



УДК 582.734.4:581.821.1(571.61/.62)

Анатомическое строение листовой пластинки у некоторых представителей родов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* (Rosaceae), произрастающих в Приамурье

Т. Н. Моторыкина

ФГБУН «Институт водных и экологических проблем» ДВО РАН, ул. Дикопольцева, 56, г. Хабаровск, 680000, Россия.

E-mail: tanya-motorykina@yandex.ru

Ключевые слова: антиклинальные стенки, губчатая ткань, дорзивентральное строение листовой пластинки, палисадная ткань, тип листа, тип устьиц, эпидермис.

Аннотация. Исследована структура листовых пластинок у девяти видов рода *Potentilla* s. l., а также по одному представителю родов *Comarum* L. и *Dasiphora* Rafin., близких к *Potentilla*, собранных в Приамурье. У всех изученных видов они довольно однообразны по строению и имеют дорзивентральный мезофилл. Большинство видов имеют гипостоматные листья. У *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray отмечен амфистоматный тип листа. У всех изученных видов выявлен аномоцитный тип устьиц. Различия в строении листовых пластинок у видов выражаются в основном в размерах и очертаниях клеток верхнего и нижнего эпидермиса (форма антиклинальных стенок клеток верхнего и нижнего эпидермиса), в опушении листа. Клетки верхнего эпидермиса крупнее, чем клетки нижнего, по большей части с прямыми, иногда с извилистыми или с сильно извилистыми антиклинальными стенками. Клетки нижнего эпидермиса со слабо извилистыми, извилистыми и сильно извилистыми антиклинальными стенками. Листья с верхней стороны листа у большинства видов опушены простыми кроющими волосками, реже опушение отсутствует. С нижней стороны листьев в основном опушены простыми кроющими волосками, встречаются и железистые. Опушение листьев железистыми и кроющими волосками, за исключением *P. sawiczii* Schischk. et Kom., совместно с формой листовой пластинки является секционным признаком, который позволяет разграничить секции подрода *Hypargyrium*. Признак отсутствия выраженного выступа с нижней стороны листочка, который образует центральная жилка у представителей подрода *Schistophyllidium* (*P. bifurca* L., *P. semiglabra* Juz.), может успешно использоваться в систематике рода *Potentilla* на подродовом уровне.

Anatomical structure of leaf blade in some species of *Comarum*, *Dasiphora* and *Potentilla* (Rosaceae) occurring in the Priamurye

T. N. Motorykina

Institute of Water and Ecology problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Science,
56, Dikopoltsev St., Khabarovsk, 680000, Russia

Keywords: anticlinal walls, dorsiventral structure of leaf blade, epidermis, palisade tissue, spongy tissue, type of leaf, type of stomata.

Summary. The structure of leaf blades was studied in nine species of the genus *Potentilla* s. l., as well as in two species representing the genera *Comarum* L. and *Dasiphora* Rafin., close to *Potentilla* collected in the Priamurye. In all studied species they are fairly monotonous in structure and have a dorsiventral mesophyll. Most species have hypostomata leaves. *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray has an amphistomatic leaf type. Anomocyt type of stomata was revealed in all studied species. Differences in the structure of leaf blades in the species are expressed mainly in

the size and shape of the cells of the upper and lower epidermis (the shape of the anticlinal walls of the cells of the upper and lower epidermis), in the leaflet. The cells of the upper epidermis are larger than the cells of the lower epidermis, mostly with straight, sometimes tortuous or strongly tortuous anticlinal walls. Cells of the lower epidermis with weakly sinuous, sinuous and strongly tortuous anticlinal walls. Leaves on the upper side of the leaf in most species are covered with simple covering hairs, rarely there is no pubescence. On the underside, the leaves are mostly covered with simple hairs covering them, and glandular ones are also found. Leaf scarring with glandular and covering hairs, with the exception of *P. sawiczii* Schischk. et Kom., in conjunction with the shape of the leaf blade, is a sectional feature to delineate sections of one subgenus *Hypargyrium*. The sign of absence of pronounced protrusion from the underside of the leaf that forms the central vein in the representatives of the subgenus *Schistophyllidium* (*P. bifurca* L., *P. semiglabra* Juz.), could be successfully used in the taxonomy of the genus *Potentilla* at subgenus level.

Введение

По системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) роды *Comarum* L., *Dasiphora* Rafin. и *Potentilla* L. включены в семейство Rosaceae Juss. порядка Rosales Bercht. et J. Presl надпорядка Rosanae Takht. подкласса Rosidae Takht. класса Magnoliopsida Brongn. типа Magnoliophyta Cronquist, Takht. et W. Zimm. ex Reveal. И. Соляком критически пересмотрены материалы по роду *Potentilla* в крупнейших гербариях мира. В 2004 году появляется его статья о лапчатках бывшего СССР в виде ключа для определения видов с общим списком (220 видов, 11 подвидов и 11 гибридов) (Soják, 2004). В ней И. Соляк рассматривал род *Potentilla* в узком смысле и приводил в качестве самостоятельных такие рода, как *Argentina* Hill, *Comarum* L., *Dasiphora* Rafin., *Drymocallis* Fourr. ex Rydb., *Schistophyllidium* Juz. ex Soják и другие. Из рода *Comarum* он выделяет монотипный род *Farinopsis* Chrtek et Soják, включающий *F. salesovianum* (Stephan) Chrtek et Soják, который уже в 1984 году у Й. Хртека и И. Соляка являлся самостоятельным родом и предположительно представлял собой особую ветвь эволюции в трибе *Potentillineae* (Chrtek et Soják, 1984). Т. Эрикссон с соавторами (Eriksson et al., 1998) на основании молекулярно-генетических методов исследования рода *Potentilla* показали, что данный род не является монофилетичной группой. В 2007 году в работе, посвященной филогении и квалификации семейства Rosaceae, Д. Поттер, Т. Эрикссон и другие показали, что триба *Potentilleae* Sweet подразделяется на две подтрибы: собственно *Potentillinae* J. Presl с родом *Potentilla* L. и включением сюда таких родов как *Argentina* Hill, *Comarella* Rydb., *Duchesnea* Sm., *Horkelia* Cham. et D. F. K. Schltldl., *Horkeliella* (Rydb.) Rydb., *Ivesia* Torr. et A. Gray, *Purpusia* Brandegeе, *Stellariopsis* (Baill.) Rydb. и *Fragariinae* Torr. et A. Gray с родами *Alchemilla* L. (включая *Aphanes* L., *Lachemilla* (Focke) Lagerh. и *Zygalchemilla* Rydb.), *Chamaerhodos* Bunge, *Comarum* L. (включая *Farinopsis*

