

СЕКЦИЯ *PRIMULA* РОДА *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)
ВО ФЛОРЕ РОССИИ

Н.К. Ковтонюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: kovtonyuk2004@mail.ru

Выполнено комплексное исследование типовой секции рода *Primula* во флоре России. Критически просмотрены гербарные коллекции, проведены наблюдения за растениями в естественных условиях и в условиях интродукции. Изучены признаки скульптуры поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа. Использованы результаты определения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК. Составлен конспект видов секции *Primula* флоры России, включающий 4 подсекции, 14 видов и 1 подвид. Приведены фотографии типов *P. veris* и *P. juliae*, рисунок *P. elatior*, лектотипифицированы *P. elatior*, *P. heterochroma* и *P. ruprechtii*. Предложена новая комбинация в ранге подсекции: subsect. *Julianae* (Fed. et A. Los.) Kovt.

Ключевые слова: *Primulaceae*, *Primula*, конспект, типовые образцы, Россия, Кавказ, флора, скульптура поверхности семян, СЭМ.

THE SECTION *PRIMULA* OF GENUS *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)
IN THE FLORA OF RUSSIA

N.K. Kovtonyuk

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: kovtonyuk2004@mail.ru

The complex research of typical section of genus *Primula* in flora of Russia is made. The herbarium collections are inspected critically, supervision over plants under natural conditions and in the conditions of an introduction are carry out. The seed surface sculpture characters are studied with help of scanning electronic microscope. Results of definition of nucleotide sequences of ITS-region of nuclear rDNA are involved. Conspectus of the section *Primula* for flora of Russia, including 4 subsections, 14 species and 1 subspecies is made. The phototypes for *P. veris* и *P. juliae* are published, *P. elatior*, *P. heterochroma* and *P. ruprechtii* are lectotyped. The new combination of subsectional rank is offered: subsection *Julianae* (Fed. et A. Los.) Kovt.

Key words: *Primulaceae*, *Primula*, synopsis, typical samples, Russia, Caucasia, flora, seed surface sculpture, SEM.

ВВЕДЕНИЕ

В мировой флоре род *Primula* L. насчитывает 450–500 видов (Richards, 1993, 2003; Hu, Kelso, 1996), распространенных в основном в умеренной зоне и альпийском поясе гор Северного полушария, лишь некоторые из них встречаются в горах Африки (Эфиопия), тропической Азии (о-ва Ява и Суматра) и в горах Южной Америки. При описании рода *Primula* К. Линней (Linnaeus, 1753) дал биномиальные названия для 10 видов рода *Primula*.

Н. Schott (1851) изложил систему рода *Primula* Австрии, состоящую из 2 подродов и 6 секций; для секции *Euprimula* он указывал типовой вид *P. veris* L. Вслед за ним F.J. Ruprecht (1863) в статье “Bemerkungen über die Caucasischen Primeln” эту таксономическую группу привел в подродовом ранге как “§ 1. *Verbasculum*”, а в качестве синонима указал *Euprimula* Schott, типовым видом Ф. Рупрехт также назвал

P. veris. Позднее F. Pax (1889, 1905) предложил свою систему рода *Primula* и дал название этой секции *Vernales* Pax., которое в дальнейшем закрепилось в литературе. В соответствии со статьей 22 “Международного кодекса номенклатуры” (International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants [Melbourne Code], 2012) правильным для этой типовой секции является название *Primula*.

Виды секции *Primula* – травянистые, многолетние, короткокорневищные растения без мучнистого налета. Листовые пластинки обычно вечнозеленые, сетчатые, морщинистые, чаще опушенные, зубчатые по краю, с закрученным вниз листорасположением в почке. Растения бесстебельные, цветки на цветоносах разной длины, гетеростильные. Соцветие – одиночный зонтик с желтыми или реже белыми, розовыми, или фиолетовыми цветками, с желтым кольцом в се-

редине. Пыльца от шаровидной до овальной и приплюснутой у полюсов, многобороздная. Чашечка ребристая, опушенная, иногда вздутая, коробочка цилиндрическая, $x = 11$ (Федоров, 1952; Куприянова, Алешина, 1978; Ruprecht, 1863; Wendelbo, 1961, 1965; Richards, 2003). Произрастают в горах, лесах, на лугах в умеренной и бореальной зонах. Встречаются от Скандинавии до Атласных гор на севере Африки, в Европе, Юго-Западной Азии, Сибири, на восток до сибирско-маньчжурских границ.

По литературным данным типовая секция *Primula* рода *Primula* L. насчитывает в мировой флоре от 3 до 20 видов (Кузнецов, 1900, 1901; Федоров, 1952; Ковтонюк, 1997, 2012; Меницкий, Ковтонюк, 2012; Valentine, Kress, 1972; Valentine, Lamond, 1978; Halda, 1992; Richards, 1993, 2003). Объем секции *Primula* различными авторами трактовался неоднозначно. Так, Ан.А. Федоров (1952) во “Флоре СССР” для секции *Euprimula* (= *Primula*) отметил 4 ряда с диагнозами на русском языке (*Acaules* Fed., *Amoenae* Fed., *Veres* Fed. и *Elatiores* Fed.) и привел 18 видов. J. Halda (1992) в секцию *Primula* включил 3 вида – *P. elatior* (L.) Hill с 10 подвидами, *P. veris* L. с 5 подвидами и *P. vulgaris* (L.) Huds. с 5 подвидами. J. Richards (1993, 2003), основываясь на данных анализа ДНК и типе пыльцы в составе секции *Primula* мировой флоры, рассматривал 6 видов – *P. veris*, *P. elatior*, *P. vulgaris*, *P. megaseifolia* Boiss., *P. renifolia* Volg., *P. juliae* Kusn. и несколько подвинов, при этом многие виды флоры России отнесены в синонимы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили доступные гербарные коллекции крупнейших гербариев России: ALTB, IRK, LE, LECB, MW, MHA, MOSP, NS, NSK, SVER, PERM, PGFA, TK, VBGI, VLA, а также коллекции Даурского, Сихотэ-Алинского, Сохондинского заповедников, Краеведческого музея г. Читы, Сухумского ботанического сада, частной коллекции Д. Шильникова (г. Пятигорск). Критически просмотрены зарубежные гербарные коллекции: гербарий А.П. Декандоля (G) в г. Женева (Швейцария), гербарий Венского университета (WU) и Музея естественной истории (W) в г. Вена (Австрия), а также гербарные коллекции Королевского ботанического сада Кью (K), Музея естественной истории (BM) и Линнеевского ботанического общества (LINN) в г. Лондон (Великобритания), что позволило детально ознакомиться с представителями секции *Primula*. Наблюдения за изменчивостью морфологических признаков проводились по гербарному материалу и в естественных условиях произрастания видов во время экспедиционных работ на территории европейской части России, Кавказа, Сибири, российского Дальнего Востока и Казахстана, а также в условиях интродукции на коллекционных участках в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск (ЦСБС СО

Исследователь флоры Кавказа Н.И. Кузнецов (1900, 1901) отмечал, что секция *Vernales* Pax (=секция *Primula*) из всех секций рода *Primula* наиболее характерна для флоры этого региона, и именно здесь эта секция и возникла. А такие виды, как *P. elatior*, *P. vulgaris*, *P. veris*, появившись на Кавказе, отсюда распространились на север, запад и восток в одну из ледниковых или межледниковых эпох и достигли в своих миграциях Алтая, Ирана и Европы. Приспосабливаясь к новым условиям существования, эти виды перенесли морфологические изменения или остались неизменными, но большая часть видов секции *Vernales* осталась на Кавказе в виде эндемичных таксонов: *P. amoena* M. Bieb., *P. cordifolia* Rupr., *P. juliae*, *P. renifolia*, *P. megaseifolia*.

