

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**

03.00.05 — Ботаника

Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва 1998

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

Научный руководитель: член-корреспондент РАН, профессор В. Н. Тихомиров.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук В. С. Новиков, кандидат биологических наук А. Н. Луферов.

Ведущая организация: Главный ботанический сад РАН.

Защита диссертации состоится 27 марта 1998 г. в 15 часов 30 минут на заседании специализированного Совета Д. 053.05.65 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова (119899, г. Москва, Воробьевы горы, МГУ, Биологический факультет, аудитория М1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета. Автореферат разослан 27 февраля 1998 г.

Ученый секретарь
диссертационного Совета,
доктор биологических наук

С. Н. Лекомцева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Подорожники (под этим названием здесь понимаются два рода: *Plantago* L. и *Psyllium* Mill.) — 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. Они имеют определенное хозяйственное применение — в качестве пищевых, лекарственных и декоративных растений (Кирьянов, 1957; Лебедев-Носов, 1980, 1984 (85); Бородина, 1981; Атлас ареалов... , 1983; Жукова, 1983; Smit, 1988; Растительные ресурсы СССР, 1990; Чистяков, 1990; Муравьева, 1991; *Plantago*... , 1992). Однако при изучении видового разнообразия подорожников возникают проблемы, поскольку 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. Как следствие, на территории Европейской России различные авторы насчитывают от 10 до 27 видов семейства *Plantaginaceae*. Выделенные последним монографом рода R. Pilger (1937) 19 секций весьма неравноценны, границы между ними размыты, а группировка их в подро́ды не проработана. Такое положение дел в значительной степени объясняется определенным морфологическимобразием подорожников и, как следствие, малым количеством значимых таксономических признаков. Необходима последовательная таксономическая ревизия родов *Plantago* и *Psyllium* (в особенности видов Старого Света — Rahn, 1996), в том числе с учетом новых для их систематики морфологических признаков, источником которых может служить, например, ультраскульптура поверхности семян.

Цели и задачи исследования.

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

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

Научная новизна. Впервые проведены исследования микроморфологии поверхности семенной кожуры у 70 видов *Plantaginaceae*. Изучены хромосомные наборы нескольких видов, в том числе географическая изменчивость числа хромосом. Методами многомерной статистики обработаны данные по изменчивости наиболее «неустойчивых» в таксономическом отношении групп видов. Выявлены новые диагностические признаки как видового, так и секционного уровня. Внесены коррективы в систему семейства. Предложено описать новую секцию рода *Plantago*. Составлены картосхемы ареалов изученных видов на территории Европейской России.

Теоретическая и практическая ценность работы. Точное определение подорожников является насущной задачей в экологических, сельскохозяйственных и фармакологических исследованиях. Найденные диагностические признаки являются существенным шагом на пути решения этой проблемы. Классификации типов первичной и вторичной ультраструктуры семенной кожуры способствуют дальнейшим исследованиям в этом направлении. Материалы диссертации могут быть использованы для составления региональных «Флор» и определителей растений, а также дальнейших работ в области морфологии и систематики *Plantaginaceae*.

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

Научные публикации по теме диссертации. По теме диссертации опубликовано 3 работы, 1 находится в печати.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 6-ти глав, заключения, списка литературы (_____ название, в том числе _____ на иностранных языках) и приложений. Работа изложена на _____ страницах машинописного текста, включая _____ таблиц и _____ рисунков. В приложении объемом _____ страниц приводятся конспекты систем *Plantaginaceae*, список исследованных образцов, сравнительная таблица видов, статистические таблицы, карты распространения видов, фотографии и микрографии.

Содержание работы:

Глава I. История систематики семейства *Plantaginaceae* Juss.: обзор литературы

Изложена история становления систематики семейства *Plantaginaceae*, начиная от работ Caesalpinus (1583) и заканчивая исследованиями К. Rahn (1996). Отчетливо прослеживаются две точки зрения на систематику подорожников: идущее от Tournefort (1719) обособление подорожников с супротивными листьями и ветвистым стеблем в роде *Psyllium* и линнеевское (Linnaeus, 1753) мнение о помещении этих форм в род *Plantago*, поскольку различия между ними не основаны на строении цветка и плода. В дальнейшем большинство авторов, в том числе и монографы рода F. M. Barneoud (1848), J. Decaisne (1852) и R. Pilger (1937), придерживались второй точки зрения.

