

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОСОБЕЙ И ПРОДУКТИВНОСТЬ *PLANTAGO MAXIMA* (PLANTAGINACEAE) НА ЮГЕ СИБИРИ (РЕСПУБЛИКА ХАКАСИЯ)

© 2023 г. А. В. Пименов¹ *, С. П. Ефремов¹, Т. С. Седельникова¹

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

*e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 08.11.2022 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 07.04.2023 г.

Представлены результаты изучения фитоценотической приуроченности, морфологических особенностей и продуктивности подорожника наибольшего (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.) в типичных пойменных ландшафтах юга Сибири. Объектами исследования послужили ценопопуляции *P. maxima*, произрастающие на естественных и мелиорированных участках долины р. Белый Июс в Ширинском и Орджоникидзевском р-нах Республики Хакасия. Продуктивность *P. maxima* в контрастных экологических условиях в сообществах со значимым долевым участием вида составляет 8.2 ± 0.58 ц/га воздушно-сухой и 7.7 ± 0.54 ц/га – абсолютно-сухой надземной массы. Долевое участие *P. maxima* в общей фитомассе варьирует от 5 до 15% в мезофитных ассоциациях с высоким видовым разнообразием на хорошо дренированных почвах и от 40 до 80% в ксерофитных ассоциациях, приуроченных к буграм с песчаным, песчано-щебнистым или галечно-песчаным субстратами. У экземпляров *P. maxima* в более влажных условиях произрастания увеличиваются размеры и вариабельность вегетативных органов, а в более сухих местопроизрастаниях, напротив, возрастают размеры и изменчивость генеративных структур.

Ключевые слова: *Plantago maxima*, травянистые ассоциации, морфологические параметры, продуктивность, Южная Сибирь

DOI: 10.31857/S0033994623020097, **EDN:** ZNLCRE

Подорожник наибольший (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.) – евроазиатский вид, ареал которого простирается от Средней Европы до Западного Китая; приурочен, главным образом, к солонцеватым, заболоченным и остепненным лугам, долинам рек [1]. Являясь доминантом и содоминантом травянистых ассоциаций пойменных ландшафтов, *P. maxima* выполняет значимые фитоценотические функции, имеет лекарственное значение: листья применяются в народной медицине в качестве ранозаживляющего, детоксицирующего, противовоспалительного и мочегонного средства, для лечения заболеваний ЖКТ и верхних дыхательных путей [2]. В результате исследований биологически активных веществ *P. maxima* выявлены уникальные комплексы полифенольных соединений и иридоидов [3–5]. Высокое содержание дубильных веществ, локализованных большей частью в паренхимной обкладке проводящих пучков листа, позволяет отнести исследуемый вид к группе танидиеносных растений [6, 7]. При культивировании *P. maxima* отличается холодостойкостью, засухоустойчивостью и высокими декоративными качествами [8].

Мозаичный ареал *P. maxima* и высокая антропогенная уязвимость местообитаний определяют его редкость, а в отдельных регионах и охраняемый статус [9]. В отличие от рудеральных и синантропных видов рода *Plantago* L. (*P. major* L., *P. lanceolata* L. и др.), исследования морфологии и продуктивности *P. maxima* крайне немногочисленны и связаны, главным образом, с периферийными популяциями на западной и северной границах ареала [8, 10, 11]. В Южной Сибири, где сохранились крупные популяции *P. maxima*, биоэкологические исследования вида до настоящего времени не проводились. В связи с этим целью настоящей работы являлось изучение фитоценологических, морфологических особенностей и продуктивности *P. maxima* в ценопопуляциях типичных пойменных ландшафтов юга Сибири на территории Республики Хакасия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собрали в июле 2016 г. на естественных и мелиорированных участках поймы р. Белый Июс в Ширинском и



Рис. 1. Карта района исследований ценопопуляций *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. (в пределах эллиптического контура) на участках поймы р. Белый Июс в Ширинском и Орджоникидзевском районах Республики Хакасия.

