

УДК 581.4:582

**СТРУКТУРНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА *POTENTILLA* (ROSACEAE)
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

T.A. Bezdeleva

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

В роде *Potentilla* выявлено значительное разнообразие жизненных форм: подушковидные полукустарнички, полукустарнички, травянистые поликарпики и одно-двулетние травянистые монокарпики. Большинство травянистых видов – стержнекорневые растения. В роде *Potentilla* на Дальнем Востоке России выявлены две модели побегообразования: моноподиальная розеточная и симподиальная полурозеточная. Моноподиальная модель побегообразования принята исходной, а симподиальная – вторичной. Для *P. acervata*, *P. longifolia* и *P. fragarioides* отмечено сочетание двух моделей побегообразования: моноподиальной розеточной – у главного побега и симподиальной полурозеточной – у боковых генеративных побегов.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Potentilla*, Rosaceae, модели побегообразования, розеточный побег, полурозеточный побег, жизненные формы, Дальний Восток России.

**STRUCTURAL –BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF
LIFE FORMS IN SOME SPECIES OF *POTENTILLA*
(ROSACEAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST**

T.A. Bezdeleva

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok

The genus *Potentilla* is characterized by the diversity of life forms, varying from pillow-like semishrub, semishrub, herbaceous perennial polycarpic and herbaceous annual monocarpic. The most of herbaceous species are taproot plants. Two patterns of the life forms formation are observed in *Potentilla* of the Russian Far East: monopodial rosette and sympodial semirosette, with the former

being primary and the latter being secondary. *P. acervata*, *P. longifolia* and *P. fragarioides* are characterized by the ability to develop the both types of shoot formation: monopodial rosette in primary shoot and sympodial semirosette in lateral generative shoots.

К e y w o r d s: *Potentilla*, Rosaceae, shoot formation, rosette, semirosette, life forms, Russian Far East.

Изучение жизненных форм растений имеет важное значение для разных разделов ботаники: морфологии, систематики, экологии, фитоценологии и др. (Борисова, 1960; Серебрякова, 1972, 1985; Зиман, 1976; Юрцев, 1976; Шафранова и др., 2009). Говоря о жизненной форме, обычно подразумевают комплекс внешнеморфологических, габитуальных признаков, в которых отражены особенности поведения растения: характер роста его надземных и подземных органов, способы захвата пространства, его удержания за собой и расселения; способы перенесения неблагоприятных периодов и т.д. Таким образом, понятие "жизненная форма" связывается с "адаптивной" морфологией, демонстрирующей пути приспособления растений к тем или иным условиям среды, к тому или иному образу жизни (Серебрякова, Петухова, 1978).

Изучение жизненных форм в пределах отдельных таксонов или экологических групп, их становление в онтогенезе, изменения в зависимости от условий обитания, выявление примитивных и продвинутых признаков играют важную роль при рассмотрении вопросов их эволюции и классификации.

В нашей статье подробно рассматриваются структурно-биологические особенности некоторых видов рода *Potentilla*, распространенных на российском Дальнем Востоке (РДВ).

В роде *Potentilla* L. насчитывается, по разным источникам, 200-500 видов, распространенных преимущественно в северном полушарии. На РДВ этот род представлен 79 видами. Лапчатки на РДВ обитают на лугах, в лесах, кустарниковых зарослях, на остепненных, каменистых и щебнистых склонах и осыпях, скалах, в тундрах, по песчаным берегам рек, на морском побережье, на выгонах, вдоль дорог, у жилья и вдоль железных дорог (Антропова, 1990; Якубов и др., 1996; Пробатова и др., 2006; Юрцев и др., 2010; Моторыкина, 2015). Многие

виды экологически пластичны, что позволяет им сформировать широкий ареал на РДВ и существовать в составе различных сообществ. С другой стороны, значительное число видов характеризуется высокой экологической специфичностью и распространены локально.

Наиболее богаты видами рассматриваемого рода Чукотский (41 вида) и Уссурийский (37 видов) флористические районы (ФР) (Якубов и др., 1996, Юрцев и др., 2010). Наименее представлен род на Сахалине, Курильских и Командорских о-вах, а также в Нюкжинском и Корякском ФР.

Самый распространенный на РДВ вид – *P. norvegica*, предположительно заносный в регионе, он встречается во всех ФР. Широко распространена и *P. anserina*, которая встречается в 18 ФР, но, в отличие от *P. norvegica*, это аборигенный вид. (У обоих видов их "индигенность" или "адвентивность" не бесспорны – Примеч. ред.). *P. arenosa* встречается в 17 ФР, *P. elegans* – в 13, *P. gelida* – в 12, *P. fragiformis* и *P. tergemina* – в 11, *P. inquinans* и *P. vulcanicola* – в 10, *P. arenosa* и *P. stolonifera* – в 9, *P. argentea*, *P. fragarioides*, *P. multifida*, *P. semiglabra* и *P. paradoxa* (*P. supina* auct.) – в 8, *P. hyparctica*, *P. longifolia*, *P. megalantha* – в 7 ФР. В то же время, значительное количество видов (до 39) встречаются только в 1 ФР.

Шесть видов лапчатки: *P. amurensis*, *P. anadyrensis*, *P. beringii*, *P. rupifraga*, *P. vorobievii*, *P. uschakovii* Jurtz. – эндемики (рис. 1). *P. freyniana* занесен в Красную книгу Хабаровского края (2008).

Материалы и методы

Статья подготовлена по наблюдениям в природе, и по образцам из Гербария Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), а также нами использован гербарный материал по роду *Potentilla*, который был любезно предоставлен нам В.В. Якубовым. При описании жизненных форм использовалась методика И.Г.Серебрякова (1964).



Рис. 1. Эндемичные виды: а – *Potentilla amurensis*, б – *P. beringii*.

