 мм шириной, почти сидячие, с острой верхушкой и цельным или с немногими зубцами краем, густо опушенные или почти голые, как и цветоносы. Листовая пластинка толстоватая, при сушке чернеющая. Цветоносы цилиндрические, прямые или несколько дуговидные; колосья коротко цилиндрические или головчатые, 1–3 см длиной. Брактии очень широкие, довольно разнообразной формы, полностью скрывающие чашечку, по килю и/или по краям опушенные, 3,5–7 мм длиной; чашелистики все одинаковые, 2,5–4 мм длиной, эллиптические, на верхушке округлые, темные; доли венчика яйцевидные, крупные, 2–3 мм длиной, буроватые, коробочка продолговато-яйцевидная, 4–6 мм длиной, с (1)2 семенами. Семена продолговато-яйцевидные, темные, около 4 мм длиной.

Лектотип: Herb. Viv. Pl. Rar. Pr. Alp., «D. H. Hoppe, Cent. 2» (W, isolectotypus MW!). Описан из окрестностей Зальцбурга (Австрия).

Альпийские и субальпийские луга.

На территории Украины (Вост. Карпаты). Общее распространение: горные районы Европы, Кавказ, Иран.

Мы видели в сборах из Закарпатской обл. (Раховский р-н, MOSM) растения, у которых чашелистики некоторых цветков срослись друг с другом, но сохранили типичную для *P. atrata* темную окраску. Эти растения, как нам представляется, могут быть результатом гибридизации с *P. lanceolata* L.

У нас встречается subsp. *atrata* (Pilger, 1937; Cartier, 1989). Для выделения subsp. *carpathica* (Pilger) Soó (Цвелев, 1981), отличающегося относительно мелкими размерами всего растения, не имеется, на наш взгляд, достаточных оснований.

Одним из главных отличительных признаков пиренейских *P. monosperma* Poir. от *P. atrata* Норре считалось густое серебристое опушение листьев и густо опушенный киль брактеей (Chater, Cartier, 1976), однако среди кавказских образцов *P. atrata*<sup>5</sup> встречаются как экземпляры, соответствующие диагнозу *P. monosperma* Poir., так и переходные к ним формы (LE, MOSP), что заставляет усомниться в видовом статусе пиренейских растений.

Второй вид секции: *P. nivalis* Boiss.

Секция 3. **Albicans** Barn. 1844, Rech. dével. struct. génér., classif. Plantag. et Plumbag.: 18. — Sect. *n Minutae* Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 370.

Цветоносы цилиндрические, передние чашелистики свободные. Средняя жилка на чашелистиках обычно достигает их вершины (реже исчезает на половине длины). Цветоносы покрыты почти всегда оттопыренными волосками, такими же, как и на вегетативных органах. Цветки

---

<sup>5</sup>Относящихся, по-видимому, к subsp. *fuscescens* (Jord.) Pilger (Cartier, 1989).

расположены спирально. Доли венчика часто заостренные, в основании клиновидные или округлые. Преимущественно однолетники со стержневым корнем.

Лектотип: *P. albicans* L.

Распространены в Средиземноморье, континентальной Евразии, а также в Калифорнии.

17. **P. minuta** Pall. 1776, Reise, 3, Anh.: 716; Ledeb. 1849 Fl. Ross. 3: 484; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 351; Григ. Фл. СССР, 23: 158; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 43; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 354. — *P. lessingii* Fisch. et Mey. 1835, Index. Sem. Horti. Petropol. 2: 47; Ledeb. l. c.: 485. — *P. minuta* subsp. *n lessingii* (Fisch. et Mey.) Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 74.

Однолетник. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Растения 1,5–12 см высотой. Листья линейные, реже линейно-ланцетные, 2–8 мм шириной, с заостренной верхушкой и цельным краем, густо шерстисто-волосистые до почти голых. Листовая пластинка толстоватая, при сушке не меняющая окраски или изредка чернеющая. Цветоносы цилиндрические, прямые или несколько дуговидные, густоволосистые; колосья головчатые или короткоцилиндрические, 3–8 см длиной. Брактеи широкие, с шириной, часто превышающей длину, голые или опушенные, короче чашелистиков, 2,5–2,75 мм длиной; чашелистики все одинаковые, около 3 мм длиной, продолговато-эллиптические, с тупой верхушкой; доли венчика продолговато-яйцевидные, буроватые, крупные, 1,5–2 мм длиной; коробочка яйцевидно-коническая, 3,5–5 мм длиной, с 2 семенами. Семена продолговатые, вогнутые, коричневатые,

3–4 мм длиной.

Тип: «Herb. Fischer. minuta  $\alpha$ . Circa salsos Inderiensem et Bogdensem» (LE!). Описан из Вост. Казахстана.

На солонцах, реже на обнажениях мела и известняка.

Крайний юго-восток территории (Астраханская обл.) — карта 6. Указание для Воронежской области (Горшкова, 1964) сомнительно, сборы оттуда отсутствуют. Если *P. minuta* и встречался там как заносное растение, то, скорее всего, выпал. Общее распространение: Южн. и Вост. Закавказье, Средн. и Центр. Азия.

Между «типичными» *P. minuta* и растениями, относимыми к subsp. *lessingii* (не встречающимися на нашей территории) наблюдаются многочисленные переходные формы и возможна клинальная изменчивость, поэтому мы не считаем последние заслуживающими ранга подвида.

Другие виды секции: *P. albicans* L.; *P. amplexicaulis* Cav. s.l. (incl. *P. bauphula* Edgew.); *P. annua* Ryding; *P. boissierii* Hausskn.; *P. cylindrica* Forsk.; *P. ovata* Forsk. s.l. (incl. *P. fastigiata* Morris); *P. stocksii* Boiss.; *P. sharifii* Rechinger; *P. baltistanica* Hartmann; *P. cafra* Decne.; *P. loeflingii* L.; *P. notata* Lagasca; *P. lachnantha* Bunge s.l.; *P. akkensis* Cosson; *P. ciliata* Desf.; *P. lagocephala* Bunge; *P. psammophila* Agnew et Chalabi-Ka'bi; *P. tunetana* Murbeck.

Секция 4. **Gnaphaloides** Barn. 1844, Rech. dével. struct. génér., classif. Plantag. et Plumbag.: 19.

Цветоносы цилиндрические, передние чашелистики свободные. Средняя жилка на чашелистиках обычно достигает их вершины. Цветоносы покрыты направленными вверх волосками, вдвое более широкими, чем на вегетативных органах. Цветки расположены мутовками по 3, реже

супротивно. Доли венчика не заостренные, в основании часто сердцевидные, иногда венчик зигоморфный. Однолетние или многолетние травы, реже полукустарники.

Лектотип: *P. gnaphaloides* Nutt. (= *P. patagonica* Jacq.)

Распространены в Сев. и Южн. Америке.

18. ***P. patagonica*** Jacq. 1786, Icon. Pl. Rar. 2: 9, pl. 306; Bassett, 1973, The plantains of Canada: 37. — *P. gnaphaloides* Nutt. 1818, Gen. North Amer. Pl. 1: 100. — *P. patagonica* var. *n spinulosa* Gray, 1878, Syn. Fl. 2: 391; Шипунов, 1996, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **101**, 2: 67. — *P. spinulosa* Desne. 1852, in DC. Prodr. 13: 713. — *P. aristata* auct. non Michx.: Игошина, 1955, Бот. мат. (Ленингр.), 17: 509; Цвелев 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 355.

Однолетник с хорошо развитым главным корнем и немногочисленными боковыми корнями. Растения 5–20 см высотой. Листья линейные, 3–6 мм шириной, сидячие, с острой верхушкой и цельным краем, опушенные. Листовая пластинка довольно тонкая, при сушке не меняющая окраски или буреющая. Цветоносы цилиндрические, прямостоячие, слабо опушенные; колосья длиннотрубчатые, реже почти головчатые, молодые овальные, 1–10 см длиной. Брактеи почти линейные, с длинными, жесткими (до 1 см) осями, уменьшающимися к верхним цветкам, в нижней части опушенные длинными (до 3 мм) волосками, не чернеющими при сушке. Чашелистики почти одинаковые, до 3 мм длиной, овальные, на верхушке туповатые; доли венчика широко овальные, буроватые, отогнутые вниз, до 2 мм длиной; коробочка эллиптическая, 3–4 мм длиной, с 2 семенами. Семена продолговатые, вогнутые, светло-коричневые,

1,5–2 мм длиной.

Протолог: «Crescit ad Champion River in Patagonia». Тип в Париже (P).

На лугах, у дорог, как сорное в посевах (в Сев. Америке), у нас — как заносное на альпийских пастбищах.

На территории Украины (Закарпатская обл., Мукачевский р-н). Общее распространение: юго-запад Канады, центральные штаты США, Мексика (п-ов Калифорния), Южная и Центральная Аргентина.

У нас встречается не *P. aristata* Michx. (действительно часто заносимый в различные регионы — Kohler, 1957; Висюлина, 1961; Цвелев, 1981; Zheng Tai-kun et al., 1992), а именно *P. patagonica* Jacq. (Morris, 1901; Pilger, 1937; Rahn, 1978b; Шипунов, 1996а), который пока не отмечался как заносное растение, хотя и является на родине широко распространенным сорняком.

Другие виды секции: *P. argyrea* Morris; *P. aristata* Michx.; *P. erecta* Morris s.l.; *P. helleri* Small; *P. hookeriana* Decne.; *P. wrightiana* Decne.; *P. hispidula* Ruiz. et Pav.; *P. limensis* Pers. s.l.; *P. litorea* Phil.; *P. lundborgii* Sparre; *P. rancagua* Steud.; *P. brasiliensis* Sims s.l.; *P. densa* (Pilger) Rahn; *P. tandilensis* (Pilger) Rahn; *P. bismarckii* Niederl.; *P. grandiflora* Meyen; *P. johnstoni* Pilger; *P. lamprophylla* Pilger s.l.; *P. linearis* H.B.K. s.l.; *P. nivea* H.B.K.; *P. sericea* Ruiz. et Pav. s.l. *P. toluensis* Pilger.

Не встречаются на нашей территории виды из секции *Hymenopsyllium* Pilger.

## Род 2. песочник — **PSYLLIUM** Mill.

1754, Card. Dict. Abridg. ed. 4: 3; Juss. 1789, Gen. Pl.: 89. — *Plantago* sect. *n* *Psyllium* (Mill.) Lam. et DC. 1805, Fl. Fr. 3: 417; Rahn, 1978, Bot. Tidsskr. **73**, 2: 108 p.p.; Rahn, 1996, Bot. Journ. Linn. Soc. **120**, 2: 145 — *Plantago* subgen. *n* *Psyllium* (Mill.) Peterm. 1849, Deutschl. Fl.: 472.

Ветвистые полукустарники, кустарники или однолетники. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Листья простые, супротивные, линейные. Листорасположение перекрестнопарное. Цветки обоеполые, с брактелями, собраны в пазушные головки. Чашелистиков 4, остающихся. Венчик актиноморфный, трубчатый, с 4 долями отгиба, пленчатый. Тычинок 4, чередующихся с долями венчика. Плод — двугнездная коробочка с 2 вогнутыми семенами (по одному в каждом гнезде); по созревании верхняя часть коробочки отделяется по кольцевому шву.

Лектотип: *Plantago sempervirens* Crantz (= *Psyllium sempervirens* (Crantz) Soják).

Род насчитывает 16 видов, распространенных почти исключительно в Евразии и Северной Африке, наибольшее число видов в Средиземноморье и на Канарских островах.

1. **Ps. arenarium** (Waldst. et Kit.) Mirb. 1830, Hist. Pl. ed. 2, 14: 433; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. государств: 644. — *Plantago arenaria* Waldst. et Kit. 1801, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 1: 51, tab. 51; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 43. — *P. indica* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2: 896, nom. illeg.; Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 418; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 161. — *P. psyllium* L. 1753: 115, nom. ambig. (non Syst. Nat. ed. 10 nec Sp. Pl. ed. 2). — *P. scabra* Moench, 1794, Méth. Pl.: 461, nom. superfl.; Цвелев, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 355. — *Psyllium scabrum* (Moench) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 12: 306. — *Ps. indicum* (L.) Dum.-Cours. 1811, Bot. Cult. ed. 2, 2: 492.

Однолетник. Растения 20–60 см высотой, сильно ветвистые, более или

менее опушенные простыми и железистыми волосками. Листья от узколинейных до линейно-ланцетных, 1–3 мм шириной, довольно длинные (6–8 см), сидячие, заостренные, с цельным краем. Листовая пластинка толстоватая, темно-зеленая, при сушке темнеющая. Цветоносы многочисленные в пазухах верхних листьев, опушенные; колосья головчатые, 0,5–1,5 см длиной. Брактеи различаются по форме, брактеи нижних цветков — широкие, вогнутые, округло-яйцевидные, суженные в длинный отогнутый остевидный придаток 3–10 мм длиной, брактеи верхних цветков — обратнойяйцевидные или даже лопатчатые, с расширяющимся кверху килем, до 4 мм длиной, все опушенные (иногда почти голые); чашелистики неодинаковые, передние — почти яйцевидные, тупые, задние — ланцетные, заостренные, все около 4 мм длиной, доли венчика яйцевидно-ланцетные, острые, буроватые, 2(4) мм длиной; коробочка широко эллиптическая, 3–3,5 мм длиной, с 2 семенами. Семена продолговатые, вогнутые, буровато-черные, блестящие, около 2,5 мм длиной.

Протолог: «In Europa australis sepius». Тип в Будапеште (ВР).

По поводу названий этого и двух следующих видов см. главу I.

1) Subsp. *arenarium*

Брактеи верхних цветков волосистые, яйцевидные. Чашелистики на спинке волосистые.

Сосновые леса, посадки, песчаные дороги, отмели крупных рек, нередко также как заносное растение в населенных пунктах и по железнодорожным путям.

Западные области (Ленинградская, Псковская), далее северная граница распространения проходит через Смоленскую, Московскую, Яро-



славскую, Ивановскую, Нижегородскую области, Республику Марий-Эл и Татарию, а затем Оренбургскую обл. — карта 7. Занесен в Тверскую и Архангельскую обл. На юге Украины и в Крыму замещается вторым подвидом. Общее распространение: Зап. Европа (на севере как заносное), Средиземноморье, Кавказ, Средн. Азия, юг Зап. Сибири.

2) Subsp. *orientalis* (Soó) Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha) **140**, 3–4: 130; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. государств: 644. — *Plantago scabra* subsp. *n. orientalis* (Soó) Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 175. — *P. indica* subsp. *n. orientalis* Soó, 1966, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 12: 361. — *P. arenaria* f. *n. rossica* Tuzson, 1913, in Bot. Közlem. 12: 200.

Брактеи верхних цветков почти голые, их ширина часто превышает длину. Чашелистики на спинке голые.

Протолог: «in insula Potemkin prope Cherson Rossiae». Тип в Будапеште (ВР).

На приморских песках, ракушечниках и галечниках.

Юг Украины (Николаевская и Херсонская обл.), Крым. Общее распространение: Балканский п-ов, Мал. Азия.

2. **Ps. sempervirens** (Crantz) Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha) 131; Шишунов, 1997, Бюлл. МОИП, Отд. биол. **102**, 3: 64. — *Plantago sempervirens* Crantz, 1766, Inst. Rei Herb.: 331; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 44. — *Psyllium repens* Hill, 1756, The British Herbal: 159, nom. illeg. — *Plantago cynops* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 167 (non Sp. Pl. ed. 1); Pilger, 1937, in Pflanzenr. 102: 425.

Низкий кустарник с узловатыми тонкими (до 2 мм) ветвями. Растения 30–40 см высотой, более или менее опушенные простыми и железистыми волосками. Листья узколинейные, 0,75–1 мм шириной, 3–6 см длиной, сидячие, заостренные, с цельным краем, несколько сросшиеся в основании. Листовая пластинка толстоватая, темно-зеленая, при сушке темнеет. Цветоносы многочисленные в пазухах верхних листьев, опушенные; колосья головчатые, 1–1,5 см длиной. Брактеи различаются по форме, брактеи нижних цветков — очень широкие, вогнутые, округло-яйцевидные, суженные в длинный остевидный придаток 5–6 мм длиной, брактеи верхних цветков — довольно узкие, с более коротким придатком, все опушенные, чашелистики неодинаковые, передние — похожие по форме на брактеи верхних цветков брактеи, задние — ланцетные, все заостренные, 5–6 мм длиной, доли венчика узкие, ланцетные, острые, буроватые, 3–3,5 мм длиной; коробочка широко коническая, до 5 мм длиной, с (1)2 семенами. Семена продолговатые, вогнутые, коричневые, блестящие, 3(4) мм длиной.

Протолог: «*Tab. in Eurorae*». Тип в Лондоне (BM).

На сухих местах, приморских склонах, каменистых обнажениях (в Зап. Европе), у нас — как заносное вместе с семенами декоративных растений в населенных пунктах.

Как заносное в Крыму (Большая Ялта) — карта 7. Общее распространение: Средиземноморье, юг Центр. Европы.

3. ***Ps. squalidum*** (Salisb.) Soják, 1972, *Cas. Nar. Mus. (Praha)* 131; Шипунов, 1997, *Бюлл. МОИП, Отд. биол.* **102**, 3: 64. — *Plantago squalida* Salisb. 1796, *Prodr. Stirp. Chapel Allerton*: 47. — *P. psyllium* L. 1762, *Sp.*

Pl. ed. 2.: 167 (non Sp. Pl. ed. 1 nec Syst. Nat. ed. 10); Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 421; Григ. 1958, Фл. СССР, 23: 162. — *P. cynops* L. 1753, Sp. Pl.: 116, nom. ambig. — *P. afra* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 168 ex p. (descr. mixta), nom. ambig.; Chater, 1976, Fl. Europ. 4: 44.

