

УДК 582.734.4:581.95/.961

DOI: 10.14258/pbssm.2021111

**Кустарниковые лапчатки (*Potentilla* L. sect. *Fruticosae* Doell, Rosaceae Juss.):  
морфология, география и история развития группы<sup>1</sup>**

**Shrubby cinquefoils (*Potentilla* L. sect. *Fruticosae* Doell, Rosaceae Juss.):  
morphology, geography and history of the group development**

Камелин Р. В.<sup>†</sup>

Kamelin R. V.<sup>†</sup>

г. Санкт-Петербург, Россия  
Saint Petersburg, Russia

**Реферат.** Кустарниковые таксоны трибы *Potentilleae* из родства «*Fruticosae*» рассматриваются в составе рода *Potentilla*. Обсуждаются морфологические признаки, эколого-географическая приуроченность, область распространения представителей группы, а также история ее развития и филогенез. Вкратце приводятся данные о плоидности и хромосомных числах.

**Ключевые слова.** Географическая и экологическая приуроченность видов, гибридизация, дифференциальные признаки, кустарниковые лапчатки, морфология, ценотические связи, *Potentilla*, *P. fruticosa*.

**Summary.** Shrubby taxa of the tribe *Potentilleae* from the relationship «*Fruticosae*» are considered here as part of the genus *Potentilla*. Morphological characters, ecological-cenotic confinement, the area of distribution of the representatives of the group, as well as the history of its development and phylogeny are discussed. Data on ploidy and chromosomal numbers are briefly presented.

**Key words.** Cenotic relations, differential features, ecological-cenotic confinement of species, hybridization, morphology, *Potentilla*, *P. fruticosa*, shrubby cinquefoils.

Кустарниковые виды рода *Potentilla* – небольшая и очень естественная группа этого сложного рода, которая чаще трактовалась в последние 50 лет как самостоятельный род *Pentaphylloides* Hill или *Dasiphora* Raf. Все виды этой группы – геоксильные кустарники или кустарники с прямостоячими или наклонными (и даже стелющимися) многолетними одревесневающими побегами. Более высокие из них развивают в основании первичного куста подземный ксилоподий (от которого лишь в редких случаях отходят короткие корневищеобразные подземные побеги), низкие же и стелющиеся кустарники, напротив, развивают корневища, на верхушках которых развиваются парциальные кусты (или отдельные побеги). В этом ряду наблюдается также резкое уменьшение продолжительности жизни побегов возобновления, что свидетельствует о том, что и предковый тип всей группы был настоящим кустарником (Шафранова, 1970). Исходно-перистые листья в этой группе демонстрируют редукцию числа пар боковых листочков (в редких случаях – до полного исчезновения их с сохранением лишь верхушечного непарного листочка), а также различную степень срастания листочков верхней пары с верхушечным. В большинстве случаев на оси листа развиты сочленения (в числе до 5, начиная с сочленения при основании черешка), по которым и опадают либо отдельные листочки, либо сросшаяся верхушечная часть листа, либо остаток черешка, но иногда – и лист целиком. Именно эти признаки и являются основными дифференциальными признаками всей группы. Все остальные признаки в той или иной мере проявляются в других группах *Potentilla*: листочки цельнокрайние, прилистники в разной степени сросшиеся друг с другом, цветки желтые или белые, тычинки с однокамерными пыльниками, столбики суббазальные, короткие, к верхушке расширенные, семянки волосистые.

<sup>1</sup> Работа написана в 1995 г., публикуется в рамках «Научного наследия» в авторской редакции. Рукопись подготовлена к печати О. П. Камелиной и А. А. Кечайкиным.

Все, до сих пор известные виды и расы этой группы, обладают сложной изменчивостью признаков вегетативных органов. В популяциях их особенно широко варьируют строение листьев, форма листочков, строение (и цвет) прилистников. Это связано с тем, что у кустарниковых лапчаток имеется несколько типов побегов (увеличенные и укороченные годовые побеги, а также побеги возобновления от ксиллоподия и от корневищеподобных побегов), которые у разных особей в популяциях в связи с темпами нарастания и продолжительностью жизни побега могут значительно различаться. Разные побеги могут нести листья разного строения (до тройчатых у видов, обладающих обычно листьями с пятью или семью листочками), одревесневают они разными темпами, и по-разному развивают и сохраняют прилистники. Более устойчиво обычно опущение побегов в популяциях, хотя степень его развития у различных особей может быть различной.