Chrtek et Soják), *Dasiphora* Raf. (= *Pentaphylloides* Duhamel), *Drymocallis* Fourr., *Fragaria* L., *Potaninia* Maxim., *Sibbaldianthe* Juz. (включая *Schistophyllidium* (Juz. ex Fed.) Ikonn.), *Sibbaldia* L. и *Sibbaldiopsis* Rydb. (Potter et al., 2007). В 2008 году И. Соляк исследуя строение пыльников представителей трибы *Potentilleae* обнаружил, что представители подтрибы *Potentillinae* имеют пыльники с двумя половинками (теками), окруженные швом, незамкнутым в верхней части и у основания пыльника, а виды подтрибы *Fragariinae* – с одной текой, окруженной швом, незамкнутым лишь в основании пыльника. Этот морфологический признак лег в основу деления трибы на две подтрибы, подтверждая тем самым данные молекулярно-филогенетических исследований (Soják, 2008). В 2016 году А.А. Кечайкин и А. И. Шмаков привели новую систему подтрибы *Potentillinae* J. Presl (Rosaceae Juss.) в мировом объеме до ранга секций. Группы *Fragariastrum* Heist. ex Fabr. и *Tormentilla* L. рода *Potentilla* L. на основании результатов молекулярных исследований и морфологических различий рассматриваются ими в качестве самостоятельных родов. Большинство видов этих групп, ранее включавшихся в *Potentilla*, переводятся в отдельные роды *Fragariastrum* и *Tormentilla*. В родах *Argentina* Hill, *Horkelia* Cham. et Schltldl. и *Potentilla* приводятся новые комбинации, а также лексотификацию отдельных таксонов. Подтриба *Potentillinae* J. Presl, по данным А.А. Кечайкина и А. И. Шмакова, включает 12 родов: *Argentina* Hill, *Dryadanthe* Endl., *Duchesnea* Sm., *Fragariastrum* Heist. ex Fabr., *Horkelia* Cham. et Schltldl., *Horkeliella* (Rydb.) Rydb., *Ivesia* Torr. et A. Gray (incl. *Comarella* Rydb.), *Potentilla* L., *Purpusia* Brandegeе, *Stellariopsis* (Baill.) Rydb., *Tormentilla* L., *Tylosperma* Botsch. (Kechaykin, Shmakov, 2016).

В литературе имеются данные по анатомическому строению черешков листьев представителей *Dasiphora* (Pshennikova, Volkova, 2013) и *По-*

tentilla (Motorykina, 2015), а также междоузлий стеблей некоторых видов *Potentilla*, *Comarum* и *Dasiphora* (Motorykina, 2016). Сведения же по анатомии листа видов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* в целом немногочисленны и, как правило, фрагментарны. В литературных источниках представлена анатомия эпидермы листа пяти таксонов (четыре вида и одна разновидность) р. *Dasiphora*: *D. davurica* (Nestl.) Kom., *D. davurica* var. *flava* (Worosch.) Gorovoi, Pshennikova et Volkova (*Potentilla davurica* Nestl. var. *flava* Worosch.), *D. mandshurica* (Maxim.) Juz., *D. gorovoi* Pshennikova, *D. fruticosa* (L.) Rydb. (Volkova, Pshennikova, 2011), некоторые данные по анатомии листа *Comarum palustre* L. и *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (Kurbatskiy, 1984), а также немногочисленные данные по анатомии листа некоторых видов р. *Potentilla* (Gasarov, 1962; Selenina, Syrovezhko, 1965; Czevtaeva, 1983; Kurbatskiy, 1984; Neo Kyeong-In, 2013).

В связи с этим нами проведено анатомическое изучение строения листовой пластинки у некоторых видов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* s. l. с целью выявления важных признаков для систематики *Potentilla* и близких родов.

Диагностическое и таксономическое значение стоматографических признаков у представителей разных семейств показано в многочисленных работах отечественных и зарубежных авторов (Stace, 1965; Baranova, 1972; Ninova, 1973; Cauwet-Mare et al., 1978; Guyot, 1978; Shan, Abraham, 1981; Arora et al., 1982; Baranova, 1985; Ostroumova, 1985, 1987; Ostroumova, Kljuykov, 1991, 2007; Ostroumova, Lavrova, 1991; Volkova, Gorovoy, 2008, 2010, 2012; Volkova et al., 2008; Ostroumova, Oskolski, 2010; Sun et al., 2010; Pautov, Pagoda, 2015; Volkova, 2016).

Материалы и методы

Нами проведено исследование анатомического строения листьев у девяти видов р. *Potentilla* s. l. (excl. *Comarum* и *Dasiphora*) представителей двух подродов (subgen.) и восьми секций (sect.):

Gen. *Potentilla* L.

Subgen. *Schistophyllidium* Juz. ex Fed.

Sect. *Bifurcae* (Th. Wolf) Grossh. (*Potentilla bifurca* L., *P. semiglabra* Juz.)

Subgen. *Potentilla*

Sect. *Leptostylae* (Th. Wolf) Guşul. (*P. anserina* L.)

Sect. *Closterostylae* (Th. Wolf) T. T. Yu & C. L. Li (*P. sawiczii* Schischk. et Kom.)

Sect. *Potentilla* – sect. *Terminales* (Döll) Gren. et Gord. (*P. argentea* L.)

Sect. *Tanacetifoliae* (Lehm.) Juz. (*P. longifolia* Willd. ex D. F. K. Schldtl.)

Sect. *Supinae* (Lehm.) A. Nelson (*P. paradoxa* (Nutt.) Soják)

Sect. *Multifidae* (Lehm.) A. Nelson (*P. tergemina* Soják)

Sect. *Reptantes* (Lehm.) Kechaykin (*P. flagellaris* Willd. ex D. F. K. Schldtl.)

