

**Г. Г. ОГАНЕЗОВА**

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ  
СОСТАВЛЯЮЩИЕ АДАПТИВНОГО  
КОМПЛЕКСА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА  
*POTENTILLA* S. L.**

Адаптация – это всегда комплекс признаков. В ряде случаев одни и те же макро- и микроморфологические признаки могут быть адаптивными для растений с разной экологией – незначительные перестройки обеспечивают их функциональную лабильность. Сравнение видов одного рода, распространенных в разных экологических условиях могут выявить основные признаки, обеспечивающие приспособления к разнообразным условиям среды. В качестве такого объекта выбраны виды рода *Potentilla* (= *Dasiphora*) с разными жизненными формами и экологией, произрастающие в Армении. Выявлены ведущие морфологические признаки, обеспечивающие приспособление растения к среде обитания в процессе вегетации – это структурные особенности листа; защиту точек роста следующих лет вегетации обеспечивают структура прилистников и особенности волосяного покрова растения. Выявленные структуры дополняют адаптивный потенциал жизненной формы вида.

*Potentilla, адаптация, жизненные формы, лист, прилистник, трихомы.*

**Oganezova G. H. The morphological components of the adaptive complex of some species of the genus *Potentilla* s. l.** Adaptation is always a complex of features. In some cases, the same macro- and micromorphological features can be adaptive for plants with different ecology - minor rearrangements ensure their functional lability. Comparison of species of the same genus, widespread in different ecological conditions, can reveal the main features that provide adaptation to a variety of environmental conditions. Species of the genus *Potentilla* (= *Dasiphora*) with different life forms and ecology, growing in Armenia, were selected as such an object. The leading morphological features that ensure the adaptation of the plant to the habitat during the growing season have been revealed – these are the structural features of the leaf; protection of points of growth of the following years of vegeta-

tion is provided by the structure of stipules and peculiarities of the trichomes of the plant. The identified structures complement the adaptive potential of the life form of the species.

*Potentilla, adaptation, life forms, leaf, stipule, trichomes.*

**Օգանեզովա Գ.Հ. *Potentilla* s. l. ցեղի որոշ տեսակների հարմարվողական համալիրի մորֆոլոգիական բաղադրիչները:** Հարմարեցումը միշտ էլ առանձնահատկությունների համալիր է: Որոշ դեպքերում նույն մակրո- և միկրոմորֆոլոգիական հատկությունները կարող են հարմարվել տարբեր էկոլոգիա ունեցող բույսերի համար: Աննշան վերադասավորումները ապահովում են դրանց ֆունկցիոնալ ձևափոխումը: Տարբեր էկոլոգիական պայմաններում տարածված նույն ցեղի տեսակների համեմատությունը կարող է բացահայտել հիմնական հատկությունները, որոնք ապահովում են հարմարվողականություն շրջակա միջավայրի տարբեր պայմաններին: Որպես այդպիսի օբյեկտ ընտրվել են *Potentilla* (= *Dasiphora*) ցեղի տեսակները՝ տարբեր ապրելաձևերով և էկոլոգիայով, որոնք աճում են Հայաստանում: Բացահայտվել են առաջատար մորֆոլոգիական հատկանիշները, որոնք վեգետացիոն սեզոնի ընթացքում ապահովում են բույսի հարմարեցումը բնակավայրին, սրանք տերևի կառուցվածքային առանձնահատկություններն են: Հաջորդ տարիների աճման կենտրոնների պահպանությունը և պաշտպանությունն ապահովում են տերևակիցների և բույսի մազանման առանձնահատկությունները: Բացահայտված կառույցները լրացնում են տեսակների կյանքի ձևի հարմարվողական ներուժը:

*Potentilla, հարմարվողականություն, կյանքի ձևեր, տերև, տերևակից, տրիխոմներ:*

Адаптации живого, как явление и процесс, давно привлекают внимание исследователей. Существует огромная литература, посвященная этому вопросу для представителей флоры и фауны. Изначально в качестве адаптивных признаков рассматривались макро-, микроморфологические признаки, физиология живого. В настоящее время известно, что адаптация – сложное явление, которое регулируется на генетическом уровне и

является частью эволюционного процесса (Оганезова, 2003). При этом у каждого вида и рода адаптация имеет свою специфику, что отражается на экологической амплитуде таксонов.

Адаптация – это всегда комплекс признаков. В ряде случаев одни и те же структурные признаки могут быть адаптивными для растений с разной экологией – незначительные перестройки обеспечивают их функциональную лабильность (Оганезова, 2009, 2018; Оганезова, Аревшатян, 2009). Сравнение видов одного рода, распространенных в разных экологических условиях, могут выявить основные признаки, обеспечивающие приспособления к разнообразным условиям среды.

В качестве модельного объекта выбраны виды рода *Potentilla*, произрастающие в Армении. Преимущество рода заключается в том, что он широко распространен по всей Армении, его виды произрастают почти по всей высоте рельефа страны, от сухих до по настоящему гумидных местообитаний, в разных типах растительных сообществ, представлены вариантами жизненных форм многолетних трав и одним кустарником (*Dasiphora*=*Potentilla*).

На Кавказе распространены примерно 53 вида рода, включая *Dasiphora*=*Potentilla* (Гроссгейм, 1952), в Армении по Ан. А. Федорову (1958) – 29 видов. Н. С. Ханджян приводит (рукопись «Определителя флоры Армении») 28 видов – в последних двух работах *Dasiphora* признана самостоятельным родом.

В качестве объектов отобраны следующие виды. *P. reptans* L. – многолетняя корневищная трава со стелющимися и приподнимающимися побегами. Она обычна для влажных местообитаний, распространяется до среднего горного пояса. *P. recta* L. – трава с мощным многоглавым корневищем, прикрытым остатками прилистников, несет прямостоячие, развитые надземные побеги. Встречается от нижнего до верхнего пояса, в сухих местах, среди кустарников, в лесах. *P. gelida* С. А. Меу. – типичный обитатель альпийских лужаек, ковров, осыпей щебня, морен. На мой взгляд это почти полукустарник – его подземная часть представлена стержневым многоглавым корнем, переходящим в основания побегов, скученных в виде дернови-

нок<sup>1</sup>. Такое описание дает С. В. Юзепчук (1941, с. 199). Надземная часть представлена густо ветвящимися побегами. *P. porphyrantha* Juz. – высокогорный вид, обычен для 2750-3500 м н. у. м. По Г. М. Файвуш и А. С. Алексанян (2016) он относится к видам, характерным для альпийских скал вулканических нагорий Центральной Армении, хорошо развивается и на почве. Розеточное растение с каудексом. На гербарных сборах возрастных растений отмечено разветвление от каудекса с формированием отдельной розетки. Кроме розетки листьев надземная часть представлена однолетними цветоносными побегами. Вид занесен в оба издания Красной Книги Армении (Габриэлян, 1990; Tamanyan & al., 2010). Кроме Армении встречается в Нахичеване, Северо-Западном Иране среди гор хребта Эльбурс, где поднимается до высоты 4371 м. (Khatamsaz, 1993; Noorozi & al., 2008, 2011). *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – кустарник высотой от 50 до 150 см. Предпочитает открытые, достаточно увлажненные местообитания, в горах поднимается до верхнего горного пояса. Поскольку его родовой статус является спорным, с другой стороны, это единственный таксон из близких к лапчаткам, с кустарниковой жизненной формой, его включение в состав изучаемой группы видов считаю необходимым. Таким образом, жизненные формы изученных видов охватывают почти все их многообразие, характерное не только для видов из Армении, но для рода вообще (Моторыкина, 2015 б).

Род *Potentilla* – широкоареальный. Его виды (более 300) заселяют умеренные и арктические зоны северного полушария, в южной части ареала рода особенно много видов приурочены к горной местности (Гроссгейм, 1952). Р. В. Камелин (1969) считает, что горы Центральной (sensu Арманд и др., 1956) и Средней Азии являются возможными очагами происхождения большей группы розоцветных, близких к *Potentilla*. По Камелину, *Dasiphora* – древняя группа, которая первоначально развивалась в условиях леса. Ее ксерофитизация и криофитизация происходила относительно недавно. Перестройка исходной субтропической лесной флоры шла различными

<sup>1</sup> В ряде случаев определение жизненной формы в этой группе родства сложно, поскольку есть переходные и переменные формы (Баранов, Степанова, 2003).

ми путями под влиянием различных факторов. На равнинах Евразии перестройки происходили в сторону бореализации под влиянием похолодания. В Древнем Средиземноморье же перестройка шла под влиянием количества влаги, инсоляции – ксерофилизация флор или в отношении видов – ксероморфогенез. Шла адаптация не только к изменениям климата, но и к быстро меняющимся эдафическим факторам, потому процесс шел очень энергично. При этом Средняя Азия поставляла виды на южное побережье Тетиса, а Центральная Азия – на его северное побережье. Но часть видов этой группы были еще мало разошедшимися – это ядро высокогорных флор Центральной и Средней Азии.

Доказательством разных направлений внутриродовой адаптивной эволюции являются современные виды рода *Potentilla*., среди которых есть не только гумидные, ксеро- и криофильные, но даже характерные для солончаково-пустынных сообществ (Камелин, 1971). Близость таксонов *Potentillinae* обусловила сложность их систематики. Споры вокруг состава рода *Potentilla*, в частности, включения или выделения самостоятельных родов *Dasiphora*, *Comarum* и ряда других, вопросы внутриродовой, межвидовой систематики, поиски новых признаков, которые можно использовать для ее целей, продолжают быть предметом научных дискуссий (Юзепчук, 1941; Schiman-Czeika, 1969; Peşmen, 1972; Курбатский, 1999, 2005, 2008; Ontivero & al., 2000; Камелин, 2001; Faghir & al., 2010; 2011; Моторыкина 2015, 2015 а, 2018, 2018 а ).