Результаты и обсуждение

Род *Potentilla* отличается большим разнообразием структурной организации видов и с точки зрения биоморфологии представляет особый интерес. Большинство видов рода – стержнекорневые с разветвленным многоглавым каудексом травянистые поликарпики (Бездеlev, Безделева, 2006). По данным Т.Г. Полозовой (2010), все травянистые виды рода *Potentilla*, обитающие в Чукотской тундре, – стержнекорневые поликарпики.

Жизненные формы этих видов различаются по структуре побегов и моделям побегообразования. В пределах рода отмечено две модели побегообразования: симподиальная полурозеточная и моноподиальная розеточная. Для большинства видов характерна вторая модель побегообразования. На основе этой модели формируются разнообразные жизненные формы, различающиеся по структуре и положению генеративных побегов. Моноподиальное возобновление многие авторы (Серебряков, 1952, Голубев, 1965, Житков, 1972 и др.) считают исход-

ным, а симподиальное – вторичным. Вторичность симподиального возобновления для рода *Potentilla* признана и рядом зарубежных ученых (Scharffetter, 1953; Wolf W., 1964 – цит. по: Житков, 1972). По мнению В. С. Житкова (1972), переход к симподиальному возобновлению связан не столько с изменением структуры растений, сколько с изменением всей биологии, особенно ритма и интенсивности развития.

Исследователи, занимавшиеся изучением жизненных форм в роде *Potentilla* (Гатцук и др., 1974; Антропова, 1990; Полозова, 2010 и др.), приходят к единому мнению по поводу первичности древесных жизненных форм лапчаток, а травянистые жизненные формы считают производными от древесных. Исследования Л.М. Шафрановой (1967) позволили ей сделать вывод о том, что переход от кустарника к травянистому многолетнику связан с редукцией надземной сферы и развитием подземной и, таким образом, носит характер геофильной эволюции.

Большинство видов рода *Potentilla* – травянистые растения, однако несколько видов представлены древесными жизненными формами: *P. biflora* – подушковидный полукустарничек, *P. bifurca*, *P. dickinsii* и *P. semiglabra* – полукустарнички (рис. 2); 69 видов лапчатки – стержнекорневые, короткокорневищные, короткокорневищно-кистекарневые, тонко-длиннокорневищные и короткокорневищно-стержнекарневые многолетние травянистые поликарпики, 3 вида (*P. amurensis* Maxim., *P. norvegica* L. и *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et A. Gray) – однодвулетние стержнекарневые монокарпики.

10 видов рода *Potentilla* (1 древесный и 9 травянистых) имеют подушковидную жизненную форму (рис. 3). Г.Л. Антропова (1990, 1993), указывает на то, что растения-подушки – одна из обычных жизненных форм растений арктических и горных районов Крайнего Севера РДВ, и описывает онтоморфогенез подушковидной жизненной формы для 4 видов лапчатки из Магаданской обл.



Рис. 2. Деревянистые виды: а – *Potentilla biflora*, б – *P. bifurca*.



Рис. 3. Подушковидные ЖФ: а – *Potentilla uniflora*, б – *P. vahliana*

Некоторые виды, в зависимости от условий произрастания, формируют от 2 до 4 жизненных форм, которые различаются по положению побегов относительно поверхности субстрата, либо по плотности расположения подземных побегов. Прослеживается определенная зависимость структуры жизненной формы от плотности субстрата, на котором обитает

растение: на плотных субстратах формируются дерновинные, плотнoderновинные либо подушковидные особи, а на рыхлом, слабо закрепленном субстрате – рыхлoderновинные особи, либо растение образует куртины с несколькими парциальными кустами на концах корневищ. Примерами таких видов являются *P. hyperctica*, *P. matsumurae* и др., у них на плотном субстрате формируются плотнoderновинные особи, а на слабо закрепленном – рыхлoderновинные (рис. 4).



Рис. 4. Плотнoderновинные и рыхлoderновинные ЖФ: : а – *Potentilla hyperctica*, плотнoderновинная особь; б – *P. hyperctica*, рыхлoderновинная особь; в – *P. matsumurae*, плотнoderновинная особь; г – *P. matsumurae*, рыхлoderновинная особь

Биоморфология дальневосточных представителей рода *Potentilla*, за исключением нескольких изученных в этом отношении видов (Антропова, 1990, 1993, Павлова, 1987, Воронова, 1899), остается пока недостаточно изученной. В нашей статье рассматриваются модели побегообразования и особенности жизненных форм, характерные для некоторых видов рода *Potentilla* на РДВ.

Виды рода *Potentilla* с полурозеточным побегом

У видов рода выявлены две модели побегообразования.

Симподиальная модель побегообразования характерна для лапчаток с полурозеточным побегом, который у разных видов отличается по продолжительности жизни и циклу развития. На основе одной модели побегообразования формируются различные жизненные формы. К этой группе относится более 10 видов лапчатки флоры РДВ (среди них – *P. argentea* L., *P. norvegica* L., *P. inquinans* Turcz., *P. impolita* Wahlenb., *P. collina* Wib., *P. miyabei* Makino, *P. angarensis* Pop. и др.).

Основной структурной единицей побеговой системы растений с полурозеточной симподиальной моделью побегообразования, как и многих других многолетних трав (Серебряков, 1959), является монокарпический побег. Монокарпический побег в течение нескольких лет нарастает моноподиально, ежегодно формируя укороченный розеточный вегетативный годичный побег. Розеточная фаза в развитии монокарпических побегов существует у всех полурозеточных симподиальных лапчаток. Почки у лапчаток открытые, т.е. почечные чешуи не образуются, и розетка необходима для защиты апикальной меристемы в зимний период (Житков, 1972). Функцию защиты осуществляют основания отмерших листьев или зеленые листья розетки, если вид уходит в зиму с зелеными розеточными листьями. Укороченные годичные приросты побега с заложенными почками втягиваются в почву и принимают участие в формировании глав каудекса. Происходит образование каудекса, служащего вегетативной основой для возобновления надземных побегов. Через несколько лет моноподиального нарастания растение достигает генеративного возрастного состояния и развивает полурозеточный генеративный побег. В

конце вегетации годичный побег отмирает до зоны возобновления, и моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Возобновление происходит за счет почек, формирующихся в основании побега, которое остается после отмирания годичного генеративного побега. В рост трогается одна или несколько почек возобновления и формируется один или несколько новых побегов (рис. 5).