В статье нами использовалась система рода *Potentilla* L. А. А. Кечайкина (Kechaykin, 2016) с учетом работ В. В. Якубова (Yakubov, 1996) и Р. В. Камелина (Kamelin, 2001).

Кроме того, были исследованы листовые пластинки у двух представителей родов *Comarum* и *Dasiphora* (*Comarum palustre* L. и *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.), так как эти роды близки к *Potentilla*.

Для изучения анатомического строения листьев у представителей родов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* нами использовался собственный гербарный материал и материал коллег из Гербария Института водных и экологических проблем ДВО РАН (КНА, г. Хабаровск).

Места сбора образцов для анатомического изучения листовых пластинок

Comarum palustre: «Хабаровский край, Ульчский р-н, сплавина на берегу оз. Зеланди, напротив с. Сусанино. 21 VII 2004. М. В. Крюкова, Т. Н. Толмачева».

Dasiphora fruticosa: «Хабаровский край, Солнечный р-н, хр. Баджал, верхнее течение р. Урми, урез 885 м, скалы северной экспозиции, на карнизах. 28 VI 1988. С. В. Хегай, С. Д. Шлотгауэр, С. В. Крамная».

Potentilla bifurca: «Хабаровский край, г. Хабаровск, ст. Садовая, на железнодорожной насыпи. 26 VIII 2002. Т. Н. Толмачева».

P. semiglabra: «Амурская область, Архаринский р-н, северо-западная часть с. Ленинское, пойма р. Архара, разнотравный луг. 26 VII 2005. Т. Н. Толмачева, А. В. Ермошкин».

P. anserina: «Хабаровский край, Вяземский р-н, окр. с. Шереметьево, обочина дороги. 22 VI 2005. Т. Н. Толмачева, М. В. Крюкова, А. В. Ермошкин».

P. sawiczii: «Хабаровский край, Солнечный р-н, хр. Баджал, верховье р. Баджал, галечник, 1100 м. 18 VII 1990. С. В. Хегай».

P. argentea: «Хабаровский край, р-н им. Лазо, п. Переяславка, левый берег р. Кии, поляна око-

ло лестницы моста. 22 VI 2005. Т. Н. Толмачева, М. В. Крюкова».

P. longifolia: «Хабаровский край, Ульчский р-н, п. Тыр, Тырский утес, мятликовое разнотравье на вершине. 18 VII 2004. Т. Н. Толмачева, М. В. Крюкова».

P. paradoxa: «Хабаровский край, Ульчский р-н, п. Тыр, галечно-песчаная отмель. 18 VII 2004. Т. Н. Толмачева, М. В. Крюкова».

P. tergemina: «Хабаровский край, Бикинский р-н, п. Бикин, газон у здания администрации. 15 VI 2005. Т. Н. Толмачева, А. В. Ермошкин».

P. flagellaris: «Амурская область, Архаринский р-н, северо-западная часть с. Ленинского, пойма р. Архары, сухой луг. 26 VII 2005. Т. Н. Толмачева».

Гербарный материал предварительно распаривали в горячей воде в течение 5–10 минут, а затем выдерживали в размягчающей смеси: спирт : глицерин : вода в соотношении 1 : 1 : 1 в течение 15–30 дней. Поперечные срезы пластинок стеблевых листьев делали бритвой от руки в средней части листа, через крупную жилку. Окрашивание срезов проводили слабым раствором сафранина, после чего временные препараты изготавливались по общепринятой методике (Voronin, 1972). Достоверность полученных результатов достигалась изучением их в пятикратной повторности. Изучение препаратов проводилось на поляризованном микроскопе Nikon Eclipse LV 100 Pol при увеличении 4 x 0,10 Pol и 10 x 0,25 Pol.

При характеристике типов устьиц (типы устьичных аппаратов) использованы классификации М. А. Барановой (Baranova, 1985, 1990).

При анатомическом исследовании листьев у девяти видов *Potentilla* s. l., а также у *Comarum palustre* и *Dasiphora fruticosa* мы обращали внимание на следующие признаки: характер губчатой ткани мезофилла, форму антиклинальных клеток верхнего и нижнего эпидермиса, строение трихом и расположение устьиц.

Результаты и их обсуждение

Сравнительно-анатомическое исследование листьев на поперечном разрезе у видов *Potentilla*, *Comarum palustre* и *Dasiphora fruticosa* показало, что для всех видов характерно дорзивентральное строение мезофилла: к верхнему эпидермису непосредственно прилегает плотный слой клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листа (палисадная ткань), а к

нижнему эпидермису прилегает несколько слоев рыхлой губчатой ткани с межклетниками. Палисадная ткань представлена двумя слоями вытянутых, плотно расположенных клеток, длина которых в 1,5–2 раза превосходит ширину. У *Comarum palustre*, *Dasiphora fruticosa*, *Potentilla sawiczii*, *P. semiglabra*, *P. flagellaris*, *P. anserina*, *P. argentea*, *P. bifurca*, *P. longifolia*, *P. paradoxa* губчатая ткань дву-пятислойная (рис. 1). Клетки губчатой ткани сравнительно мелкие, округлые, в отличие от клеток палисадной ткани. В клетках губчатой ткани у *P. argentea* нами были обнаружены в небольшом количестве друзы оксалата кальция, они же единично наблюдались и в палисадной ткани (рис. 1.7). Обнаружение друз оксалата кальция в губчатой и палисадной паренхиме листа у *P. argentea* было известно по работе Л. В. Селениной и Н. В. Сыровежко (Selenina, Syrovezhko, 1965).

