

БОТАНИКА, МИКОЛОГИЯ, ЗООЛОГИЯ, МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 582.998.2:581.45:581.522.5

К. С. Очирова, Е. Г. Крылова, И. А. Паутова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ У *ARTEMISIA ABSINTHIUM*
(ASTERACEAE)

Artemisia absinthium обладает обширным ареалом на территории России. Она растет в лесной, лесостепной и степной зонах. Сопоставлено строение листьев у растений полыни горькой, произрастающих в контрастных местах обитания. Листья существенно отличаются по своей величине, степени развития в мезофилле палисадной и водозапасающей тканей, толщине наружных стенок эпидермальных клеток, плотности размещения устьиц и густоте опушения, относительной проводящей поверхности и др. Признаки, по которым обнаружены различия между изученными образцами, относят в экологической анатомии к числу адаптивно значимых. Наряду с эколого-географической данному виду свойственна значительная эндогенная изменчивость, на основе которой могут возникнуть специализированные формы. Она затрагивает число генераций клеток в тканях пластинки, ее толщину, соотношение проводящих тканей в черешке и относительную проводящую поверхность. Библиогр. 42 назв. Ил. 2. Табл. 1.

Ключевые слова: *Artemisia absinthium*, лист, изменчивость.

THE VARIABILITY OF THE LEAVES STRUCTURE OF *ARTEMISIA ABSINTHIUM* (ASTERACEAE)K. S. Ochirova¹, E. G. Krylova², I. A. Pautova³

¹ Kalmyk State University, 11, ul. Pushkina, Elista 358000, Respublika Kalmykiya, Russian Federation

² St. Petersburg State University, 7–9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; egkrirova@yandex.ru

³ Botanical Garden V.L. Komarov Botanical Institute of RAS, 2, ul. Prof. Popova, St. Petersburg, 197376, Russian Federation; irapautova@mail.ru

Artemisia absinthium has an extensive area on the territory of Russia. It grows in forest, forest-steppe and steppe zones. The structure of leaves in wormwood plants growing in contrasting habitats is compared. The leaves differ greatly in their size, degree of the palisade and water-storing tissues development in the mesophyll, the thickness of the epidermal cells external walls, the density of stomata location and the density of pubescence, the relative conducting surface, etc. The characters for which difference between the studied samples was detected are treated in ecological anatomy as adaptively significant. Along with ecologically-geographical variability this species is characterized by significant endogenous variability, on the basis of which specialized forms can originate. It affects the number of generations of cells in the tissues of the plate, its thickness, the ratio between the conducting tissues in the petiole and the relative conductive surface. Refs 42. Figs 2. Table 1.

Keywords: *Artemisia absinthium*, leaf, variability.

К. С. Очирова: Калмыцкий государственный университет; Российская Федерация, Республика Калмыкия, 358000, г. Элиста, ул. Пушкина, 11; Е. Г. Крылова (egkrirova@yandex.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9; И. А. Паутова (irapautova@mail.ru): Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад Петра Великого, Российская Федерация, 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2.

Род *Artemisia* насчитывает от 400 до 550 видов, на территории бывшего СССР — около 200–220 видов [1–5]. Среди его представителей есть одно-, дву- и многолетние травы, кустарники и полукустарники, реже — кустарнички [3, 6, 7]. Полыни широко распространены по всему Северному полушарию. Отмечается значительное структурное разнообразие их вегетативных органов [8–18], которое может свидетельствовать о том, что освоение полынными разнообразных условий жизни в значительной мере основывается на выработке разнообразных структурных адаптаций [19]. Некоторые виды рода *Artemisia* обладают обширным ареалом. Это относится, в частности, к *Artemisia absinthium* L. — полыни горькой, которая встречается на обширных пространствах Европы, Азии, Северной Африки и Северной Америки. На территории России полынь горькая растет в лесной, лесостепной и степной зонах — на лугах, пастбищах и сорных местах [20, 21]. Цель данной работы заключалась в выявлении структурного разнообразия листьев растений *A. absinthium*, произрастающих в контрастных местах обитания. В ее задачи входило определение эколого-географической и эндогенной изменчивости листьев данного вида.

Материал и методика

Материал собран в пустынной степи (Калмыкия), нижнем горном поясе (Адыгея, пос. Мизмай, лесная поляна) и в настоящей степи (Ростовская область, окрестности г. Сальска). Оценивалось строение листьев, расположенных в нижней, средней и верхней частях вегетативных побегов. Материал собран в трехкратной повторности. Листья зафиксированы в 70%-ном спирте.

Анатомические исследования проведены традиционными методами световой микроскопии. Поперечные срезы листовой пластинки и средней части черешка изготовлены у закончивших рост листьев бритвой от руки. Срезы окрашивали сафранином и заключали в глицерин-желатину. Для изучения эпидермы дольки листа предварительно высушивали, волоски удаляли гуммиластиком и просветляли в жавелевой воде [22].

Просмотр срезов проводили на микроскопах МБИ-3 и МБИ-15. Анатомические рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата РА-6.