Сильно варьируют и признаки строения генеративных побегов, особенно величина цветоножек и строение чашечек и листочков эпикаликса (внешней чашечки), нередко также и цвет чашечек (развитие дополнительной красной пигментации). В ряде районов общего ареала группы в Азии в популяциях может быть неустойчивым и цвет лепестков (и пыльников). Различные же популяции одного вида из разных участков ареала всегда в той или иной мере различаются как по вышеупомянутым признакам, так и по типу опущения, характеру ветвления генеративных побегов, а также по половому составу особей в популяциях.

Со времени работы W. M. Bowden (1957) известно, что в составе некоторых широко распространенных видов кустарниковых лапчаток популяции из разных участков ареала представлены разными цитотипами. Вообще большая часть видов и рас в группе – диплоидные ( $2n = 14$ ), но для *Potentilla fruticosa* L. известны и тетраплоиды ( $2n = 28$ ), причем в Северной Европе известны только тетраплоиды, а в Сибири – и диплоиды и тетраплоиды. Среди китайских и гималайских рас известны также гексаплоиды и октоплоиды ( $2n = 42$ ,  $2n = 56$ ), а среди культиваров – триплоиды ( $2n = 21$ ). Кроме того, у *P. fruticosa* в разных частях ареала в популяциях, наряду с обоеполюми особями, развиваются особи функционально-женские, реже – на разных особях или в пределах одной особи могут развиваться и функционально-мужские цветки. Было показано, что тетраплоидные популяции Северной Европы представлены именно функционально раздельнополюми особями, и, следовательно, они двудомны (Elkington, 1969). Цитотипическая и половая гетерогенность популяций, несомненно, поддерживает высокий уровень изменчивости по многим признакам.

Диплоидные виды (и расы) этой группы легко гибридизируют друг с другом в природе (при общем ареале), а также – в культуре. По-видимому, гибридизируют и диплоидные расы с тетраплоидными, причем, возможно, с разным эволюционным эффектом (поскольку есть и триплоиды). Уже с конца XIX – начала XX в. в культуре существовали, по крайней мере, два различных культивара, возникшие путем гибридизации желтоцветковых и белоцветковых кустарниковых лапчаток. Это *P. × friedrichstnii* Spaeth ( $2n = 14$ ) и *P. × vilmoriniana* (Kom.) Konken ( $2n = 42$ ). Известно и еще несколько подобных гибридогенных типов, возникших, видимо, в культуре в Китае. Поскольку виды этой группы давно вошли в культуру, ныне путем отбора после свободного переопыления (или сознательной гибридизации) получены многие сортотипы, по окраске цветков не имеющие природных аналогов (охристо-оранжевые или «табачные», бледно-розовые и бледно-сиреневато-розовые, бледно или интенсивно кирпично-красные). Со времен К. Вильденова и Д. Линдли в культуре наблюдались и изменения особей видов, взятых из природы или выращенных из семян, документированных гербарными образцами. Эти изменения обычно весьма значительны, и, возможно, свидетельствуют также и о гибридной природе различных особей, взятых из природной среды. В природных популяциях, при массовых наблюдениях в условиях выровненной среды (свежие наносы в поймах, ровные и лишенные задернения террасы рек, откосы автомобильных дорог), действительно, можно заметить весьма мозаичное распределение разных признаков между отдельными особями, что может свидетельствовать о сложной наследственности. Все сказанное выше объясняет сложную изменчивость видов кустарниковых лапчаток, и именно поэтому систематика столь небольшой группы остается весьма непростым делом.