А.С. Лозинская (1933) изучала явление гетерохромии у бесстебельных первоцветов, она отмечала, что белая, желтая или антоциановая окраска цветков может встречаться у нескольких видов из рода *P. vulgaris*.

Цель данной работы – комплексное изучение таксономического состава первоцветов секции *Primula* во флоре России на основе критического просмотра гербарных коллекций, наблюдений за растениями в природных популяциях и на коллекционных участках, исследования скульптуры поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа и использования результатов молекулярного анализа ДНК.

РАН). Коллекция дикорастущих видов рода *Primula* флоры России создавалась с 1998 г., секция *Primula* представлена в коллекции следующими образцами, привезенными из различных регионов России: *P. amoena* (Кавказ), *P. juliae* (Кавказ), *P. macrocalyx* (Кавказ, Урал, Новосибирская, Томская, Кемеровская области, Алтайский край и Республики Алтай, Хакасия), *P. elatior* (Новгородская, Ленинградская области), *P. pallasii* (Томская область, Алтайский край и Республика Алтай), *P. ruprechtii* (Кавказ), *P. veris* (Ленинградская область), *P. vulgaris* (Кавказ).

Скульптура поверхности семян изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) моделей Multiscan 200 GS, Carl Zeiss LEO 420 и LEO 430, Hitachi TM 1000. Зрелые семена взяты с гербарных образцов либо собраны во время экспедиционных работ в природных популяциях. Методика исследования описана в более ранних работах, где также доказана эффективность использования признаков скульптуры поверхности семян в секционном делении рода *Primula* (Ковтонюк, 1999, 2011а,б). Семена для исследования брали из разных точек ареала (3–10 шт.), признаки скульптуры поверхности семян были стабильными для всех изученных образцов.

Список исследованных образцов: *P. amoena*: Ставропольский край, 02.08.1979. № 106, аноним [МНА]. *P. cordifolia*: Северный Кавказ, Кабардино-Балкария, Баксанский р-н, верховья р. Адыл-су, подножие горы Джантуган, морена ледника Башкара, $h = 2800$ м над ур. м., 22.07.1990, О.Я. Морозенко [LE]. *P. elatior*: Ленинградская обл., с. Михайловское, разнотравный луг, среди кустарников, 14.10.2008, Н.К. Ковтонюк, Г.Ю. Конечная [NSK]; Украина, Закарпатская обл., Великоберезнянский р-н, 12.07.1985, Д.В. Гельтман, В.И. Дорофеев, Г.Ю. Конечная [LE]. *P. macrocalyx*: Республика Алтай, с. Чемаал, березово-сосновый лес на склоне, 28.07.1984, № 2373, М.Н. Ломоносова, В.В. Зуев [NS]; Республика Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 30.07.1984, И. Артемов [NS]; Новосибирская обл., Новосибирский р-н, дер. Ключи, разнотравный луг на опушке березового леса, 17.08.2001, Н.К. Ковтонюк [NSK]; Пермская обл., Кунгурский р-н, разнотравный луг на склоне, 20.09.2004, Н.К. Ковтонюк [NSK]; Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автономная область, Урупский р-н, Верховье р. Большой Лабы, хр. Загдан, $h = 2000$ м, субальпийский луг, у опушки леса, 02.08.1979, Е. Гогина [МНА]; Чувашская Республика, Алатырский р-н, территория государственного природного заповедника "Присурский", опушка березняка, 21.07.1999, Н.В. Налимова [MW]. *P. pallasii*: Республика Бурятия, юго-восточное побережье Байкала, низовье р. Мишиха, 28.07.1963. № 647, аноним [NSK]; Тува, Зап. Саян, хр. Куртушибинский, верховье р. Мынас,

$h = 1400$ м, 14.07.1980, Д.Н. Шауло, № 2634 [NS]; Урал, хр. Квархуш, моховая тундра с ивовым криволесьем, Н.В. Москвина, 24.07.1999 [PERM]. *P. poloninensis*: Украина, Черновицкая обл., Путиловский р-н, Верхний Яровец, Р. Телилов, 16.07.1954 [LE]. *P. pseudoelation*: Грузия, Аджария, Кобулетский р-н, Кинтришский заповедник, Сарбиела, высокогорье, 11–12.07.1988, А.П. Хохряков [МНА]. *P. ruprechtii*: Северо-Осетинская АССР, 1971, Е. Гогина [МНА]. *P. veris*: Латвия, Лиепайский р-н, окр. с. Вирга, дубравы, 12.09.1962, аноним [MW]; Псковская обл., Себежский р-н, окр. деревни Горбуны, опушка леса, 12.07.2003, И.О. Бузунова [NSK]; Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, с. Гостилица, на опушке смешанного леса, 12.10.2008, Н.К. Ковтонюк [NSK]. *P. juliae*: Frankfurt am Main, Botanischer Garten J.W. Goethe Universität, Germany, No. 1450 [NS]. *P. megaseifolia*: Prov. Batum, ad traject. Satibe inter p. Behlevan et Makret, in fagetis, 3300', 2–15.06.1902, leg. Alexeenko et Woronow, teste Prof. N. Kuznezow, No. 87 [LE].

Проведено сравнение нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсерного участка ядерной рибосомальной ДНК (ITS-региона) представителей рода *Primula* флоры России и сопредельных территорий для установления филогенетических связей внутри рода и уточнения положения североазиатских и восточно-европейских видов *Primula*. Методика проведения исследований описана ранее (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В систематике рода *Primula* традиционно использовались признаки морфологии листовой пластинки, ее форма, характер зазубренности края листовой пластинки, соотношение длины чашечки и трубки венчика, степень опушения листьев, наличие или отсутствие мучнистого налета на различных частях растения. В настоящей работе в качестве дополнительных диагностических признаков на уровне секций использованы результаты карпологического анализа. При исследовании скульптуры поверхности семян 11 таксонов рода *Primula* из секции *Primula* с помощью СЭМ выявлено, что для всех видов этой секции характерен ретикулярный (мелкоямчатый) тип поверхности. Семена овально-округлые или угловатые (что зависит от положения семян в коробочке), 1.5–2.1 мм дл. (рис. 1: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17). У *P. megaseifolia* семя треснуло при подготовке препарата, при этом общая форма семени сохранилась (см. рис. 1, 15). У семян изученных таксонов рубчик лежит на вентральной стороне семени и мало заметен под световым микроскопом. Снимки общего вида семян, сделанные со стороны рафе (см. рис. 1: *P. amoena*, *P. cordifolia*, *P. pallasii*, *P. elatior*) или антирафе (см. рис. 1: *P. macrocalyx*, *P. poloninensis*, *P. megaseifolia*, *P. juliae*), показывают, что скульптура поверхности семян со стороны рафе и антирафе у всех изученных таксонов практически одинакова и относится к ретикулярному типу. Клетки наружной эпидермы наружного

интегумента в процессе развития семени увеличиваются в размерах, вытягиваются в длину, их клеточные оболочки более или менее утолщаются. Экзотеста незрелого семени состоит из выпуклых сосочкообразных или бочковидных клеток. При созревании и высушивании семени наружные клеточные стенки экзотесты или даже верхушка сосочка могут прогибаться, образуя ямчатую скульптуру (Немирович-Данченко, 1992). У всех изученных таксонов клетки экзотесты округло-овальные, неправильной формы, выпуклые, с запавшей верхней частью наружных периклиальных стенок (см. рис. 1: 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18). Данные этих исследований совпадают с полученными нами ранее при изучении сибирских видов *P. macrocalyx* и *P. pallasii* (Ковтонюк, 1999), по остальным видам результаты исследования и фотографии скульптуры поверхности семян публикуются впервые.