Fig. 1. Map of *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. cenopopulations study area (within the elliptic contour) in the floodplain of the Bely Iyus River in the Shirinsky and Ordzhonikidzevsky districts of the Republic of Khakassia.

Орджоникидзевском р-нах Республики Хакасия (см. рис. 1). На исследуемой территории в 1970-х гг. были осуществлены работы по выравниванию поверхности почвы и прокладке ирригационных каналов. В результате сформировался ландшафт с высоко мозаичным эдафическим фоном, где наблюдается большое разнообразие травянистых ассоциаций, существенно различающихся между собой по видовому составу и продуктивности. На отдельных участках низкой поймы присутствуют деревья и кустарники: одиночные экземпляры *Populus laurifolia* Ledeb., куртины *Salix rosmarinifolia* L. и *S. pentandra* L. Ценопопуляции *Plantago maxima* вносят значительный вклад в структуру и продуктивность ряда луговых и кустарниковых ассоциаций.

В методическом отношении работу проводили в 3-х направлениях:

1. Анализ видового разнообразия и продуктивности ассоциаций, в состав которых входит *P. maxima*. При обследовании территории маршрутно-полевым методом использовали результаты ранее проведенных в изучаемом регионе исследований, известные методики геоботанических описаний [12–15]. Работы по определению урожайности травостоев проводили укосным мето-

дом (на 3-х площадках размером 1×1 м в каждой из анализированных ассоциаций). Взвешивание осуществлялось непосредственно после укоса (сырая фитомасса), а также после дифференциации по видам и высушивания (воздушно- и абсолютно-сухая фитомасса). Номенклатура сосудистых растений приведена по С.К. Черепанову [16].

2. Изучение ценопопуляционного аспекта индивидуальной морфологической изменчивости особей *P. maxima*. В 3-х ассоциациях с контрастным эдафическим фоном отбирали по 13 растений методом случайной выборки. В камеральных условиях у этих растений определяли 9 морфометрических показателей: количество листьев на одно растение; длина листовой пластинки, см; ширина листовой пластинки, см; число жилок листовой пластинки; количество генеративных побегов у одного растения; длина стебля генеративного побега, см; длина соцветия (колоса), см; площадь поверхности одного листа, см^2 ; площадь листовой поверхности всего растения, см^2 .

3. Оценка региональной специфичности в морфологии и продуктивности *P. maxima*. На площади в несколько гектаров, включающей различные ассоциации, были выкопаны и целиком высушены до воздушно-сухого состояния 35 расте-

ний с типичным для каждой из ассоциаций габитусом. В камеральных условиях у них были исследованы 12 морфометрических и весовых показателей: диаметр шейки корня, см; количество прикорневых розеток в одном растении; количество листьев у одного растения; количество генеративных побегов у одного растения; длина стеблевой части генеративного побега, см; длина соцветия (колоса), см; диаметр соцветия (колоса), см; надземная масса всего растения, г; масса листовых черешков одного растения, г; масса листовых пластинок одного растения, г; масса стеблевой части генеративных побегов одного растения, г; масса соцветий (колосьев) одного растения, г.

Взвешивание растительных образцов проводили на электронных весах MW-II Series. Первичные данные обработаны статистически [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое разнообразие и продуктивность ассоциаций, в состав которых входит Plantago maxima. На обследованной территории поймы р. Белый Июс *P. maxima* встречается в следующих ассоциациях:

1) Щавелево-разнотравная, включающая *Rumex pseudonatronatus* (Borbas) Borbas ex Murb., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Agrostis gigantea* (Roth) Jir., *Allium schoenoprasum* L., *Artemisia laciniata* Willd., *Ranunculus propinquus* С.А. Mey., *Plantago maxima*, *Plantago media* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L., *Potentilla anserina* L., *Vicia cracca* L., *Galium boreale* L., *Galium verum* L., *Poa pratensis* L., *Juncus gerardii* Loisel., *Lysimachia vulgaris* L., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Tragopogon orientalis* L. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 100%, число ярусов – 4 (максимальная высота растений – 1–1.2 м, минимальная – 12–15 см), продуктивность 517 ± 38.2 г/м² воздушно-сухой массы.

