

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 582.918.3
doi: 10.17223/19988591/68/3

Эколого-биологические особенности *Primula macrocalyx* Bunge в природе и культуре на юге Томской области

Татьяна Николаевна Беляева¹, Алексей Сергеевич Прокопьев²,
Алина Николаевна Бутенкова³, Татьяна Николаевна Катаева⁴,
Ирина Владимировна Хазина⁵, Ольга Борисовна Кузьмина⁶,
Ольга Викторовна Мелкова⁷

^{1, 2, 3, 4} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Сибирский ботанический сад, Томск, Россия

⁵ Акционерное общество «Институт геологии и разработки горючих ископаемых»,
Москва, Россия

⁶ Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск, Россия

⁷ Общество с ограниченной ответственностью «ФармКонцепт»,
Тверская область, г.т. Редкино, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentionka@mail.ru

⁵ KhazinalV@igirgi.rosneft.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>, KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

⁷ ov.melkova@mail.ru

Аннотация. Изучены фитоценотическая приуроченность, демографическая структура ценопопуляций, сезонный ритм развития и репродуктивные характеристики *Primula macrocalyx* Bunge в природе и интродукции. Распространение вида на юге Томской области ограничено смешанными светлохвойными и березовыми лесами с хорошо дренируемыми грунтами и достаточной освещенностью в весенний период. Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности, являются молодыми, неполночленными. Самоподдержание осуществляется семенным путем. По срокам отрастания вид отнесен к ранней ритмологической группе, по дате начала цветения – к ранневесенней, по продолжительности цветения – к весенне-раннелетней. В условиях культуры в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета большинство показателей репродуктивной сферы *P. macrocalyx* имеют высокие значения: фертильность пыльцы составляет более 90%, жизнеспособность – более 78%, процент плодообразования – 77,0–84,4%. В то же время коэффициент продуктивности имеет средние значения и не превышает 65,4%. Сравнительно невысокая за весь период наблюдений изменчивость интегральных показателей семенной продуктивности (реальная семенная продуктивность и коэффициент продуктивности) позволяет прогнозировать стабильное производство семян данного вида. Проведенные исследования актуальны в связи с проблемой сохранения биоразнообразия редкого для региона вида, находящегося на северной границе ареала, а также в свете перспектив получения лекарственного сырья и использования в ландшафтном озеленении.

Ключевые слова: редкий вид, *Primula macrocalyx* Bunge, структура ценопопуляций, сезонный ритм развития, репродуктивная биология, интродукция, Томская область

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

Для цитирования: Беляева Т.Н., Прокопьев А.С., Бутенкова А.Н., Катаева Т.Н., Хазина И.В., Кузьмина О.Б., Мелкова О.В. Эколого-биологические особенности *Primula macrocalyx* Bunge в природе и культуре на юге Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 49–77. doi: 10.17223/19988591/68/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/3

Ecological and biological features of *Primula macrocalyx* Bunge in nature and culture in the south of the Tomsk region

Tatyana N. Belyaeva¹, Alexey S. Prokopyev², Alina N. Butenkova³,
Tatyana N. Kataeva⁴, Irina V. Khazina⁵, Olga B. Kuzmina⁶, Olga V. Melkova⁷

^{1, 2, 3, 4} Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russian Federation

⁵ Joint Stock Company «Institute of Geology and Development of Fossil Fuels», Moscow, Russian Federation

⁶ Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

⁷ PharmConcept LLC, Tver region, town of Redkino, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁵ KhazinaIV@jirgi.rosneft.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>, KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

⁷ ov.melkova@mail.ru

Summary. In Siberia, there is a noticeable decrease in the number and occurrence of *Primula macrocalyx*, which is mainly associated with increased anthropogenic pressure, leading to the degradation of vegetation cover over large areas and the destruction of its habitats. At the edge of its range, many localities of this species are so fragmented and small that there is a danger of their complete destruction. Therefore, *P. macrocalyx* is rightfully included in the lists of protected species in the Republic of Buryatia, Irkutsk, Kurgan, Tyumen and Tomsk regions, which determines the relevance of conducting natural and introduction studies of this species. The purpose of this research is to study the ecological and biological characteristics of *P. macrocalyx* in the south of the Tomsk region in nature and culture in connection with the prospects for practical use and protection.

Population studies were carried out on the right bank of the Tom river in the vicinity Anikino town and Blue Cliff (Tomsk region). The study area is part of the Kolyvan-Tomsk folded upland and is located at the junction of the Altai-Sayan mountain region and the West Siberian Plain. Identification of the phytocenotic location of cenopopulations and population studies were carried out using traditional geobotanical approaches and approaches adopted in modern plant population biology. Material for introduction

studies was used in the 90s - early 2000s in the form of plants and seeds from natural habitats in the vicinity of Tomsk, plants grown from seeds were planted at the introduction site of the Siberian Botanical Garden, TSU. The study of reproductive biology was carried out in accordance with generally accepted methodological developments. Descriptive analysis was used for statistical processing of the obtained data. Comparison of indicator values for different years was carried out using one-way analysis of variance ANOVA.

In the south of the Tomsk region, *P. macrocalyx* is found in mixed-grass birch and mixed forests confined to well-drained areas on the right bank of the Tom river (See Fig. 1). Among the herbage, individuals are distributed unevenly and do not form dense clusters, standing out noticeably only in the spring during mass flowering. Coenopopulations are characterized by low ecological and effective densities, which are 6.9 (CP 2) - 8.4 (CP 1) ind./m² and 1.6 (CP 1) - 2.5 (CP 2) ind./m², respectively (See Table 1). The ontogenetic structure of the coenopopulations is represented by almost all age groups; there are no individuals in the senile state. In the age composition, bimodal and left-sided types of ontogenetic spectra are formed. Coenopopulations are normal, incomplete, young, individuals of the young fraction predominate (66-79%). The significant participation of individuals of the pregenerative period (j-v), constituting 49% (CP 1) - 63% (CP 2), indicates regular seed renewal, which ensures the self-sustainment of the species. There is also a noticeable accumulation of plants of the generative fraction (g1-g3) - from 36% (CP 2) to 47% (CP 1), which is associated with a long period of development of individuals of this age period. In general, the ecological and phytocenotic conditions of the species' habitats on the northern border of its range in the Tomsk region favorably affect the development of individuals of the young fraction. This allows Tomsk coenopopulations to be assessed as stable, but annual monitoring is required to identify the degree of influence of anthropogenic factors.

When introduced, *P. macrocalyx* retains the main biological features characteristic of this species in natural habitats. According to the phenorhythmic type, it is a spring-summer-winter green species, with long flowering and regular fruiting. The average duration of the growing season in Tomsk, based on the results of 25 years of research, is 183 days. The reproductive success of the species is ensured by the effective functioning of a multi-stage system of reproductive structures. Quite large, brightly colored flowers are clearly visible to pollinating insects. The average sizes of pollen of the short-columnar form are 1.5-1.6 times larger than the pollen grains of the long-columnar morph (See Figs. 2 and 5). High quality of mature pollen ensures efficient pollination and production of high-quality seeds (See Figs. 3, 4 and 6). The relatively low year-to-year variability of the real seed productivity (303.6-435.9 seeds per shoot) and productivity coefficient (41.8-65.4%) indicators allows for a stable seed yield under crop conditions (See Table 2). When sown, freshly harvested seeds of *P. macrocalyx* have a germination rate of 6.7-22.0% or do not germinate at all due to the presence of deep endogenous dormancy. One of the effective stimulators for the release of seeds from dormancy (after 7-8 months of dry storage) is long-term (2.5 months) cold stratification at temperatures from +3 to +5°C, after which the average seed germination was 54.1-61.4%. Treatment in a 0.1% solution of gibberellic acid effectively increases seed germination to 86.7-97.3%. After 2.5 years of storage, seed germination is reduced by more than half and is already 36.7-45.3%. When stored for 3.5 years, seeds after cold stratification had an average germination rate of only 16.7%.

The period of cultivation under cultural conditions in one place without division can be 3-4 years. If cultivation practices are followed, *P. macrocalyx* is resistant to biotic factors. Signs of fungal diseases may be noted on plant leaves, but they do not have a significant effect on the condition and decorative qualities of introduced plants.

The high winter hardiness and stability in culture of *P. macrocalyx* is associated with its geographical origin and biological characteristics. The results obtained can be used for the purpose of introduction into ornamental and medicinal plant growing, as

well as for preserving the biodiversity of the region by reintroducing the species into natural phytocenoses in the Tomsk region.

The article contains 6 Figures, 2 Tables, 57 References.

