

УДК 582.757.2

Д.В. Гельтман

D.V. Geltman

## МОЛОЧАИ (*EUPHORBIA* L., EUPHORBIACEAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА В ЗЕРКАЛЕ НОВОЙ СИСТЕМЫ РОДА

### SPURGES (*EUPHORBIA* L., EUPHORBIACEAE) OF EAST EUROPE AND THE CAUCASUS IN THE MIRROR OF NEW SYSTEM OF THE GENUS

**Аннотация.** Разделение рода *Euphorbia* L. на подроды и секции недавно существенно пересмотрено на основании молекулярно-филогенетических данных. В работе приводится система рода для Восточной Европы и Кавказа с учетом этих изменений. Виды, распространенные на этой территории, относятся к под родам *Esula* Pers. (93 вида) и *Chamaesyce* Raf. (10 видов). В под роде *Esula* из 21 выделенной секции на исследуемой территории представлены 16.

**Ключевые слова:** *Euphorbia*, систематика, Восточная Европа, Кавказ.

**Summary.** The separation of the genus *Euphorbia* L. on subgenera and sections recently has been significantly revised on the ground of molecular-phylogenetic data. The paper contains the revised system of the genus for East Europe and the Caucasus given with these changes. Species occurring in the studied area belong to subgen. *Esula* Pers. (93 species) and *Chamaesyce* Raf. (10 species). In subgen. *Esula* 16 sections of 21 totally recognized are known in East Europe and the Caucasus.

**Key words:** *Euphorbia*, taxonomy, East Europe, Caucasus.

Род *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) – один из крупнейших родов цветковых растений. В последнее время систематика и география его представителей активно изучаются в различных ботанических учреждениях мира. Особенно интенсивно этот процесс происходил в 2007–2012 гг. в рамках международного проекта под руководством Р.Е. Berry (Университет Мичигана, США) по программе «Global Biodiversity Inventory» при поддержке Национального фонда научных исследований США.

С начала XXI в. род *Euphorbia* исследуется с помощью молекулярно-филогенетических методов. В первой значительной работе в этом направлении (Steinmann, Porter, 2002) на основании исследования ядерных (ITS) и хлоропластных (*ndhF*) маркеров было показано, что все виды, имеющие циагий (род *Euphorbia* в широком смысле), монофилетичны, но распадаются на 4 клады (А, В, С, D), которые лишь частично соответствуют традиционным представлениям о разделении рода *Euphorbia* на подроды или выделению близких к нему родов. Bruyns et al. (2006) подтвердили концепцию 4 клад и формально соотнесли их с 4 под родами: *Rhizanthium* (Boiss.) Wheeler (клада А), *Esula* Pers. (клада В), *Euphorbia* (клада С) и *Chamaesyce* Raf. (клада

D). Недавно, однако, выяснилось, что приоритетным названием для первого под рода является *Athymalus* Neck. ex Rchb. (Riina et al., 2013).

Концепция 4 клад-под родов получила подтверждение в ряде других работ (Bruyns et al., 2011; Park, Jansen, 2007; Zimmerman et al., 2010), причем оказалось, что клада В (под род *Esula*) является сестринской по отношению к остальным. Для получения общей картины молекулярной филогении рода было предпринято исследование с применением 10 маркеров (Horn et al., 2012), которое дало тот же результат. В настоящее время среди большинства исследователей рода *Euphorbia* концепция 4 под родов является общепринятой.

В рамках упомянутого выше проекта были сформированы рабочие группы по молекулярно-филогенетическому исследованию каждого из под родов, результаты работы трех из них опубликованы (Dorsey et al., 2013; Riina et al., 2013; Yang et al., 2012). Автор этих строк и его аспирант А.А. Крюков, ранее опубликовавшие результаты исследований видов под рода *Esula* по ядерным (ITS) маркерам (Крюков и др., 2010), приняли активное участие в работе группы по этому под роду, к которому относится большинство молочаев Евразии. В целом

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2; 197376, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: geltman@mail.ru

Russian Academy of Sciences, Komarov Botanical Institute, Prof. Popova, 2; 197376, St. Petersburg, Russia

Поступило в редакцию 17.05.2013 г.  
Принято к публикации 17.06.2013 г.

Submitted 17.05.2013  
Accepted 17.06.2013

результаты молекулярно-филогенетических исследований довольно существенно изменили внутривидовую систематику рода – как границы подвидов, так и объем секций.

Недавно мною были опубликованы обработки семейства Euphorbiaceae для «Конспекта флоры Восточной Европы» (Гельтман, 2012а) и «Конспекта флоры Кавказа» (Гельтман, 2012б), в которых приводятся достаточно детальные данные о распространении видов на территориях исследуемых регионов. Однако, поскольку ко времени выхода этих работ результаты пересмотра системы рода *Euphorbia* еще не были опубликованы, в них был принят ее прежний вариант, основанный на морфологическом подходе.

Цель данной работы – привести систему рода *Euphorbia* для Восточной Европы и Кавказа в соответствие с новыми данными. Ниже приводятся детальная синонимика и морфологические описания подвидов и секций (согласно Riina et al. (2013) и Dorsey et al. (2013)), для каждой секции перечислены виды (в алфавитном порядке), распространенные на территории Восточной Европы (в пределах бывшего СССР) и Кавказа, даны сведения об общей численности видов в секции и их распространении, необходимые примечания. В синонимике отдельно приведены гетеротипные и гомотипные синонимы, для обозначения вторых использован знак ≡, принятый для этих целей в англоязычных таксономических публикациях.

Gen. *Euphorbia* L.

Subg. 1. *Esula* Pers.

1806, Syn. Pl. 2: 14. ≡ *Esula* (Pers.) Haw. 1812, Syn. Pl. Succ.: 153. ≡ *Tithymalus* sect. *Esula* (Pers.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 166. ≡ *Euphorbia* subg. *Keraselma* Neck. ex Rchb. 1828, Consp. Regn. Veg. 1: 194. ≡ *Keraselma* (Neck. ex Rchb.) Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 116. ≡ *Tithymalus* subg. *Keraselma* (Neck. ex Rchb.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 118. – Тип: *Euphorbia esula* L.