Какие конкретно признаки видов рода *Potentilla*, являются ведущими в процессе адаптации – вопрос, ответ на который может дать настоящая исследование.

Djamali & al. (2012), изучали климатический детерминизм Ирано-Туранской области (sensu de Candolle, 1820; Takhtajan, 1986) и его значимость для фитогеографической регионализации. По их данным континентальный тип климата является его определяющей чертой, что выделяет регион из сопредельных областей Средиземноморья, Сахаро-Синдского, Евро-Сибирского, Центрально-Азиатского регионов. Большая часть Армянского нагорья, засушливые части Южного Закавказья, Гирканская провинция включаются в эту область (Тахтаджян, 1978). Ареалы вышепе-

речисленных видов рода *Potentilla* захватывают этот регион или даже ограничены им. Исходя из этого считаю, что изучение адаптивного потенциала рода на примере вышеназванных видов, является актуальным для понимания сложных процессов адаптивной эволюции и ее перспектив в связи с современными тенденциями изменения климата в регионе.

## Материал и методика

Изучен живой и гербарный (ERE) материал по следующим видам рода *Potentilla*.

***P. reptans*:** Армения. Болота, в окрестностях г. Арарат. 13. 06. 2019. Оганесян М. Э., Гукасян А. Г.; Армения, Лори. Разнотравный сенокосный луг в окр. г. Степанавана. 1500-2100 м н.у.м. 3. 07. 2019. Гукасян А. Г.; Ереванский бот. сад. 1200 м н. у. м. 10. 10. 2000. В. А. Манакян. ERE 165824; Iter to Armenia - 2004. Armenia. Vayots Dzor prov., Vaik distr., old road to Djermuk. 1 km from main road Erevan-Kapan. 1350 m s. m. 2019.06.04. E. Vitek & al. ERE 165606; Зангезур, окр. с. Адхиз на берегу ручья. Постоянно увлажненное местообитание. 2100 м. 5. 08.1958. А. Ахвердов. ERE 168144.

***P. recta*:** Армения, Лори. Разнотравный сенокосный луг в окр. г. Степанавана. 1500-2100 м н. у. м. 3.07. 2019. Гукасян А. Г.; Армения, Зангезур. В северо-западу от села Дарабас. 2250-2300 м. 27. 07. 1947. П. Ярошенко. ERE 42867; Iter to Armenia – 2004. Armenia. Vayots Dzor prov., Vaik distr. Djermuk, Kechut village, gorge with mineral fountain. 2058 m. 2019.06.04. E. Vitek & al. ERE 165603.

***P. gelida*:** Армения, обл. Вайоц Дзор, массив горы Амулсар, вершина Арташес, 2940 м, субальпийский луг. 20. 07. 2012. Г. Файвуш, К. Таманян. ERE 188296; Южная вершина Арагаца. А. Г. Араратян. ERE 40808; Гора Арагац, окр. озера Сев-лич. 1.08.1947. С. Наринян. ERE 30473.

***P. porphyrantha*:** Севанское отделение ботанического сада. 13. 06. 2019. С. Мнацаканян. (Фото I, А, Г). Материал для культивирования перенесен с горы Амулсар. Подписи к фото в конце статьи.

Фото I.



А.



Б.



В.



Г.

*Dasiphora fruticosa*: Армения, Разданский р-он, Памбакский хребет, вершина г. Кер-Оглы, 2900 м. 27. 07. 1982. Н. Ханджян. ERE 119827; Armenia, Shirak, Ashotsk distr., Akhurian river plain, 1900 m. 21. 06. 2003. M. Barkworth & al. ERE 152735. (Фото I, B); Армения, Гукасянский р-он, Сарияр×Гетак, южный известковый склон. 6. 09. 1953. Я. И. Мулкиджанян. ERE 104967; Армения, Гукасянский р-он, село Гюллиджа, гора Карагюней. 25. 09. 1953. Я. И. Мулкиджанян. ERE 105057; Армения, Гегамский хребет, гора Спитак, южные отроги, чингил, северный склон. 3000 м н. у. м. 28. 08. 1956. Р. Карапетян, Я. Мулкиджанян. ERE 66921. (Фото I, B).

Живые растения фиксировались в 70% растворе этилового спирта. Гербарный материал для размягчения помещался и выдерживался в течение некоторого времени в тройном растворе (равные доли этилового спирта, воды и глицерина). Основной метод изучения – сравнительно макро- и микроморфологический. Для микроморфологического изучения почти для всех видов (корень *Dasiphora fruticosa* не изучен) изготовлены анатомические препараты надземной и подземной вегетативных частей растений. Срезы производились с помощью обычных лезвий. Микроскопирование осуществлено микроскопом Olympus (x 40, 100, 400), микрофотографии – микроскопом Medisar.

#### Структурные особенности вегетативных органов изученных видов рода *Potentilla* s. l.

**Лист.** У изученных видов *Potentilla* листья перисто- или пальчато-сложные с прилистниками. Они отличаются размерами и расположением на побегах. Наиболее крупные – розеточные листья у *P. porphyrantha*. Кроме розеточных у этого вида есть небольшие листья на однолетних фертильных побегах и еще более мелкие прицветные листья. У *Dasiphora fruticosa*, в зависимости от присутствия или отсутствия дифференциации побегов, листья располагаются на многолетних аукси- или брахибластах. У остальных видов все листья стеблевые, от прикорневых до наиболее мелких прицветных листьев.

Структура листа у изученных видов в целом сходная – листья дорзивентральные, обе эпидермы с утолщением наружной клеточной стенки, с тонкой кутикулой и анемоцитными устьицами,

снабжены трихомами. Палисадная паренхима обычно 2-3-слойная, губчатая из 3-4 слоев. Центральная жилка со стороны нижней эпидермы окружена колленхимой. Обкладка проводящих пучков составлена овальными клетками без хлорофилла. Есть межвидовые отличия.

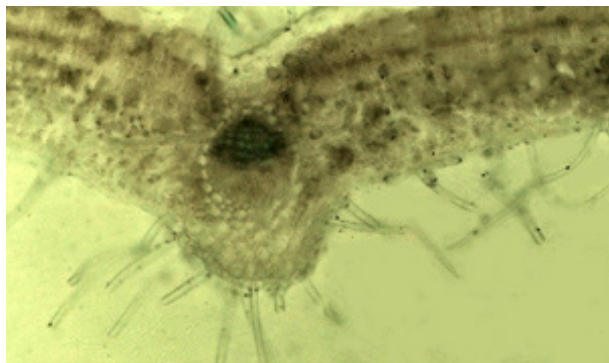
У *P. porphyrantha* клетки верхней эпидермы крупнее, чем у нижней. Обе эпидермы обильно покрыты трихомами 2 типов – многочисленными простыми, одноклеточными, длинными волосками и более редкими железистыми волосками с 2-3-клеточной ножкой и одноклеточной головкой (фото II, B). Палисадная ткань 3-слойная, третий слой – собирательный с межклетниками. Губчатая – 3-4 слойная с развитыми межклетниками. Идиобласты с друзами оксалата кальция обычно расположены ближе к верхней эпидерме. Над центральной жилкой со стороны верхней эпидермы развиты клетки колленхимы.

Основное отличие листьев *Dasiphora fruticosa* от предыдущего вида заключается в одинаково крупных клетках обеих эпидерм и типах волосков. Они также покрывают обе эпидермы. Простые, длинные, одноклеточные волоски приурочены к верхней эпидерме, также простые, но на постаменте из группы клеток, расположены на жилках нижней эпидермы (фото III, A). Встречаются редкие железистые волоски. По сравнению с *P. porphyrantha* волосное покрытие менее обильное.

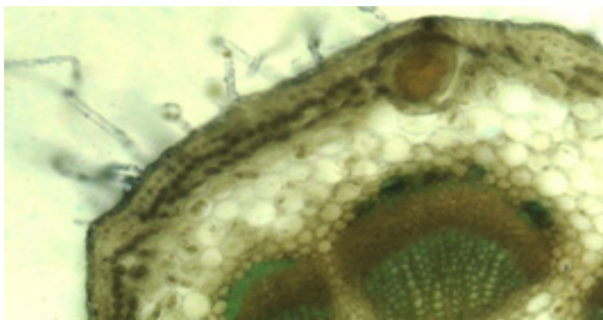
У *P. gelida*, структура листа почти такая же как у *D. fruticosa*. Клетки обеих эпидерм крупные, трихомы верхней эпидермы простые, на нижней – простые на постаменте. Железистые волоски встречаются на обеих эпидермах, в сравнении с предыдущими видами волосное покрытие более редкое, особенно со стороны верхней эпидермы (фото IV, A).

У *P. recta* клетки верхней эпидермы крупнее, чем нижней эпидермы, волоски простые, немногочисленные, извилистые (фото V, A). На нижней эпидерме по крупным жилкам, кроме простых волосков развиты волоски на постаменте. Остальная поверхность покрыта только простыми волосками. Волосное покрытие менее плотное, чем у *P. porphyrantha* и *D. fruticosa*. Палисадная ткань 3-слойная, также как у *P. porphyrantha* группа колленхимных клеток развита под латеральными проводящими пучками со стороны нижней эпидермы. Есть друзы оксалата кальция.

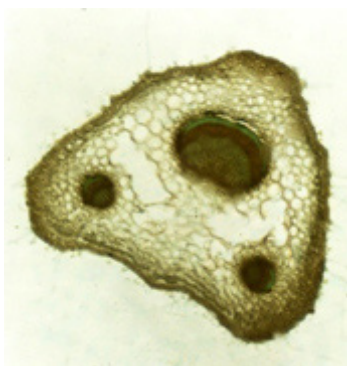
Фото II.