По результатам сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рибосомальной ДНК у видов рода *Primula* было построено филогенетическое дерево (Ковтонюк, Гончаров, 2009). Фрагмент этого дерева, отражающий степень родства таксонов внутри секции *Primula*, представлен на рис. 2. Цифрами указана устойчивость ветвей, рассчитанная для NJ/MP анализов методом бутстрепа (BP). Ветви, поддерживаемые 100 % в обоих методах, выделены толстыми линиями, жирным шрифтом выделены семь таксонов, последовательности которых определены в

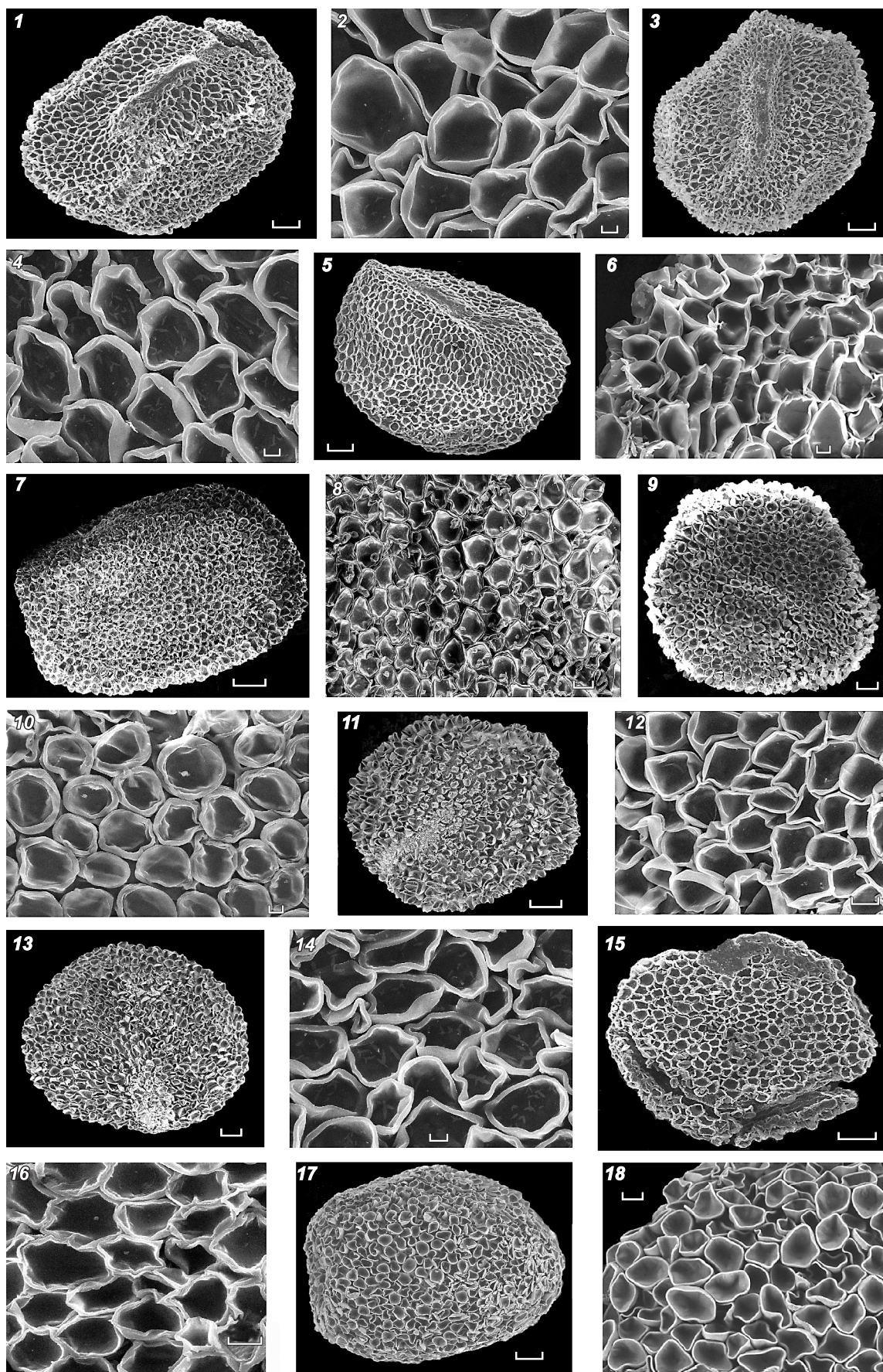


Рис. 1. Скульптура поверхности семян видов рода *Primula* секции *Primula*:

1, 2 – *P. amoena*; 3, 4 – *P. cordifolia*; 5, 6 – *P. pallasii*; 7, 8 – *P. macrocalyx*; 9, 10 – *P. poloninensis*; 11 – *P. elatior*; 12 – *P. meyeri*; 13 – *P. veris*; 14 – *P. ruprechtii*; 15, 16 – *P. megaseifolia*; 17, 18 – *P. juliae*.

Масштабная линейка: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17 – 30 мкм; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 – 100 мкм.

работе авторами (Ковтонюк, Гончаров, 2009). В таблице представлен перечень таксонов секции *Primula*, использованных для сравнения ITS-региона рДНК с указанием происхождения материала и номеров 10 последовательностей в базе Genbank (NCBI) <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>. Названия 7 таксонов, номера последовательностей которых впервые цитировались в работе Н.К. Ковтонюк, А.А. Гончарова (2009), выделены жирным курсивом. В секции *Primula* проанализированы нуклеотидные последовательности викарирующих видов: *P. macrocalyx* Bunge и *P. veris* L. (BP = 85/80), а также трех близких видов – *P. pallasii* Lehm., *P. elatior* (L.) Hill и *P. poloninensis* Fed. Последовательности по *P. veris* (AF323701, AY680704) и *P. vulgaris* (AJ427800), взятые из базы данных Genbank, возможно получены от культурных или гибридных форм, материал по этим таксонам неоднороден и отвечать за правильность определения таксонов мы не можем.

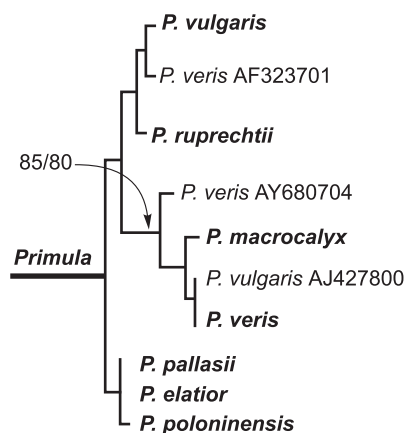


Рис. 2. Фрагмент филогенетического дерева представителей секции *Primula*, основанного на сравнении ITS-региона рДНК последовательностей методом максимального правдоподобия (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

Список видов рода *Primula* секции *Primula*, использованных для сравнения ITS-региона рДНК