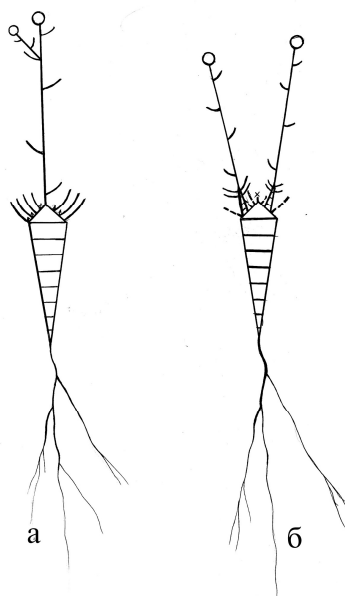


Рис. 5. Схема симподиальной полурозеточной модели побегообразования

***Potentilla norvegica* L.** – Л. норвежская. Почти космополитный отшельный и полусорный вид, очень полиморфный, встречается во всех районах бореальной зоны Северного полушария, во многих – как заносное, занесен и в Южное полушарие. Произрастает на лугах, пустошах, у дорог и жилья, по берегам водоемов.

Стержнекорневой травянистый поликарпик с полурозеточным дициклическим побегом. Побег ветвится и на большей части своей длины несет боковые, также ветвящиеся побеги, несущие пазушные соцветия. Побег первого порядка может

быть полициклическим, т.е. в течение нескольких лет нарастать моноподиально, формируя укороченные розеточные побеги. После цветения главной оси, оси последующих порядков дициклические: в первый год развивается розеточный укороченный побег, а на следующий год – удлиненный генеративный побег. В момент цветения часто розеточные листья отсутствуют, поскольку они отмирают, но иногда они сохраняются. По данным В. В. Якубова (1996), этот вид может быть однолетним, двулетним и иногда многолетним, что замечено и в наших исследованиях. По данным Т.Г. Полозовой (2010), этот вид может быть однолетним стержнекорневым монокарпиком, стержнекорневым многоглавым травянистым поликарпиком и стержнекорневым подушковидным травянистым поликарпиком. Нами собраны у *P. norvegica* жизненные формы двух типов: жизненная форма стержнекорневого двулетника с полурозеточным дициклическим монокарпическим побегом и жизненная форма стержнекорневого многолетнего поликарпика с полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом.

***Potentilla argentea* L.** – Л. серебристая. Широко распространённый евросибирский бореальный вид, на РДВ – заносный, в Сев. Америке – также заносный. Встречается у дорог, на выгонах, залежах и суходольных лугах. Стержнекорневой дерновинный травянистый поликарпик с полурозеточным побегом. Побегов развивается много (до 16, иногда более), до 65 см выс., с большим числом ассимилирующих листьев, побеги прямостоячие либо по краю дерновины приподнимающиеся. Заканчиваются побеги ветвящимся соцветием, часто формируются пазушные соцветия, также ветвящиеся. Побеги в конце вегетационного периода отмирают до зоны возобновления. В зоне возобновления закладываются почки, из которых весной следующего года развиваются новые побеги. Основания отмерших побегов формируют многоглавый разветвленный каудекс. Из спящих почек, расположенных на главах каудекса, также развиваются полурозеточные монокарпические побеги, из многолетних приростов которых формируются главы каудекса. От глав каудекса отходит несколько придаточных корней. Главный стержневой корень ветвится до 2-3 порядков.

В июне розеточные листья в основании побега отмирают и остаются лишь их черешки. С возрастом увеличивается число глав каудекса, а также размер каудекса, размер и плотность дерновины. Неявно полицентрическая жизненная форма.

Potentilla miyabei Makino – Л. Миябе. Восточноазиатский вид, встречается на РДВ только на Южных Курилах. Обитает на вулканических породах в высокогорьях; по каменистым склонам, шлаковым и песчаным осыпям и россыпям. Растения до 8 см выс.

Этот вид формирует несколько жизненных форм, что связано с разными условиями обитания. На каменистых склонах, на плотных коренных субстратах у вида формируется жизненная форма стержнекорневой дерновинный травянистый поликарпик. Монокарпический побег полурозеточный полициклический, т.е. в течение нескольких лет нарастает моноподиально. Побеги в центральной части дерновины прямостоячие, по периферии стелющиеся. Кроме полурозеточных генеративных побегов, из почек возобновления и спящих почек в дерновине развивается много розеточных вегетативных побегов. Розетки многолистные, мелкие. Годичные приросты побега втягиваются в субстрат и принимают участие в формировании глав каудекса. По завершении цикла развития монокарпического побега годичный генеративный побег отмирает, и моноподиальное нарастание меняется на симподиальное. Возобновление происходит за счет почек, формирующихся в зоне возобновления отмершего побега. Кроме того, монокарпические побеги развиваются из спящих почек, расположенных на главах каудекса, происходит формирование новых глав каудекса и его ветвление.