При описании формы листа использован «Атлас по описательной морфологии высших растений» [23–27], характеристике эпидермы — терминология из работ С. Ф. Захаревича [24], М. А. Барановой [25, 26], мезофилла — В. К. Василевской, А. А. Бутник [27]. Для измерения плотности жилкования были привлечены методы стереологического анализа [28]. План описания морфологического и анатомического строения листа с оценкой количественных показателей взят из работ Б. Р. Васильева [29] и А. А. Паутова [22].

Результаты и обсуждение

Листья полыни горькой, растущей в настоящей степи мелкие ($> 11,2 \text{ см}^2$, микрофиллы), дважды перисторассеченные (рис. 1, а–в). Пластинка листа средней толщины ($> 240 \text{ мкм}$). Мезофилл многослойный (~ 7 слоев), изопалисадный (рис. 1, г). Высота клеток хлоренхимы превышает ширину в 2 раза. Бесхлорофильные паренхимные клетки диаметром около 15 мкм составляют внутренние слои пластинки. Плотность жилкования $\sim 1000 \text{ мм/см}^2$ (густая сеть жилок).

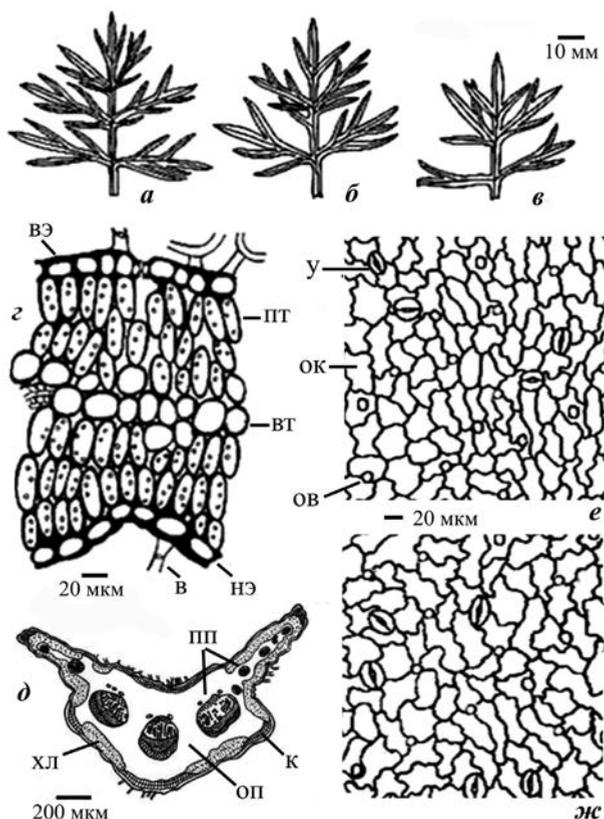


Рис. 1. Строение листьев *Artemisia absinthium*, растущей в настоящей степи (Ростовская область)

а-б — внешний вид листьев из нижней (а), средней (б) и верхней (в) частей побега; з, д — поперечные срезы пластинки (з) и черешка (д); е, ж — верхняя (е) и нижняя (ж) эпидерма. вэ, нэ — верхняя и нижняя эпидерма; пт — палисадная ткань; вт — водозапасяющая ткань; в — волосок; ок — основная клетка; ов — основание волоска; у — устьице; пп — проводящие пучки; к — колленхима; хл — хлорохима; оп — основная паренхима.

На 1 мм^2 верхней эпидермы насчитывается более 1700 клеток (мелкоклеточная эпидерма), нижней — более 2050 (сложена клетками средних размеров). Листья амфистоматические (рис. 1, е, ж). Коэффициент гипостоматности $\sim 63\%$. Устьица аномоцитного типа, с 4–5 соседними клетками. Длина замыкающих клеток около 20 мкм . В верхней эпидерме насчитывается много устьиц (200 на 1 мм^2), в нижней — среднее число (230). Устьичный индекс средний: для верхней эпидермы $> 11\%$, нижней — $\sim 12\%$. Опушение покровных тканей чрезвычайно густое — около 450 волосков на 1 мм^2 как верхней, так и нижней эпидермы.

Черешок крыловидный (рис. 1, д) длиной $\sim 13 \text{ мм}$, что составляет более 16% от длины пластинки. Площадь его поперечного сечения $\sim 12 \text{ мм}^2$, из которых на долю сосудисто-волокнистых пучков приходится примерно $18,5\%$. На поперечном срезе черешка выделяются три крупных центральных пучка, по бокам от них обычно —

два-три мелких. Флоэма и ксилема развиты в равной мере. В центральном пучке насчитывается более 20 сосудов, диаметром около 18 мкм. Большой объем в черешке занимает основная паренхима. Диаметр ее наиболее крупных клеток достигает 38 мкм. Подстилающая эпидерму палисадная ткань представлена 1–3 слоями клеток высотой ~ 16 мкм. Над и под крупными пучками хлоренхима сменяется клетками паренхимы или колленхимой. Все пучки окружены более мелкими клетками. Маргинальные пучки могут непосредственно контактировать с хлоренхимой.