Одно- или многолетние травянистые растения, иногда кустарники, небольшие деревья или «карандашевидные» суккуленты без колючек. Стебли (или годичные побеги у деревьев и кустарников) на верхушке обычно заканчиваются ложным зонтиком (ложным плейохазием), образованным лучами общего соцветия, несущими циатии. Стеблевые листья обычно очередные, редко супротивные, без прилистников. Циатии актиноморфные, с 4 или 5 эллиптическими, трапещевидными или полулунными нектарниками

(иногда их до 9 или менее 4, но большая часть циатиев имеет обычное число нектарников), без придатков или с 2 или большим числом булавовидных, пальчатых, рожковидных, но не лепестковидных придатков. Коробочка от яйцевидной до сферической, цилиндрическая, гладкая или с выростами или бородавками, голая или волосистая. Семена гладкие или различным образом орнаментированные, обычно с карункулой различной формы и размера, иногда без нее.

Около 480 видов, распространенных главным образом в Евразии, а также в Африке, на Мадагаскаре, в Северной, Центральной и Южной Америке, на о-вах Реюньон, Ява и Самоа, в Новой Зеландии.

В основу новой системы подрода *Esula* (Riina et al., 2013) положен анализ филогенетических деревьев, построенных на основании изучения ядерных (ITS) и хлоропластных (ndhF) маркеров. Она содержит 21 секцию, из которых 16 встречаются в Восточной Европе и на Кавказе. Эта система лишь частично соответствует принятой в отечественной таксономии системе Я.И. Проханова (1949, 1964) и ее позднейшим модификациям (Гельтман, 1996, 2007; Байков, 2007). Основные различия связаны с полифилетическим происхождением однолетников и, следовательно, иным подходом к объему секций, первоначально выделенных главным образом по этому признаку.

Sect. 1. *Lathyris* Dumort. 1827, Fl. Belg.: 87. ≡ *Tithymalus* subg. *Epurga* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 56. ≡ *Euphorbia* sect. *Epurga* (Prokh.) Prokh. 1949, во Фл. СССР 14: 479, nom. superfl. ≡ *E.* subsect. *Decussatae* Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15, 2: 99. ≡ *E.* sect. *Decussatae* (Boiss.) Hurus. 1940, J. Jap. Bot. 16, 6: 339. 1940, nom. superfl. – Тип: *E. lathyris* L.

Однолетние травянистые растения. Стеблевые листья супротивные, перекрестнопарные, линейно-ланцетовидные, цельнокрайные, жилкование перистое, ясное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, полулунные, с 2 закругленными, булавовидными придатками; мужские цветки без брактеолей. Коробочки не вскрывающиеся, почти сферические, с губчатым перикарпом, гладкие. Семена яйцевидные, слегка сетчато-морщинистые, черноватые, с карункулой.

*E. lathyris* L.

Секция включает единственный вид – *E. lathyris* L. На территории Восточной Европы и Кавказа он известен только в культуре, иногда

дичает. Родина точно не установлена, с одинаковой вероятностью в качестве таковой рассматриваются Восточная Азия и Средиземноморье; вслед за человеком распространился во многих умеренных и субтропических регионах. Проханов (1949: 480) отмечал, что в Восточной Азии этот вид может быть найден и в диком состоянии. Возможно, возник в культуре, так как ранее культивировался как масличное растение.

*Euphorbia lathyris* – единственный вид в подроде, имеющий супротивные перекрестнопарные листья и нескрывающиеся плоды с губчатым перикарпом. Отсутствие брактеолей у мужских цветков (Khan, 1964) сближает его с видами секции *Myrsinitae* (Boiss.) Lojac.

Sect. 2. **Lagascae** Lázaro, 1896, Comp. Fl. Españ. 2: 282. – Тип: *E. lagascae* Spreng.

= *Euphorbia* subsect. *Phymatospermae* Geltman, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 107. – Тип: *E. phymatosperma* Boiss. et Gaill.

Однолетние травянистые растения без опушения. Стеблевые листья очередные, от линейных до продолговато-эллиптических, цельнокрайные, жилкование перистое, выраженное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, очень мелкие, узкоэллиптические, цельнокрайные, без придатков. Коробочки от яйцевидных до почти конических, гладкие, голые. Семена от почти цилиндрических до яйцевидных, от слегка сжатых до четырехгранных, гладкие, слегка бугорчато-морщинистые или продолговато-бороздчатые, черноватые, с карункулой.

*E. hyrcana* Grossh.

3 вида, распространенные на Канарских островах, фрагментами в Средиземноморье и западной части Иранского нагорья. *Euphorbia hyrcana* очень близок к *E. phymatosperma*.

Sect. 3. **Helioscopia** Dumort. 1827, Fl. Belg.: 87. ≡ *Galarrhoeus* Haw. 1812, Syn. Pl. Succ.: 143, “*Galarhoeus*”. ≡ *Tithymalus* sect. *Galarrhoeus* (Haw.) Klotzsch et Garcke, Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin (Phys. Abh.) 1860 (1859): 17, nom. superfl. ≡ *Euphorbia* subsect. *Galarrhoeus* (Haw.) Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15(2): 173, “*Galarrahaei*” ≡ *Tithymalus* sect. *Pseudokeraselma* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии 119, nom. superfl. – Лектотип (обозначен для *Galarrhoeus* – Wheeler, 1943: 492): *E. helioscopia* L. (≡ *G. helioscopius* (L.) Haw.).

= *Tithymalus* subg. *Tulocarpa* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 115 ≡ *T.* sect. *Tulocarpa* (Raf.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 94. ≡ *Euphor-*

*bia* sect. *Tulocarpa* (Raf.) Prokh. 1949, Фл. СССР 14: 345. – Тип: *E. palustris* L.

= *Euphorbia* sect. *Chamaebuxus* Lázaro, 1896, Comp. Fl. Españ. 2: 282. – Тип: *E. chamaebuxus* Bern. (= *E. pyrenaica* Jord.).

= *Tithymalus* sect. *Microsphaerae* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 117, “*Microsphaera*”. – Тип: *T. microsphaerus* (Boiss.) Klotzsch et Garcke (≡ *E. microsphaera* Boiss.).

Одно- и многолетние травянистые растения, полукустарники, иногда кустарники и небольшие деревья, голые или опушенные. Стеблевые листья очередные, яйцевидные, продолговатые, обратноланцетовидные, линейноланцетовидные, обратнойцевилные, по крайней мере в верхней части пильчатые, зубчатые или городчатые, иногда цельнокрайные; жилкование перистое, хорошо выраженное. Листочков оберточка 2–4, свободные. Нектарников 4 или 5, эллиптические, цельнокрайные, без придатков. Коробочки от 3-дольчатых до почти сферических, обычно бородавчатые или с довольно длинными выростами, иногда гладкие, волосистые или голые. Семена от яйцевидных до почти сферических, обычно гладкие, иногда сетчатые или бугорчатые, коричневые или черные, обычно блестящие, чаще всего с карункулой.