2) Луково-разнотравная, включающая *Allium schoenoprasum*, *Allium anisopodium* Ledeb., *Sanguisorba officinalis*, *Achillea impatiens* L., *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria*, *Rumex pseudonatronatus*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Plantago major* L., *Plantago maxima*, *Artemisia laciniata*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Galium verum*, *Ranunculus propinquus*, *Lysimachia vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Agropyron cristatum*, *Iris lactea* Pall., *Cirsium esculentum* (Sev.) С.А. Mey. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 100%, число ярусов – 3 (максимальная высота растений – 1 м, минимальная – 20–30 см), продуктивность 476 ± 29.3 г/м² воздушно-сухой массы.

3) Лабазниково-разнотравная, включающая *Filipendula ulmaria*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Plantago maxima*, *Allium schoenoprasum*, *Galium boreale*, *Galium verum*, *Rumex pseudonatronatus*, *Sanguisorba*

officinalis, *Thalictrum simplex* L., *Lythrum virgatum* L., *Potentilla anserina*, *Ranunculus propinquus*, *Vicia cracca*, *Bromopsis inermis*, *Agrostis gigantea*, *Equisetum pratense*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Achillea impatiens*. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 100%, число ярусов – 4 (максимальная высота растений – 1.4 м, минимальная – 10–15 см), продуктивность 564 ± 38.8 г/м² воздушно-сухой массы.

4) Красоднево-луковая, включающая *Allium schoenoprasum*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla anserina*, *Plantago major*, *Trifolium lupinaster* L., *Plantago maxima*, *Thalictrum minus* L., *Galium boreale*, *Galium verum*, *Vicia cracca*. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 100%, число ярусов – 3 (максимальная высота растений – 70–80 см, минимальная – 15–20 см), продуктивность 386 ± 26.4 г/м² воздушно-сухой массы.

5) Щавелево-подорожниковая, включающая *Plantago maxima*, *Rumex pseudonatronatus*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Achillea impatiens*, *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia laciniata*, *Allium schoenoprasum*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Scabiosa ochroleuca* L. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 90%, число ярусов – 2 (максимальная высота растений – 50–60 см, минимальная – 10–15 см), продуктивность 194 ± 12.6 г/м² воздушно-сухой массы.

5) Настоящеподмаренниковая, включающая *Galium verum*, *Plantago maxima*, *Rumex pseudonatronatus*, *Anthemis tinctoria* L., *Artemisia laciniata*, *Geranium pratense* L., *Achillea impatiens*, *Galium boreale*, *Equisetum pratense*. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 90%, число ярусов – 2 (максимальная высота растений – 60–70 см, минимальная – 15–20 см), продуктивность 172 ± 18.2 г/м² воздушно-сухой массы.

6) Термопсисовая, включающая *Thermopsis lanceolata*, *Vicia cracca*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Plantago maxima*, *Artemisia laciniata*, *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd., *Ranunculus propinquus*, *Geranium pratense*, *Galium verum*, *Trifolium lupinaster*, *Dianthus superbus* L., *Rumex thyrsoflorus* Fingerh. Характеристики ассоциации: общее проективное покрытие 90%, число ярусов – 2 (максимальная высота растений – 50–60 см, минимальная – 15–20 см), продуктивность 156 ± 23.1 г/м² воздушно-сухой массы.

Долевое участие *Plantago maxima* составляет 5–15% общей фитомассы в мезофитных ассоциациях (щавелево-разнотравной, луково-разнотравной, лабазниково-разнотравной, красоднево-луковой) с высоким видовым разнообразием, распространённых на хорошо дренированных почвах с интенсивно гумусированным супесчано-суглинистым корнеобитаемым слоем глубиной 2–25 см. В более ксерофитных условиях произрастания,

Таблица 1. Изменчивость морфометрических характеристик *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. в ценопопуляциях экологически контрастных ассоциаций**Table 1.** Variability of morphometric characteristics of *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. in coenopopulations of contrasting ecotopes