Однолетник, часто слабо ветвистый. Растения 5–40 см высотой, опушенные простыми и железистыми волосками. Листья линейные или ланцетные, недлинные (3–6 см), 1–4 мм шириной, сидячие, заостренные, с цельным краем и расширенным основанием. Листовая пластинка плоская, светло-зеленая, при сушке не темнеет. Цветоносы многочисленные в пазухах верхних и средних листьев, опушенные; колосья головчатые, 0,5–1 см длиной (у карликовых растений с одним соцветием оно кажется верхушечным). Брактеи различаются по форме, брактеи нижних цветков — яйцевидные, 4–5 мм длиной, суженные в придаток 3–6 мм длиной, брактеи верхних цветков — широкояйцевидные с более коротким придатком, 3,5–4 мм длиной, все опушенные, чашелистики неодинаковые, передние — обратноланцетные, задние — почти яйцевидные, все заостренные, 3–4 мм длиной, трубка венчика морщинистая, доли венчика яйцевидные, заостренные, буроватые, около 2 мм длиной; коробочка широко эллиптическая, 3–3,5 мм длиной, с 2 семенами. Семена продолговатые, вогнутые, темно-бурые, блестящие, 2–3 мм длиной.

Протолог: «Habitat in Europae australis». Тип в Лондоне (BM).

На сухих лугах и склонах, в оазисах пустынь и полупустынь (на родине), у нас — как заносное в населенных пунктах и на лугах.

Как заносное в Московской обл. (Серпуховский р-н) и на Украине (окрестности Киева) — карта 7. Общее распространение: Средиземно-

морье, Мал. Азия, Вост. Закавказье, Средн. Азия. Занесен в Южную Америку.

Другие виды рода: *Ps. chamaepsyllum* (Zoh.) Holub; ***Ps. exiguum*** (Murr.) Soják; *Ps. maris-mortui* (Eig) Holub; ***Ps. phaeostomum*** (Boiss. ex Heldr.) Soják; *Ps. squarrosum* (Murr.) Dum.; *Ps. sarcophyllum* (Zoh.) Holub; *Ps. arborescens* (Poir.) Mirb.; *Ps. asperrimum* (Gand.) Holub; *Ps. euphraticum* (Dec. ex Barn.) Soják; *Ps. famarae* (Svent.) C.Kunkel; *Ps. mauritanicum* (Boiss. et Reut.) Soják; *Ps. sinaicum* (Barn. ex Decne.) Holub; *Ps. webbii* (Barn.) Soják.

На территории Европейской России и сопредельных территориях могут быть найдены виды подорожника, встречающиеся за пределами бывшего СССР. Это *P. rugelii* Decne. из секции *Palaeopsyllum* — встречается в Северной Америке (Bassett, 1973), часто смешивается с *P. major* L. (Hawthorn, 1974), занесен в Финляндию (Kunkel, 1955); *P. gentianoides* Sibth. et Smith из той же секции, встречается в западных и южных Карпатах (Chater, Cartier, 1976); *P. virginica* L. из секции *Virginica* — американский вид, занесен в Центральную и Восточную Азию; и *P. lagopus* L. из секции *Lanceifolia* — отмечался (недостовечно) для Крыма (Шмальгаузен, 1897), встречается по всему Средиземноморью (Greuter et al., 1989).

Кроме того, на севере и северо-западе Европейской России встречается *Littorella uniflora* (L.) Aschers.

## VI.2. Ключ для определения подорожников с территории Европейской России и сопредельных регионов

### VI.2.1. Ключ для определения родов

1. Листья супротивные, стебли с удлинёнными междоузлиями; соцветия почти головчатые, коробочка с 2 крупными семенами . . . . .  
. . . . . *Psyllium* Mill. — Песочник.
- Листья очередные, в прикорневой розетке; соцветия длинно- или короткоцилиндрические, семян в коробочке (1) 2 или больше . . . . .  
. . . . . *Plantago* L. — Подорожник.

### VI.2.2. Род 1. *Psyllium* Mill. — Песочник

1. Однолетники . . . . . 2.
- Многолетники с одревесневающим стеблем; брактеи нижних цветков очень широкие, закрывают значительную часть основания соцветия . . . . .  
. . . . . *Ps. sempervirens* (Crantz) Soják — Пес. вечнозелёный.
2. Брактеи нижних цветков с длинными отогнутыми придатками; брактеи верхних цветков почти лопатчатые, с расширяющимся кверху килем; растения сероватые; обычно сильно ветвятся . . . . .  
. . . . . *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb. — Пес. шероховатый.
- Брактеи нижних цветков с не отогнутыми придатками; брактеи верхних цветков — яйцевидные, с не расширяющимся кверху килем; растения зелёные; обычно почти не ветвятся . . . . .  
. . . . . *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják — Пес. блошиный.

**VI.2.3. Род 2. *Plantago* L. — Подорожник**

1. Наружные чашелистики сросшиеся почти по всей длине; листья от линейных до широколанцетных; цветоносы бороздчатые, колосья очень плотные ..... 2.
- Наружные чашелистики свободные; цветоносы цилиндрические, редко бороздчатые, но тогда колосья довольно рыхлые ..... 3.
2. Боковые корни тонкие, их толщина не превышает 0,75 мм, придаточные корни отсутствуют; корневище довольно короткое (5–7 см длиной), вертикальное или наклонное; чашелистики 2,2–3,5 мм длиной ..... *P. lanceolata* L. — П. ланцетолистный.
- Придаточные корни толстые (1–2 мм); корневище, как правило, длинное (более 7 см длиной), почти горизонтальное; чашелистики около 4 мм длиной ..... *P. altissima* L. — П. высочайший.
- 3 (1). Листья в общем очертании ланцетные, по краям лопастные или крупнозубчатые; цветоносы прижатые к субстрату, редко несколько приподнимающиеся; растения Крыма .....  
..... *P. coronopus* L. — П. оленерогий.
- Листья цельные, цельнокрайние или мелко- и редкозубчатые ... 4.
4. Листья линейные, лишь иногда линейно-ланцетные ..... 5.
- Листья от широколанцетных до широкоовальных или широкояйцевидных ..... 12.
5. Трубка венчика опушенная ..... 6.
- Трубка венчика голая ..... 7.

6. Колосья длинноцилиндрические, лишь несколько короче стерильной части цветоноса; доли венчика часто с ресничками; растения 15–50 см высотой, развитые листья 10–25 см длиной, более или менее одинаковые, голые или (чаще) опушенные . . . . .  
. . . . . *P. maritima* L. — П. приморский.
- Колосья яйцевидные, значительно короче стерильной части цветоноса; доли венчика без ресничек; растения 9–14 см высотой, развитые листья 5–9 см длиной, голые, нижние значительно короче верхних . . . . .  
. . . . . *P. schrenkii* C. Koch — П. Шренка.
- 7 (5). Многолетники с толстым, часто многоглавым корневищем . . . 8.  
— Однолетники . . . . . 9.
8. Ширина брактеей превышает длину; соцветие короткоцилиндрическое, цветки крупные, до 1 см длиной; листья довольно широкие, с несколькими жилками, ярко-зеленые; растения Карпат . . . . .  
. . . . . *P. atrata* Норре — П. чернеющий.
- Длина брактеей превышает ширину; соцветие длинно- и узкоцилиндрическое, цветки значительно мельче; листья узкие, с одной жилкой, сероватые; растения Южного Урала . . . . .  
. . . . . *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. — П. Крашенинникова.
- 9 (7). Коробочка с 2 крупными семенами . . . . . 10.  
— Коробочка с 6–30 семенами . . . . . 11.
10. Растения, опушенные многочисленными длинными волосками; колос почти головчатый, крупный; брактеей тупые, короче чашелистиков или равны им . . . . .  
. . . . . *P. minuta* Pall. — П. маленький.

- Растения, опушенные довольно редкими волосками; колос короткоцилиндрический; брактей с очень длинными (до 1 см), жесткими осями ..... *P. patagonica* Jacq. — П. патагонский.
- 11 (9). Брактей округлые, туповатые; коробочка с 12–30 семенами ...  
..... *P. polysperma* Kar. et Kir. — П. многосеменной.
- Брактей яйцевидные, острые; коробочка с 6–16 семенами .....  
..... *P. tenuiflora* Waldest. et Kit. — П. тонкоколосый.
- 12 (4). Колосья очень плотные, лепестки белопленчатые, тычинки с белыми или розоватыми пыльниками, тычиночные нити длиннее столбика с рыльцем ..... 13.
- Колосья довольно рыхлые, лепестки буро-пленчатые, тычинки с буроватыми пыльниками, тычиночные нити короче столбика с рыльцем ..... 14.
- 13. Колосья толщиной 0,8–1 см; листья с узкокрылатыми черешками, по длине примерно равными листовой пластинке, при сушке, как правило, чернеют ..... *P. maxima* Juss. ex Jacq. — П. наибольший.
- Колосья толщиной 0,4–0,6 см; листья без черешков или с ширококрылатыми черешками, значительно меньшими по длине, чем листовая пластинка; при сушке не чернеют ... *P. media* L. — П. средний.
- 14 (12). Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения; листья ланцетные, широколанцетные или узкоэллиптические, семян в коробочке обычно 5 ..... 15.
- Главный корень у взрослых растений отсутствует; листья овальные, широкоовальные или яйцевидные, семян в коробочке часто значительно больше 5 ..... 16.



15. Многолетники; листья черешковые, притупленные; задние чашелистики пленчатые, короче передних .....  
..... *P. schwarzenbergiana* Schur — П. Шварценберга.  
— Однолетники; листья почти сидячие, острые; чашелистики примерно одинаковые ..... *P. depressa* Willd. — П. прижатый.
- 16 (14). Семян в коробочке не менее 6; рыльца короткие, не более 3 мм длиной; корневище развито слабо; листья при сушке не чернеют; брактей не более чем в 1,5 раза короче чашелистиков ..... 17.  
— Семян в коробочке 4; рыльца длинные, более 4 мм длиной; имеется короткое толстое корневище; листья хрящеватые, ломкие; при сушке, как правило, чернеют; брактей более чем в 2 раза короче чашелистиков ..... *P. cornuti* Gouan — П. Корнута.
17. В островатой коробочке 6–10 сравнительно крупных семян (около 1,2 мм длиной); листья яйцевидные, в основании сердцевидные, почти голые; колосья не более чем в 1,5 раза короче цветочных стрелок ..... *P. major* L. — П. большой.  
— В туповатой, иногда почти округлой, коробочке не менее 12 мелких (около 0,8 мм длиной) семян<sup>6</sup>; листья широколанцетные или овальные, в основании ширококлиновидные; колосья, как правило, более чем в 1,5 раза короче цветочных стрелок .....  
..... *P. uliginosa* F. W. Schmidt — П. топяной.

---

<sup>6</sup>Очень редко, у растений побережья Финского залива, семян меньше за счет абортирования первоначально многочисленных семяпочек.

## Результаты и выводы

- 1) Флористическое исследование Европейской России выявило 4 новых для флоры этой территории вида. Впервые построены карты ареалов *P. uliginosa* F. W. Schmidt и *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg., уточнены ареалы остальных видов. Установлено, что на нашей территории встречается 21 вид из родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill.
- 2) Проанализировано более 120 признаков, имеющих таксономическое значение. Составлена сравнительная таблица по 61 признаку для видов *Plantaginaceae* с территории Европейской России.
- 3) Для разграничения видов «критических групп» значение имеют признаки соотношения длины цветоноса, длины и ширины колоса, положения наибольшей ширины листа, формы основания листа, а также числа семян в коробочке.
- 4) Изучение признаков скульптуры поверхности семян под сканирующим электронным микроскопом позволяет сделать вывод о том, что признаки вторичной скульптуры (особенности поверхности стенок клеток экзотесты) более устойчивы и имеют значение для различения секций и подродов, а признаки первичной скульптуры (форма клеток экзотесты) — менее устойчивы и имеют значение для различения рядов и секций.
- 5) По результатам многомерного анализа данных и на основе параллельного культивирования уточнены межвидовые границы и вну-

тривидовая система *P. major* L., *P. uliginosa* F. W. Schmidt, *P. maritima* L., *P. schrenkii* C. Koch, *P. media* L. и *P. lanceolata* L.

- 6) Внесены уточнения в систему рода *Plantago*: пересмотрены границы подродов, секций *Plantago* и *Albicans*; выделена новая секция *Uralensae*, изменен ранг некоторых таксонов, предложено несколько новых номенклатурных комбинаций.
- 7) Составлен ключ для определения подорожников Европейской России и сопредельных территорий.

## Список литературы

Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. Справочное издание. М., 1989. 607 с.

Андреев В. Н. Виды *Plantago* полярного побережья Европы // Журн. Рус. бот. о-ва. 1930. Т. 15, № 4. С. 291–304.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.

Билик Г. И. Новый для флоры УРСР вид подорожника — *Plantago schwarzenbergiana* Schur // Бот. журн. АН УРСР. 1951. Т. 8, № 1. С. 95–98.

Бородина А. Е. Семейство подорожниковые (*Plantaginaceae*) // Жизнь растений: в 6 т. Т. 5, ч. 2. 1981. С. 439–440.

Василевская В. К. и др. Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 33–42.

Васильева А. Н. *Plantaginaceae* // Флора Казахстана. Т. 8. Алма-Ата, 1965. С. 171–182.

Висюлина О. Д. *Plantaginaceae* // Флора УРСР. Т. 10. Киев, 1961. С. 69–90.

Войцеховская Е. Р. Морфологические и биохимические признаки *P. media* L. в связи с антропогенным воздействием (Ю. Прибайкалье) // Растительные ресурсы. 1995. Т. 31, вып. 1. С. 75–79.

Гейдеман Т. С. *Plantaginaceae* // Определитель высших растений Молдавской ССР. 1975. С. 447–449.

Горшкова С. Г. *Plantaginaceae* // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 508–510.

Горшкова С. Г. Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 6. М.; Л., 1936. С. 248–252.

Григорьев Ю. С. *Plantaginaceae* Lindl. // Флора СССР. Т. 23. 1958. С. 133–164.

Дуброва Н. А., Малахова Л. А., Карташова Н. Н. Кариологическая характеристика некоторых видов рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) // Биол. науки. 1976, № 6. С. 99–101.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. М., 1993. 149 с.

Жукова Г. Я., Титова А. А. Семейство *Plantaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae–Asteraceae*. Л., 1987. С. 278–283.

Жукова Л. А. Род Подорожник // Биологическая флора Московской области. Вып. 7. М., 1983. С. 188–209.

Жукова Л. А. Подорожник большой (*Plantago major* L.) // Диагностика и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1986. С. 39–42.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при различной плотности посадок // Биол. науки. 1991, № 8. С. 51–66.

Жукова Л. А., Шестакова Э. В. Морфологическая поливариантность

*Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100, вып. 3. С. 95–101.

Зайцев Г. Р. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Земскова Е. А. Кариологическое изучение некоторых видов *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 9. С. 1301–1305.

Ищенко Л. Е., Ахмедерова Д. И. Онтогенез и возрастные группы *Plantago major* и *Plantago lanceolata* // Изв. АН ТССР. Сер. биол. 1991, № 2. С. 28–34.

Казанфарова В. К. Систематика и био-экологические особенности кавказских видов рода *Plantago* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1971. 32 с.

Казанфарова В. К., Гасанов А. М. Сравнительная морфолого-анатомическая характеристика *Plantago media* L. и *Plantago stepposa* Кург. // Изв. АН АзССР. Сер. биол. 1973, № 1. С. 7–11.

Карлова А. А. Микроспорогенез, развитие тапетума и мужского гаметофита у *Plantago media* L. // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1986. С. 90–97.

Карнаух Е. Л. *Plantaginaceae* // Визначник рослин УРСР. Киев, 1950. С. 620–623.

Кирьянов А. П. и др. Подорожники блошный и большой. М., 1957. 16 с.

Комаров В. Л. Флора Камчатки. *Plantaginaceae*. Л., 1930. Вып. 3. С. 98.

Комарова Т. А. О развитии розеточных побегов подорожника большого (*Plantago major* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 97.

Кулаичев А. П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA 6.0. М., 1996. 255 с.

Куприянова Л. А. О степном подорожнике, известном под названием *Plantago media* var. *urvilleana* Rap. // Труды бот. ин-та. Сер. 1: Флора и систематика высших растений. Л., 1936. Вып. 3. С. 277–281.

Курбатский В. И. Семейство *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Флора Сибири. Т. 12: *Solanaceae–Lobeliaceae*. Новосибирск, 1996. С. 102–110.

Лебедев-Носов В. И. Флавоноиды и иридоиды подорожника большого и азиатского // Растительные ресурсы. 1980. Т. 16, вып. 3. С. 403–411.

Лебедев-Носов В. И. Применение и химический состав рода *Plantago* // Изыскание биологически активных веществ в лекарственных растениях флоры Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. С. 77–93.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 456 с.

Любарский С. Е. Некоторые особенности экологии прорастания семян *Plantago major*, *Plantago media*, *Plantago lanceolata*, *Plantago indica* // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., 1982. С. 102–105.

Любарский С. Е. и др. Изучение взаимоотношений подорожника среднего с другими видами луговых растений // Взаимодействие между компонентами экосистем. Казань, 1985. С. 95–99.

Магуляев А. Числа хромосом некоторых видов *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и *Plantaginaceae* с Северного Кавказа // Научные докл. высш. школы. Биол. науки. 1977, № 11. С. 74–79.

Макаренко Л. С. Анатомо-морфологическая и экологическая характеристика *Plantago salsa* Pall. в связи с различными условиями местобитания. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Воронеж, 1969. 27 с.

Макаренко Л. С. Морфогенез подорожника солончакового // Научн. тр. Курского пед. ин-та. 1972. Т. 10. С. 73–94.

Малахова Л. А., Курбатский В. И. Числа хромосом некоторых видов рода *Plantago* (*Plantaginaceae*) из Южной Сибири // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 12. С. 119.

Малиновский К. Успешная интродукция подорожника альпийского (*P. alpina* L.) в высокогорье Карпат // Укр. бот. журн. 1963. Т. 20, № 1. С. 89–92.

Марков М. В. К изучению популяционной экологии трех видов подорожников // Экология и охрана раст. нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1981. С. 38–43.

Марков М. В. К популяционной биологии подорожника индийского // Экология. 1989, № 3. С. 77–79.

Марков М. В., Ботова И. В., Плещинская Е. И. Структура популяций подорожника приморского на литорали Белого моря // Экология. 1982, № 2. С. 83–85.

Мартыненко В. А. Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4: Сем. *Umbelliferae*–*Compositae*. Л., 1974. С. 136–138.



Муравьева Д. А. Фармакогнозия. М., 1991. 560 с.

Определитель высших растений Крыма / Под ред. Н. И. Рубцова.  
Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые. Л., 1972. С. 444–445.