*E. angulata* Jacq., *E. ardonensis* Galushko, *E. aristata* Schmalh., *E. carniolica* Jacq., *E. carpatica* Wol., *E. condylocarpa* M. Bieb., *E. coniosperma* Boiss. et Buhse, *E. czerepanovii* Geltman, *E. djimilensis* Boiss., *E. dulcis* L., *E. epithymoides* L., *E. eriophora* Boiss., *E. eugeniae* Prokh., *E. helioscopia* L., *E. hierosolymitana* Boiss., *E. hirsuta* L., *E. illirica* Lam., *E. macrocarpa* Boiss. et Buhse, *E. microsphaera* Boiss., *E. orientalis* L., *E. palustris* L., *E. platyphyllos* L., *E. procera* M. Bieb., *E. rhabdotosperma* Radcl.-Sm., *E. scripta* Somm. et Lev., *E. semivillosa* (Prokh.) Kryl., *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik, *E. soongarica* Boiss., *E. squamosa* Willd., *E. stricta* L., *E. tauricola* Prokh., *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyár., *E. wittmannii* Boiss.

Около 140 видов, распространенных главным образом в Евразии и Северной Африке от Атлантического побережья до Японии, несколько видов в Восточной Африке, Макаронезии, Северной и Южной Америке. Самая большая по численности видов секция подрода *Esula*.

Молекулярно-филогенетические данные в целом подтвердили концепцию секции, которой придерживался Проханов (1949, 1964). Несколько неожиданным оказалось то, что в нее вошли два макаронезийских древесных вида (*E.*

*mellifera* Aiton и *E. stygiana* H.C. Watson), однако более детальное изучение их морфологии показало, что дело было просто в инерции мышления систематиков. Выделение однолетников в отдельную секцию (Байков, 2007; Гельтман, 1996; Клоков, 1956) не нашло подтверждения. Также пока не удалось на основании молекулярно-филогенетических данных выделить подсекции в пределах этой большой и разнообразной секции; впрочем, убедительно это не было сделано и на основании морфологических признаков.

Sect. 4. **Myrsiniteae** (Boiss.) Lojac. 1907, Fl. Sicula 2, 2: 345. ≡ *E.* subsect. *Myrsiniteae* Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15, 2: 173. ≡ *Murtekias* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 116. ≡ *Tithymalus* Gaertn. subg. *Murtekias* (Raf.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 206. ≡ *Euphorbia* sect. *Murtekias* (Raf.) Prokh. 1949, во Фл. СССР 14: 391, nom. superfl. – Тип: *E. myrsinites* L. (≡ *M. myrsinites* (L.) Raf.).

Обычно много-, реже – однолетние травянистые растения, нередко с мелким сосочковидным опушением. Стеблевые листья очередные, продолговато-ланцетовидные, почти полукруглые, яйцевидные или обратнойцевидные, редко – линейные, цельнокрайные или зубчатые, более или менее мясистые, обычно полусуккулентные, жилкование неясное, пальчатое. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, продолговато-эллиптические, цельнокрайные, с двумя булавовидными или лопатковидными придатками либо по краю с многочисленными пальцевидными выростами (у большей части видов), или с двумя рожковидными придатками (у *E. aleppica* и *E. normannii*); мужские цветки без брактеолей. Коробочки яйцевидно-конические или почти округлые, гладкие или слегка зернистые, голые. Семена яйцевидно-четырёхгранные, гладкие, бороздчатые или слегка бугорчатые, сероватые, с карункулой (быстро опадающей у *E. aleppica*).

*E. aleppica* L., *E. armena* Prokh., *E. marschalliana* Boiss., *E. myrsinites* L., *E. normannii* Schmalh. ex Lipsky, *E. rigida* M. Bieb.

15–16 видов, распространенных в Средиземноморье, на Кавказе, Иранском нагорье, юге Средней Азии.

Большую часть видов этой секции составляют многолетники с мясистыми («полусуккулентными») листьями, довольно сходные морфологически. Неожиданностью, привнесенной использованием молекулярных методов, оказалось отнесение к ней также и однолетников *E. aleppica* и *E. normannii*. Единственным общим

признаком у всех видов секции можно считать отсутствие брактеолей у мужских цветков. По-видимому, секция представляет собой весьма древнюю группу, в которой сейчас сохранились очень специализированные представители, а промежуточные группы вымерли. В обобщающей статье по подроду *Esula* (Riina et al., 2013) *E. normannii* был отнесен к секции *Arvales* (Geltman) Geltman на основании морфологических данных, хотя имевшиеся молекулярные данные давали основания относить его к секции *Myrsiniteae*; тем не менее, имелись сомнения в достоверности материала. Проведение дополнительного анализа (Гельтман, Крюков, неопубл.) показало, что этот вид действительно следует относить к секции *Myrsiniteae*.

Sect. 5. **Pithyusa** (Raf.) Lázaro, 1896, Comp. Fl. Españ. 2: 282. ≡ *Tithymalus* subg. *Pithyusa* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 116, “*Pythiusa*”. ≡ *T.* sect. *Pithyusa* (Raf.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 82, “*Pythiusa*”. – Тип: *E. pithyusa* L.

= *Tithymalus* sect. *Conicocarpus* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 155, “*Conicocarpus*”. ≡ *Euphorbia* subsect. *Conicocarpaceae* (Prokh.) Prokh. 1949, во Фл. СССР, 14: 392. ≡ *E.* sect. *Conicocarpaceae* (Prokh.) Frajman, 2011, Molec. Phyl. Evol. 61: 421. – Лектотип (Wheeler, 1943: 490): *E. humilis* Ledeb.

= *Tithymalus* sect. *Cymatospermum* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии 151. ≡ *Euphorbia* sect. *Cymatospermum* (Prokh.) Prokh. 1949, Фл. СССР, 14: 459. – Тип: *E. falcata* L.

Многолетние, значительно реже – однолетние травянистые растения, иногда со стеблем, древеснеющим в основании, обычно голые, реже опушенные, нередко опушение из мелких сосочков. Стеблевые листья очередные, линейные, продолговатые, эллиптические или яйцевидные, обычно цельнокрайные, иногда по краю хрящевато-пильчатые, жилкование пальчатое, неясное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, эллиптические, трапециевидно-эллиптические, почковидные или полулунные, цельнокрайные, с рожковидными придатками или без них. Коробочки б.м. конические, закругленные, гладкие, иногда мелкобугорчатые, голые или волосистые. Семена яйцевидные, продолговатые или эллипсоидальные, на поперечном срезе обычно более или менее четырехгранные, гладкие или ямчатые, иногда поперечно бороздчатые, сероватые, с карункулой.