Кутикула хорошо выражена. Эпидермис у изученных видов однослойный. На поперечных срезах листьев у большинства изученных видов отмечено различие в размерах клеток верхнего и нижнего эпидермиса. Очертания клеток верхнего эпидермиса менее извилистые, чем клетки нижнего эпидермиса. Клетки верхнего эпидермиса крупнее, в проекции многоугольные или неправильно прямоугольные, по большей части с прямыми (у *Comarum palustre*, *Dasiphora fruticosa*, *Potentilla semiglabra*, *P. bifurca*, *P. argentea*, *P. paradoxa*, *P. tergemina*), иногда с извилистыми (у *P. longifolia*, *P. flagellaris*, *P. anserina*) или с сильно извилистыми (*P. sawiczii*) антиклинальными стенками (рис. 2, 3). Клетки нижнего эпидермиса меньше по сравнению с клетками верхнего эпидермиса, со слабо извилистыми (у *Comarum palustre*, *Dasiphora fruticosa*, *Potentilla semiglabra*), извилистыми (у *P. bifurca*, *P. longifolia*, *P. paradoxa*, *P. anserina*, *P. tergemina*) или с сильно извилистыми (у *P. sawiczii*, *P. flagellaris*, *P. argentea*) антиклинальными стенками (рис. 2, 3). Очертания клеток верхнего и нижнего эпидермиса (форма антиклинальных стенок клеток верхнего и нижнего эпидермиса) зависят от условий произрастания растений (Morgun et al., 2010; Rezanova et al., 2011), и, в связи с этим, этот признак является неустойчивым и не может быть использован в систематике р. *Potentilla*. Листья с верхней стороны у большинства изученных видов опушены простыми кроющими волосками (у *Comarum palustre*, *Potentilla sawiczii*, *P. paradoxa*, *P. flagellaris*, *P. argentea*), реже опушение отсутствует (у *Potentilla semiglabra*,

P. bifurca) (рис. 1). С нижней стороны листа практически у всех видов (за исключением *Potentilla semiglabra*, *P. bifurca*) опушены простыми кроющими волосками. У *P. longifolia* и *P. sawiczii* кроме простых кроющих волосков встречаются и железистые (рис. 1.5, 2.5, 2.6). Железки представлены 2-3-клеточными волосками. У *P. tergestina* и *P. argentea* (рис. 1.7) нижняя сторона листа опушена многочисленными длинными про-

стыми волосками, которые, переплетаясь между собой, создают войлочное опушение. Опушение листьев железистыми и кроющими волосками, за исключением *P. sawiczii*, совместно с формой листовой пластинки является секционным признаком, который позволяет разграничить секции одного подрода *Hypargyrium*: *Tanacetifolia* (*P. longifolia*) и *Argentea* (*P. argentea*).

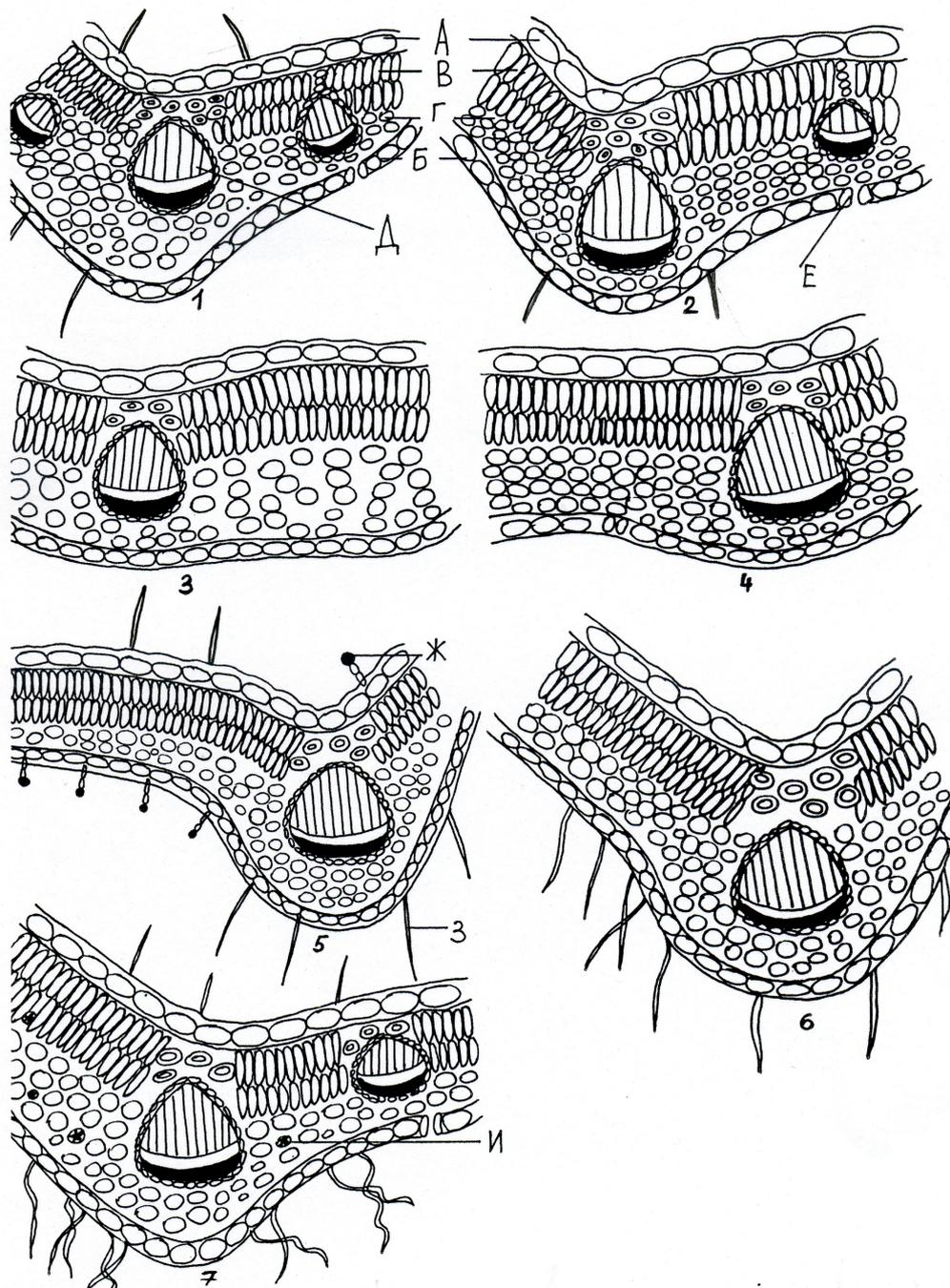


Рис. 1. Пластинки листа в разрезе у некоторых видов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla*: 1 – *Comarum palustre*; 2 – *Dasiphora fruticosa*; 3 – *Potentilla bifurca*; 4 – *P. semiglabra*; 5 – *P. sawiczii*; 6 – *P. anserina*; 7 – *P. argentea*; А – верхний эпидермис; Б – нижний эпидермис; В – мезофилл, палисадная ткань; Г – мезофилл, губчатая ткань; Д – проводящий пучок; Е – устьице; Ж – железистый волосок; З – простой кроющий волосок; И – друзы оксалата кальция (увеличение микроскопа 4 × 0,10).