Между тем можно заметить, что в целом изменчивость кустарниковых лапчаток, особенно когда мы имеем дело с диплоидными расами, все же кажется упорядоченной. Во-первых, кажется довольно обоснованным представление о гомологических рядах признаков или групп признаков, независимо проявляющихся в разных частях общего ареала группы у одного вида или у близких рас, а нередко и у вероятных гибридных типов. Так, например, в разных частях ареала вполне выражено параллельное преобразование собственно высоких кустарников в более геоксильные (и часто – с большим развитием корневищеподобных структур) простратные или низко кустарниковые формы.

В ареале *P. fruticosa* от Казахского мелкосопочника до горных районов Южной Сибири и Монголии, а также в ряде районов Средней Азии это так называемая *P. parvifolia* Fisch. ex Lehm. В горах Средней Азии это также *P. dryadanthoides* (Juz.) Vir. В Гималаях и Юго-Западном Китае это *P. ochreatea* Lindl. и *P. fruticosa* var. *pumila* Hook. f., *P. parvifolia* var. *hypoleuca* Hand.-Mazz. Все эти формы, помимо низкого роста, связанного не только с низкими темпами нарастания годичных побегов, но и с меньшей продолжительностью жизни побегов возобновления (скелетных осей куста), характеризуются и более мелкими и узкими листочками, нередко завернутыми по краям, большим развитием опушения, более мелкими цветками. Вполне аналогичны им также пиренейская *P. prostrata* Lareug. и обитающая в южных районах Скалистых гор *P. alpina* Wats. et Rothr. Все это расы, занимающие местообитания, существенно отличающиеся от местообитаний, в которых эта группа лапчаток представлена более высокими кустарниками.

Во-вторых, в Восточной Азии и, особенно по южной горной периферии Центральной Азии в пределах Китая, кроме желтоцветковых видов (и рас), развиты также белоцветковые виды. Обычно белоцветковые виды обладают и значительно меньшим развитием опушения. В разных районах общего ареала желтоцветковых и белоцветковых рас в той или иной степени они гибридизируют. Типы местообитаний у них нередко общие, но белоцветковые формы явно не поднимаются в высокогорья (за исключением теплых районов Южного Тибета и гор Юннани, где все же высотные пределы их распространения ниже, чем у желтоцветковых типов).

В последнее время монограф рода Иржи Сояк, обратившись к кустарниковым лапчаткам, различает в составе их 7 видов (Sojak, 1992). Он подчеркивает, что вслед за С. В. Юзепчуком (1941), принимает число листочков сложного листа и цвет лепестков за важнейшие критерии классификации видов в группе (секции). Кроме того, он считает, что секция состоит из немногих основных видов (число их – «скудно») и целого собрания форм – как результата значительной изменчивости видов и их способности гибридизировать. Можно было бы, пожалуй, и согласиться с И. Сояком, если бы не одно обстоятельство. В группе всего было уже описано более 25 видов, около 20 разновидностей (и не менее 7 нотовидов), из которых Сояк признает 7 видов, в том числе 2 – им же описанных в этой работе, правда, на базе ранее различавшихся разновидностей. И, несмотря на то, что кроме числа листочков и цвета лепестков, Сояк признает еще и важное значение строению и цвету прилистников, все же ясно, что вполне возможны и другие основы классификации. Исключительно интересно при этом то, что, придавая в классификации травянистых лапчаток из разных групп определяющее значение признакам опушения, Сояк при классификации кустарниковых лапчаток подчеркивает, что опушение у этих видов зависит от формы роста и представляет лишь внутривидовую изменчивость. То же самое отношение у Сояка и к особенностям строения листа (т. е. к расположению листочков на оси и степени их слияния), хотя и эти особенности у травянистых лапчаток им считаются особо важными. Что касается цвета лепестков, то две группы кустарниковых лапчаток по этому признаку различаются, по меньшей мере, уже 175 лет, но среди белоцветковых лапчаток Сояк различает лишь 2 вида (и один из них – новый, впервые описанный как вид самим Сояком, хотя и известный ранее как разновидность).

