

А.Б.Шипунов

A.Shipunov

**ВИДЫ РОДОВ PLANTAGO L. И PSYLLIUM MILL.
(PLANTAGINACEAE JUSS.) ВО ФЛОРЕ ВОСТОЧНОЙ
ЕВРОПЫ**

**SPECIES GENERUM PLANTAGO L. ET PSYLLIUM MILL.
(PLANTAGINACEAE JUSS.) IN FLORA EUROPAEAE
ORIENTALI**

Виды родов *Plantago* L. (подорожник) и *Psyllium* Mill. (песочник) — широко распространенные на территории Европейской России растения. На лугах, солонцах, по берегам рек и морей, в рудеральных местообитаниях они нередко играют значительную роль в сложении растительного покрова. Для видов родов *Plantago* и *Psyllium* характерны, с одной стороны, значительная изменчивость, а с другой — недостаток таксономически значимых признаков. Поэтому неудивительно, что системы этих родов, границы между близкими видами, а также таксономический статус некоторых таксонов давно служит предметом дискуссий.

Для территории Европейской России разные авторы приводят от 10 до 27 видов семейства *Plantaginaceae* (Федченко, Флеров, 1910; Станков, Талиев, 1957; Григорьев, 1958; Горшкова, 1964; Цвелев, 1979, 1981; Черепанов, 1995). За исключением единственного вида *Littorella*, все эти таксоны относятся к родам *Plantago* L. и *Psyllium* Mill.

В рамках исследования флоры Европейской России, проводимого кафедрой высших растений Московского университета, была поставлена задача по уточнению межвидовых границ и таксономического статуса подвидовых категорий видов *Plantago* и *Psyllium*, а также флористическому и кариологическому изучению этих растений.

Автором критически просмотрено около 6 тыс. гербарных образцов с территории Европейской части б. СССР из коллекций гербариев России и Украины (MW, МНА, MOSM, MOSP, LE, LEU, WIR, KW и КВНА). Для получения статистических данных около 400 листов гербария специально собрано в Карелии, Ленинградской, Псковской, Тверской, Московской, Ростовской, Оренбургской областях и Краснодарском крае, причем большинство сборов являлись массовыми. Для 553 образцов были определены количественные показатели различных морфологических признаков (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. Использовалось также культивирование растений, принадлежащих к различным формам в пределах критических групп, в однородных условиях среды. Проведены флористические исследования на территории Европейской России и на Украине (Шипунов, 1995, 1996).

Полученные данные позволили критически пересмотреть таксономический состав родов *Plantago* и *Psyllium* на территории Восточной Европы. Ниже приводим ключи для определения и обзор восточноевропейских видов этих родов. Географическое распространение видов дано по районам, принятым в издании «Флора Восточной Европы» (1996).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Листья супротивные; стебли с удлинненными междоузлиями. Соцветия почти головчатые. Коробочка с 2 крупными семенами.
1. *Psyllium*.
- + Листья очередные, в прикорневой розетке. Соцветия длинно- или короткоцилиндрические. Коробочка с (1) 2 или бóльшим числом семян.
2. *Plantago* L.

Род 1. PSYLLIUM Mill. — ПЕСОЧНИК

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

Лектотип: *P. sempervirens* (Crantz) Soják — Rahn (l.c.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ

1. Однолетники. 2.
- + Многолетники с одревесневающим стеблем; брактей нижних цветков очень широкие, закрывают значительную часть основания соцветия. 2. *P. sempervirens*.
2. Брактей нижних цветков с длинными, отогнутыми придатками, верхних — почти лопатчатые, с расширяющимся кверху килем. Растения сероватые, обычно сильно ветвятся. *P. arenarium* 3.
- + Брактей нижних цветков с не отогнутыми придатками, брактей верхних — яйцевидные, с не расширяющимся кверху килем. Растения зеленые, обычно почти не ветвящиеся. 3. *P. squalidum*.
3. Брактей верхних цветков волосистые, яйцевидные. Чашелистики на спинке волосистые. 1а. *P. arenarium* subsp. *arenarium*.

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

16. *P. arenarium* subsp. *orientalis*.

1. *P. arenarium* (Waldst. et Kit.) Mirb. 1830, Hist. Pl., ed. 2, 14: 433. — *Plantago arenaria* Waldst. et Kit. 1801, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 1: 51, tab. 51. — *P. indica* L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2: 896, nom. illeg. — *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.

а) Subsp. *arenarium*.

В сосновых лесах, посадках, по песчаным дорогам, отмелям крупных рек, нередко также как заносное в населенных пунктах и по железнодорожным путям. — Дв.-Печ. (заносн.); Прибалт. (заносн.); Лад.-Ильм. (заносн.); Верх.-Днепр.; Верх.-Волж.; Волж.-Кам. (юг); Волж.-Дон.; Карп.; Днепр.; Молд.; Причерн.; Нижн.-Дон.; Заволж.; Нижн.-Волж. — Общ. распр.: Зап. Европа (на сев. как заносн.), Средиземноморье, Кавказ, юг Зап. Сибири, Средн. Азия.