Для большинства видов характерны гипостоматные листья (рис. 2, 3), и только у *P. paradoxa* отмечен амфистоматный тип листа (рис. 3.7). Устьица у всех изученных видов овальные и округлые, расположены хаотично и окружены 4–7 клетками. На листьях выявлен аномоцитный тип устьиц. К аномоциту типу нами отнесены устьица, окруженные 3–7 соседними клетками, которые не отличаются размерами или формой от остальных клеток эпидермы (Varanova, 1990).

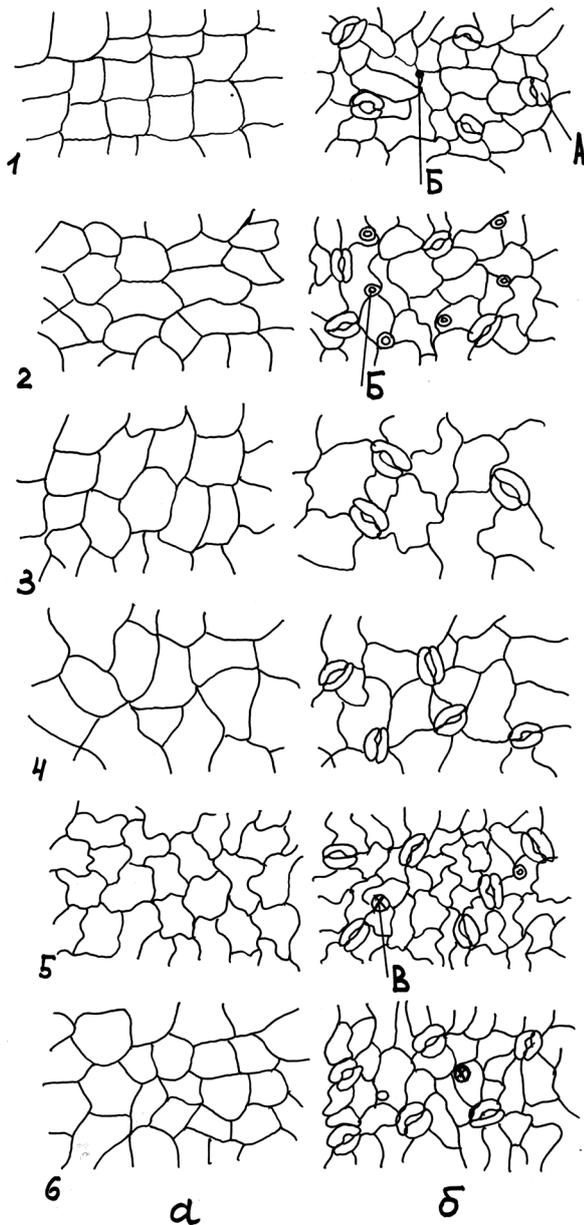


Рис. 2. Эпидермис листа некоторых видов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla*: 1 – *Comarum palustre*; 2 – *Dasiphora fruticosa*; 3 – *Potentilla bifurca*; 4 – *P. semiglabra*; 5 – *P. sawiczii*; 6 – *P. longifolia*; А – устьице; Б – основание простого кроющего волоска; В – основание железистого волоска; а – верхний эпидермис; б – нижний эпидермис (увеличение микроскопа 10 × 0,25).

В результате наших исследований установлено, что центральная жилка листочка у большинства видов (рис. 1.1, 1.2, 1.5, 1.6, 1.7) образует с нижней стороны хорошо выраженный выступ, который отсутствует у представителей подрода *Schistophyllidium* – *P. bifurca* и *P. semiglabra* (рис. 1.3, 1.4). Этот анатомический признак совместно с жизненной формой летнезеленого полукустарничка (Bezdelev, Bezdeleva, 2006) и наличием волосков при основании (иногда и на верхушке) плодиков у этих видов может служить подтверждением обоснованности принятия их в составе одноименного р. *Schistophyllidium* (Juz. ex Fed.) Ikonn. Некоторые исследователи, в частности, С. С. Иконников (Ikonnikov, 1979), Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 2000) и J. Soják (2004), признают данный род, выделенный из р. *Potentilla*, в качестве самостоятельного. Мы же, вслед за С. В. Юзепчуком (Yuzerchuk, 1941), В. В. Якубовым (Yakubov, 1996), Р. В. Камелиным (Kamelin, 2001), С. В. Овчинниковой (Ovchinnikova, 2005) и В. И. Курбатским (Kurbatskiy, 2012), оставляем подрод *Schistophyllidium* в составе *Potentilla*.