Исследования внутриродовой системы подорожников начались с работы А. Р. De Candolle и Ж. В. Lamarck (1805), в которой впервые выделены 3 секции. Barneoud (1848) впервые построил таксономически проработанную систему рода, а Decaisne увеличил количество диагностических признаков секций и заложил основу многосекционной системы (15–20 секций), существующей и поныне. Подроды были выделены впервые в работе Н. Harms и С. Reiche (1897). R. Pilger (1937) сохранил в целом систему Decaisne, дополнив ее новыми секциями, тщательно проработанной внутривидовой системой большинства «сложных» групп и определительными ключами. К началу 70-х годов стала ясна чрезмерная громоздкость

системы из почти двух десятков секций и двух неравноценных (18 и 1 секция) подродов. В перестройке системы *Plantaginaceae* принял активное участие К. Rahn (1974–1996). Он в значительной степени переработал систему в отношении прежде всего южноамериканских видов семейства, в том числе с учетом данных многомерной статистики и параллельного культивирования. Была предложена новая система подродов (Rahn, 1978). Последняя его система (Rahn, 1996), построенная на основе кладистического анализа, насчитывает уже 6 подродов единственного, с точки зрения ее автора, рода семейства *Plantaginaceae*.

Глава II. Семейство *Plantaginaceae* на территории Европейской России

Проанализированы источники по флоре Европейской России, начиная с С. Ledebour (1849) и до работы С. К. Черепанова (1995). Число видов рода *Plantago*, принимаемых авторами обработок, колеблется в основном за счет различного понимания видовых границ и в меньшей степени за счет обнаружения новых для территории Европейской России видов. Подавляющее большинство известных сейчас для нашей территории видов упоминается уже в работе Б. Л. Федченко и А. Ф. Флерова (1910). Исключение составляют несколько видов, в том числе описанный с Южного Урала *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. (1961) — редкий среди *Plantaginaceae* пример узкого континентального эндемика с весьма своеобразными признаками.

Разногласия в понимании объема вида касаются в основном четырех групп: *P. major*, *P. media*, *P. maritima*, *P. lanceolata*, которые в дальнейшем называются «критическими».

P. major — весьма полиморфный вид, в пределах которого различали множество форм (Pilger, 1937). Наиболее известная из них — *P. uliginosa* F. W. Schmidt (*P. intermedia* DC.), отличающаяся значительным числом признаков, в частности, значительно бóльшим, чем у *P. major* s. str. числом семян в коробочке (12–30 против 6–10). Эти растения принимаются в качестве особого вида во многих работах западноевропейских и российских авторов (Павлова, 1923; Koch, 1928; Domin, 1932; Станков, Талиев, 1957; Brockhaus, 1957; Lousley, 1958; Fægri, 1963; Adema, 1969; Rykala, 1987; Amroyd, Doogue, 1988; Lambinon, 1991). Исследования изменчивости *P. major* и *P. uliginosa* методами многомерного статистического анализа, проводившиеся в Зап. Европе и в Канаде (Mølgaard, 1976; Warwick и McNeil, 1982; Pěnková, 1986) показали, что хотя различия между ними нельзя назвать резкими, совокупность признаков хорошо

отличает подавляющее большинство образцов этих видов друг от друга.

Несколько иная ситуация сложилась с *P. media* L. s. l. Этот вид в работах отечественных ботаников обычно рассматривается в узком смысле: кроме *P. media* L. s. str., принимается еще и *P. urvillei* Opiz (*P. stepposa* Kurjian.). Последний отличается преимущественно признаками внешней морфологии, в частности, большими размерами частей растения. В зарубежной литературе (Chater, Cartier, 1976) он обычно рассматривается как экотип. Заслуживает внимания разница в хромосомных числах у различных популяций *P. media* L. Часть растений этого вида — тетраплоиды, причем некоторые авторы (Löve, Kjelquist, 1974) связывают это различие с выделением *P. media* и *P. urvillei*. Данные о распространении хромосомных рас этого вида на нашей территории (Дубова и др., 1976; Земскова, 1977; Магуляев, 1977; Цвелев, 1981; Малахова, Курбатский, 1995; Курбатский, 1996) неполны и противоречивы, поэтому проблема соотношения между *P. media* L. s. str. и *P. urvillei* Opiz и форм с различными числами хромосом далека от разрешения.