Наиболее же важно в связи со сказанным выше следующее размышление. Различая виды преимущественно по числу листочков, Сояк, как это часто с ним случается, слишком легко генерализирует данные фактические в угоду принятой заранее схеме. Так, например, он принимает, что *P. parvifolia* Fisch. ex Lehm. (включая *P. ochreatea* Lindl.) – вид 7-листочковый. Но любой среднеазиатский и сибирский ботаник знает, что число листочков у *P. parvifolia* варьирует от 5 до 7 в пределах даже одной особи. Более того, С. В. Юзепчук для *P. parvifolia* и Lindley для *P. ochreatea* – приводят число листочков от 5 до 9 (хотя последнее число считают редким). *P. rigida* Wall. ex Lehm. характеризуется Сояком как 3-листочковая, но ведь Ch. Lehmann при описании *P. rigida* поступил именно таким же способом, разделив намеренный Wallich вид на два по числу листочков (отнеся 5-листочковые *P. rigida* Wall. к непальскому виду *P. arbuscula* Don). Между тем в Кумаоне, откуда происходит тип *P. rigida*, есть образцы и 3- и 5-листочковых *Potentilla*. Следовательно, по Сояку, там совместно живут 2 близких вида – *P. fruticosa* (по Сояку = *P. arbuscula*) и *P. rigida*.

Еще Х. Хандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 1939) подчеркивал, что в Сиккиме и в Юннани *P. arbuscula* обладают и 3 и 5 листочками сложных листьев в пределах одной особи, и справедливо считал этот признак не строгим («искусственным»). С ним следует, пожалуй, согласиться, хотя причины тому могут быть различными. Но необходимо и понимать в первую очередь, что, хотя кустарниковые лапчатки, в отличие от видов *Rubus* или *Rosa*, не столь резко различаются по типам побегов, но все же и у них есть побеги укороченные и удлиненные (быстрого роста, а в случае с корневищеподобными

структурами – аналоги турионов *Rubus* или *Rosa*), а, следовательно, закономерна и гетерофиллия (конечно, слабее выраженная). Целиком же кусты *Potentilla grex Fruticosae* собираются лишь крайне редко (в случае – небольших латочных форм), и, значит, в гербариях гетерофиллия проявляется еще слабее, чем это свойственно особям в природных популяциях. Более того, при ярко выраженной у видов данной группы тенденции к рассечению листочков (и внешних чашелистиков = долей эпикаликса) – не так-то просто в ряде случаев разграничить, с чем мы имеем дело у многих видов (с 5 или 7 листочками в сближенных мутовках, с 3 или 5 листочками, когда все доли фактически крепятся сближено на верхушке листа).

Поэтому представленные Й. Сояком предложения по системе кустарниковых лапчаток кажутся мне сугубо предварительными. Более того, по-видимому, следует полагать, что структура основных природных рас у этой группы сложнее (здесь есть и обособленные узкоареальные и широкоареальные виды, а последние – могут реально быть монолитными или представлять в природе ряды подвидов, есть, разумеется, и значительное число форм, отражающих изменчивость популяций видов и подвидов, процессы гибридизации между расами и даже – образование в природе гибридогенных рас, подобных культигенным нотовидам).

Способствуют тому и некоторые особенности экологии всех видов группы. Важнейшим источником сведений о местообитаниях собственно *P. fruticosa*, занимающей наиболее обширный ареал из всех видов группы, являются специальные сводки П. Л. Горчаковского (1960, 1969). В них ярко показаны некоторые существенные закономерности в распределении *P. fruticosa* по типам местообитаний и по приуроченности к тем или иным типам растительности. Это, во-первых, широкий диапазон высотного распространения этого вида в Евразии и Северной Америке, во-вторых, освоение различных типов местообитаний в начальных стадиях освоения их растительностью (черты «пионерного» вида); в-третьих, гелиофилия *P. fruticosa*, затрудняющая ее существование в тенистых лесах. Не менее важна, хотя это особо и не подчеркивает П. Л. Горчаковский, явная гигрофильность *P. fruticosa* (а также и большинства других рас этой группы). Этому отнюдь не противоречит то обстоятельство, что в природе *P. fruticosa* и близкие расы осваивают столь различные местообитания как разнообразные пойменные, в том числе высокопойменные и террасные, так и скальные, и осыпные. И в том, и в другом случае – это местообитания высоко обводненные, и к тому же влага на скалах или осыпях распределяется между немногими обитателями.