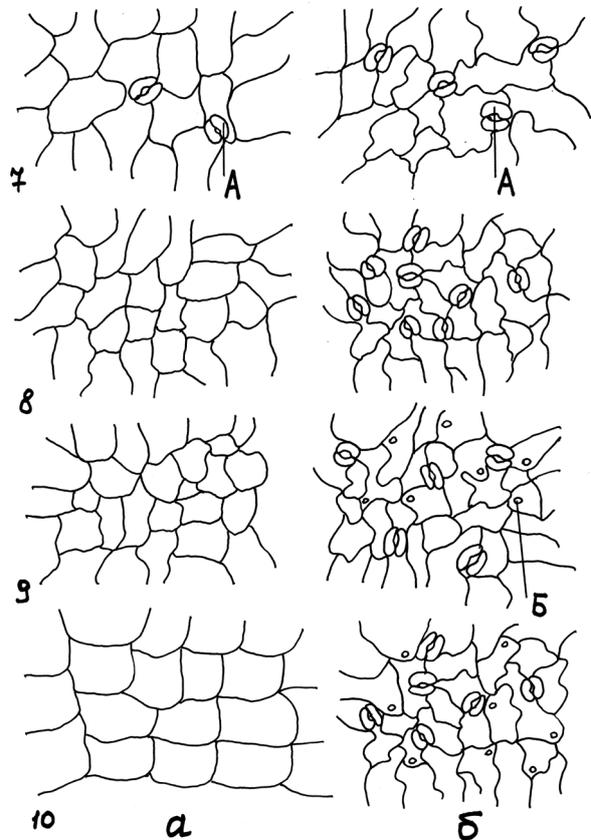


Рис. 3. Эпидермис листа некоторых видов *Potentilla*: 7 – *P. paradoxa*; 8 – *P. flagellaris*; 9 – *P. anserina*; 10 – *P. argentea*; А – устьице; Б – основание простого кроющего волоска; В – основание железистого волоска; а – верхний эпидермис; б – нижний эпидермис (увеличение микроскопа 10 × 0,25).

Заклучение

Проведенное анатомическое исследование строения пластинки листа у некоторых видов *Potentilla*, *Comarum palustre* и *Dasiphora fruticosa* показало, что все изученные виды имеют дорзи-вентральное строение мезофилла. Для большинства их характерен гипостоматный тип листа. У *P. paradoxa* отмечен амфистоматный тип листа. У всех видов обнаружен аномоцитный тип устьичного аппарата. Различия у изученных видов выражаются в основном в размерах и очертании клеток верхнего и нижнего эпидермиса, в опушении листа. Опушение листьев совместно с формой листовой пластинки являются секци-

онным признаком, а признак отсутствия выраженного выступа с нижней стороны листочка, который образует центральная жилка у представителей подрода *Schistophyllidium*, может успешно использоваться в систематике р. *Potentilla* на подродовом уровне. Очертания клеток верхнего и нижнего эпидермиса (форма антиклинальных стенок клеток верхнего и нижнего эпидермиса) зависят от условий произрастания растений; следовательно, данный признак является неустойчивым и не может использоваться для целей систематики *Potentilla*, а также *Comarum* и *Dasiphora*.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Arora K., Grace J., Stewart G.** 1982. Epidermal features of *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., *H. sphondylium* L. and their hybrid. *Bot. J. Lin. Soc.* 85: 169–177.
- Baranova M. A.** 1972. In: *Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families*. *Taxon* 21(4): 447–469.
- Baranova M. A.** 1985. Classifications of the morphological types of stomata. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 70(12): 1585–1595 [In Russian]. (**Баранова М. А.** Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн., 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595).
- Baranova M. A.** 1990. *Printsipy sravnitel'no-stomatograficheskogo izucheniya tsvetkovykh rasteniy [Principles of comparative-stomatographic study of flowering plants]*. Nauka, Leningrad, 67 pp. [In Russian]. (**Баранова М. А.** Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 67 с.).
- Bezdelev A. B., Bezdeleva T. A.** 2006. *Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Life forms of seed plants of the Russian Far East]*. Dalnauka, Vladivostok, 296 pp. [In Russian]. (**Безделев А. Б., Безделева Т. А.** Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.).
- Cauwet-Mare A. M., Cardonnier J., Cerceau-Larival M. T., Dodin R., Guyot M.** 1978. Contribution a l'etude multidisciplinaire du genre *Bupleurum* L. In: *Les Umbellifères. Contribution Pluridisciplinaires à la Systématique: Actes du 2^e Symposium International sur les Umbellifères (Perpignan, 1977)*. Paru, 623–651 pp. [In French].
- Chevtayeva V. A.** 1983. *Vidy roda Potentilla L. s palchatymi listyami iz Pamiro-Alaya (sistematika, geografiya, anatomiya, palinologiya i tsitologiya) [Species of the genus Potentilla L. with palmate leaves of the Pamir-Alai (systematics, geography, anatomy, palynology and cytology): autoabstract the dissertation ... of the candidate of biological sciences]*. Dushambe, 17 pp. [In Russian]. (**Чевтаева В. А.** Виды рода *Potentilla* L. с пальчататыми листьями из Памиро-Алая (систематика, география, анатомия, палинология и цитология): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1983. 17 с.).
- Chrtek J., Soják J.** 1984. Farinopsis novy rod čeledi Rosaceae // *Cas. Nar. Muz. (Praha)*. R. 153. S. 10.
- Eriksson T., Donoghue M. J., Hibbs M. S.** 1998. Phylogenetic analysis of *Potentilla* using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS), and implications for the classification of Rosoideae (Rosaceae). *Plant Systematics and Evolutions* 211: 155–179. DOI: 10.1007/BF00985357
- Gasanov A. M.** 1962. For ecological and anatomical study of two species of *Potentilla*. *Izvestiya Akademii nauk Azerbaydzhanskoy SSR. Seriya biologicheskikh i meditsinskikh nauk [Proceedings of the Academy of Sciences of Azerbaijan SSR. A series of biological and medical sciences]*. Baku, 6: 17–26 [In Russian]. (**Гасанов А. М.** К эколого-анатомическому изучению двух видов лапчатки // Известия Академии наук Азербайджанской ССР. Серия биологических и медицинских наук. Баку, 1962. № 6. С. 17–26).
- Guyot M.** 1978. Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des Umbellifères. In: *Les Umbellifères. Contribution Pluridisciplinaires à la Systématique: Actes du 2^e Symposium International sur les Umbellifères (Perpignan, 1977)*. Paru, 133–148 pp. [In French].
- Heo K.-I., Lee S., Yoo M., Lee S., Kwon Y., Lim S. Y., Kim S., Kim S.-C.** 2013. The taxonomic implication of trichome and epicuticular waxes in tribe *Potentilleae* (Rosaceae) in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 43, 2: 106–117.
- Ikonnikov S. S.** 1979. *Opredelitel vysshykh rasteniy Badakhshana [The determinant of the higher plants of Badakhshan]*. Nauka, Leningrad, 210 pp. [In Russian]. (**Иконников С. С.** Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука, 1979. 210 с.).