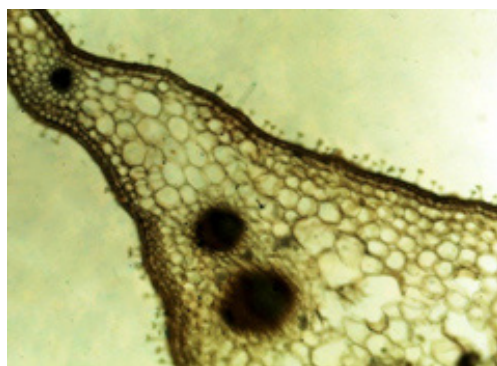
А.



Б.



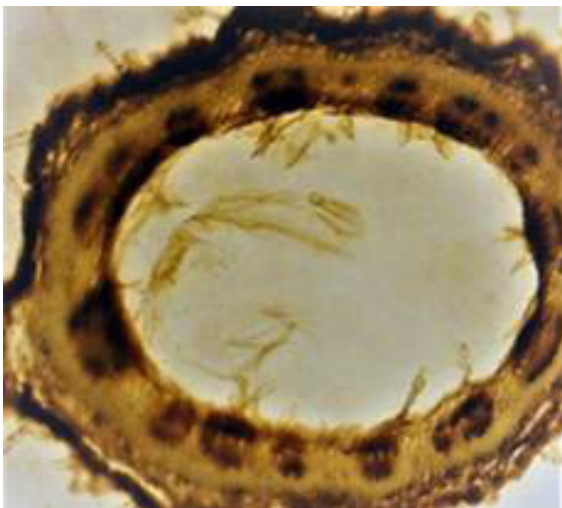
В.



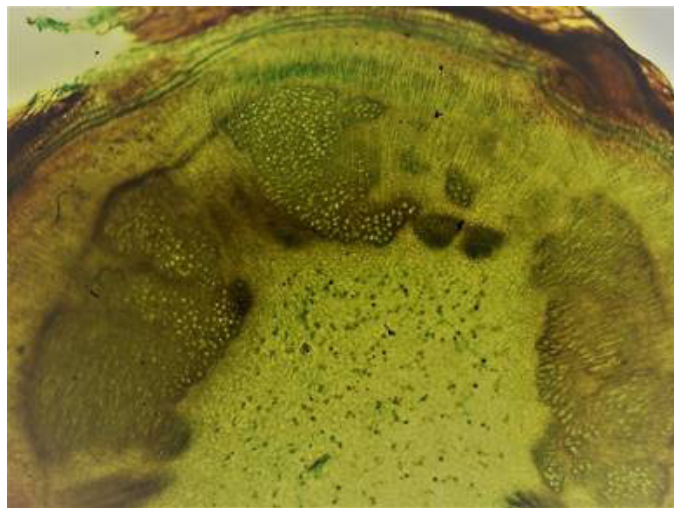
Г.



Е.



Д.

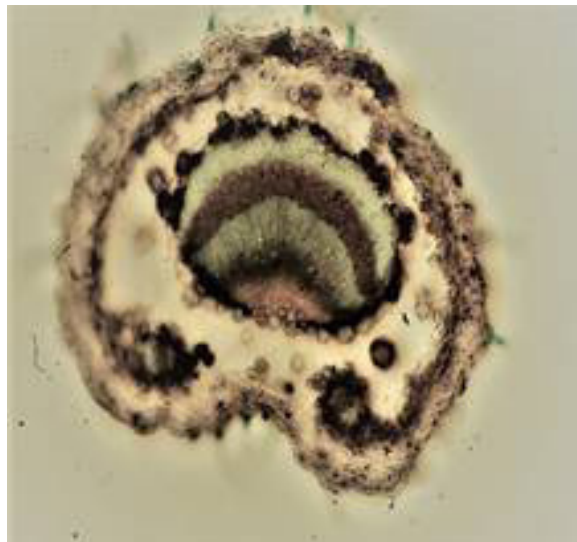


Ж.

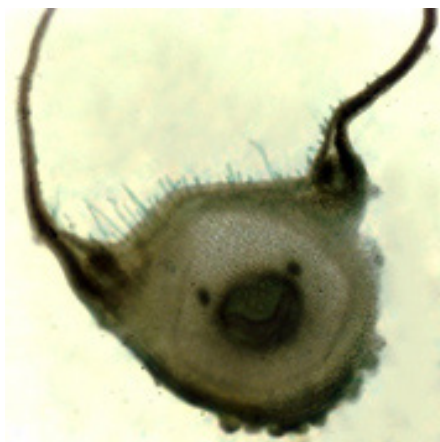
## Фото III.



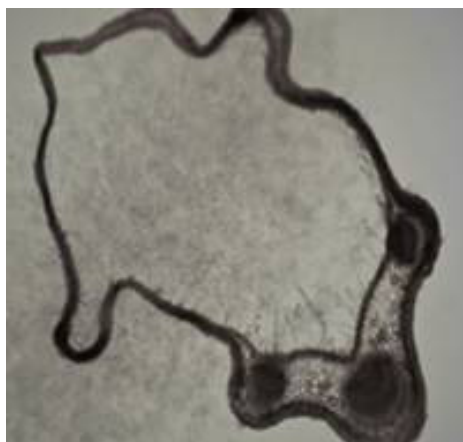
А.



Б.



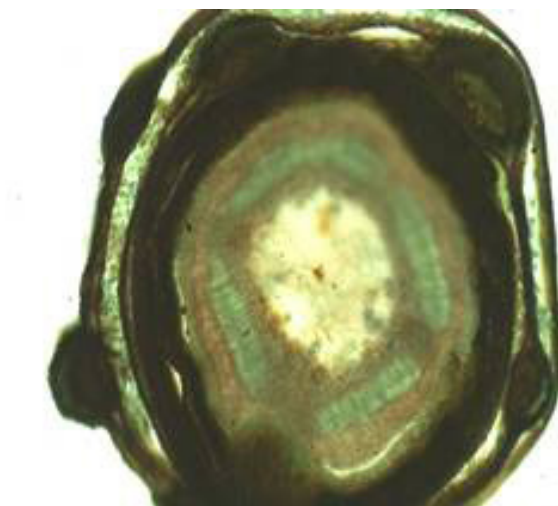
В.



Г.



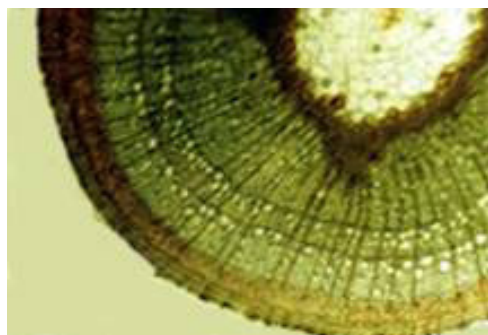
Д.



Е.



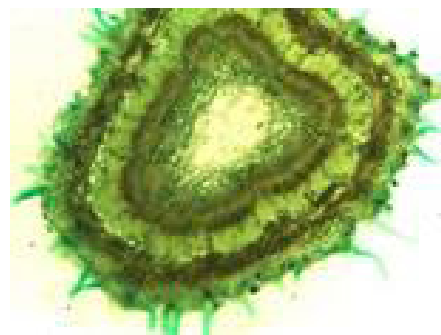
Ж.



З.



И.



К.

У *P. reptans* наиболее крупные прикорневые длинночерешковые листья, остальные – меньших размеров. Клетки верхней эпидермы крупнее, чем нижней. У последних немного развиты утолщения периклиналильных клеточных стенок, особенно в области центрального проводящего пучка (фото VI, А). Волоски по обеим эпидермам только одноклеточные, простые, довольно короткие, их немного, в области жилок больше, чем на остальной поверхности.

**Черешок.** Схема строения черешков у изученных видов достаточно сходная. Контур их поперечного среза немного меняется в направлении от листовой пластинки к основанию, меняется и число проводящих пучков.

У *P. porphyrantha* форма поперечного среза черешка почковидная, которая по мере приближения к основанию переходит в треугольную. Под листовой пластинкой в черешок входят ~ 8-9 проводящих пучков, из которых 5 самых крупных располагаются в центре, остальные – в уголках основания черешка. Последние постепенно иссякают, тогда как крупные сближаются и сливаются в 3 проводящих пучка (фото II, В). В основании черешка они вновь разветвляются до 5 пучков, а в прилистнике их число доходит до 9. Эпидерма черешка составлена из небольших изодиаметрических клеток с утолщенными клеточными стенками, кутикула немного более развитая, чем у листа. Есть устьица и обильный волосной покров из простых и железистых трихом.