Keywords: rare species, *Primula macrocalyx* Bunge, coenopopulation structure, seasonal rhythm of development, reproductive biology, introduction, Tomsk region

Fundings: The study was performed within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Belyaeva TN, Prokopyev AS, Butenkova AN, Kataeva TN, Khazina IV, Kuzmina OB, Melkova OV. Ecological and biological features of *Primula macrocalyx* in nature and culture in the south of the Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:49-77. doi: 10.17223/19988591/68/3

Введение

Род *Primula* L., первоцвет, является крупнейшим в семействе Первоцветные (Primulaceae) и включает по разным источникам от 430 до 500 видов травянистых растений, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях Северного полушария. Около 80% видов рода произрастает в Сино-Гималайской области и прилегающих к ней районах Центральной Азии, где находится центр видового разнообразия и вероятный центр происхождения рода [1–3]. Большинство видов сосредоточено в горных системах, что позволяет выращивать их в условиях холодного и умеренного климата. J. Richards [1], основываясь на данных анализа и сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК хлоропластов и фенотипических признаков таксонов, поделил род *Primula* на 6 подродов и 37 секций. Однако вопросы таксономии ряда видов, как и система рода в целом, остаются дискуссионными.

Во флоре России указывается 41 вид рода *Primula* [4], из них 13 видов встречаются на территории Сибири [5], в том числе 3 вида – в Томской области [6], наибольший интерес среди которых представляет *Primula macrocalyx*, первоцвет крупночашечный.

P. macrocalyx Bunge относится к типовой секции *Primula*. В Европе замещается близким видом *P. veris* L., первоцветом весенним, от которого отличается расширенной до цветения ширококолокольчатой чашечкой и особенностями морфологии листовой пластинки [2]. Тем не менее многие ученые продолжают рассматривать данный вид в ранге подвида *P. veris* L. ssp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi и не признают его видовой самостоятельности [1].

В наших исследованиях мы, опираясь на современные флористические сводки [5, 7], принимаем *P. macrocalyx* как самостоятельный вид. Согласно им, *P. macrocalyx* – лесной вид с евразийским типом ареала. Распространен по югу европейской части России, в Крыму, на Кавказе, Урале, в Западной и Восточной Сибири [5]. Также приводится для Дальнего Востока (заносное или одичавшее из культуры) [8]. Вне России встречается в Грузии, Азербайджане, Армении, Восточной Турции, Казахстане, Кыргызстане, Таджикистане, Туркменистане, Узбекистане, Северо-Западном Китае, Северном

Иране [3, 9]. На территории Сибири обитает в южной части лесной и прилегающей степной зонах, растет в разреженных березовых и смешанных лесах, на опушках, лесных полянах, суходольных лугах, в горах поднимается до субальпийского пояса [5, 10].

В Томской области находится на северной границе ареала, встречается очень редко, только по югу в окрестностях н. п. Коларово, Аникино, Синий Утес (Томский р-он) [6, 11].

Как и многие представители рода, *P. macrocalyx* – ценное декоративное, медоносное, лекарственное, пищевое (витаминное) растение. Применяется в тибетской медицине для лечения заболеваний органов дыхания, сердечно-сосудистой системы, опорно-двигательного аппарата (артрита, артроза и др.), обменных и эндокринных нарушений, нервно-психических заболеваний, в качестве средств, способных тормозить рост опухолей, что свидетельствует о цитотоксической активности его вторичных метаболитов [3, 12]. Из надземной части и корневища *P. macrocalyx* выделены редкие в природе соединения бисбибензильного типа (ББ). Предполагается, что ББ, которые у высших растений обнаружены только в роде *Primula*, играют роль фитоалексинов и проявляют широкий спектр биологической активности: антиоксидантной, цитотоксической, антибактериальной, фунгицидной [3].

В Российской Федерации разрешены к использованию в качестве пищевого средства листья *P. veris*, корни, корневища и цветки которого в Европейской фармакопее используются для изготовления биологически активных пищевых добавок, чаев и лекарственных препаратов отхаркивающего, противовоспалительного, секретолитического, секретомоторного действия («Синупрет», «Бронхикум эликсир» и др.) [13, 14].

В сырье первоцветов весеннего и крупночашечного идентифицированы полифенольные соединения (флавоноиды, кумарины, производные фенолкарбоновых кислот), тритерпеновые сапонины, органические кислоты, каротиноиды, дубильные вещества [15, 16]. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях *P. macrocalyx* при интродукции в СибБС ТГУ в весенний период – от 0,48 до 0,59% в пересчете на влажность [17].

Кроме того, *P. veris* находит широкое применение в селекции [18].

В литературе отсутствуют сведения о природных запасах растительного сырья *P. macrocalyx*. Однако на территории Сибири уже давно отмечается заметное снижение численности и встречаемости этого полезного растения, связанное в основном с усилением антропогенной нагрузки (расширение градостроительного сектора, прокладка автомагистралей, туризм, интенсивный выпас скота и др.), приводящей к деградации растительного покрова на значительных территориях и уничтожению его местообитаний. На границе ареала многие местонахождения данного вида настолько фрагментированы и малы, что существует опасность их полного уничтожения. Поэтому *P. macrocalyx* обоснованно внесена в списки охраняемых видов на территории Республики Бурятия [19], Иркутской [20], Курганской [21], Тюменской [22] и Томской [11] областей, что определяет актуальность проведения природных и интродукционных исследований этого вида.

На территории Сибири биологические особенности *P. macrocalyx* изучали Э.М. Гонтарь [23, 24], З.В. Долганова [25], Г.П. Семенова [10], В.П. Амельченко [26], Н.Ю. Курочкина [27, 28]. В настоящее время растение культивируется в 5 ботанических садах Сибири [29].

Цель исследования – изучение эколого-биологических особенностей *P. macrocalyx* на юге Томской области в природе и культуре в связи с перспективами практического использования и охраны.

Материал и методики исследования

P. macrocalyx Bunge – многолетнее, травянистое, поликарпическое растение, 15–38 см высотой (рис. 1). Розеточный гемикриптофит с коротким корневищем и многочисленными придаточными корнями. Цветоносы безлистные с простым зонтиком из 4–25 желтых цветков, отклоненных в одну сторону. Мезофит, гелиофит, мезотроф. Листовая пластинка вида имеет мезоморфную структуру, отражающую его специализацию к обитанию в составе лесных и луговых формаций [30].

Популяционные исследования проводились на правом берегу р. Томи в окр. н. п. Аникино и Синий Утес (Томский район). Район исследования входит в состав Колывань-Томской складчатой возвышенности и расположен на стыке Алтае-Саянской горной области и Западно-Сибирской равнины. Эта неоднородная и сложная в геоморфологическом отношении территория характеризуется более возвышенным и расчлененным рельефом. Гипсометрические отметки междуречий превышают 200 м над уровнем моря. Поверхность водораздельной равнины расчленена многочисленными оврагами, балками и долинами мелких рек [31, 32].



Рис. 1. Цветущее растение *Primula macrocalyx* на юге Томской области (окр. н. п. Аникино, 28 мая 2017 г.)

[Fig. 1. Flowering plant *Primula macrocalyx* in the south of the Tomsk region (neighborhood inhabited locality Anikino, May 28, 2017)]

По зонально-провинциальному делению растительного покрова Западно-Сибирской равнины исследуемая территория входит в геоботаническую подзону мелколиственных лесов (подтайги). В растительном покрове подтайги преобладают коренные и производные мелколиственные (березовые и осиновые) леса, нередко паркового типа, с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом и участием представителей таежного мелкотравья. Эти леса часто чередуются с участками суходольных лугов, к которым примыкают острова темнохвойной тайги [33]. Таким образом, правобережье р. Томи является переходным экотоном – от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам и лесным лугам.

Видовой состав и структура растительных сообществ с участием *P. macrocalyx* установлены на основе геоботанических описаний и уточнены последующей обработкой гербарного материала. Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *P. macrocalyx* выполнялось с использованием традиционных геоботанических подходов [34].

Популяционные исследования проводились с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [35, 36].

Определение онтогенетического состояния особи *P. macrocalyx* осуществлялось на основании комплекса морфологических и биологических признаков с учетом онтогенетических характеристик вида, описанных Э.М. Гонтарь [37] и Н.Ю. Курочкиной [28]. Для изучения плотности и демографической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². Подсчитывалось 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 по классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) Л.А. Животовского [36]. 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.

Материал для интродукционных исследований привлекался в 1990-х – начале 2000-х гг. в виде растений и семян из природных местообитаний в окрестностях г. Томска. Растения, выращенные из семян, высаживали на интродукционном участке Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (СибБС ТГУ), частично затененном посадками деревьев и кустарников, в количестве 30 особей на расстоянии 30 см друг от друга. Все годы растения зимовали без укрытия. Агротехнический уход состоял в поливах посадок по мере необходимости, рыхлении почвы и удалении сорняков.