- Kamelin R. V.** 2001. *Potentilla* L. In: *Flora Vostochnoy Yevropy [Flora of the Eastern Europe]*. Vol. 10. Mir i semya, Publishers of St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy, St. Petersburg, 394–452 pp. [In Russian]. (**Камелин Р. В.** Лапчатка – *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб.: Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. С. 394–452).
- Кечайкин А. А.** 2016. Rod *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) vo flore Altayskoy gornoy strany (AGS) [The genus *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) in the flora of the Altai highland (AGS): *autoabstract the dissertation ... of the candidate of biological sciences*]. Novosibirsk, 18 pp. [In Russian]. (**Кечайкин А. А.** Род *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) во флоре Алтайской горной страны (АГС): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирски, 2016. 18 с.).
- Кечайкин А. А., Шмаков А. И.** 2016. A system of subtribe *Potentillinae* J. Presl (Rosaceae Juss.) *Turczaninowia* 19, 4: 114–128 [In Russian]. (**Кечайкин А. А., Шмаков А. И.** Система подтрибы *Potentillinae* J. Presl (Rosaceae Juss.) *Turczaninowia*, 2016. Т. 19, вып. 4. С. 114–128). DOI: 10.14258/turczaninowia.19.4.16
- Kurbatskiy V. I.** 1984. Rod *Potentilla* L. v gorakh Yuzhnoy Sibiri [*Genus Potentilla L. in the mountains of Southern Siberia: autoabstract the dissertation ... of the candidate of biological sciences*]. Tomsk, 18 pp. [In Russian]. (**Курбатский В. И.** Род *Potentilla* L. в горах Южной Сибири: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 1984. 18 с.).
- Kurbatskiy V. I.** 2012. Genus *Potentilla* L. In: *Konspekt flory Azianskoj Rossii [Synopsis of flora of Asian Russia]*. Publishers Siberian branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 206–218 pp. [In Russian]. (**Курбатский В. И.** Род *Potentilla* L. // Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 206–218).
- Morgun V. V., Kiriziy D. A., Shadchina T. M.** 2010. Ecophysiological and genetical aspects of crops adaptation to global climate changes. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy [Physiology and biochemistry of cultivated plants]* 42(1): 3–22 [In Russian]. (**Моргун В. В., Киризий Д. А., Шадчина Т. М.** Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 42, № 1. С. 3–22).
- Motorykina T. N.** 2015. Anatomic structure of stem leaf petioles of some species of the genus *Potentilla* (Rosaceae). *Turczaninowia* 18, 3: 75–83 [In Russian]. (**Моторыкина Т. Н.** Анатомическое строение черешков стеблевых листьев у некоторых видов рода *Potentilla* (Rosaceae) // *Turczaninowia*, 2015. Т. 18, вып. 3. С. 75–83). DOI: 10.14258/turczaninowia.18.3.3
- Motorykina T. N.** 2016. The anatomical structure of the stem internodes in some species of the genera *Potentilla* L., *Comarum* L. и *Dasiphora* Rafin. (Rosaceae) In: *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya [Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy]* 3: 89–94 [In Russian]. (**Моторыкина Т. Н.** Анатомическое строение междоузлий стеблей у некоторых видов родов *Potentilla* L., *Comarum* L. и *Dasiphora* Rafin. (Rosaceae) // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация, 2016. № 3. С. 89–94).
- Ninova D.** 1973. Comparative-anatomical study of *Centaurea* spp. in Bulgaria. I. Epiderm and stomatic apparatus // *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 58(9): 1357–1360 [In Russian]. (**Нинова Д.** Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 9. С. 1357–1360).
- Ostroumova T. A.** 1985 Structure of the leaf epidermis in some species of the genus *Elaeosticta* (Umbelliferae) // *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 70(12): 1625–1628 [In Russian]. (**Остроумова Т. А.** Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (Umbelliferae) // Бот. журн., 1985. Т. 70, № 12. С. 1625–1628).
- Ostroumova T. A.** 1987. The types of stomata in representatives of the Apiaceae family. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 72(11): 1479–1488 [In Russian]. (**Остроумова Т. А.** Типы устьиц листьев у представителей семейства Апиáceе // Бот. журн., 1987. Т. 72, № 11. С. 1479–1488).
- Ostroumova T. A., Kljuykov E. V.** 1991. Stomatal types as a taxonomic character in the Umbelliferae: tribe *Apiaceae*, subtribe *Apiinae*. *Feddes Repert.* 102(1–2): 105–114.
- Ostroumova T. A., Kljuykov E. V.** 2007. Stomatal types in Chinese and Himalayan Umbelliferae. *Feddes Repert.* 118(3–4): 84–102.
- Ostroumova T. A., Lavrova T. V.** 1991. Stomatal types in the Umbelliferae and their taxonomic value: tribe *Apiaceae*, subtribe *Foeniculinae*. *Feddes Repert.* 102(5–6): 385–394.
- Ostroumova T. A., Oskolski A. A.** 2010. Survey of the leaf anatomy of Araliaceae and some related taxa. *Plant Div. Evol.* 128(3–4): 423–441.
- Ovchinnikova S. V.** 2005. Rosaceae. In: *Konspekt flory Sibiri: sosudistye rasteniya [Abstract of the flora of Siberia: Vascular plants]*. Nauka, Novosibirsk, 117–133 pp. [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Семейство Rosaceae – Розоцветные // Конспект флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 2005. С. 117–133).
- Pautov A. A., Pagoda Ya. O.** 2015. Structural diversity of the leaf epidermis in the genus *Gnetum* (Gnetaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 100(2): 171–177 [In Russian]. (**Паутов А. А., Пагода Я. О.** Структурное разнообразие эпидермы листьев в роде *Gnetum* (Gnetaceae) // Бот. журн., 2015. Т. 100, № 2. С. 171–177).

Potter D., Eriksson T., Evans R. C., Oh S., Smedmark J. E. E., Morgan D. R., Kerr M., Robertson K. R., Arsenault M., Dickinson T. A., Campbell C. S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolutions* 266: 5–43. DOI: 10.1007/s00606-007-0539-9

Pshennikova L. M., Volkova S. A. 2013. Anatomical structure of the leaf petioles in species of *Dasiphora* (Rosaceae). *Turczaninowia* 16, 2: 106–109 [In Russian]. (Пишеникова Л. М., Волкова С. А. Анатомическое строение черешков листьев видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) // *Turczaninowia*, 2013. Т. 16, вып. 2. С. 106–109).