Павлова Н. М. О мелких систематических единицах сборного вида  
*Plantago major* L. в окрестностях старого Петергофа // Журн. Рус. бот.  
о-ва. 1923. Т. 8. С. 87–110.

Пономарев В. В., Колесникова Л. А. К антэкологии некоторых степ-  
ных подорожников (*Plantago* L.) // Биол. науки. 1974, № 3. С. 50–56.

Пясеукене Л. А., Вайцюкене Я. А. Подорожники Литвы. Сообщ. 3.  
Фенология // Тр. АН ЛитССР. Сер. В: Биол. науки. 1984. Т. 1. 1984. С.  
30–43.

Растительные ресурсы СССР. Т. 5: Сем. *Caprifoliaceae–Plantaginaceae*.  
Л., 1990. 198 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967. 328 с.

Сакало Д. Новый вид роду *Plantago* L. флоры УРСР // Бот. журн.  
АН УРСР. 1947. Т. 4, № 3–4. С. 84–87.

Семенов-Тянь-Шаньский А. П. Таксономические границы вида и его  
подразделений. Опыт точной категоризации систематических единиц //  
Зап. Акад. Наук. Т. 25, № 1. 1910. С. 12–37.

Сергиевская Е. В. Новый вид подорожника // Бот. материалы Гер-  
бария Бот. ин-та. 1961. Т. 21. С. 338–340.

Сергиенко Л. А. Заметки о приморских видах рода *Plantago* L. на  
севере европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14.  
С. 209–216.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с.

Скворцов А. К. *Plantaginaceae* // Определитель растений Московской области. М., 1966. С. 298–299.

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.

Соколов Д. Д., Филин В. Р. Определитель сосудистых растений окрестностей Беломорской биостанции Московского университета. М., 1996. 170 с.

Станков С. С., Талиев В. И. *Plantaginaceae*. Подорожниковые // Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. С. 458–460.

Сырейщиков Д. П. *Plantaginaceae* // Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 3. М. 1910. С. 180–185.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.

Тихомиров В. Н. О системе цветковых растений // Биол. науки. 1985, № 1. С. 16–25.

Томин Н. П. Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Флора БССР. Т. 4. Минск, 1955. С. 420–426.

Тюрин Ю. Н., Макаров Ю. А. Анализ данных на компьютере. М., 1995. 384 с.

Утемова Л. Д. Экология и динамика развития эндомикоризы у *Plantago major* L. // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1987. С. 56–63.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., Финансы и статистика. 1989. 215 с.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. *Plantaginaceae* // Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. СПб., 1910. С. 415–419.

Феофраст. Исследование о растениях. М.; Л., 1951. 591 с.

Хромосомные числа цветковых растений. М., 1969. 926 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о роде Подорожник (*Plantago* L.) в европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 169–175

Цвелев Н. Н. Сем. *Plantaginaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Т. 5. Л., 1981. С. 342–356.

Цвелев Н. Н. *Plantaginaceae* Juss. // Арктическая флора СССР. Л., 1983. Т. 8, вып. 2. С. 16–25.

Цвелев 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-ого съезда русских естествоиспытателей и врачей в СПб. 1901. С. 253.

Цингер Н. В. *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit. и *Plantago minor* Fries // Записки Киевского общ-ва естествоиспытателей. Т. 19, вып. 1. 1904.

Черепанов С. К. *Plantaginaceae* // Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л., 1973. С. 370–371.

Черепанов С. К. *Plantaginaceae* // Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. С. 642–644.

Чистяков А. А. Подорожник. Ярославль, 1990. 35 с.

Шмальгаузен И. Ф. *Plantaginaceae* // Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 2. Киев, 1897. С. 349–352.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Adanson M. Familles naturelles des plantes. Paris, 1763. Vol. 1–2. 275 p.

Adema F. Wat is “*Plantago intermedia*”? // *Garteria*. Deel 4, N 12. 1969.

Agnew A. D. Q., Chalabi-Ka’bi Z. On a new species of *Plantago* from Iraq // *Notes roy. bot. gard. Edinb.* 1963. Vol. 25, N 1. P. 55–59.

Allan H. H. *Plantaginaceae* // *Flora of New Zealand*. Vol. 1. Wellington, 1961. P. 782–783.

Amroyd J. R., Doogue D. *Plantago major* L. ssp. *intermedia* (DC.) Ar-cang. (*Plantaginaceae*) in Ireland // *Irish Nat. J.* 1988. Vol. 22, N 10. P. 441–443.

Andrzejewska-Golec E. The morphology of hairs in species *Plantago* L. Sections: *Novorbis* Decne., *Lamprosantha* Decne. and *Mesembrynia* Decne. // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1991a. Vol. 60, N 3/4. P. 209–247.

Andrzejewska-Golec E. Ontogeny of trichomes in taxa of the genus *Plantago* L. // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1991b. Vol. 60, N 3/4. P. 249–258.

Andrzejewska-Golec E. A taxonomic study of *Plantago* subg. *Psyllium* (Miller) Harms // *Bot. J. Linn. Soc.* 1992a. Vol. 108, N 1. P. 49–53.

Andrzejewska-Golec E. Hair morphology in *Plantago* sect. *Coronopus* (*Plantaginaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1992b. Vol. 179, N 1/2. P. 107–113.

Andrzejewska-Golec E. The morphology of hairs in species of *Plantago* L. Sect. *Leucopsyllium* Decne. // Gleditschia. 1992c. Vol. 20, N 1. P. 87–93.

Andrzejewska-Golec E. Chemotaxonomical aspects of iridoids occurs in *Plantago* subg. *Psyllium* // Pl. Syst. Evol. 1993. Vol. 185, N 1/2. P. 85–89.

Andrzejewska-Golec E., Swietoslowsky J. The morphology of hairs in species of *Plantago* L.: section *Coronopus* DC. // Acta Soc. Bot. Pol. 1987. Vol. 56, N 3. P. 367–369.

Andrzejewska-Golec E., Swietoslowsky J. The morphology of hairs in species of *Plantago* L.: sections *Leucopsyllium* Decne. and *Hymenopsyllium* Pilger // Acta Soc. Bot. Pol. 1988. Vol. 57, N 1. P. 9–19.

Andrzejewska-Golec E., Swietoslowsky J. The morphology of hairs in species of *Plantago* L.: sections *Bauphula* Decne. and *Arnoglossum* Decne. // Acta Soc. Bot. Pol. 1989. Vol. 58, N 1. P. 15–75.

Andrzejewska-Golec E., Swietoslowsky J. The morphology of hairs in taxa of the genus *Plantago* L. // Acta Soc. Bot. Pol. 1991. Vol. 60, N 1/2. P. 3–42.

Andrzejewska-Golec E., Swietoslowsky J. Hair anatomy in *Plantago* subg. *Psyllium* // Pl. Syst. Evol. 1992. Vol. 184, N 1/2 P. 113–123.

Andrzejewska-Golec, Swiatek L. Badanja chemotaksonomiczna rodzan *Plantago*. 1. Analiza frakcji iridoidow // Herba pol. 1984. T. 30, N 1. S. 9–16.

Andrzejewska-Golec, Swiatek L. Badanja chemotaksonomiczna rodzan *Plantago*. 2. Analiza frakcji fenolokwasow // Herba pol. 1986. T. 32, N 1. S. 19–31.

Andrzejewska-Golec, Swiatek L. Hair morphology in *Plantago* section

*Microcalyx* Pilger (*Plantaginaceae*) // Acta bot. gallica. 1993. Vol. 140, N 5. P. 497–505.

Arber A. The natural philosophy of plant forms. Cambridge. Cambr. Univ. Press. 1950. 255 p.

Badr A. et al. Chromosomal studies in the Egyptian flora. 2. Karyotype studies in the genus *Plantago* L. // Cytologia. 1987. Vol. 52, N 4. P. 725–731.

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. 1981a. Vol. 1, N 3. P. 345–355.

Barthlott W., Ziegler B. Micromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1981b. Bd. 94. Hf. 2. S. 267–273.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95–105.

Bassett I. J. The plantains of Canada. Ottawa, 1973. 55 p.

Bassett I. J., Crompton C. W. Pollen morphology and chromosome numbers of the family *Plantaginaceae* in North America // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46. P. 349–361.

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.

Bauhin C. Pinax Theatri Botanici. Basileae, 1671. 518 p.

Blom C. W. P. M. Effects of trampling and soil compaction on the occurrence of some *Plantago* // Acta Oecol. 1976. Vol. 11. P. 225–241.

Blom C. W. P. M. Effects of trampling and soil compaction of some *Plantago* species in coastal sand dunes: Proefsch. Nijmegen. Amsterdam, 1979. 135 p.

Blom C. W. P. M. Plasticity of life characteristics in *Plantago maritima* L. // Acta Oecol. 1983. Vol. 4, N 4. P. 377–394.

Briggs B. G. *Plantago multiscapa*, a new species from Australia, and notes on *Plantago* in West Australia // Telopea. 1980. Vol. 2, N 1. P. 77–81.

Briggs B. G., Carolin R. C. a. Pulley J. M. New species and lectotipifications in Australian *Plantago* // Contr. New South Wales Nat. Herb. 1973. Vol. 4. P. 395–405.

Brockhaus W. Wenigblutiger wegerich (*Plantago intermedia* Gilibert) im Sauerlande // Natur. und heimat. 1957. Jg. 17, Hf. 2. S. 37–41.

Brouwer W. *Plantaginaceae* // Handbuch der samenkunde. 1955. S. 410–414.

Caesalpinus A. De plantis libri XVI. Florentia. 1583. 415 p.

Carlquist S. Wood anatomy of insular species of *Plantago* and the problem of raylessness // Bull. Torr. Bot. Club 1970. Vol. 97, N 6. P. 353–361.

Cartier D. Caryologie des Plantagins de la section *Oreades* Decne. // Comp. Rend. Acad. Sci. (Paris). 1965. Vol. 261, N 21. P. 4475–4478.

Cartier D. Contribution a l'étude boisystematique du *Plantago atrata* Hoppe // Candollea. Vol. 44, N 1. 1989. P. 249–256.

Cartier D., Lenoir A. Origine de la poliploidie chez les *Plantago serpentina* All. et *Plantago alpina* L. // S. R. Acad. Sc. Ser. D. 1968. Vol. 266,

N 2. P. 119–122.

Chater A. O., Cartier D. *Plantago* L. // Flora Europaea. Vol. 4. 1976. P. 38–44.

Chrtek J., Skocdopolova B. Notes to the taxonomy of *Plantago dostalii* Domin // Casopis Nar. Mus. Rad. Prir. 1995. Vol. 164, N 1–4. P. 11–15.

Clarke G. C. S., Marilyn R. Jones. *Plantaginaceae* // The Northwest European Pollen Flora. 1978. Vol. 15. P. 129–153.

Corner E. J. H. *Plantaginaceae* // The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. P. 219.

Craven L. A. A review of the genus *Plantago* L. in New Guinea // Contr. Herb. Austral. 1976. Vol. 13. P. 1–7

Cronquist A. Some realignments in the dicotyledons // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3, N 1. P. 75–85.

Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3, N 1. P. 119–150.

Decaisne J. *Plantaginaceae* // Candolle de, Alph. Prodromus systematis naturalis. Regni vegetabilis. 1852. Pars. 13, sect. 1. P. 693–737.

Dietrich H. Pollen bastimmungsschussel mitteleuropaischer *Plantaginaceae* // Wiss. Zeitschr. Fr.-Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. Reihe. 1968. Bd. 17, Hf. 3. S. 359–361.

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.

Dijk P. van, Delden N. van. Evidence for autotetraploidy in *Plantago media* L. and comparison between natural and artificial cytotypes concerning cell size and fertility // Heredity. 1990. Vol. 65. P. 349–357.

Dijk P. van, Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 4. *Plantago major* L. // Theor. and Appl. Gen. 1989. Vol. 77, N 5. P. 749–759.

Dijk P. van, et al. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. // Biol. J. Linn. Soc. 1992. Vol. 46, N 4. P. 315–331.

Domin K. Monografická studie cecoslovenských jitrocelu ze skupiny *Plantago major* L. // Vestn. Krol. Ceske Spol. Nauk. 1932. S. 1–47.

Domin K. Monografický prehled cecoslovenských jitrocelu // Vestn. Krol. Ceske Spol. Nauk. 1933. S. 1–51.

Endlicher S. L. Enchiridium botanicum exhibam classes et ordines plantarum accedit nomenclator genericu et officinarum usualium indicatio. Vien, 1841. 764 p.

Engelaar W. M. H. G. et al. Root growth of *Rumex* and *Plantago* species in compacted and waterlogged soils // Acta bot. Neerl. 1993. Vol. 42, N 1. P. 25–35.

Engler A. und Diels L. Syllabus der Pflanzenfamilien. 11 Aufl. Berlin. 1936. 419 p.

Fægri K. Er *Plantago intermedia* Gilib. actuele i Norge? // Blyttia. 1963, N 2. P. 101–102.

Fourrey J. *Plantago* L. // Ann. Soc. Linn. Lyon, N. 17. 1869. P. 140.

Goldberg A. Classification and phylogeny of families of Dicotyledons // Smithsonian Contributions to Botany. 1986. Vol. 58. 308 p.

Goodwin R. Variation in a natural population of *Plantago aristata* // Bull. Torr. Bot. Club. 1949. Vol. 76, N 2. P. 109–115.

Gorenflot R. Introggression, polymorphisme et taxonomie chez les plantaginacees // Adansonia. 1964. Vol. 4, N 3. P. 393–417.

Gray S. F. Natural array of british plants. Vol. 2. London, 1821. 156 p.

Greuter W., Burdet H. M., Long G. *Plantaginaceae* // Med-Checklist. Vol. 4: Dicotyledones (*Lauraceae–Rhamnaceae*). Geneva; Berlin, 1989. P. 296–304.

Groendael J. M., van. Life history characteristics of two ecotypes of *Plantago lanceolata* L. // Acta Bot. Neerl. 1986. Vol. 35, N 2. P. 71–86.

Gundersen A. Families of Dicotyledons. Waltham, 1950. 237 p.

Hallier H. L'origine et le systeme phyletique des Angiosperms exposes a l'aide de leur arbre genealogique // Arch. Neerl. Sci. Exact. Nat. Ser. 1912. Vol. 1. P. 146–234.

Handjieva N., Spassov S., Bodurova G., Saadi H., Popov S., Pureb O., Zamjansan J. Majoroside, an Iridoid Glucoside from *Plantago major* // Phytochemistry. 1991. Vol. 30, N 4. P. 1317–1318.

Harms H., Reiche C. *Plantaginaceae* // Nat. Pflanzenfam. Bd. 4, Hf. 3b. Leipzig, 1897. S. 363–373.

Hartmann H. Beitrage zur Kenntnis der Flora des Karakorum // Bot. Jahrb. Bd. 85. 1966. S. 350–352.

Harz C. O. *Plantago* // Landwirthschaftliche Samenkunde. Hf. 1. 1885. S. 391–400.

Hawthorn W. R. The biology of Canadian weeds. 4. *Plantago major* and *Plantago rugelii* // Can. J. Plant. Sci. 1974. Vol. 54, N 2. P. 383–396.

Holub J. Kleine Beitrage zur Flora der CSCR. 2 // Novit. Bot. Hort. Bot. Univ. Carolinae, Praha. 1961. Vol. 21. P. 21.

Holub J. New names in phanerogamae. 2. // Folia Geob. Phytotax. 1973. Vol. 8, N 2. P. 155–179.

Holub J. New names in phanerogamae. 5 // Folia Geobot. Phytotax. 1977. Vol. 12, N 3. P. 306.

Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3. ed. Vol. 1: Dicotyledones. Oxford, 1973. 511 p.

Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Nomina et synonyma omnium generum et specierum: 1753–. . . Oxford, 1893–1895. Suppl. 1906–1991.

Jamasaki K. О *Plantago hakusanensis* Koidz. // J. Jap. bot. Vol. 67, N 2. 1992. P. 116–117 (на яп. яз.).

Jussieu A.-L., de. Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in horto regio parisiensi exaratam, anno 1774. Paris, 1789. 511 p.

Kazuhito M. Изменчивость *Plantago japonica* и близких видов // Acta phytotax. et geobot. 1989. Vol. 40, N 1/4. P. 37–60 (на яп. яз.).

Koch C. Beitrage zu einer Flora des orientes // Linnaea. 1848. Vol. 21. P. 710.

Koch W. Studien uber kritische Schweizerpflanzen 1. *Plantago intermedia* Gilibert. // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1928. Hf. 37. S. 44–66.

Kohler H. Ein Adventiv-Standard von *Plantago aristata* Michx. bei Muhlberg (Elbe) // Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb. Math.-Nath. R. 1957. Jg. 6. Hf. 6. S. 933–934.

Kunkel N. Ett obeantad svensk fynd av en nordamerikanste volifroinkomling, *Plantago rugelii* Decne. // Acta Soc. pro fauna et flora fennica. 1955. Vol. 72, N 9. P. 112–113.

Kuzmanov B. A. et al. Chemotaxonomical study on genus *Plantago* L. // Фитология. София. 1984. Кн. 24. С. 29–34.

Lamarck J. B. Encyclopedie Methodique. Botanique. T. 5 (11). Paris, 1804. 198 p.

Lamarck J. B., Candolle A. P. Flora Francaise. T. 3. Paris, 1805. 731 p.

Lambinon J. The problem of variability *Plantago major* L. of Corsica // Candollea. 1991. Vol. 46, N 1. P. 210–217.

Lange J. E., Rompaey E. van. *Plantago intermedia* Gilib. in Belgique // Bull. Jard. bot. etat. Vol. 32. Fasc. 4. 1962. S. 481–487.

Ledebour C. F. *Plantaginaceae* // Flora rossica sive enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatorum. Vol. 3 (1). 1849. S. 474–490.

Leonardis W. de, Scalia C., Zizza A. The pollen morphology of the genus *Plantago* L. in Sicily and its relationships with chromosome number // Al-lionia. 1992. Vol. 31. P. 21–35.

Lewalle A., Avena T. Les graines de *Plantago palmata* en microscopie electronique a balayage // Bull. Mus. nat. hist. 1989. Vol. 11, N 4. P. 407–412.

Leydolt F. Die Plantagineen in Bezug auf die naturhistorische Spezies. Wien. 1836. 154 S.

Linnaeus C. Systema Naturae. 1. ed. Lugduni Batavorum, 1735. 13 p.

