

Научная статья

УДК 582.715: 574.3(571.15)

doi: 10.17223/19988591/64/4

Эколого-биологические особенности *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Республика Алтай)

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Михаил Сергеевич Ямбуров²,
Алина Николаевна Бутенкова³, Ольга Дмитриевна Чернова⁴,
Татьяна Николаевна Катаева⁵, Елена Сергеевна Прокопьева⁶,
Елена Юрьевна Мачкинис⁷

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, das2y5@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gientianka@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

⁷ melena.tsk@gmail.com

Аннотация. На территории горно-ледникового бассейна Аккол (Южно-Чуйский хребет, Республика Алтай) установлены фитоценотическая приуроченность, основные параметры пространственной и возрастной структуры ценопопуляций, показатели репродуктивной биологии, изучены особенности морфологии и анатомии *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. в различных эколого-ценологических условиях. Наибольшее обилие *R. algida* зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарниковых и осоково-кустарничковых тундрах. Все изученные ценопопуляций нормальные, молодые, неполночленные, за исключением ЦП 3, в которой представлены все онтогенетические состояния. Установлена закономерность, что чем больше облиственность генеративных побегов, тем больше накапливается сухого вещества на единицу площади листа. Несмотря на суккулентное строение листа, значения удельной поверхностной плотности листьев у *R. algida* в 3–5 раз ниже, чем у истинных суккулентов. В природных популяциях для *R. algida* характерны высокие репродуктивные показатели, что демонстрирует способность вида к успешному семенному возобновлению. По результатам анатомо-морфологических исследований установлены признаки адаптации вида к условиям с различной степенью освещенности.

Ключевые слова: *Rhodiola algida*, фитоценоз, структура ценопопуляции, репродуктивная биология, морфология, анатомия, Республика Алтай

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Бутенкова А.Н., Чернова О.Д., Катаева Т.Н., Прокопьева Е.С., Мачкинис Е.Ю. Эколого-биологические особенности *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Республика Алтай) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 81–106. doi: 10.17223/19988591/64/4

Ecological and Biological Features of *Rhodiola algida* on the Territory of the Akkol Mountain-Glacial Basin (Altai Republic)

Alexey S. Prokopyev¹, Mikhail S. Yamburov², Alina N. Butenkova³,
Olga D. Chernova⁴, Tatjana N. Kataeva⁵, Elena S. Prokopyeva⁶,
Elena Yu. Machkinis⁷

^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, das2y5@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

⁷ melena.tsk@gmail.com

Summary. On the territory of the Akkol mountain-glacial basin (South Chuysky ridge, Altai Republic, Russia), the phytocenotic location, the main parameters of the spatial and age structure of the population, and indicators of reproductive biology were established; the features of the morphology and anatomy of *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. in various ecological and cenotic conditions were studied.

R. algida is a valuable medicinal plant with anticonvulsant and anti-inflammatory effects that stimulate the central nervous system. It contains salidroside, tyrosol, flavonoids, coumarins, etc.

R. algida is a succulent-leaved, herbaceous, short-rhizome, and polycarpic plant with an elongated erect shoot. The species grow in the highlands of Altai, Krasnoyarsk Krai, Tuva Republic, and Northwestern Mongolia (Mongolian Altai) and is included in the regional red lists of Siberia for Altai Republic, Altai Krai, and Krasnoyarsk Krai.

Field research was carried out in 2019-2020 on the northern macroslope of the South Chuysky ridge, in the area of the mountain-glacial basin of the river Akkol. The Akkol mountain-glacial basin is located in the central, most elevated part of the northern macroslope of the South Chuysky ridge.

Distribution of *R. algida* in the territory of the mountain-glacial basin of the river Akkol is closely related to tundra cenoses that develop under conditions of excessive cold moisture. The greatest abundance of the species was recorded along river banks in moss sedge and shrub or prostrate shrub tundras (cenopopulations 1 and 3).

As a result of population-ontogenetic analysis, it was established that all studied cenopopulations of *R. algida* are normal. Only one cenopopulation is complete (cenopopulation 3), and the rest do not have individuals of the postgenerative period. The cenopopulations of *R. algida* are characterised by a predominantly left-sided type of ontogenetic spectrum, which is formed due to the predominance of individuals of young groups (juvenile - young generative). In conditions of rapid flowing moisture (on the banks of mountain streams and rivers), individuals are under the constant destructive influence of water flows eroding the soil and washing away young individuals. As a result, cenopopulations are formed with a very unstable age composition in the young part of the spectrum and a slow accumulation of individuals in the generative and post-generative states.

The study of the morphological characteristics of a species in various cenopopulations makes it possible to assess its ecological plasticity and identify optimal environmental conditions for its growth and development. It has been established that the

greater the foliage of generative shoots, the greater amount of dry matter is accumulated per leaf area. Despite the succulent leaf structure, leaf mass per area of *R. algida* is 3-5 times lower than that of true succulents and is more consistent with the vegetation of lowland and alpine meadows than with tundra vegetation.

In the studied cenopopulations of *R. algida*, the main reproductive characteristics were studied, making it possible to assess the state of the species and the possibility of its self-sustainment in various natural and climatic conditions. In natural populations, *R. algida* is characterised by high reproductive rates (pollen fertility - 96-98%, fruit/flower percent ratio - 90-95%, seed productivity coefficient - 68-81%), which demonstrates the species' ability for successful seed regeneration. In areas with low overall projective vegetation cover, abundant self-seeding is observed.

The seeds of *R. algida* are small, brown or brownish-brown, reticulate, oblong or oblanceolate in shape, and narrowed upward, 2.05-2.65 mm long and 0.55-0.90 mm wide. The weight of 1000 seeds varies from 0.13 g (cenopopulation 1) to 0.17 g (cenopopulation 2).

Our studies have shown that the most optimal way to germinate *R. algida* seeds is to pre-treat them with a 0.1% solution of gibberellic acid. This allows achieving the maximum percentage of seed germination and, at the same time, significantly reduce the period of their germination. Stratification, lasting a month, when germinating seeds in laboratory conditions, did not have a significant effect on seed germination.

The anatomical features of *R. algida* leaves were studied in two cenopopulations: cenopopulation 1 (shrub willow-sedge tundra) and cenopopulation 3 (shrub moss-forb-sedge tundra). It has been established that the species are ecologically plastic, and the signs of their adaptation to conditions with varying degrees of illumination have been identified.

The article contains 9 Figures, 4 Tables and 45 References.

Keywords: *Rhodiola algida*, phytocenosis, cenopopulation structure, reproductive biology, morphology, anatomy, Altai Republic

Funding: The study was carried out as part of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Prokopyev AS, Yamburov MS, Butenkova AN, Chemova OD, Kataeva TN, Prokopyeva ES, Machkinis EYu. Ecological and biological features of *Rhodiola algida* on the territory of the Akkol mountain-glacial basin (Altai Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:81-106. doi: 10.17223/19988591/64/4

Введение

Исследования биологии и экологии редких видов с полезными свойствами имеют большое теоретическое и практическое значение для понимания их распространения и устойчивости в природных фитоценозах, что позволяет решать вопросы, связанные с сохранением биоразнообразия и перспективами практического использования растений в различных отраслях экономики.

Представители рода *Rhodiola* – ценные лекарственные растения, их широкое применение обусловлено содержанием в них ценных биологически активных веществ – салидрозида, тирозола, розавина и других вторичных метаболитов [1, 2]. Многие виды рода *Rhodiola* являются редкими и подлежат

охране на федеральном (*R. rosea*) и региональном (*R. algida*, *R. coccinea*, *R. pinnatifida*, *R. quadrifida* и др.) уровнях. В Сибири они включены в Красные книги Алтайского и Красноярского краев, республик Алтай, Хакасия и ряда других регионов.

В рамках данного исследования проведена комплексная оценка эколого-биологических особенностей *Rhodiola algida*, произрастающей на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Южно-Чуйский хребет, Республика Алтай). Полученные результаты в дальнейшем позволят разработать рекомендации по сохранению и рациональному использованию этого ценного лекарственного растения природной флоры Южной Сибири.

Материалы и методики исследования

Rhodiola algida (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. (родиола морозная) – суккулентнолиственной травянистый короткокорневищный поликарпик с удлиненными прямостоячими побегами (рис. 1).

Вид произрастает в высокогорьях Алтая (Центральный, Западный, Юго-Восточный Алтай, восточная часть Северного Алтая), Красноярском крае, Республике Тыва, Северо-Западной Монголии (Монгольский Алтай). Эндемик Алтае-Саянской флористической провинции [3–5].



Рис. 1. *R. algida* в высокогорьях Алтая
[Fig. 1. *R. algida* in the Altai highlands]

Растет в альпийском и субальпийском поясах, по долинам рек спускается в лесной пояс (до 1 500 м). Обитает на сырых скалах, покрытых мхом каменистых склонах, около снежников, на моренах. Встречается большей частью в составе ценозов альпийских лугов, в зарослях ив и березки круглолистной.