Эти черты экологии определяют и многие особенности ценотических связей кустарниковых лапчаток. В Азии и Северной Америке *P. fruticosa* более всего связана с ерниками (*Betula fruticosa*, *B. humilis*, *B. fusca*, *B. exilis*, а в Америке – *B. glandulosa*, *B. michauxii*, виды *Salix*, в Сибири иногда с участием *Spiraea salicifolia*). Диапазон высот при этом очень широк (от равнин до высокогорий, на Алтае – до 2700–3000 м). В верхних поясах Алтая, Тарбагатая *P. fruticosa* входит в состав ценозов реликтовых кустарников на курумах и моренных грядках (*Ribes graveolens*, *Potentilla salessoviana*, *Biebersteinia odora*, *Betula humilis*, иногда *Juniperus pseudosabina*). В нижнем же поясе Западного Алтая (комплексы черневой тайги) и в среднегорьях Центрального Алтая *P. fruticosa* часто образует в пойменных комплексах ценозы вместе с *Sibiraea laevigata*, а с рядом других кустарников входит в ценозы пойменных березняков (*B. pendula*), реже – в папоротниковые сложные боры в поймах. В Казахстане и Монголии *P. fruticosa* связана также и с березовыми колками в лесостепи. И в некоторых районах Северной Америки *P. fruticosa* может участвовать в пойменных лесах. В Южной Сибири и Монголии *P. fruticosa* нередко выступает и компонентом разреженных лиственничников, опушек боров, реже – сомкнутых лиственничников по заболоченным поймам и в ущельях. Вместе с рядом видов ерников *P. fruticosa* выходит и в горах, и на равнинах на низинные луга и травяные болота, в криофильные лугостепные ценозы, кобрезиевники и реже – в комплексы с горными тундрами. В Западной Европе *P. fruticosa* связана с приречными (и реже – приморскими) лугами, альварами, видимо, с верещатниками и окраинными зонами болот, а также растет в горах, главным образом, на скалах.

В Азии со скалами связана особая раса *P. parvifolia*, которая растет и на каменниках низких высот, на песках, она же выходит в степные ценозы экспозиционных лесостепей, а на востоке Монголии, в Маньчжурии, Даурии – в ценозы своеобразных шибляков (*Ulmus macrocarpa*, *Ribes* sp., *Spiraea pubescens* и др.). В Средней Азии эта раса связана с горными и высокогорными (до 3300 м) степями, разреженными арчевниками, но и с пойменными ельниками (*Picea schrenkiana*), опушками ельников на склонах, иногда с разреженными ельниками с *Caragana jubata*. В пригималайских странах и в Северо-Западных Гималаях желтоцветковые лапчатки встречаются также в пойменных комплексах, на опушках хвойных лесов, в ценозах выше границы леса – в криволесьях *Betula utilis*, в кустарниковых

сообществах, а низкие кустарники из этой группы растут на скалах, по окраинам осыпей, на моренах, в том числе в ценозах криофильных подушечников, по окраинам сазоболот.