P. maritima L. s. l. представляет собой сложный комплекс форм, которые нередко описывались в качестве особых видов. Так, например, карликовые арктические растения с овальными малоцветковыми соцветиями относят к особому виду *P. schrenkii* C. Koch (Андреев, 1930; Станков, Талиев, 1957). В работах Н. Н. Цвелева (1978, 1981, 1983) эта форма принимается в ранге подвида — subsp. *borealis* (Lange) Blytt ex Dahl. наряду с другим северным подвидом — subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel., куда относятся растения с многочисленными цветоносами и крупными коробочками с побережья Белого моря, описанные в свое время в качестве особого вида *P. subpolaris* Andrejev (1930). Континентальные образцы *P. maritima* L. s. l. часто определяются как *P. salsa* Pall. С другой стороны, многие авторы полагают, что последний не заслуживает ранга вида (Цвелев, 1981) и даже подвида (Pilger, 1937; Григорьев, 1958).

P. lanceolata L. распространен, как и *P. major* L., почти космополитически. Этот вид обнаруживает почти непрерывную изменчивость по многим признакам, в том числе по опушению листьев, цветоносов и брактеей. В литературе приводится довольно много «видов», отличающихся этими признаками (*P. dubia* L., *P. sphaerostachya* (Mert. et Koch) A. Kerner, *P. eriophora* Hoffmgg. et Link, *P. glabriflora* Sakalo), хотя также неоднократно указывалось на экологический и даже возрастной характер такой изменчивости (Григорьев, 1958; Chater, Cartier, 1976; Teramura, 1978; Groendael, 1986; Plantago... , 1992).

Глава III. Материал и методика работы

Глава посвящена подробному перечислению методов работы и источников материала, куда входят основные гербарные хранилища Европейской России и Украины, а также сборы, сделанные лично автором или по его просьбе. Всего для исследования таксономического разнообразия как изучаемых видов, так и всего семейства *Plantaginaceae* в мировом масштабе было критически просмотрено около 13 тыс. гербарных образцов, относящихся к 160 видам (что составляет около 70% известных видов). Для получения статистического материала около 400 листов гербария было собрано нами в Карелии, Ленинградской, Псковской, Тверской, Московской, Ростовской, Оренбургской областях и Краснодарском крае, причем большинство сборов являлись массовыми. Для 553 образцов были измерены различные морфологические признаки (в среднем 18 признаков на образец). Статистический анализ данных проводился при помощи пакетов прикладных программ STATISTICA 4.3, 5.1 и Stadia 6.0. Общая схема статистической обработки включала анализ признаков, факторный анализ и дискриминантный анализ. Приведено описание условий параллельного культивирования растений, относящихся к различным формам внутри «критических групп». Описаны способы обработки материала для морфологических и кариологических исследований. Ультраскульптуру поверхности семян исследовали на сканирующем электронном микроскопе HITACHI-S 405 A.

Глава IV. Основные морфологические признаки подорожников и их таксономическая значимость

Последовательно описано более 120 признаков вегетативной и генеративной сферы, как имеющих большое значение в систематике подорожников, так и таких, таксономическое значение которых в литературе не обсуждалось. На основании изучения признаков внешней морфологии подорожников Европейской России и близких к ним видов предлагается выделение 5 морфологических типов: типа *Psyllium*, *P. maritima*, *P. minuta*, *P. cornuti* и *P. uliginosa*. Результаты исследования особенностей анатомического строения листьев и черешков различных видов говорят о таксономическом значении этих признаков. Бóльшее число слоев хлоренхимы, толщина механической ткани и размер устьиц хорошо отличают тетраплоидные растения *P. media* L. от диплоидных. Менее значимо число и расположение проводящих пучков и механической ткани в черешках и цветоносах для различения *P. major* L. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt.