Характеристики Characteristics	Щавелево- подорожниковая ассоциация Sorrel–plantain association			Настоящеподмаренниковая ассоциация Yellow bedstraw association			Луково-разнотравная ассоциация Onion–forb association		
	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>C_v</i> , %	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>C_v</i> , %	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>C_v</i> , %
Количество листьев у одного растения, шт. Number of leaves per plant, pcs.	13	6.0 ± 0.64	38.5	13	6.6 ± 1.05	57.3	13	4.0 ± 0.62	56.0
Длина листовой пла- стинки, см Length of leaf blade, cm	78	11.4 ± 0.25	19.2	86	15.0 ± 0.44	27.5	53	14.8 ± 0.62	30.3
Ширина листовой пла- стинки, см Width of leaf blade, cm	78	6.3 ± 0.22	31.4	86	8.3 ± 0.31	34.8	53	7.7 ± 0.41	39.2
Число жилок листовой пластинки, шт. Number of leaf blade veins, pcs.	78	9.1 ± 0.17	16.1	86	10.8 ± 0.16	13.4	53	9.7 ± 0.17	12.5
Количество генеративных побегов у одного расте- ния, шт. Number of generative shoots per plant, pcs	13	2.3 ± 0.38	60.0	13	2.4 ± 0.38	57.9	13	1.1 ± 0.08	25.4
Длина стеблевой части генеративного побега, см Length of the generative shoot stalk, cm	30	45.0 ± 1.05	12.8	31	59.4 ± 1.20	11.3	14	57.8 ± 1.82	11.8
Длина соцветия (колоса), см Length of the inflorescence (spike), cm	30	7.5 ± 0.32	23.6	31	8.7 ± 0.29	18.4	14	7.5 ± 0.26	12.9
Площадь поверхности одного листа, см ² Single leaf blade area, cm ²	78	52.6 ± 2.73	45.8	86	83.1 ± 4.86	53.9	53	82.2 ± 6.37	55.9
Площадь листовой поверхности всего расте- ния, см ² Total leaf area per plant, cm ²	13	315.9 ± 36.10	41.2	13	550.8 ± 77.46	50.7	13	319.0 ± 46.90	53.0

Примечание: *n* – объем выборки, шт.; *M* – среднее значение; *m* – ошибка среднего значения; *C_v*, % – коэффициент вариации.
Note: *n* – sample size, pcs.; *M* – mean; *m* – error of mean; *C_v*, % – coefficient of variation.

приуроченных к буграм с песчаным, песчано-щебнистым или галечно-песчаным субстратами и корнеобитаемым слоем глубиной до 30–35 см (настоящеподмаренниковая и термописовая ассоциации) участие *Plantago maxima* возрастает до 40–50% и достигает максимальных величин (до

80%) на отдельных участках щавелево-подорожниковой ассоциации. В целом в районе исследований в сообществах со значимым долевым участием *P. maxima* его продуктивность составляет 82 ± 5.8 г/м² воздушно-сухой массы и 77 ± 5.4 г/м² – абсолютно-сухой массы.

Таблица 2. Достоверность различий (значения парного *t*-критерия Стьюдента) между различными ценопопуляциями *Plantago maxima* Juss. ex Jacq.

Table 2. Significance of difference (paired Student's *t*-test) between *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. cenopopulations

Характеристики Characteristics	Сравниваемые ценопопуляции Compared cenopopulations		
	I/II	I/III	II/III
Количество листьев у одного растения, шт. Number of leaves per plant, pcs.	0.69	3.17*	3.02*
Длина листовой пластинки, см Length of leaf blade, cm	6.89*	5.78*	0.27
Ширина листовой пластинки, см Width of leaf blade, cm	5.12*	3.21*	1.16
Число жилок листовой пластинки, шт. Number of leaf blade veins, pcs.	7.46*	2.46*	4.63*
Количество генеративных побегов у одного растения, шт. Number of generative shoots per plant, pcs	0.26	4.35*	4.68*
Длина стеблевой части генеративного побега, см Length of the generative shoot stalk, cm	9.00*	6.48*	0.74
Длина соцветия (колоса), см Length of the inflorescence (spike), cm	2.78*	0.00	2.59*
Площадь поверхности одного листа, см ² Single leaf blade area, cm ²	5.35*	4.80*	0.11
Площадь листовой поверхности всего растения, см ² Total leaf area per plant, cm ²	3.89*	0.07	3.62*