Таким образом, на каменистых склонах и скалах формируются дерновинные либо плотнодерновинные моноцентрические или неявно полицентрические особи (рис. 6). На вулканических шлаках, шлаковых осыпях, каменисто-мелкоземистых склонах, на слабо закрепленных субстратах у вида формируются рыхлодерновинные особи: побеги, трогаясь в рост, некоторое время растут плагиотропно или под углом, формируя гипогеогенные корневища, иногда довольно длинные и тон-

кие: до 7-8 см дл. и 1-2 мм в диам. Затем побег переходит к ортотропному росту и формируется надземный розеточный побег, который в течение нескольких лет нарастает моноподиально. Через несколько лет моноподиального нарастания развивается полурозеточный генеративный годичный побег. В конце вегетации годичный побег отмирает, и моноподиальное нарастание побега меняется на симподиальное. Корневища ветвятся, и в результате формируется небольшая куртина, состоящая из материнского и системы дочерних, часто плотнодерновинных, парциальных кустов, соединенных между собой длинными коммуникационными плагиотропными корневищами (рис. 6). На рыхлых субстратах формируются полициклические особи.

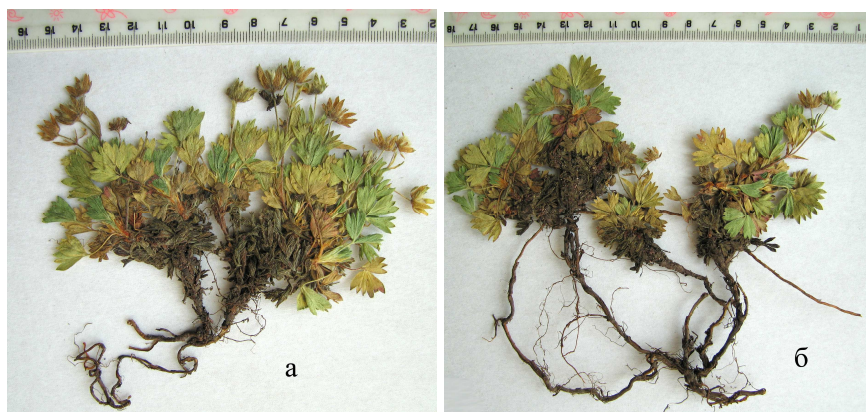


Рис. 6. Жизненные формы *P. miyabei*: а – плотнодерновинная, б – рыхлодерновинная

***Potentilla collina* Wib.** – Л. холмовая. Европейский вид, заносный на РДВ. Встречается у ж. д. путей. Стержнекорневой симподиально нарастающий травянистый поликарпик с полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом. Побег от основания интенсивно ветвится и в течение нескольких лет нарастает моноподиально, затем после первой генерации становится симподиальным, что позволяет особям в начале следующего года образовывать два, а иногда и более розеточных побега. Побеги приподнимающиеся или стелющиеся. Ос-

татки надземных побегов – резиды – постепенно втягиваются в почву, происходит ветвление и формирование многоглавого каудекса. Соцветие разветвленное. Цветки до 12 мм в диам.

Виды рода *Potentilla* с розеточным побегом

В ходе исследования выяснилось, что для большинства изученных видов рода *Potentilla* характерна моноподиальная розеточная модель побегообразования, т.е. побег в течение всей жизни нарастает моноподиально и верхушечная меристема никогда не формирует генеративных органов. Верхушечная почка, трогаясь в рост, ежегодно формирует розеточный побег и наблюдается нарастание главной оси в длину. Генеративные же побеги формируются в пазухах розеточных листьев. Для видов характерны побеги двух типов: вегетативные – открытые розеточные, многолетние, нарастают моноподиально; генеративные – пазушные, закрытые, эфемерные (Нотов, 1994). Также нами было выявлено, что у части видов боковые генеративные побеги выходят из пазух ассимилирующих листьев розетки данного года развития, у других же видов рода почки закладываются и формируются в розетке данного года развития, но в рост не трогаются. Эти почки трогаются в рост и дают удлиненные генеративные побеги только на следующий год. В результате они отходят от прироста побега прошлого года (рис. 7 а, б). Эти два способа нарастания генеративных побегов у моноподиальных лапчаток также отмечены В.С. Житковым (1972).

А. Генеративные побеги выходят из пазух листьев настоящего года вегетации у: *P. fragarioides*, *P. fragiformis* Willd. ex Schlecht., *P. anujica* Petrovsky, *P. anadyrensis* Juz., *P. elegans* Cham. et Schlecht. и др.

Б. Генеративные побеги выходят из пазух листьев прошлого года у следующих видов: *P. acervata* Sojak., *P. longifolia* Willd. ex Schlecht., *P. discolor* Bunge, *P. cryptotaeniae* Maxim., *P. chrysantha* Trev., *P. elegans* Cham. et Schlecht.

Моноподиально-розеточные лапчатки отличаются большим разнообразием положения генеративных побегов в воздушном пространстве и многообразием жизненных форм.

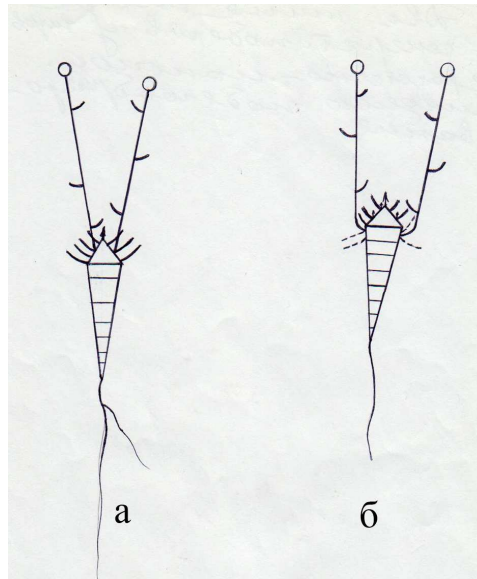


Рис. 7. Схема моноподиальной розеточной модели побегообразования: а – генеративный побег выходит из пазухи ассимилирующего листа данного года развития; б – генеративный побег отходит от прироста предыдущего года развития

***Potentilla arenosa* (Turch.) Juz.** – Л. песчаная. Евразийский лесной и скально-отмельный вид. На РДВ распространен в северных районах, в разреженных лиственных и сосновых лесах, по остепненным и каменистым склонам, на скалах, по песчаным берегам рек и в горных тундрах. Растения до 35 см выс.