Неблагоприятными факторами интродукции в регионе являются низкие зимние температуры, резкие колебания температур весной и осенью, сравнительно короткий вегетационный и безморозный периоды, недостаток температурных ресурсов в целом, град, неравномерное выпадение осадков и возможный дефицит осадков в некоторые месяцы вегетационного периода [17].

Для определения агроклиматических характеристик в годы наблюдений информационной базой послужил массив данных ВНИИГМИ–МЦД по метеорологической станции Томск и других архивов [38].

Фенологические наблюдения в культуре осуществляли в период с 1998 по 2023 г. по методике, описанной И.Н. Бейдеман [39].

Исследование репродуктивной биологии проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [40, 41]. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как отношение реальной семенной продуктивности (РСП) к потенциальной семенной продуктивности (ПСП), выраженное в процентах. Эффективность или процент плодообразования (ПП) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Для анализа использовали не менее 30 цветков и 30 плодов, от 30 до 50 генеративных побегов.

Жизнеспособность семян оценивали по показателю лабораторной всхожести в трехкратной повторности по 100 штук в каждой. Проращивание семян проводили в стеклянных чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре на свету; после холодной стратификации в течение 2,5 мес при температуре от +3 до +5°C, а также обработки семян в 0,1% растворе гибберелловой кислоты.

Исследование жизнеспособности пыльцы осуществляли по методике Д.А. Транковского [42] во влажной камере. Пыльцу проращивали при комнатной температуре на питательной среде с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30, 35%), агара (1%) и минеральных солей по методике, описанной James L. Brewbaker и Veyoung H. Kwack [43], в следующих концентрациях: H_3BO_3 – 0,01%; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,03%; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. За прорастанием пыльцы наблюдали, помещая чашку Петри на предметный столик микроскопа. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. Фертильность пыльцевых зерен определяли гистохимической реакцией на краситель ацетоорсеин [42].

Для исследований морфологии пыльцы использовали зрелые пыльники с живых растений, которые высушивали при комнатной температуре. Пыльца обработана с применением классического ацетолизного метода Г. Эрдтмана [44].

Изучение морфологии пыльцевых зерен проводили на световом микроскопе Carl Zeiss AxioLab A1 (Zeiss, Германия) на временных глицериновых препаратах. Световые фотографии получены при увеличении $\times 1\ 000$, электронные – в Томском региональном центре коллективного пользования с помощью системы с электронным и сфокусированными пучками Quanta 200 3D при увеличении от $\times 20\ 000$ до $\times 50\ 000$. Для съемки на электронном микроскопе высушенные образцы пыльцы закрепляли с помощью липкой ленты на специальном столике и напыляли золотом. Описание проводили по общепринятой схеме (тип и число апертур, форма и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра и др.). Измерения проведены на световых фотографиях с помощью программы AxioVision 4.8 в количестве не менее 30 зёрен. Для описания использовали терминологию,

принятую в работах Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной [45] и П.И. Токарева [46].

При статистической обработке полученных данных применяли дескриптивный анализ. Сравнение значений показателей по разным годам проведено с использованием однофакторного дисперсионного анализа ANOVA для оценки статистической значимости различий [47] с применением программы Statistica 8.0. Статистически значимые различия определяли при уровне значимости $p < 0,05$.

Для всех исследуемых признаков рассчитывались: среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (C_v).

Результаты исследования и обсуждение

Фитоценотическая характеристика. Исследование природных популяций *P. macrocalyx* на территории Томской области в 2017–2019 гг. показало, что в окрестностях н. п. Синий Утес (ЦП 1) вид встречается в смешанном злаково-разнотравном лесу. Древесный ярус составлен *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth с сомкнутостью крон 0,6–0,8. Кустарниковый ярус состоит из подроста *Populus tremula* и кустарников *Rosa acicularis* Lindl., *Crataegus sanguinea* Pall., *Padus avium* Mill. и *Lonicera xylosteum* L. Травяной покров высокий (до 1,5 м), густой (ОПП – 100%). Основу травостоя образуют виды лесного разнотравья – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dactylis glomerata* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Carex macroura* Meinsh., *Galium boreale* L., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Lathyrus gmelinii* Fritsch и др.

В окрестностях н. п. Аникино (ЦП 2) *P. macrocalyx* произрастает в березовом лесу с богатым разнотравно-злаковым покровом. В древесном ярусе доминирует *Betula pendula* с сомкнутостью кро 0,7. В подлеске встречаются *Padus avium* и *Populus tremula*. Из кустарников отмечены *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* E. Robson, *Crataegus sanguinea*. Травяной покров развит неравномерно, ОПП составляет 60–90%. В травостое доминируют *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Aegopodium podagraria* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Galium boreale*, *Vupleurum longifolium* ssp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soó, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Pteridium aquilinum*, *Stellaria bungeana* Fenzl. С невысоким обилием, но достаточно часто встречаются: *Viola hirta* L., *Lilium martagon* L., *Crepis sibirica* L., *Pulmonaria mollis*, *Paris quadrifolia* L. и др. На поверхности почвы хорошо развит моховой покров. Площадь, занятая видом, не превышает 200 м².

Демографическая структура ценопопуляций. В границах описанных сообществ *P. macrocalyx* встречается спорадически, одиночными особями или небольшими группами. Среди травостоя выделяется только в период массового цветения.

Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности вида: от 6,9 (ЦП 2) до 8,4 (ЦП 1) ос./м² и от

1,6 (ЦП 1) до 2,5 (ЦП 2) ос./м² соответственно (табл. 1). Взрослые растения высотой около 30 см формируют от 2 до 10 генеративных побегов.

Анализ возрастной структуры *P. macrocalyx* показал, что в ЦП 1 (окр. н. п. Синий Утес) формируется бимодальный тип онтогенетического спектра с максимумами на особях имматурного (24%) и зрелого генеративного (25%) состояний. Значительную долю в ценопопуляции составляют особи вегетативного (18%) и молодого генеративного (17%) состояний. Особи ювенильного, старого генеративного и субсенильного состояний представлены незначительно. Особи сенильного состояния не обнаружены. По классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 1 относится к молодой (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Демографические характеристики ценопопуляций *Primula macrocalyx*
[Demographic characteristics of *Primula macrocalyx* coenopopulations]

Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic state, %]								Демографические показатели [Demographics]				
j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s	M, ос./м ² [M, individuals/m ²]	Me, ос./м ² [Me, individuals/m ²]	Δ	ω	Тип ЦП [CP type]
Томская область, окрестности н. п. Синий Утес (ЦП 1) [Tomsk region, neighborhood inhabited locality Siny Utes (CP 1)]												
7	24	18	17	25	5	4	0	8,4	1,6	0,17	0,19	Молодая [Young]
Томская область, окрестности н. п. Аникино (ЦП 2) [Tomsk region, neighborhood inhabited locality Anikino (CP 2)]												
9	19	35	16	16	4	1	0	6,9	2,5	0,12	0,36	Молодая [Young]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологическая плотность, Me – эффективная плотность, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – количество особей на 1 м².

[Note. CP - coenopopulation; ontogenetic state: j - juvenile, im - immature, v - virginile, g₁ - young generative, g₂ - mature generative, g₃ - old generative, ss - subsenile, s - senile; M - ecological density, Me - effective density, Δ - age index, ω - efficiency index, individuals/m² - number of individuals per 1 m²].

Онтогенетический спектр ЦП 2 (окр. н. п. Аникино) левосторонний, с максимумом на особях виргинильного состояния (35%). Из молодой фракции также значительно представлены имматурные особи (19%), в меньшей степени – особи ювенильного состояния (9%). Генеративная фракция составляет 36% от общего числа особей. В ценопопуляции отмечены единичные растения субсенильного состояния (1%), сенильные особи не обнаружены. По классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 2 относится к молодой (см. табл. 1).

Таким образом, онтогенетическая структура ценопопуляций представлена практически всеми возрастными группами. Отсутствуют только особи сенильного состояния. Значительное участие особей прегенеративного периода (j–v), составляющих 49% (ЦП 1)–63% (ЦП 2), свидетельствует о наличии в ценопопуляциях регулярного семенного возобновления. В ценопопуляциях также наблюдается заметное накопление растений генеративной

фракции (g_1 – g_3) – от 36% (ЦП 2) до 47% (ЦП 1), что связано с длительным периодом развития особей данного возрастного периода. Малочисленность особей постгенеративного периода, возможно, обусловлена быстрыми темпами старения и отмирания растений на этой стадии развития.