Наибольшее внимание уделено разнообразию ультраскульптуры по-

верхности семян. Для описания использован подход, основанный на выделении первичного, вторичного и третичного уровня скульптуры, который развивает школа W. Barthlott (Barthlott, 1981, 1984; Barthlott, Ziegler, 1981; Baesewinkel, Bauman, 1984). Поскольку общепринятой классификации типов скульптуры у *Plantaginaceae* не существует, разработана оригинальная классификация и описано 15 типов первичной и 9 типов вторичной скульптуры, обнаруженных у 77 изученных видов. По результатам выборочного исследования предполагается, что индивидуальная, внутривидовая и межвидовая изменчивость этих признаков невелика. Весьма редко их можно использовать для различения близких видов (таких, например, как *P. canescens* Adams и *P. jurtzevii* Tzvel.). Но на уровне рядов, секций и подродов значение признаков ультраскульптуры существенно возрастает. Так, например, представители секций *Maritima* Dietrich и *Coronopus* Lam. et DC. характеризуются ямчатой, а рода *Psyllium* Mill. — гладкой первичной скульптурой. Аналогичным образом признаки ультраскульптуры могут служить для обоснования разделения секции *Plantago* на виды с гребнистой скульптурой семян (например, *P. major* L.) и виды с сетчатой скульптурой (например, *P. asiatica* L.), близкие к секции *Palaeopsyllium* Pilger). Разделение рода *Plantago* L. s. str. на подроды, предложенное K. Rahn (1996), также находит свое подтверждение с точки зрения разнообразия типов ультраскульптуры поверхности семян.

Приводятся результаты кариологических исследований, позволившие уточнить географическое распространение хромосомных рас *P. media* L. s. l. По всей видимости, в Южной России (от Белгородской до Оренбургской области) преобладают тетраплоидные растения, а на остальной части исследованной территории — диплоидные. Эта картина сильно отличается от распределения соответствующих форм в зарубежной Европе, где диплоидные формы встречаются, наоборот, преимущественно на юге — в Италии и в Испании. Вероятно, можно говорить об определенной обособленности южнорусских тетраплоидных форм в пределах *P. media* L. s. l. Впервые проведенное исследование хромосомного числа *P. maritima* L. subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. — $2n = 12$ не подтвердило гипотезу об амфилоидном происхождении этой формы.

В конце главы приведен список 61-го оказавшегося таксономически значимыми для различения видов признака, в том числе признаки надземных побегов (8 признаков), признаки подземных побегов и корневой системы (4), признаки листа (16), признаки цветоносов, соцветий и брактеев (11), признаки цветка (12), палинологические признаки (2), признаки плода и семени (6), кариологические признаки (2). Большинство этих признаков используются в определительном ключе (см. ниже). Составле-

на сравнительная таблица видов Европейской России по этим признакам, помещенная в Приложении.

Глава V. Исследование изменчивости видов «критических групп» с помощью методов статистического анализа

Даже подробный анализ дискретных морфологических признаков не всегда позволяет различать отдельные формы подорожников из «критических групп» видов. Для того, чтобы лучше разобраться в таксономических взаимоотношениях форм, относящихся к упомянутым группам, применены методы многомерного статистического анализа изменчивости.

Для группы *P. major* показано, что методы факторного и дискриминантного анализа позволяют более или менее однозначно разделить образцы, предварительно отнесенные к *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa* F. W. Schmidt. Значимыми при этом оказываются признаки наличия крупных зубцов у основания листа, длины черешка наиболее крупного («наибольшего») листа, длины и ширины пластинки наибольшего листа, положения наибольшей ширины на листе, направления цветоноса, длины колоса на наиболее длинной стрелке, округлости коробочки, отношения положения наибольшей ширины листа к длине пластинки, числа семян в измеренной коробочке и длины среднего семени в измеренной коробочке. Последние три признака имеют наибольшее значение. Вычисления показали отсутствие значимых на уровне $< 0,05$ корреляций между положением коробочки в соцветии, числом и размером семян в ней. Установлено, что растения с побережья Финского залива, часто определяемые как *P. winteri* Wirtg., хотя и отличаются от «типичных» *P. uliginosa*, но по совокупности признаков, а также в связи с тем, что большая часть семян у них абортируется, должны быть отнесены ко второму виду. Кластерный анализ признаков видов секции также показал, с одной стороны, значительную близость этих двух форм, а с другой стороны — удаленность *P. uliginosa* и *P. major* от других видов секции *Plantago*, которые мы предполагаем переместить в секцию *Palaeopsyllium*.