В подземной сфере у вида развивается стержневая корневая система, переходящая в своей верхней части в каудекс. Каудекс из плотно расположенных немногочисленных глав, несущий придаточные корни и спящие почки. Главы каудекса плотно покрыты основаниями отмерших розеточных листьев прошлых лет вегетации. Осевые побеги вегетативные, розеточные, моноподиально нарастающие, открытые. Генеративные побеги удлиненные, прямостоячие, моноциклические, выходят из пазух розеточных листьев осевого побега. Цветки собраны в рыхлое соцветие из (1)2-10(15) цветков.

***Potentilla chinensis* Ser.** – Л. китайская. Амуро-японский лугово-степной и скальный вид. Встречается на юге РДВ, в Монголии, Китае, на Корейском п-ове и в Японии. Обитает на сухих лугах и остепненных участках, луговых и каменистых склонах, скалах и осыпях, песчаных и галечниковых морских и речных берегах, в разреженных лесах и зарослях кустарников, на обочинах дорог.

Стержнекорневой травянистый поликарпик с многоглавым каудексом. Главы каудекса формируются из годовичных приростов розеточных моноподиально нарастающих побегов. Верхушечная почка в течение всей жизни побега остается вегетативной и не формирует генеративных органов. Удлиненные моноциклические генеративные побеги закладываются в пазушных почках побега данного года нарастания, продолжают формироваться в течение зимнего периода и трогаются в рост весной следующего года, они отходят от прироста прошлого года развития. В центре особи генеративные побеги прямостоячие, по краям – дуговидно восходящие и приподнимающиеся. На песчаном или галечниковом морском берегу генеративные побеги лежат и стелются по субстрату. Заканчивается генеративный побег крупным многоцветковым разветвленным соцветием. В пазухах розеточных листьев закладываются почки, некоторые из них остаются спящими. В ходе онтогенеза эти почки трогаются в рост, моноподиально нарастают и формируют главы каудекса. В результате развивается дерновинная либо рыхлодерновинная моноцентрическая или неявно полицентрическая особь.

***Potentilla nivea* L.** – Л. снежная. Голарктический вид, преимущественно горнотундровый, а также скально-осыпной. На РДВ встречается практически во всех ФР (кроме Ньюжинского, Даурского и Северо-Курильского). Вид приурочен к скалам, каменистым склонам и осыпям, каменистым горным тундрам, от лесного до верхнего горного пояса.

Стержнекорневой дерновинный и рыхлодерновинный травянистый поликарпик с многоглавым каудексом и розеточным полициклическим моноподиально нарастающим открытым побегом. Генеративные побеги удлиненные моноциклические, формируются в пазухах розеточных ассимилирующих

листьев. В связи с тем, что моноподиальное нарастание может длиться до 20 (и более) лет, главы каудекса иногда достигают значительной длины (до 12 см)), ветвление происходит за счет спящих почек, расположенных на главах разветвленного каудекса. Главный и придаточные корни достигают более 20 см длины и 2-2.5 мм в диам. Генеративный побег несет (1)2 ассимилирующих листа в основании и 2-3 мелких и очень мелких листа в своей верхней половине. Соцветие разветвленное метельчатое (рис. 8).

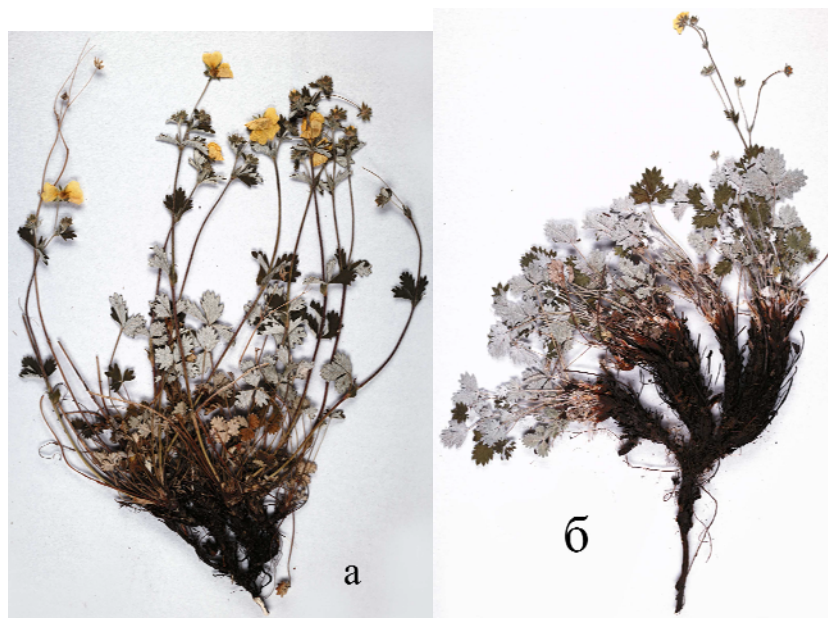


Рис. 8. Жизненные формы *P. nivea*: а – плотнодерновинная; б – рыхлодерновинная

***Potentilla rupifraga* Khokhr.** – Л. скальноломная.

Эндемичный вид, встречается только в Охотском ФР, на скалах, каменистых и травянистых склонах морских террас; иногда встречается по склонам речных террас на небольшом удалении от моря.