Популяционные исследования *P. macrocalyx*, проведенные Э.М. Гонтарь [24] на юге Сибири, позволили выявить базовый спектр вида. В нем представлены особи всех возрастных групп и характерно равновесное соотношение особей прегенеративного и генеративного периодов [24]. На юге Томской области в ЦП 1 также наблюдается равновесное соотношение особей прегенеративной и генеративной фракции. В ЦП 2 это соотношение несколько смещено в сторону преобладания особей прегенеративного периода (j – v), но при этом возрастной спектр приближается к базовому. Ценопопуляции являются нормальными, неполночленными, молодыми. Самоподдержание осуществляется исключительно семенным путем.

В целом эколого-фитоценотические условия местообитаний вида на северной границе ареала в Томской области благоприятно сказываются на развитии особей молодой фракции. Это позволяет оценить томские ценопопуляции как стабильные. Однако требуется проведение ежегодного мониторинга для выявления степени влияния антропогенных факторов, так как ценопопуляции *P. macrocalyx* располагаются вблизи населенных пунктов и входят в зону с усиленной рекреационной нагрузкой. Как отметил М. Kery с соавт. [48], небольшие по численности популяции растений более подвержены долгосрочному риску исчезновения, так как менее способны адекватно реагировать на изменения окружающей среды по сравнению с видами, формирующими значительные по площади популяции. Несмотря на то, что самой продолжительной фазой в онтогенезе *P. macrocalyx* является генеративный период, в природе молодые особи данного вида развиваются медленно и переходят к цветению только на 7–11-й год жизни [24]. В связи с этим пополнение и восстановление генеративной фракции ценопопуляции происходит в течение достаточно длительного времени. В то же время в условиях культуры темпы онтогенеза значительно ускоряются, и растения могут вступать в генеративную фазу уже на третий год жизни [17, 27].

Сезонный ритм развития. В настоящее время фенологии растений уделяют особое внимание в свете глобальных климатических изменений, влияющих на фенологические ритмы, как важному индикатору адаптации растений, зависящих от изменений температуры [49].

P. macrocalyx отнесена к видам с устойчивым весенне-летне-зимнезеленым феноритмотипом, регулярным цветением и плодоношением. Средняя продолжительность вегетации в Томске по итогам 25-летних исследований составляет 183 дня. По срокам отрастания вид отнесен к ранней ритмологической группе, по дате начала цветения – к ранневесенней, по продолжительности цветения – к весенне-раннелетней. Отрастает преимущественно в третьей декаде апреля – начале мая, в среднем – 24 апреля. С 2009 г. начало вегетации регистрируется в более широких пределах, в том числе более раннее в первой и второй декадах апреля. Цветет *P. macrocalyx* в мае – первой половине июня. Префлоральный период короткий (в среднем 11 дней).

Средняя дата начала цветения – 5 мая, средняя продолжительность цветения 30 дней. Семена созревают в середине июля, через 72 дня от начала цветения. Окончание вегетации наблюдается во второй половине октября.

В зависимости от метеорологических условий вегетационного сезона и условий выращивания сроки наступления отдельных фенофаз могут варьировать в значительных пределах. Так, в связи с резкими перепадами температур в весенний период разница в датах отрастания вида составила за годы наблюдений до 30 дней. Наиболее раннее отрастание наблюдалось в 2009 (12.04), 2011 (14.04), 2012 (5.04), 2015 (15.04), 2016 (8.04), 2019 (13.04), 2021 (8.04) гг., наиболее позднее – в 1998 (3.05), 1999 (5.05), 2002 (3.05), 2004 (4.05) гг., что, вероятно, связано с более ранним наступлением фенологической весны в последние годы. В целом изменчивость сроков наступления фенофаз *P. macrocalyx* находится на уровне средней степени варьирования (отрастание 16%, зацветание около 18%).

Морфологические особенности цветка. *P. macrocalyx* относится к амфи-миктическим видам, специализированным к опылению насекомыми. Важными аттрактантами для опылителей выступают размеры и окраска цветков, пыльца и нектар. Цветки *P. macrocalyx* довольно крупные, 10–20 мм диаметром, с желтым (с оранжевым пятном в зеве) 5-членным (редко 6-членным) венчиком, хорошо заметным для насекомых-опылителей, сгруппированы в соцветие – открытый зонтик. Венчик дифференцирован на плоский отгиб и длинную трубку. Продолжительность цветения одного цветка, в зависимости от температуры воздуха, составляет от 5 до 8 дней [17].

В качестве посетителей цветков *P. macrocalyx* зарегистрированы представители семейства Aridae, в основном виды рода *Bombus*, обладающие рядом эколого-физиологических особенностей, позволяющих им вполне успешно функционировать при сравнительно низких положительных температурах в весенний период. Также на цветках отмечены представители Diptera и Lepidoptera.

Отличительной особенностью большинства видов рода *Primula* является диморфная гетеростилия (дистилия) в цветках, среди которых J. Richards [1] выделяет длинностолбиковую (ДС) и короткостолбиковую (КС) формы (рис. 2). По его данным, ДС-форма является гомозиготной (ss), имеет длинный столбик и рыльце с крупными папиллами, мелкую пыльцу. В цветках КС-формы пыльцевые зерна более крупные, папиллы рыльца более мелкие. Последняя форма является гетерозиготной (Ss). Дистилия, которую рассматривают в качестве реципрокной геркогамии (расположение мужских и женских генеративных структур в цветках разных форм способствует реципрокному взаимодействию), является приспособлением к перекрестному опылению насекомыми и способствует увеличению генетического разнообразия у видов рода. Пыльца цветков КС-формы прорастает лучше в гумидных условиях. Возможно, длинные папилломы, расположенные на рыльце цветков ДС-формы, обеспечивают более влажный микроклимат для прорастания пыльцы по сравнению с рыльцами у цветков КС-формы.

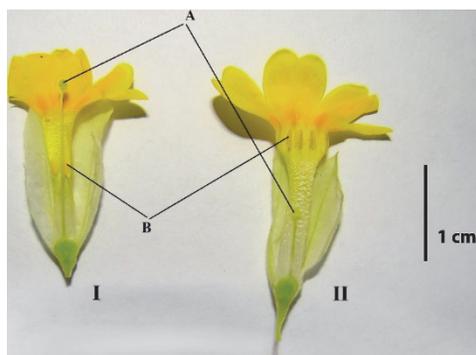


Рис. 2. Длинностолбиковая (I) и короткостолбиковая (II) формы *Primula macrocalyx*: А – столбик, В – тычинки

[Fig. 2. Long-columnar (I) and short-columnar (II) forms of *Primula macrocalyx*: A - style, B - stamens]

Наряду с легитимным опылением у многих видов рода возможно нелегитимное опыление (самоопыление, опыление между цветками одной формы). В случае нелегитимных скрещиваний происходит ингибирование прорастания пыльцевых трубок на рыльце пестика (гендер-контроль). Процент завязавшихся семян при нелегитимных скрещиваниях у *P. veris* очень мал и составляет всего 14,0–14,5%. В то же время при легитимном опылении этот показатель может достигать у различных видов рода *Primula* 40,9–75,7% [1].

Морфология и жизнеспособность пыльцы. Поскольку многие виды рода *Primula* являются хорошими медоносами, сведения о морфологических особенностях пыльцевых зерен необходимы для пыльцевого анализа меда. Пыльцевые зерна исследованных образцов *P. macrocalyx* 5–6–7-бороздные, мелкие. Размер полярной оси (P) составляет 16,8 (15,4–23,3) мкм, экваториальный диаметр (E) – 16,3 (15,2–17,8) мкм. Форма пыльцевых зёрен продолговато-сфероидальная, реже – почти сфероидальная или сфероидальная. Отношение полярной оси к экваториальному диаметру (P/E) составляет 0,95–1,14, единично – 1,23. Очертание в полярном положении – округло-пяти-шести-семиплостное, в экваториальном – округло-эллиптическое, округлое (рис. 3).