б) Subsp. *orientalis* (Soó) Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha) 140, 3–4: 130.

На приморских песках, ракушечниках и галечниках. — Причерн.; Крым — Общ. распр.: Балканский п-ов, Малая Азия.

2. *P. sempervirens* (Crantz) Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha) 131; Шипунов, 1997, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 102, 3: 64. — *Plantago sempervirens* Crantz, 1766, Inst. Rei Herb.: 331; Chater, 1976, in Fl. Europ. 4: 44. — *Plantago cynops* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 167 (non Sp. Pl. ed. 1); Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 425.

В населенных пунктах как заносное. — Крым (Большая Ялта). — Общ. распр.: Центр. Европа (юг), Средиземноморье.

3. *P. squalidum* (Salisb.) Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha) 131; Шипунов, 1997, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 102, 3: 64. — *Plantago squalida* Salisb. 1796, Prodr. Stirp. Chap. Allert.: 47. — *P. psyllium* L. 1762, Sp. Pl., ed. 2: 167, nom. ambig. (non Sp. Pl. ed. 1 nec Syst. Nat. ed. 10). — *P. cynops* L. 1753, Sp. Pl.: 116, nom. ambig. — *P. afra* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 168 ex p., nom. ambig.

В населенных пунктах и на лугах как заносное. — Волж.-Дон. (Серпуховской р-н Московской обл., заносн.); Днепр. (окр. Киева, заносн.). — Общ. распр.: Средиземноморье, Малая Азия, Вост. Закавказье, Средн. Азия; Южн. Америка (заносн.).

Род 2. **PLANTAGO** L. — ПОДОРОЖНИК

1753, Sp. Pl.: 112, Gen. Pl. ed. 5: 52; N. L. Britton et A. Brown, 1913, Illustr. Flora of northern U.S. ed. 2. 3: 245.

Лектотип: *P. major* L. — N. L. Britton et A. Brown (l.c.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ

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. Придаточные корни отсутствуют; боковые корни тонкие, их толщина не превышает 0.75 мм. Корневище довольно короткое (5–7 см дл.), вертикальное или почти вертикальное; чашелистики 2.2–3.5 мм дл. 15. *P. lanceolata*.
- + Придаточные корни толстые (1–2 мм); корневище, как правило, длинное (более 7 см дл.), почти горизонтальное. Чашелистики около 4 мм дл. 14. *P. altissima*.
- 3 (1). Листья в очертании ланцетные, по краям лопастные или крупнозубчатые. Цветоносы прижатые к субстрату, редко несколько приподнимающиеся. Растение Крыма. 4. *P. coronopus*.
- + Листья цельные, цельнокрайные или мелко- и редкозубчатые. 4.
4. Листья линейные, реже линейно-ланцетные. 5.
- + Листья от широколанцетных до широкоэллиптических или широкояйцевидных. 13.
5. Трубка венчика опушенная. 6.
- + Трубка венчика голая. 8.
6. Колосья яйцевидные, значительно короче стерильной части цветоноса. Доли венчика без ресничек. Растения 9–14 см выс.; развитые листья 5–9 см дл., голые, нижние значительно короче верхних. 2. *P. schrenkii*.
- + Колосья длинноцилиндрические, лишь несколько короче стерильной части цветоноса. Доли венчика часто с ресничками. Растения 15–50 см выс., развитые листья 10–25 см дл., б.м. одинаковые, голые или (чаще) опушенные. *P. maritima*. 7.
7. Цветоносы малочисленные (2–3, редко до 15); колосья длинноцилиндрические. Коробочка 3.5–4.25 мм дл.; семена 1.75–2 мм дл. 1а. *P. maritima* subsp. *maritima*.
- + Цветоносы многочисленные (10–15, иногда до 40); колосья короткоцилиндрические. Коробочка 3.75–5 мм дл.; семена 2.25–2.75 мм дл. 1б. *P. maritima* subsp. *subpolaris*.
- 8 (5). Многолетники с толстым, часто многоглавым корневищем. 9.
- + Однолетники. 10.