Linnaeus C. Species Plantarum. 1. ed. Holmiae, 1753. 1200 p.

Linnaeus C. Systema Naturae. 10. ed. Holmiae, 1759. Vol. 2. 825 p.

Linnaeus C. Species Plantarum. 2. ed. Holmiae, 1762. 1350 p.

Liu Jun-zhe. New plants of *Plantago* from China // Acta phytotax. sin. 1989. Vol. 27, N 4. P. 298–300.

Liu Jun-zhe et al. Морфология семян в роде *Plantago* и ее таксономическое значение // Acta Phytotax. sin. 1992. Vol. 30, N 2. P. 118–125 (на кит. яз.).

Lotz W. A. P. et al. Within-population variability in morphology and life history of *Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilg. in relative to environment heterogeneity // Oekol. (Heidelb.) 1990. Vol. 84, N 3. P. 404–410.

Lousley J. E. “*Plantago intermedia*” in Britain? // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1958. Vol. 3. Pt. 1. P. 33–36.

Löve A., Kjelquist E. *Plantaginaceae* // Cytotaxonomy of spanish plants. 4. Dicotyledons. *Caesalpiniaceae–Asteraceae*. Lagascalia. 1974. Vol. 4, N 2. P. 153–211.

Malick K. C., Safui B. Seed morphological studies in the Indian Isubgal of commerce // Bull. Bot. Surv. Ind. 1985. Vol. 27, N 1/4. P. 63–68.

Marcotte J.-L. Essai de taxonomie experimentale et numerique sur la islandias et sa place ou sein du complete du *Plantago maritima* L. s.l. Montreal, 1973. 150 p.

Marcotte J.-L. Essai de croisements experimentaux entre taxa allies en *Plantago maritima* d'origines diverses // Can. J. bot. 1974. Vol. 52, N 8. P. 1913–1917.

Martin A. C. The comparative morphology of seeds // Amer. J. Bot. Vol. 36. P. 513. 1946.

McCullagh P. Chromosomes and chromosome morphology in *Plantaginaceae* // Genetica. 1934. Vol. 16. P. 1–44.

Metcalf C. R., Chalk L. *Plantaginaceae* // Anatomy of dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1950. P. 1053–1059.

Misra R. C. Development and structure of angiosperm seed. 3. *Plantago* L. // Bull. Nat. Bot. Gard. 1964, N 105. 14 p.

Misra R. C. Morphological studies in *Plantago* // J. Ind. Bot. Soc. 1966a. Vol. 45, N 1/2. P. 116–121.

Misra R. C. Morphological studies in *Plantago*. 3. Nodal anatomy // Proc. Ind. Acad. Sci. 1966b. Vol. 63. Sect. B, N 5. P. 271–274.

Misra R. C. *Plantaginaceae* // Bull. Ind. Nat. Sci. Acad. 1970, N 41. P. 298–305.

Mølgaard P. *Plantago major* ssp. *major* and ssp. *plejosperma*. Morphology, biology and ecology in Denmark // Bot. Tidsskr. 1976. Vol. 171, N. 1/2. P. 31–56.

Moncoutie C. Les stomates des plantaginacees // Rev. Gen. Bot. 1969. Vol. 76, N 905/906. P. 491–529.

Moncoutie C., Gorenflot R. Development des stomates chaz les Plantaginacees // Compt. Rend. Ac. Sci. (Paris). 1966. Vol. 263, N 4. P. 354–357.

Moore D. M. Studies on bipolar disjunct species. 2. *Plantago maritima* L. // Bot. Not. 1972. Vol. 125, N 3. P. 261–272.

Morris F. L. North-American Plantagins // Bull. Torr. Bot. Cl. 1901. Vol. 28. P. 112–122.

Paliwal R. L., Hyde B. Apomixis in *Plantago coronopus* L. // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46, N 6. P. 460–466.

Panigrahi G. A note on *Plantago exigua* (*Plantaginaceae*) and certain related taxa // Kew Bull. 1975. Vol. 30, N 4. P. 669–673.

Patzak A., Reichinger K. H. *Plantaginaceae* // Flora Iranica. Vol. 15. Wien, 1965. P. 162–180.

Pěnková T. Contribution to the taxonomy of *Plantago major* L. s. l. // Preslia. 1986. Vol. 58, N 2. P. 117–139.

Pilger R. *Plantago coronopus* und verwandte Arten // Fedde, Rep. 1930. Hf. 28. S. 263–290.

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

*Plantago*: a multidisciplinary study. Berlin, 1992. 368 p.

Primack R. B. Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago* // Rhodora. 1980. Vol. 82. P. 87–95.

Pykala J. Rantapiharatamo (*Plantago major* ssp. *intermedia*) peltorik-karnochona Lohiolla // Lutunka. Vol. 3, N 1. 1987. P. 20–21.

Rahn K. Experimental and cytological studies in *Plantago media* L. // Bot. Tidsskr. 1954 Vol. 51. P. 300–307.

Rahn K. Chromosome number in *Plantago* // Bot. Tidsskr. 1957. Vol. 53 P. 369–378.

Rahn K. *Plantago* sect. *Virginica*. A taxonomical revision of a group of American plantains, used experimental, taxonomical and classificial methods // Dansk. Bot. Ar. 1974. Vol. 30, N 2. 180 p.

Rahn K. *Plantaginaceae* // Flora of Equador. Opera bot. Ser. B. 1975, N 4. P. 23–38.

Rahn K. Nomenclatorial changes within the genus *Plantago* L., infraspecific taxa and subdivisions of the genus // Bot. Tidsskr. 1978a. Vol. 73, N 2. P. 106–111.

Rahn K. *Plantago* ser. *Gnaphaloides*, a taxonomic revision // Bot. Tidsskr. 1978b. Vol. 73, N 3/4. P. 173–194.

Rahn K. *Plantago* ser. *Ovatae*, a taxonomic revision // Bot. Tidsskr. 1979. Vol. 74, N 1. P. 13–20.

Rahn K. *Plantago* ser. *Sericeae*, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1, N 3. P. 297–323.

Rahn K. *Plantago* ser. *Hispidulae*, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1982. Vol. 2, N 1. P. 29–39.

Rahn K. Phenetic and phylogenetic studies based on measurements of *Plantago* ser. *Brasiliense* // Nord. J. Bot. 1983a. Vol. 3, N 3. P. 319–329.

Rahn K. *Plantago* ser. *Brasiliense*, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1983b. Vol. 3, N 3. P. 331–342.

Rahn K. *Plantago* sect. *Oliganthos* in southern S. America, a taxonomic revision // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4 (5). P. 601–627.

Rahn K. *Plantago* sect. *Carpophorae*, a taxonomic study // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5, N 2. P. 143–151.



Rahn K. Trichomes within *Plantaginaceae* // Nord. J. Bot. 1992. Vol. 12, N 1. P. 3–12.

Rahn K. A phylogenetic study of *Plantaginaceae* // Bot. Journ. Linn. Soc. 1996. Vol. 120, N 2. P. 145–198.

Rapin M. Esquisse de l'histoire naturelle des plantaginees. Paris, 1827. 55 p.

Raymond J. C., Swarbrick J. T. The identification of the seeds and achenes of the British *Plantaginaceae* // Ann. Bot. Vol. 34, N 138. 1970. P. 1123–1129.

Rezk M. L. Seed structure as a phylogenetic criterion: a case of *Plantago* seed // Egypt. J. Bot. 1980. Vol. 23, N 1. P. 51–62.

Runemark H. Studies in Aegean flora. 10. Cytologic and morphologic notes on *Plantago* // Bot. notis. 1967. Vol. 120, N 1. P. 9–16.

Ryding O. A new species of *Plantago* (*Plantaginaceae*) from Ethiopia // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14, N 2. P. 205–207.

Rymkiewicz A. Badania nad gatunkami z rodzaju *Plantago* L. z uwzględnieniem karpologii i chemotaxonomii // Monogr. bot. 1979. Vol. 57. P. 71–103.

STATISTICA for Windows. Computer program manual // Tulsa, OK: StatSoft, Inc. 1996.

Saad S. J. Palynological studies in the genus *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) // Pollen and spores. 1986. Vol. 28, N 1. P. 43–60.

Sagar G. R. *Plantago studies* // Bot. Proc. Soc. Brit. Isles. 1958. Vol. 3. P. 58–60.

Sagar G. R., Harper J. H. Biological flora of British Isles (*Plantago major* L., *P. media* L., *P. lanceolata* L.) // J. Ecol. 1958. P. 189–221.

Sagar G. R., Harper J. L. *Plantago major* L., *P. media* L. and *P. lanceolata* L. // J. Ecol. 1964. Vol. 52, N 1. P. 12–21.

Sharma N., Koul P., Koul A. K. Pollination biology of some species of genus *Plantago* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 111, N 2. P. 129–138.

Siljak-Jakovlev S. et al. Cytogenetic studies of *Plantago reniformis* Beck. // Caryologia. 1992. Vol. 45, N 3/4. P. 339–346.

Skyrma E. W. Seeds of *Plantago* // J. Roy. lucr. soc. Ser. 3. 1936. Vol. 56. P. 182.

Smit D. Grote weedbree als sierplant // Groei Bloei. 1988, N 9. P. 31.

Sneath P., Sokal R. Numerical taxonomy. S.-Francisco. 1973. 252 p.

Soják J. Nomenclatorize poznámky // Cas. Narod. Muz. (Praha). Ser. Natur. 1971. Vol. 140, N 3–4. P. 127–134.

Stebbins G. L., Day A. Cytogenetic evidence for long continued stability of the genus *Plantago* // Evolution. 1967. Vol. 21, N 3. P. 409–428.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 663 p.

Tanaka T. et al. On the morphology of the leaf epidermis of chinense and japanense *Plantago* spp. // Shoyakugaku Zasshi. 1994. Vol. 47, N 4. P. 356–366.

Teramura A. M. Localized ecotypic differentiation in the contrasting populations of *Plantago lanceolata* L. : Ph. D. Thesis. N. C., Durham: Duke Univ. 1978. 23 p.

Thorne R. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. P. 365–389.

Tournefort J. P. Institutionis Rei Herbariae. T. 1. Paris, 1719. 695 p.

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. T. 1. Jena, 1954. 258 S.

Tutel B., Mill R. R. Materials for a flora of Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1980. Vol. 38, N 1. P. 61–64.

Ubera J. L. et al. Palynological study of the genus *Plantago* in the Iberian Peninsula // Grana. 1988. Vol. 27, N 1. P. 1–15.

Van Royen P. *Plantaginaceae* Juss. // Alpine Flora of New Guinea. 1983. Vol. 4. P. 2926–2935.

Vasudevan K. N. *Plantaginaceae* // Contributions to the cytotaxonomy and cytogeography of the flora of the Western Himalayas (with an attempt to compare it with flora of the Alps). Pt. 3. Ber. Schw. Bot. Gesh. 1976. Vol. 86, N 3/4. P. 152–203.

Verdcourt B. *Plantaginaceae* // Flora of tropical East Africa. London, 1971. 8 p.

Wagenitz G. *Plantaginaceae* // G. Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 1975. Bd. 6, Hf. 1. S. 559–608.

Warwik S. I., McNeil J. Population variation in *Plantago major* from southern Ontario // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. P. 2846–2856.

Willdenow C. L. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis, continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum. Berlin, 1809. 1099 p.

Wirtgen P. *Plantago winteri* // Vehr. Naturhist. Ver. Rheul. Westph. 1866. Hf. 23, Correspondenzbl. 2. P. 44.

Wolff K. Analysis of allozyme variability in 3 *Plantago* species and a comparison to morphological variability // Theor. and appl. gen. 1991. Vol. 81,

N 1. P. 119–126.

Wolff K. Genetic analysis of morphological variability in 3 *Plantago* species with different mating systems // Theor. and appl. gen. 1991. Vol. 81, N 1. P. 111–118.

Wolff K., Rogstad S. H., Schaal B. A. Population and species variation of minisatellite DNA in *Plantago* // Theor. and appl. gen. 1994. Vol. 87, N 6. P. 733–740.

Younghen H. W. A comparative study of the seeds and spikes of certain species of *Plantago* // J. Pharm. 1934. Vol. 106. P. 157–165.

Zheng Tai-kun *Plantago aristata* в Китае // Zhiwu yanjuu. 1992, N 4. P. 373–374 (на кит. яз.).

Zohary M. On the *Plantago* species of the near East // Palest. Journ. bot. 1938. Vol. 1, N 2. P. 225–232.

# Приложение 1

## Основные системы семейства *Plantaginaceae*

### 1.1. Конспект системы Ф. М. Barneoud (1845)

Divisio prima: Polyspermae.

Capsularum loculis 2-pluriovulatis, 2–10-spermis. Semina parva, facie umbilicali non excavata. Tubus corolla glaber.

Sect. I. Virginica. Corolla lacina vel rostratim conniventes, acuta. Staminibus occultis.

8 видов, например, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *P. virginica* L., *P. myosuroides* Lam.

Sect. II. Major. Corolla lacinia patula, acuta, fusca. Calyces et bractea obtusi. Genitalia exserta. Spica longae, laxiflora, saepius macilentata, rarissime parva, ovata.

– Foliis ovatis latis, spica cylindrica.

13 видов, например, *P. major* L., *P. maxima* Juss. ex Jacq., *P. cornuti* Gouan.

– Foliis angustis linearibus. Spica cylindrica, rarissime ovata.

7 видов, например, *P. varia* R. Br., *P. limensis* Pers.

Sect. III. Oliganthos. Spicula 1–6 flores, glabra. Corolla lacinia lineares, acuta, patula. Calyx obtusus. Stamina longe exserta. Stigma elongatum. Foliis linearibus, herbae himiles, caespitosa, americana.

3 вида, например, *P. rigida* Kunth.

Sect. IV. Eriantha. Corolla parva tubulis pilosus. Calycis segmenta obtusa; spica cylindrica, stricta, densa; capsula 2-locularis vel spurie 3–4 loculi — Sectio valde polymorpha, sed valde naturalis.

– Capsulis 3–4-spermis, foliis pinnatifidus.

2 вида: *P. coronopus* L. и *P. macrorhiza* Poir.

– Capsulis 2-spermis, coeteris seminibus abortivis, foliis linearibus integris dentatisve.

9 видов, например, *P. serraria* L., *P. maritima* L., *P. alpina* L.

Divisio secunda: Dispermae.

Capsularum oculis 2-uniovulatis, monospermis. Semina ovata, lucida, facie umbilicali excavata; tubus corolla glaber.

§1. Foliis alternis, radicalibus vel caulinaribus. Species herbacea, rarius lignosa.

Sect. I. Montana. Corolla lacinia acuta, fusca; calyx obtusus; bractea obtusa, latissima, apice barbato-ciliata. Stamina longa. Anthera magna. Foliis lineari-lanceolatis pilosis. Spicis brevibus.

7 видов, например, *P. argentea* Chaix, *P. montana* Lam. (= *P. atrata* Hoppe), *P. arachnoidea* Schrenk, *P. brasiliensis* Sims.

Sect. II. Lanceifolia. Corolla lacinia acutissima, calyx obtusus; bracteis angustis saepissime acuminatis, glabriusculis; stigmata parum papillosa, semenibus parvis oblongis. Spica cylindrica, densa, rarissime laxiflora. Foliis lanceolatis 3–5-nervis.

15 видов, например, *P. lanceolata* L., *P. lagopus* L., *P. australis* Lam., *P. virescens* Barn. (= *P. eriopoda* Torrey), *P. macrocarpa* Cham. ex Schlecht.

Sect. III. Albicans. Corolla lacinia fusca acuta; calyx obtusus; bractea saepissime dilatata, obtusa vel acuta; spica cylindrica vel ovata, densa vel laxiflora, pilosa. Foliis linearibus, vel lanceolato-linearibus albicantibus.

– Spica cylindrica vel ovata, multiflora.

17 видов, например, *P. albicans* L., *P. cylindrica* Forsk., *P. patagonica* Jacq., *P. cretica* L.

– Spica globulosa pauciflora. Folia lineari-filiformia.

7 видов, например, *P. lessingii* Fish. et Mey. (= *P. minuta* Pall.), *P. nubigena* Kunth. (= *P. sericea* Ruiz et Pav.).

Sect. IV. Gnaphaloides. Corolla lacinia rotundato-obtusa, basi concava, maculata, brunnea. Calyx obtusus. Bracteis obtusis vel acutis. Spica cylindrica, rarius oblonga, pilosa. Capsula magna. Foliis linearibus pilosis vel lanatis. Species tota Americana.

– Flores ordinari, densi

8 видов, например, *P. aristata* Michx., *P. sericea* Ruiz et Pav.

– Flores magni, intense brunnei. Foliis integris.

5 видов, например, *P. coriacea* Cham. et Schlecht. (= *P. brasiliensis* Sims.)

Sect. V. Fernandezia. Corolla lacinia angusta, acutissima, tubus elongatus. Bracteis acutis. Spica longa, glabra, laxiflora. Arbnusculi insignes, simplices, ad apicem trunci folia oblongo-lanceolata, glabra, basi lanata. Species Oceani australis.

2 вида: *P. fernandezia* Bertero ex Barn. и *P. queleaniana* Barn. (= *P. princeps* Cham. et Schlecht.).

§2. Foliis oppositis, caulinaribus, parvis linearibus. Species lignosa, ramosa.

Sect. VI. *Psyllium*. Corolla lacinia acuta, tubus glaber, saepius crispus; calyx obtusus vel acutus; spica brevis globosa vel ovata in foliis linearibus, axillares, pedicellata; caule ramoso, rarius arbusculo ramosissimo; seminibus oblongis nitidissimus.

10 видов, например, *P. arborescens* Poir., *P. webbia* Barn., *P. arenaria* Waldst. & Kit.

## 1.2. Конспект системы **J. Decaisne (1852)**

Sect. I. *Polyneuron*. Planta perennis; folia nervosa. Corolla parva fuscenscens, stamina exserta, capsula *polysperma* (6–18); semina parva obscure angulosa, hinc planiuscula. Gerontogea.

8 видов, например, *P. major* L.

Sect. II. *Micropsyllium*. Planta annua; folia linearia; floris parvi. *Genitalia inclusa*, capsula *polysperma* (8–16), seminibus parvulus oblongo-ellipticus olivaceus.

4 вида, например, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit.