*E. erythrodon* Boiss. et Heldr., *E. falcata* L., *E. glareosa* Pall. ex M. Bieb., *E. ×goldei* Prokh., *E.*

*macroclada* Boiss., *E. panjutinii* Grossh., *E. panonica* Host, *E. petrophila* C.A. Mey., *E. segueriana* Neck., *E. smirnovii* Geltman, *E. stepposa* Zoz ex Prokh.

Около 50 видов, распространенных в основном в Средиземноморье, на Иранском нагорье, в горных районах Средней Азии, несколько видов в степной зоне Евразии и горных районах Восточной Азии.

В секции преобладают многолетники, однако молекулярные данные выявили принадлежность к ней и двух однолетников (*E. falcata* и *E. gaillardotii* Boiss. et Blanche), географическое распространение которых вполне соответствует общему ареалу секции.

Sect. 6. ***Sclerocyathium*** (Prokh.) Prokh. 1949, во Фл. СССР, 14: 336. ≡ *Sclerocyathium* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 30. – Тип: *S. popovii* Prokh. (≡ *Euphorbia sclerocyathium* Korovin et Popov).

= *Euphorbia* subsect. *Tibeticae* Prokh. 1949, во Фл. СССР 14: 737. – Тип: *E. tibetica* Boiss.

Много-, реже однолетние травянистые растения без опушения. Стеблевые листья супротивные, продолговатые, овальные или эллиптические, пильчатые или цельнокрайные, жилкование обычно неясное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 5, эллиптические или продолговатые, без придатков. Коробочки от яйцевидных до конических, обычно гладкие, редко слегка бородавчатые, голые. Семена яйцевидные, гладкие, сероватые, иногда пятнистые, с карункулой.

*E. grossheimii* (Prokh.) Prokh.

9 видов, распространенных в Юго-Западной, Средней и Центральной Азии.

Типовой вид секции, *E. sclerocyathium*, выделялся в особый род (Проханов, 1933), затем – в монотипную секцию подрода *Esula* (Проханов, 1949, 1964); мною этот вид был отнесен к особой подсекции секции *Paralias* (Гельтман, 2007). Только молекулярно-филогенетические данные правильно показали его родство с группой видов, ранее относимой Прохановым (1949) к подсекции *Tibeticae* секции *Chylogala*.

Sect. 7. ***Chylogala*** (Fourr.) Prokh. 1949, во Фл. СССР, 14: 384. ≡ *Chylogala* Fourr. 1869, Ann. Soc. Linn. Lyon, ser. 2, 17: 150. ≡ *Euphorbia* subsect. *Carunculares* Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15(2): 111. ≡ *Tithymalus* subg. *Chylogala* (Fourr.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 57. ≡ *Euphorbia* sect. *Carunculares* (Boiss.) Tutin, 1968,

Feddes Repert. 79: 55, nom. superfl. – Лектотип (Wheeler, 1943: 492): *E. serrata* L.

Многолетние травянистые растения без опушения. Стеблевые листья очередные, от линейных и продолговатых до яйцевидных, по краю пильчатые или цельнокрайные, жилкование обычно неясное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, реже 2, 3 или 5, продолговатые, полулунные, эллиптические или полуокруглые, цельнокрайные, обычно с 2 или большим числом рожковидных придатков, либо без них. Коробочки усеченно-конические или яйцевидные, гладкие или слегка шероховатые, голые. Семена почти цилиндрические, гладкие, сероватые, с обычно крупной карункулой, близкой к размерам собственно семени.

*E. heteradena* Jaub. et Spach.

4 вида, распространенных в Средиземноморье, на Аравийском п-ове, в Юго-Западной и Средней Азии.

Sect. 8. ***Szovitsiae*** Geltman, 2013, Taxon, 62 (2): 335. – Тип: *E. szovitsii* Fisch. et C.A. Mey.

Однолетние травянистые растения без опушения. Стеблевые листья обычно очередные, только самые нижние иногда супротивные, линейно-лопчатые, цельнокрайные, жилкование неясное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4 или 5, полулунные, цельнокрайные, с 2 короткими рожковидными придатками. Коробочки почти яйцевидные, гладкие, голые, обычно ребристые или мелкоточечные по дорзальной поверхности. Семена продолговатые, на поперечном срезе четырехгранные, по граням неправильно поперечно бороздчатые или точечные, беловатые, с карункулой.

*E. szovitsii* Fisch. et C.A. Mey.

Секция включает единственный вид, распространенный на Кавказе, в Малой Азии, на Иранском нагорье, юге Средней Азии.

Молекулярные данные показывают несомненную изолированность этого вида, который на филогенетических деревьях, построенных с использованием различных маркеров, занимает разное положение. Обычно такие факты свидетельствуют о гибридном происхождении.

Sect. 9. ***Patellares*** (Prokh.) Frajman, 2011, Mol. Phyl. Evol. 61: 422. ≡ *E.* subsect. *Patellares* Prokh. 1949, во Фл. СССР, 14: 743. – Тип: *E. amygdaloides* L.

Многолетние травянистые растения, иногда одревесневающие в основании, голые или опушенные. Стеблевые листья очередные,

от линейных до эллиптических и яйцевидных, цельнокрайные, иногда в основании стебля сближены в ложную розетку, жилкование перистое, обычно ясно выраженное. Листочков оберточка 2, хотя бы частично попарно сросшиеся основаниями. Нектарников 4, полулунные, серповидные или трапециевидные, цельнокрайные, с 2 рожковидными придатками. Коробочки яйцевидные, глубоко трехдольчатые, гладкие или несколько шероховатые, голые или опушенные. Семена яйцевидные, продолговатые или почти шаровидные, гладкие, сероватые, с карункулой.

*E. amygdaloides* L., *E. glaberrima* K. Koch, *E. macroceras* Fisch. et C.A. Mey., *E. oblongifolia* (K. Koch) K. Koch.

Около 15 видов, распространенных в Средиземноморье, горах Средней Европы, на Балканском п-ове, в Малой Азии, на Кавказе и западе Иранского нагорья.