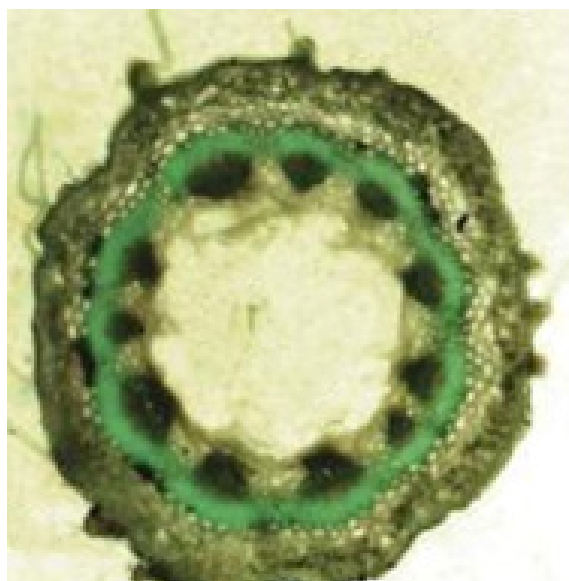
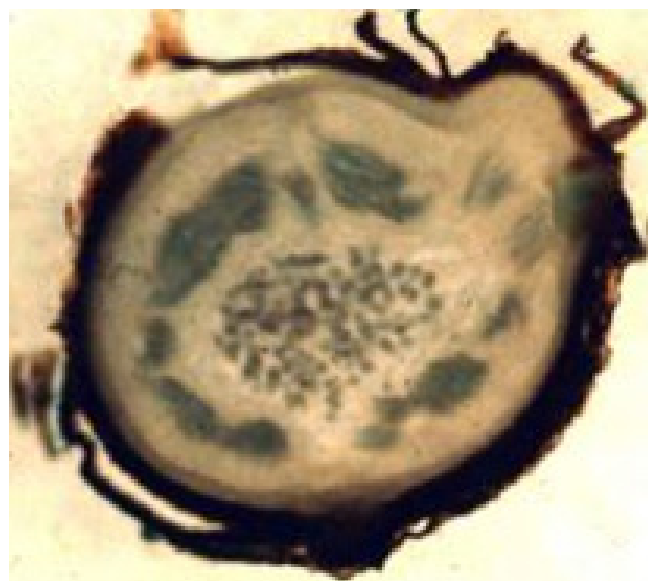
Под эпидермой расположены 1-2, по углам черешка до 4 слоев пластинчатой колленхимы. За ними следуют 2 слоя хлоренхимы, 3-4 слоя крупноклеточной паренхимы, в которую погружены проводящие пучки. Обкладка пучков также как в листе составлена из овальных клеток с немного утолщенными клеточными стенками. Крупные проводящие пучки составлены механическими волокнами, флоэмой и ксилемой,

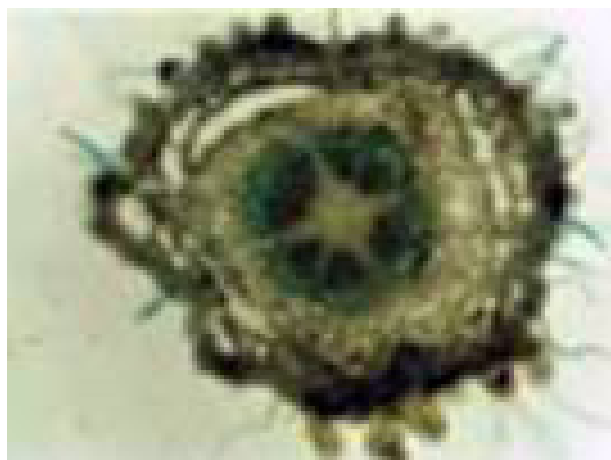
мелкие – в основном только флоэмой. Есть идиобласты с друзами оксалата кальция.

У *D. fruticosa* черешок на поперечном срезе почковидной формы. Волоски такие же, как на листе – простые с постаментом и без такового, очень редко железистые. В черешке 3 проводящих пучка – крупный в центре и 2 маленьких по углам внутренней поверхности черешка (фото III, Б). По мере приближения к основанию маргинальные участки черешка постепенно разрастаются в латеральном направлении, а проводящие пучки сохраняют свое расположение (фото III, В). Обкладка пучков заполнена темным пигментом, механические волокна проводящих пучков сильно развиты. Других отличий от структуры черешка *P. porphyrantha* нет.

У *P. gelida* черешок под пластинкой листа по форме напоминает широкую дугу – выемка с внутренней поверхности черешка более выражена, чем у вышеописанных видов. Ближе к прилистнику его форма в контуре приближается к треугольной. Волоски те же, что на листе (фото IV, В). Три сближенных проводящих пучка занимают центральное положение, а 2 мелких – в латеральных лопастях (фото IV, Б). Под центральными пучками появляется лизигенная полость. Ближе к прилистнику латеральные участки разрастаются. Других отличительных особенностей нет.

У *P. recta* контур черешка крупного прикорневого листа под пластинкой почти такой же, как у *P. gelida*. Волоски, как на листе, простые, изредка отмечены железистые. Проводящих пучков 5 – крупный центральный и по 2 мелких в лопастях (фото V, Б). У них изначально хорошо развиты волокна первичной флоэмы. Ближе к прилистнику также, как у *P. gelida*, разрастаются латеральные участки основания черешка с появлением многослойной маргинальной колленхимы (фото V, В).

**Фото IV.****А.****Б.****В.****Г.****Д.****Е.****Ж.**



И.



З.

У *P. reptans* листья в основании ползучего побега имеют довольно длинные черешки, далее по побегу они укорачиваются. Под пластинкой листа контур поперечного среза треугольный, тканевой состав в принципе сходный с остальными видами (фото VI, Б). Волоски те же, что на листе, редкие. Проводящих пучков 3, под пучками паренхима разрушается с образованием лизигенной полости. Клетки обкладки проводящих пучков пигментированы, иногда у них оранжевое содержимое. Ближе к прилистнику в латеральном направлении резко разрастается основание черешка.

Таким образом, основным отличием в структуре черешка изученных видов является число проводящих пучков непосредственно под листовой пластинкой и ближе к прилистнику, степень развития механических волокон над проводящими пучками, пигментация клеток обкладки проводящих пучков и разная степень развития колленхимы маргинальных участков черешка при переходе в прилистник.

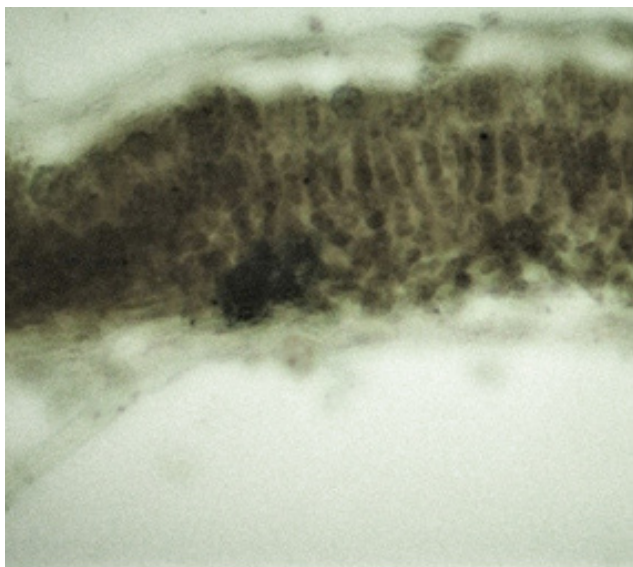
**Прилистник.** Прилистники формируются за счет разрастания маргинальных участков основания черешков, что сопровождается разветвлением проводящих пучков последнего. При переходе проводящих пучков из черешка в прилистник они занимают почти все внутреннее пространство последнего. Однако узел у всех изученных видов 3-лакунный, 3-пучковый, то есть при вхождении листа в стелу побега вновь происходит слияние крупных пучков, мелкие латеральные и маргинальные пучки иссякают или

уже в прилистнике или в коре стебля.

У *P. porphyrantha* латеральные участки прилистника розеточного листа сильно разрастаются и почти полностью охватывают побег. Он составлен из клеток эпидермы, и паренхимы, заполняющей пространство между проводящими пучками, число которых достигает 9. Самым важным отличием прилистника от черешка является смена в волосанном покрове – простые волоски становятся редкими, тогда как резко возрастает число железистых волосков, они особенно многочисленны на внутренней, прилегающей к побегу поверхности прилистника (фото II, Г) .

Во флоре Армении *D. fruticosa* представлена двумя формами – особи с системой побегов ауксибласт-брахибласт и без такой дифференциации. Немногочисленные гербарные сборы этого вида сделаны только из 2 флористических районов Армении – Гегамского (для этих сборов указана высота местообитания – 2900, 3000 м н. у. м; именно оттуда сборы с брахибластами). Второй район – Верхне-Ахурянский, здесь только для 1 сбора указана высота – 1900 м н. у. м. У обеих форм *D. fruticosa* прилистник в своем основании кольцом обхватывает побег. В одном случае это стебель, во втором – брахибласт. В прилистнике проводящие пучки сохраняют свое расположение. Волоски простые без постаментов, на внутренней поверхности прилистника их число во много раз превышает число волосков с постаментом, расположенных на его внешней поверхности (фото III, Г-Е).

## Фото V.



А.



Б.



В.



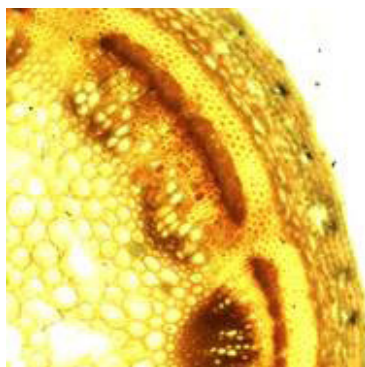
Г.



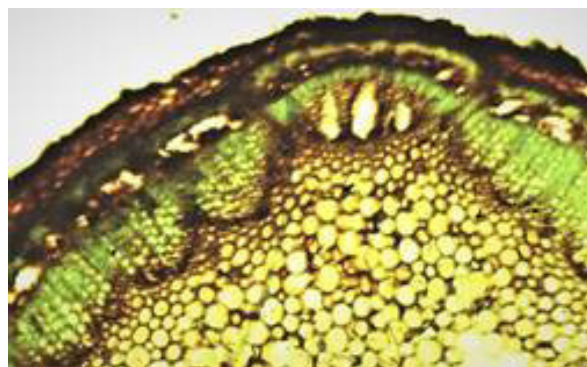
Д.