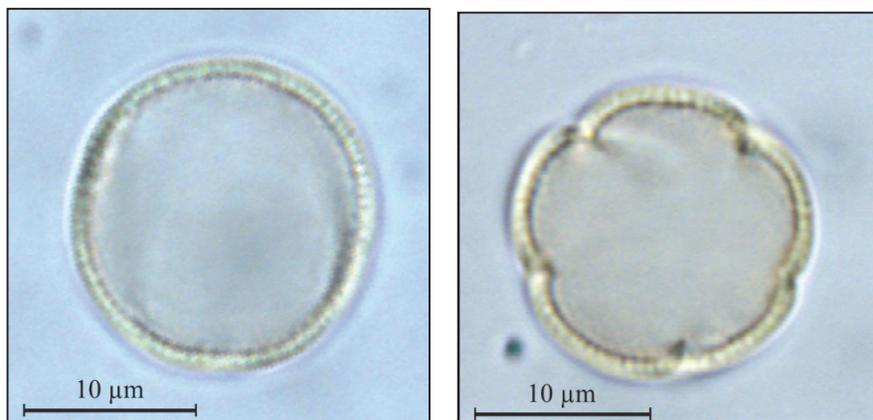


Рис. 3. Пыльцевые зёрна *Primula macrocalyx* (световой микроскоп)

[Fig. 3. Pollen grains of *Primula macrocalyx* (light microscope)]

Борозды пыльцевого зерна длинные, узкие, слегка заглубленные, ширина борозды – 0,5–1 мкм. На оптическом срезе края борозд слабоволнистые, концы заостренные, мембрана гладкая. Экзина тонкая (толщина 0,9–1,2 мкм), просматриваются два слоя: нижний слой 0,4–0,5 мкм, верхний слой 0,6–0,7 мкм, стерженьки прямые, отстоят друг от друга на расстоянии 0,5–0,7 мкм, всегда хорошо заметны. Скульптура сетчатая, сетка едва заметная, хорошо просматривается на иммерсии, ячейки примерно одного размера, округлые, овальные; тонкостенные, диаметр ячеек около 5 мкм и меньше.

Исследование с помощью сканирующей электронной микроскопии показало, что скульптура пыльцевых зерен сетчатая; сетка плоская, нерельефная, на мезокольпиеме ячейки относительно крупные, округло-многоугольные, изометричные; на апокольпиеме размер ячеек несколько уменьшается, форма их округлая, овальная; стенки ячеек тонкие, лежат на невысоких стерженьках, стерженьки отстоят друг от друга (рис. 4).

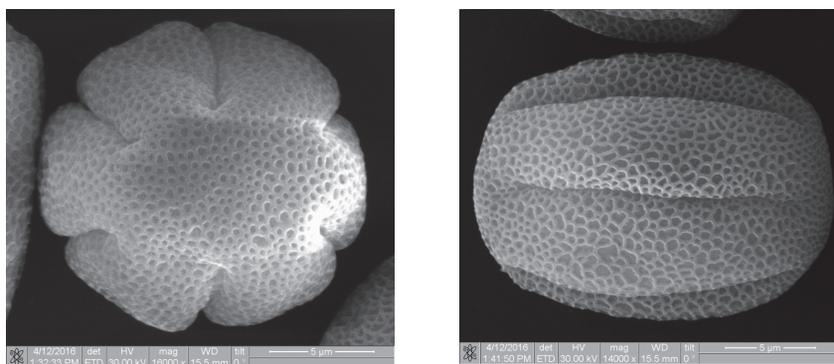


Рис. 4. Пыльцевые зёрна *Primula macrocalyx* (сканирующий электронный микроскоп)
[Fig. 4. Pollen grains of *Primula macrocalyx* (scanning electron microscope)]

Морфология пыльцевых зерен, размеры экваториального диаметра и полярной оси, в основном, соответствуют данным, приводимым в литературе для *P. macrocalyx* [50], однако 9-бороздная пыльца, которая преобладала в КС-цветках образца вида из Ленинградской области (вероятно, из культуры), в Томске не отмечена, как и 8-бороздная, приводимая для видов секции *Primula* [1]. Скорее всего, это связано с тем, что в томских образцах исследована пыльца ДС-цветков *P. macrocalyx*, так как по литературным данным, приводимым для близкого вида *P. veris*, цветки КС-формы продуцировали 8-бороздную пыльцу, а ДС – 6–7-бороздную [51]. В то же время В.В. Григорьева с соавт. [52] сообщают, что число борозд у многобороздной пыльцы некоторых видов рода *Primula* часто сильно варьирует даже в пределах одного цветка (от 5 до 8), поэтому установить закономерность между числом борозд и формой цветка растения весьма затруднительно.

Для видов рода *Primula* характерен также диморфизм пыльцы, заключающийся в размерах пыльцевых зерен [1, 50]. По нашим исследованиям, средние значения размеров пыльцы КС-формы *P. macrocalyx* в 1,5–1,6 раза превышали пыльцевые зерна ДС-формы [17] (рис. 5), что согласуется с данными, приводимыми в литературе для европейского вида *P. veris* [53].

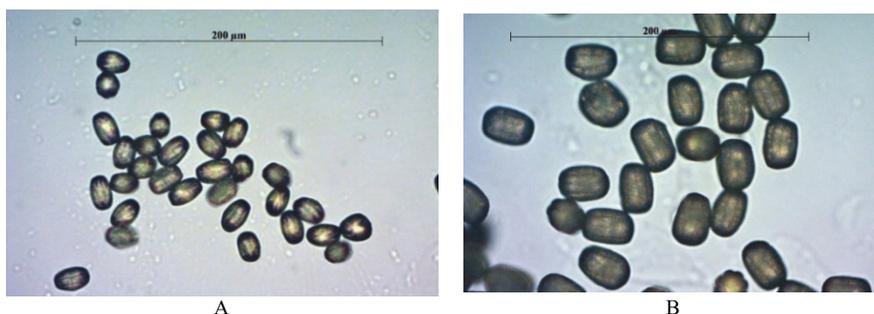


Рис. 5. Пыльцевые зерна длинностолбиковой (А) и короткостолбиковой (В) форм *Primula macrocalyx*

[Fig. 5. Pollen grains of long-columnar (A) and short-columnar (B) forms of *Primula macrocalyx*]

Показатели фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен имеют существенное значение для прогнозирования репродуктивного успеха и качества семян. Они нередко снижаются у растений, пострадавших от засухи, обезвоживания, температурного стресса, ультрафиолетового облучения [54].

Фертильность пыльцевых зерен *P. macrocalyx* в условиях интродукции в СибБС ТГУ высокая и за весь период наблюдений (2013–2019 гг.) составляла от 91,7 до 99,3% (в среднем 94,5%), что близко к показателям, установленным для природных популяций вида из окрестностей г. Томска – 90,0–96,0% (в среднем 93,5%). Зависимость фертильности пыльцы от формы цветка не установлена, что согласуется с данными, полученными для *P. veris* на территории Болгарии [14].

Данные о жизнеспособности пыльцы *P. macrocalyx* при проращивании на искусственных средах в литературе не обнаружены. Проведенные нами эксперименты показали, что наиболее высокие значения жизнеспособности пыльцы в культуре выявлены при следующих концентрациях сахарозы: в 2017 г. – при 15% (жизнеспособность 83,2%), в 2018 г. – при 15 и 20% (жизнеспособность соответственно 88,4 и 90,3%). В 2019 г. максимальные показатели установлены при концентрациях сахарозы 5 и 20% у ДС-формы (жизнеспособность около 78,0%). В целом качество пыльцы у ДС-формы *P. macrocalyx* в среднем выше, чем у КС-формы, однако достоверных различий по данному показателю при $p < 0,05$ не установлено.

Жизнеспособность пыльцевых зерен цветков *P. macrocalyx*, собранных в природе (2017 г.), оказалась ниже аналогичных показателей культивируемых образцов и в среднем составила 58,3% (н. п. Аникино) и 66,0% (н. п. Синий Утес).

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность является одним из важнейших показателей репродуктивного потенциала *P. macrocalyx*, поскольку возобновление и восстановление популяций этого вида в природе происходит преимущественно за счет семян. Основные показатели семенной продуктивности исследуемого вида позволяют судить как об успешности опыления растений, так и о перспективах их воспроизводства в культуре. З.В. Долгановой [25] выявлено, что значительное влияние на способность вида завязывать семена оказывают погодные условия и возраст растений.