Проханов (1949) и Radcliffe-Smith (1982) включали эту группу видов в секцию *Esula* в ранге подсекции, но молекулярные данные не подтвердили такое сближение. Очень ясно морфологически очерченная группа, выделяющаяся в первую очередь попарно сросшимися листочками оберточка. Один из немногих примеров, когда молекулярные данные подтвердили самостоятельность внутриродовой таксономической группы точно в том же объеме, что и на основании морфологического подхода.

Sect. 10. ***Herpetorrhizae*** (Prokh.) Prokh. 1949, во Фл. СССР, 14: 456, "*Herpetorrhiza*". ≡ *Tithymalus* sect. *Herpetorrhizi* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 56, 142, "*Herpetorrhiza*". – Тип: *T. herpetorrhizus* Prokh. (= *E. aucheri* Boiss.).

= *Euphorbia* sect. *Oppositifoliae* (Boiss.) Baikov, 2007, Молоч. Сев. Азии: 114. ≡ *Tithymalus* sect. *Oppositifolii* (Boiss.) Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии: 122, "*Oppositifolium*". ≡ *Euphorbia* subsect. *Oppositifoliae* Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15, 2: 99. – Лектотип (Wheeler, 1943: 492): *E. inderiensis* Kar. et Kir.

Одно- и многолетние травянистые растения, голые или опушенные. Стеблевые листья очередные (самые нижние) и супротивные, от линейных до полукруглых или лопатчатых, цельнокрайные или мелкопильчатые, жилкование неясное. Листочков оберточка 2, обычно свободные, изредка частично попарно сросшиеся основаниями. Нектарников 4, трапециевидные, полулунные или эллиптические, цельнокрайные, с рожковидными придатками или без них.

Коробочки яйцевидные, гладкие, голые. Семена продолговатые, четырех- или шестигранные на поперечном срезе, продолговато-бороздчатые или морщинистые, неправильно ямчато-морщинистые или точечные, коричневатые, с карункулой или без нее.

*E. aserbajdzhanica* Bordz.

12 видов, распространенных преимущественно в Юго-Западной, Средней и Центральной Азии, а также в Гималаях. В пределах секции на основании молекулярно-филогенетических данных выделены подсекции *Aucheriae* Geltman et Pahlevani (2 вида) и *Oppositifoliae* Boiss. (10 видов); *E. aserbajdzhanica* относится ко второй.

Sect. 11. ***Pachycladae*** (Boiss.) Tutin, 1968, Feddes Repert. 79: 54. ≡ *E.* subsect. *Pachycladae* Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15, 2: 107. – Лектотип (Wheeler, 1943: 492): *E. dendroides* L.

= *Euphorbia* subsect. *Terracinae* Geltman, 2001, Новости сист. высш. раст. 33: 155. – Тип: *E. terracina* L.

Многолетние травянистые растения или полусуккулентные древовидные кустарники до 3 м выс., без опушения; у кустарников окончания веточек красноватые, реже сероватые (лишенные хлорофилла). Стеблевые листья очередные, различной формы, по краю пильчатые или цельнокрайные, жилкование перистое, с хорошо выраженной главной жилкой. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, цельнокрайные, с рожковидными придатками или без них. Коробочки почти шаровидные, ясно бороздчатые, гладкие или слегка точечные по дорзальной части долей, голые. Семена эллипсоидальные или заметно сжатые с боков, гладкие, сероватые, с карункулой.

*E. terracina* L.

Помимо многолетника *E. terracina*, секция включает *E. dendroides* L., являющийся кустарником или даже небольшим деревом. Оба вида распространены в Средиземноморье, имеют одно и то же основное хромосомное число, но заметно различаются по морфологии. Тем не менее, и ядерные, и хлоропластные маркеры показывают большое филогенетическое сходство этих видов.

Sect. 12. ***Exiguae*** (Geltman) Riina et Molerio, 2013, Taxon, 62 (2): 337. ≡ *E.* subsect. *Exiguae* Geltman, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 101. – Тип: *E. exigua* L.

Одно-, редко многолетние травянистые растения без опушения. Стеблевые листья оче-

редные, обычно линейно-эллиптические или линейно-клиновидные, очень разнообразные по форме верхней части, мелкопильчатые или цельнокрайные, жилкование перистое, хорошо выражена только главная жилка. Листочков оберточки 2, свободные. Нектарников 4 или 5, полукруглые или эллиптические, цельнокрайные, с 2 тонкими рожковидными придатками. Коробочки яйцевидные, продолговато-яйцевидные до почти шаровидных, гладкие или мелкобугорчатые по дорзальной поверхности долей. Семена яйцевидные, продолговато-яйцевидные до эллипсоидальных, килеватые на дорзальной стороне, на поперечном срезе почти четырехугольные или округлые, на поверхности бугорчатые или червеобразно-бороздчатые, сероватые или коричневые, с карункулой или без нее.

*E. exigua* L.

5 видов, распространенных в Южной и Центральной Европе, Северной Африке, Макаронезии, Южной Азии, на о-ве Маврикий, Коморских о-вах, Мадагаскаре. Преимущественно средиземноморские растения, появление в ряде районов может быть связано с деятельностью человека.

Секция выделена на основании филогенетического анализа, проведенного с использованием ITS-маркера, а также ряда морфологических признаков. Однако при использовании хлоропластного маркера (*ndhF*) и комплексном анализе виды секции занимают несколько иное положение на филогенетическом дереве.

Sect. 13. *Paralias* Dumort. 1827, Fl. Belg.: 87. ≡ *Tithymalus* subg. *Paralias* (Dumort.) Raf. 1838, Fl. Tellur.: 115. ≡ *Euphorbia* subg. *Paralias* (Dumort.) Prokh. 1949, Фл. СССР, 14: 308. – Тип: *E. paralias* L.

= *Allobia* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 116. – Тип: *A. portlandica* (L.) Raf. (≡ *E. portlandica* L.).

Много-, дву- и однолетние травянистые растения, иногда древеснеющие в основании стебля, без опушения. Стеблевые листья очередные, продолговато-линейные, обратноланцетовидные, обычно черепитчато расположенные, цельнокрайные, иногда полусуккулентные, жилкование обычно неясное, но главная жилка иногда хорошо выражена. Нектарников 4 (редко 5), полулунные, трапециевидные или эллиптические, цельнокрайные или зубчатые, с 2 заостренными рожковидными придатками. Коробочки сжато-шаровидные, конические или цилиндрические, обычно несколько морщинистые или бугорчатые, иногда гладкие, голые. Семена яйцевидные, обычно почти четырехугольные на

поперечном срезе, от сетчато-ямчатых по почти гладких, сероватые, с карункулой.