Е.



Ж.



З.

В прилистнике *P. gelida* центральный проводящий пучок черешка разветвляется на 5, которые располагаются близко друг от друга и сохраняют центральное положение, 2 латеральных располагаются в отросшихся лопастях прилистника. Полость под центральными пучками сохраняется. В маргинальных участках лопастей резко увеличивается число слоев колленхимы. Ближе к узлу число сравнительно крупных проводящих пучков уменьшается до 3, которые разделены паренхимой, краевые лопасти постепенно сужаются и находящиеся там очень мелкие пучки, вероятнее всего иссякают в паренхиме. Волоски обоих типов сохраняются, но их сравнительно мало, на внутренней поверхности прилистника их практически нет (фото IV, Г, Д).

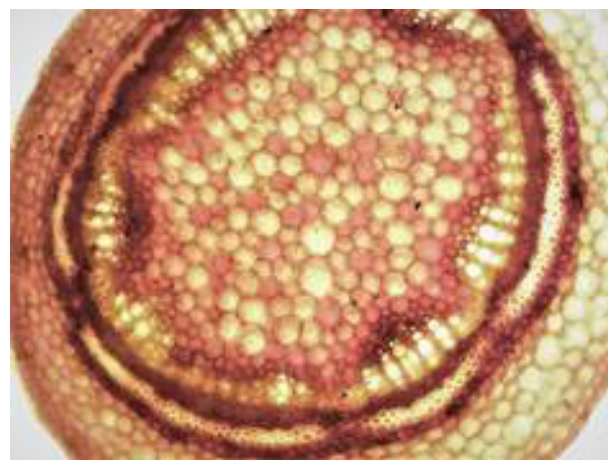
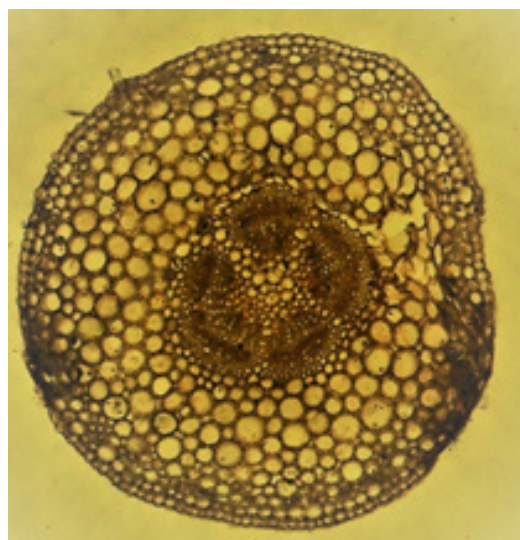
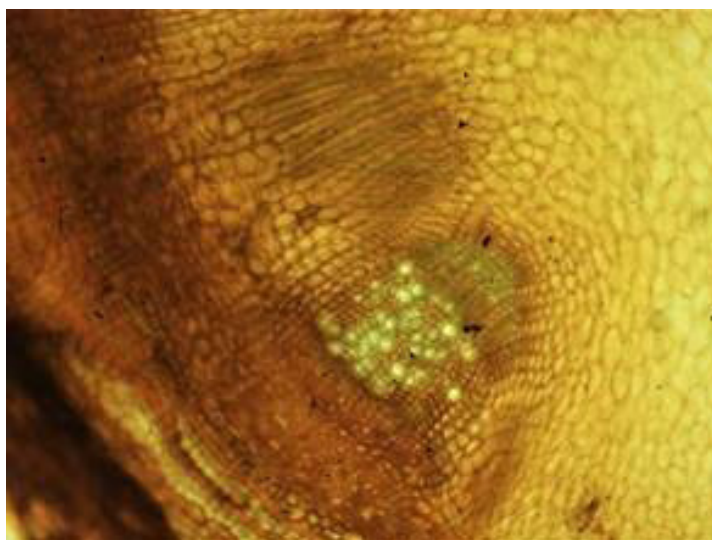
У *P. recta* переход черешка в прилистник также осуществляется за счет разрастания маргинальных участков с расхождением проводящих пучков. Группа клеток из 6-7 слоев пластинчатой колленхимы сохраняется над центральным пучком и в маргинальных участках. На внутренней поверхности прилистника практически нет волосков, на внешней – редкие простые длинные волоски на постаментах или без них (фото V, Г, Д). Но на сильно удлинённых маргинальных лопастях прилистников есть простые длинные волоски на обеих поверхностях.

У *P. reptans* переход от черешка в прилистник также как у остальных видов происходит за счет разрастания его маргинальных участков. Также как у *D. fruticosa*, число проводящих пучков – 3 – при переходе не меняется (фото VI, В). Структура прилистников более крупных прикорневых и более мелких стеблевых листьев мало отличается. Паренхима в области центрального пучка разрушается, а в лопастях – сжимается. У мелких стеблевых листьев редкие простые волоски есть на обеих поверхностях, у крупных прикорневых листьев они отсутствуют.

У изученных видов *Potentilla* и *Dasiphora* структура прилистников имеет общий план строения. Видовые отличия, кроме размеров прилистников, связаны с волосным покровом и колленхимой. Кроме того у *D. fruticosa* прилистник целиком охватывает побег, тогда как у остальных видов – лишь частично. У него и у *P. reptans* число проводящих пучков в черешке и прилистнике остается без изменений. Что касается волосного

покрова, то наиболее интересная ситуация характеризует *P. porphyrantha* и *D. fruticosa*. У первой на адаксиальной поверхности, прикрывающей точку роста розетки листьев, в большом количестве присутствуют только железистые волоски. Прилистники с этими волосками в основании листьев розетки сохраняются в течение нескольких лет и вероятно обеспечивают сохранность почек следующих лет вегетации. У *D. fruticosa* основания прилистников с простыми трихомами окружают брахибласт или обычный стебель, как и в случае *P. porphyrantha* они остаются в течении нескольких лет и также обеспечивают сохранность почек следующих лет вегетации. *P. porphyrantha* – облигатное растение альпийского пояса, обычно скальное, его ареал сравнительно ограниченный. Тогда как у *D. fruticosa* широкая экологическая амплитуда, ареал огромный – включает арктические области (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002). Вероятно именно замкнутая форма прилистников с обильным волосным покровом его внутренней поверхности обеспечивает достаточную защиту его точек роста. У *P. gelida*, который также относится в высокогорным обитателям, нет такой защиты, но приземная часть его побегов образует дерновинки, что само по себе является дополнительным средством защиты почек будущего года вегетации. *P. recta* также достигает верхнего пояса, хотя не поднимается выше 2300-2400 м н. у. м. и не имеет дополнительного оволощения адаксиальной поверхности прилистников, прикрывающих вершину каудекса. Может быть именно это ограничивает его распространение выше этого уровня, тем более, что характерные для него растительные сообщества – это степные склоны, кустарники, леса (Юзепчук, 1941; Гроссгейм, 1952). Зато крупные длинно-черешковые низовые листья у *P. gelida* и *P. recta* получают дополнительную опору за счет развития колленхимной ткани маргинальных участков прилистников и, возможно, также участвуют в механической защите почек. У *P. reptans* каких-то дополнительных защитных структур нет, что адекватно ее обычной довольно нейтральной среде обитания.

**Стебель, цветонос.** Их структура у большинства изученных видов подчинена единому плану, свойственному однолетним надземным осевым органам. И только у кустарникового *D. fruticosa* она многолетняя.

**Фото VI.****А.****Б.****В.****Г.****Д.****Е.****Ж.**

Структура стебля *P. porphyrantha* после цветения представлена небольшими эпидермальными клетками с незначительно утолщенными клеточными стенками, тонкой кутикулой. Волоски те же, что на остальных органах, простых волосков больше, чем железистых, есть устьица. Под эпидермой 2 слоя хлоренхимы, несколько слоев сильно смятой коровой паренхимы. Пограничный со стелой слой эндодермы хорошо сохраняется. Механическое влагалище из 8-9 слоев клеток первичной флоэмы непрерывное, проводящая система пучковая. Клетки сердцевинны разрушены (фото II, Д). Цветонос почти повторяет структуру стебля, единственное значимое отличие – отсутствие сердцевинны, в центре развита схизогенная полость (фото II, Е).

Структура стебля первого года вегетации *D. fruticosa* составлена клетками эпидермы с равномерным утолщением клеточных стенок с множеством простых волосков с постаментами и очень редкими головчатыми железистыми волосками. Следующие слои – пластинчатая колленхима и примерно 3-4 слоя хлоренхимы. Она подстилается крупноклеточной коровой паренхимой (2-3 слоя). Под слоем овальных клеток эндодермы развиты еще не утолщенные клетки механической ткани и непрерывное кольцо флоэмы и ксилемы. Паренхима сердцевинны хорошо сохраняется, в ее клетках есть зерна крахмала и очень редкие друзы оксалата кальция (фото III, Ж).

Структура многолетних стеблей *D. fruticosa* составлена корой, которая опробковевает и легко отслаивается. Под коровой паренхимой и эндодермой расположены ~ 6-7 слоев флоэмы и ксилема. Ксилема первого года рассеяннососудистая, просветы сосудов расположены в радиальных рядах. Ксилема последующих лет кольцесосудистая, просветы сосудов одиночные. Линии годовых колец слабо волнистые. Сосуды на радиальных и тангентальных срезах с простыми перфорациями на скошенных, с клювиками, кончиках. Межсосудистая поровость точечная, очередная или супротивная. Есть сосуды со спиральными утолщениями стенок, трахеидоподобные сосуды с простой перфорацией на радиальных стенках. Лучи 1-2-рядные. Сохраняется перимедулярная зона. Сердцевина из крупных тонкостенных клеток, часто с друзами кристаллов оксалата кальция (фото III, З). У ауксибластов соотношение стелы

и сердцевинны ~ 1:2 в пользу стелы. Эти данные близки к тем, что приводят Е. С. Чавчавадзе и О. Ю. Сизоненко (2002) для *Potentilla fruticosa* (syn. *Dasifora fruticosa*) из российской Арктики.