Также растет в травянистых, моховых, кустарниковых и пятнистых тундрах [6]. На территории Сибири родиола морозная включена в Красные книги Республики Алтай [4], Алтайского края [7] и Красноярского края [5]. Охраняется в Катунском, Алтайском, Саяно-Шушенском заповедниках [4, 8].

R. algida относится к ценным лекарственным растениям. В растениях этого вида содержатся салидрозид, тирозол, флавоноиды, кумарины и др. Установлено, что экстракты родиолы морозной обладают противосудорожным и противовоспалительным действием, стимулируют центральную нервную систему [1, 9].

Полевые исследования проводились в 2019–2020 гг. на северном макросклоне Южно-Чуйского хребта, в районе горно-ледникового бассейна р. Аккол. Горно-ледниковый бассейн Аккол расположен в центральной, наиболее возвышенной части северного макросклона Южно-Чуйского хребта. Средние высоты хребта составляют здесь 3500–3700 м над ур. м., а вершины достигают 3800–3900 м. Бассейн вытянут с юго-запада на северо-восток и занимает площадь 368 км². На его территории располагается 25 ледников, крупнейшим среди которых является ледник верховий р. Аккол – Софийский [10].

Видовой состав и структура растительных сообществ с участием *R. algida* установлены на основе геоботанических описаний и уточнены последующей обработкой гербарного материала. Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *R. algida* выполнялось с использованием традиционных геоботанических подходов [11]. Количественное обилие видов оценивалось с применением шкалы Друде [12].

Популяционные исследования проводились с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [13–17].

Определение онтогенетического состояния особи проводилось на основании комплекса качественных морфологических и биологических признаков и биографического портрета *R. algida*, описанного Е.Л. Нухимовским [18].

Для изучения плотности и демографической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². Подсчитывались общее число особей на единицу площади для определения экологической плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных состояний для построения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически обособленная особь.

Тип ценопопуляции устанавливался на основе критерия абсолютного максимума [19] и по классификации «дельта–омега» ($\Delta-\omega$) Л.А. Животовского [16].

Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп. Способ самоподдержания ценопопуляции определялся способностью вида образовывать жизнеспособное потомство (семенное или вегетативное) в конкретных условиях местообитания.

Морфологические особенности *R. algida* изучены преимущественно на живых растениях с привлечением гербарного материала. В каждой ценопопуляции у 30 особей, находящихся в генеративном состоянии, собиралось по одному генеративному побегу, на котором проводились следующие измерения: длина побега, число листьев, отношение числа листьев к длине побега – показатель, отражающий облиственность побегов, а также диаметр соцветия, число цветков и плодов, число листовок в женских плодах.

Фертильность пыльцы изучали по гистохимической реакции на краситель ацеоорсеин. Фертильная пыльца окрашивалась в карминово-красный цвет, стерильная пыльца оставалась неокрашенной [20].

При изучении семенной продуктивности придерживались методики Т.А. Работнова [21], с рекомендациями И.В. Вайнагий [22] и Р.Е. Левиной [23]. В качестве основных показателей учитывались: потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность определяли как среднее число семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [24] и М.Ф. Даниловой [25]. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучались с помощью стереоскопического микроскопа Leica M165 C. Масса 1 000 семян взвешена на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Взвешивалось по 100 семян в 4-кратной повторности в соответствии с ГОСТ 34221–2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [26]. Результаты взвешивания проб умножали на 10 и вычисляли среднее арифметическое значение.

Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [27] с нашей модификацией. В опытах проращивали свежесобранные семена и семена после 6 месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке 0,1% раствором гиббереллиновой кислоты (ГБК) в течение 24 часов или стратифицировали при температуре 0–2 °C в течение 4 недель. Затем обработанные и необработанные семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22 °C с фотопериодом 16/8 (свет / темнота). Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Для определения воздушно-сухой массы листа с каждого генеративного побега собиралось по 1 листу, которые высушивались плоскостным способом, взвешивались, затем фотографировались с калибровочной линейкой и с использованием программы AxioVision (Carl Zeiss, Германия) проводились измерения их длины, ширины и площади. По полученным данным рассчитывалась удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) – показатель, отражающий накопление сухого вещества на единицу площади листа.

Проведение измерений большого количества морфологических и репродуктивных показателей позволило создать массив данных и рассчитать статистические характеристики генеральных совокупностей признаков, а также установить процентные отклонения этих показателей для отдельных ценопопуляций сравнительно с генеральной совокупностью. Для признаков рассчитывались среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования для морфологических признаков побегов оценивались по Г.Ф. Лакину [28]: CV < 11% – низкий, CV = 11–25% – средний, CV > 25% – высокий. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016.

В качестве методической основы для изучения анатомического строения листьев *R. algida* использованы общепринятые методики [29], работы К. Эзау [30, 31], Ч.Ш. Каратаевой, А.С. Дариева и А.А. Паутова [32, 33], М.А. Барановой [34], С.Ф. Захаревича [35], устьичный индекс рассчитывался по формуле А. Кёстнера [36]. Анатомические исследования листьев проводились для двух популяций, наиболее отличающихся по условиям освещённости: растения в ЦП 1 произрастали в наиболее освещённых условиях, а растения в ЦП 3 росли в условиях значительного затенения ивами, высота которых достигала 2–2,5 м. В каждой ценопопуляции с 25 особей генеративного состояния на наиболее развитом побеге отбирали 1-2 листа в средней части побега и фиксировали в 70% этаноле. Временные препараты свежих листьев подготавливали путем нарезания на замораживающем микротоме МЗ-2 (Точмебприбор, Украина). С каждого листа делали 5 поперечных срезов в средней части, из которых для морфометрии анализировали один наиболее качественный. Всего анализировали не менее 25 срезов для каждой ценопопуляции [37]. Толщину среза устанавливали от 75 до 100 мкм. Эпидерму срезают бритвой в средней трети пластинки между краем листа и центральной жилкой. Фотографии микропрепаратов листьев и микроскопические измерения сделаны на световом микроскопе Axio Lab. A1 (Carl Zeiss, Германия) с цифровой камерой AxioCam ERc 5s. Измерения анатомо-морфологических признаков проводили при помощи программы Axio Vision 4.8. Анатомические показатели считались маловариабельными, если коэффициент вариации CV < 20%, средневариабельными – при CV = от 20 до 40%, сильновариабельными – при CV > 40% [38]. Нормальность распределения значений и статистическую значимость различий (t-критерий) оценивали с использованием программы Statistica 8.0. Статистически значимые различия определяли при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Характеристика фитоценотической приуроченности. Нами изучены 4 локальные ценопопуляции (ЦП) *R. algida* в различных эколого-ценологических условиях: в долине р. Аккол (ЦП 1 и ЦП 3), в окрестностях ледника Софийский (ЦП 2) и в долине р. Тура-Оюк (ЦП 4).

ЦП 1: кустарничковая ивово-осоковая тундра по левому берегу реки Аккол. Высота над уровнем моря 2 345 м. Грунты перенасыщены влагой, у самого берега постоянно размываемые. Общее проективное покрытие (ОПП) растительности неравномерное и сильно варьирует – от 20% на размываемых берегах до 90% на хорошо задернованных участках. В наземном слое фрагментарно развит моховой покров. Средняя высота травостоя – 20 см. Облик сообщества формируют *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia* (Gorodkov) Holub и кустарничковая ива – *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv., среди них встречаются низкорослые кусты *Betula rotundifolia* Spach. Из травянистых видов в сообществе преобладают *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey., *Hedysarum consanguineum* DC., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Arctopoa tibetica* Munro ex Stapf, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Primula nivalis* Pall.

ЦП 2: мохово-разнотравно-злаковый фрагмент растительности на молодой морене ледника Софийский. Высота над уровнем моря 2 504 м. Сообщество приурочено к выровненному участку на боковой морене в 600 м от края ледника. Грунты сложены крупнообломочным моренным материалом, есть участки с мелкощебнистым, песчаным и мелкоземистым субстратом. Имеются выходы грунтовых вод с постоянными и временными водотоками. В составе исследуемого сообщества отмечены три вида рода *Rhodiola* (*R. rosea* L., *R. algida*, *R. coccinea* (Royle) Boriss.). Особи *R. algida* тяготеют к участкам с постоянным поточным увлажнением. Кустарники отсутствуют, хорошо развит моховой покров. ОПП травянистых растений составляет 35%. Средняя высота травостоя – 15 см, максимальная – до 50 см. Из доминантов можно выделить *Poa attenuata* Trin., *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. fil., *Luzula multiflora* ssp. *sibirica* V.I. Krecz., *Chamaenerion latifolium* (L.) Holub, *Minuartia verna* (L.) Hiern.