Примечание: I – щавелево-подорожниковая, II – настоящеподмаренниковая, III – луково-разнотравная ассоциации. * – отмечены значения, соответствующие достоверному уровню различий при $p = 0.95$.

Note: I – sorrel–plantain, II – yellow bedstraw, III – onion–forb associations. * – values of statistically significant difference at $p = 0.95$.

Ценопопуляционный аспект индивидуальной морфологической изменчивости Plantago maxima. Анализ изменчивости морфометрических характеристик *P. maxima* проводился на примере 3-х экотопически контрастных ассоциаций: луково-разнотравной, настоящеподмаренниковой и щавелево-подорожниковой, условно квалифицируемых соответственно как мезофитная, мезо-ксерофитная и ксерофитная (табл. 1). Интерпретация различий морфологической изменчивости в указанных выборках осуществлялась на основании значений парного *t*-критерия Стьюдента (табл. 2).

Установлено, что более высокий уровень изменчивости количества, линейных размеров и площади листьев *P. maxima* наблюдается в наиболее увлажненной – луково-разнотравной ассоциации. Обратная тенденция наблюдается в отношении генеративных органов. Изменчивость количества генеративных побегов, длины стеблевой части генеративных побегов и колосьев выше в более ксерофитных условиях произрастания: в настоящеподмаренниковой и особенно – в щавелево-подорожниковой ассоциациях. Таким образом, в исследованном районе у *P. maxima* при повыше-

нии увлажнения увеличивается изменчивость вегетативных органов, а при ксерофитизации, напротив – генеративных.

Выявлены существенные различия по количеству листьев у *P. maxima* в луково-разнотравной ассоциации (минимальное значение) и в двух других более ксерофитных ассоциациях, в которых долевое участие этого вида выше. Вместе с тем минимальные размеры листьев *P. maxima* (длина, ширина и площадь поверхности одного листа) характерны для одной из ксерофитных ассоциаций – щавелево-подорожниковой, где плотность группировок *P. maxima* максимальна в сравнении с другими ассоциациями (15–20 растений на 1 м²). Максимальная листовая поверхность всего растения отмечается в настоящеподмаренниковой ассоциации с шахматно-мозаичным типом пространственной структуры ценопопуляции *P. maxima* (3–5 растений на 1 м²) и выраженной ксерофитностью условий местообитания, определяющей низкий уровень конкуренции со стороны мезофитных видов трав, доминирующих в сопредельных более увлажненных экотопах. Примечательно в связи с этим, что в эдафически максимально контрастных ассоциациях – щаве-

Таблица 3. Изменчивость морфологии и продуктивности *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. с типичным для района исследований габитусом
Table 3. Variability in morphology and productivity of *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. with habit typical for the study area