Брахибласт окружен основаниями прилистников, структурный состав тканей примерно такой же как в ауксибласте, но стела прерывается лакунами многочисленных листовых следов. Сердцевина в брахибласте иногда частично разрушается. Соотношение стелы и сердцевинны 2:1 в пользу сердцевинны.

Цветонос побега с брахибластами составлен эпидермой с простыми волосками и подстилающим слоем пластинчатой колленхимы. Клеточные стенки обоих слоев с одинаково развитыми утолщениями. Под ними развиты 2-3 слоя хлоренхимы. За ней следует крупноклеточная коровая паренхима и слой эндодермы, заполненный коричневым пигментом. Механическая ткань образует практически непрерывное кольцо, границы проводящих пучков различимы по неровной, волнообразной линии механического кольца. Флоэма и ксилема также образуют непрерывное кольцо. Сердцевина частично разрушена с образованием полостей, в ее клетках есть зерна крахмала (фото III, К).

Цветонос побега, лишнего брахибластов, анатомически идентичен – Такие же эпидерма и колленхима, 4 слоя хлоренхимы, коровая паренхима на этом образце менее крупноклеточная и эндодерма здесь не заметна. Механическое кольцо составлено ~5-6 слоями клеток, границы между пучками здесь выделяются за счет более крупных клеток механического кольца, у которых сохраняется содержимое и которые немного углублены во флоэму. Сердцевина на этом образце лучше сохраняется, хотя есть незначительные разрушения (фото III, И).

Эпидерма стебля *P. gelida* составлена из клеток с утолщением периклиальных стенок, тонкой кутикулой. Много простых волосков на постаменте или без него, железистые волоски встречаются редко. Под эпидермой расположен 1 слой пластинчатой колленхимы, 2-3 слоя хлоренхимы, 3 слоя коровой паренхимы. Эндодерма выделяется размерами и овальной формой клеток. Стела пучковая, снабжена почти непрерывным кольцом из 4-5 слоев механических клеток первичной флоэмы. Межпучковая паренхима сохраняется, а сердцевина разрушается (фото IV, Е).

Цветонос структурно мало отличается от

стебля. Здесь нет колленхимы, в коровой паренхиме образуются схизогенные полости. Сердцевина сохраняется (фото IV, И).

Структура стебля *P. recta* подобна таковой у *P. gelida* с незначительными отличиями. Эпидерма составлена изодиаметрическими клетками со значительным утолщением периклиналильных стенок, кутикула тонкая, есть устьица. Есть редкие простые волоски. Пластинчатая колленхима 1-слойная, утолщение ее клеточных стенок значительное, 3 слоя хлоренхимы и крупноклеточная коровая паренхима. Стела пучковая, отделяется от коры непрерывным механическим влагилицем из толстостенных клеток первичной флоэмы достигающих 7 слоев, пространство между пучками также заполнено клетками с утолщенными клеточными стенками (фото V, Е). Сосуды располагаются в радиальные ряды. Просветы сосудов ксилемы круглые, овальные, редко почти прямоугольные. Древесная паренхима также в радиальных тяжах, реже – вазоцентрическая. Членики сосудов от очень широких и коротких до более длинных и узких. Кончики скошенные с коротким или более длинным клювиком, простыми перфорациями, клеточные стенки с очередной поровостью. Редко встречаются лестничные сосуды с 2-5 перекладинами, супротивной поровостью стенок. Есть также проводящие элементы (трахеиды) со спиральными утолщениями стенок. Сердцевина из крупных тонкостенных клеток, часть из которых разрушается, в ее клетках есть крахмальные зерна и друзы оксалата кальция.

Основание стебля отличается опробковением коровой части и ее частичным отслаиванием, на гербарном материале отмечено местами разрушение флоэмы. Пучковый характер стелы здесь менее выражен, просветы между пучками, особенно в ксилеме, почти отсутствуют. Сердцевина частично разрушается (фото V, Ж).

Основное отличие структуры цветоноса от стебля заключается в присутствии большого количества простых волосков эпидермы, менее выраженном утолщении клеточных стенок пластинчатой колленхимы и механической ткани, уменьшении числа слоев хлоренхимы и коровой паренхимы, в клетках сердцевинны есть немного зерен крахмала.

У *P. reptans* есть стелющиеся и приподнимающиеся побеги, между ними – небольшая раз-

ница в структуре. Стелющиеся – на поперечном срезе в контуре овальные, эпидерма из изодиаметрических клеток с незначительным утолщением клеточных стенок, есть устьица. Кутикула тонкая. Под эпидермой 1 слой клеток пластинчатой колленхимы, 2 слоя хлоренхимы, ~ 5 слоев крупноклеточной коровой паренхимы, в клетках которой есть зерна крахмала. Два ее внутренних слоя из более мелких овальных клеток с окрашенным содержимым. Механическое влагилице почти непрерывное из 3-4 слоев. Стела пучковая, сохраняется перимедуллярная зона. Клетки сердцевинны содержат зерна крахмала (фото VI, Г).

Прямостоячий стебель на поперечном срезе в контуре округлый, структура почти с такая же. Эпидермальные клетки немного тангентально вытянутые, содержат хлорофилл, нет колленхимы, хлоренхима 2-слойная. Перимедуллярная зона развита (фото VI, Д).

Сосуды ксилемы в побегах обоих типов расположены в радиальных рядах, членики сосудов короткие с очередной поровостью и простой перфорацией на поперечной стенке или на скошенном кончике. У более узких сосудов с длинными члениками, со спиральными утолщениями стенок перфорации на скошенных кончиках. У ползучих побегов есть элементы с лестничной поровостью.

У цветоноса кроме эпидермы, 2-слойной хлоренхимы следует отметить очень развитую коровую паренхиму, которая составлена ~ 7 слоями округлых клеток с небольшими межклетниками и также содержит хлоропласты. Здесь механическое влагилице развито только над проводящими пучками, число которых небольшое, перимедуллярная зона отсутствует. Сердцевина представлена небольшим числом тонкостенных клеток (фото VI, Е).

### Подземные органы.

Основание стебля *P. porphyrantha* прикрыто прилистниками прошлой вегетации, на которых еще сохраняются железистые волоски. Оно отличается от остальной части стебля тем, что вся коровая часть, механическое влагилице и даже флоэма постепенно отслаиваются за счет формирования нескольких слоев перидермы. Сохраняются проводящие пучки ксилемы и сердцевина, в клетках которой много кристаллов оксалата кальция. По мере погружения в грунт формиру-

ется каудекс, который отличается от основания стебля прежде всего многолетней ксилемой, которая также сохраняет пучковую структуру, но в расположении проводящих элементов не различимы годовые кольца. Проводящие пучки неравномерно распределены, часто ксилема пучков замещается паренхимой. Межпучковая паренхима обильная. Кора и сердцевина очень похожи с таковыми в основании стебля (фото II, Ж).

На изученных образцах *P. gelida* корневище окружено остатками прилистников, периферическая часть коры сильно смята, темно-коричневого цвета, под ней 7 - 8 слоев неопробковевшей перидермы и до 12 слоев пластинчатой колленхимы (вероятно, так преобразовалось механическое кольцо). Под ней смятые остатки, вероятно, клеток флоэмы и ксилема проводящих пучков. Клетки сердцевинны частично сминаются, во многих из них есть друзы оксалата кальция. Межпучковая паренхима обильная (фото IV, Ж, З).

Корневище *P. recta* также окутано остатками прилистников низовых листьев. Самые наружные слои представлены 6-7 слоями пробковой ткани, последующие слои коры и флоэма смятые и также как пробка пигментированы коричневым пигментом. Ксилема образует непрерывное кольцо, местами прерываемое лакунами, ткань которых на гербарных образцах часто разрушена. Клетки сердцевинны подобно клеткам коры пигментированы. Они содержат множество друз оксалата кальция (фото V, З).

У корневища *P. reptans* наружные слои составлены из отмерших и отслаивающихся клеток тканей прошлого года вегетации. Пробковая ткань закладывается в зоне коры, несколько выше клеток эндодермы. Стела сохраняет пучковую структуру, клетки первичной флоэмы с утолщением клеточных стенок, но без склерификации. Сосуды ксилемы расположены радиальными рядами. Много лакун от следов наземных органов. Паренхима сердцевинны обильная, ее клетки заполнены зернами крахмала, встречаются друзы оксалата кальция (фото VI, Ж).