ЦП 3: кустарниковая мохово-разнотравно-осоковая тундра по левому берегу Аккол. Высота над уровнем моря 2 488 м. Сообщество приурочено к грунтам с постоянным поточным увлажнением. В напочвенном слое хорошо развит моховой покров. В кустарниковом ярусе доминируют ивы (*Salix pseudopentandra* (Flod.) Flod., *S. sajanensis* Nasarow, *S. divaricata* Pall.) высотой до 2,5 м с ОПП – 10–15%; реже встречается *Betula rotundifolia*. Проективное покрытие травянистого яруса составляет 70%, средняя высота травостоя 40 см. Из травянистых видов доминируют *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia*, *Festuca altaica* Trin., *Arctopoa tibetica*, *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch., *Primula nivalis*, *R. algida*.

ЦП 4: кустарничковая мохово-осоково-ивковая тундра в долине р. Тура-Оюк (левый приток р. Аккол). Высота над уровнем моря 2 581 м. Долина представляет собой выровненный участок между возвышенностями. Субстраты перенасыщены влагой, с хорошо развитым моховым покровом. Особи *R. algida* концентрируются вдоль берега реки, среди замоховелых камней. ОПП растительности на этих участках достигает 95%, высота травостоя до 20 см (в среднем 7 см). Облик сообщества формируют *Salix rectijulis* и *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia*. Из других травянистых видов

в доминантах также обнаружены *Hedysarum consanguineum*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga hirculus* L. и *R. algida*.

Таким образом, распространение *R. algida* на территории горно-ледникового бассейна р. Аккол тесно связано с тундровыми ценозами, развивающимися в условиях избыточного холодного увлажнения по днищам речных долин и в мезопонижениях рельефа склонов с постоянным поточным увлажнением. Также этот вид встречается на галечниках, аллювиальных наносах и молодых моренах ледника Софийский. Наибольшее обилие родиолы морозной зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарничковых и осоково-кустарничковых тундрах (ЦП 1, 3).

Структура ценопопуляций. Плотность особей в изученных ценопопуляциях *R. algida* варьирует в очень широких пределах – от 4,7 до 50,4 ос./м². Максимальная плотность отмечена в ЦП 1 (50,4), приуроченной к низкотравной кустарничковой тундре по берегу р. Аккол. Минимальные значения плотности свойственны ЦП 2 (4,7) и ЦП 4 (4,8), расположенным на зарастающей морене и в составе замохвелой тундры с высоким общим проективным покрытием травянистого яруса (табл. 1).

Для ценопопуляций *R. algida* характерен преимущественно левосторонний тип онтогенетического спектра, который формируется за счет преобладания особей молодой фракции ($j-g_1$). В ЦП 1 на их долю приходится 93,5% от общего числа, при этом более 60% составляют особи j и im состояний, накопление которых в ценопопуляции обеспечивается благоприятным сочетанием почвенных и ценологических условий (разреженный травостой, хорошо увлажненные и богатые органическими веществами почвы). Схожая ситуация наблюдается в ЦП 3 и ЦП 4, где в целом также преобладают молодые особи. В то же время незначительное участие генеративных особей (от 17,7 до 36,9%) в формировании возрастных спектров исследуемых ценопопуляций говорит в пользу того, что далеко не все молодые растения *R. algida* достигают генеративной фазы развития. В условиях быстрого проточного увлажнения (на берегах горных ручьев и рек) они находятся под постоянным разрушительным воздействием водных потоков, размывающих грунт и смывающих молодые особи. В результате формируются ценопопуляции с очень нестабильным возрастным составом в молодой части спектра и медленным накоплением особей генеративной и постгенеративной сферы. В ЦП 1 и ЦП 4 особи сенильного состояния не выявлены совсем. ЦП 2 характеризуется бимодальным типом спектра и равным числом в ней особей прегенеративного и генеративного периодов. Она расположена на возвышенном выровненном каменистом участке и формировалась в условиях медленно зарастающего моренного комплекса, в стороне от разрушительного влияния талых вод. Равномерное увлажнение и разреженный травостой обеспечивают стабильное семенное возобновление, а длительность генеративной фазы развития способствует накоплению среднегенеративных особей. В ценопопуляции не выражен постгенеративный период, т.е. отсутствуют особи субсенильного и сенильного состояний.

Таблица 1 [Table 1]

**Демографические характеристики ценопопуляций *R. algida*
на территории горно-ледникового бассейна Аккол**
[Demographic characteristics of *R. algida* cenopopulations on the territory
of the Akkol mountain-glacial basin]

ЦП [CP]	Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic state, %]								Демографические показатели [Demographic characteristics]				Тип ЦП [Coenopopulation type]
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>	<i>M</i> , ос./м ² [Ecological density, ind./m ²]	<i>M</i> _е , ос./м ² [Effective density, ind./m ²]	Δ	ω	
ЦП 1 [CP 1]	30,0	31,3	20,7	11,5	5,3	0,9	0,4	0	50,4	15,9	0,11	0,32	Молодая [Young]
ЦП 2 [CP 2]	7,1	21,4	21,4	14,3	28,6	7,1	0	0	4,7	2,8	0,27	0,59	Молодая [Young]
ЦП 3 [CP 3]	9,5	21,4	25,0	22,6	3,6	10,7	3,6	3,6	19,8	9,3	0,26	0,47	Молодая [Young]
ЦП 4 [CP 4]	16,0	29,4	27,7	11,8	5,9	5,9	3,4	0	4,8	1,9	0,18	0,39	Молодая [Young]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное; *M* – экологическая плотность, *M*_е – эффективная плотность, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – число особей на 1 м².

[Note. CP – coenopopulation; ontogenetic state: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile; *M* – ecological density, *M*_е – effective density, Δ – age index, ω – efficiency index, ind./m² – number of individuals per 1 m²].

В результате проведенных исследований выявлено, что только у ЦП 3 формируется онтогенетический спектр с участием всех возрастных групп. В остальных ценопопуляциях постгенеративный период не выражен (ЦП 2) или представлен частично (ЦП 1 и ЦП 4). Значительную долю составляют особи молодой фракции (*j*–*g*₁). По классификации «дельта–омега» (Δ – ω) ценопопуляции являются нормальными, молодыми (табл. 1).

Морфологические особенности. Исследование морфологических особенностей *R. algida* в различных местообитаниях позволяет оценить экологическую пластичность вида и выявить оптимальные экологические условия для его роста и развития. В табл. 2 представлены морфологические параметры генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. В среднем побеги имеют длину 15,5 см и несут 55,8 листа. Эти показатели являются высоковариабельными – CV = 28–30%. Облиственность побегов составляет 3,7 шт. на 1 см длины побега. Листья 15,4 см длиной, 2,7 см шириной и площадью 32,1 мм². Длина и ширина листьев являются средневариабельными признаками (CV = 16–19%), а площадь – высоковариабельным (CV = 31%). Сухая масса листьев *R. algida* составляет 1,7 мг, удельная поверхностная плотность листьев невысокая (УППЛ = 5,4 мг/см², или 54 г/м²). Оба признака являются высоковариабельными (CV = 28–30%). Установлена закономерность – чем больше облиственность побегов, тем больше значение УППЛ.

Таблица 2 [Table 2]

**Морфометрические и расчётные показатели генеративных побегов
для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций *R. algida***
[Morphometric and calculated indicators of generative stems for the general population and individual cenopopulations of *R. algida*]

ЦП [CP]	Длина побега, см [Shoot length, cm]	Число листьев, шт. [Number of leaves, pcs.]	Облиственность побега, шт./см [Number of leaves per shoot length, pcs./cm]	Сухая масса листа, мг [Leaf dry weight, mg]	Длина листа, мм [Leaf length, mm]	Ширина листа, мм [Leaf width, mm]	Площадь листа, мм ² [Leaf area, mm ²]	УШЛ, мг/см ² [Dry leaf mass per area, mg/cm ²]
Ген. совокуп. [General population]	$15,5 \pm 0,8$ 27,7	$55,8 \pm 3,0$ 29,9	$3,7 \pm 0,2$ 23,2	$1,7 \pm 0,1$ 29,6	$15,4 \pm 0,4$ 15,7	$2,7 \pm 0,1$ 18,6	$32,1 \pm 1,1$ 30,9	$5,4 \pm 0,2$ 27,5
ЦП 1 [CP 1]	$20,1 \pm 0,5$ 12,9	$72,2 \pm 1,5$ 11,4	$3,6 \pm 0,1$ 15,7	$2,1 \pm 0,1$ 26,2	$18,5 \pm 0,4$ 12,0	$3,0 \pm 0,1$ 14,4	$44,2 \pm 2,0$ 20,4	$4,8 \pm 0,2$ 18,1
ЦП 2 [CP 2]	$12,8 \pm 0,6$ 27,7	$39,3 \pm 2,5$ 35,6	$3,2 \pm 0,2$ 35,9	$1,3 \pm 0,1$ 18,1	$14,8 \pm 0,2$ 7,1	$2,9 \pm 0,1$ 10,6	$33,3 \pm 0,9$ 12,3	$4,1 \pm 0,2$ 24,2
ЦП 3 [CP 3]	$16,3 \pm 0,6$ 21,7	$62,3 \pm 2,2$ 19,3	$3,9 \pm 0,1$ 15,7	$1,5 \pm 0,04$ 12,5	$13,4 \pm 0,2$ 6,9	$2,1 \pm 0,04$ 11,3	$21,6 \pm 0,5$ 11,0	$6,9 \pm 0,3$ 17,3
ЦП 4 [CP 4]	$12,9 \pm 0,5$ 19,6	$49,4 \pm 1,7$ 19,4	$3,9 \pm 0,1$ 19,3	$1,8 \pm 0,1$ 28,4	$14,7 \pm 0,2$ 9,3	$2,7 \pm 0,1$ 12,4	$29,1 \pm 1,1$ 17,0	$6,0 \pm 0,2$ 17,3

Примечание. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.