Sect. III. *Lamprosantha*. Planta perennes. Corolla alba nitida *subargentea*; stamina filamentia longa exsertis haud raro dilute roseis; capsula 4-spermae.

5 видов, например, *P. media* L.

Sect. IV. *Heptaneuron*. Planta perennes vel suffruticosa, acaulis, folia nervosa (5–7-nervia). Corolla fuscenscens; stamina exserta; capsula 4-sperma.

14 видов, например, *P. cornuti* Gouan.

Sect. V. *Mesembrynia*. Planta perennes vel annua, acaules; folia oblonga vel linearia, integra vel dentata; ovarium loculis 2-ovulatis; capsula abortu *2–3-sperma*. Australasica.

19 видов, например, *P. varia* R. Br.

Sect. VI. *Oreophytum*. Herba monticola, perennis; folia rosulata. *Flores parvi clausi*; *stamina inclusa*; capsula 3-sperma.

1 вид — *P. orbignyana* Steinh. ex Decne.

Sect. VII. *Dendriopsyllium*. Frutices vel suffrutices. *Capsula 2-sperma*.

3 вида, например, *P. fernandezia* Bertero ex Barn.

Sect. VIII. *Leucopsyllium*. Planta annua vel perennes; folia linearia albo-lanata vel sericeo-argentea rariur glabrata. Corolla lobi saepius *rotundato-cordati* rarius parvuli erecti et clausi glabri vel pilosi; *capsula 2-sperma*. Gerontogea vel Americana.

55 видов, например, *P. albicans* L., *P. aristata* Michx.

Sect. IX. *Arnoglossum*. Planta annua vel perennes; pedunculi angulati. Corolla fusca, acuta, glabra vel ciliolata; *calycis foliola antica in unum coacta*; *capsula 2-sperma*. Gerontogea.

5 видов, например, *P. lanceolata*.

Sect. X. Oreades. Planta perennes vel annua; folia linearia vel lineari-oblonga, integra vel denculata. Foliola calycina *puncto basilari viridi salvo omnio membranacea*; capsula 2-sperma.

12 видов, например, *P. montana* Lam. (= *P. atrata* Hoppe).

Sect. XI. Bauphula. Planta annua vel biennes; folia inferne vaginata. *Capsula 2-sperma*, seminibus *latis planiusculis* nitidis. Gerontogea.

3 вида, например, *P. amplexicaulis* Cav.

Sect. XII. Leptostachys. Planta perennes; folia lineari-oblonga rarissime ovata; *spica elongata laxiflora*; flores fusci. Capsula 2-sperma.

9 видов, например, *P. stocksii* Boiss., *P. gentianoides* Sibth. & Smith.

Sect. XIII. Cleiosantha. Planta annua, *flores clausi* lobis inequalibus, exterioribus latioribus; *tubus brevis capsula adnatus*; *stamina inclusa* quasi abortiva, antheris parvulus; *capsula 2-3-sperma*.

15 видов, например, *P. virginica* L.

Sect. XIV. Novorbis. Planta perennes, rhizomate fusiformi crasso, vel annuae. Flores expansi *tubo ab ovario saepissime libero infundibuliformi*; *stamina exserta*, antheris citissime decidus latis fuscus; *capsula 2-3-sperma*. America australis.

13 видов, например, *P. tomentosa* Lam.

Sect. XV. Plantaginella. Planta perennis cespitosa, arctica vel andicola, *pauciflora* (1-3). *Capsula 3-4-6-sperma*.

9 видов, например, *P. rigida* Kunth

Sect. XVI. Coronopus. Planta annua vel perennes. *Corolla tubus dimidia inferiore parte villosus*; *capsula sub-4-ocularis, 3-4-sperma*.

10 видов, например, *P. maritima* L., *P. coronopus* L.

Sect. XVII. Psyllium. Planta annua vel suffruticosa; *folia opposita*; *spica capitata*. *Corolla tubus transversum plicatus*; capsula 2-sperma. Gerontogea.

12 видов, например, *P. webbii* Barn.

### 1.3. Система R. Pilger (1937)

Система приведена полностью, поскольку является последней проработанной до вида и даже до внутривидовых таксонов системой *Plantaginaceae*.

#### SUBG. EUPLANTAGO HARMS

Sect. 1. Polyneuron Decne.<sup>1</sup> — *P. major* L.; *P. asiatica* L.; *P. schneideri* Pilger; *P. centralis* Pilger; *P. erosa* Wall.; *P. coreana* Leveille; *P. taquettii* Leveille; *P. himalaica* Pilger; *P. rugelii* Decne.; *P. japonica* Fr. et Savat.;

---

<sup>1</sup>Диагнозы приводятся только для впервые описанных Pilger (1937) секций.



*P. yesoensis* Pilger; *P. sawadai* Yamamoto; *P. hasskarlii* Decne.; *P. incisa* Hassk.; *P. alata* Nakai; *P. aitchinsonii* Pilger; *P. cavaleriei* Leveille; *P. formosana* Tateichi et Masamune; *P. hakusanensis* Koidzumi

Sect. 2. Micropsyllium Decne. — *P. tenuiflora* Waldst. et Kit.; *P. heterophylla* Nutt.; *P. polysperma* Kar. et Kir.; *P. bigelovii* A. Gray; *P. elongata* Pursh; *P. pusilla* Nutt.

Sect. 3. Palaeopsyllium Pilger. Ovula 2–4–7, semina facie hili plana; carina bractee et sepalorum plerumque in laminas lateralis transiens; sepala parum diversa; lobi corollae angustiores, parum reflexi. Saepius majores, saepe rhizoma crassum, ± elongatum vel caulis elatus indivisus vel parum divisus; spica elongata. Species valde dispersae.

— *P. palmata* Hook. f.; *P. fisheri* Engler; *P. tanalensis* Baker; *P. rapensis* F. Brown; *P. laxiflora* Decne.; *P. longissima* Decne.; *P. cordata* Lam.; *P. cornuti* Gouan; *P. fernandesia* Bertero ex Barn.; *P. princeps* Cham. et Schlecht.; *P. hedleyi* Maiden; *P. grayana* Pilger; *P. glabrifolia* (Rock) Pilger; *P. rupicola* Pilger; *P. robusta* Roxb.; *P. hawaiiensis* (Gray) Pilger; *P. hillebrandii* Pilger; *P. melanochrous* Pilger; *P. pachyphylla* Gray s. str.; *P. krainai* Pilger; *P. aucklandica* Hook. f.; *P. remota* Lam.; *P. dielsiana* Pilger; *P. sparsiflora* Michx.; *P. eriopoda* Torrey; *P. tweedyi* A. Gray; *P. muscicola* Rock ex Pilger; *P. shastensis* Greene

Sect. 4. Holopsyllium Pilger. Capsula indehiscens; semina magna, facie hili sulcata; bractea et sepala nervo angusto instructa, haud carinata. America borealis.

— *P. macrocarpa* Cham. ex Schlecht.

Sect. 5. Oliganthos Barn. — *P. rigida* Kunth.; *P. tubulosa* Decne.; *P. barbata* Forst.; *P. uniglumis* Wallr.; *P. sempervivoides* Dusen; *P. techuelcha* Spegazz.; *P. spathulata* J. D. Hooker; *P. tasmanica* J. D. Hooker; *P. picta* Colenso; *P. muelleri* Pilger; *P. triantha* Spreng.; *P. lanigera* J. D. Hooker; *P. paradoxa* J. D. Hooker; *P. gunnii* J. D. Hooker; *P. pulvinata* Spegazz.; *P. archeri* J. D. Hooker; *P. pachyrrhiza* Phil.

Sect. 6. Microcalyx Pilger. Sepala perparva, 1 mm longa; corollae lobi et stamina saepe 3 tantum; semina multa usque permulta. Planta parva; folia dense rosulata; spica ade flore unicum subsessilem reducta.

— *P. triandra* Bergg; *P. masonae* Cheesem.

Sect. 7. Coronopus DC. — *P. coronopus* L.; *P. crypsoides* Boiss.; *P. macrorhiza* Poir.; *P. crassifolia* Forsk.; *P. serraria* L.; *P. ashersonii* Bolle; *P. peloritana* Lojacono Pojero; *P. subspathulata* Pilger; *P. atlantica* Bataandier; *P. maritima* L.; *P. rhizoxylon* Emberg.; *P. oliganthos* Roem.; *P. eocoronopus* Pilger; *P. alpina* L.; *P. holosteum* Scop.; *P. subulata* L.; *P. radicata* Hoffm. et Link.; *P. insularis* (Godr.) Nyman; *P. penyalarensis* Pau

Sect. 8. Oreophytum Decne. — *P. orbignyana* Steinh. ex Decne.

Sect. 9. Novorbis Decne. — *P. virginica* L.; *P. rhodosperma* Decne.; *P. penantha* Griseb.; *P. truncata* Cham.; *P. alismatifolia* Pilger; *P. goudotiana* Decne.; *P. macropus* Pilger; *P. berroi* Pilger; *P. taraxacoides* Pilger; *P. pseudomyosuros* Pilger; *P. chubutensis* Pilger; *P. humilior* Pilger; *P. nigritella* Pilger; *P. ecuadoriensis* Pilger; *P. valida* Pilger; *P. myosuros* Lam.; *P. rojasii* Pilger; *P. buchtienii* Pilger; *P. venturii* Pilger; *P. hartwegii* Decne.; *P. durvillei* Del. ex Fisch. et Mey.; *P. catharinea* Decne.; *P. lasioneura* Pilger; *P. achalensis* Pilger; *P. paralias* Decne.; *P. arechavaletai* Pilger; *P. hypoleuca* Pilger; *P. sodiroana* Pilger; *P. oreades* Decne.; *P. argentina* Pilger; *P. niederleinii* Pilger; *P. ventanensis* Pilger; *P. floccosa* Decne.; *P. guilleminiana* Decne.; *P. candollei* Rap.; *P. macrostachys* Decne.; *P. refracta* Pilger; *P. bicallosa* Decne.; *P. hirtella* Kunth; *P. cumingiana* Fisch. et Mey.; *P. carrenleofuensis* Spegazz.; *P. asplundii* Pilger; *P. australis* Lam.; *P. kurtzii* Pilger; *P. pugae* Phil.; *P. laevigata* Phil.

Sect. 10. Mesembrynia Decne. — *P. drummondii* Decne.; *P. pritzelii* Pilger; *P. acutiloba* Pilger; *P. stauntonii* Reich.; *P. tildeniae* Pilger; *P. sericophylla* Decne.; *P. bakeri* Pilger; *P. sthruthionis* Cunnungh. ex Decne.; *P. rauolii* Decne.; *P. hispida* R. Br.; *P. bellidoides* Decne.; *P. varia* R. Br.; *P. gaudichaudii* Barn.; *P. debilis* R. Br.; *P. schwarzenbergiana* Schur; *P. depressa* Willd.; *P. perssonii* Pilger; *P. camtschatica* Link; *P. mitchellii* Decne.; *P. antarctica* Decne.; *P. cunninghamii* Decne.; *P. pentasperma* Hemsley; *P. arachnoidea* Schr.

Sect. 11. Lamprosantha Decne. — *P. media* L.; *P. maxima* Juss. ex Jacq.; *P. canescens* Adams.; *P. urvillei* Opiz

Sect. 12. Eremopsyllium Pilger. Ovula 2, corollae lobi hyalini, parum nitentes; radix haud evoluta; folio late cordato-ovata vel reniformia.

— *P. reniformis* G. Beck

Sect. 13. Oreades Decne. — *P. atrata* Hoppe; *P. monosperma* Poir.; *P. nivalis* Boiss.

Sect. 14. Gentianoides Pilger. Ovula 3–4, raro ad 7; bractea et sepala lata, carina haud vel parum incrassata, nervis in carina conspicuis; rhizoma crassiusculum. Species monticola vel alpina Europa orientalis.

— *P. gentianoides* Sibth. et Smith

Sect. 15. Bauphula Decne. — *P. amplexicaulis* Cav.

Sect. 16. Arnoglossum Decne. — *P. lanceolata* L.; *P. leiopetala* Lowe; *P. altissima* L.; *P. lacustris* Maire; *P. argentea* Chaix; *P. lagopus* L.

Sect. 17. Leucopsyllium — *P. albicans* L.; *P. boissierii* Hausskn.; *P. cylindrica* Forsk.; *P. ovata* Forsk.; *P. stocksii* Boiss.; *P. lessingii* Fisch. et Mey.; *P. minuta* Pall.; *P. cafra* Decne.; *P. loeflingii* L.; *P. notata* Lagasca; *P. lachnantha* Bunge; *P. evacina* Boiss.; *P. lagocephala* Bunge; *P. akkensis* Cosson;

*P. ciliata* Desf.; *P. tunetana* Murbeck; *P. litorea* Phil.; *P. macbridei* Pilger; *P. hispidula* Ruiz et Pav.; *P. rancaguae* Steud.; *P. limensis* Pers.; *P. tacnensis* Pilger; *P. aristata* Michx.; *P. purshii* Roem. ex Schult.; *P. patagonica* Jacq.; *P. helleri* Small; *P. spinulosa* Decne.; *P. fastigiata* Morris; *P. speciosa* Morris; *P. dura* Morris; *P. wrightiana* Decne.; *P. argyrea* Morris; *P. erecta* Morris; *P. hookeriana* Fisch. et Mey.; *P. rosei* Pilger; *P. bismarckii* Nieder.; *P. grandiflora* Meyen; *P. caulescens* Watson; *P. alopecurus* Decne.; *P. leucophylla* Decne.; *P. perreymondii* Barn.; *P. polyclada* Pilger; *P. tolukensis* Pilger; *P. weddelliana* Decne.; *P. amblyacme* Pilger; *P. linearis* Kunth; *P. brasiliensis* Sims; *P. argyrophylla* Decne.; *P. commersoniana* Decne.; *P. nivea* Kunth; *P. sericea* Ruiz et Pav.; *P. hillii* Pilger; *P. extensa* Pilger; *P. fiebrigii* Pilger; *P. godeti* Beauv.; *P. tarijensis* Pilger; *P. tarattotrix* Pilger; *P. caricina* Decne.; *P. congesta* Ruiz. et Pav.; *P. lorentzii* Pilger; *P. compsophylla* Pilger; *P. monticola* Decne.; *P. nubigena* Kunth; *P. weberbaueri* Pilger; *P. lamprophylla* Pilger; *P. multiceps* Kunth.

Sect. 18. Hymenopsyllium Pilger. Anthera in membranam tenuem, latam, usque thecis aequilongam producta; ovula 2, semina facie hili sulcata; nervi in carina bractee et sepalorum distincti; capsula bractea et sepalisarcte circumdata. Plantae annuae, parvae, saepe glanduloso-pilosae; folia rosulata. Species mediterraneae.

— *P. cretica* L.; *P. cyrenaica* Durand. et Barratte; *P. bellardi* All.

#### SUBG. PSYLLIUM (JUSS.) HARMS

Sect. 19. Psyllium (Juss.) Barn. — *P. squarrosa* Murr.; *P. phaeostoma* Boiss.; *P. indica* L.; *P. exigua* Murr.; *P. psyllium* L.; *P. cynops* L.; *P. euphratica* Decne. ex. Barn.; *P. webbii* Barn.; *P. sinaica* Barn. ex Decne.; *P. mauritanica* Boiss. & Reut.; *P. arborescens* Poir.; *P. maris-mortui* Eig.; *P. asperrima* Gand. ex Hervier

## Приложение 2

### Список изученных образцов

Приводится список сборов автора, использованных для статистической обработки, а также массовых сборов, сделанных по просьбе автора другими лицами (в этом случае указаны их фамилии). Перечень регионов дается с севера на юг.

Таблица П2.1

Регион	Местонахождение и дата сбора	Собранные виды
Карелия	Лоухский район, окрестности дер. Пулонга, 31 VIII 1994. Лоухский р-н, близ пос. Чкаловский. На супралиторали, среди камней Лоухский район, остров Сидоров (к востоку от мыса Картеш), 9 VIII 1995, С. Глаголев, О. Юрцева, Т. Кузнецова.	<i>P. maritima</i> L. (массовый сбор), <i>P. media</i> L., <i>P. major</i> L. <i>P. major</i> L.  <i>P. schrenkii</i> C. Koch (массовый сбор).
Ленинградская область	Выборгский район, окрестности поселка Озерки, берег Балтийского моря, 22 IX 1995.	<i>P. maritima</i> L. (массовый сбор), <i>P. major</i> L. (массовый сбор).