### Обсуждение

Т. Н. Моторыкина (2018 б) изучала структуру листовой пластинки некоторых представителей родов *Comarum*, *Dasifora*, *Potentilla* из

Приамурья для целей систематики. Общими для Приамурья и изученными видами оказались *P. gelida* и *P. reptans*. Сравнение показало сходство структуры листа у изученных ею видов и видов, произрастающих в Армении. Для всех изученных видов *Potentilla* характерен дорзивентральный тип листа, с анемоцитными устьицами. Но если у всех видов из Армении амфистоматный тип расположения устьиц листа, среди приамурских есть виды с гипостоматными типами листа. Для всех видов Моторыкиной отмечены различия между верхней и нижней эпидермами, наличие опушения из простых волосков, которые могут немного отличаться у разных видов. Опушение листа у видов из Армении немного отличается от таковых из Приамурья. Если у видов из Приамурья верхняя поверхность листа покрыта простыми волосками, на нижней кроме простых встречаются и железистые, то у видов *P. porphyrantha*, *P. gelida* из Армении оба типа волосков есть на обеих поверхностях, но у первой волосистой покров намного обильнее, чем у второго. У видов *P. recta* и *P. reptans* есть только простые волоски. У *P. recta* волоски нижней эпидермы развиты на постаменте, тогда как у *P. reptans* они все без постаментов. У последней волосистой покров много реже, чем у первой. *P. recta* выделяется также наличием в листе включений в виде друз оксалата кальция. У *D. fruticosa* сходная структура листа. Есть отличия от видов лапчатки по волоскам. Простые волоски с постаментом приурочены к жилкам со стороны нижней поверхности листа. На верхней также простые, но без постаментов, покрывают всю эпидерму. Есть также редкие железистые волоски.

Таким образом, у изученных мною видов *Potentilla* s. l. листья отличаются главным образом особенностями волосистого покрова, размерами клеток верхней и нижней эпидермы, числом слоев палисадной ткани, а также наличием включений в виде друз оксалата кальция. Моторыкина (2018 б) признала типы опушения листьев секционным признаком. Значимость типов опушения для систематики выявлена М. В. Faghir & al. (2010) на примере 31 вида *Potentilla* и близких родов *Tylosperma*, *Schistophyllidium*, *Drymocallis*, *Sibbaldia* из Ирана. По их данным для этих таксонов характерны 3 типа простых волосков: 1. прижато-прямые; 2. прямые-торчащие и из-

вилистые; 3. извилисто-запутанные. Ими установлена секционная приуроченность различных типов волосяного покрова. В следующей работе (Faghir, 2011) кроме трихом (волосков) авторы отмечают отличия между видами по расположению устьиц, типам мезофилла, наличию кристаллов, по форме проводящих пучков. В итоге сделан вывод, что анатомическая структура листьев изученных таксонов имеет как таксономическую значимость, так и отражает разницу в экологии изученных видов. Следует заметить, что вывод об экологической значимости структуры листа – давно зафиксированный факт, отраженный в обширной научной литературе. Например, в работе В. К. Василевской (1940, 1954) практически обобщена вся литература предшествующего периода по этому вопросу. Ею сделан также вывод о широкой амплитуде условий среды, которому противостоит ксероморфный тип строения листа с плотной сомкнутостью тканей и высоким палисадным индексом, подтвержденный и другими работами (Василевская, 1965; Оганезова, 1986). С другой стороны, доказано, что экологические типы листа устойчивы, в процессе распространения и эволюции растений изменения структуры их листьев минимальны и отражают историю происхождения таксона (Василевская, 1954; Оганезова, 1987, 1988). В адаптивном комплексе листа кроме макро- и микроморфологии, важным компонентом являются его физиологические параметры (David, Longstreth, Park, 1979; Ivanova, Rýankov, 2002; Rýankov, Condrachuk, 2003). Увеличение генома, смена транспортных систем фотосинтантов в клетке (Гамалей, 2004, 2011) также ответственны за адаптивный потенциал листа.

Дорзивентральная структура листа видов *Potentilla* s. l. позволяет предположить мезофильный тип листа в качестве предкового типа для всего рода. При этом изученные нами виды обитают в различных условиях. По типу местообитаний *P. reptans* – мезофит, *P. recta* – мезоксерофит, *P. gelida* вместе с *P. porphyrantha* и *D. fruticosa* – криомезофиты (Федоров, 1958). Судя по структуре листа, лесные виды типа *P. tucumanensis* Castignaros Arias (Ontivero & al., 2000) – строгие мезофиты. *P. reptans* по типу местообитаний должна соответствовать этому структурному типу, но немного отличается: а) клетки эпидермы с небольшим утолщением клеточных стенок; б)

палисадная ткань 3-слойная; в) межклетники небольшие. *P. recta*, которая достигает верхнего горного пояса, имеет сходный тип структуры листа, но эпидерма с волосяным покровом, хлоренхима с более развитым межклеточным пространством. На верхней поверхности листа у нее простые волоски, на нижней – смесь из простых, и простых на постаменте, формирующихся на жилках. Основное отличие от типичного мезофитного типа в увеличении числа слоев палисадной ткани и развитии трихом у *P. recta*. Учитывая, что оба вида из открытых местообитаний и в горной местности могут достигать значительной высоты, указанные отличия можно считать перестройкой мезофитного типа структуры листа адекватно условиям обитания.

У *P. gelida*, *P. porphyrantha*, *D. fruticosa* сходная структура листа, которая отличается от предыдущего типа более развитым волосяным покровом эпидермы, более высоким палисадным индексом, значительной плотностью тканей. Особо следует отметить вариации типов волосков. У *P. porphyrantha* на обеих поверхностях листа есть железистые и простые волоски. У *D. fruticosa* и *P. gelida* на верхней поверхности простые волоски, на нижней также простые, но на постаменте. У этих трех видов, которые характерны для высокогорий, структура листа отличается большей плотностью тканей и развитием обильного волосяного покрова. Наиболее обильный и функционально дифференцированный покров характерен для *P. porphyrantha*, которая встречается на скальных породах. То есть намеченная у предыдущих двух видов тенденция к усилению защитных структур дорзивентрального листа, у этих видов усилена и адекватна более сложным высокогорным условиям среды их обитания.

Однако лист не ограничен только листовой пластинкой, важную часть листа *Potentilla* составляют черешок и прилистник. Для изученных видов характерна функциональная дифференциация листьев в зависимости от их расположения на побеге. Они могут быть розеточными, стеблевыми и прицветными, что определяет их размеры, форму и другие признаки. Общим признаком в строении черешка изученных видов являются изменения формы и количества проводящих пучков в направлении от листовой пластинки до прилистника. В средней части черешка происходит слияние части проводящих

пучков, изменение их формы, есть и другие признаки, они видоспецифичны и используются для целей систематики (Моторыкина, 2015 а, б). При переходе в прилистник проводящие пучки вновь разветвляются, но узел у всех видов 3-лакунный, 3-пучковый вне зависимости от числа проводящих пучков основания прилистника. То есть лакуны формируют только 3 центральных пучка. Мелкие латеральные и маргинальные проводящие пучки входят в кору стебля и постепенно исчезают. Еще одной заметной особенностью прилистников являются их размеры. У большинства видов *Potentilla* s. str. прилистник обхватывает часть стебля, у обеих рас *D. fruticosa* прилистник замкнутый и полностью обхватывает стебель. У *P. porphyrantha* прилистник розеточных листьев обхватывает большую часть побега.

Сравнение выявило важную функцию волосяного покрова прилистников у *D. fruticosa* и *P. porphyrantha*. У *D. fruticosa* на адаксиальной (внутренней) поверхности прилистника резко возрастает число простых волосков без поста-мента. Они особенно обильны в пазухах листьев, прикрывающих почки или брахибласты. На листе и черешке *P. porphyrantha* простые и железистые волоски обычно перемежаются, тогда как на адаксиальной поверхности прилистника число простых волосков резко сокращается за счет увеличения числа железистых. Даже после отмирания листовой пластинки последние хорошо сохраняются и продолжают прикрывать точку роста розетки. Эта особенность связана с жизненными формами этих 2 видов. У кустарника *D. fruticosa* есть необходимость защиты точек роста надземных многолетних побегов. У розеточного *P. porphyrantha* точка роста находится практически на поверхности субстрата, потому – нуждается в защите. У остальных изученных видов надземная часть полностью отмирает – нет частей близких к поверхности, нет необходимости в этой функции.

Осевые органы всех изученных видов, начиная с цветоносов до основания стебля структурно подчинены единому плану. У видов, достигающих рискованных типов местообитаний развиты варианты волосяного покрова, обилие которого и типы трихом, их распределение на поверхности надземной части растений видоспецифичны. Переход к подземной части растения – каудексу у *P. porphyran-*

*tha* и корневищу у остальных изученных видов (подземная часть *D. fruticosa* не изучалась) сопровождается резким увеличением размеров сердцевин, служащей органом накопления ресурсов растения. Что касается структурных особенностей осевых органов, то судя по элементам ксилемы не только у видов с травянистой жизненной формой, но и у кустарникового *Dasifora* они по уровню развития довольно сходные и функционально адекватны условиям обитания таксонов.