9. Ширина брактеей превышает их длину; соцветие короткоцилиндрическое. Цветки крупные, до 1 см дл. Листья шире 0,5 см, с несколькими жилками, ярко-зеленые. Растение Карпат. 16. *P. atrata*.
- + Длина брактеей превышает ширину; соцветие длинно- и узкоцилиндрическое. Цветки значительно мельче. Листья уже 0,5 см, с одной жилкой, сероватые. Растение Южн. Урала.
3. *P. krascheninnikovii*.
- 10 (8). Коробочка с 2 семенами. 11.
+ Коробочка с 6–30 семенами. 12.
11. Растения, опушенные многочисленными длинными волосками. Колос почти головчатый, крупный; брактеей тупые, короче чашелистиков или равные им. 17. *P. minuta*.
- + Растения, опушенные довольно редкими волосками. Колос короткоцилиндрический; брактеей с очень длинными (до 1 см), жесткими остями. 18. *P. patagonica*.
- 12 (10). Брактеей округлые, туповатые. Коробочка с 12–30 семенами. 6. *P. polysperma*.
- + Брактеей яйцевидные, острые. Коробочка с 6–16 семенами.
5. *P. tenuiflora*.
- 13 (4). Колосья очень плотные. Лепестки белопленчатые; тычинки с белыми или розоватыми пыльниками. Тычиночные нити длиннее столбика с рыльцем. 14.
- + Колосья довольно рыхлые. Лепестки буропленчатые; тычинки с буроватыми пыльниками. Тычиночные нити короче столбика с рыльцем. 16.
14. Колосья 0.8–1 см в диам. Листья с узкокрылатыми черешками, по длине примерно равными листовой пластинке, при сушке, как правило, чернеющие. 13. *P. maxima*.
- + Колосья 0.4–0.6 см в диам. Листья без черешков или с ширококрылатыми черешками, длина которых значительно меньше, чем листовая пластинка, при сушке не чернеющие. *P. media*. 15.
15. Ширина средней жилки листа, измеренная вместе с волосками, 0.8–1.4 мм, пластинка листа хорошо просвечивающая, светло-зеленая, краевые жилки развиты слабо. Колосья в 5–8 раз короче стерильной части цветоноса; брактеей 1.1–2.5 мм дл. Основание розеточного побега, как правило, не прикрытое отмершими влагалищами листьев. 12а. *P. media* subsp. *media*.

- + Ширина средней жилки листа, измеренная вместе с волосками, 1.2–2.1 мм, пластинка листа слабо просвечивающая, темно-зеленая или сероватая, краевые жилки хорошо развитые. Колосья в 3–6 раз короче стерильной части цветоноса; брактеи 1.5–3.2 мм дл. Основание розеточного побега прикрытое «муфтой» из отмерших влагалищ листьев. 126. *P. media* subsp. *stepposa*.
- 16 (13). Листья ланцетные, широколанцетные или узкоэллиптические. Семян в коробочке обычно 5. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. 17.
- + Листья эллиптические, широкоэллиптические или яйцевидные. Семян в коробочке часто значительно больше 5. Главный корень у взрослых растений отсутствует. 18.
- 17. Многолетники. Листья черешчатые, притупленные. Задние чашелистики пленчатые, короче передних. 11. *P. schwarzenbergiana*.
- + Однолетники; листья почти сидячие, острые. Чашелистики б.м. одинаковые. 10. *P. depressa*.
- 18 (16). Семян в коробочке 4. Рыльца длинные, более 4 мм дл. Имеется короткое корневище. Листья хрящеватые, ломкие; при сушке, как правило, чернеющие. Брактеи более чем в 2 раза короче чашелистиков. 9. *P. cornuti*.
- + Семян в коробочке не менее 6. Рыльца короткие, не более 3 мм дл. Корневище отсутствует или развито слабо. Листья при сушке не чернеющие. Брактеи не более чем в 1.5 раза короче чашелистиков. 17.
- 19. Коробочка островатая, с 6–10 сравнительно крупными (около 1.2 мм дл.) семенами. Листья яйцевидные, в основании сердцевидные, почти голые. Колосья не более чем в 1.5 раза короче цветочных стрелок. 7. *P. major*.
- + Коробочка туповатая, иногда почти округлая, не менее чем с 12 мелкими (около 0.8 мм дл.) семенами (очень редко, у растений побережья Финского залива, семян меньше за счет абортирования первоначально многочисленных семяпочек). Листья широколанцетные или эллиптические, в основании ширококлиновидные. Колосья, как правило, более чем в 1.5 раза короче цветочных стрелок. 8. *P. uliginosa*.

Подрод 1. CORONOPUS (Lam. et DC.) Rahn, 1978, Bot. Tidskr. **73**, 2: 107. — Sect. *Coronopus* Lam. et DC. 1805, Fl. Fr. 3: 417.

Тип: *P. coronopus* L.

Секция 1. **Maritima** H. Dietrich, 1975, Wiss. Zeitschr. Univ. Jena, Math.-Naturwiss. **24**, 4: 455.

Тип: *P. maritima* L.

1. *P. maritima* L. 1753, Sp. Pl.: 114; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 350, р.р. — *P. maritima* subsp. *ciliata* Printz, 1921, Veg. Sib.-Mong. Front.: 397 (Contr. Fl. Asiae Inter. 3). — *P. salsa* Pall. 1773, Reise, 1, Anh.: 486.