Таблица П2.1 (продолжение)

Регион	Местонахождение и дата сбора	Собранные виды
	<p>Выборгский р-н, оз. Высокинское (Куолемаярви), на юго-восточном берегу, у мыса, 22 IX 1995.</p> <p>Всеволожский район, поселок Васкелово, 23 VIII 1994.</p> <p>г. Санкт-Петербург, м/р Лахта, берег Финского залива, на различных субстратах, 24 VIII 1994.</p>	<p><i>Littorella uniflora</i> (L.) Aschers., <i>P. major</i> L.</p> <p><i>P. media</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L.</p> <p><i>P. major</i> L.</p>
Псковская область	<p>Невельский район, окрестности дер. Трехалево, разнотравный сенокосный луг на окраине деревни, 15 VIII 1995.</p>	<p><i>P. media</i> L. (массовый сбор), <i>P. major</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L. (массовый сбор).</p>
Тверская область	<p>Удомельский район, окрестности деревни Полукарпово, левый берег оз. Молдино, 9 VII 1995.</p>	<p><i>P. media</i> L. (массовый сбор), <i>P. major</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L. (массовый сбор).</p>
Московская область	<p>Шатурский р-н, западная окраина с. Дубасово, близ шоссе на Спас-Клепики, 3 VII 1994.</p>	<p><i>P. media</i> L. (массовый сбор).</p>

Таблица П2.1 (продолжение)

Регион	Местонахождение и дата сбора	Собранные виды
	<p>Серпуховский район, окрестности дер. Лужки, 12 VII 1994.</p> <p>Серпуховский р-н, вблизи г. Пушино-на-Оке, 28 IX 1994.</p>	<p><i>P. media</i> L. (массовый сбор), <i>P. major</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L. (массовый сбор). <i>P. major</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L., <i>P. media</i> L. (массовый сбор).</p>
Рязанская область	<p>Спасский р-н, Окский гос. заповедник, близ кордона Тышлово, береговой откос Оки, 19 VII 1995, В. Н. Тихомиров, А. П. Сухоруков, С. А. Афонин.</p>	<p><i>P. major</i> L. (массовый сбор).</p>
Ростовская область	<p>Мясниковский район, в 2 км к востоку от х. Недвиговка, урочище «Сафьянова балка» 11 VI 1995.</p> <p>Мясниковский район, окрестности х. Недвиговка, у железнодорожной станции Мартыново. Засоленный луг, 22 VI 1995.</p>	<p><i>P. media</i> L. (массовый сбор), <i>P. lanceolata</i> L. (массовый сбор).</p> <p><i>P. cornuti</i> Gouan (массовый сбор).</p>
Оренбургская область	<p>г. Оренбург. Берег р. Урал, глинистая отмель, 27 VII 1995.</p>	<p><i>P. major</i> L.</p>

Таблица П2.1 (продолжение)

Регион	Местонахождение и дата сбора	Собранные виды
	<p>Оренбургский р-н, 0,5 км западнее с. Каргала, обочина дороги, 28 VII 1995.</p> <p>Беляевский р-н, 4 км восточнее с. Сазан, у подножия гряды холмов, 30 VII 1995.</p> <p>Беляевский район, 5 км восточнее с. Сазан, гора Тумба (Бандитская), около геодезической вышки, на обнажениях, 30 VII 1995.</p> <p>Беляевский район, 13 км к северу от с. Сазан по дороге на с. Буртинский, сухой луг близ обочины дороги, 30 VII 1995.</p>	<p><i>P. media</i> L.</p> <p><i>P. media</i> L.</p> <p><i>P. krascheninnikovii</i> C. Serg. (массовый сбор).</p> <p><i>P. maxima</i> Juss. ex Jacq. (массовый сбор).</p>
Краснодарский край	Окрестности гор. Крымска в районе Крымской ОСС ВИР, 15 VIII 1995, А. Абрамов	<p><i>P. major</i> L. (массовый сбор),</p> <p><i>P. lanceolata</i> L.</p>

## Приложение 3

### Сравнительная характеристика видов *Plantaginaceae* с территории Европейской России

Для характеристики выбраны признаки, изложенные в главе IV (они расположены по приведенным там номерам). Приводятся все виды, перечисленные в заключении в главе II, кроме видов «критических групп», рассматривающихся как единое целое. Таким образом охарактеризовано 20 видов (16 видов + 4 «критические группы» в целом). Для того, чтобы таблица была более компактна, виды обозначены шифрами (как правило, первыми тремя буквами их видового эпитета):

<i>P. altissima</i> L.	ALT
<i>P. atrata</i> Hoppe	ATR
<i>P. cornuti</i> Gouan	CTI
<i>P. coronopus</i> L.	CRP
<i>P. depressa</i> Schlecht.	DEP
<i>P. krascheninnikovii</i> Ye. V. Serg.	KRA
<i>P. lanceolata</i> L. s.l.	LAN
<i>P. major</i> L. s.l.	MAJ
<i>P. maritima</i> L. s.l.	MAR
<i>P. maxima</i> Juss. ex Jacq.	MAX
<i>P. media</i> L. s.l.	MED
<i>P. minuta</i> Pall.	MIN
<i>P. patagonica</i> Jacq.	PAT
<i>P. polysperma</i> Kar. et Kir.	POL
<i>P. schwarzenbergiana</i> Schur	SCW
<i>P. tenuiflora</i> Waldst. et Kit.	TEN
<i>Ps. arenarium</i> (Waldst. et Kit.) Mirb.	ARE
<i>Ps. sempervirens</i> (Crantz) Soják	SEM
<i>Ps. squalidum</i> (Salisb.) Soják	SQU





(продолжение таблицы ПЗ.1)

	A L T	A T R	C T I	C R P	D E P	K R A	L A N	M A J	M A R	M A X	M E D	M I N	P A T	P O L	S C W	T E N	A R E	S E M	S Q U
25	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	B	-	-	-	-	-	-	-	-
26	+	B	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
27	-	-	B	-	-	M	-	B	M	+	-	M	M	M	-	M	M	M	M
28	-	-	+	-	-	M	-	-	M	+	-	M	M	M	+	M	M	M	M
29	-	-	-	+	-	-	-	B	-	-	-	-	-	-	-	-	M	M	M
30	+	-	-	-	-	-	B	B	-	-	-	-	-	B	B	B	-	-	-
31	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	B	+	+	+	-	+	+	-	-	-	B	+	-	+	-	B	-
33	-	-	+	+	+	+	-	B	B	+	+	-	B	+	+	+	-	-	-
34	+	-	-	-	-	-	B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
35	-	-	+	+	+	+	-	B	B	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-
36	+	+	+	+	+	-	+	B	B	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
37	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	B	-	-	-	-	-	-	-
38	-	B	B	-	-	-	B	-	B	-	-	B	+	-	-	-	+	+	+
39	-	-	-	B	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	+	+	B	+
40	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	B	-	+	+	-	+	-	-	-
41	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
42	M	-	-	-	-	+	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M	M	M
43	+	-	-	U	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	B	B	M	+	M
44	+	+	-	B	-	U	B	-	B	-	-	B	+	-	-	-	+	+	+
45	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
47	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
48	+	-	+	+	-	U	+	-	B	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+
49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-
50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	B	-	-	-
51	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	U	U	+	U	+	+	+
52	+	U	U	+	U	U	+	-	+	U	-	U	-	U	U	-	+	U	+
53	+	U	U	-	U	U	+	-	-	U	-	U	-	U	U	+	-	U	-
54	-	-	+	+	-	-	-	B	B	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+
55	-	-	-	+	+	+	-	B	B	-	B	-	-	-	-	-	-	-	-
56	+	+	-	-	-	+	+	-	B	+	B	+	+	-	B	-	+	+	+
57	M	M	+	+	+	M	M	-	B	M	B	M	M	-	+	-	M	M	M
58	+	+	+	+	B	+	+	-	+	-	B	+	+	-	-	-	+	+	+
59	+	+	+	M	M	U	+	M	+	M	-	+	+	M	M	M	+	+	+
60	+	+	-	B	-	U	-	-	-	U	B	-	+	+	-	+	-	-	-

(продолжение таблицы ПЗ.1)

	A	A	C	C	D	K	L	M	M	M	M	M	P	P	S	T	A	S	S
	L	T	T	R	E	R	A	A	A	A	E	I	A	O	C	E	R	E	Q
	T	R	I	P	P	A	N	J	R	X	D	N	T	L	W	N	E	M	U
61	-	-	-	+	-	U	-	-	-	U	-	-	+	-	-	-	-	-	-

# Приложение 4

## Статистические таблицы

Таблица П4.1. Средние значения и стандартное отклонение признаков  
(*P. major* L. s.l.)

Название	Среднее	Ст. откл.
TEETH	—	—
HAIR_LF	12	14
LEN_LF	10,50	5,78
LEN_PET	4,51	3,62
WIDTH_LF	3,46	1,98
MAXIMUM	2,59	1,19
LEN_SCAP	14,26	10,46
TYP_SCAP	—	—
LEN_SPIK	6,14	5,65
HAIR_SP	—	—
HAIR_BAS	—	—
DENSITY	24,23	8,59
LEN_BR	1,73	0,42
LEN_SEP	1,68	0,38
LEN_STYG	1,99	0,45
LEN_CAPS	2,77	0,64
CIR_CAPS	—	—
NUM_SEED	12	6
LEN_SEED	0,97	0,18
NSCAPE	0,43	0,35
NLEAF	0,44	0,13

Таблица П4.2. Коэффициенты ранговой корреляции  $R$  Спирмена  
(*P. major L. s.l.*)<sup>1</sup>

Пары признаков	Коэфф. $R$	Уровень зн.
CIR_CAPS и LEN_SEED	-0,793531	0,000
CIR_CAPS и NUM_SEED	0,629348	0,000
CIR_CAPS и TEETH	0,569231	0,002
LEN_LF и LEN_PET	0,917120	0,000
LEN_LF и LEN_SCAP	0,616037	0,000
LEN_LF и LEN_SPIK	0,595408	0,000
LEN_LF и MAXIMUM	0,866681	0,000
LEN_LF и WIDTH_LF	0,823375	0,000
LEN_PET и LEN_SCAP	0,567030	0,000
LEN_PET и MAXIMUM	0,771204	0,000
LEN_PET и WIDTH_LF	0,657570	0,000
LEN_SCAP и LEN_SPIK	0,891117	0,000
LEN_SCAP и WIDTH_LF	0,699587	0,000
LEN_SPIK и WIDTH_LF	0,769309	0,000
MAXIMUM и TEETH	0,637445	0,000
MAXIMUM и WIDTH_LF	0,723636	0,000
NUM_SEED и TEETH	0,562450	0,001

<sup>1</sup>Приведены только те коэффициенты, значения которых по абсолютной величине больше 0,55.

Таблица П4.3. Факторные нагрузки признаков  
(*P. major* L. s.l.)<sup>2</sup>

Название	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
TEETH	0,05	*0,62	0,19
HAIR_LF	0,06	0,05	-0,45
LEN_PET	*0,73	0,12	0,17
WIDTH_LF	*0,89	0,18	0,10
MAXIMUM	*0,78	0,30	0,06
LEN_SCAP	*0,80	-0,23	0,37
TYP_SCAP	-0,17	0,49	-0,18
LEN_SPIK	*0,81	-0,21	0,32
HAIR_SP	-0,03	0,26	-*0,60
HAIR_BAS	-0,30	0,13	0,07
DENSITY	0,22	0,13	-*0,66
LEN_BR	0,17	0,09	0,50
LEN_SEP	0,34	0,11	0,40
LEN_STYG	0,23	-0,19	0,02
LEN_CAPS	0,28	0,08	*0,58
CIR_CAPS	-0,18	*0,65	0,08
NUM_SEED	0,25	*0,74	0,04
LEN_SEED	-0,03	*-0,68	0,17
NSCAPE	0,34	-0,03	-0,22
NLEAF	-0,11	-0,13	-0,23

Таблица П4.4. Результаты дискриминантного анализа  
(*P. major* L. s.l.)<sup>3</sup>

	% корректности	ULIGINOSA	MAJOR
ULIGINOSA	92,18750	59	5
MAJOR	96,59091	3	85
Общее	94,73684	62	90

<sup>2</sup>«\*» обозначены факторные нагрузки, бóльшие по абсолютной величине 0,55.

<sup>3</sup>Столбцы содержат данные о предварительной классификации, а строки — об окончательной классификации объектов.

Таблица П4.5. Дискриминантные коэффициенты признаков  
(*P. major* L. s.l.)

Название	MAJOR	ULIGINOSA
HAIR_LF	0,044	0,018
LEN_PET	1,261	1,665
WIDTH_LF	1,044	1,495
MAXIMUM	-6,880	-5,289
LEN_SCAP	0,745	0,344
TYP_SCAP	5,708	7,480
LEN_SPIK	-1,409	-1,427
HAIR_SP	2,590	2,212
HAIR_BAS	11,986	12,781
DENSITY	0,640	0,579
LEN_BR	16,134	17,009
LEN_SEP	12,826	13,692
LEN_STYG	14,128	12,386
LEN_CAPS	2,257	3,546
NUM_SEED	0,891	1,201
LEN_SEED	65,409	63,599
NSCAPE	6,249	4,920
NLEAF	64,705	59,365

Таблица П4.6. Средние значения и стандартное отклонение признаков  
(*P. media* L. s.l.)

Название	Среднее	Ст. откл.
HAIRS	0,68	0,24
VEINS	6	1
TEETH	—	—
LEN_LF	15,32	7,87
LEN_PET	3,89	2,97
WIDTH_LF	3,79	1,44
LEN_SCAP	43,37	13,80
LEN_SPIK	6,01	3,08
TYP_SCAP	—	—
DENSITY	33	5
LEN_BR	1,87	0,39
LEN_SEP	1,86	0,33
LEN_PETL	1,42	0,28
LEN_CAPS	2,59	0,44
NUM_SEED	4	1
LEN_SEED	1,25	0,27
NSCAPE	2,06	0,42



Таблица П4.7. Коэффициенты ранговой корреляции  $R$  Спирмена  
(*P. media* L. s.l.)<sup>4</sup>

Пары признаков	Коэфф. $R$	Уровень зн.
DENSITY и LEN_PETL	0,707107	0,182
DENSITY и NUM_SEED	0,707107	0,182
HAIRS и LEN_PETL	<b>0,570730</b>	0,000
LEN_BR и DENSITY	-0,666667	0,219
LEN_BR и LEN_SEP	<b>0,656293</b>	0,000
LEN_LF и DENSITY	-0,948683	0,014
LEN_LF и LEN_PET	<b>0,836863</b>	0,000
LEN_LF и LEN_SCAP	<b>0,665519</b>	0,000
LEN_LF и WIDTH_LF	<b>0,598099</b>	0,000
LEN_PET и DENSITY	-0,948683	0,014
LEN_SCAP и DENSITY	-0,948683	0,014
LEN_SCAP и LEN_PET	<b>0,621268</b>	0,000
LEN_SCAP и LEN_SPIK	<b>0,610389</b>	0,000
LEN_SPIK и NSCAPE	<b>0,764241</b>	0,000
WIDTH_LF и LEN_SCAP	<b>0,601587</b>	0,000

<sup>4</sup>Приведены только те коэффициенты, значения которых по абсолютной величине больше 0,55. Значимые коэффициенты выделены.

Таблица П4.8. Факторные нагрузки признаков  
(*P. media* L. s.l.)<sup>5</sup>

Название	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
HAIRS	0,08	0,45	-0,28
VEINS	0,31	-0,07	0,53
TEETH	0,04	0,02	0,39
LEN_LF	*0,83	0,11	0,01
LEN_PET	*0,84	0,17	-0,10
WIDTH_LF	*0,70	0,06	0,30
LEN_SCAP	*0,83	0,01	0,18
LEN_SPIK	0,44	0,49	*0,58
TYP_SCAP	-0,35	-0,17	0,31
LEN_BR	0,18	*0,64	-0,12
LEN_SEP	0,21	*0,61	-0,06
LEN_PETL	0,04	*0,68	-0,25
LEN_CAPS	0,03	*0,63	0,20
NUM_SEED	-0,05	-0,28	*0,58
LEN_SEED	0,00	*0,61	0,02
NSCAPE	0,06	*0,63	-0,55

Таблица П4.9. Результаты дискриминантного анализа  
(*P. media* L. s.l.)<sup>6</sup>

	% корректности	TETRAPL	DIPL
TETRAPL	78,57143	22	6
DIPL	96,82539	4	122
Общее	93,50649	26	128

<sup>5</sup> «\*» обозначены факторные нагрузки, бóльшие 0,55.

<sup>6</sup> Столбцы содержат данные о предварительной классификации, а строки — об окончательной классификации объектов.

Таблица П4.10. Дискриминантные коэффициенты признаков  
(*P. media* L. s.l.)

Название	TETRAPL	DIPL
HAIRS	84,796	75,444
VEINS	9,185	10,243
TEETH	-3,618	-3,338
LEN_LF	-0,083	-0,031
LEN_PET	-1,550	-1,972
WIDTH_LF	-3,228	-2,706
LEN_SCAP	-1,467	-1,262
LEN_SPIK	14,456	13,638
TYP_SCAP	3,631	6,560
LEN_BR	-0,279	-3,241
LEN_SEP	13,988	10,658
LEN_PETL	30,166	27,770
LEN_CAPS	3,634	3,431
NUM_SEED	6,565	7,218
LEN_SEED	47,257	50,069
NSCAPE	117,180	115,904

Таблица П4.11. Коэффициенты корреляции  $r$  признаков  
(*P. media* L. s.l.)<sup>7</sup>

	ANGLE	LEN_LF	LEN_PET	TYP_SCAP
ALTITUDE	0,33	0,49	0,33	*0,07
HEIGH_GR	0,63	0,69	0,58	0,26
	LEN_SCAP	LEN_SPIK	HAIRS	NSCAPE
ALTITUDE	0,56	0,45	*0,23	*-0,17
HEIGH_GR	0,75	0,62	*0,14	*-0,25

<sup>7</sup> «\*» отмечены коэффициенты, значимые на уровне  $> 0,05$ .

Таблица П4.12. Средние значения и стандартное отклонение признаков  
(*P. maritima* L. s.l.)

Название	Кол-во	Среднее	Ст. откл.
HAIRS	4	—	—
HAIR_BAS	15	—	—
NUM_SC	114	4	4
LEN_LF	134	9,77	6,59
WIDTH_LF	134	2,09	1,11
SPOTS	28	—	—
NUM_VEI	86	3	7
UNEQ_VEI	86	—	—
LEN_SCAP	129	13,55	8,05
TYP_SCAP	25	—	—
LEN_SPIK	128	2,45	1,84
WID_SPIK	130	4,79	1,25
DENSITY	102	15	3
LEN_BR	100	2,26	0,62
KEEL_BR	47	—	—
LEN_SEP	65	2,27	0,36
HAI_PETL	34	—	—
F_CAPS	50	1,80	0,40
LEN_CAPS	53	3,61	0,71
NUM_SEED	51	2	1
LEN_SEED	51	2,13	0,37
NSCAPE	127	1,76	0,47
NSHAPE	128	4,83	4,42

Таблица П4.13. Коэффициенты ранговой корреляции  $R$  Спирмена  
(*P. maritima* L. s.l.)<sup>8</sup>

Пары признаков	Коэфф. $R$	Уровень зн.
HAI_PETL и NUM_VEI	-0,56490	0,002
HAI_PETL и WIDTH_LF	-0,58745	0,000
LEN_BR и SPOTS	-0,54928	0,004
LEN_BR и LEN_SEP	0,57841	0,000
LEN_CAPS и LEN_BR	0,60499	0,000
LEN_CAPS и LEN_SEP	0,66895	0,000
LEN_CAPS и HAI_PETL	-0,53870	0,007
LEN_LF и NSHAPE	0,77612	0,000
LEN_LF и LEN_SCAP	0,88852	0,000
LEN_LF и WIDTH_LF	0,78120	0,000
LEN_SCAP и LEN_SPIK	0,83573	0,000
LEN_SEED и SPOTS	-0,63871	0,002
LEN_SEED и LEN_BR	0,61741	0,000
LEN_SEED и NSHAPE	-0,55027	0,000
LEN_SEED и LEN_CAPS	0,80397	0,000
LEN_SPIK и LEN_LF	0,75992	0,000
LEN_SPIK и WIDTH_LF	0,58654	0,000
NSCAPE и LEN_SEED	0,64694	0,000
NSHAPE и LEN_SCAP	0,85665	0,000
NSHAPE и LEN_SPIK	0,87027	0,000
WIDTH_LF и NUM_VEI	0,64718	0,000
WIDTH_LF и LEN_CAPS	0,55609	0,000
WIDTH_LF и LEN_SCAP	0,61287	0,000

<sup>8</sup>Приведены только те значимые коэффициенты, значения которых по абсолютной величине больше 0,55.