Potentilla rupifraga - рыхлодерновинное, стержнекорневое растение до 20(35) см выс. Каудекс многоглавый разветвленный. Главы каудекса нарастают моноподиально. Генеративные побеги закладываются и развиваются в пазухах листьев данного года вегетации, но в рост не трогаются. В рост они трогаются на следующий год и поэтому отходят от прироста прошлого года вегетации. В центре особи генеративные побеги прямостоячие, по периферии – приподнимающиеся. Главы каудекса различаются по возрасту и по длине: наиболее длинные главы 7-8-летние. Главы, развившиеся из спящих почек в последние годы развития особи или –

из почек прошлого года очень короткие, одно-двулетние. Генеративные побеги удлинённые, моноциклические, до 20 см выс. На генеративном побеге 3 ассимилирующих листа: 2 – в основании побега и 1 – в верхней части побега. В основании побега листья с двумя прилистниками, почти по всей длине сросшимися с черешком листа, на верхушке острые; прилистники верхнего листа продолговато-яйцевидные, острые на верхушке, 1,5 см дл. и 0,6 см шир. Заканчивается генеративный побег многоцветковым соцветием. Цветки 10-20 мм в диам. Жизненная форма: стержнекорневой с многоглавым каудексом рыхлодерновинный моноподиально нарастающий травянистый поликарпик с розеточным главным побегом и пазушными удлинёнными моноциклическими прямостоячими или приподнимающимися генеративными побегами. Генеративные побеги отходят от прироста прошлого года вегетации.

Potentilla stipularis L. – Л. прилистниковая. Азиатско-североамериканский гипарктический вид, обитающий на севере РДВ. Встречается на опушках лиственничников и в остепнённых лиственничниках, травяных ивняках, сухих тундровых луговинах и луговинных тундрах, на галечниковых гривах поймы, на сусловинах, каменистых и щебнистых склонах, окраинах наледей, в разреженных лесах.

Короткокорневищно-кистекокорневой травянистый поликарпик. Нарастает моноподиально, давая ежегодно укороченные розеточные приросты. Годичные приросты втягиваются в почву и участвуют в строительстве эпигеогенного корневища. В пазухах розеточных ассимилирующих листьев закладываются почки, остающиеся спящими. Некоторые из этих спящих почек дают начало новым боковым побегам, и наблюдается ветвление особи. Виду свойственна розеточная моноподиальная модель побегообразования. Скелетная ось до отмирания нарастает моноподиально и верхушечная меристема никогда не формирует генеративных органов. Удлинённые генеративные побеги закладываются в пазухе розеточных ассимилирующих листьев розеточного побега данного года развития, но не трогаются в рост. В рост они трогаются на следующий год и отходят от прироста предыдущего года вегетации. На генеративном побеге 5-6 ассимилирующих листьев. Листья на гене-

ративном побеге сидячие. Соцветие верхушечное ветвящееся, малоцветковое. Образцы, собранные В.В. Якубовым, не ветвятся. Все они одноосные, моноцентрические.

***Potentilla acervata* Soják** – Лапчатка скученная. Восточносибирско-амурский лугово-степной вид. Встречается на юге РДВ, на остепненных склонах, разнотравных лугах, в разреженных лесах, на песчаных берегах рек, на скалах, каменистых склонах и осыпях.

Стержнекорневой дерновинный травянистый поликарпик с каудексом и розеточными моноподиально нарастающими побегами с неполным циклом развития. Генеративные побеги пазушные, закладываются и развиваются в пазухе листьев осевого розеточного побега. Особенностью этого вида является то, что генеративные побеги полурозеточные, дициклические: в первый год развивается розеточный годичный побег, на следующий год – удлиненный генеративный побег. Однако розеточные листья генеративного побега не сохраняются до начала цветения особи. Генеративный побег до 70 см выс. Иногда в основании побега видны 2-3 подвявших розеточных листа.

***Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht.** – Л. длиннолистная. Южносибирско-дальневосточный лугово-степной и скально-осыпной вид, встречается на юге РДВ, произрастает на степных участках, сухих разнотравных лугах, скалах, каменистых склонах и осыпях, песчаных речных террасах, лесных опушках.

Особи этого вида формируют хорошо развитый стержневой корень, в верхней части переходящий в многоглавый каудекс. Побег розеточный моноподиально нарастающий, открытый. Глава каудекса формируется из годичных приростов розеточного побега, верхушечная меристема которого никогда не формирует генеративных органов. Генеративные побеги выходят из пазух розеточных листьев. Особенностью этого вида является то, что эти побеги – полурозеточные и полициклические, т.е. зацветают после моноподиального нарастания в течение нескольких лет. Остающиеся после цветения и отмирания годичного генеративного побега многолетние приросты этого побега дают новую главу каудекса. Таким образом, жизненная форма у этого вида – стержнекорневой дерновинный

травянистый поликарпик с многоглавым каудексом, розеточным моноподиально нарастающим главным побегом и полурозеточными многолетними генеративными побегами, выходящими из пазух розеточных листьев главного побега.

Potentilla fragarioides L. – Л. земляниковидная. Южносибирско-дальневосточный опушечно-лесной и скально-осыпной вид, широко распространенный на юге РДВ и очень полиморфный.

До генеративного возрастного состояния у особи лапчатки земляниковидной развивается главный корень и побег первого порядка. Побег нарастает моноподиально, формируя ежегодно розеточные вегетативные побеги. По числу годичных приростов можно определить возраст особи. В молодом генеративном состоянии главный побег продолжает нарастать моноподиально, а генеративные побеги выходят из пазух ассимилирующих листьев данного года развития. Генеративные побеги удлиненные моноциклические. В конце вегетации генеративные побеги полностью отмирают. С возрастом увеличивается число розеточных листьев, формирующихся на главной оси, увеличиваются размеры особи, а также размеры и степень разветвленности генеративных побегов, отмирает главный корень и во взрослом генеративном состоянии жизненная форма этого вида – короткокорневищно-кистекарневой травянистый поликарпик. Также с возрастом изменяется и усложняется структура генеративных побегов. Почка в первый год формирует боковой розеточный побег, а на следующий год развивается удлиненный генеративный побег, и таким образом формируется полурозеточный дициклический генеративный побег. Некоторые боковые розеточные побеги продолжают нарастать моноподиально в течение нескольких лет, и только после этого развивают удлиненный годичный генеративный побег. В конце вегетации отмирает годичный генеративный побег, а многолетние приросты, сохраняясь, становятся главами каудекса, и в результате образуется многоглавый каудекс. Генеративный побег часто ветвится: из пазух розеточных листьев выходят побеги второго порядка, у которых из пазух листьев выходят побеги третьего порядка (рис. 9). Побеги всех порядков ветвления заканчиваются разветвленным соцветием. На

оси главного розеточного побега первого порядка располагается несколько хорошо развитых и несколько зачаточных ассимилирующих листьев (рис. 9).