P. maritima L. s. l. представляет собой сложный комплекс форм, которые нередко описывались в качестве особых видов. Так, например, карликовые арктические растения с эллиптическими малоцветковыми соцветиями относят к *P. schrenkii* С. Koch (Андреев, 1930; Станков, Та-лиев, 1957). В работах Н. Н. Цвелева (1978, 1981, 1983) эти растения отнесены к особому подвиду — *P. maritima* subsp. *borealis* (Lange) Blytt ex Dahl. Там же принимается другой северный подвид — *P. maritima* subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel., куда принадлежат растения с многочисленными цветоносами и крупными коробочками с побережья Белого моря, описанные как *P. subpolaris* Andrejev.

Континентальные образцы *P. maritima* L. s. l. часто определяются как *P. salsa* Pall., отличия которого сводятся к следующим признакам: длинным колосьям, ресничкам на венчике и опушенными листьям. Эти отличия мы считаем недостаточно существенными, и не считаем необходимым рассматривать *P. salsa* (или *P. maritima* subsp. *ciliata* Printz) как обособленный таксон. Реснички на венчике, а также опушенные листья достаточно часто встречаются и у типичных subsp. *maritima* с морских побережий Европы и Сев. Америки.

Анализ изменчивости *P. maritima* L. подтверждает необходимость выделения *P. schrenkii* С. Koch в качестве особого вида (см. ниже). Обособляются, хотя и слабее, растения, которые часто относят к *P. subpolaris* Andrejev. С другой стороны, культивирование растений *P. maritima* s. str. и *P. subpolaris* в однородных условиях не позволило выявить серьезных различий между ними. Результаты дискриминантного и в особенности кластерного анализа говорят за значительно бóльшую близость *P. subpolaris* к типичным *P. maritima*, чем это наблюдается у *P. schrenkii*. 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 подвидовом ранге образцов, относимых к *P. subpolaris*.

а) Subsp. *maritima*.

На морских побережьях, засоленных лугах, солончаках, обнажениях мела и известняка, иногда как заносное на железнодорожных путях и в населенных пунктах. — Прибалт., Лад.-Ильм. (побережье Финского

залива); Верх.-Волж.(заносн.); Волж.-Дон. (юг и вост.); Карп.; Днепр.; Молд.; Причерн.; Нижн.-Дон.; Заволж.; Нижн-Волж.; Крым — Общ. распр.: горы Зап. Европы, Средиземноморье, Средн. и Центр. Азия, Сибирь, атлантическое и тихоокеанское побережье Сев. Америки, юг Южн. Америки.

б) Subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 173; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 350. — *P. subpolaris* Andrejev, 1930, Журн. Русск. бот. общ. **15**, 4: 298.

На каменистой литорали, приморских лугах. — Аркт-Евр. (запад); Кар.-Мурм.; Дв.-Печ. — Общ. распр.: возможно, встречается и в арктической Скандинавии.

2. *P. schrenkii* С. Koch, 1848, Linnaea, 21: 710 — *P. maritima* subsp. *borealis* (Lange) Blytt. et Dahl. 1906, Haandb. Norg. Fl.: 651; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 350.

На морских побережьях, обычно на голых камнях или в трещинах скал, реже на приморских лугах. — Аркт-Евр. (побережье Баренцева и Карского морей); Н. Зем. (юго-восток); Кар.-Мурм.; Дв.-Печ.; Лад.-Ильм. (южн. побережье Финского залива, заносн.) — Общ. распр.: Арктическая Европа, Гренландия (южн.), Сев. Америки (сев.-вост.).

Секция 2. **Uralenses** Shipunov, sect. nova. Flores in sectione transversali non compressi. Sepala interna nervo medio angusto. Tubus corollae glaber. Suffrutices humiles.

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

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

Area geographica: Montes Uralenses australes.

Sectio monotypica.

Цветки на поперечном срезе не сжатые. Внутренние чашелистики с узкой средней жилкой. Трубка венчика голая. Низкие полукустарники.

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

Родство. От остальных секций подрода *Coronopus* отличается голой трубкой венчика.

Географическое распространение: Южный Урал.

Секция монотипная.

3. *P. krascheninnikovii* Ye.V. Serg. 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21: 338, рис.; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 352; Шипунов, 1996, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. **101**, 2: 68.

На каменистых и глинистых обнажениях. — Заволж. (юг Башкирии и Оренбургская обл.).

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

Тип: *P. coronopus* L.

4. *P. coronopus* L. Sp. Pl. 1753: 115; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 352.

На приморских песках. — Крым (окр. Севастополя). — Общ. распр.: Зап. Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Вост. Закавказье, Средн. Азия.

Подрод 2. PLANTAGO — Subgen. *Euplantago* Harms 1895, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3b: 370

Тип: лектотип рода.

Секция 1. **Micropsyllium** Decne. 1852, in DC. Prodr. 13, 1: 696; Н. Dietrich, 1980, Wiss. Zeitschr. Univ. Jena, Math.-Naturwiss. 29, 559–589.