Rezanova T. A., Sorokopudov V. N., Svinarev E. N. 2011. Features of the anatomic structure of sheet of sort *Rosa* L. (Rosaceae Juss.). *Nauchnyye vedomosti. Seriya Yestestvennyye nauki* [Scientific bulletins. Series of Natural Sciences] 15/1 340, 9(104): 340–350 [In Russian]. (Резанова Т. А., Сороконудов В. Н., Сви́нарев Е. Н. Особенности анатомического строения листа у видов рода *Rosa* L. (Rosaceae Juss.) // Научные ведомости. Серия Естественные науки. Вып. 15/1 340, № 9(104). С. 340–350).

Selenina L. B., Syrovezhko N. M. 1965. Diagnostic anatomy *Potentilla argentea* L. *Trudy Leningradskogo khimiko-farmatsevticheskogo instituta. Vol. XIX. Voprosy farmakognozii* [Proceedings of the Leningrad Chemical-Pharmaceutical Institute. Vol. XIX. Questions pharmacognosy]. Leningrad, 81–86 pp. [In Russian]. (Селенина Л. В., Сыровежко Н. В. Диагностическая анатомия *Potentilla argentea* L. (лапчатки серебристой) // Труды Ленинградского химико-фармацевтического института. Т. XIX. Вопросы фармакогнозии. Л., 1965. С. 81–86).

Shah G. L., Abraham K. 1981. On the structure and ontogeny of stomata in some Umbellifers. *Phyton* (Austria) 21, 2: 189–202.

Soják J. 2004. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 125(3): 253–340. DOI: 10.1127/0006-8152/2004/0125-0253

Soják J. 2008. Notes on *Potentilla* XXI. A new division of the tribe *Potentilleae* (Rosaceae) and notes on generic delimitations. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 127 (3): 349–358. DOI: 10.1127/0006-8152/2008/0127-0349

Stace C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Botany Series* 4, 1: 1–78.

Sun N., He X. J., Zhou S. D. 2010. Epidermal morphology of *Ligusticum* (Apiaceae) from China. *Annales Botanici Fennici* 47(4): 261–279.

Takhtajan A. L. 2009. *Flowering Plants*. Springer Science+Business Media B. V., 751 pp. DOI: 10.1007/978-1-4020-9609-9

Tzvelev N. N. 2000. *Potentilla* L. In: *Opredelitel sosudistyx rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [The determinant of vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. Publishers of St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy, St. Petersburg, 781 pp. [In Russian]. (Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.).

Volkova S. A. 2016. The leaf epidermis of *Conioselinum longifolium* and *C. tataricum* (Apiaceae, Ligusticeae), growing in Siberia. *Turczaninowia* 19, 1: 19–26 [In Russian]. (Волкова С. А. Эпидерма листа видов *Conioselinum longifolium* and *C. tataricum* (Apiaceae, Ligusticeae), произрастающий в Сибири // *Turczaninowia*, 2016. Т. 19, вып. 1. С. 19–26). DOI: 10.14258/turczaninowia.19.1.2

Volkova S. A., Doudkin R. V., Gorovoy P. G. 2008. Leaf epidermis structure in the species of *Megadenia* (Brassicaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 93(8): 1213–1219 [In Russian]. (Волкова С. А., Дудкин Р. В., Горовой П. Г. Строение эпидермы листьев видов рода *Megadenia* (Brassicaceae) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 8. С. 1213–1219).

Volkova S. A., Gorovoy P. G. 2008. The leaf epidermis in species of *Cnidium* and *Tilinga* (Apiaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 93(7): 1104–1111 [In Russian]. (Волкова С. А., Горовой П. Г. Эпидерма листа видов рода *Cnidium* and *Tilinga* (Apiaceae) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 7. С. 1104–1111).

Volkova S. A., Gorovoy P. G. 2010. The leaf epidermis in some far Eastern species of the tribe *Ligusticeae* (Apiaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 95(7): 930–936 [In Russian]. (Волкова С. А., Горовой П. Г. Эпидерма листа некоторых дальневосточных видов трибы *Ligusticeae* (Apiaceae) // Бот. журн., 2010. Т. 95, № 7. С. 930–936).

Volkova S. A., Gorovoy P. G. 2012. The leaf epidermis in species of *Conioselinum chinense* and *C. filicinum* of the tribe *Ligusticeae* (Apiaceae). *Turczaninowia* 15, 2: 80–84 [In Russian]. (Волкова С. А., Горовой П. Г. Эпидерма листа видов *Conioselinum chinense* and *C. filicinum* трибы *Ligusticeae* (Apiaceae) // *Turczaninowia*, 2012. Т. 15, вып. 2. С. 80–84).

Volkova S. A., Pshennikova L. M. 2011. The leaf epidermis in species of genus *Dasiphora* (Rosaceae). *Turczaninowia* 14, 2: 123–129 [In Russian]. (Волкова С. А., Пишеникова Л. М. Эпидерма листа видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) // *Turczaninowia*, 2011. Т. 14, вып. 2. С. 123–129).

Voronin N. S. 1972. *Rukovodstvo k laboratornym zanyatiyam po anatomii i morfologii rasteniy* [Guide to laboratory work on the anatomy and morphology of plants]. Prosveshcheniye, Moscow, 160 pp. [In Russian]. (**Воронин Н. С.** Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М.: Просвещение, 1972. 160 с.).

Yakubov V. V. 1996. *Potentilla L.* In: *Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular plants of Soviet Far East]. Vol. 8. Ed. S. S. Kharkevich. Nauka, St. Petersburg, 168–206 pp. [In Russian]. (**Якубов В. В.** Лапчатка – *Potentilla L.* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб.: Наука, 1996. С. 168–206).

Yuzepchuk S. V. 1941. *Potentilla L.* In: *Flora SSSR* [Flora of USSR]. Vol. 10. Publishers of Academy of Sciences of USSR, Moscow–Leningrad, 78–223 pp. [In Russian]. (**Юзепчук С. В.** Род Лапчатка – *Potentilla L.* // Флора СССР. Т. 10. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 78–223).