Характеристики Characteristics	Статистические показатели Statistical indicators		
	$M \pm m$	lim	$C_V, \%$
Диаметр шейки корня*, см Root collar diameter*, cm	2.5 ± 0.16	1.5–6.0	37.6
Количество прикорневых розеток в одном растении*, шт. Number of basal rosettes per plant*, pcs.	1.5 ± 0.13	1.0–4.0	52.0
Количество листьев у одного растения*, шт. Number of leaves per plant*, pcs.	11.0 ± 0.88	5.0–28.0	47.3
Количество генеративных побегов у одного растения*, шт. Number of generative shoots per plant*, pcs.	4.2 ± 0.44	1.0–12.0	61.5
Длина стеблевой части генеративного побега**, см Length of the generative shoot stalk**, cm	60.8 ± 0.89	33–86	17.7
Длина соцветия (колоса)***, см Length of the inflorescence (spike)***, cm	11.4 ± 0.25	4–23	26.9
Диаметр соцветия (колоса)***, см Inflorescence (spike) diameter**, cm	1.0 ± 0.01	0.6–1.3	7.1
Масса листовых черешков у одного растения*, г Total leaf petiole weight per plant*, g	5.1 ± 0.31	2.1–11.6	36.2
Масса листовых пластинок у одного растения*, г Total leaf weight per plant*, g	13.4 ± 0.88	6.6–32.8	38.3
Масса стеблевой части генеративных побегов у одного растения*, г Total generative shoot stalk weight per plant*, g	8.7 ± 0.93	2.5–28.4	63.7
Масса соцветий (колосьев) у одного растения*, г Total inflorescences (spikes) weight per plant*, g	5.6 ± 0.76	1.1–22.8	79.9
Надземная фитомасса всего растения*, г Above-ground phytomass per plant*, g	33.0 ± 2.52	17.4–79.8	44.5

Примечание: * – выборка 35 шт.; ** – выборка 146 шт.; M – среднее значение; m – ошибка среднего значения; lim – минимальное и максимальное значение; $C_V, \%$ – коэффициент вариации.
 Note: * – sample of 35 pcs.; ** – sample 146 pcs.; M – mean; m – error of mean; lim – the minimum and maximum value; $C_V, \%$ – coefficient of variation.

лево-подорожниковой и луково-разнотравной с соответственно моно- и поливидовым вариантами пространственной структуры загущенного типа, площадь листовой поверхности у растений подорожника практически не отличалась.

По параметрам генеративных структур *P. maxima* в исследованных ассоциациях также имеются определенные различия. Так, длина стеблевой части генеративного побега, аналогично с размерами листьев, значительно больше в настоящеподмаренниковой и луково-разнотравной ассоциациях по сравнению с щавелево-подорожниковой. Количество генеративных побегов у одного растения является максимальным в ксерофитных ассоциациях – настоящеподмаренниковой и щавелево-подорожниковой, двукратно превышая соответствующее значение в мезофитной луково-разно-

травной ассоциации. Длина соцветия (колоса) максимальна в наиболее ксерофитной – настоящеподмаренниковой ассоциации.

Региональная специфичность в морфологии и продуктивности Plantago maxima.

Выявленные в результате настоящего исследования особенности морфологии и продуктивности *P. maxima* в типичных для вида экотопах юга Сибири (табл. 3) в целом соответствуют значениям, указанным в таксономических и региональных сводках [1, 8, 10, 11, 15]. Вместе с тем проведенное нами морфометрическое исследование свидетельствует, что для большинства включенных в анализ признаков характерна высокая изменчивость. Исключением являются два метрических показателя генеративных органов – диаметр соцветия и длина стеблевой части генеративного

побега, отличающихся соответственно низкой ($C_V = 7.1\%$) и средней ($C_V = 17.7\%$) изменчивостью. При этом наиболее высокая изменчивость также характерна для параметров генеративных органов – количества генеративных побегов ($C_V = 61.5\%$), варьирующего от 1 до 12 шт. и, очевидно, ассоциированных с ним весовых показателей – массы стеблевой части генеративных побегов ($C_V = 63.7\%$) и массы соцветий ($C_V = 79.9\%$). Доля генеративных органов в надземной фитомассе растения составляет $\approx 43\%$, в т. ч. $\approx 25\%$ приходится на стеблевую часть генеративных побегов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В типичных для юга Сибири пойменных ландшафтах на естественных и мелиорированных участках долины р. Белый Июс в Ширинском и Орджоникидзевском р-нах Республики Хакасия определена продуктивность ценопопуляций подорожника наибольшего (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.), составляющая для ассоциаций со значимым участием вида 8.2 ± 0.58 ц/га воздушно-сухой и 7.7 ± 0.54 ц/га – абсолютно-сухой надзем-