Листья полыни горькой, растущей в пустынной степи Калмыкии, мелкие ($> 4 \text{ см}^2$, микрофиллы), дважды перисторассеченные. Пластинка листа толстая ($> 250 \text{ мкм}$). Мезофилл многослойный (7 слоев), изолатеральный. Высота клеток хлоренхимы, расположенной с абаксиальной стороны пластинки, превышает их ширину более чем в 2,5 раза, с адаксиальной почти в 2 раза. Два-три внутренних слоя пластинки представлены водоносными клетками, диаметром от 7 до 20 мкм. Сеть жилок густая $\sim 1100 \text{ мм/см}^2$.

Верхняя эпидерма очень мелкоклеточная (> 2500 клеток на 1 мм^2), нижняя сложена клетками средних размеров (более 2200). Листья амфистоматические. Коэффициент гипостоматности $\sim 71\%$. Устьица аномоцитного типа с 5–6 соседними клетками. Длина замыкающих клеток около 20 мкм. В верхней эпидерме устьиц мало (~ 70 на 1 мм^2), в нижней — среднее число (165 на 1 мм^2). Устьичный индекс первой из них очень малый ($\sim 2,6\%$), второй — малый ($\sim 7,4\%$). Опушение чрезвычайно густое: ~ 500 волосков на 1 мм^2 верхней эпидермы и около 650 на нижней.

Черешок крыловидный, около 12 мм в длину, что составляет более 25% от длины пластинки. Площадь его поперечного сечения около 5 мм^2 . Сосудисто-волокнистые пучки занимают примерно 15% этой площади. На поперечном срезе выделяется крупный центральный и два-три мелких пучка по бокам от него. Флоэма и ксилема развиты почти в равной мере. Сосуды располагаются радиальными рядами. В главном пучке их насчитывается в среднем 20–23. Диаметр крупных просветов 12–15 мкм. Палисадная ткань представлена 1–3 слоями клеток, лежащими под эпидермой. Вакуолизованные паренхимные клетки, занимающие основной объем черешка, могут достигать более 40 мкм в диаметре.

Листья полыни горькой, растущей в горном поясе Адыгеи, мелкие ($> 4 \text{ см}^2$, микрофиллы), дважды перисторассеченные. Пластинка листа средней толщины ($\sim 220 \text{ мкм}$). Мезофилл многослойный (~ 7 слоев), изолатеральный. Высота клеток хлоренхимы превышает ширину в 2 раза. Водоносную ткань составляют 3–4 внутренних слоя клеток. Диаметр последних колеблется от 7 до 20 мкм. Сеть жилок густая ($> 1100 \text{ мм/см}^2$).

На 1 мм^2 верхней эпидермы насчитывается более 2050 клеток, нижней — более 2450 (эпидерма мелкоклеточная). Листья амфистоматические. Коэффициент гипостоматности $\sim 62\%$. Устьица аномоцитного типа с 4–5 соседними клетками. Длина замыкающих клеток около 23 мкм. В покровных тканях устьиц мало (в верхней эпидерме 100 на 1 мм^2 , в нижней — 120). Устьичный индекс для верхней и нижней эпидермы очень малый ($\sim 5,5\%$). Индекс опушения — 21%. Опушение чрезвычайно густое. На 1 мм^2 как верхней, так и нижней эпидермы насчитывается более 360 волосков.

Черешок крыловидный. Края несут кромку листовой ткани. Он имеет около 8 мм в длину, что составляет более 11% от длины пластинки. Площадь его поперечного сечения $\sim 3 \text{ мм}^2$, из которых сосудисто-волокнистые пучки занимают пример-

но 22%. На поперечном срезе выделяются три крупных центральных пучка и по одному мелкому в ребрах черешка. Флоэма и ксилема развиты примерно в равных объемах. Сосуды в количестве ~ 30 в центральном пучке, диаметром не более 15 мкм. Палисадные клетки довольно мелкие (высотой до 20 мкм). Они образуют 1–3 слоя под эпидермой и прерываются в районе крупных жилок клетками паренхимы или колленхимой.

Оценка изменчивости изученных признаков строения листьев *A. absinthium* показывает, что *очень низкий* коэффициент вариации ($cv < 7\%$) свойствен числу генераций клеток в верхней и нижней эпидерме пластинки; *низкий* (8–12%) — толщине пластинки, соотносительному развитию проводящих тканей в черешке и удельному объему в нем склеренхимы; *средний* (13–20%) — числу клеток на 1 мм² площади покровных тканей, индексу гипостоматности, удельному весу в мезофилле палисадной ткани; *повышенный* (21–30%) — длине черешка, площади ксилемы на его поперечном срезе, толщине наружных стенок эпидермальных клеток и числу волосков на 1 мм² нижней эпидермы; *высокий* (31–40%) — относительной проводящей поверхности; *очень высокий* (> 40%) — площади поперечного среза черешка и величине просветов сосудов в нем, размеру листовой пластинки и числу устьиц на 1 мм² ее покровных тканей.

Компонентный анализ позволил выявить три плеяды признаков, суммарная факторная дисперсия которых составила 85,9% (таблица). Первая из них включает в свой состав на уровне $|r| \geq 0,5$ площадь пластинки, число генераций клеток в ее нижней и верхней эпидерме, величину составляющих их основных клеток, толщину наружных стенок этих клеток, длину и толщину черешка, удельный вес в нем склеренхимы, а также соотносительное развитие проводящих тканей и площадь просветов сосудов. Крайние позиции по этому набору признаков занимают в факторном пространстве листья полыней из настоящей и пустынной степей (рис. 2).