Таксон	Происхождение материала	Номер в базе Genbank
<i>P. elatior</i> (L.) Hill	Новгородская обл., И.О. Бузунова, 2003 г., коллекция ЦСБС	AM920659
<i>P. macrocalyx</i> Bunge	Ставропольский край, Пятигорск, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920481
<i>P. pallasii</i> Lehm.	Окр. Томска, Н.К. Ковтонюк, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920482
<i>P. poloninensis</i> Fed.	Украина, Черновицкая обл., Путиловский р-н, Верхний Яровец, Р. Телилов, 16.07.1954 (LE)	AM920483
<i>P. ruprechtii</i> Kuhn.	Кавказ, ущелье Адыл-Су, лев. бер. р. Адыл-Су, не доходя альп. лагеря "Шхельда", у снежной лавины, 06.06.1969, Шаутаева, Шукин (NS)	AM920480
<i>P. veris</i> L.	Ленинградская обл., Михайловское, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920484
<i>P. veris</i> L.	G. Hao, C.M. Hu, N.S. Lee. Phylogenetic analysis of <i>Primula</i> sections <i>Auganthus</i> and <i>Ranunculoides</i> , 2001 г., Unpubl.	AF323701
<i>P. veris</i> L.	I. Trift, A.A.A. Anderberg, M. Liden. Phylogeny and Biogeography of <i>Dionysia</i> (<i>Primulaceae</i>) // Int. J. Plant Sci. 2005	AY680704
<i>P. vulgaris</i> Huds.	Краснодарский край, дорога на Красную поляну, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920479
<i>P. vulgaris</i> Huds.	L.B. Zhang. Phylogeny, biogeography and systematics of <i>Soldanella</i> L. and <i>Primula</i> L. sect. <i>Auricula</i> Duby (<i>Primulaceae</i>) based on molecular and morphological evidence // Thesis, Mainz University, Germany. 2002	AJ427800

Конспект секции *Primula* рода *Primula* во флоре России

Распространение видов дано согласно районированию, принятому во "Флоре СССР" (Федоров, 1952) с дополнениями Т.В. Егоровой (1999, 2005, 2007).

Gen. *Primula* L. 1753, Sp. Pl. 1: 142.

Subgen. *Primula*

Wendelbo, 1965, in Rechinger, Fl. Iranica 9: 4, p. p.; Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reihe, 17, 3: 310; Halda, 1992, The genus *Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 106. – Subgen. *Primulastrum* (Duby) Schott, 1851, Sippen. Osterr. Primeln: 10; Ruprecht, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 123.

Typus: *P. veris* L.

Sect. *Primula*

Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reihe, 17, 3: 310; Halda, 1992, The ge-

nus *Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 106. – Sect. *Primulastrum* Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 35. – § 1. *Verbasculum* C. Bauh., in Ruprecht, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218. – Sect. *Vernales* Pax, 1889, in Engl. Bot. Jahrb. 10: 177; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 47; Balf. f. 1913, Journ. Roy. Hort. Soc. (London) 39: 170; Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh: 42; Е.А. Буш, 1926, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 20. – *Euprimula* Schott, 1851, Sippen. Osterr. Primeln: 10; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 135.

Typus: *P. veris* L.

Subsect. 1. *Primula*

Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reihe, 17, 3: 310, p. p. – Subsect. *Primulina* Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reihe, 17, 3: 316. – Ser. *Veres* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 145, descr. ross. – Ser. *Elatiores* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 145, descr. ross.

Typus: *P. veris* L.

1. *P. amoena* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Caucas. 1: 138, excl. var. β *acaulis*; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 39; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 53; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 142, р. р.; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 159, р. р.; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 325. – *P. elatior* (L.) Hill var. *amoena* (M. Bieb.) Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 36; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 9. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *amoena* (M. Bieb.) Greuter et Burdet, 1982, Willdenowia 12, 2: 199. – *P. amoena* M. Bieb. var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 180. – *P. amoena* M. Bieb. var. *sublobata* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1: 65; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 69. – *P. kusnetzovii* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 723, 144; Смольян. 1967, во Фл. Кавк. 7: 160; Галушко, 1980, во Фл. Сев. Кавк. 2: 286; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 56. – *P. elatior* subsp. *meyeri* auct., non (Rupr.) Valentine et Lamond: Lamond, 1978, in Fl. Turk. 6: 117. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 2003, *Primula*: 109.

На альпийских лужайках, скалах и осыпях, часто у тающих снегов. – **Кавказ:** Предкавказ., Зап. Закавказ., Центр. Закавказ., Вост. Закавказ., Южн. Закавказ., Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк. **Общ. распр.:** эндемик.

Описан с Кавказа. По протологу: “Habitat in alpinis caucasicis”.

Лектотипус (Меницкий, 2000: 155): “Ex Casca alio ibero. [Bieberstein]” (Herb. Bieb., LE!).

Ан. А. Федоров (1949, in shed; 1952: 143) предложил в качестве лектотипа образец Адамса “*Primula veris*. Habitat in alpinis Casca septentrionalis: floret primo vere”, определенный как *P. amoena* Рупрехтом и Буассье. Но этот гербарный лист не цитируется в протологе *P. amoena* и не имеет авторского определения. Предлагаемый Ю.Л. Меницким (2000) лектотип из гербария Ф.А. Биберштейна имеет авторское определение и текст этикетки не противоречит протологу.

2. *P. meyeri* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 224; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 143; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326. – *P. amoena* Bieb. var. *meyeri* (Rupr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1: 26; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 54. – *P. amoena* subsp. *meyeri* (Rupr.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *meyeri* (Rupr.) Valentine et Lamond, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 36: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 117; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 110. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На осыпях и скалистых местах в альпийском поясе, близ тающих снегов. – **Кавказ:** Зап. Кавк., Центр. Кавк., Зап. Закавказ. **Общ. распр.:** Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Описан с Центрального Кавказа (Эльбрус). По протологу: “von den hohen Vorbergen des Elbrus, am 7. Juli mit Blumen gesammelt und mitgebracht von C.A. Meyer”.

Нолотипус: “In locis humidiusculis alpinis et subalpinis (6000–10 000 p.) 7 VII [C.A. Meyer]” (LE!).

3. *P. veris* L. 1753, Sp. Pl. 1: 142; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 27; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 145; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 68; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 108. – *P. veris* var. *officinalis* L. 1753, Sp. Pl. 1: 142. – *P. officinalis* (L.) Hill. 1764, Veg. Syst. 8: 25; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 8, р. р.

По опушкам лиственных лесов, на сухих лесных лужайках и склонах. – **Европ. ч.:** Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Дон., Нижн.-Дон. **Общ. распр.:** Сред. и Южн. Европа. На Урале, в Сибири и на Кавказе замещается близким видом *P. macrocalyx* Bunge.

Описан из Европы. По протологу: “Habitat in Europae pratis”.

Лектотипус (Richards, 1993: 79): “Herb. Burser XIII: 137 (UPS!)”.

К числу наиболее крупных и известных сохранившихся до наших дней гербариев XVII и начала XVIII в. принадлежат коллекции доктора медицины и профессора ботаники Joachim Burser. Этот гербарий представляет собой листы 20 × 35 см, переплетенные в 23 тома, на которых размещено более 3000 растений. Гербарий И. Бурсера важен тем, что его активно использовал К. Линней при написании “Species Plantarum” (Jarvis, 2007), в нем содержится несколько типов линнеевских видов. С 1854 г. гербарий И. Бурсера хранится в Швеции в Ботаническом музее университета Упсалы, который сейчас называется Музеем эволюции. Куратор ботанической секции Музея Dr. Mats Hjertson в ответ на мой запрос любезно согласился прислать фотографию лектотипа *P. veris* и разрешил опубликовать ее (рис. 3).

4. *P. macrocalyx* Bunge 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1: 209; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 146; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 143; Ковт. 1997, во Фл. Сиб. 11: 43; Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326. – *P. officinalis* (L.) Hill var. *macrocalyx* (Bunge) C. Koch, 1843, Linnaea 17: 307; Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 182; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 58; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 81; Крыл. 1904, Фл. Алт. 3: 808; Туркевич, 1923, во Фл. Аз. Рос. 1: 15; Е.А. Буш, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 23; Крыл. 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2129. – *P. veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 5: 1753; Фед. 1973, Фл. Арм. 6: 31; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 115; Halda, 1992, The genus *Primula*: 51. – *P. inflata* subsp. *macrocalyx* (Bunge) O. Schwarz, 1968, Wiss. Zeitschr. Univ. Jena 17: 313. – *P. veris* auct., non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 137; Richards, 1993, *Primula*: 105. – *P. officinalis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 24, р. р., quoad pl. cauc.