Таблица 2 [Table 2]

Показатели семенной продуктивности *Primula macrorhiza* в 2013–2015 гг.
[Indicators of seed productivity of *Primula macrorhiza* in 2013–2015]

Показатели [Indicators]	2013		2014		2015		2013–2015	
	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>Cr</i> , %	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>Cr</i> , %	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>Cr</i> , %	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>Cr</i> , %
Число генеративных побегов, шт. [Number of generative shoots, pcs.]	5,6 ^B ± 0,5	41,9	4,2 ^B ± 0,5	56,3	7,6 ^A ± 0,6	48,6	6,1 ± 0,4	54,3
Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers in inflorescence, pcs.]	10,3 ^B ± 0,6	39,0	13,2 ^A ± 1,1	31,8	13,2 ^A ± 0,7	23,3	11,5	
Число плодов в соцветии, шт. [Number of fruits in inflorescence, pcs.]	8,7 ^B ± 0,6	47,5	10,5 ^A ± 1,0	38,5	9,7 ^A ± 0,6	26,1	9,3 ± 0,4	41,2
ПП, % [Pp, %]	84,4 ^A ± 2,8	22,3	77,8 ^A ± 5,0	25,0	77,0 ^A ± 5,2	28,7	81,4 ± 2,3	24,3
Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules in a flower, pcs.]	53,0 ^A ± 2,1	21,3	57,7 ^A ± 4,9	32,0	64,2 ^A ± 1,8	21,4	60,0 ± 1,5	24,3
Число семян в плоде, шт. [Number of seeds in the fruit, pcs.]	38,1 ^A ± 1,8	35,2	39,9 ^A ± 6,7	62,7	39,6 ^A ± 2,0	41,7	39,0 ± 1,4	41,7
ПСП на побег, шт. [PSP for shoots, pcs.]	500,2 ^B ± 39,8	42,8	782,7 ^A ± 98,3	47,0	747,5 ^A ± 66,0	37,5	638,0 ± 38,5	47,2
РСП на побег, шт. [RSP for escape, pcs.]	319,7 ^A ± 23,6	49,0	435,9 ^A ± 83,1	71,3	303,6 ^A ± 41,7	58,3	337,3 ± 23,0	59,4
Кпр, % [Cpr, %]	65,4 ^A ± 4,2	34,8	50,3 ^A ± 6,4	47,5	41,8 ^A ± 5,2	53,1	54,9 ± 3,2	45,1
ПСП на особь, шт. [PSP per individual, pcs.]	2499,7 ^B ± 266,8	51,2	3683,1 ^B ± 744,0	75,6	7295,4 ^A ± 1242,4	72,2	4370,5 ± 535,0	90,8

Показатели [Indicators]	2013		2014		2015		2013–2015	
	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$
РСП на особь, шт. [RSP per individual, pes.]	1453,9 ^A ± 159,8	52,7	2233,2 ^A ± 594,9	99,7	2806,5 ^A ± 412,1	62,3	2094,9 ± 223,3	79,1

Примечание. ПП – процент плодообразования, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. М – средняя арифметическая, m – ошибка средней, C_r – коэффициент вариации. Буквы обозначают статистическую значимость различий: одинаковые буквы – отличий нет, разные буквы – значения статистически различаются при уровне значимости $p < 0,05$. Буквы располагаются в алфавитном порядке от больших значений к меньшим.

[*Note.* PP - percentage of fruit formation, PSP - potential seed productivity, RSP - real seed productivity, Cpr - productivity coefficient. M - arithmetic mean, m - error of the mean, C_r - coefficient of variation. The letters indicate the statistical significance of the differences: the same letters - there are no differences, different letters - the values are statistically different at a significance level of $p < 0.05$. The letters are arranged in alphabetical order from highest to lowest].

Результаты исследования семенной продуктивности *P. macrocalyx* в условиях интродукции в СибБС ТГУ приведены нами за три года наблюдений (2013–2015 гг.). В этот период наиболее холодная зима отмечалась в 2012/13 г.; теплые зимы в 2013/14 и 2014/15 гг. Средняя температура апреля оказалась выше нормы, значительные положительные аномалии отмечены в 2015 г. Средняя температура в мае соответствовала норме. Наиболее холодный май отмечен в 2013 г. (6,7°C), наиболее теплый – в 2015 г. (11,9°C). В июне значительные положительные аномалии температуры воздуха установлены в 2015 г. (18,4°C), наиболее прохладный июнь – в 2013 г. (14,1°C). Май 2013 и 2014 гг. характеризовался значительным переувлажнением, в 2015 г. количество осадков соответствовало норме. В целом вегетационные сезоны 2013–2015 гг. оказались благоприятными для развития растений. Наиболее низкие средние температуры воздуха установлены в 2013 г.

Из представленных в табл. 2 данных следует, что за весь период наблюдений на одном растении формировалось в среднем от 4,2 (2014 г.) до 7,6 (2015 г.) генеративных побегов. Средние значения числа цветков и плодов на побег варьировали от 10,3 (2013 г.) до 13,2 (2014–2015 гг.) шт. и от 8,7 (2013 г.) до 10,5 (2014 г.) шт. соответственно. Минимальные показатели числа цветов и плодов на побеге выявлены в 2013 г. (холодная зима, наиболее холодный май). Величина плодообразования (ПП) за все годы сохраняла высокие значения (в среднем 81,4%), что свидетельствует о высокой эффективности опыления этого вида в культуре. В одном цветке *P. macrocalyx* насчитывается от 16 до 99 семязачатков (в среднем 60,0), в одном плоде, при свободном опылении, формируется от 4 до 84 семян (в среднем 39,0) (см. табл. 2). При использовании изоляторов семена не завязывались или отмечены только единичные семена.

Среднее число семязачатков в цветке по годам изменялось от 53,0 (2013 г.) до 64,2 (2015 г.) шт., при этом средние значения числа семян варьировали незначительно – от 38,1 (2013 г.) до 39,9 (2014 г.) шт. Наиболее низкие показатели выявлены в 2013 г., что, возможно, связано с менее благоприятными погодными условиями. Наиболее высокие показатели ПСП на побег получены в 2014–2015 гг., ПСП на особь – в 2015 г. РСП побега варьировала от 303,6 до 435,9 семени (в среднем 337,3). Самые высокие показатели РСП на побег выявлены в 2014 г. (за счет наибольшего числа завязавшихся плодов в соцветии), а РСП на особь – в 2015 г. (за счет общего увеличения числа цветonoсов). При этом коэффициент продуктивности (Кпр) с годами уменьшался – с 65,4% (2013 г.) до 41,8% (2015 г.) (см. табл. 2).

Большинство показателей семенной продуктивности характеризуется высоким уровнем варьирования. Наиболее изменчивыми являются показатели РСП и ПСП, рассчитанные на одну особь ($C_V = 79,1–90,8\%$). Высокий уровень изменчивости также сохраняют РСП и ПСП побега ($C_V = 47,2–59,4\%$), число генеративных побегов на особь ($C_V = 45,1\%$), Кпр ($C_V = 53\%$), число цветков и плодов в соцветии ($C_V = 35,3–41,2\%$) и число семян в плоде ($C_V = 41,7\%$). Средний уровень изменчивости ($C_V = 24,3\%$) имеют число семязачатков в плоде и ПП (см. табл. 2).

По числу цветков, плодов и ПСП побега установлены достоверные различия между 2013 и 2014 и между 2013 и 2015 гг. По числу генеративных побегов и ПСП особи достоверные различия определены между 2013 и 2015 гг., 2014 и 2015 гг. В течение всего периода наблюдения не обнаружено статистически значимых отличий по числу семязачатков и семян в плоде, ПП, РСП побега, РСП особи и Кпр (см. табл. 2). Поэтому хотя на репродуктивный успех растения и оказывает влияние множество внешних факторов (погодные условия и связанная с ними активность опылителей, перезимовка и др.), сравнительно невысокая изменчивость по годам показателей РСП и Кпр позволяет стабильно получать семена этого вида в условиях культуры в СибБС ТГУ.

Полученные нами результаты по семенной продуктивности *P. macrocalyx* близки к данным, имеющимся в литературе [10, 25, 27]. Однако растения, выращиваемые в Томске, характеризовались более высокой реальной семенной продуктивностью по сравнению с образцами из Новосибирска, что, возможно, связано как с лучшей влагообеспеченностью интродукционного участка в СибБС ТГУ, так и с более эффективным опылением. Так, Г.П. Семенова [10] отмечает, что средняя РСП побега *P. macrocalyx* составила в ЦСБС СО РАН в интродукционном эксперименте 252,8 семени, ПП – 44,2% (в отдельные годы семян образовывалось мало). По данным Н.Ю. Курочкиной [27], средние значения РСП растений при интродукции в Новосибирске значительно варьировали от 13 до 344 семян, а Кпр составлял в разные годы от 28,0 до 44,0%.

Показатели основных элементов семенной продуктивности *P. macrocalyx* в Томске также согласуются с данными, полученными при выращивании в культуре *P. veris* на территории Польши [53, 55].

По сведениям, приводимым Э.М. Гонтарь [23], З.В. Долгановой [25], величина семенной продуктивности видов рода *Primula* в культуре (Барнаул) и естественных местообитаниях (Хакасия) не зависела от формы цветка особей. Исследование, проведенное нами в природных ценопопуляциях в Республике Алтай и окрестностях г. Томска (н. п. Синий Утес) в 2018 г., также не выявило достоверных различий по величине семенной продуктивности между ДС- и КС-формами *P. macrocalyx* [17]. Пыльца КС-цветков прорастает лучше в гумидных условиях [1], поэтому реализация репродуктивного потенциала у гетеростильных видов рода *Primula*, вероятно, будет зависеть от погодных условий и особенностей микроклимата местообитаний, когда та или другая форма может получать некоторые преимущества.