[Note. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].

Во всех ценопопуляциях процентное отклонение показателей длины побега и числа листьев от генеральной совокупности является однонаправленным. В двух ценопопуляциях (ЦП 1 и ЦП 3) данные показатели превышают значения генеральной совокупности (рис. 2). Наиболее высокие показатели характерны для ЦП 1 (превышают генеральную совокупность на 30%). Самые низкие показатели характерны для ЦП 2 – длина побега меньше значений генеральной совокупности на 18 %, а число листьев на генеративных побегах – меньше на 30%. Для этой же ценопопуляции характерна самая низкая облиственность побегов – меньше значений генеральной совокупности на 13%. Растения ЦП 1 практически не отличаются от генеральной совокупности по облиственности побегов, а в ЦП 3 и ЦП 4 данный показатель выше на 7–8 %.

По показателям длины, ширины и площади листьев самые высокие значения также в ЦП 1 – больше значений генеральной совокупности на 21%, 14 и 38% соответственно, а самые низкие показатели у ЦП 3 – меньше значений генеральной совокупности на 12% по длине, на 22% по ширине и 33% по площади листа (рис. 3).

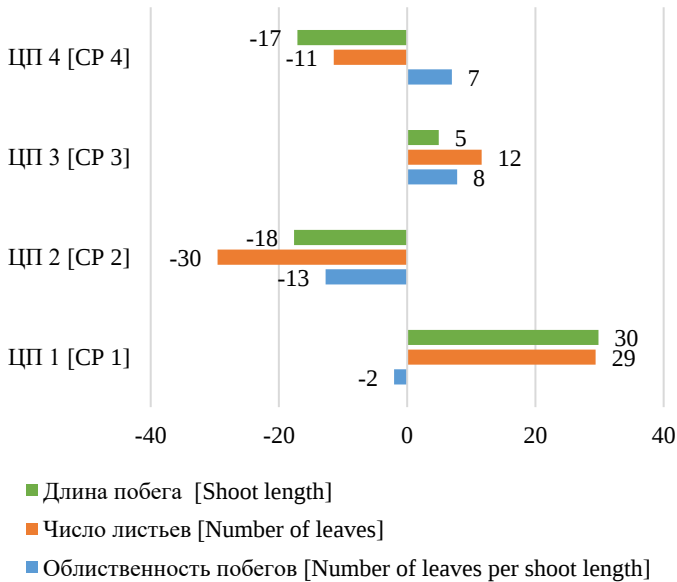


Рис. 2. Процентное отклонение показателей длины побега, числа листьев и облиственности побегов отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %
[Fig. 2. The percentage deviation of shoot length (green color), leaves number (orange color) and number of leaves per shoot length (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

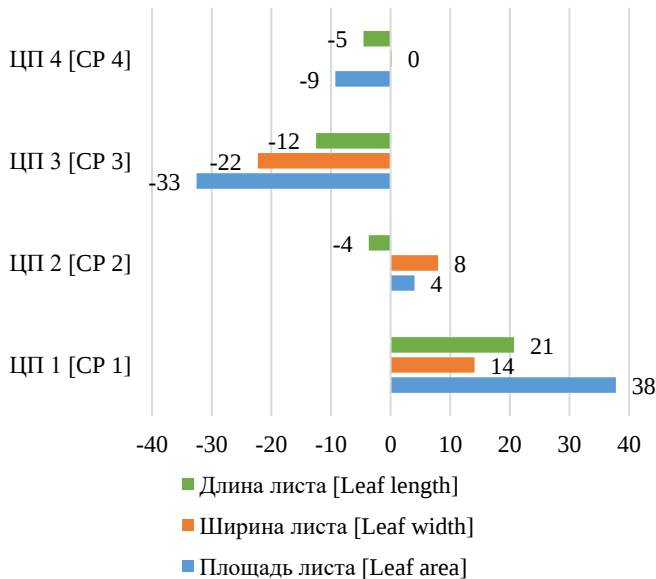


Рис. 3. Процентное отклонение показателей длины, ширины и площади листьев отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %
[Fig. 3. The percentage deviation of leaf length (green color), leaf width (orange color) and leaf area (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

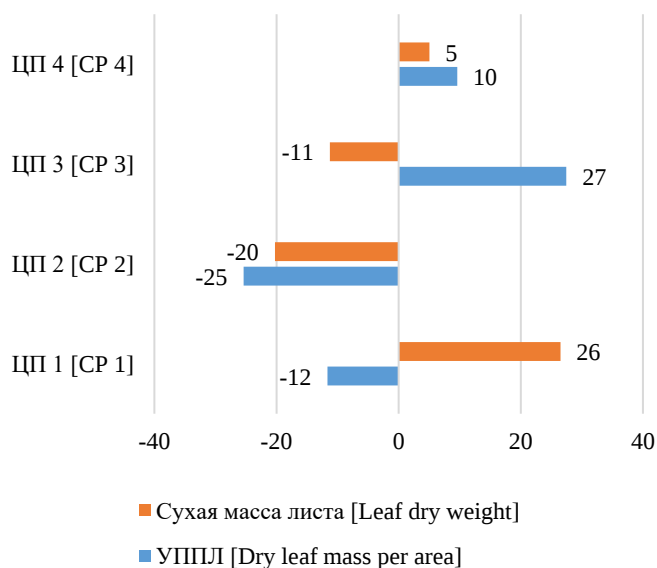


Рис. 4. Процентное отклонение показателей сухой массы листьев и удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) отдельных ценопопуляций

R. algida от генеральной совокупности, %

[Fig. 4. The percentage deviation of leaf dry weight (orange color) and dry leaf mass per area (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Процентное отклонение показателей сухой массы и УППЛ листьев разнонаправленное в ЦП 1 и ЦП 3 и однонаправленное в ЦП 2 и ЦП 4 (рис. 4). Для ЦП 1 характерно повышенное значение сухой массы листа на 26%, а для ЦП 2 и ЦП 3 – пониженное, на 20 и 11% соответственно. ЦП 4 практически не отличается по сухой массе листьев от генеральной совокупности. УППЛ имеет повышенные значения в ценопопуляциях ЦП 3 – на 20% и ЦП 4 – на 10%, а пониженное значение в ЦП 1 – на 12% и ЦП 2 – на 25%. Таким образом, в ЦП 3 и ЦП 4 более интенсивно протекает продукционный процесс – в листьях накапливается большее количество сухого вещества на единицу площади.

Полученные нами значения УППЛ для *R. algida* (41–69 г/м²) показывают, что, несмотря на суккулентное строение листа, значения УППЛ у растений этого вида в 3–5 раз ниже тех, что характерны для истинных суккулентов (УППЛ около 206 г/м²), и больше соответствуют растительности низинных и альпийских лугов (УППЛ 50–64 г/м²), чем растительности тундр (УППЛ около 76 г/м²) [39].

Репродуктивная биология. В природе *R. algida* размножается преимущественно семенным путем. Исследование основных репродуктивных характеристик вида позволяет оценить способности его ценопопуляций к самоподдержанию в различных эколого-ценотических условиях.

Генеративные побеги *R. algida* имеют соцветие диаметром 1,4–2,4 см с 8–15 цветками. Для двух ценопопуляций определена фертильность

пыльцы, которая характеризуется высокими показателями и составляет 95,6% (ЦП 1) – 97,6% (ЦП 2). В табл. 3 представлены морфологические и расчётные репродуктивные характеристики генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. В среднем на генеративном побеге формируется 10,3 цветка и завязывается 9,5 плода. Данные признаки являются высоковариабельными ($CV = 39\%$). В то же время процент плодоцветения (ППЦ) остается стабильным, низковариабельным ($CV = 12\%$) показателем и имеет высокие значения в генеральной совокупности – 92,4%. Число листовок в плодах варьирует от 4 до 6. Наибольшее число плодов (64%) имеет 5 листовок, почти треть плодов (29%) – 4 листовки, а плоды с 6 листовками составляют всего 7%. В среднем в цветке содержится 49,3 семязачатка, что даёт высокую потенциальную семенную продуктивность (ПСП) – 519,9 семязачатка на генеративный побег. Значительная часть семязачатков формирует семена (40,8 шт.), и реальная семенная продуктивность (РСП) вида составляет 388,4 семени на соцветие. Таким образом, в природных популяциях для *R. algida* характерны достаточно высокие репродуктивные показатели ($K_{пр} = 76,8\%$).