В отношении форм *P. media* L. s. l. факторный анализ оказывается не в состоянии различить образцы, относимые к *P. media* L. s. str. и *P. urvillei* Opiz по распространенным определительным ключам, зато хорошо (хотя и в меньшей степени, чем в случае *P. major/uliginosa*) различает диплоидные и тетраплоидные формы этого вида. Анализ экологической изменчивости *P. media* также SVIDетельствует о значительной изменчи-

ности многих признаков, традиционно считавшихся характерными для *P. urvillei*. Таким образом, если внутри *P. media* s.l. и есть какое-то различие, то оно соответствует двум хромосомным расам — диплоидной и тетраплоидной. Это же подтверждают и данные дискриминантного анализа. Для различения рас наиболее значимыми являются признаки средней максимальной длины волосков по краю листа, ширины наибольшего листа, длины брактей, длины коробочки, числа семян в измеренной коробочке, длины семени, отношения длины колоса к длине всей стрелки и ширины средней жилки, измеренной вместе с волосками (1 мм у диплоидов против 1,6 мм у тетраплоидов). Последний признак, наряду с отмеченной в главе IV значительной толщиной хлоренхимы, и как следствие, темно-зеленой окраской и непрозрачностью листа, является едва ли не самым полезным для различения тетраплоидов и диплоидов в природе.

Анализ изменчивости *P. maritima* L. подтверждает необходимость выделения *P. schrenkii* C. Koch в качестве особого вида. Если рассматривать изменчивость встречающихся на нашей территории растений *P. maritima* s.l. в целом, то, кроме группы *P. schrenkii*, обособляются, хотя и менее сильно, еще и растения, которые часто относят к *P. subpolaris* Andrejev. Однако результаты дискриминантного и в особенности кластерного анализа говорят за значительно бóльшую близость последних образцов к «типичным» *P. maritima*, чем это наблюдается у *P. schrenkii* C. Koch. Культивирование растений *P. maritima* s.str. и *P. subpolaris* в однородных условиях не позволило выявить серьезных различий между ними. Кроме того, существование южно- и североамериканских популяций *P. maritima* s.l. с близкими к *P. subpolaris* признаками (Moore et al., 1972; Primack, 1980) свидетельствует о меньшей обособленности последней группы от *P. maritima*. Таким образом, можно с достаточной степенью уверенности говорить лишь о внутривидовом ранге образцов, относимых к *P. subpolaris*.

Анализ результатов многомерного статистического анализа приводит нас к выводу, что образцы, часто описываемые как *P. salsa*, не отграничены сколько-нибудь заметно от *P. maritima* s.str. Особенно хорошо свидетельствуют об этом результаты дискриминантного анализа: все образцы, определяемые как *P. salsa*, с вероятностью более 90% были отнесены к *P. maritima* s.str. Кроме того, наши результаты позволяют сделать вывод о видовой самостоятельности описанного из Афганистана (Pilger, 1937) *P. eocoronopus* Pilger и о значительной близости европейского *P. alpina* L. к *P. schrenkii*, хотя для более полного выяснения взаимоотношений этих видов нужны дополнительные исследования.

Наиболее важными диагностическими признаками видов из группы

P. maritima являются: длина наибольшего листа, длина наибольшей стрелки, длина колоса, длина зрелой коробочки, длина семени, отношение длины колоса к длине всей стрелки (вместе с колосом) и отношение длины колоса к ширине колоса.

Изменчивость *P. lanceolata* L. не показывает сколько-нибудь значимой дифференциации. Так, факторный анализ не позволил найти сколько-нибудь выраженную обособленность особей даже из различных регионов. Для того, чтобы выяснить, насколько изменчивость *P. lanceolata* обусловлена географически, мы провели регрессионный анализ наиболее значимых признаков. Оказалось, что большинство признаков, используемых для разграничения различных таксонов в пределах этого вида, обнаруживают выраженную клинальную (в данном случае широтную) изменчивость. Таким образом, изменчивость *P. lanceolata* на территории Европейской России такова, что выделение таксонов в ранге подвида или вида не представляется нам обоснованным.

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

Изложена система семейства *Plantaginaceae* Juss., переработанная в результате исследования морфологии различных (в том числе иноземных) видов, а также данных, полученных в результате исследования ультраскульптуры поверхности семян на сканирующем электронном микроскопе. Основные отличия нашей системы (см. рис. 1) 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 (приводится сравнительная таблица).
- Принимаются (с учетом данных по ультраскульптуре) 3 из 6 подродов, выделенных в работе К. Rahn (1996): *Plantago*, *Coronopus* и *Albicans*, в указанном там объеме.
- Ряды *Carpophorae*, *Oliganthos* и *Microcalyx* принимаются в границах, определенных К. Rahn (1996), но в ранге секций.
- Данные по ультраскульптуре семян показывают, что бóльшая часть видов секции *Plantago* отличается таблитчатой скульптурой поверхности экзотесты, тогда как *P. major* L. s. str. и *P. uliginosa*