Морфология и всхожесть семян. Семена *P. macrocalyx* овальные, овально-округлые или угловатые, иногда почти шаровидные, матовые; окраска семенной оболочки темно-коричневая, черно-коричневая или темно-бурая. Скульптура поверхности – мелкочапчатая. По размерам довольно мелкие, 1,2–2,2 (в среднем 1,6) мм длиной и 1,0–1,8 (в среднем 1,2–1,3) мм шириной (рис. 6, А). В природных условиях (окр. н. п. Синий Утес и Аникино) формируются более мелкие семена (в среднем 1,5 мм длиной и 1,0–1,1 мм шириной), чем в культуре. Соответственно, масса 1 000 шт. семян в культуре выше и составляет 0,9–1,2 г против 0,5–0,6 г у растений из природных местообитаний.

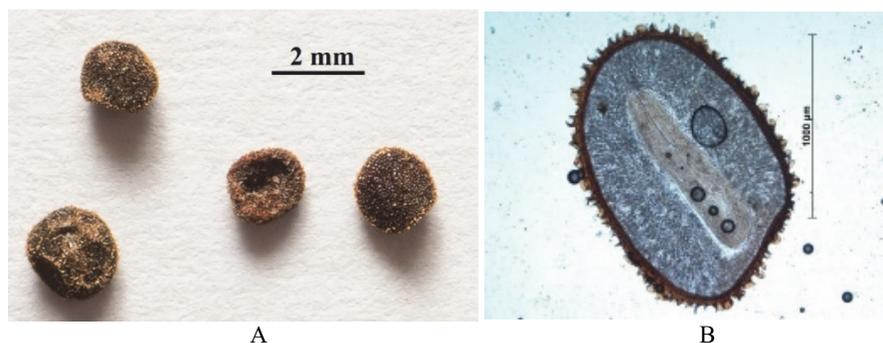


Рис. 6. Внешний вид (А) и продольный срез (В) семени *Primula macrocalyx*
[Fig. 6. Appearance (A) and longitudinal section (B) of a *Primula macrocalyx* seed]

Зародыш семени прямой, удлинённый, расположен в середине семени, со всех сторон окружен хорошо развитым многослойным эндоспермом (рис. 6, В).

Размеры и масса 1 000 шт. семян отличаются низким и средним уровнем варьирования признаков – 2,5–18,8%. Все совокупности следует считать однородными. Достоверных различий между показателями размеров семян и погодными условиями года в условиях интродукции при $p < 0,05$ не выявлено, т.е. данный признак можно считать достаточно стабильным. Показатель «отношение длины семени к ширине» также характеризуется высокой стабильностью и составляет 1,3. Результаты проведенных исследований согласуются с данными, полученными для *P. veris* [55], согласно которым не установлено связи между годом сбора и характеристиками семян (длина, ширина, площадь), а также массой 1 000 семян.

Как показали наши исследования предыдущих лет, при посеве свежесобранные семена *P. macrocalyx* имеют невысокую всхожесть (6,7–22,0%) или не прорастают совсем [56]. Трудности с прорастиванием семян этого вида связаны с наличием у них глубокого эндогенного покоя [10, 25, 37]. Одним из эффективных стимуляторов выведения семян из покоя (после 7–8 мес сухого хранения) является продолжительная (2,5 мес) холодная стратификация при температуре от +3 до +5°C, после которой средняя всхожесть семян составила 54,1–61,4%. Обработка в 0,1% растворе гибберелловой кислоты также эффективно повышает всхожесть семян до 86,7–97,3%. После 2,5 лет хранения всхожесть семян снижается более чем вдвое и составляет уже 36,7–45,3%. При хранении в течение 3,5 лет семена после холодной стратификации имели среднюю всхожесть всего 16,7%.

При интродукции в СибБС ТГУ *P. macrocalyx* способна давать жизнеспособный самосев. Срок выращивания *P. macrocalyx* в условиях культуры на одном месте без деления может составлять от 3 до 4 лет. При условии регулярного деления корневища с розетками листьев вид отличаются долголетием, так как эффективным и простым способом репродукции, благодаря способности видов рода *Primula* быстро образовывать придаточные корни, является искусственное вегетативное размножение. В этом случае число модулей в 3-летнем возрасте у *P. macrocalyx* варьировало от 5 до 8.

По литературным данным, виды рода *Primula* могут быть подвержены ряду заболеваний (фузариоз, или корневая гниль, серая гниль, филлостиктозная пятнистость) [18, 57]. В Сибирском ботаническом саду ТГУ при соблюдении агротехники выращивания *P. macrocalyx* устойчива к воздействию биотических факторов. На листьях растений могут быть отмечены признаки грибных заболеваний, однако они не оказывают существенного влияния на состояние и декоративные качества интродуцентов.

Высокая зимостойкость (вид адаптирован к продолжительной и холодной зиме) и устойчивость в культуре *P. macrocalyx* связаны с ее географическим происхождением и особенностями биологии (положение почек возобновления относительно уровня почвы; способность формировать значительное число почек возобновления, часть из которых может погибать в зимний период; зимнезеленость, позволяющая растениям весной в период с хорошей освещенностью переходить к полноценному фотосинтезу, росту и цветению; особенности органогенеза и др.).

Заключение

На юге Томской области *Primula macrocalyx* встречается в составе разнотравных березовых и смешанных лесов, приуроченных к хорошо дренированным участкам на правобережье Томи. Среди травостоя особи распределены неравномерно, плотных скоплений не образуют, заметно выделяясь лишь в весенний период во время массового цветения. Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности, которые составляют 6,9 (ЦП 2) – 8,4 (ЦП 1) ос./м² и 1,6 (ЦП 1) – 2,5 (ЦП 2) ос./м² соответственно. В возрастном составе формируются бимодальный и левосторонний типы онтогенетических спектров. Ценопопуляции являются нормальными, неполночленными, молодыми, преобладают особи молодой фракции (66–79%). Самоподдержание вида в природе осуществляется семенным путем.

В целом эколого-фитоценологические условия местообитаний вида на северной границе ареала в Томской области благоприятно сказываются на развитии особей молодой фракции. Это позволяет оценить томские ценопопуляции как стабильные, однако требуется проведение ежегодного мониторинга для выявления степени влияния на них антропогенных факторов.

При интродукции в СибБС ТГУ *P. macrocalyx* сохраняет основные биологические особенности, свойственные этому виду в природных местообитаниях. По феноритмотипу является весенне-летне-зимнезеленым видом, с продолжительным цветением и регулярным плодоношением. Репродуктивный успех вида обеспечивается эффективным функционированием многоступенчатой системы репродуктивных структур. Довольно крупные ярко окрашенные цветки хорошо заметны для насекомых-опылителей. Высокое качество зрелой пыльцы обеспечивает результативность опыления и получение качественных семян. Несмотря на то, что на процессы воспроизведения и размножения растений оказывает влияние множество внешних факторов, сравнительно невысокая изменчивость по годам показателей РСР (303,6–

435,9 семян на побег) и Кпр (41,8–65,4%) позволяет стабильно получать урожай семян этого вида в условиях культуры.

Полученные результаты могут быть использованы для целей внедрения *P. macrocalyx* в декоративное и лекарственное растениеводство, а также для сохранения биоразнообразия региона путем реинтродукции вида в природные фитоценозы на территории Томской области.