Сравнительный анализ репродуктивных показателей родиолы морозной в различных эколого-ценотических условиях выявил, что самые высокие значения диаметра соцветия, числа цветков и плодов на генеративный побег свойственны ЦП 1 – выше значений генеральной совокупности на 34, 50 и 51% соответственно (рис. 5).

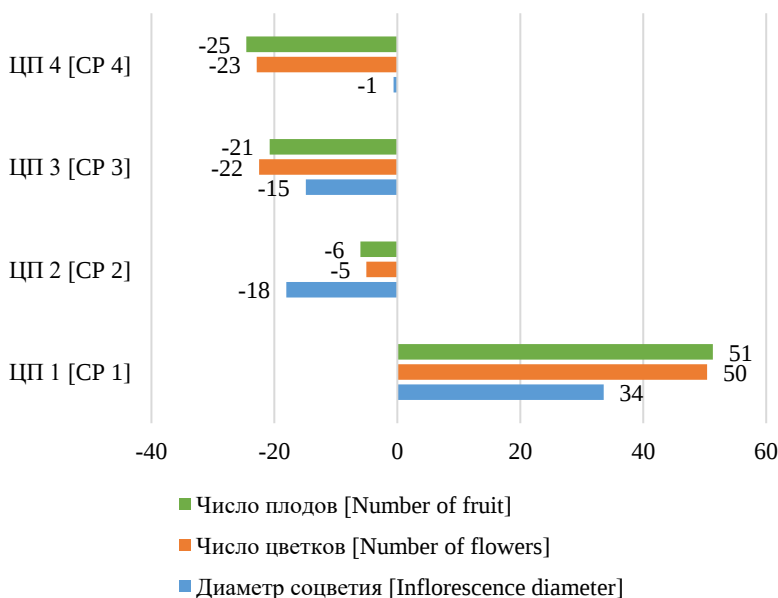


Рис. 5. Процентное отклонение показателей числа цветков, плодов и диаметра соцветия отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %

[Fig. 5. The percentage deviation of fruit number (green color), flowers number (orange color) and inflorescence diameter (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Остальные ценопопуляции (ЦП 2, ЦП 3 и ЦП 4) имеют значения по данным признакам меньше генеральной совокупности, особенно в ЦП 3 и ЦП 4. Также ЦП 2, ЦП 3 и ЦП 4 имеют сниженные показатели репродуктивной сферы растений (потенциальная и реальная семенная продуктивность) по сравнению с генеральной совокупностью на 18–26% (рис. 6), а ЦП 1 значительно превосходит генеральную совокупность по потенциальной семенной продуктивности на 66% и по реальной семенной продуктивности на 50%. В то же время коэффициент продуктивности у всех ценопопуляций мало отличается от генеральной совокупности и имеет высокие значения $K_{пр} = 68–81\%$ (табл. 3).

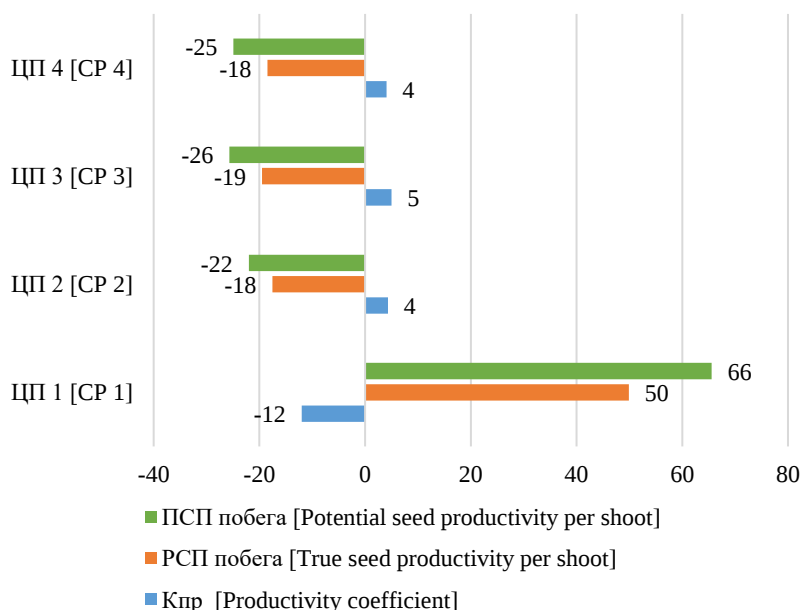


Рис. 6. Процентное отклонение показателей потенциальной семенной продуктивности (ПСП), реальной семенной продуктивности (РСП) и коэффициента продуктивности (Кпр) отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %

[Fig. 6. The percentage deviation of potential seed productivity (green color), true seed productivity (orange color) and productivity coefficient (blue color) in individual *R. algida* ceno-populations (CP) compared to the general population, %]

Нами не были обнаружены литературные источники со сведениями о репродуктивных показателях *R. algida* в природных популяциях, но имеются данные о реализации репродуктивного потенциала вида в условиях интродукции. Согласно исследованиям А.В. Положий, Т.П. Свиридовой и Г.Я. Степанюк [40], алтайский образец *R. algida*, интродуцированный в Сибирском ботаническом саду ТГУ в 1975 г., формирует 730 семязачатков на побег (ПСП), или 10 800 семязачатков на особь, что в среднем выше этого показателя у природных образцов. Однако коэффициент продуктивности в разные годы в условиях интродукции составлял всего 24–47%, что в 2–3 раза

ниже, чем в природных популяциях. Таким образом, реализация репродуктивного потенциала вида в природе, сравнительно с интродуцированными образцами, проходит значительно успешнее.

Таблица 3 [Table 3]

Морфологические и расчётные репродуктивные показатели генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций *R. algida*
[Morphological and calculated reproductive indicators of generative stems for the general population and individual cenopopulations of *R. algida*]

ЦП [CP]	Диаметр соцветия, см [Inflorescence diameter, cm]	Число цветков, шт. [Number of flowers, pcs.]	Число плодов, шт. [Number of fruit, pcs.]	ППЦ, % [Fruit-bearing flowers percentage]	Число листочков в плоде, шт. [Number of foliicle per fruit, pcs.]	Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules per flower, pcs.]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds per fruit, pcs.]	ПСП побега, шт. [Potential seed productivity per shoot, pcs.]	РСП побега, шт. [True seed productivity per shoot, pcs]	Кпр, % [Productivity coefficient, %]
Ген. совокуп. [General population]	$1,8 \pm 0,1$ 26,8	$10,3 \pm 0,7$ 38,9	$9,5 \pm 0,7$ 39,3	$92,4 \pm 2,0$ 12,1	$4,8 \pm 0,1$ 11,7	$49,3 \pm 2,1$ 23,3	$40,8 \pm 2,4$ 32,3	$519,9 \pm 46,0$ 48,7	$388,4 \pm 34,6$ 49,0	$76,8 \pm 3,6$ 25,6
ЦП 1 [CP 1]	$2,4 \pm 0,1$ 13,2	$15,5 \pm 0,7$ 25,2	$14,4 \pm 0,6$ 22,9	$93,2 \pm 1,3$ 7,5	$5,0 \pm 0,1$ 5,8	$55,8 \pm 1,2$ 12,0	$40,5 \pm 2,3$ 31,3	$860,7 \pm 39,9$ 25,5	$582,2 \pm 39,4$ 37,2	$67,6 \pm 3,7$ 30,0
ЦП 2 [CP 2]	$1,4 \pm 0,1$ 20,9	$9,8 \pm 0,4$ 22,6	$8,9 \pm 0,4$ 24,0	$91,6 \pm 2,0$ 12,1	$4,5 \pm 0,1$ 13,1	$38,8 \pm 1,2$ 17,6	$33,3 \pm 1,8$ 29,7	$405,6 \pm 17,6$ 23,8	$320,3 \pm 18,3$ 31,4	$80,2 \pm 3,7$ 25,3
ЦП 3 [CP 3]	$1,5 \pm 0,01$ 14,0	$8,0 \pm 0,3$ 23,1	$7,5 \pm 0,3$ 22,7	$94,8 \pm 1,9$ 10,9	$4,9 \pm 0,1$ 11,6	$49,0 \pm 1,7$ 19,4	$41,7 \pm 1,7$ 22,2	$386,4 \pm 18,1$ 25,7	$312,7 \pm 19,0$ 33,4	$80,7 \pm 2,8$ 18,8
ЦП 4 [CP 4]	$1,8 \pm 0,1$ 21,7	$8,0 \pm 0,3$ 21,3	$7,2 \pm 0,4$ 28,7	$89,9 \pm 2,7$ 16,7	$4,7 \pm 0,1$ 13,0	$50,0 \pm 2,6$ 28,8	$45,1 \pm 3,1$ 37,5	$390,4 \pm 20,4$ 28,7	$316,7 \pm 25,1$ 43,6	$79,9 \pm 3,8$ 26,0

Примечание. ЦП – ценопопуляция, ППЦ – процент плодоцветения, РСП – реальная семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.
 [Note. CP - cenopopulation. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].