В южной части лесной зоны на опушках, в сухих логах, в горах доходит до субальпийского пояса. – **Европ. ч.:** Волж.-Кам. **Зап. Сиб.:** Верх.-Тоб., Ирт., Обск. **Вост. Сиб.:** Анг.-Саян. **Кавказ:** все р.-ны. **Дальн. Восток:** Уссур. (заносное или одичавшее из культуры). **Общ. распр.:** Турция, Сев. Иран.



Рис. 3. Лектотип *Primula veris* L. (UPS).

Описан с Алтая. По протологу: "Hab. in montosis frequens (L. M. B.)". В настоящее время местонахождение типа *P. macrocalyx* неизвестно (Бузунова, Ковтонуик, 2010). Возможно, гербарий А.А. Бунге находится в Париже (Вилков и др., 1993: 404). При описании нового вида А. Бунге (1829: 209) сравнивает его с *P. veris* и отмечает, что у *P. macrocalyx* чашечка ширококолокольчатая с самого начала цветения растения, тогда



Рис. 4. Лектотип *P. elatior* (L.) Hill (In: Clusius C., 1601. *Rariorum Plantarum Historia*: 301).

как у *P. veris* она расширяется в конце цветения и при плодоношении растения.

5. *P. elatior* (L.) Hill, 1765, *Veg. Syst.* 8: 25, plate 24, fig. 3; Lehm. 1817, *Monogr. Primul.*: 33; Duby, 1844, in *DC. Prodr.* 8: 36, excl. var. β ; Ledeb. 1847–1849, *Fl. Ross.* 3: 9, p. p.; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 150; Фед., 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 70; Valentine a. Kress, in *Fl. Europ.* 3: 19; Halda, 1992, *The genus Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 109. – *P. veris* var. β *elatior* L., 1753, *Sp. Pl.*: 143. – *P. elatior* var. *genuina* Pax, 1889, *Bot. Jahrb. Syst.* 10, 3: 178. – *P. elatior* var. *genuina* Pax f. *typica* Pax, 1905, in Engler, *Das Pflanzenr.* 4, 237: 49.

На лугах предгорий и холмов, по опушкам лиственных лесов, на склонах. – **Европ. ч.:** Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Сред.-Днепр. **Общ. распр.:** Южн. и Сред. Европа.

Описан из Европы. По протологу: "Habitat in Europae pratis".

Lectotypus (Kovtonyuk, hic designatus): «Icon. "Primula veris pallido flore elatior". In: C. Clusius. 1601, *Rariorum Plantarum Historia*: 301».

К. Линней в "Species Plantarum" (1753) цитировал довольно известную иллюстрированную монографию директора ботанического сада в Вене и почетного профессора ботаники в Лейдене Карла Клузиуса (1526–1609 гг. жизни) "Rariorum Plantarum Historia", посвященную описанию растений и грибов. Рисунок "Primula veris pallido flore elatior" в этой работе (Clusius, 1601: 301), отражающий отличительные призна-

ки *P. elatior* и *P. veris*, предлагается лектотипифицировать (рис. 4). В настоящее время эта монография доступна на сайте Biodiversity Heritage Library с оцифрованной биологической литературой из библиотеки Peter H. Raven, директора Миссурийского ботанического сада: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/14549#page/313/mode/1up>.

John Hill в 1765 г. присвоил таксону ранг вида, опубликовал рисунок и привел краткое описание *P. elatior*: “The leaves are oblong with a short footstalk; the flowers are large and tufted” (Листья продолговатые с коротким черешком; цветки крупные и пучковатые – перевод Н.К.). *P. elatior* – один из самых широко распространенных видов, таксономическое положение которого неоднократно обсуждалось ботаниками (Федоров, 1952, 1981; Valentine, Kress, 1972; Valentine, Lamond, 1978; Brummitt, Meikle, 1993; Jarvis, 2007).

6. *P. pallasii* Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 38; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 149; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 70; Ковт. 1997, Фл. Сиб. 11: 45; Ковт. 2012, в Консп. фл. Аз. Рос.: 133. – *P. elatior* var. *δ. pallasii* (Lehm.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 179; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 51. – *P. elatior* subsp. *pallasii* (Lehm.) W.W. Smith et Forrest, 1928, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 111. – *P. altaica* Pallas, 1829, in Ledeb. Fl. Altaica, 1: 209.

На альпийских и субальпийских лугах, у верхней границы леса, в северных широтах (окр. Томска) на опушках смешанного леса. – **Европ. ч.**: Волж.-Кам. **Зап. Сибирь**: Алт. **Вост. Сибирь**: Анг.-Саян. **Общ. распр.**: Сред. Азия (Юго-Вост. Казахстан), Юго-Зап. Азия.

Описан с Алтая. По протологу: “Habitat in alpinis Altaicis”.

Lectotypus (Halda, 1992: 49): “Tab. 3 – *Primula pallasii*. In: Lehmann, 1817, Monogr. Gen. Prim.: 3”.

P. elatior и *P. pallasii* викарирующие виды, близкие по морфологическим признакам. Они различаются по срокам цветения. При совместном произрастании *P. pallasii* и *P. elatior* в условиях интродукции на коллекционном участке в ЦСБС СО РАН, *P. elatior* цветет на несколько дней раньше (Ковтонюк, 2012). Этот естественный барьер не позволяет видам переопыляться. Близкий к этим видам *P. poloninensis* Fed. растет в Карпатах (Украина), в высокогорном поясе, описан с хр. Свидовец.

7. *P. ruprechtii* Kusn. 1899, Ученые записки Императорского Юрьевского ун-та, 7, 2: 51; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 64; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 148; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 327. – *P. amoena* Bieb. var. *flava* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 223. – *P. elatior* (L.) Hill var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 186, p. p. – *P. leucophylla* Pax var. *ruprechtii* (Kusn.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot.

Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* subsp. *ruprechtii* (Kusn.) Hesl.-Harr. 1931, Trans. North Nat. Union, 1: 49. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На альпийских лужайках, на верхней границе леса, по галечникам заходит в субальпийские луга. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк., Вост. Закавказ., Центр. Закавказ., Зап. Закавказ., Южн. Закавказ. **Общ. распр.**: Армения.

Описан с Центрального Кавказа, из Осетии. По протологу: “Caucasus, Ossetia – Marcowicz (45)”.

Lectotypus (Kovtonyuk, hic designatus): “Caucasus. Ossetia, in pratis alpinis prope pag. Dagom. 17 V [18] 97. Leg. Markowitsch. Teste Prof. N. Kusnezow”. (TU!).

Н.И. Кузнецов (Kusnezow et al., 1899) описал новый вид *P. ruprechtii* в “Ученых записках Императорского Юрьевского университета” в статье по делектусам и привел очень краткий диагноз нового вида: “Folia in petiolum attenuate. Corolla flava. Folia subtus albo-tomentosa”. Цифра 45 может обозначать количество гербарных листов *P. ruprechtii*, разосланных по ботаническим учреждениям. Позднее, в 1901 г. Н.И. Кузнецов вновь описал *P. ruprechtii* и перечислил множество гербарных листов. В настоящее время, благодаря помощи кураторов Гербария Университета Тарту (TU), Ülle Reier and Kaili Orav, ответившим на мой запрос и приславшим фотографии гербарных листов *P. ruprechtii*, собранных до 1899 г., обнаружен один гербарный лист с текстом, не противоречащим протологу 1899 г., и имеющий авторское определение. Этот гербарный образец предлагается лектотипифицировать.