**Можно заключить**, что у видов *Potentilla* основными адаптивными механизмами на макро- и микроуровне являются типы жизненных форм, комплекс структуры листа и варианты волосяного покрова, особенно развитые у видов, обитающих в экстремальных местообитаниях. Считаю, что амплитуда защитных возможностей адаптивного комплекса почти всех видов *Potentilla* на макро- и микроуровне их вегетативной сферы не исчерпана и вероятнее всего готова к грядущим изменениям климата. Возможно, только *P. reptans* со слабо развитым волосяным покровом наиболее уязвима.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арманд Д. Л., Добрынин Б. Ф., Ефремов Ю. К., Зиман Л. Я., Мурзаев Э. М., Спрыгина Л. Н. 1956. Зарубежная Азия. Физическая география. Москва. 607 с.
- Баранов М. П., Степанова А. В. 2003. Жизненная форма *Comarum palustre* L. // Тр. Биолог. научно-иссл. ин-та СПбГУ. 50: 56-68.
- Василевская В. К. 1940. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. ЛГУ. 62: 48-158.
- Василевская В. К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. 183 с.
- Василевская В. К. 1965. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Проблемы современной ботаники. II: 5-17.
- Габриэлян Э. Ц. (ред.). 1990. Красная книга Армянской ССР. Ереван. 283 с.
- Гамалей Ю.В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб. 424 с.
- Гамалей Ю.В. 2011. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная

- специфика // Бот. журн. 96. 12: 1521-1546.
- Гроссгейм А. А. 1952. *Potentilla* // Флора Кавказа. 5: 61-82. Москва-Ленинград.
- Камелин Р. В. 1969. Материалы к флоре Памиро-Алая. *Potentilla biflora* Willd. // Бот. журн. 54. 3: 380-388.
- Камелин Р. В. 1971. Критические заметки о лапчатках // Новости систематики высших растений. 8: 168-172.
- Камелин Р. В. 2001. Род *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы. 10: 394-452. Ленинград.
- Келлер Б. А. 1929. Испарение у растений // Тр. Бот. опыт. станции им. Б.А. Келлера. 1.
- Курбатский В. И. 1999. Заметки по роду *Potentilla* L. во флоре Сибири // *Turczaninovia*. 2 (3): 10-18.
- Курбатский В. И. 2005. Анатомическое строение перикарпа и семенной кожуры сибирских представителей *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и его значение для систематики и филогении // Системат. замет. по материал. гербария Томск. ун-та. 95: 9-17.
- Курбатский В. И. 2008. К внутриродовой систематике *Potentilla* L. и *Comarum* L. s. l. // Системат. замет. по материал. гербария Томск. ун-та. 99: 1-8.
- Моторыкина Т. Н. 2015 а. Анатомическое строение черешков стеблевых листьев у некоторых видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) // *Turczaninovia*. 18 (3): 75-83.
- Моторыкина Т. Н. 2015 б. Лапчатки (род *Potentilla* L., *Rosaceae*) флоры Приамурья и Приморья. Автореф....канд. биол.наук. Владивосток. 24 с.
- Моторыкина Т. Н. 2018 а. История изучения рода *Potentilla* L. (*Rosaceae*) // Региональные проблемы. 21. 2: 113-117.
- Моторыкина Т. Н. 2018 б. Анатомическое строение листовой пластинки у некоторых представителей родов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* (*Rosaceae*), произрастающих в Приамурье // *Turczaninovia*, 21 (4): 135-144.
- Оганезова Г. Г. 1986. Род *Merendera* (*Liliaceae*) / некоторые данные анатомии, биологии, экологии // Бот. журн. 71. 7: 860-870.
- Оганезова Г. Г. 1987. Экологический тип листа и история происхождения некоторых лилейных // Соврем. пробл. эколог. анатом. раст. Ташкент: 66-69.
- Оганезова Г. Г. 1988. О возможностях использования структуры листа при уточнении происхождения родов на примере представителей семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 73.4: 530-540.
- Оганезова Г. Г. 2003. Семя как адаптивная структура (об особенностях адаптивности семян некоторых однодольных) // Тр. биол. науч.-иссл. ин-та СПбГУ. 50: 139-150.
- Оганезова Г. Г. 2009. Об адаптивной специализации побегов на примере *Colutea komaroi* и *Berberis vulgaris* // Научн. чтения памяти проф. А. А. Яценко-Хмелевского. СПб. Тезисы докл.: 42.
- Оганезова Г. Г. 2018. Потенциал адаптивной специализации побеговых систем на примере *Colutea komaroi* и *Berberis vulgaris* // *Takhtajania*. 4: 23-3.
- Оганезова Г. Г. Аревшатын И. Г. 2009. Морфология цветка и особенности побеговой системы *Colutea komaroi* (*Fabaceae*) // Мат. конф. «Генетические ресурсы культ. раст. Проблемы эволюции и систематики культ. раст» . ВИР. СПб: 193-196.
- Тахтаджян А. Л. 1978. Флористические области Земли. Ленинград. 248 с.
- Файвуш Г. М., Алексанян А. С. 2016. Местобитания Армении. Ереван. 360 с.
- Федоров Ан. А. 1958. Роды *Potentilla*, *Dasiphora* // Флора Армении. 3: 72-120. Ереван.
- Ханджян Н. С. Род *Potentilla* L. Определитель флоры Армении. – рукопись.
- Чавчавадзе Н. С., Сизоненко О. Ю. 2002. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб. 271 с.
- Юзепчук С. В. 1941. Роды *Potentilla*, *Dasiphora* // Флора СССР. 10: 68-223. Москва-Ленинград.
- Candolle de A. P. 1820. *Geographie botanique* // Levrault, G. (Ed.) *Dictionnaire des science naturelles*. 18: 359-436. Paris.
- Pegmen H. 1972. Genus *Potentilla* L. // Davis, P.H. (Ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. 4: 41-68. Edinburgh.
- Longstreth D. J. and Nobel P. S. 1979. Salinity effects on leaf anatomy consequences for photosynthesis // *Plant Physiology*. 63. 4:700-703.
- Djamali M., Brewer S., Breckle S. W., Jackson S. T. 2012. Climatic determinism in phytogeographic regionalization: a test from the Irano-Turanian region, SW and Central Asia // *Flora*. 207: 237-249.

- Faghir M. B., Attar F., Farazmand A., Ertter B., Erksen B. 2010. Leaf indumentum in *Potentilla* (*Rosaceae*) and related genera in Iran // *Acta societatis botanicorum Poloniae*. 79. 2: 139-145.
- Faghir M. B., Attar F., Ertter B. 2011. Foliar anatomy of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) in Iran and the taxonomic implication // *Iranian J. of Sci. & Technol.* 35. 3: 243-256.
- Ivanova A. A., P'yankov V. I. 2002. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // *Russ. J. Plant Physiology*. 49: 419-431.
- Khatamsaz M. 1993. *Potentilla* // *Flora of Iran*. 6: 88-142.
- Noroozi J., Akhiani H., Breckle S.-W. 2008. Biodiversity and phytogeography of the alpine flora of Iran // *Biodiversity & Conservation*. 17 (2): 493-521.
- Noroozi J., Pauli H., Grabherr G., Breckle S.-W. 2011. The subnival - nival vascular plant species of Iran: a unique high-mountain flora and its threat from climate warming // *Biodiversity & Conservation*. 20: 1319-1338.
- Ontivero M., Arias M., Ricci J. D., Babot J., Alborno P., Castagnaro A. 2000. Analysis of genetic similarities among species of *Fragaria*, *Potentilla* and *Duchesnea* found in northwest Argentina by using morphological, anatomical, and molecular characters // *Canadian J. Bot.* 78: 547-556.
- Pegmen H. 1972. Genus *Potentilla* L. // Davis, P.H. (Ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. 4: 41-68. Edinburgh.
- P'yankov V. I., Kondrachuk A. V. 2003. Basic types of structural changes in the leaf mesophyll during adaptation of Eastern Pamir plants to mountain condition // *Russ. J. Plant Physiology*. 50: 28-35.
- Schiman-Czeika H. 1969. Genus *Potentilla* L. // K. H. Rechinger (Ed.) *Flora Iranica* 66/30. 4: 78-114. Graz.
- Tamanyan K. G. & al. (eds.) 2010. *The Red Book of Plants of the Republic of Armenia (higher plants and fungi)*. Yerevan. 592 p.
- Takhtajan A. 1986. *Floristic regions of the World*. Los Angeles. 522 p.

Подписи к фотографиям статьи Г. Г. Оганезовой. Поперечные срезы вегетативных органов видов *Potentilla s. l.*

I. А – общий вид *Potentilla porphyrantha*; Г. – фрагмент розетки, видны прилистники зеленых листьев и их остатки прошлых лет вегетации; В. – *Dasiphora fruticosa* (фрагмент гербарного образца) без брахибластов, Б. – с брахибластами.

II. *Potentilla porphyrantha*; А. – лист – х 100; Б. – фрагмент средней части черешка с 2 типами волосков – х 100; В. – черешок близ его основания – х 40; Г. – фрагмент прилистника с железистыми трихомами; - х 100; Д. – стебель с разрушенной сердцевинной - х 40; Е. – цветонос – х 100; Ж. – каудекс – х 40.

III. *Dasiphora fruticosa*: А. – лист с фрагментом трихомы на постаменте – х 100; Б. – черешок под листом – х 100; В. – основание черешка, переход в прилистник – 100; Г. – прилистник х 100; Д. – узел молодого побега; прилистник снабжен множеством простых волосков - х 40; Е. – брахибласт прикрытый прилистниками с множеством волосков х 40; Ж. – однолетний стебель х 100; З. – многолетний стебель – х 100; И. – цветонос особи без брахибластов - х 100; К. – цветонос особи с брахибластами – х 100.

IV. *Potentilla gelida*: А. – лист с фрагментом простого волоска – х 100; Б. – черешок – х 40; В. – простые на постаменте и железистые трихомы – х 100; Г. – основание черешка при переходе в прилистник – х 40; Д. – прилистник х 40; Е. – стебель с разрушенной сердцевинной – х 40; И. – цветонос – х 40; Ж. – основание стебля, переход в корневище – х 40; З. – корневище – х 40.

V. *Potentilla recta*: А. – лист с простым волоском и друзами оксалата кальция – х 400; Б. – черешок под листовой пластинкой – х 40; В. – черешок при переходе в прилистник – 40; Г, Д. – прилистник х 40; Е, Ж. – фрагменты структуры стебля – х 100; З. – подземная часть стебля – х 40.

V. *Potentilla reptans*: А. – лист – х 400; Б. – черешок – х 40; В. – прилистник – х 40; Г. – стелящийся стебель – х 100; Д. – прямостоячий стебель – х 100; Е. – цветонос – х 40; Ж. – корневище – х 100.

Институт ботаники им. А.Тактаджяна  
НАН РА  
Ереван 0040, ул. Ачаряна, 1  
gogar.oganezova@gmail.com