ной массы. В мезофитных фитоценозах с высоким видовым разнообразием на хорошо дренированных почвах доля участия *P. maxima* составляет 5–15% от общей фитомассы. В растительных сообществах более ксерофитных условий произрастания, приуроченных к буграм с песчаным, песчано-щебнистым или галечно-песчаным субстратами, участие подорожника наибольшего возрастает до 40–50% (максимально до 80%) от общей фитомассы. В ценопопуляциях *P. maxima*, произрастающих на хорошо увлажненных участках, повышаются размеры и возрастает изменчивость вегетативных органов растений. В ксерофитных условиях растения в ценопопуляциях *P. maxima*, напротив, характеризуются большими размерами и более высокой изменчивостью генеративных органов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ СО РАН по теме “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири” № FWES-2021-0009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. – Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. 2007–2023. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/28588.html>
2. Махлаюк В.П. 1992. Лекарственные растения в народной медицине. М. 478 с.
3. Tinkov A.A., Nemereshina O.N., Popova E.V., Polyakova V.S., Gritsenko V.A., Nikonorov A.A. 2014. *Plantago maxima* leaves extract inhibits adipogenic action of a high-fat diet in female Wistar rats. – Eur. J. Nutr. 53(3): 831–842. <https://doi.org/10.1007/s00394-013-0587-6>
4. Немерешина О.Н., Никоноров А.А., Тиньков А.А., Малкова Т.Л. 2016. Исследование химического состава надземной части *Plantago maxima* методом газовой хроматографии с масс-селективной детекцией. – Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 6: 44–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=26486631>
5. Ma L.L., Wang L.L., Zhang Y.F., Jiang X.F., Zhu X.L., Pan K., Wan C.X., Zhou Z.B. 2019. A new chlorine-containing iridoid glycoside from *Plantago maxima*. – Nat. Prod. Res. 35(9): 1491–1496. <https://doi.org/10.1080/14786419.2019.1655410>
6. Машковский М.Д. 2008. Лекарственные средства. М. 1206 с.
7. Немерешина О.Н., Гусев Н.Ф., Филиппова А.В. 2019. Локализация дубильных веществ в растениях сем. Plantaginaceae Juss. степной зоны Оренбуржья. – Изв. Оренбургского государственного аграрного университета. 76(2): 87–89.
8. Дедюхина О.Н. 2008. Особенности семенного размножения и начальные этапы онтогенеза подорожника наибольшего (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.) при интродукции в Ботаническом саду Удмуртского государственного университета. – Вестник Удмуртского университета. 2: 125–130.
9. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы. 2001. Ижевск. 290 с.
10. Tzonev R., Karakiev T. 2007. *Plantago maxima* (Plantaginaceae): a relict species new for the Bulgarian flora. – Phytologia Balcanica. 13(3): 347–350.
11. Kovács Z., Barabás S., Höhn M. 2018. Germination study of the giant plantain (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.). – Botanikai Közlemények. 105(2): 243–252. (In Hungarian) <https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2018.105.2.243>
12. Полевая геоботаника. 1972. Л. 336 с.
13. Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М. 384 с.
14. Растительный покров Хакасии. 1976. Новосибирск. 423 с.
15. Определитель растений юга Красноярского края. 1979. Новосибирск. 638 с.
16. Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
17. Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной ботанике. М. 296 с.

Individual Morphometric Characters and Productivity of *Plantago maxima* (Plantaginaceae) in the South Siberia (Republic of Khakassia)

A. V. Pimenov^{a, *}, S. P. Efremov^a, T. S. Sedel'nikova^a

^aFederal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS, Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

*e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

Abstract—Phytocoenotic and morphological features, as well as the productivity of the giant plantain (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.) in typical floodplain landscapes of southern Siberia were studied. The cenopopulations of *P. maxima* growing in natural and reclaimed areas of the Bely Iyus River valley in the Shirinsky and Ordzhonikidzevsky districts of the Republic of Khakassia were assessed. Under contrasting environmental conditions, in associations with significant share of *P. maxima* its productivity was $8.2 \pm 0.58 \text{ kg} \times 10^2/\text{ha}$ of air-dry, and $7.7 \pm 0.54 \text{ kg} \times 10^2/\text{ha}$ of oven dry aboveground phytomass. *P. maxima* share of the total phytomass varies from 5 to 15% in mesophytic associations with high species diversity on well-drained soils, and from 40 to 80% in xerophytic associations confined to mounds with sandy, sandy-gravelly or pebbly sandy soils. In *P. maxima*, the size and variability of vegetative organs increase in plants growing in more moist environments, while in drier habitats, the generative structures increase in the size and variability.