Семена *R. algida* мелкие, коричневые или коричнево-бурые, сетчатые, продолговатой или обратноланцетной формы, кверху суженные, 2,05–2,65 мм длиной и 0,55–0,90 мм шириной. Масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,13 (ЦП 1) до 0,17 (ЦП 2) г. Полученные данные соотносятся с результатами, описанными для *R. algida* ранее [41].

Способность семян прорасти является одним из основных показателей их качества и жизнеспособности. В нашем эксперименте у *R. algida* при

комнатной температуре за 55 дней в среднем прорастало 49% свежесобранных семян. Первые всходы появлялись на 5–7-й день от начала посева. После обработки семян 0,1% раствором ГБК их всхожесть и скорость прорастания существенно увеличивались. Первые всходы появлялись уже на 2-й день, и за 16 дней прорастали практически все семена. Таким образом, всхожесть свежесобранных семян после обработки ГБК составила 76–94%.

После 6 месяцев сухого хранения без предпосевной обработки всхожесть семян в изученных ценопопуляциях существенно варьировала от 30% (ЦП 1) до 79% (ЦП 2). Всходы начинали появляться на 4–6-й день и семена продолжали всходить в течение 37 дней. Четырехнедельная холодовая стратификация при температуре 0–2 °С способствовала сокращению периода прорастания вдвое, однако принципиально не меняла их всхожесть – за 16 дней прорастало 30–66% семян. Положительное влияние на процессы прорастания семян *R. algida* оказывает ГБК. После обработки ГБК прорастание семян (хранившихся до этого 6 месяцев) отмечалось уже на 2-й день от посева, при этом длительность прорастания сократилась до 7 дней, а всхожесть составила 66–91%.

Согласно литературным данным [40], в условиях интродукции всхожесть семян была невысокая – 12–32%. Холодовая стратификация при температуре 0–5 °С в течение 1 месяца повышала всхожесть в 2–3 раза.

Проведенные нами исследования показали, что наиболее оптимальным способом проращивания семян *R. algida* является их предварительная обработка 0,1% раствором ГБК. Это позволяет добиться максимального процента всхожести семян и заметно сократить период их прорастания. Стратификация продолжительностью 1 месяц при проращивании семян в лабораторных условиях не оказала существенного влияния на прорастание семян.

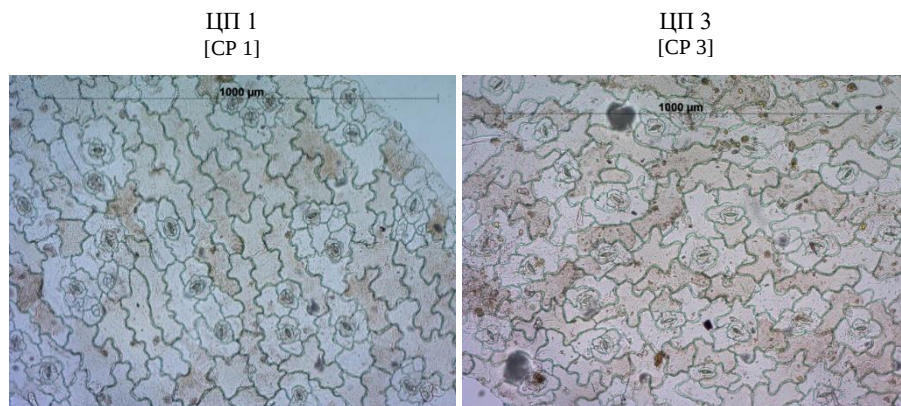
Анатомия листьев. Анатомические особенности листьев *R. algida* были изучены в двух ценопопуляциях: ЦП 1 (кустарничковая ивово-осоковая тундра) и ЦП 3 (кустарниковая мохово-разнотравно-осоковая тундра).

В результате сравнения анатомического строения листьев *R. algida* из разных популяций, установлено, что растения, произрастающие в ЦП 1, отличаются большим числом устьиц на верхней эпидерме (36,5 шт. у растений ЦП 1 против 25,6 шт. у растений из ЦП 3), и, соответственно, большим устьичным индексом (12,0 против 9,7%), большим числом клеток нижней эпидермы (339,8 против 304,6 шт.) (рис. 7, 8). Ширина устьиц верхней и нижней эпидермы листьев растений из ЦП 1 также больше по сравнению с растениями из ЦП 3 (27,1 и 25,3 мкм против 22,1 и 20,6 мкм соответственно). Размеры клеток нижней эпидермы больше у растений из ЦП 3 (6 473,8 против 5 446,2 мкм² у растений в ЦП 1) (табл. 4).

Толщина листа растений в ЦП 1 больше, чем у растений из ЦП 3 (1 256,8 против 1 101,7 мкм), как и толщина верхней эпидермы (44,8 против 34,0 мкм). Также очевидно, что толщина мезофилла растений ЦП 1 больше (1 130,5 мкм против 1 072,0 мкм), но эти различия статистически не значимы (табл. 4, рис. 9). По размерам поперечного сечения проводящего пучка образцы из двух ценопопуляций также практически не отличаются (13378,7

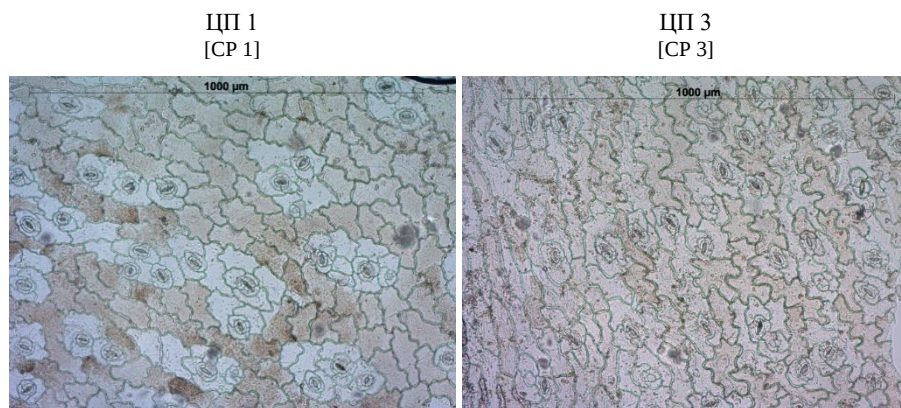
и $13531,2 \text{ мкм}^2$), статистически значимые различия отсутствуют, что, как и преобладание устьиц на нижней эпидерме, свидетельствует о хорошей влагообеспеченности растений в местах произрастания [42].

Большая часть изученных параметров анатомического строения эпидермы являются маловариабельными ($CV = 6\text{--}19\%$) и средневариабельными ($CV = 20\text{--}30\%$). Большой степенью изменчивости отличается такой показатель, как число устьиц, коэффициент вариации которого составляет $35,2\text{--}48,2\%$. Низким варьированием отличаются размеры устьиц ($CV = 6\text{--}9\%$) верхней и нижней эпидермы. Наибольшей стабильностью отличаются характеристики поперечного среза листа (толщина листа, мезофилла, верхней и нижней эпидермы, площадь пучка), коэффициент вариации составляет от $5,1$ до $15,4\%$.