Таблица П4.14. Факторные нагрузки признаков  
(*P. maritima* L. s.l.)<sup>9</sup>

Название	Фактор 1	Фактор 2
HAIR_BAS	0,016639	-0,071090
NUM_SC	0,016815	0,099904
LEN_LF	*0,851993	0,319905
WIDTH_LF	0,626183	0,461156
SPOTS	-0,118357	-0,256414
NUM_VEI	-0,038835	0,104363
UNEQ_VEI	-0,057002	0,381588
LEN_SCAP	*0,895522	0,134260
TYP_SCAP	-0,051280	0,137144
LEN_SPIK	*0,919807	-0,181830
WID_SPIK	0,175683	0,518630
DENSITY	0,115896	-0,187179
LEN_BR	0,101007	0,629483
KEEL_BR	0,317603	-0,092069
LEN_SEP	0,221005	0,634361
HAI_PETL	-0,308780	0,100185
F_CAPS	0,006728	0,024130
LEN_CAPS	0,009682	*0,823606
NUM_SEED	0,183194	0,054477
LEN_SEED	-0,141228	*0,815666
NSCAPE	-0,144814	0,435133
NSHAPE	*0,897699	-0,221076

Таблица П4.15. Результаты дискриминантного анализа  
(*P. maritima* L. s.l.)<sup>10</sup>

	% корректн.	SCHR	MARIT	EOCOR	ALP
SCHRENKII	94,87180	37	0	0	2
MARITIMA	88,88889	3	24	0	0
EOCORONOPUS	93,33334	1	0	14	0
ALPINA	87,50000	1	0	0	7
Общее	92,13483	42	24	14	9

<sup>9</sup>«\*» обозначены факторные нагрузки, бóльшие 0,7.

<sup>10</sup>Столбцы содержат данные о предварительной классификации, а строки — об окончательной классификации объектов.

Таблица П4.16. Расстояния между группами в дискриминантном анализе *P. maritima* L. s.l.

	SCHR	MARIT	EOCOR	ALP
SCHRENKII	0,00000	14,00266	26,95193	11,07773

Таблица П4.17. Дискриминантные коэффициенты признаков (*P. maritima* L. s.l.)

	SCHR	MARIT	EOCOR	ALP
LEN_LF	-0,5770	-0,2467	-0,8653	-0,8698
WIDTH_LF	3,2154	1,8184	2,9194	2,0838
LEN_SCAP	-3,9337	-3,4872	-3,2884	-3,4681
LEN_SPIK	10,9927	10,7477	14,8999	6,7137
WID_SPIK	9,0585	9,7629	4,0660	12,9301
NSCAPE	57,6097	49,1970	42,4970	47,3025
NSHAPE	4,0225	4,3787	1,1195	5,5724

Таблица П4.18. Значения признаков, их средние значения и стандартное отклонение (*P. lanceolata* L. s.l.)

Название	Значение признака	Среднее	Ст. откл.
HAIR_LF	Индекс опушения листа (см. рис. 9)	1,11	1,05
LEN_LF	Длина максимального листа в см	16,45	7,74
WIDTH_LF	Ширина максимального листа в см	1,26	0,58
LEN_SCAP	Длина максимальной стрелки в см	38,81	16,11
LEN_SPIK	Длина зрелого колоса на максимальной стрелке в см	2,07	1,02
WID_SPIK	Ширина зрелого колоса на максимальной стрелке в см	0,72	0,10
HAIR_SEP	Индекс опушения чашелистиков (см. рис. 9)	0,96	0,71
LEN_SEP	Длина меньшего из задних чашелистиков в мм	2,52	0,35
LEN_PETL	Длина среднего по размеру отгиба лепестка в мм	1,62	0,30
FOR_PETL	Форма большинства отгибов лепестков (см. рис. 9)	1,56	0,52
NSHAPE	Длина колоса/Ширина колоса	2,90	1,42

Таблица П4.19. Коэффициенты ранговой корреляции *R* Спирмена (*P. lanceolata* L. s.l.)<sup>11</sup>

Пары признаков	Коэфф. R	Уровень зн.
LEN_LF и LEN_SCAP	0,7972230	0,000000
LEN_SCAP и LEN_SPIK	0,6405180	0,000000
LEN_SCAP и NSHAPE	0,6021760	0,000000
LEN_SPIK и LEN_LF	0,6195780	0,000000
NSHAPE и LEN_LF	0,5483910	0,000000
NSHAPE и LEN_SPIK	0,9536130	0,000000

<sup>11</sup>Приведены только те значимые коэффициенты, значения которых по абсолютной величине не меньше 0,55.



Таблица П4.20. Факторные нагрузки признаков  
(*P. lanceolata* L. s.l.)<sup>12</sup>

Название	Фактор 1	Фактор 2
HAIR_LF	-0,277050	0,631653
LEN_LF	*0,850675	0,097799
WIDTH_LF	0,467953	0,602352
LEN_SCAP	*0,880826	-0,137598
LEN_SPIK	*0,912401	0,142316
WID_SPIK	0,161153	0,649343
HAIR_SEP	-0,038372	-0,006948
LEN_SEP	0,111857	0,520350
LEN_PETL	-0,079448	0,625181
FOR_PETL	-0,010927	-0,360608
NSHAPE	*0,879130	-0,018121

Таблица П4.21. Значения взвешенных регрессионных коэффициентов  
(*P. lanceolata* L. s.l.)<sup>13</sup>

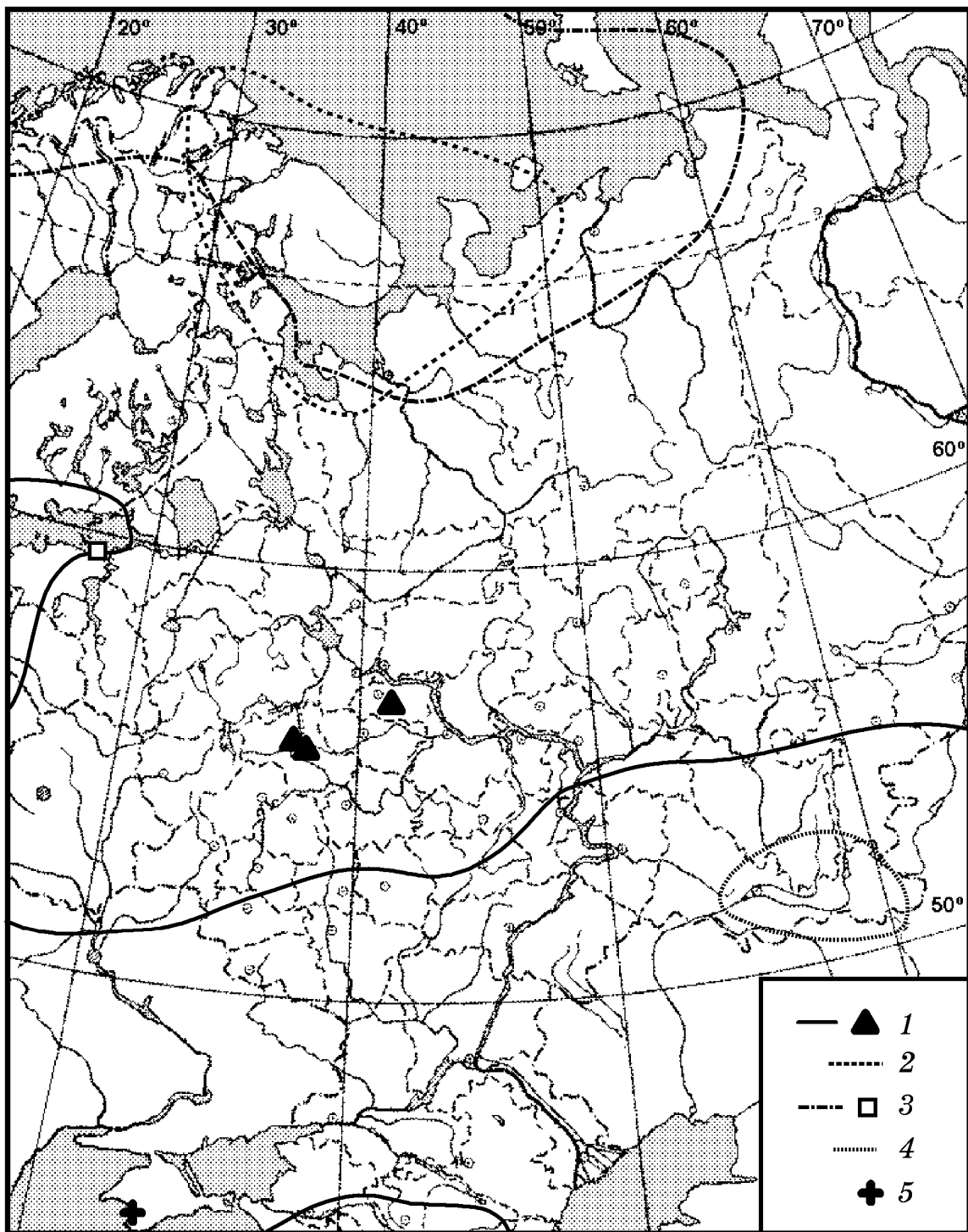
Зав. признак	Взв. регр. коэфф.	Уровень зн.
HAIR_LF	*0,198539957	0,000001
LEN_LF	*0,238674298	0,000000
WIDTH_LF	-0,001815295	0,371306
LEN_SCAP	*0,385383475	0,000000
HAIR_SEP	-0,006910059	0,607306
NSHAPE	0,051527806	0,010359
FACTOR1	*0,322808116	0,000000

<sup>12</sup> «\*» обозначены факторные нагрузки, большие 0,7.

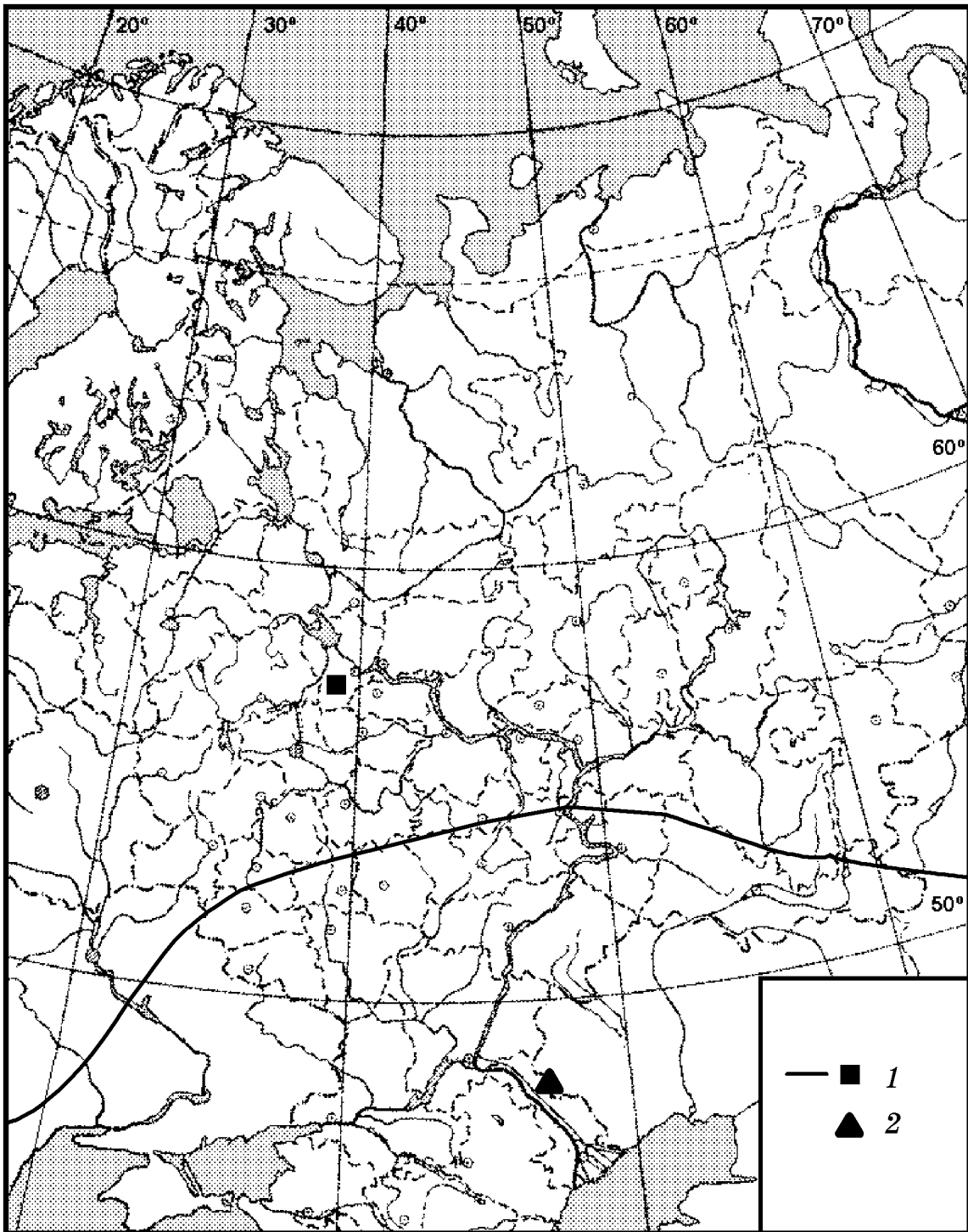
<sup>13</sup> Значимые коэффициенты обозначены «\*».

## Приложение 5

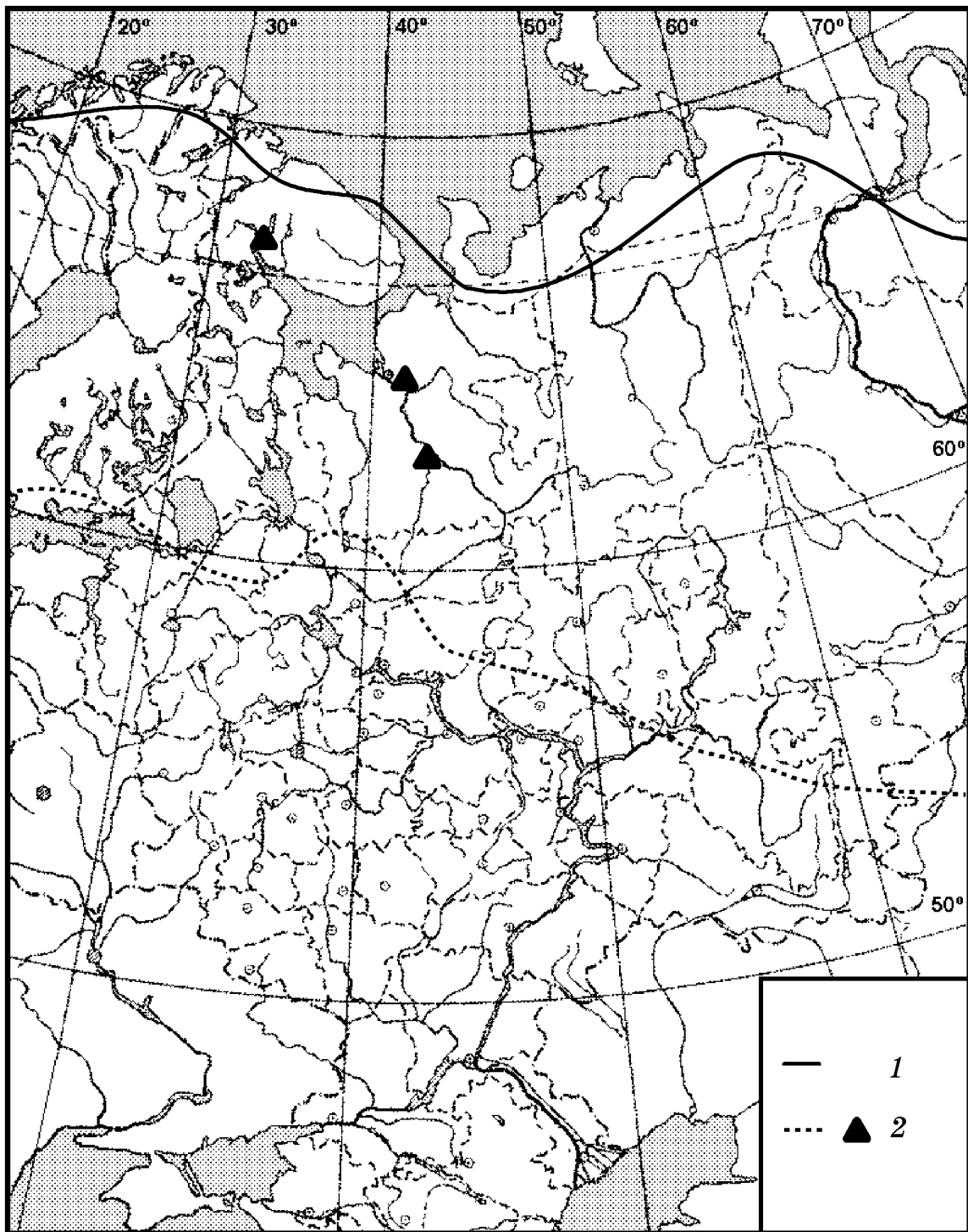
### Карты распространения подорожников на территории Европейской России