Вторая группа объединяет на уровне $|r| \geq 0,5$ толщину пластинки, число волосков на 1 мм² ее поверхности, индекс гипостоматности, площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, относительную проводящую поверхность. Степным образцам противостоят в факторном пространстве образцы из горного пояса республики Адыгеи (см. рис. 2).

Опираясь на средние данные и материалы компонентного анализа, можно отметить, в частности, что для полыней из пустынных степей свойственны листья с мелкой и толстой пластинкой, для которой характерно густое опушение, очень низкий устьичный индекс в верхней эпидерме, где устьица сильно разрежены, высокий коэффициент гипостоматности, а также узкие просветы сосудов в черешке. Листья полыней из настоящей степи имеют наиболее крупные листья, покровные ткани которых отличаются крупноклеточностью, высоким устьичным индексом, наибольшим числом устьиц на единице площади, а ксилема черешка — широкопросветными сосудами. Полыни из горного пояса обладают мелкими тонкими листьями, которые слабее опушены, чем в других местах сбора материала, и несут наиболее крупные устьица, примерно поровну распределенные между верхней и нижней эпидермой. Суммарное число устьиц на единице поверхности верхней и нижней эпидермы здесь несколько ниже, чем в степях.

В третью группу на уровне $|r| \geq 0,475$ входят: число генераций клеток в покровных тканях пластинки, ее толщина, длина черешка, соотносительное развитие

**Факторная структура изменчивости признаков строения листьев
Artemisia absinthium из контрастных условий произрастания**

Признак	F ₁	F ₂	F ₃
пт	744	-441	304
увэ	-932	-118	-250
гв	799	-248	487
квэ	918	315	-064
унэ	-932	-118	-250
внэ	377	-727	-318
кнэ	918	315	-064
гн	799	-248	487
кгп	403	-811	-057
тсэ	805	078	-164
пп	-878	-338	237
тп	238	-691	-475
пкс	-186	714	390
пс	-949	-154	075
ф/к	-696	-043	540
п/кс	-244	-681	486
дч	-745	-098	497
пч	-879	-385	-100
ск	897	-323	181
CD%	56,0	18,9	11,0

П р и м е ч а н и е. F₁-F₃ — нагрузки признаков по первому — третьему факторам. CD — процент общей дисперсии, включенный в фактор. Ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. Признаки: пт — доля палисадной ткани от общего объема мезофилла; увэ, унэ — число устьиц на 1 мм² верхней и нижней эпидермы; гв, гн — число генераций клеток в верхней и нижней эпидерме; квэ, кнэ — общее число клеток на 1 мм² верхней и нижней эпидермы; внэ — число волосков на 1 мм² нижней эпидермы; кгп — коэффициент гипостоматности; тсэ — толщина наружных стенок клеток верхней эпидермы, включая кутикулу; пп — площадь пластинки; тп — толщина пластинки; пкс — площадь ксилемы на поперечном срезе черешка; пс — площадь просветов сосудов ксилемы черешка; ф/к — соотношение развитие флоэмы и ксилемы в черешке; п/кс — отношение площади пластинки листа к площади ксилемы на поперечном срезе черешка (относительная проводящая поверхность); дч, пч — длина и площадь поперечного сечения черешка; ск — парциальный объем склеренхимы в черешке.

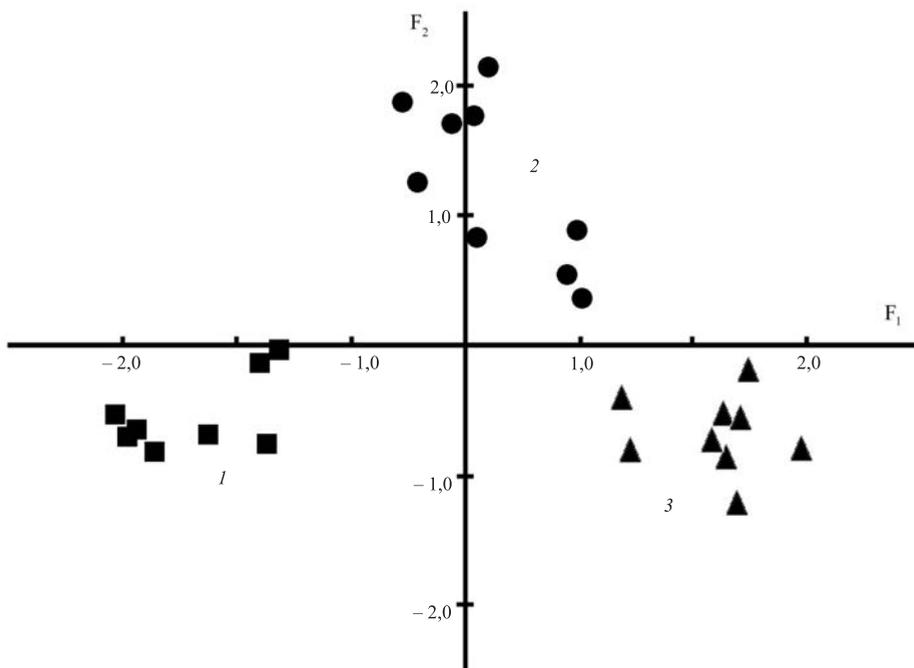


Рис. 2. Распределение образцов листьев *Artemisia absinthium*, собранных в контрастных местах вида по первому (F_1) и второму (F_2) комплексам признаков (см. таблицу)

Места сбора: 1 — настоящая степь (Ростовская область); 2 — нижний горный пояс, (республика Адыгея); 3 — пустынная степь (республика Калмыкия).