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 7. Верхняя эпидерма листьев *R. algida*
[Fig. 7. Upper epidermis of *R. algida* leaves]



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 8. Нижняя эпидерма листьев *R. algida*
[Fig. 8. Lower epidermis of *R. algida* leaves]

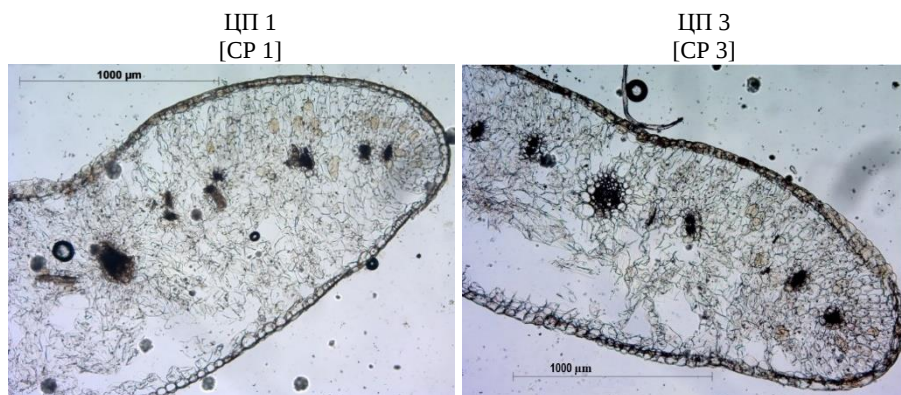
Таблица 4 [Table 4]

Анатомические характеристики листьев *R. algida* из разных популяций
[Anatomical characteristics of *R. algida* leaves from different populations]

Характеристика [Characteristic]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 3 [CP 3]
Число клеток ВЭ на 1 мм ² , шт. [Number of UE cells per 1 mm ² , pcs.]	<u>253,4±12,2</u> 24,2	<u>228,5±11,0</u> 24,0
Число устьиц ВЭ на 1 мм ² , шт. [Number of UE stomata per 1 mm ² , pcs.]	<u>36,5±3,5</u> 48,2	<u>25,6*±2,3</u> 44,2
Устьичный индекс ВЭ, % [Stomata index of UE, %]	<u>12,0±0,6</u> 26,3	<u>9,7*±0,4</u> 20,4
Длина устьиц ВЭ, мкм [Length of UE stomata, μm]	<u>35,3±0,6</u> 8,1	<u>36,9±0,6</u> 7,8
Ширина устьиц ВЭ, мкм [Width of UE stomata, μm]	<u>27,1±0,4</u> 7,5	<u>22,1*±0,3</u> 5,7
Размеры клеток ВЭ, мкм ² [Sizes of UE cells, μm ²]	<u>10170,8±340,7</u> 16,7	<u>11173,8±597,4</u> 26,7
Число клеток НЭ на 1 мм ² , шт. [Number of LE cells per 1 mm ² , pcs.]	<u>339,8±12,9</u> 19,0	<u>304,6*±11,2</u> 18,4
Число устьиц НЭ на 1 мм ² , шт. [Number of LE stomata per 1 mm ² , pcs.]	<u>51,5±4,2</u> 40,6	<u>44,5±3,1</u> 35,2
Устьичный индекс НЭ, % [Stomatal index of LE, %]	<u>12,9±0,8</u> 29,9	<u>12,3±0,7</u> 27,1
Длина устьиц НЭ, мкм [Length of LE stomata, μm]	<u>34,6±0,6</u> 8,5	<u>33,8±0,6</u> 8,3
Ширина устьиц НЭ, мкм [Width of LE stomata, μm]	<u>25,3±0,3</u> 6,1	<u>20,6*±0,3</u> 8,2
Размеры клеток НЭ, мкм ² [Sizes of LE cells, μm ²]	<u>5446,2±173,5</u> 15,9	<u>6473,8*±258,8</u> 20,0
Толщина листа, мкм [Leaf thickness, μm]	<u>1256,8±12,9</u> 5,1	<u>1101,7*±26,5</u> 12,0
Толщина ВЭ, мкм [Thickness of UE, μm]	<u>44,8±1,3</u> 14,2	<u>34,0*±1,1</u> 15,4
Толщина НЭ, мкм [Thickness of LE, μm]	<u>42,1±0,8</u> 9,8	<u>39,8±1,1</u> 13,5
Толщина мезофилла, мкм [Thickness of mesophyll, μm]	<u>1130,5±14,0</u> 6,2	<u>1072,0±31,6</u> 14,7
Площадь поперечного сечения пучка, мкм ² [Vascular bundle area, μm ²]	<u>13378,7±749,4</u> 23,1	<u>13531,2±437,4</u> 16,2

Примечание. ВЭ – верхняя эпидерма, НЭ – нижняя эпидерма, * – обозначает статистически значимые различия по t-критерию при уровне значимости $p < 0,05$. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.

[Note. UE – upper epidermis, LE – lower epidermis, * – indicate statistically significant differences by t-test at a significance level of $p < 0.05$ Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 9. Поперечные срезы листьев *R. algida*
[Fig. 9. Transverse sections of *R. algida* leaves]

Таким образом, установлено, что листья *R. algida*, произрастающей в составе кустарничковой ивково-осоковой тундры (ЦП 1), отличаются большим числом устьиц и более мелкими клетками эпидермы, а также имеют большую толщину листа и верхней эпидермы, что характеризует растение как адаптированное к условиям с интенсивным освещением [43, 44]. Увеличение числа устьиц в условиях ЦП 1 также свидетельствует о повышенной транспирации для эффективного охлаждения поверхности при нагревании листьев прямыми солнечными лучами [45]. Листья *R. algida*, произрастающей в кустарничковой мохово-разнотравно-осоковой тундре (ЦП 3), напротив, имеют признаки адаптации к произрастанию в тени. В целом вид имеет адаптационный потенциал и может произрастать в различных по освещению условиях.

Заключение

Распространение *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна р. Аккол тесно связано с тундровыми ценозами, развивающимися в условиях избыточного холодного увлажнения. Наибольшее обилие вида зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарничковых и осоково-кустарничковых тундрах (ЦП 1 и ЦП 3).

Популяционно-онтогенетический анализа показал, что все изученные ценопопуляции *R. algida* нормального типа. Только одна ценопопуляция является полночленной (ЦП 3), а у остальных полностью или частично отсутствуют особи постгенеративного периода. Для ценопопуляций *R. algida* характерен преимущественно левосторонний тип онтогенетического спектра, который формируется за счет преобладания особей молодой фракции ($j-g_1$). В условиях быстрого проточного увлажнения (на берегах горных ручьев и речек) особи находятся под постоянным разрушительным воздействием водных потоков, размывающих грунт и смывающих молодые особи. В резуль-

тате формируются ценопопуляции с очень нестабильным возрастным составом в молодой части спектра и медленным накоплением особей генеративной и постгенеративной сферы.

Установлена закономерность, что чем больше облиственность генеративных побегов, тем больше накапливается сухого вещества на единицу площади листа. Несмотря на суккулентное строение листа, значения удельной поверхностной плотности листьев у *R. algida* в 3–5 раз ниже, чем у истинных суккулентов, и больше соответствуют растительности низинных и альпийских лугов, чем растительности тундр.

В природных популяциях для *R. algida* характерны высокие репродуктивные показатели (фертильность пыльцы – 96–98%, процент плодоцветения – 90–95%, коэффициент семенной продуктивности – 68–81%), что способствует успешному самоподдержанию ценопопуляций вида в природе. На участках с невысоким общим проективным покрытием растительности отмечается обильный самосев.

Вид является экологически пластичным, по результатам анатомо-морфологических исследований установлены признаки адаптации вида к условиям с различной степенью освещенности.

Список источников

1. Краснов Е.А., Саратиков А.С., Суков Ю.П. Растения семейства толстянковых. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1979. 208 с.
2. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. 292 с.
3. Пешкова Г.А. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. С. 152–168.
4. Красная книга Республики Алтай: растения / ред. А.Г. Манеев. Горно-Алтайск : Изд-во ГАГУ, 2017. 267 с.
5. Красная книга Красноярского края / отв. ред. Н.В. Степанов. Красноярск : Изд-во СФУ, 2022. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 762 с.
6. Положий А.В., Ревякина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень – *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 85–114.
7. Красная книга Алтайского края. Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2016. Том 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 292 с.
8. Нухимовская Ю.Д., Губанов И.А., Исаева-Петросян Л.С., Пронькина Г.А. Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России // Сосудистые растения. 2003. Вып. 2. 783 с.
9. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. Т. 2. 513 с.
10. Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н., Скороходов С.Н., Березов А.А. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
11. Полевая геоботаника / ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
12. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 S.

13. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН им. В.Л. Комарова. Серия 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
14. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
15. Ценопопуляции растений : очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров. М. : Наука, 1988. 184 с.
16. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация ценопопуляций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
17. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
18. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Габитус и формы роста в организации биоморф. М. : Недра, 2002. Т. 2. 864 с.
19. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
20. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
21. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1960. Т. 2. С. 20–38.
22. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
23. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений : обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
24. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Сем. Л. : Наука, 1990. 204 с.
25. Семейство Crassulaceae // Сравнительная анатомия семян / ред. М.Ф. Данилова. СПб. : Мир и семья, 1996. Т. 5. С. 25–32.
26. ГОСТ 34221–2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
27. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
28. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
29. Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1980. 196 с.
30. Эзау К. Анатомия семенных растений : пер. с англ. : в 2 кн. / ред. А.Л. Тахтаджян. М. : Мир, 1980. Кн. 1. 224 с.
31. Эзау К. Анатомия семенных растений : пер. с англ. : в 2 кн. / ред. А.Л. Тахтаджян. М. : Мир, 1980. Кн. 2. 560 с.
32. Вопросы сравнительной и экологической анатомии растений // Труды Биол. НИИ СПбГУ / под ред. А.А. Паутова. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2003. Вып. 50. 220 с.
33. Паутов А.А. Морфология и анатомия вегетативных органов растений : учебник. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2012. 336 с.
34. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595.
35. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского университета. 1954. № 4. С. 65–75.
36. Kästner A. Blatterpidermis-Strukturen bei Carlina // Flora. 1972. Bd. 161, № 3. S. 225–255.
37. Аппельт Г. Введение в методы микроскопического исследования. М., 1959. 425 с.
38. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства Chenopodiaceae // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 8. С. 1021–1030.
39. Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // New Phytologist. 2009. № 182. P. 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

40. Положий А.В., Свиридова Т.П., Степанюк Г.Я. Родиола морозная – *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et Mey. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 72–78.
41. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomedical & Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, № 2. P. 603–609.
42. Горлачева З.С. Анатомо-морфологическое строение листа разных образцов *Monarda × hybrida* hort. // Промышленная ботаника. 2010. № 10. С. 148–151.
43. Boardman N.K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants // Annual Review of Plant Physiology. 1977. Vol. 28. P. 355–377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.
44. Givnish T.J. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective // Australian Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 15. P. 63–92.
45. Акиншина Н.Г., Дусчанова Г.М., Азизов А.А., Халмурзаева А.И., Тодерич К.Н. Ксероморфные признаки листьев *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) в засушливом климате Центральной Азии // Вестник Московского университета. Биология. 2020. Т. 16 (75), № 4. С. 251–257.