*E. ledebourii* Boiss., *E. paralias* L., *E. taurinensis* All.

12 видов, распространенных в Средиземноморье, на Балканах, Кавказе, в Крыму, Макаронезии, а также по побережью Карибского моря (*E. trichotoma* Kunth); приурочены в основном к песчаным морским берегам, хотя некоторые распространяются довольно далеко от побережья.

Состав этой секции радикально пересмотрен по сравнению с вариантом системы, основанном на морфологическом подходе.

Sect. 14. *Tithymalus* (Gaertn.) Roep. 1828, in Duby, Bot. Gall., ed. 2: 412. ≡ *Tithymalus* Gaertn., Fruct. Sem. Pl. 2: 115 (1790), nom. cons. ≡ *Euphorbia* sect. *Peplus* Lázaro, 1896, Comp. Fl. Españ. 2: 282. – Тип: *E. peplus* L. (≡ *T. peplus* (L.) Gaertn.).

Одно- и многолетние травянистые растения или полукустарники, с опушением или без него. Стеблевые листья очередные, от округлых до линейно-ланцетовидных или лопатчатых, цельнокрайные или иногда пильчатые, жилкование перистое, обычно неясное, но с хорошо выраженной главной жилкой. Листочков оберточки 2, свободные или частично попарно сросшиеся. Нектарников 4, от продолговатых по полулунным, цельнокрайные, зубчатые или пильчатые, обычно с 2 рожковидными придатками. Коробочки от шаровидных до продолговато-яйцевидных, обычно гладкие или иногда слегка мелкоточечные, голые или опушенные, доли по краю закругленные или крылатые. Семена от продолговатых до почти яйцевидных, точечные, бороздчатые, ямчатые, беловатые, серые, коричневые или пятнистые, с карнукулой.

*E. peplus* L.

35 видов, распространенных преимущественно в Новом Свете (Канада, США, Мексика, Центральная Америка, о-в Гаити). Семь видов являются аборигенными для Старого Света и встречаются от Восточного Средиземноморья до запада Иранского нагорья и Аравийского полуострова. Сорный *E. peplus*, по-видимому, также происходит из Средиземноморья, но сейчас распространен практически повсеместно.

Sect. 15. *Arvales* (Geltman) Geltman, 2013, Taxon, 62 (2): 339. ≡ *E.* subsect. *Arvales* Geltman, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 102. – Тип: *E. arvalis* Boiss. et Heldr.

Однолетние растения без опушения. Стеблевые листья очередные, линейные, про-

долговатые, эллиптические или яйцевидные, цельнокрайные или мелкопильчатые, жилкование обычно неясное, хотя главная жилка иногда выражена. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, эллиптические, цельнокрайные, обычно с 2 беловатыми рожковидными придатками. Коробочки полушаровидные или яйцевидные, гладкие, голые. Семена почти цилиндрические до почти яйцевидных, на поперечном срезе четырех- или шестигранные, продолговато-бороздчатые или неправильно точечно-морщинистые, сероватые или беловатые, с карункулой.

*E. arvalis* Boiss. et Heldr., *E. aulacosperma* Boiss.

6 видов, распространенных в Средиземноморье, на Кавказе и в Малой Азии, Канарских о-вах, Иранском нагорье, в Средней Азии до Северного Афганистана и Западного Китая, горных районах Индии.

Sect. 16. *Esula* (Pers.) Dumort. 1827, Fl. Belg.: 87. – *E.* subg. *Esula* Pers. 1806, Syn. Pl. 2: 14. – Тип: *E. esula* L.

= *Euphorbia* sect. *Wentsai* J.S. Ma et C.Y. Wu, 1993, Collect. Bot. (Barcelona), 21: 116. – Тип: *E. yanjinensis* W.T. Wang.

Многолетние травянистые растения, иногда кустарнички, голые или опушенные. Стеблевые листья очередные, от линейных до яйцевидных или эллиптических, цельнокрайные, жилкование перистое, обычно хорошо выраженное. Листочков оберточка 2, свободные. Нектарников 4, полулунные или трапециевидные, цельнокрайные, с 2 рожковидными придатками. Коробочки б.м. яйцевидные, глубоко трехдольчатые, гладкие или слегка мелкоточечные, голые или опушенные. Семена яйцевидные, продолговатые до почти шаровидных, обычно гладкие, иногда ямчатые, сероватые, с карункулой.

*E. agraria* M. Bieb., *E. astrachanica* C.A. Mey. ex Trautv., *E. borodinii* Sambuk, *E. buschiana* Grossh., *E. caesia* Kar. et Kir., *E. cyparissias* L., *E. daghestanica* Geltman, *E. dubovikiae* Oudejans, *E. esula* L., *E. gmelinii* Steud., *E. iberica* Boiss., *E. kaleniczenkoi* Czern., *E. korshinskyi* Geltman, *E. leptocaula* Boiss., *E. lucida* Waldst. et Kit., *E. pseudagraria* P.A. Smirn., *E. rossica* P.A. Smirn., *E. salicifolia* Host, *E. sareptana* Becker, *E. subtilis* (Prokh.) Prokh., *E. tristis* Bess. ex M. Bieb., *E. undulata* M. Bieb., *E. uralensis* Fisch. ex Link, *E. virgata* Waldst. et Kit., *E. ×zhiguliensis* (Prokh.) Prokh.

Около 100 видов, распространенных практически по всей Евразии, а также в Афри-

ке, на Мадагаскаре, о-вах Реюньон, Ява и Самоа, в Новой Зеландии; отдельные виды занесены в Северную Америку и на другие материка.

#### Subg. 2. *Chamaesyce* Raf.

1817, Amer. Monthly Mag. Crit. Rev. 2: 119. – Лектотип (Wheeler, 1939: 59): *E. supina* Raf. (= *E. maculata* L.).

Одно- и многолетние травянистые растения, деревья и кустарники. Апикальный рост стебля либо прекращается на ранних стадиях и боковые ветви ветвятся дихотомически, либо продолжается, тогда на его верхушке формируется терминальный ложный зонтик из лучей общего соцветия или группа циатиев на ножках. Стебли и листья иногда несколько мясистые, но не кактусовидные. Листья очередные или супротивные, с железистыми, линейными, шиловидными или треугольными прилистниками. Циатии актиноморфные или слегка зигоморфные, одиночные или в зонтиковидных общих соцветиях, пазушные или терминальные, с (1) 4–5 (7) нектарниками, часто с лепестковидными, иногда рожковидными или линейными придатками либо без них. Коробочки трехдольчатые, иногда почти шаровидные, голые или опушенные. Семена яйцевидные или продолговатые, на поперечном срезе четырехугольные, реже – треугольные или округлые, гладкие или различным образом орнаментированные, с карункулой или без нее.