проводящих тканей в нем и относительная проводящая поверхность (см. таблицу). Она описывает эндогенную (внутрипобеговую) изменчивость листьев. Чем выше на растении располагаются листья, тем короче их черешок и толще пластинка. В такой пластинке насчитывается меньше генераций антиклинальных делений клеток и сокращена относительная проводящая поверхность.

Проведенное исследование показало, что образцы листьев полыни горькой из разных мест обитания существенно отличаются по строению мезофилла и эпидермы. Признаки этих тканей и их комплексов широко используются при решении задач систематики и филогении [30–34], морфогенеза листа [29, 35–37], структурной адаптации растений к различным условиям среды [9–11, 38–42]. К последним в экологической анатомии относятся, в частности, величина листа и его эпидермальных клеток, степень развития в мезофилле палисадной и водозапасающей тканей, толщина наружных стенок основных клеток покровных тканей, плотность размещения устьиц и густота опушения, относительная проводящая поверхность, т. е. те признаки, по которым наблюдаются наиболее значимые различия между листьями растений *A. absinthium*, произрастающих в существенно отличающихся условиях среды.

Важная роль в процессах адаптиациогенеза полыней может принадлежать эндогенной изменчивости. В случае полыни горькой она затрагивает число генераций

клеток в тканях пластинки, ее толщину, соотношение проводящих тканей в черешке и относительную проводящую поверхность. На основе эндогенной изменчивости могут возникать в результате различных процессов гетерохронии специализированные варианты строения [42].

Литература

1. Крашенинников И. М. Новый род трибы *Anthemideae* из центральной Азии // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. М.; Л., 1946, Т. 9. С. 204–209.
2. Поляков П. П. Род *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 425–631.
3. Тахтаджян А. Л. Жизнь растений: Цветковые растения. М., 1980. Т. 5, ч. II. 430 с.
4. Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых сложноцветных (*Asteraceae*) европейской части СССР // Новости систематики высших растений. 1990. Т. 27. С. 145–152.
5. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
6. Коробков А. А. Полыни Северо-Востока СССР. Л.: Наука, 1981. 120 с.
7. Николаева М. Г., Паутова И. А. Краткий словарь русских названий растений. СПб.: Росток, 2002. 80 с.
8. Макеева Е. А. К биологии пустынной полыни // Бюл. САГУ. Ташкент, 1945. Вып. 23. С. 26–31.
9. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 257 с.
10. Василевская В. К. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана // Тр. Бот. ин-та им. Комарова. 1965. Сер. III. Вып. 17. С. 61–69.
11. Василевская В. К. Структурные приспособления растений холодных и жарких пустынь Средней Азии и Казахстана // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 5–17.
12. Дадашева Ш. Г. Анатомический анализ водопроводящего комплекса вегетативных органов древесно-кустарниковых пород пустынь и полупустынь Азербайджана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 18 с.
13. Новзуров З. А. О влиянии экологических условий на соотношение ширины годичных колец и их плотной массы у древесных и кустарниковых растений // Природная растительность Азербайджана, ее продуктивность и пути улучшения. Баку, 1972. С. 102–118.
14. Аллимухамедова С. Влияние условий произрастания на формирование внутреннего строения листьев *P. туранской* и *P. раскидистой* // Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, 1974. С. 3–6.
15. Оргазенова Г. Г. Анатомическая структура четырех видов *Artemisia* из ряда *Maritimae* // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1293–1304.
16. Логвиненко И. Е. Морфолого-анатомические особенности строения вегетативных и репродуктивных органов полыни лимонной (*A. balchanorum* Krasch.) в связи с ее эфирноносностью // Бюл. гос. Никитского бот. сада. Ялта, 1982. Вып. 48. С. 47–52.
17. Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 1: Деревья, кустарники, кустарнички. Ташкент, 1991. 146 с.
18. Основные действующие вещества и полезные свойства полыни эстрагон *Artemisia dracunculifolia* L. / Агларова А. М., Зилфикаров И. Н., Еникеева Р. А., Северцева О. В., Кривошапкина Л. Г., Айбедулина С. А., Макаров И. Ю. // Матер. 10-го Междунар. съезда «Фитофарм 2006». СПб., 2006. С. 7–9.
19. Паутов А. А., Очирова К. С. Структурная адаптация полыней к условиям Калмыкии. Элиста: Калмыцкий гос. ун-т, 2013. 123 с.
20. Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 741 с.
21. Поляков П. П. Материалы к систематике рода полынь — *Artemisia* L. // Материалы к флоре и растительности Казахстана. Тр. ин-та Ботаники АН КазССР. 1961. Т. 11. С. 134–177.
22. Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 78. СПб., 2002. 164 с.
23. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л., 1956. 115 с.
24. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. № 4. С. 65–75.
25. Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 1585–1595.

26. Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Комаровские чтения. Л., 1990. Т. 38. 69 с.
27. Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 992–1001.
28. Паутов А. А., Васильев Б. Р. Анатомическое строение листьев годичного побега *Populus alba* L. (Salicaceae) // Вестн. Ленингр. ун-та. 1982. Сер. биол. № 15. С. 28–36.
29. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
30. Баранова М. А., Остроумова Т. А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1987. Т. 6, вып. 1. С. 173–192.
31. Паутов А. А., Яковлева О. В., Колодяжный С. Ф. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (Salicaceae) // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 1. С. 63–69.
32. Паутов А. А., Паутова И. А. Внутривидовые отношения представителей *Rhodiola* L. (Crassulaceae DC.) по данным о морфологии листьев и строении их эпидермы // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2003. № 1. С. 13–19.
33. Паутов А. А., Яковлева О. В., Гордиенко Ю. В. О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств *Flacourtiaceae* и *Salicaceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 2. С. 84–87.
34. Паутов А. А., Сапач Ю. О., Иванова О. В., Крылова Е. Г. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы // Бот. журн. 2014. Т. 99, № 6. С. 625–640.
35. Паутов А. А., Скорина Ю. В. Роль папиллообразования в морфогенезе листа *Idesia polycarpa* (Flacourtiaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 193–200.
36. Паутов А. А. Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 6. С. 785–792.
37. Паутов А. А., Васильева В. А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей *Namamelidaceae* // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 338–345.
38. Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Ученые записки ЛГУ. Л., 1941. Сер. биол. № 14. С. 46–57.
39. Гамалей Ю. В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 569–583.
40. Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Биологические ресурсы и природные условия Монгольской народной республики. Л., 1988. Т. 28. С. 45–83.
41. Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 45 с.
42. Паутов А. А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. 219 с.

References

1. Krashennnikov I. M. Novyi rod triby Anthemideae iz tsentral'noi Azii [A new genus of the tribe Anthemideae from Central Asia]. *Bot. mater. Gerbariia BIN AN SSSR*, 1946, vol. 9, pp. 204–209. (In Russian)
2. Poliakov P. P. Rod Artemisia L. [Genus Artemisia L.]. *Flora SSSR*, 1961, vol. 26, pp. 425–631. (In Russian)
3. Takhtadzhian A. L. *Zhizn' rastenii: "Tsvetkovye rasteniia"* [The life of plants. "Flowering plants"]. Moscow, 1980, vol. 5, pt. 2, 430 p. (In Russian)
4. Tsvelev N. N. Zametki o nekotorykh slozhnotsvetnykh (Asteraceae) evropeiskoi chasti SSSR [Notes on some Compositae (Asteraceae) of the European part of the USSR]. *Novosti sistematiki vysshikh rastenii* [News of systematics of higher plants], 1990, vol. 27, pp. 145–152. (In Russian)
5. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and adjacent States (the former USSR)]. Saint-Petersburg, 1995, 992 p. (In Russian)
6. Korobkov A. A. *Polyni Severo-Vostoka SSSR* [Sage from North-East of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1981, 120 p. (In Russian)
7. Nikolaeva M. G., Pautova I. A. *Kratkii slovar' russkikh nazvanii rastenii* [Concise dictionary of Russian names of plants]. Saint-Petersburg, Rostok Publ., 2002, 80 p. (In Russian)
8. Makeeva E. A. K biologii pustynnoi polyni [The biology of desert sage]. *Biul. SAGU* [Bulletin of Central Asian University], 1945, no. 23, pp. 26–31. (In Russian)
9. Vasilevskaia V. K. *Formirovanie lista zasukhoustoichivyykh rastenii* [The development of the leaf of drought-resistant plants]. Ashkhabad, 1954, 257 p. (In Russian)
10. Vasilevskaia V. K. Osobennosti anatomicheskogo stroeniia nekotorykh rastenii Tsentral'nogo Kazakhstana [Specific anatomical features of some plants in Central Kazakhstan]. *Tr. Bot. in-ta im. Komarova* [Proceedings of Botanical Institute named after Komarov]. 1965, ser. 111, no. 17, pp. 61–69. (In Russian)
11. Vasilevskaia V. K. Strukturnye prispособleniia rastenii kholodnykh i zharkikh pustyn' Srednei Azii

i Kazakhstana [Structural adaptations of plants to cold and hot deserts of Central Asia and Kazakhstan]. *Problemy sovremennoi botaniki* [Problems of modern botany], 1965, vol. 2, pp. 5–17. (In Russian)

12. Dadasheva Sh. G. *Anatomicheskii analiz vodoprovodiashchego kompleksa vegetativnykh organov drevesno-kustarnikovykh porod pustyn' i polupustyn' Azerbaidzhana*. Diss. kand. biol. nauk [Anatomical analysis of the water bearing complex of vegetative organs of trees and shrubs of the deserts and semi-deserts of Azerbaijan]. PhD in Biology]. Leningrad, 1963, 18 p. (In Russian)