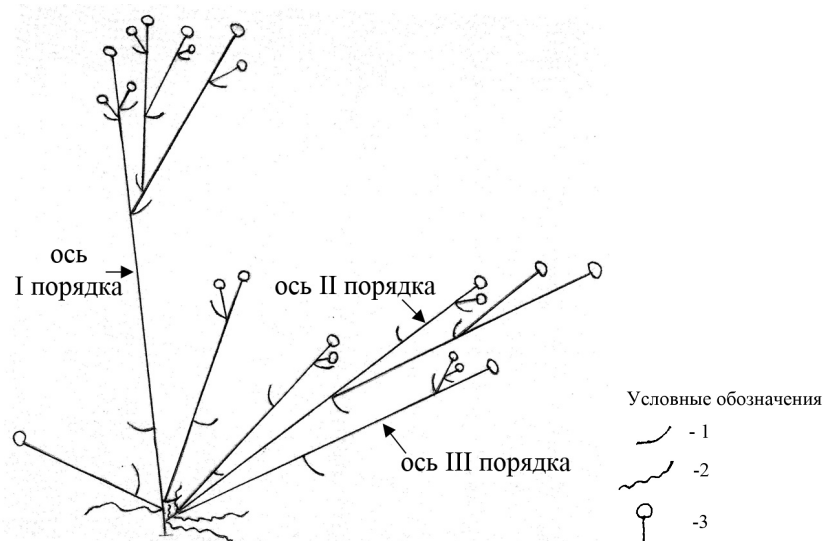


Рис. 9. Структура генеративного побега *P. fragarioides*.
Условные обозначения: 1 – живой ассимилирующий лист; 2 – подвядший лист; 3 – цветок.

Таким образом, у особей *P. acervata*, *P. longifolia* и *P. fragarioides* мы наблюдаем две модели побегообразования: для осевых побегов характерна моноподиальная розеточная модель побегообразования, а для генеративных побегов – симподиальная полурозеточная модель побегообразования. У видов с моноподиальной розеточной моделью побегообразования отмечено разное положение генеративных побегов относительно поверхности субстрата: у ряда видов – восходящие или прямостоячие с верхушечным соцветием; у другой группы видов побеги стелющиеся, либо ползучие, укореняющиеся.

На территории Дальнего Востока России встречаются 9 видов розеточных моноподиально нарастающих лапчаток, у которых пазушные генеративные побеги ползучие, укореняющиеся. В узлах генеративных побегов развиваются розеточные

побеги, которые укореняются. Это вегетативно подвижные и вегетативно размножающиеся виды.

***Potentilla stolonifera* Lehm. ex Ledeb.** – Л. побегоносная. Западнопацифический прибрежноморской отмельно-луговой вид, встречается в Сев. Корякии, на Камчатке, в Приморском крае, на Сахалине и Курильских о-вах (указывался также для Охотии и Командорских о-вов). Произрастает на скалах, каменистых и луговых склонах морского берега, приморских лугах, суглинистых площадках у горячих источников, обочинах дорог, выгонах, у жилья.

В подземной сфере у вида формируется кистекорневая система. В надземной сфере главный побег – розеточный, моноподиально нарастающий в течение всей жизни. Генеративные побеги удлиненные, ползучие, укореняющиеся в узлах, выходят из пазух розеточных листьев главного побега. Заканчивается ползучий побег одним цветком. Из пазухи верхнего ассимилирующего листа этого побега выходит боковой побег, также заканчивающийся одним цветком. Этот побег в свою очередь тоже ветвится. В результате формируется разветвленное немногочетковое верхушечное соцветие. *P. stolonifera* – наземно ползучий травянистый поликарпик. Жизненная форма: кистекорневой травянистый поликарпик с удлиненными ползучими генеративными побегами, выходящими из пазух листьев главного розеточного моноподиально нарастающего побега. Особи лапчатки побегоносной – полицентрические.

***Potentilla anemonifolia* Lehm.** (*P. kleiniana* Wight. et Arn.) – Л. ветреницелистная. Китайско-японский луговой вид, на РДВ встречается только на юге Приморья.

Короткорневищно-кистекорневой травянистый поликарпик с розеточным моноподиально нарастающим главным побегом и пазушными удлиненными, ползучими по субстрату генеративными побегами, которые выходят из пазух ассимилирующих листьев. В узлах этих побегов формируются розеточные укореняющиеся побеги. Плетки за вегетационный сезон достигают значительной длины, и заканчиваются генеративными органами, т.е. цветки образуются только на конце побега – плети. В конце периода вегетации особь распадается на несколько особей и происходит вегетативное размножение.

Potentilla anserina L. – Л. гусиная. Почти космополитный вид, отмельно-луговой и полусорный. На РДВ встречается почти во всех ФР, кроме Анюйского и Колымского. Нередко из него выделяется также *P. pacifica* Howell – северопацифический прибрежноморской (супралиторальный и лугово-отмельный) вид (именно к нему относятся прибрежноморские популяции – Примеч. ред.).

Короткокорневищно-кистековой травянистый поликарпик с моноподиально нарастающим главным побегом и ползучими пазушными годичными генеративными побегами. Верхушечная почка генеративных побегов не формирует генеративных органов, цветки выходят из пазух ассимилирующих листьев, расположенных на ползучем побеге. В пазухах листьев ползучих побегов также развиваются розеточные побеги, которые укореняются. В конце вегетационного периода побег распадается на несколько дочерних, самостоятельных розеточных побегов, которые на следующий год разовьются в самостоятельные особи.