P. ruprechtii морфологически очень близок к *P. pallasii*. У *P. ruprechtii* листовые пластинки снизу сероватые, с завернутыми внутрь краями; трубка венчика едва длиннее чашечки. У *P. pallasii* листовые пластинки голые или рассеянно-волосистые вдоль жилок, а трубка венчика на треть или почти вдвое длиннее чашечки. При совместном произрастании этих видов в условиях интродукции в ЦСБС СО РАН их отличительные признаки особенно хорошо заметны.

8. *P. pseudoelatior* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1: 68; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 63; Фед. 1952, во Фл. СССР, 18: 155; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 327. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 117. – *P. pallasii* Lehm. subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) Hesl.-Harr. 1931, Trans. North Nat. Union 1: 49.

На альпийских и субальпийских лугах. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Зап. Закавказ., Центр. Закавказ. **Общ. распр.**: Грузия, Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Описан с Западного и Центрального Кавказа. По протологу: “In Caucaso mango centr. nec non occident., in regione subalp. et alpine 6–9500”.

Lectotypus (Меницкий, 2000: 157): “Мамиссон, 8000', 17 VI 1890, И. Акинфиев” (LE!).

9. *P. cordifolia* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 225; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 152; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 328. – *P. pallasii* Lehm var. *cordifolia* (Rupr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1: 26. – *P. elatior* (L.) Hill var. *cordifolia* (Rupr.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 179; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 62. – *P. elatior* subsp. *cordifolia* (Rupr.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* auct. non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На субальпийских лугах и в березняках близ верхней границы леса в горах. – **Кавказ**: Центр. Кавк., Вост. Кавк., Центр. Закавказья, Вост. Закавказья. **Общ. распр.**: Грузия, Армения.

Описан с Центрального Кавказа. По протологу: “Bei Kasbek und Kobi, 920–1030 Toisen zusammen mit *P. atoeana* (purpurea) und *P. macrocalyx*”.

Lectotypus (Давлианидзе, 1985: 61; Федоров, in sched.): “Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Kobi, 1020 hex., 13/14 V 1861, Ruprecht” (LE!).

Subsect. 2. *Acaules* (Fed.) Menitsky, 2000,
Бот. журн. 85, 6: 154

Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – Ser. *Acaules* Fed. 1952, Фл. СССР, 18:135, descr. ross. – Subsect. *Primulina* Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.- naturwiss. Reiche, 17, 3: 316 p. p.

Typus: *P. vulgaris* Huds. (= *P. acaulis* (L.) Hill).

10. *P. vulgaris* Huds. 1762, Fl. Angl.: 70; Фед. 1952, во Фл. СССР, 18: 135; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Hegi, 1975, Illust. Fl. Mitteleur. 5, 3: 1743; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР, 5: 70; Richards, 2003, *Primula*: 111; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – *P. vulgaris* (L.) Huds. 1762, Fl. Angl.: 70; Halda, 1992, The genus *Primula*: 51. – *P. veris* [var.] γ *acaulis* L. 1753, Sp. Pl.: 143. – *P. acaulis* (L.) Hill, 1765, Veg. Syst. 8: 25; Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24. – *P. acaulis* Jacq. 1778, Misc. Austr. 1: 158; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 30; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 10. – *P. grandiflora* Lam. 1778, Fl. Franc. 2: 248. – *P. acaulis* (L.) Hill var. *genuina* Pax. 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 180; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 77, p. p.; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 54.

В лиственных лесах на опушках, в альпийском поясе гор на лужайках и близ тающих снегов. – **Кавказ**: Зап. Закавказья, Зап. Кавк. **Общее распр.**: Сев., Южн. и Сред. Европа, Юго-Зап. Азия (Турция, Ливан).

Описан из Англии. По протологу: “Habitat in sylvis sepius et ericetis ubique”. Местонахождение типового материала неизвестно, в гербарных коллекциях К и ВМ в Лондоне (Великобритания) он также не обнаружен.

Один из самых распространенных в садоводстве декоративных раннецветущих видов, у которого отмечена гетерохромия – вариация в окраске венчика, что послужило поводом для описания новых видов и

форм. Типичная желтоцветковая форма произрастает в Европе, Крыму, на Кавказе встречаются растения с розовыми цветками.

11. *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii* (Hoffmanns.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 114; Halda, 1992, The genus *Primula*: 52; Richards, 1993, *Primula*: 108. – *P. sibthorpii* Hoffmanns. 1824, Verz. Pflanzenkult.: 189; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 137; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 325. – *P. acaulis* var. *rubra* Sibth. et Smith, 1813, Fl. Graec. 2: 70. – *P. acaulis* var. *rosea* Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24. – *P. acaulis* var. *sibthorpii* (Hoffmanns.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10: 181; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 78. – *P. komarovii* Losinsk. 1933, Изв. АН СССР, сер. 7, 1: 301; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 137. – *P. woronowii* Losinsk. 1933, Изв. АН СССР, сер. 7, 1: 303; Фед. 1952, Фл. СССР 18: 138. – *P. abchasica* Sosn. 1937, Тр. Тбил. бот. сада, 2: 231; Фед. 1952, Фл. СССР 18: 141. – *P. sibthorpii* Hoffmanns. var. *abchasica* (Sosn.) Kolak. 1948, во Фл. Абх. 3: 267. – *P. leskeniensis* G. Kos ex Smoljan. 1967, во Фл. Кавк. 7: 158. – *P. vulgaris* subsp. *komarovii* (Losinsk.) Fed. 1973, во Фл. Арм. 6: 30. – *P. vulgaris* subsp. *woronowii* (Losinsk.) Fed. 1973, во Фл. Арм. 6: 30.

В лиственных лесах на опушках. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк., Зап. Закавказья, Центр. Закавказья, Вост. Закавказья, Южн. Закавказья. **Общ. распр.**: Юго-Вост. Европа (Крым, Болгария, Греция), Юго-Зап. Азия (Турция).

Описан по растениям, выращенным в саду г. Дрездена (Германия). По протологу: “in nemoribus circa Constantinopolim”. Местонахождение типового материала неизвестно.

Наличие гетерохромии послужило поводом для описания нескольких видов. J. Richards (1993) считает *P. abchasica*, *P. komarovii* и *P. woronowii* гибридами между *P. vulgaris* и *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii*.

12. *P. heterochroma* Stapf, 1885, Denkschr. der Kaiserlichen Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. Wien, 50, 2: 70; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 141; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – *P. vulgaris* subsp. *heterochroma* (Stapf) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Halda, 1992, The genus *Primula*: 52; Richards, 2003, *Primula*: 112. – *P. acaulis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 77–79, quoad var. *genuina*, p. p. et *sibthorpii* p. p.

В горных лесах, на опушках. – **Кавказ**: Вост. Кавк. (Астамирова, 2010). **Общ. распр.**: Азербайджан, Сев. Иран.

Описан из Ирана (Кудрун). По протологу: “Prope Kudrun, 22 IV [1882]. [Dr. J.E. Polak et T.H. Pichler]”.

Lectotypus (Kovtonyuk, hic designatus): “Iter Persicum Dr. J.E. Polak. 1882. *Primula heterochroma* Stapf, Kudrun (Gilar). Legit Th. Pichler, [fl.] (WU!)”. Syntypus: WU! K!