13. Novzurov Z. A. O vliyanií ekologicheskikh uslovii na sootnoshenie shiriny godichnykh kolets i ikh plotnoi massy u drevesnykh i kustarnikovykh rastenii [On the influence of environmental conditions on the ratio of the width of annual rings and their dense mass in trees and shrubs]. *Prirodnaia rastitel'nost' Azerbaidzhana, ee produktivnost' i puti uluchsheniia* [Natural vegetation of Azerbaijan, its productivity and ways to improve]. Baku, 1972, pp. 102–118. (In Russian)

14. Allimukhamedova S. Vlyjanye uslovyj proyrastaniya na formirovaniye vnutrennego stroeniya lyst'ev P. turanskoj y P. raskydystoj [The influence of growth conditions on the formation of the internal structure of the leaves of Turanian and spreading Artemisia]. *Morfobiologicheskie osobennosti dikorastushchikh rastenii Uzbekistana* [Morphological characters of the characteristics of wild plants of Uzbekistan]. Tashkent, 1974, pp. 3–6. (In Russian)

15. Orgazenova G. G. Anatomicheskaja struktura chetyrekh vidov Artemisia iz riada Maritimae [Anatomical structure of four species of Artemisia from a Maritimae alliance]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1981, vol. 66, no. 9, pp. 1293–1304. (In Russian)

16. Logvinenko I. E. Morfologo-anatomicheskie osobennosti stroeniia vegetativnykh i reproduktivnykh organov polyni limonnoi (A. balchanorum Krasch.) v sviazi s ee efironosnost'iu [Morphological and anatomical features of the structure of vegetative and reproductive organs of lemon tarragon (Artemisia balchanorum Krasch.) in connection with its ether production]. *Biul. gos. Nikitskogo bot. sada* [Bulletin of Nikitsky Botanical Garden], 1982, no. 48, pp. 47–52. (In Russian)

17. Butnik A. A., Nigmanova R. N., Paizieva S. A., Saidov D. K. *Ekologicheskaja anatomii pustynnykh rastenii Srednei Azii*. T. 1: Derev'ia, kustarniki, kustarnichki [Ecological anatomy of desert plants of Central Asia. Vol. 1: Trees, shrubs, undershrubs]. Tashkent, 1991, 146 p. (In Russian)

18. Aglarova A. M., Zilfikarov I. N., Enikeeva R. A., Severtseva O. V., Krivoshapkina L. G., Aibedulina S. A., Makarov I. Iu. [The main active ingredients and beneficial properties of wormwood tarragon Artemisia dracunculus L.]. *Materialy 10 Mezhdunarodnogo S'ezda "Fitofarm 2006"* [Proc. 10th International Congress "Phytofarm 2006"]. Saint-Petersburg, 2006, pp. 7–9. (In Russian)

19. Pautov A. A., Ochirova K. S. *Strukturnaia adaptatsiia polynei k usloviiam Kalmykii* [Structural adaptation of sages to the conditions of Kalmykia]. Elista, Kalmytskii gos. un-t, 2013, 123 p. (In Russian)

20. Stankov S. S., Taliev V. I. *Opredelitel' vysshikh rastenii evropeiskoi chasti SSSR* [Keys to higher plants of the European part of the USSR]. Moscow, 1957, 741 p. (In Russian)

21. Poliakov P. P. Materialy k sistematike roda polyn' — Artemisia L. [Materials on the systematics of the genus Artemisia — Artemisia L.]. *Tr. in-ta Botaniki AN KazSSR «Materialy k flore i rastitel'nosti Kazakhstana»* [Proc. of the Institute of Botany Academy of Sciences of the KazSSR "Materials to the flora and vegetation of Kazakhstan"]. 1961, vol. 11, pp. 134–177. (In Russian)

22. Pautov A. A. Struktura lista v evolutsii topolei. *Tr. S.-Peterb. ob-va estestvoispytatelei* [The structure of the leaf in the evolution of poplars: Proceedings of St-Petersburg Society of Naturalists]. Saint-Petersburg, ser. 3, vol. 78, 2002, 164 p. (In Russian)

23. Fedorov A. A., Kirpichnikov M. E., Artiushenko Z. T. *Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii. List* [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Leaf]. Moscow, Leningrad, 1956, 115 p. (In Russian)

24. Zakharevich S. F. K metodike opisaniia epidermisa lista [To the methodology of the leaf epidermis description]. *Vestn. Leningr. un-ta*, 1954, no. 4, pp. 65–75. (In Russian)

25. Baranova M. A. Klassifikatsiia morfologicheskikh tipov ust'its [Classification of morphological types of stomata]. *Botanicheskii zhurn* [Botanical Journal], 1985, vol. 70, no. 2, pp. 1585–1595. (In Russian)

26. Baranova M. A. [Principles of comparative climatographical study of flowering plants]. *Komarovskie chteniia* [Komarovskiy reading]. Leningrad, 1990, vol. 38, 69 p. (In Russian)

27. Vasilevskaia V. K., Butnik A. A. Tipy anatomicheskogo stroeniia list'ev dvudol'nykh (k metodike anatomicheskogo opisaniia) [Types of anatomical structure in the leaves of dicots (to methods of anatomical description)]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1981, vol. 66, no. 7, pp. 992–1001. (In Russian)