Potentilla centigrana Maxim. – Л. стозернышковая. Амуро-японский лесной вид. Вид встречается на юге РДВ (в Буринском и Уссурийском ФР). В сырых лесах, на галечниках рек и ручьев, на лесных дорогах. Своеобразна жизненная форма *P. centigrana*: у этого вида в апреле-мае вырастает розеточный побег, из пазух ассимилирующих листьев которого выходят удлиненные ползучие побеги. Однако к моменту цветения особи розеточные листья отмирают и точно определить жизненную форму вида в это время затруднительно. Требуется дальнейшее изучение этой жизненной формы.

Заключение

Таким образом, род *Potentilla* на РДВ представлен большим разнообразием жизненных форм, которые различаются моделями побегообразования, разной структурой побегов и их положением относительно субстрата: подушковидные полукустарнички, полукустарнички, стержнекорневые, короткокорневищные, короткокорневищно-кистековые, тонко-длинно-

корневищные травянистые поликарпики и одно-двулетние стержнекорневые монокарпики.

Существенную роль в формировании жизненной формы играют условия обитания вида: на плотных субстратах формируются дерновинные, плотнодерновинные либо подушковидные особи, а на рыхлых, слабо закрепленных субстратах – рыхлодерновинные особи, либо растение образует куртины с парциальными кустами на концах корневищ. На влажных субстратах формируются вегетативно-подвижные особи с надземно-ползучими удлиненными побегами.

У *P. acervata*, *P. longifolia* и *P. fragarioides* отмечено сочетание двух моделей побегообразования: моноподиальной розеточной у главного побега и симподиальной полурозеточной у боковых побегов.

Стержневая корневая система общепризнанно считается исходной, и большинство травянистых видов рода *Potentilla* на РДВ – стержнекорневые поликарпики. Мы наблюдаем адаптивную стратегию растений к условиям обитания: многие виды приурочены к субстратам, на которых необходимо закрепляться. Широкие адаптивные возможности этих видов определяются особенностями строения корневой системы и способностью стержневого корня прочно закреплять растение в почве и использовать ресурсы, слабо доступные видам других биоморф. В роде *Potentilla* прослеживается эволюционный ряд структуры подземных органов: стержнекорневые – короткокорневищно-кистекарневые – короткокорневищные – длиннокорневищные – столонообразующие.

Благодарности

Выражаю благодарность В.В. Якубову за предоставленный гербарный материал и фотографии растений, а Н.С. Пробатовой и Т.Н. Моторыкиной – за уточненные ареалогические и эколого-ценотические характеристики видов.

Литература

- Антропова Г.Л. Биоморфология розоцветных Северо-Востока СССР. Владивосток. 125 с.
- Антропова Г.Л. Биоморфология и жизненные формы травянистых многолетников Верхней Колымы //Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт» Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 120-181.
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 295 с.
- Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана //Бот. журн. 1960. Т.43, №.1. С. 19-33.
- Воронова О.Г. Онтогенез и экология ценопопуляций лапчатки гусиной (*Potentilla anserina* L.) на юге Западной Сибири //Автореф. канд. дисс. Томск, 1999. 18 с.
- Гатцук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных //Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16-36.
- Житков В.С. Морфологические особенности монокарпических побегов у лапчаток (род *Potentilla* L.) // Доклады ТСХА. 1972. Вып. 180, ч. II. С. 243-249.
- Житков В.С. Анализ признаков вегетативных органов для обоснования естественности секции *Rivales* Th. Wolf. рода лапчатка (*Potentilla* L.) // Доклады ТСХА. 1972. Вып. 182. С. 291-297.
- Зиман С.Н. Жизненные формы как проявление приспособительной эволюции (на примере Ranunculaceae) //Матер. Пятого Московского совещания по филогении растений. М: Наука, 1976. С. 62-64.
- Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: Издат. дом «Приамурские ведомости», 2008. 632 с.
- Моторыкина Т.Н. Лапчатки (род *Potentilla* L., Rosaceae) флоры Приамурья и Приморья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2015. 24 с.
- Нотов А.А. Модели побегообразования и жизненные формы в подтрибе *Alchemillinae* Rothm. (Rosaceae-Rosoideae) // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Прометей, 1994. С.33-34.
- Павлова Н.Р. Вегетативно подвижные жизненные формы в роде *Potentilla* L. и возможные пути их эволюции // Автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. биол. наук, 1987. 16 с.
- Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю. Сем. Розовые – Rosaceae // Флора российского Дальнего Востока: дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т.1-8 (1985-1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. С.160-168.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. Наука, 1952. 392 с.

Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.П. Потемкина, 1959. Т.100: каф. ботаники, вып. 5. Вопросы биологии растений. С. 3-37.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л.:Наука, 1964. С. 146-205.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника /ВИНИТИ. М., 1972. Т. 1. С. 84-169.

Серебрякова Т.И. Некоторые актуальные проблемы экологической морфологии растений // Укр. бот. журн. 1985. Т.42, №1. С. 1-8.

Шафранова Л.М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам (на примере рода *Potentilla* L. s.l.) //Научные доклады высшей школы, биол. науки, 1967. № 7. С. 70-76.

Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МГПУ, 2009. 96 с.

Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток – Хабаровск, 2001. 194 с.

Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9-44. (Тр. МОИП, т. 42).

Юрцев Б.А., Королева Т.М., Петровский В.В., Полозова Т.Г., Жукова П.Г., Катенин Е.А. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб.: ВВМ, 2010. 628 с.

Якубов В.В., Недолужко В., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. Сем. Розовые – Rosaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1996. Т. 8. С. 125-246.