Лектотип: *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. — Н. Dietrich (l.c.).

5. *P. tenuiflora* Waldst. et Kit. 1801 Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 1: 37, tab. 39; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 348.

На засоленных лугах и солонцах. — Верх.-Волж. (Ярославская обл., заносн.); Волж.-Дон. (юг и восток); Карп.; Днепр.; Молд.; Причерн.; Ниж.-Дон., Заволж. (юг); Ниж.-Волж.; Крым — Общ. распр.: Скандинавия (о. Эланд), Центр. Европа, Малая Азия, Кавказ, Южн. Сибирь, Центр. Азия.

6. *P. polysperma* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15: 431; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 348.

На солончаковых лугах и солончаках. — Ниж.-Волж. (оз. Эльтон). — Общ. распр.: юг Зап. Сибири, Средн. и Центр. Азия.

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

Тип: лектотип рода.

Мы включаем в эту секцию только виды с гребневидной скульптурой семян и многочисленными угловатыми семенами в коробочке (Шипунов, 1998). Остальные обычно относимые к этой секции виды (преимущественно южно- и восточноазиатские) мы переносим в секцию *Palaeopsyllium* Pilger.

7. *P. major* L. 1753, Sp. Pl.: 112; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 346. — *P. vulgaris* N. M. Pavlova, 1923, Журн. Русск. бот. общ. 8: 95. — *P. borysthenica* (Rogow.) Wissjul. 1960, во Фл. УРСР, 10: 87.

В населенных пунктах, по дорогам, на пастбищах, в посевах зерновых и бобовых культур, на лугах, лесных полянах и по берегам водоемов. — По всей территории (в Аркт.-Евр.: юг); — Общ. распр.: космополит (аборигенное растение на большей части территории Евразии, кроме Южн. и Юго-Вост. Азии, заносное на всех остальных континентах).

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, бóльшим, чем у *P. major* s. str. числом семян в коробочке (12–30, а не 6–10). Существуют также биохимические и онтогенетические отличия (Ившин, 1999). Методы факторного и дискриминантного анализа позволяют вполне однозначно разделить исследуемые образцы на *P. major* s. str. и *P. uliginosa*.

8. *P. uliginosa* F. W. Schmidt, 1791, in G. Mey. Samml. Phys. Aufs. 1: 199. — *P. sinuata* Lam. 1791, Encycl. Méth. Bot.: 338. — *P. intermedia* DC. 1815, in Lam. et DC. Fl. Fr., ed. 3, 5: 376; Gilib. 1806, Hist. Pl. Eur., ed. 2, 1: 125, nom. invalid. — *P. scopulorum* N. M. Pavlova, 1923, Журн. Русск. бот. общ. 8: 94, рис. 6. — *P. major* L. subsp. *intermedia* (DC.) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 501. — *P. major* subsp. *plejosperma* Pilg. 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 47.

а) Var. *uliginosa*.

По берегам водоемов, на отмелях крупных рек, влажных песчаных местах, у дорог, на паровых полях, иногда среди посевов. — Кар.-Мурм. (окр. Кировска, заносн.); Дв.-Печ.: (нижнее течение Сев. Двины, заносн.); Лад.-Ильм.; Верх.-Днепр.; Верх.-Волж.; Волж.-Кам. (юг); Волж.-Дон.; Карп.; Днепр.; Молд.; Причерн.; Нижн.-Дон.; Заволж.; Нижн.-Волж.; Крым — Общ. распр.: Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Кавказ, Южн. Сибирь, Средн. Азия, российский Дальний Восток, северо-восток Китая и Корея. Занесен в Сев. Америку (Канада).

б) Var. *winteri* (Wirtg.) Shipunov comb. nova — *P. winteri* Wirtg. 1866, Verh. Naturhist. Ver. Rheinl. Westph. 23, Corresp. 2: 44. — *P. major* subsp. *winteri* (Wirtg.) W. Ludw. 1956, Jahrb. Nassau Ver. Naturk. 92: 21.

На морских побережьях, в засоленных местообитаниях. — Лад.-Ильм. (побережье Финского залива). — Общ. распр.: Сев. и Центр. Европа.

Эта разновидность характеризуется толстоватыми глянцевыми листьями с небольшим количеством механических тканей и (5) 6–11 семенами в коробочке. Растения, относящиеся к var. *winteri*, хотя и несколько отличаются от типичных *P. uliginosa*, но их главный отличительный признак — небольшое число семян в коробочке — возникает за счет абортирования бóльшей части семян. Поэтому мы считаем, что эта форма должна войти в состав *P. uliginosa* в ранге разновидности.

Секция 3. **Palaeopsyllium** Pilger, 1937, in Engler, Pflanzenr. 102: 75.

Лектотип: *P. cornuti* Gouan — Шипунов (h. l.)