В гербарии Венского университета (WU) обнаружено 2 гербарных листа, этикетки на которых не противоречат протологу, на одном из них стоит дата сбора "22 Apr". Этот гербарный лист предлагается лектотипифицировать, второй гербарный лист без точной даты сбора является синтипом. Синтип также найден в гербарии Royal Botanic Gardens, Kew (K).

Растения с густым опушением на нижней поверхности листьев, окраска венчика варьирует от белого, желтого до розового и лилового. При биохимическом исследовании экстрактов *P. heterochroma* обнаружена антиоксидантная активность (Nabavi et al., 2012).

Subsect. 3. *Julianae* (Fed. et A. Los.)

Kovt. comb. et stat. nov.

– Sect. *Julia* Fed. et A. Los. 1952, во Фл. СССР, 18: 723; Halda, 1992, The genus *Primula*: 57. – Sect. *Julia* Fed. et A. Los. (*Julianae*) Menitsky, 2000, Бот. журн. 85, 6: 154; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – Sect. *Primula*, Richards, 2003, *Primula*: 106, p. p.

Т у р u s: *P. juliae* Kusn.

13. ***P. juliae*** Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1, 2: 67; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 75; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 56; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 132; Halda, 1992, The genus *Primula*: 57; Richards, 2003, *Primula*: 114; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324.

На влажных скалах в лесном поясе. – **Кавказ**: Вост. Закавказье, Даг. (ущелье Пала-ката).

Описан с Кавказа (Лагодехское ущелье). По протологу: "Hab. in Transcaucasia orientali, in Kachetia, prope Lagodechy. 20.IV.[19]00, leg. J. Mlokossiewicz".

Н о л о т у р u s: "Caucasus. Kachetia, prope Lagodechy (Лагодехское ущелье). На скале в воде. 20 IV 1900, leg. J. Mlokossiewicz. No. 56. *Primula juliae* n. sp. m. Teste: prof. N. Kusnezow" [TU!].

В гербарии БИН (LE) хранятся экземпляры *P. juliae*, собранные Ю.Л. Млокосевич в 1901 г. в locus classicus. Когда Ю.Л. Меницкий (2000) готовил "Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа", местонахождение типового материала *P. juliae* было неизвестно. J. Halda (1992) предполагал, что типовой материал хранится в Тарту (ТАА). Я сделала запросы в гербарные коллекции Тарту. Обнаружилось, что в Гербарии Эстонского университета типовые образцы *P. juliae* отсутствуют, они находятся в гербарной коллекции Музея естествознания университета Тарту (Herbarium of Botanical and Mycological Museum, Natural History Museum, University of Tartu, TU). С разрешения кураторов коллекции Kaili Orav и Ülle Reier в статье приводится фотография голотипа *P. juliae* (рис. 5).

Очень декоративный вид, быстро распространившийся по ботаническим садам Европы и частным коллекциям, на его основе выведено несколько сортов примул. Назван в честь коллектора, натуралиста Юлии Людвиговны Млокосевич, которая собирала

этот вид в Лагодехском ущелье неоднократно и передавала гербарный материал Н.И. Кузнецову.

– Subsect. 4. *Megaseifolia* (Balf. f.) Schwz. ex Kovt.

Subsect. *Megaseifolia*, Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reihe, 17, 3: 314, p. p. – Sect. *Megaseifolia* Balf. f. 1913, Journ. Roy. Hort. Soc. (London) 39: 179; Halda, 1992, The genus *Primula*: 55. – Sect. *Carolinella* (Hemsl.) Pax, 1905, in Engler Pflanzenr. 25, 4: 45; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 723; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 48.

Т у р u s: *P. megaseifolia* Boiss.

14. ***P. megaseifolia*** Boiss. et Bal. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 26; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 133; Lamond, 1978, in Fl. Turkey, 6: 118; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 48; Halda, 1992, The genus *Primula*: 55; Richards, 2003, *Primula*: 113; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324.

В буковых лесах с подлеском из понтийского рододендрона. – **Кавказ**: Зап. Закавказье. **Общ. распр.**: Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция). Эндемик Колхидской провинции, реликт третичной флоры.

Описан из Вост. Турции. По протологу: "Hab. in faucibus humidis umbrosis circa Rhizé Ponti Lazici 900' (Bal!). Fl. Mai. In Bal. pl. Pont. exs. 1866".

С y n t y p u s: "B. Balansa, Plantes D'Orient. 1866. [Ecs.] 1492. *Primula megaseifolia* n. sp. (Boiss.) Ravins humides et ombragés des environs de Rhizé (Lazistan) vers 300 mètres d'altitude. Mai." (K!, P! W! – № 254216).

При описании нового вида *P. megaseifolia* Edmond Boissier (1879: 26) ссылается на эксикаты французского ботаника Benedicta Balansa 1866 г., не указывая их номера. Эксикат *P. megaseifolia* за номером 1492 обнаружен мной в нескольких гербарных коллекциях (K, P, W), кроме того, оцифрованный типовый материал можно посмотреть на сайте Royal Botanical gardens, Kew (K): <http://apps.kew.org/herbcat/getImage.do?imageBarcode=K000732942> и Muzeum National d'Histoire Naturelle (P): <http://coldb.mnhn.fr/ScientificName/Primula/megaseifolia>.

O. Schwarz (1968), рассматривая систему рода *Primula*, предложил выделить подсекцию *Megaseifolia*, объединив в ней *P. megaseifolia*, *P. juliae* и *P. renifolia*.

15. ***P. renifolia*** Volgunov, 1940, Бот. мат. (Ленинград) 7: 111; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 134; Halda, 1992, The genus *Primula*: 56; Richards, 2003, *Primula*: 114; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326.

В трещинах скал у верхней границы леса, среди сосен, на высоте 1500–2500 м. – **Кавказ**: Предкавказье. **Общ. распр.**: эндемик.

Описан с Западного Кавказа. По протологу: "Северный Кавказ, Карачаевская авт. обл., долина р. Теберды, в трещинах скал, 1500–2500 м над ур. м., 22.09.1936, 2 и 04.07.1937, 11.08.1937, отцв. и плод. Д.К. Волгунов".

Lectotypus (Menitsky, 2012: 326): "Тебердинский гос. заповедник, западный склон Кель-баши, в трещи-



Рис. 5. Голотип *Primula juliae* Kusn. (TU).

нах скал, 2000 м над ур. м., 02 VII 1937, № 70, Д. Волгунов" (LE!, cum isoelectotypo); syntypi: "Северный Кавказ, Карачаевская авт. обл., долина р. Теберды, в трещинах скал, 1500–2500 м над ур. м., 22 IX 1936, 02 и 04 VII 1937, 11 VIII 1938, Д. Волгунов" (LE!).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Секция *Primula* представлена во флоре России 4 подсекциями (*Primula*, *Acaules*, *Julianae*, *Megaseifolia*), 14 видами и 1 подвидом, наибольшее разнообразие этих таксонов отмечено во флоре Кавказа. Секция имеет довольно изолированное положение в системе рода *Primula*. Для видов секции характерен особенный многобороздчатый тип поверхности пыльца и ретикулярный (мелкоямчатый) тип скульптуры поверхности семян. Явление гетерохромии, отмеченное у видов родства *P. vulgaris*, послужило поводом для описания форм с различной окраской цветков в качестве таксонов в ранге вида.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность кураторам и сотрудникам Гербариев за представленную возможность работать с коллекциями, И.В. Соколовой (БИН РАН, г. С.-Петербург) и Ch. Jarvis (Natural History Museum, London, Великобритания, BM) за консультативную помощь при типификации *P. elatior*, И.О. Бузуновой (LE) за консультации при написании настоя-