560–580 видов, распространенных на всех континентах, но преимущественно в Новом Свете.

Согласно молекулярно-филогенетическим данным (Yang et al., 2012), подрод *Chamaesyce* в его новых границах разделяется на 15 секций и в его входит большая часть видов, ранее относимых к под родам *Agaloma* (Raf.) House и *Poinsettia* (Graham) House.

Sect. 1. *Anisophyllum* Roep. 1828, in Duby, Bot. Gall., ed. 2, 1: 412. ≡ *Anisophyllum* Haw. 1812, Syn. Pl. Succ.: 159, nom. illeg., non Jacq. 1763. ≡ *Chamaesyce* Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 260. ≡ *Euphorbia* subg. *Chamaesyce* (Gray) Caesalp. ex Rchb. 1841, Deut. Bot. Herb.-Buch.: 193, nom. illeg., non Raf. 1817. – Лектотип (Wheeler, 1941: 111): *Euphorbia peplis* L. (≡ *Anisophyllum peplis* (L.) Haw. ≡ *Chamaesyce maritima* Gray, nom. illeg.).

= *Aplarina* Raf. 1838, New Fl. 4: 99. – Лектотип (Wheeler, 1941: 111): *A. prostrata* Raf. (= *E. prostrata* Aiton).

= *Ditritra* Raf. 1838, Sylva Tellur.: 115. – Лектотип (Wheeler, 1943: 464): *D. hirta* (L.) Raf. (≡ *E. hirta* L.).



= *Endoisila* Raf. 1838, Sylva Tellur.: 114. – Тип: *Endoisila myrsinites* Raf. (= *E. myrtillifolia* L.).

= *Xamesike* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 115. – Лектотип (Wheeler, 1943: 476): *X. vulgaris* Raf. (= *E. chamaesyce* L.).

Одно- и многолетние травянистые растения, редко полукустарники и кустарники. Стебель прекращает рост после образования семядольных листьев (очень редко развивается еще несколько узлов) и боковые ветви ветвятся дихотомически; растения распростертые или приподнимающиеся, иногда прямостоячие. Листья супротивные, голые или опушенные, в основании часто ассиметричные, цельнокрайные или пильчатые; прилистники железистые, линейные, шловидные или треугольные. Циабии одиночные в местах разветвлений или собраны в небольшие общие соцветия; нектарников 4, иногда 5–7, придатки лепестковидные, иногда отсутствуют. Коробочки б.м. яйцевидные, трехдольчатые, голые или опушенные. Семена на поперечном срезе обычно четырехугольные, реже – треугольные или округлые, без карункулы.

*E. chamaesyce* L., *E. forsskalii* J. Gay, *E. granulata* Forssk., *E. humifusa* Willd., *E. indica* Lam., *E. maculata* L., *E. nutans* Lag., *E. peplis* L.

Около 370 видов, распространенных на всех континентах, но более обычны в Северной и Южной Америке.

Эта секция более или менее соответствует объему подрода *Chamaesyce* в его традиционном понимании. В ее пределах выделяются подсекции *Acutae* Boiss. и *Hypericifoliae* Boiss., все наши виды относятся ко второй.

Sect. 2. ***Poinsettia*** (Graham) Baill. 1858, Étude Euphorb.: 284. ≡ *Poinsettia* Graham, 1836, Edinburgh New Philos. J. 20: 412. ≡ *Euphorbia* subg. *Poinsettia* (Graham) House, 1924, Bull. New York State Mus. Nat. Hist. 254: 473. – Тип: *Poinsettia pulcherrima* (Willd.) Graham (≡ *Euphorbia pulcherrima* Willd.).

= *Cyathophora* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 117. – Тип: *C. heterophylla* (L.) Raf. (≡ *E. heterophylla* L.).

= *Pleuradena* Raf. 1833, Atlantic J. 1: 182. ≡ *Euphorbia* subg. *Pleuradena* (Raf.) Croizat, 1939, Revista Sudamer. Bot. 6: 10. – Тип: *P. coccinea* Raf. (= *E. pulcherrima* Willd.).

Одно- и многолетние травянистые растения, кустарники или небольшие деревья. Самые первые листья (узлы) супротивные, средние и верхние – очередные, супротивные или мутовча-

тые; пластинки обычно зубчатые, реже цельнокрайные, нередко ясно гетероморфные; прилистники мелкие, железистые, часто незаметные. Число циатиев различно, они собраны в густые терминальные скопления; нектарников 1–5(8), от несколько вогнутых до глубококашевидных, двугубые или округлые, с придатками или без них. Коробочки б. м. яйцевидные, трехдольчатые, голые или опушенные. Семена б. м. продолговатые, обычно усеченные в верхней части, на поперечном срезе четырехугольные или почти округлые, бугорчатые, с карункулой или без нее.

*E. davidii* Subils.

Около 25 видов, естественно распространенных в Новом Свете от Канады до Аргентины. Заносные в ряде районов мира. Некоторые виды – широко распространенные декоративные культурные растения.

По молекулярным данным, секция разделяется на 4 подсекции. *Euphorbia davidii* относится к подсекции *Stormieae* Croizat.

Sect. 3. ***Alectoroctonum*** (Schltdl.) Baill. 1858, Étude Euphorb.: 284. ≡ *Alectoroctonum* Schltdl. 1847, Linnaea, 19: 252. – Лектотип (Wheeler, 1943: 459): *A. scotatum* (Schltdl.) Schltdl.

(≡ *Euphorbia scotatum* Schltdl.).

= *Agaloma* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4: 116. ≡ *Euphorbia* subg. *Agaloma* (Raf.) House, 1924, Bull. New York State Mus. Nat. Hist. 254: 471. – Лектотип (Rafinesque, 1840: 95): *Euphorbia corollata* L. (≡ *Agaloma corollata* (L.) Raf.).

= *Tithymalopsis* Klotzsch et Garcke, 1859, Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1859: 249. ≡ *Euphorbia* sect. *Tithymalopsis* (Klotzsch et Garcke) Boiss. 1862, in DC., Prodr. 15, 2: 9, 66. – Лектотип (Small, 1913: 469): *E. corollata* L. (≡ *Agaloma corollata* (L.) Raf.)