Мы переносим в эту секцию виды, прежде относившиеся к секции *Plantago*. Это североамериканский *P. rugelii* Desne., а также восточ-

ноазиатские *P. asiatica* L. и *P. erosa* Wall. От типичных видов секции *Plantago* семена этих видов отличаются изодиаметрическими плоскими клетками экзотесты (Шипунов, 1998).

9. *P. cornuti* Gouan, 1773, Ill. Observ. Bot.: 6; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 348.

На солонцеватых лугах и солончаках, иногда у выхода на поверхность соленых источников. — Кар.-Мурм. (Карелия: окрестности ст. Помяконда, заносн.); Верх.-Волж. (Ярославская обл., заносн.); Волж.-Дон. (юг); Волж.-Кам. (юг); Днепр. (юг); Молд.; Причерн.; Нижн.-Дон.; Заповолж.; Нижн.-Волж.; Крым — Общ. распр.: юг Средн. Европы, Средн. и Центр. Азия, Южн. Сибирь.

Секция 4. **Mesembrynia** Desne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 701. — Rahn, 1996, Bot. Journ. Linn. Soc. **120**: 196.

Лектотип: *P. debilis* R. Br. — Rahn (l.c.).

10. *P. depressa* Schlecht. 1813 in Willd. Enum. Pl. Horti 12: 104; Шипунов, 1996, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. **101**, 2: 68.

На лугах, по прибрежным пескам, береговым склонам, вдоль дорог и в населенных пунктах. — Волж.-Дон. (Мордовия, Ковылкинский р-н, заносн.); Восток (крайний запад Челябинской обл.: Чисменский р-н). — Общ. распр.: Сибирь, 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; Шипунов, 1997, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. **102**, 3: 64. — *P. media* auct. non L.: Білик, 1951, Бот. журн. АН УРСР, **8**, 1: 95; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 349.

На солонцах и засоленных лугах. — Молд. (долина р. Бык). — Общ. распр.: Средн. Европа (Венгрия и Румыния).

Может быть смешан 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.

Секция 5. **Lamprosanthia** Desne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 697; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 348, р. р. — Rahn, 1996, Bot. Journ. Linn. Soc. **120**: 196.

Лектотип: *P. media* L. — Rahn (l.c.).

12. *P. media* L. 1753, Sp. Pl.: 113; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 349.

P. media L. s. l. в работах отечественных ботаников обычно рассмат-

ривается в узком смысле: кроме *P. media* L. s. str., принимается еще и *P. urvillei* Opiz (*P. stepposa* Kuprian.). Последний отличается преимущественно признаками внешней морфологии, в частности, бóльшими размерами частей растения. В зарубежной литературе (Chater, Cartier, 1976) он обычно рассматривается как экотип. Это мнение подтверждает проведенный нами анализ экологической изменчивости *P. media*, свидетельствующий о значительной изменчивости многих признаков, традиционно считавшихся характерными для *P. urvillei*.

С другой стороны, заслуживает внимания разница в хромосомных числах у различных популяций *P. media* L. (Rahn, 1954; Plantago... , 1992). Часть растений этого вида — тетраплоиды, причем некоторые авторы (Löve, Kjelquist, 1974) связывают это различие с выделением *P. media* и *P. urvillei*. Нами установлено, что, 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. Таким образом, можно говорить об определенной обособленности южнорусских тетраплоидных форм в пределах *P. media* L. s. l. Факторный и дискриминантный анализ хорошо различает диплоидные и тетраплоидные формы этого вида. Таким образом, таксономическая дифференциация внутри *P. media* s. l. соответствует двум хромосомным расам — диплоидной и тетраплоидной, которые мы рассматриваем в качестве подвидов. Однако западноевропейские тетраплоидные формы мы предпочитаем рассматривать в рамках типового подвида, поскольку не наблюдали у этих образцов большинства признаков, характерных для тетраплоидных форм из Южной России, Крыма и Украины.

а) Subsp. *media*.

На лугах, луговых степях, сухих склонах, опушках, полянах, по обочинам дорог, в населенных пунктах. — По всей территории (за исключением пустынных и полупустынных районов Калмыкии и Астраханской обл., на севере как заносн.) — Общ. распр.: Европа, Малая Азия, Кавказ, Зап. и Вост. Сибирь, Центр. и Средн. Азия, Дальн. Восток (заносн.).

Полиморфный подвид, в пределах которого наблюдаются формы с очень крупными (до 50 см в длину) листьями и почти метровыми цветоносами (Löve, Kjelquist, 1974); а также с крупнозубчатыми листьями (var. *brutia* (Tenore) Rapin, произрастающий в Зап. Европе, Брянской и Белгородской обл.).