Keywords: *Plantago maxima*, Southern Siberia, herbaceous associations, cenopopulations, morphological variability, productivity

ACKNOWLEDGMENTS

The research was funded by the state assignment of FRC KSC SB RAS: “Functional-dynamic indication of the biodiversity of Siberian forests” (№ FWES-2021-0009).

REFERENCES

1. *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. — In: Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide. 2007–2023. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/28588.html>
2. Makhlayuk V.P. 1992. [Medicinal plants in folk medicine]. Moscow. 478 p. (In Russian)
3. Tinkov A.A., Nemereshina O.N., Popova E.V., Polyakova V.S., Gritsenko V.A., Nikonorov A.A. 2014. *Plantago maxima* leaves extract inhibits adipogenic action of a high-fat diet in female Wistar rats. — Eur. J. Nutr. 53(3): 831–842. <https://doi.org/10.1007/s00394-013-0587-6>
4. Nemerishina O.N., Nikonorov A.A., Tinkov A.A., Malkova T.L. 2016. Study of the chemical composition of the aerial parts of *Plantago maxima* by gas chromatography mass spectrometry. — Problems of Biological, Medical and Pharmaceutical Chemistry. 6: 44–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=26486631> (In Russian)
5. Ma L.L., Wang L.L., Zhang Y.F., Jiang X.F., Zhu X.L., Pan K., Wan C.X., Zhou Z.B. 2019. A new chlorine-containing iridoid glycoside from *Plantago maxima*. — Nat. Prod. Res. 35(9): 1491–1496. <https://doi.org/10.1080/14786419.2019.1655410>
6. Mashkovskiy M.D. 2008. [Medicinal products]. Moscow. 1206 p. (In Russian)
7. Nemereshina O.N., Gusev N.F., Filippova A.V. 2019. [Localization of tannins in plants of Plantaginaceae Juss. family in steppe zone of the Orenburg region]. — Izvestia Orenburg State Agrarian University. 76(2): 87–89. <https://elibrary.ru/item.asp?id=38195036> (In Russian)
8. Dedyukhina O.N. 2008. Peculiarities of seed propagation and the initial ontogenesis stages of plantain (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.) during introduction in the Botanic Garden of the Udmurt State University. — Vestnik Udmurtsko Universiteta. 2: 125–130. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22534238> (In Russian)
9. [Red Book of the Udmurt Republic: Vascular plants, lichens, fungi]. 2001. Izhevsk. 290 p. (In Russian)
10. Tzonev R., Karakiev T. 2007. *Plantago maxima* (Plantaginaceae): a relict species new for the Bulgarian flora. — Phytologia Balcanica. 13(3): 347–350.
11. Kovács Z., Barabás S., Höhn M. 2018. Germination study of the giant plantain (*Plantago maxima* Juss. ex Jacq.). — Botanikai Közlemények. 105(2): 243–252. (In Hungarian) <https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2018.105.2.243>
12. [Field geobotany]. 1972. Leningrad. 336 p. (In Russian)
13. Voronov A.G. 1973. [Geobotany]. Moscow. 384 p. (In Russian)
14. [Vegetation cover of Khakassia]. 1976. Novosibirsk. 423 p. (In Russian)
15. [Key to plants of the southern part of the Krasnoyarsk Territory]. 1979. Novosibirsk. 638 p. (In Russian)
16. Cherepanov S.K. 1995. [Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)]. St. Petersburg. 990 p. (In Russian)
17. Zaytsev G.N. 1990. [Mathematics in experimental botany]. Moscow. 296 p. (In Russian)