28. Pautov A. A., Vasil'ev B. R. Anatomicheskoe stroenie list'ev godichnogo pobega Populus alba L. (Salicaceae) [The anatomical structure of the leaves of Populus alba L. (Salicaceae) annual shoot]. *Vestn. Leningr. un-ta*, 1982, ser.: biol., no. 15, pp. 28–36. (In Russian)

29. Vasil'ev B. R. *Stroenie lista drevesnykh rastenii razlichnykh klimaticheskikh zon* [The leaf structure in woody plants from different climate zones]. Leningrad, 1988, 208 p. (In Russian)

30. Baranova M. A., Ostroumova T. A. Priznaki ust'its v sistematike [Stomata characters in systematics]. *Itoги nauki i tekhniki. Botanika* [Botany], Moscow, 1987, vol. 6, no. 1, pp. 173–192. (In Russian)
31. Pautov A. A., Iakovleva O. V., Kolodiazhnyi S. F. Mikrorele'f poverkhnosti list'ev u Populus (Salicaceae) [The microrelief of the surface of the leaves in Populus (Salicaceae)]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2002, vol. 87, no. 1, pp. 63–69. (In Russian)
32. Pautov A. A., Pautova I. A. Vnutrividovye otnosheniia predstavitelei Rhodiola L. (Crassulaceae DC.) po dannym o morfologii list'ev i stroenii ikh epidermy [Intrageneric relationships of representatives of Rhodiola L. according to the data on morphology of leaves and structure of their epidermis]. *Vestn. S.-Peterb. un-ta*, ser. 3: Biologiya, 2003, no. 1, pp. 13–19. (In Russian)
33. Pautov A. A., Iakovleva O. V., Gordienko Iu. V. O skhodstve stroenii epidermy lista predstavitelei semeistv Flacourtiaceae i Salicaceae [On similarity of the leaf epidermis structure in representatives of Flacourtiaceae and Salicaceae]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2003, vol. 88, no. 2, pp. 84–87. (In Russian)
34. Pautov A. A., Sapach Iu. O., Ivanova O. V., Krylova E. G. Mikrorele'f poverkhnosti list'ev tsvetkovykh rastenii: ust'ichnye kol'tsa i vystupy [Surface ornamentation in leaves of flowering plants: stomatal rims and ledges]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2014, vol. 99, no. 6, pp. 625–640. (In Russian)
35. Pautov A. A., Skorinova Iu. V. Rol' papilloobrazovaniia v morfogeneze lista Idesia polycarpa (Flacourtiaceae) [The role of papilla formation in the leaf morphogenesis of Idesia polycarpa (Flacourtiaceae)]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2006, vol. 91, no. 2, pp. 193–200. (In Russian)
36. Pautov A. A. Rol' morfogeneticheskikh korreliatsii v vozniknovenii geterostomatnosti [Role of the morphogenetic correlations in the origin of heterostomatal structure]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2009, vol. 94, no. 6, pp. 785–792. (In Russian)
37. Pautov A. A., Vasileva V. A. Rol' formy osnovnykh kletok epidermy v morfogeneze lista predstavitelei Hamamelidaceae [Role of the epidermis basic cells shape in leaf morphogenesis of Hamamelidaceae representatives]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2010, vol. 95, no. 3, pp. 338–345. (In Russian)
38. Vasilevskaia V. K. Anatomo-morfologicheskie osobennosti rastenii kholodnykh i zharkikh pustyn' Srednei Azii [Anatomical and morphological features of plants from cold and hot deserts of Central Asia]. *Uchenye zapiski LGU* [Proceedings of the Leningrad State University], 1941, ser. biol., no. 14, pp. 46–57. (In Russian)
39. Gamalei Iu. V. Anatomii lista u rastenii pustyni Gobi [Anatomy of leaf of plants from the Gobi desert]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 1984, vol. 69, no. 5, pp. 569–583. (In Russian)
40. Gamalei Iu. V., Shiirevdamba Ts. Strukturnye tipy pustynnykh rastenii [Structural types of desert plants]. *Biologicheskie resursy i prirodnye usloviia Mongol'skoi narodnoi respubliki* [Biological resources and natural conditions of the Mongolian people's Republic], 1988, vol. 28, pp. 45–83. (In Russian)
41. Pautov A. A. *Osnovnye napravleniia i zakonomernosti preobrazovaniia struktury lista v evoliutsii topolei*. Diss. dokt. biol. nauk [Main trends and regularities of transformation of leaf structure in the evolution of poplars. Dr. biol. sci. diss.]. Saint Petersburg, 1996, 45 p. (In Russian)
42. Pautov A. A. *Zakonomernosti filomorfogeneza vegetativnykh organov rastenii* [Patterns of phylomorphogenesis of vegetative organs of plants]. Saint Petersburg, Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2009, 219 p. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 30 октября 2014 г., принята в печать 18 ноября 2014 г.

Сведения об авторах:

Очирова Кемя Сергеевна — кандидат биологических наук

Крылова Елена Геннадьевна — младший научный сотрудник

Паутова Ирина Анатольевна — кандидат биологических наук

Ochirova Keemya S. — Ph.D.

Krylova Elena G. — Junior Researcher

Pautova Irina A. — Ph.D.