б) Subsp. *stepposa* (Kuprian.) Soó, 1967, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **13**,

3–4: 304; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 349. — *P. stepposa* Kuprian. 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3: 280; — *P. media* var. *urvilleana* Rapin, 1828, Mem. Soc. Linn. Paris, 6: 453. — *P. urvillei* Opiz, 1838, in Bercht. et Opuiz, Oekon.-Techn. Fl. Böhm. 2, 1: 42 p.p.

На солонцах, в степных западинах, реже на известняках и песчаниках, вдоль дорог. — Днепр.; Причерн.; Нижн.-Дон.; Заволж.; Нижн-Волж.; Крым — Мы принимаем этот подвид только для южнорусских и крымских тетраплоидных растений *P. media* (см. выше). По-видимому, может расти совместно с предыдущим подвидом.

13. *P. maxima* Juss. ex Jacq. 1786, Collect. Bot. 1: 82; Aiton 1789, Hort. Kew. 1: 151; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 349.

На засоленных лугах, степных западинах, реже на лесных полянах и опушках. — Прибалт. (окр. Таллина, заносн.); Лад.-Ильм. (Санкт-Петербург, заносн.); Волж.-Дон. (юго-восток); Волж.-Кам. (юг); Днепр. (юг); Молд. (юг); Причерн.; Нижн.-Дон.; Заволж.; Нижн-Волж.; Крым — Общ. распр.: Средн. Европа, Средн. и Центр. Азия, Южн. Сибирь.

Подрод 3. ALBICANS (Barn.) Rahn, 1996, Bot. Journ. Linn. Soc. 120, 2: 197. — Sect. *Albicans* Barn. 1844, Mém. Bot. Acad. Paris, Fac. Sc.: 18.

Тип: *P. albicans* L.

Секция 1. **Lanceifolia** Barn. 1844, Mém. Bot. Acad. Paris, Fac. Sc.: 18; Rahn, 1978, Bot. Tidsskr. 73, 2: 109. — Sect. *Arnoglossum* Decne. 1852, in DC. Prodr. 13, 1: 714, non Endl. ex Ledeb. 1849.

Лектотип: *P. lanceolata* L. — Rahn (l.c.).

14. *P. altissima* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 164; Шипунов, 1996, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 101, 2: 67.

На железнодорожной насыпи. — Верх.-Волж. (Боровский р-н Калужской обл., заносн.). — Общ. распр.: юго-восток Средн. Европы, Средиземноморье.

Растение часто смешивают с *P. lanceolata* L. Все просмотренные нами образцы с территории Украины, Кавказа и Средн. Азии, определенные как *P. altissima*, принадлежат к *P. lanceolata*.

15. *P. lanceolata* L. 1753, Sp. Pl.: 113; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 353. — *P. dubia* L. 1755, Fl. Suec. ed. 2: 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.) Karnauch, 1950, Визн. росл. УРСР: 442. — *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 500; Цвел., цит. соч.: 353.

На лугах, сухих склонах, известняковых осыпях, в светлых лесах, на полянах, залежах, по берегам водоемов, по обочинам дорог, реже как сорное в населенных пунктах. — По всей территории (в Аркт.-Евр.: за-

пад). — Общ. распр.: космополит (как аборигенный вид в Евразии, занесен на все континенты).

P. lanceolata L. обнаруживает почти непрерывную изменчивость по многим признакам, в том числе по опушению листьев, цветоносов и брактеей. В литературе приводится довольно много видов, отличающихся по этим признакам (*P. dubia* L., *P. sphaerostachya* (Mert. et Koch) A. Kerner, *P. eriophora* Hoffmgg. et Link, *P. glabriflora* Sakalo).

Изменчивость *P. lanceolata* L. не показывает сколько-нибудь значимой дифференциации. Так, факторный анализ не позволил найти выраженной обособленности 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 упомянутых выше таксонов в ранге подвида или вида не представляется нам обоснованным.

Секция 2. **Montana** Barn. 1844, Мém. Bot. Acad. Paris, Fac. Sc.: 18. — Sect. *Oreades* Decne. 1852, in DC. Prodr. **13**, 1: 717.

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

16. *P. atrata* Hoppe, 1799, Bot. Taschenb.: 85; — *P. saxatilis* Bieb. 1802, Fl. Taur.-Cauc. 1: 109. — *P. monosperma* Pourr. 1786, Hist. et Mém. Acad. Sci. Toulouse, 3: 325. — *P. montana* Lam. 1791, Encycl. Méth. Bot.: 341, non Huds. 1762.

На альпийских и субальпийских лугах. — Карп. — Общ. распр.: горные районы Европы, Кавказ, Иран.

На рассматриваемой территории вид представлен subsp. *atrata* (Pilger, 1937; Cartier, 1989). Для выделения subsp. *carpathica* (Pilger) Soó (Цвелев, 1981), отличающегося от типового подвида относительно мелкими размерами всего растения, не имеется, на наш взгляд, достаточных оснований.