щей работы, сотруднику Института биологии моря ДВО РАН Д.В. Фомину и сотруднику ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за помощь в работе на СЭМ, Pam Eveleigh (Calgary, Canada) за моральную поддержку и создание веб-сайта с великолепными фотографиями первоцветов. Особую признательность за предоставленную информацию и присланные фотографии типов *P. veris*, *P. juliae* и *P. ruprechtii* выражаю коллегам из зарубежных гербариев: Dr. Mats Hjertson – Curator Museum of Evolution, Botany Section Uppsala University (Швеция, UPS); Kaili Orav – Curator of the Vascular Plants Herbarium, Museum of Botany and Mycology, Museum of Natural History University of Tartu, Ülle Reier – Curator of Seed Plants, Ferns Botanical and Mycological Museum Natural History Museum, University of Tartu (Эстония, TU) и Toomas Kukk, Estonian University of Life Sciences Herbarium (Эстония, ТАА), С.В. Овчинниковой и сотрудникам лаборатории систематики и флорогенетики ЦСБС СО РАН за критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Астамирова М.А.** Инвентаризация и анализ рода *Primula* L. (*Primulaceae*) Терского Кавказа и Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2010. 28 с.
- Бузунова И.О., Ковтонюк Н.К.** Типовые образцы таксонов рода *Primula* L. (*Primulaceae*), описанных из Сибири и Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. Комарова (LE) // Раст. мир Азиатской России. 2010. № 1 (5). С. 12–18.
- Вилков О.Н., Завалишин В.В., Бубенков Ю.П.** Комментарии и примечания / К.Ф. Ледебур, А.А. Бунге, К.А. Мейер. Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской Киргизской степи. Новосибирск, 1993. С. 389–412.
- Волгунов Д.К.** Новый вид рода *Primula* с Северного Кавказа // Ботанические материалы Гербария БИН (Ленинград). 1940. Т. 8. С. 111–112.
- Егорова Т.В.** Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.
- Егорова Т.В.** Таксономический обзор рода *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (*Cyperaceae*) флоры Северной Евразии // Новости сист. высш. раст. 2005. Т. 37. С. 49–79.
- Егорова Т.В.** Таксономический обзор рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры Европы // Новости сист. высш. раст. 2007. Т. 39. С. 159–192.
- Ковтонюк Н.К.** Семейство *Primulaceae* – Примуловые // Флора Сибири. *Pyrolaceae* – *Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30–47.
- Ковтонюк Н.К.** Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 41–46, 160–163.
- Ковтонюк Н.К.** К систематике секции *Cortusoides* рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2011а. Т. 96, № 7. С. 953–966.
- Ковтонюк Н.К.** Секция *Crystallophlomis* рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре России // Раст. мир Азиатской России. 2011б. № 2 (8). С. 39–48.
- Ковтонюк Н.К.** *Primula* L. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск, 2012. С. 130–135.
- Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А.** Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (*Primulaceae*) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.
- Кузнецов Н.И.** О новом виде *Primula* с Кавказа // Тр. Бот. сад. Юрьев. унив. 1900. Т. 1. С. 65–68.
- Кузнецов Н.И.** Gen. 1. *Primula* L. // Материалы для флоры Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование (*Flora caucasica critica*). Юрьев, 1901. Ч. 4, вып. 1. С. 52–117.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А.** Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae* – *Zigophyllaceae*. Л., 1978. 184 с.

- Лозинская А.С.** Гетерохромия у бесстебельных первоцветов *Primula acaulis* (L.) Hill // Изв. АН СССР. 1933. Сер. 7, № 1. С. 293–308.
- Меницкий Ю.Л.** Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 6. С. 152–167.
- Меницкий Ю.Л., Ковтонюк Н.К.** *Primula* L. // Конспект флоры Кавказа: в 3 томах / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 3, ч. 2 / Ред. Г.Л. Кудряшова, И.В. Татанов. СПб.; М., 2012. С. 324–360.
- Немирович-Данченко Е.Н.** Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия. Т. 4. СПб., 1992. С. 65–70.
- Федоров Ан.А.** Первоцвет – *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111–202.
- Федоров Ан.А.** *Primulaceae* Vent. – Первоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 63–83.
- Boissier E.** Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in oriente a Gracia et Egypto ad Indiae fines hucusque observatarum. V. 4. Corolliflorae et Monochlamydeae. Geneva et Basileae. 1879. P. 26.
- Brummitt R.K., Meikle R.D.** The correct Latin names for the Primrose and the Oxlip, *Primula vulgaris* Hudson and *Primula elatior* (L.) Hill // Watsonia. 1993. V. 19. P. 181–184.
- Bunge A.A.** *Primula* L. // C.F. Ledebour, C.A. Meyer, A.A. Bunge. Flora Altaica. 1829. T. 1. S. 208–214.
- Clusius C.** Rariorum Plantarum Historia. Antverpiae, 1601. S. 301.
- Halda J.J.** The genus *Primula* in cultivation and in the wild. Denver, 1992. 364 p.
- Hu C.M., Kelso S.** *Primulaceae* // Flora of China. V. 15. (*Myrsinaceae* through *Loganiaceae*). Beijing; St. Louis, 1996. P. 39–189.
- International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code)** adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Publ. 2012. (Regnum Vegetabile, 154). A.R.G. Gantner Verlag KG. 240 p.
- Jarvis Ch.** Order out of chaos. Linnean plant names and their types. London, 2007. 1020 p.
- Kovtonyuk N.K.** Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)*. NH, USA. Enfield: Science Publishers, 2006. V. 11. P. 37–56.
- Kuznezov N., Busch N., Fomin A., Fedoseev M.** II. Delectus Planrarum Exsiccatarum quas anno 1899 permutationi offert Hortus Botanicus Universitatis Jurjevensis // Acta Horti Bot. Univ. Jurjev, 1899. No. 2. S. 51.
- Linnaeus C.** Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. V. 1. 564 p.
- Nabavi S.M., Nabavi S.F., Setzer W.N., Alinezhad H., Zare M., Naqinezhad A.** Interaction of Different Extracts of *Primula heterochroma* Stapf. with Red Blood Cell Membrane Lipids and Proteins: Antioxidant and Antihemolytic Effects // J. Diet Suppl. 2012. V. 9, No. 4. P. 285–292.
- Pax F.** Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula* // Bot. Jahrb. Syst. 1889. Bd. 10. S. 75–241.
- Pax F.** *Primula* L. / H.G.A. Engler (Ed.). Das Pflanzenreich. Bd. IV, H. 237. Berlin, 1905. S. 16–160.
- Richards J.** *Primula*. Illustrated by B. Edwards. Portland, 1993. 300 p.
- Richards J.** *Primula*. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, 2003. 348 p.
- Ruprecht F.J.** Bemerkungen über die Caucasischen Primeln // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1863. T. 6. S. 218–238.
- Schott H.** Die Sippen der österreichischen Primeln. Wien, 1851. 14 S.
- Schwarz O.** Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Primula* // Wissen Zeitschrift Friedrich Schiller-Universität Jena, Mathematik-Naturwissen Reiche. 1968. Bd. 17, H. 3. S. 307–332.
- Valentine D.H., Kress A.** *Primula* // Flora Europaea. 1972. V. 3. Cambridge Univ. Press. P. 15–20.
- Valentine D.H., Lamond J.** The taxonomy and nomenclature of *Primula amoena* // Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. 1978. V. 36, No. 1. P. 39–42.
- Wendelbo P.** Studies in *Primulaceae* III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology // Arb. Univ. Bergen. Mat. Nat. 1961. Ser. 7. P. 1–15.
- Wendelbo P.** *Primula* // K.H. Rechinger. Flora Iranica. 1965. No. 9/31.3. P. 1–12.