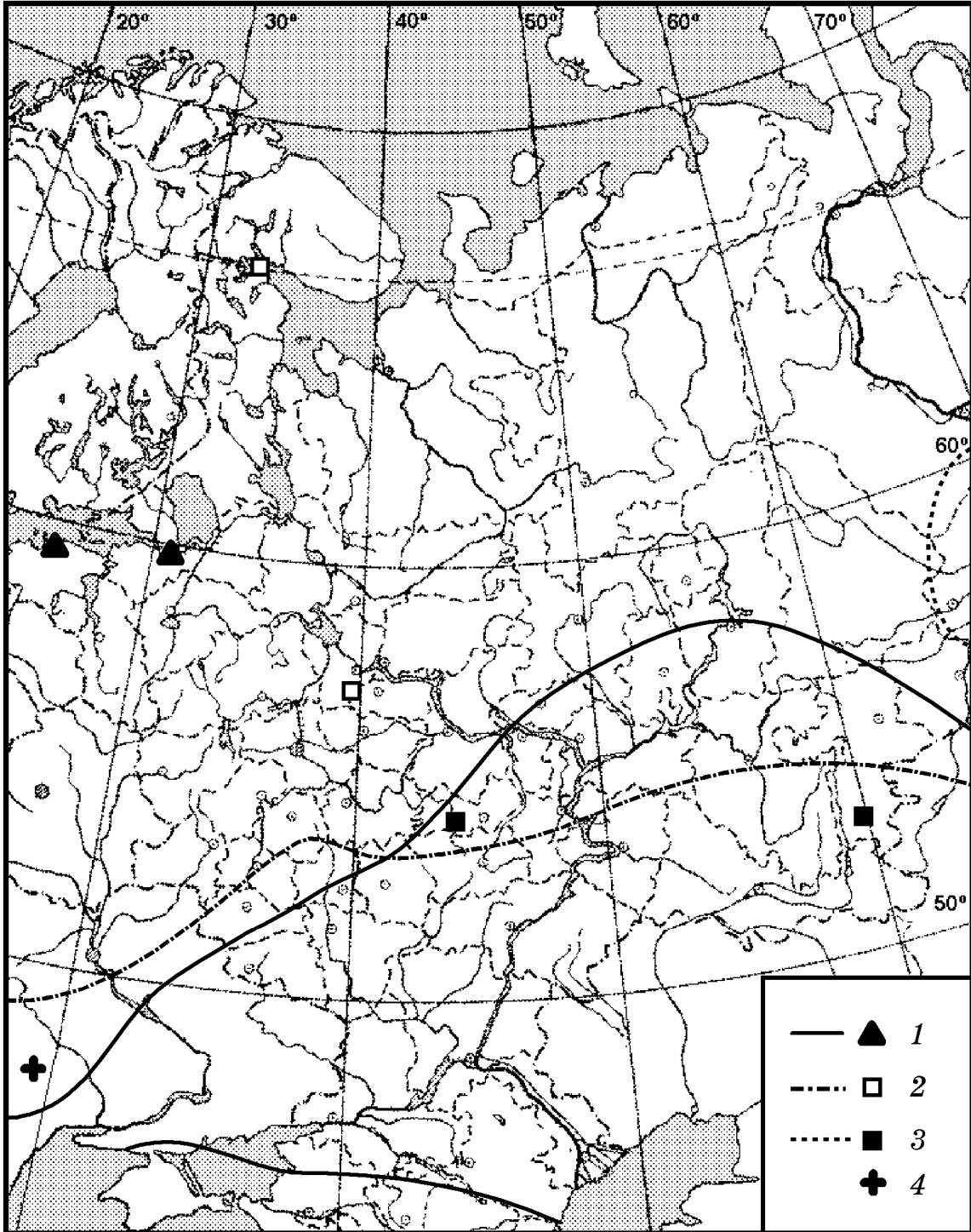
Карта 1. 1 — восточная и северная границы ареала и отдельные местонахождения *P. maritima* subsp. *maritima*; 2 — ареал *P. maritima* subsp. *subpolaris*; 3 — восточная часть ареала и отдельные местонахождения *P. schrenkii*; 4 — ареал *P. krascheninnikovii*; 5 — местонахождение *P. coronopus*.



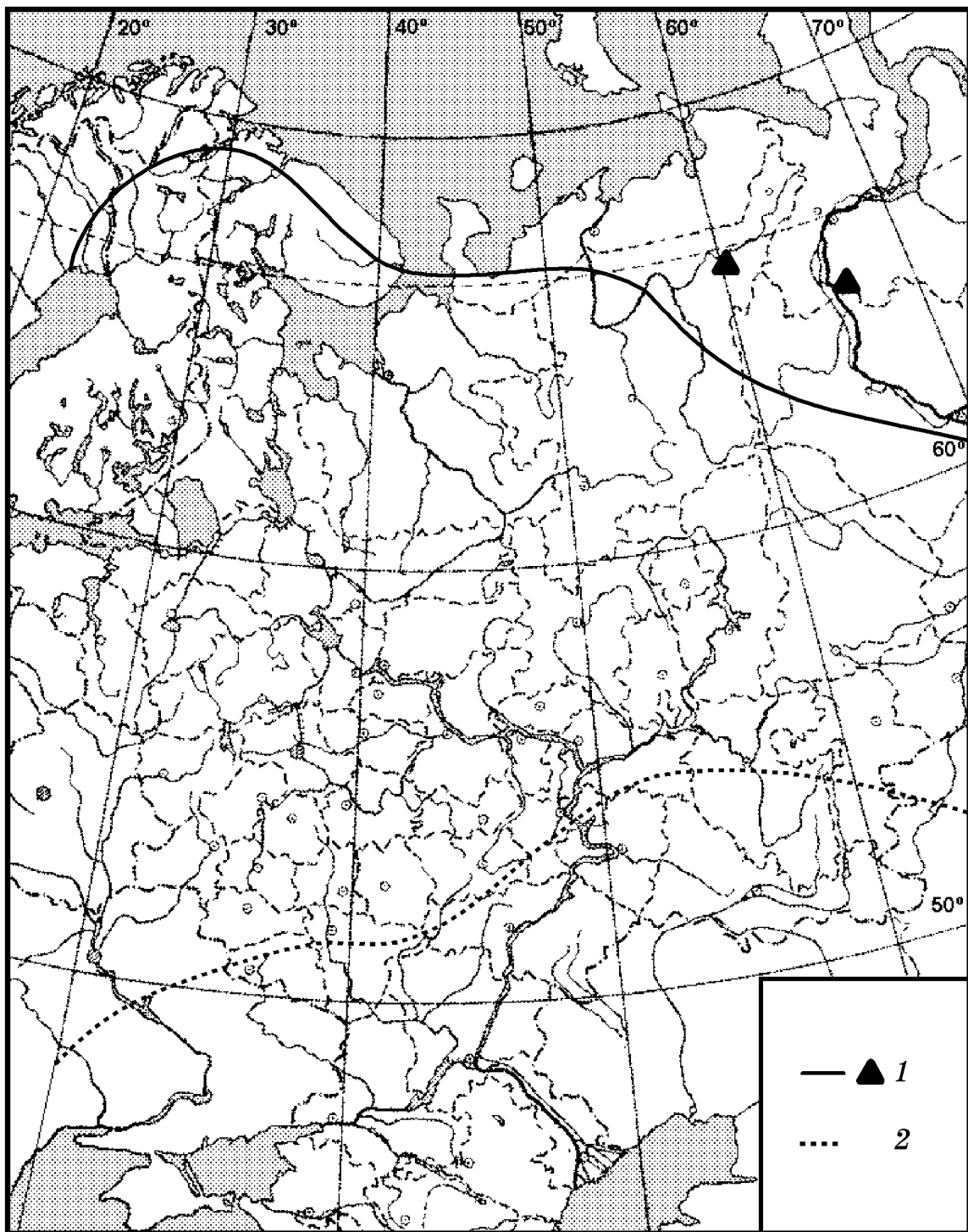
Карта 2. 1 — северная граница ареала и отдельные местонахождения *P. tenuiflora*; 2 — местонахождение *P. polysperma*.



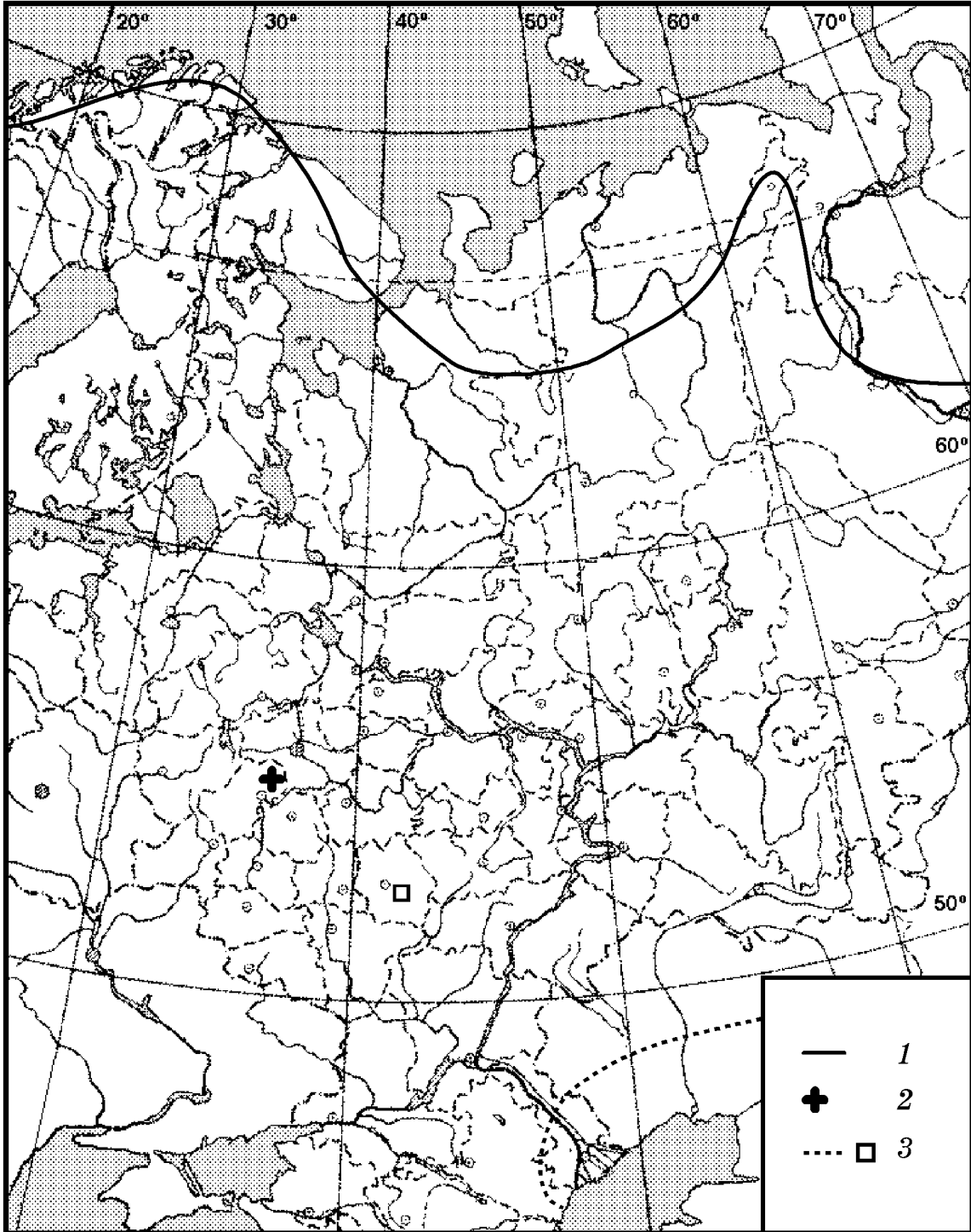
Карта 3. 1 — северная граница ареала *P. major*; 2 — северная граница ареала и отдельные местонахождения *P. uliginosa*.



Карта 4. 1 — северная и южная границы ареала и отдельные местонахождения *P. maxima*; 2 — северная граница ареала и отдельные местонахождения *P. cornuti*; 3 — западная граница ареала и отдельные местонахождения *P. depressa*; 4 — местонахождение *P. schwarzenbergiana*.

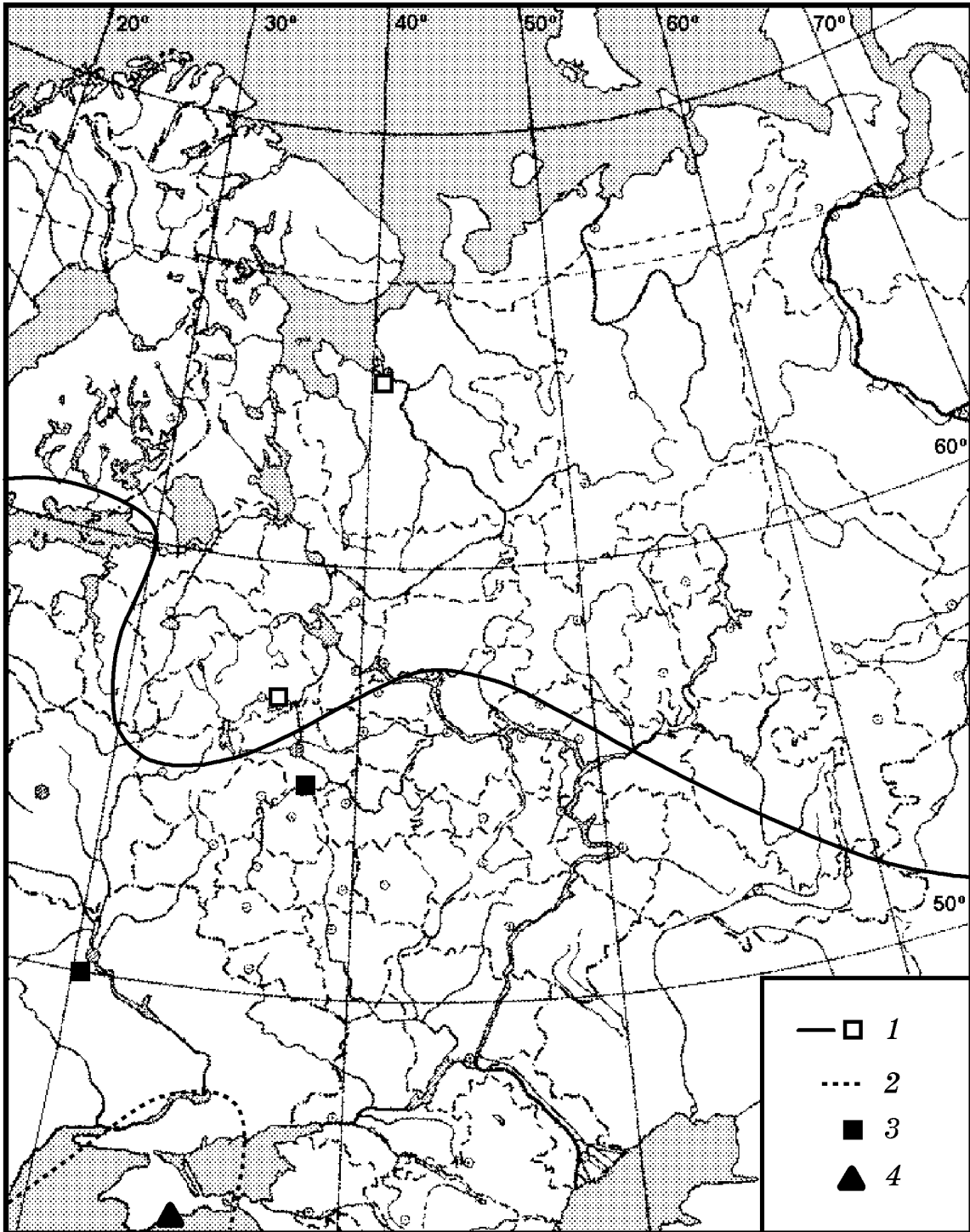


Карта 5. 1 — северная граница ареала и отдельные местонахождения *P. media* subsp. *media*; 2 — предполагаемая северная граница ареала *P. media* subsp. *stepposa*.



Карта 6. 1 — северная граница ареала *P. lanceolata*; 2 — местонахождение *P. altissima*; 3 — северо-западная граница ареала и отдельное местонахождение *P. minuta*.





Карта 7. 1 — северная граница ареала и отдельные местонахождения *Ps. arenarium* subsp. *arenarium*; 2 — северная граница ареала *Ps. arenarium* subsp. *orientalis*; 3 — местонахождения *Ps. squalidum*; 4 — местонахождение *Ps. sempervirens*.

**Приложение 6**  
**Фотографии и микрографии**

Фотографии 1–2. *P. major* L. (слева) и *P. uliginosa* F. W. Schmidt  
(справа) в тепличной культуре.

Фотографии 3–4. *P. media* L. subsp. *media* (слева) и *P. media* L. subsp. *stepposa* (Kурган.) Соó (справа) в тепличной культуре.

Фотография 5. *P. maritima* L. subsp. *maritima* (слева) и *P. maritima* L. subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. (справа) в тепличной культуре.

Микрографии 1–2. Первичная скульптура поверхности семян: верху — *P. notata* Lagasca (тип 1), внизу — *P. camtschatica* Link. (тип 3). Увеличение  $\times 250$ .

Микрографии 3–4. Первичная скульптура поверхности семян:верху  
— *P. uliginosa* F. W. Schmidt (тип 4), внизу — *P. amplexicaulis* Cav. (тип  
5). Увеличение ×250.

Микрографии 5–6. Первичная скульптура поверхности семян: сверху — *Ps. chamaepsyllum* (Zoh.) Holub (тип 8), внизу — *P. bellardii* All. (тип 11). Увеличение  $\times 250$ .



Микрографии 7–8. Первичная скульптура поверхности семян:верху  
— *P. ovata* Forsk. (тип 12, увеличение  $\times 1000$ ), внизу — *P. leiopetala* Lowe  
(тип 13, увеличение  $\times 250$ ).

Микрография 9. Первичная скульптура поверхности семян: *P. rago-*  
*doxa* J. D. Hooker (тип 15). Увеличение  $\times 250$ .

Микрографии 10–11. Вторичная скульптура поверхности семян: верху — *P. notata* Lagasca (тип II), внизу — *P. depressa* Schlect. (тип IV). Увеличение  $\times 1200$ .

Микрографии 12–13. Вторичная скульптура поверхности семян: вверху — *P. ovata* Forsk. (тип VI), внизу — *P. lanceolata* L. (тип VII). Увеличение ×1200.

Микрография 14. Вторичная скульптура поверхности семян: *P. maritima* L. (тип IX). Увеличение  $\times 1200$ .