Несколько иное положение желтоцветковых рас кустарниковых лапчаток наблюдается в Центральном Гималае. Здесь они начинают встречаться в среднегорьях (с высот несколько менее 2000 м), причем в составе вечнозеленых (склерофильных) субтропических лесов (из *Castanopsis hystrix*, видов вечнозеленых дубов, с вечнозеленым же подлеском: *Symplocos theaeifolia*, *Daphne bhoulala*, *Mahonia napaulensis* и т. д.), по-видимому, есть и на опушках хвойных лесов в более высоком поясе, но особенно часто – в поясе родоретов (вечнозеленых лесов и низколесий), причем, чем далее на восток, в Восточные Гималаи, тем все более на высоких уровнях (до 5000 м). В родоретах же и в склерофильных вечнозеленых субтропических лесах они растут и в юго-западном Китае (и юго-восточном Тибете), но выходят здесь также в высокоотравные ценозы, и даже – на аналоги альпийских ковров, а также на скалы и каменники (до высот выше 4500 м). Здесь же – в лесах и кустарниках выше леса, в родоретах, высокоотравье влажных склонов на значительных высотах появляются и белоцветковые виды кустарниковых лапчаток. Особенно тесно переплетаются расы в Юннани и Сычуани на высотах 3000–3500 м, а на севере Сычуани, в Ганьсу и Цинхае – на более низких высотах, и чем далее к северу в Наньшане, тем более обособляются – белоцветковые господствуют на более низких высотах, а желтоцветковые – на более высоких (причем в сухом Западном Наньшане остаются только желтоцветковые типы). Белоцветковые же – обычны в Цинлиншане и в горах Северного Китая. Желтоцветковые расы в Цинхае и Ганьсу связаны с окраинами хвойных лесов (с *Picea asperata*), арчевников, но (особенно в Центральном Наньшане) и с ценозами, развитыми выше границы леса – высокогорными болотами, кобрезиевниками и осочниками, со своеобразными ерниками и иногда – с родоретами. Для этого региона очень характерна и тесная сопряженность в высокогорьях кустарниковых лапчаток с *Caragana jubata*. В Западном Наньшане они развиты в ценозах кустарников по наиболее благоприятным местообитаниям в полосе, аналогичной субальпам. В обособленном хребте Холаншань кустарниковые лапчатки приурочены к ценозам выше границы хвойных лесов (а белоцветковые – и к хвойным лесам, и кустарникам полян и ущелий). Белоцветковые кустарниковые лапчатки на высокоподнятых хребтах Амдо связаны с родоретами и криволесьями *Betula albo-sinensis* (здесь также нередко с *Caragana jubata*, видами *Salix*), в Северном Китае – главным образом, с кустарниковыми ценозами в высоких горных хребтах, а чем далее на северо-восток, тем чаще – с пойменными комплексами, с окраинами каменников и скалами.

Уже разнообразие ценологических связей по обширному ареалу группы явно свидетельствует о том, что в ней развиты многочисленные расы, весьма дифференцированные в широком общем экологическом диапазоне (развитие в условиях разных зон, то – строгая кальцефильность отдельных рас, то менее строгая приуроченность к гранитоидам, то – полностью выравненное без какого-либо предпочтения произрастания на разных породах и почвах в одном небольшом районе). Большая часть этих рас – не строго обособленные и географически, и экологически, поэтому мне кажется необходимым различать в этой группе, наряду с мономорфными видами, также и полиморфные виды, образующие явные подвиды в разных частях ареала.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Горчаковский П. Л.** О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.) в связи с реликтовой природой ее уральских местонахождений // Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества, 1960. – Вып. 1. – С. 3–22.

**Горчаковский П. Л.** Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. ин-та экологии раст. и жив. УФАИ СССР, 1969. – Вып. 66. – 286 с.

**Шафранова Л. М.** О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка: автореф. дисс. ... к. б. н. – М., 1970. – 30 с.

**Юзенчук С. В.** Rosoideae // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. 10. – С. 1–508.

**Bowden W. M.** Cytotaxonomy of *Potentilla fruticosa*, allied species and cultivars // Journal of the Arnold Arboretum, 1957. – Vol. 38, № 4. – P. 381–388.

**Elkington T. T.** Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New Phytologist, 1969. – Vol. 68, № 1. – P. 151–160.

**Handel-Mazzetti H.** Plantae Sinenses a Dre. H. Smith annis 1921–1922, 1924 et 1934 lectae. XXXVII. Rosaceae. 1. *Potentillinae* // Acta Horti Gothoburg., 1939. – Vol. 13. – P. 289–334.

**Soják J.** Notes on *Potentilla* XIII. Further new taxa from Asia // Preslia, 1992. – Vol. 64. – P. 211–222.

**Wolf Th.** Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibliotheca Botanica, 1908. – Vol. 16, № 71. – P. 1–714.