Одним из главных отличительных признаков пиренейских *P. monosperma* Pourr. от *P. atrata* считалось густое серебристое опушение листьев и густо опушенный киль брактеей (Chater, Cartier, 1976), однако среди кавказских образцов *P. atrata* (они относятся, по-видимому, к subsp. *fuscescens* (Jord.) Pilger — Cartier, 1989) встречаются как экземпляры, соответствующие диагнозу *P. monosperma*, так и переходные между этим видом и *P. atrata* формы (LE, MOSP). Вышесказанное заставляет усомниться в видовом статусе пиренейских растений.

Секция 3. **Albicans** Barn. 1844, Mém. Bot. Acad. Paris, Fac. Sc.: 18. — Sect. *Minutae* Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 370.

Тип: *P. albicans* L.

17. *P. minuta* Pall. 1776, Reise, 3, Anh.: 716; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 354. — *P. lessingii* Fisch. et Mey. 1835, Index. Sem. Horti. Petropol. 2: 47; Ledeb. 1849, Fl. Ross.: 485. — *P. minuta* subsp. *lessingii* (Fisch. et Mey.) Tzvel. 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 74.

На солонцах, реже на обнажениях мела и известняка. — Ниж.-Волж. Указание вида для Воронежской области (Горшкова, 1964) сомнительно и не подтверждено гербарными образцами. — Общ. распр.: Южн. и Вост. Закавказье, Средн. и Центр. Азия.

Между типичными *P. minuta* и растениями, относимыми к subsp. *lessingii* (Средн. и Центр. Азия) наблюдаются многочисленные переходы, возникающие в результате клинальной изменчивости, поэтому мы не считаем последнюю форму заслуживающей ранга подвида.

Секция 4. **Gnaphaloides** Barn. 1844, Mém. Bot. Acad. Paris, Fac. Sc.: 19.

Тип: *P. gnaphaloides* Nutt.

18. *P. patagonica* Jacq. 1786, Icon. Pl. Rar. 2: 9, pl. 306. — *P. gnaphaloides* Nutt. 1818, Gen. North Amer. Pl. 1: 100. — *P. patagonica* var. *spinulosa* Gray, 1878, Syn. Fl. 2: 391; Шипунов, 1996, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 101, 2: 67. — *P. spinulosa* Desne. 1852, in DC. Prodr. 13: 713. — *P. aristata* auct. non Michx.: Игошина, 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17: 509; Цвел. 1981, во Фл. Европ. части СССР, 5: 355.

На альпийских пастбищах. — Карп. (Мукачевский р-н Закарпатской обл.). — Общ. распр.: юго-зап. Канада, центральные штаты США, Мексика, Аргентина.

Литература

Андреев В. Н. Виды *Plantago* полярного побережья Европы // Журн. Рус. бот. общ. 1930. Т. 15, № 4. С. 291–304.

Горшкова С. Г. *Plantaginaceae* // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 508–510.

Григорьев Ю. С. *Plantaginaceae* Lindl. // Флора СССР. Т. 23. 1958. С. 133–164.

Ившин Н. В. Исследование природных популяций подвигов *Plantago major* L.: ssp. *major* и ssp. *pleiosperma* Pilger: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 28 с.

Станков С. С., Талиев В. И. *Plantaginaceae* — Подорожниковые // Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957.

С. 458–460.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. *Plantaginaceae* // Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. Спб., 1910. С. 415–419.

Цвелев Н. Н. Заметки о роде Подорожник (*Plantago* L.) в европейской части СССР // Новости систематики высших растений Л., 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.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Спб., 1995. 992 с.

Шипунов А. Б. О новых и редких видах рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) из различных регионов бывшего СССР // Бюлл. МОИП., отд. биол. 1996а. Т. 101, вып. 3. С. 67–69.

Шипунов А. Б. Новые сведения о распространении некоторых видов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) в Восточной Европе // Бюлл. МОИП., отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 3. С. 64.

Шипунов А. Б. Значение скульптуры поверхности семян для систематики родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) // Бюлл. МОИП., отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 4. С. 41–51.

Флора Восточной Европы. Т. IX. Спб., 1996. 456 с.

Cartier D. Contribution a l'etude biosystematique du *Plantago atrata* Hoppe // Candollea. Vol. 44, N 1. 1989. P. 249–256.

Chater A. O., Cartier D. *Plantago* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 38–44.

Löve A., Kjelquist E. *Plantaginaceae* // Cytotaxonomy of spanish plants. 4. Dicotyledons. *Caesalpinaceae–Asteraceae*. Lagascalia. 1974. Vol. 4, N 2. P. 153–211.

Moore D. M. Studies on bipolar disjunct species. 2. *Plantago maritima* L. // Bot. Not. 1972. Vol. 125, N 3. P. 261–272.

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.

Rahn K. Experimental and cytological studies in *Plantago media* L. // Bot. Tidsskr. 1954. Bd. 51. P. 300–307.