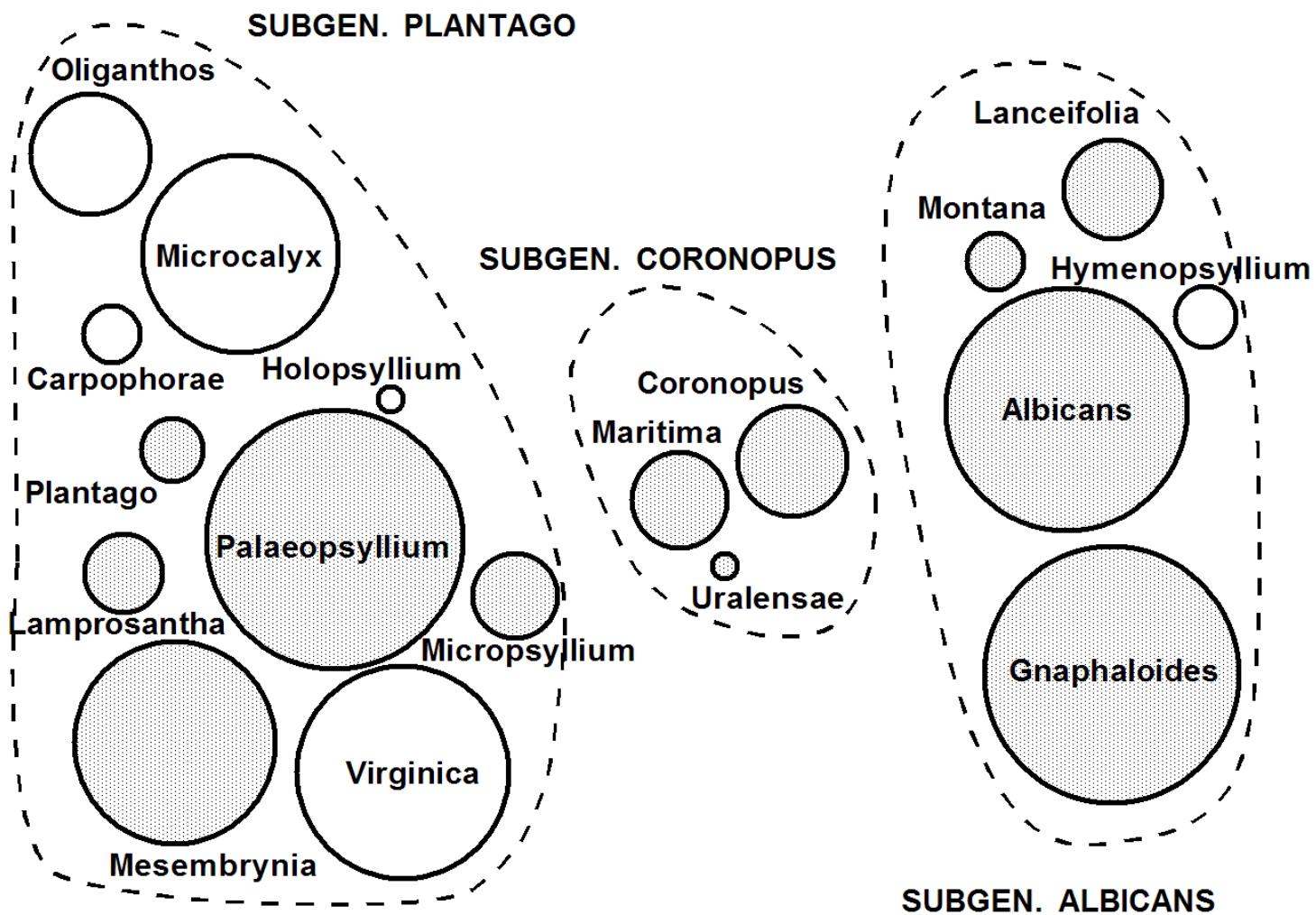


Рис. 1. Схема классификации рода *Plantago* L. Заштрихованы секции, встречающиеся в Европейской России. Диаметр окружностей пропорционален числу видов в секции.

F. W. Schmidt (а также китайский *P. densiflora* Liu, и, возможно центральноафриканский *P. africana* Verdc.) обладают гребневидной скульптурой, как и виды секции *Palaeopsyllium*. Поэтому последняя понимается в несколько ином объеме: в нее включается секция *Gentianoides* (Pilger, 1937) и виды, традиционно относившиеся 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*).