References

1. Krasnov E.A., Saratikov A.S., Surov Yu.P. Rasteniya semeystva tolstyankovykh. Tomsk : Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 1979. 208 s.
2. Saratikov A.S., Krasnov E.A. Rodiola rozovaya (zolotoy koren'). Tomsk : Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 2004. 292 s.
3. Peshkova G.A. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye // Flora Sibiri. Novosibirsk : Nauka, 1994. T. 7. S. 152–168.
4. Krasnaya kniga Respubliki Altay: Rasteniya / red. A.G. Maneev. Gorno-Altaysk : Izd-vo GAGU, 2017. 267 s.
5. Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. T. 2: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov / otv. red. N.V. Stepanov. Krasnoyarsk : Izd-vo SFU, 2022. 762 s.
6. Polozhiy A.V., Revyakina N.V., Kim E.F., Sviridova T.P. Rodiola rozovaya, zolotoy koren' – *Rhodiola rosea* L. // Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane. Novosibirsk : Nauka, 1985. S. 85–114.
7. Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Tom 1. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. Barnaul : Izd-vo Altayskogo gos. un-ta, 2016. 292 s.
8. Nukhimovskaya Yu.D., Gubanov I.A., Isaeva-Petrosyan L.S., Pron'kina G.A. Sovremennoe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya na zapovednykh territoriyakh Rossii // Sosudistyye rasteniya. 2003. Vyp. 2. 783 s.
9. Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost' / otv. red. A.L. Budantsev. T. 2. Spb. ; M. : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2009. 513 s.
10. Timoshok E.E., Narozhnyy Yu.K., Dirks M.N., Skorokhodov S.N., Berezov A.A. Dinamika lednikov i formirovaniye rastitel'nosti na molodykh morenakh Tsentral'nogo Altaya. Tomsk : Izd-vo NTL, 2008. 208 s.
11. Polevaya geobotanika / red. E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina. M. ; L. : Nauka, 1964. T. 3. 530 s.
12. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 s.
13. Rabotnov T.A. Zhiznenny tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh // Trudy BIN im. V.L. Komarova. Seriya 3: Geobotanika. 1950. Vyp. 6. S. 7–204.
14. Uzanov A.A. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biologicheskie nauki. 1975. № 2. S. 7–34.
15. Tsenopopulyatsii rasteniy: ocherki populyatsionnoy biologii / L.B. Zaugol'nova, L.A. Zhukova, A.S. Komarov. M. : Nauka, 1988. 184 s.

16. Zhivotovskiy L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya tsenopopulyatsiy // *Ekologiya*. 2001. № 1. S. 3–7.
17. Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya. Sumy : Universitetskaya kniga, 2013. 439 s.
18. Nukhimovskiy E.L. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy. Gabitus i formy rosta v organizatsii biomorf. M. : Nedra, 2002. T. 2. 864 s.
19. Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy // *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1969. T. 74, Vyp. 1. S. 119–134.
20. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody. M. : Izd-vo MGU, 2004. 312 s.
21. Rabotnov T.A. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh // *Polevaya geobotanika*. M. ; L., 1960. T. 2. S. 20–38.
22. Vaynagiy I.V. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy // *Botanicheskiy zhurnal*. 1974. T. 59, № 6. S. 826–831.
23. Levina R.E. Reprodukativnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy. M. : Nauka, 1981. 96 s.
24. Artyushenko Z.T. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Semya. L. : Nauka, 1990. 204 s.
25. Danilova M.F. Sravnitel'naya anatomiya semyan. SPb. : Mir i sem'ya, 1996. S. 25–32.
26. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromaticeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obshchie tekhnicheskie usloviya. M. : Standartinform, 2017. 27 s.
27. Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduksii i razmnozenii in vitro. Ufa : Gilem, 2009. 116 s.
28. Lakin G.F. Biometriya: uchebnoe posobie. M. : Vysshaya shkola, 1990. 352 s.
29. Vekhov V.N., Lotova L.I., Filin V.R. Praktikum po anatomii i morfologii vysshikh rasteniy. M. : Izd-vo Moskovskogo gos. un-ta, 1980. 196 s.
30. Ezau K. Anatomiya semennykh rasteniy: v 2 knigakh: per. s angliyskogo / red. A.L. Takhtadzhyan. M. : Mir, 1980. Kniga 1. 224 s.
31. Ezau K. Anatomiya semennykh rasteniy: v 2 knigakh: per. s angliyskogo / red. A.L. Takhtadzhyan. M. : Mir, 1980. Kniga 2. 560 s.
32. Voprosy sravnitel'noy i ekologicheskoy anatomii rasteniy // *Trudy Biol. NII SpbGU* / pod red. A.A. Pautova. SPb. : Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2003. Vyp. 50. 220 s.
33. Pautov A.A. Morfologiya i anatomiya vegetativnykh organov rasteniy: uchebnik. SPb. : Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2012. 336 s.
34. Baranova M.A. Klassifikatsiya morfologicheskikh tipov ust'its // *Botanicheskiy zhurnal*. 1985. T. 70, № 12. S. 1585–1595.
35. Zakharevich S.F. K metodike opisaniya epidermisa lista // *Vestnik Leningradskogo universiteta*. 1954. № 4. S. 65–75.
36. Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei Carlinia // *Flora*. 1972. Bd. 161. № 3. S. 225–255.
37. Appel't G. Vvedenie v metody mikroskopicheskogo issledovaniya. M., 1959. 425 s.
38. Butnik A.A., Timchenko O.V. Stroenie epidermy list'ev vidov semeystva Chenopodiaceae // *Botanicheskiy zhurnal*. 1987. T. 72, № 8. S. 1021–1030.
39. Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // *New Phytologist*. 2009. № 182. PP. 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x
40. Polozhiy A.V., Sviridova T.P., Stepanyuk G.Ya. Rodiola moroznaya – Rhodiola algida (Ledeb.) Fisch. et Mey. // *Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane*. Novosibirsk : Nauka, 1985. S. 72–78.
41. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // *Biomedical & Pharmacology Journal*. 2014. Vol. 7, № 2. PP. 603–609.
42. Gorlacheva Z.S. Anatomico-morfologicheskoe stroenie lista raznykh obraztsov Monarda × hybrida hort. // *Promyshlennaya botanika*. 2010. № 10. S. 148–151.

43. Boardman N.K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants // Annual Review of Plant Physiology. 1977. Vol. 28. P. 355–377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.
44. Givnish T.J. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective // Australian Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 15. PP. 63–92.
45. Akinshina N.G., Duschanova G.M., Azizov A.A., Khalmurzaeva A.I., Toderich K.N. Kseromorfnye priznaki list'ev Liriodendron tulipifera L. (Magnoliaceae) v zasushlivom klimate Tsentral'noy Azii // Vestnik Moskovskogo Universiteta. Biologiya. 2020. T. 16 (75), № 4. S. 251–257.

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Ямбуров Михаил Сергеевич – канд. биол. наук, директор Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Бутенкова Алина Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: das2y5@yandex.ru

Чернова Ольга Дмитриевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Катаева Татьяна Николаевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Прокопьева Елена Сергеевна – инженер-исследователь лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Мачкинис Елена Юрьевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: melena.tsk@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Mikhail S. Yamburov, Cand. Sci. (Biol.), Director of Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Alina N. Butenkova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: das2y5@yandex.ru

Olga D. Chernova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Tatjana N. Kataeva, Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Elena S. Prokopyeva, Research Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Elena Yu. Machkinis, Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: melena.tsk@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 04.09.2023;
одобрена после рецензирования 20.10.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 04.09.2023;
approved after reviewing 20.10.2023; accepted for publication 22.12.2023.*