= *Zalitea* Raf. 1838, New Fl. 4: 98. – Тип: *Z. linearis* Raf. (= *E. hexagona* Nutt. ex Spreng.).

= *Euphorbia* sect. *Zygophyllidium* Boiss. 1862, DC. Prodr. 15, 2: 9, 52. ≡ *Zygophyllidium* (Boiss.) Small, 1903, Fl. S.E. U.S.: 714, 1334. – Лектотип (Small, 1913: 468): *Z. hexagonum* (Nutt. ex Spreng.) Small (≡ *E. hexagona* Nutt. ex Spreng.).

Одно- и многолетние травянистые растения, кустарники, реже суккуленты или небольшие деревья. Стебли от прямостоячих до стелющихся и распростертых, обычно заканчивающиеся ложным зонтиком из 2–8 лучей обшего соцветия, иногда без него (в этом случае апикальный рост стебля продолжается). Стеблевые листья супротивные и/или очередные, с железистыми, иногда нитевидными или почти

незаметными прилистниками, пластинки эллиптические, яйцевидные, обратнойцевидные или линейные, обычно цельнокрайные, реже мелкогородчатые. Циатии одиночные или в разветвлениях лучей общего соцветия, листочки обертки и оберточки такой же формы, что и стеблевые листья, нередко заметно меньшего размера, часто по краю с хорошо заметной белой каймой. Нектарников обычно 5 (иногда 2–4, 6), с лепестковидными придатками. Коробочки голые или опушенные. Семена яйцевидные, почти шаровидные, продолговатые, на поперечном срезе от б. м. четырехугольных до закругленных, гладкие

или с выростами, иногда ямчатые, редко с карункой, чаще без нее.

*E. marginata* Pursh.

Около 115 видов, распространенных в Новом Свете от Канады до Аргентины, центр разнообразия в Мексике и Центральной Америке. Некоторые виды культивируются во многих странах мира, иногда дичают.

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 12-04-01735-а) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-7009.2012.4).

## ЛИТЕРАТУРА

- Байков К.С.** Молочай Северной Азии. – Новосибирск: Наука, 2007. – 362 с.
- Гельтман Д.В.** Сем. Euphorbiaceae Juss. – Молочайные // Конспект флоры Восточной Европы. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2012а. – Т. 1. – С. 482–494.
- Гельтман Д.В.** Euphorbiaceae Juss. // Конспект флоры Кавказа. – СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012б. – Т. 3 (2). – С. 494–513.
- Гельтман Д.В.** Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) внетропической Евразии // Новости сист. высш. раст., 2007. – Т. 39. – С. 224–240.
- Гельтман Д.В.** Сем. Euphorbiaceae – Молочайные // Флора Восточной Европы. – СПб.: Мир и семья-95, 1996. – С. 256–287.
- Клоков М.В.** Молочайні – Euphorbiaceae // Флора УРСР. – Київ, 1955. – С. 114–176.
- Крюков А.А., Гельтман Д.В., Мачс Э.М., Родионов А.В.** Филогения видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae) по результатам сравнительного анализа последовательностей района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 6. – С. 801–819.
- Проханов Я.И.** Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости сист. высш. раст., 1964. – Т. [1]. – С. 226–237.
- Проханов Я.И.** Род молочай – *Euphorbia* L. // Флора СССР. – М.-Л., 1949. – Т. 14. – С. 304–495.
- Проханов Я.И.** Систематический обзор молочаев Средней Азии. – М.-Л.: Гос. хим.-тех. изд-во, 1933. – 241 с.
- Bruyns P.V., Maraya R.J., Hedderson T.** A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and *psbA-trnH* sequence data // Taxon, 2006. – Vol. 55, № 2. – P. 397–420.
- Bruyns P.V., Klak C., Hanáček P.** Age and diversity in Old World succulent species of *Euphorbia* (Euphorbiaceae) // Taxon, 2011. – Vol. 60, № 6. – P. 1717–1733.
- Dorsey B.L., Haevermans T., Aubriot X., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P.E.** Phylogenetics, morphological evolution, and classification of *Euphorbia* subgenus *Euphorbia* // Taxon, 2013. – Vol. 62, № 2. – P. 291–315.
- Horn J.W., van Ee B.W., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P.E., Wurdack K.J.** Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) // Mol. Phylogen. Evol., 2012. – Vol. 63, № 2. – P. 305–326.
- Khan M.S.** Taxonomic revision of *Euphorbia* in Turkey // Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh, 1964. – Vol. 25, № 2. – P. 71–161.
- Park K.-R., Jansen R.K.** A phylogeny of *Euphorbieae* subtribe *Euphorbiinae* (Euphorbiaceae) based on molecular data // Journ. Plant Biol., 2007. – Vol. 50, № 6. – P. 644–649.
- Radcliffe-Smith A.** *Euphorbia* L. // Davis P.H. (ed.) Flora of Turkey and the East Aegean Islands. – Edinburgh, 1982. – Vol. 7. – P. 571–630.
- Rafinesque C.S.** Autikon botanikon. – Philadelphia, 1840. – 200 p.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E.** A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Taxon, 2013. – Vol. 62, № 2. – P. 316–342.
- Small J.K.** Euphorbiaceae // Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions. – New York: Charles Scribner's sons, 1913. – Vol. 2. – P. 452–477.
- Steinmann V.W., Porter J.M.** Phylogenetic relationships in Euphorbieae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data // Ann. Missouri Bot. Garden, 2002. – Vol. 89, № 4. – P. 453–490.

**Wheeler L.C.** A miscellany of new world Euphorbiaceae // Contr. Gray Herb., 1939. – № 127. – P. 48–78.

**Wheeler L.C.** The genera of living *Euphorbieae* // Amer. Midland Natur., 1943. – Vol. 30, № 2. – P. 456–503.

**Wheeler L.C.** *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* in Canada and the United States exclusive of Southern Florida // Rhodora, 1941. – Vol. 43. – P. 97–154, 168–205, 223–286, pls. 654–668.

**Yang Y., Riina R., Morawetz J.J., Haevermans T., Aubriot X., Berry P.E.** Molecular phylogenetics and classification of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae) // Taxon, 2012. – Vol. 61, № 4. – P. 764–789.

**Zimmermann N.F.A., Ritz C.M., Hellwig F.H.** Further support for the phylogenetic relationships within *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) from nrITS and *trnL-trnF* IGS sequence data // Pl. Syst. Evol., 2010. – Vol. 286. – P. 39–58.