- Описанный с Южного Урала *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg. лишь внешне напоминает *P. maritima* L. Анализ его признаков (в том числе наличие голой трубки венчика, отсутствие выраженных элементов вторичной скульптуры семенных покровов) приводит к необходимости описания новой секции *Uralensae* для этого вида.
- В секцию *Albicans* включена секция *Vauphula*, 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.

Система исследованных таксонов выглядит следующим образом:

Род 1. **подорожник** — **PLANTAGO L.**

Лектотип: *P. major* L.

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

Тип: *P. coronopus* L.

Секция 1. **Maritima** Dietrich

Тип: *P. maritima* L.

1. *P. maritima* L.

1) Subsp. *maritima*.

2) Subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel.

2. *P. schrenkii* C. Koch

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

Монотипная секция.

3. *P. krascheninnikovii* Ye. V. Serg.

Секция 3. **Coronopus** Lam. et DC.

Лектотип: *P. coronopus* L.

4. *P. coronopus* L.

Подрод 2. PLANTAGO

Тип: лектотип рода.

Секция 1. **Micropsyllium** Desne.

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

5. *P. tenuiflora* Waldst. et Kit.

6. *P. polysperma* Kar. et Kir.

Секция 2. **Plantago**

Тип: лектотип рода.

7. *P. major* L.

8. *P. uliginosa* F. W. Schmidt

Секция 3. **Palaeopsyllium** Pilger

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

9. *P. cornuti* Gouan

Секция 4. **Mesembrynia** Desne.

Лектотип: *P. debilis* R. Br.

10. *P. depressa* Schlecht.

11. *P. schwarzenbergiana* Schur

Секция 5. **Lamprosantha** Desne.

Лектотип: *P. media* L.

12. *P. media* L.

1) Subsp. *media*.

2) Subsp. *stepposa* (Kuprian.) Soó

13. *P. maxima* Juss. ex Jacq.

Подрод 3. ALBICANS (Barn.) Rahn

Тип: *P. albicans* L.

Секция 1. **Lanceifolia** Barn.

Лектотип: *P. lanceolata* L.

14. *P. altissima* L.

15. *P. lanceolata* L.

Секция 2. **Montana** Barn.

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

16. *P. atrata* Hoppe

Секция 3. **Albicans** Barn.

Лектотип: *P. albicans* L.

17. *P. minuta* Pall.

Секция 4. **Gnaphaloides** Barn.

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

18. *P. patagonica* Jacq.

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

Лектотип: *P. sempervirens* Crantz (= *Ps. sempervirens* (Crantz) Soják).

1. *Ps. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb.

1) Subsp. *arenarium*.

2) Subsp. *orientalis* (Soó) Soják

2. *Ps. sempervirens* (Crantz) Soják

3. *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják

Каждый вид снабжен цитацией основных источников по его таксономии, а также подробной морфологической характеристикой, составленной с учетом данных, полученных в результате статистической обработки. В Приложении приведены картосхемы ареалов исследованных видов.

В конце главы приведен ключ для определения видов родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. с территории Европейской России:

Ключ для определения родов

1. Листья супротивные, стебли с удлинненными междуузлиями; 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.

Род 1. *Psyllium* Mill. — Песочник

1. Однолетники 2.
- Многолетники с одревесневающим стеблем; брактеей нижних цветков очень широкие, закрывают значительную часть основания соцветия
. *Ps. sempervirens* (Crantz) Soják — Пес. вечнозеленый.
2. Брактеей нижних цветков с длинными отогнутыми придатками; брактеей 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 зеленые; обычно почти не ветвятся
 *Ps. squalidum* (Salisb.) Soják — Пес. блошинный.

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; брактеей с очень длинными (до 1 см), жесткими остями *P. patagonica* Jacq. — П. патагонский.
- 11 (9). Брактеей округлые, туповатые; коробочка с 12–30 семенами
. *P. polysperma* Kar. et Kir. — П. многосеменной.
— Брактеей яйцевидные, острые; коробочка с 6–16 семенами
. *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. — П. тонкоколосый.
- 12 (4). Колосья очень плотные, лепестки бело пленчатые, 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; брактеей 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; брактеей 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) семян¹; 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.

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

¹Очень редко, у растений побережья Финского залива, семян меньше за счет абортирования первоначально многочисленных семян.

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 внутривидовая 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.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

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. 3. 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).