Список источников

1. Richards J. *Primula* L. Portland : Timber Press, 2003. 386 p.
2. Ковтонюк Н.К. Секция *Primula* рода *Primula* (Primulaceae) во флоре России // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 61–73.
3. Bukvicki D., Kovtonyuk N.K., Legin A.A., Keppler B.K., Brecker L., Asakawa Y., Valant-Vetschera K. Hunting for bis-benzyls in *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi: organ-specific accumulation and cytotoxic activity // Phytochemistry Letters. 2021. Vol. 44. PP. 90–97. doi: 10.1016/j.phytol.2021.06.014
4. Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (Primulaceae) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.
5. Ковтонюк Н.К. Род *Primula* L. – Первоцвет // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 40–47.
6. Пяк А.И. Первоцветные – Primulaceae // Определитель растений Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2014. С. 124–129.
7. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2012. 640 с.
8. Пробатова Н.С. Семейство Первоцветовые – Primulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 138–170.
9. Chi-ming H., Kelso S. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi // Flora of China : in 25 vol. Beijing : Science Press, St. Louis, Missouri Botanical Garden Press, 1996. Vol. 15: Myrsinaceae through Loganiaceae. 128 p.
10. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2007. 408 с.
11. Красная книга Томской области / отв. ред. А.И. Пяк. Элиста : Процвет, 2023. 580 с.
12. Толстикова Т.Г., Толстикова А.Г., Толстикова Г.А. Лекарства из растительных веществ. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2010. 215 с.
13. Быченкова М.А., Иксанова Г.Р., Перфилова В.Н., Тюренков И.Н., Латыпова Г.М., Катаев В.А. Изучение гипотензивного действия густого экстракта из травы первоцвета весеннего на модели стресс-индуцированной артериальной гипертензии // Вестник Волгоградского государственного медицинского университета. 2017. Вып. 2 (62). С. 20–24. doi: 10.19163/1994-9480-2017-2(62)-20-24
14. Yankova-Tsvetkova E., Yurukova-Grancharova P., Aneva I., Zhelev P. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity // Plants. 2021. Vol. 10. Art. no. 2296. doi: 10.3390/plants10112296
15. Галимова Д.Ф., Латыпова Г.М. Возможность использования растений рода «первоцвет» в медицинской практике // Вопросы биологической медицинской и фармацевтической химии. 2013. № 5. С. 33.
16. Li X., Wang X., Li C., Khutsishvili M., Fayyush G., Atha D., Zhang Y., Borris R.P. Unusual flavones from *Primula macrocalyx* as inhibitors of OAT1 and OAT3 and as antifungal agents against *Candida rugosa* // Scientific Reports. 2019. Vol. 9. Art. no. 9230. doi: 10.1038/s41598-019-45728-5
17. Беляева Т.Н., Бугенкова А.Н. Интродукция декоративных многолетников в южной тайге Западной Сибири. Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. 422 с.

18. Brys R., Jacquemyn H. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. // Journal of Ecology. 2009. Vol. 97. PP. 581–600. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01495.x
19. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / отв. ред. Н.М. Пронин. Улан-Удэ, 2013. 688 с.
20. Красная книга Иркутской области / гл. ред. С.М. Трофимова. Улан-Удэ : Изд-во ПАО «Республиканская типография», 2020. 552 с.
21. Красная книга Курганской области. Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2012. 448 с.
22. Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. О.А. Петрова. Кемерово : Технопринт, 2020. 460 с.
23. Гонтарь Э.М. Сравнительный анализ ценопопуляций *Primula macrocalyx* Хакасии для интродукции растений Сибири. Новосибирск : Наука, 1989. С. 125–135.
24. Гонтарь Э.М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) в условиях Хакасии и Горного Алтая // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 7. С. 55–64.
25. Долганова З.В. Биология и интродукция цветочно-декоративных корневищных многолетников в Западной Сибири. Новосибирск : СО РАСХН, 2002. 231 с.
26. Амельченко В.П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, карнология, охрана). Томск : Издательство Томского университета, 2010. 238 с.
27. Курочкина Н.Ю. Семенная продуктивность *Primula macrocalyx* Bunge в ЦСБС СО РАН // Научные ведомости БелГУ. Серия: Естественные науки. 2011. № 3 (98), вып. 14 (1). С. 183–186.
28. Курочкина Н.Ю. Онтогенез *Primula macrocalyx* Bunge в агропопуляциях в Центральном Сибирском ботаническом саду // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 7 (117). С. 96–99.
29. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. 495 с.
30. Bелаева Т.Н., Butenkova A.N. The leaf anatomy of valuable species of genus *Primula* // Ukrainian Journal of Ecology. 2019. Vol. 9 (3). PP. 21–27. doi: 10.15421/2019_72
31. Рагозин Л.А. Материалы к геоморфологическому районированию восточной половины Томской области и сопредельных территорий // Вопросы географии Сибири. Сб. 2. Томск, 1951. С. 195–218.
32. Земцов А.А. Географическое положение и рельеф // Природные биологические ресурсы Томской области и перспективы их использования. Томск : Издательство Томского государственного университета, 1966. С. 23–34.
33. Ильина И.С. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. С. 8–18.
34. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
35. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
36. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия Биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. doi: 10.31857/S0002332920020058
37. Гонтарь Э.М. Онтогенез первоцвета крупночашечного (*Primula macrocalyx* Bunge) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. III. Йошкар-Ола : МарГУ, 2002. С. 170–175.
38. Погода в Томске // Расписание погоды. СПб., 2004–2018. URL: https://rp5.ru/Погода_в_Томске (дата обращения: 03.03.2018).
39. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ: методические указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
40. Цицин Н.В. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М. : Наука, 1980. 64 с.

41. Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 258–262.
42. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : МГУ имени М.В. Ломоносова, 2004. 312 с.
43. Brewbaker J.L., Kwack V.H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. PP. 859–865. doi: 10.2307/2439772
44. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (Введение в палинологию) I. Покрытосеменные. М. : Иностранная литература, 1956. 486 с.
45. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. : Наука, 1972. 171 с.
46. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. : Изд-во КМК, 2002. 51 с.
47. Жукова А.А., Минец М.Л. Биометрия : пособие : в 3 ч. Ч. 2: Основные техники анализа данных. Минск : БГУ, 2020. 151 с.
48. Kery M., Matthies D., Spillman H.H. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea* // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. PP. 17–30. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00422.x
49. Li W., Yang J., Li H., Zhang C. Effect of environmental factors on species diversity among the plant communities in the mount Lao Nature Reserve, Shandong Province of China // Pakistan Journal of Botany. 2020. Vol. 52 (4). PP. 1189–1195. doi: 10.30848/pjb2020-4(42)
50. Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Григорьева В.В. Морфология многоборздных пыльцевых зерен некоторых видов *Primula* (Primulaceae) // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 10. С. 1610–1621. doi: 10.1134/S000681361910003X
51. Сладков А.Н. Введение в споро-пыльцевой анализ. М. : Наука, 1967. 270 с.
52. Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Коробков А.А. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов секции *Farinosae* рода *Primula* (Primulaceae) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 5. С. 645–654. doi: 10.1134/S000681361805006X
53. Morozowska A. Studies on some seed traits of *Primula veris* L. plants from cultivated populations // Herba Polonica. 2004. Vol. 50, № 3–4. PP. 137–144.
54. Bots M., Mariani M. Pollen viability in the field. Nijmegen : Radboud Universiteit, 2005. 52 с.
55. Jedrzejczyk I., Morozowska M., Nowinska R., Jagodzinski A. *Primula veris* plants derived from in vitro cultures and from seeds: genetic stability, morphology, and seed characteristics // Turkish Journal of Botany. 2018. Vol. 42, № 4. doi: 10.3906/bot-1802-7
56. Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Прокопьев А.С. Особенности семенного размножения некоторых видов рода *Primula* L. (первоцвет) в связи с перспективами их практического использования // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=25439> (дата обращения: 31.10.2016).
57. Трейвас Л.Ю. Болезни и вредители садовых декоративных растений: Атлас-определитель. М. : Фитон +, 2013. 192 с.

References

1. Richards J. *Primula* L. Portland: Timber Press; 2003. 386 p.
2. Kovtonyuk NK. The section *Primula* of genus *Primula* (Primulaceae) in the flora of Russia. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2013;2(12):61-73. In Russian, English summary
3. Bukvicki D, Kovtonyuk NK, Legin AA, Keppler BK, Brecker L, Asakawa Y, Valant-Vetschera K. Hunting for bis-bibenzyls in *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi: organ-specific accumulation and cytotoxic activity. *Phytochemistry Letters*. 2021;44:90-97. doi: 10.1016/j.phytol.2021.06.014

4. Kovtonyuk NK, Goncharov AA. Phylogenetic relationships in the genus *Primula* L. (Primulaceae) inferred from the ITS region sequences of nuclear rDNA. *Genetica – Russian Journal of Genetics*. 2009;45(6):758-765. In Russian, English summary
5. Kovtonyuk NK. Rod *Primula* L. - Pervotsvet [Genus *Primula* L. - Primrose]. In: *Flora Sibiri. T. 11* [Flora of Siberia. Vol. 11]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1997. pp. 40-47. In Russian
6. Pyak AI. Pervotsvetnye - Primulaceae [Primroses - Primulaceae]. In: *Opredelitel' rasteniy Tomskoy oblasti* [Key to plants of the Tomsk region]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2014. pp. 124-129. In Russian
7. Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya [Abstract of the flora of Asian Russia: Vascular plants]. Baykova KS, editor. Novosibirsk; 2012. 640 p. In Russian
8. Probatova NS. Semeystvo Pervotsvetovye - Primulaceae [Family Primulaceae]. In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 2* [Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2]. Leningrad; 1987. pp. 138-170. In Russian
9. Chi-ming H, Kelso S. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Ludi. In: *Flora of China: in 25 vol. Vol. 15: Myrsinaceae through Loganiaceae*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press; 1996. p. 128.
10. Semenova GP. Redkie i ischezayushchie vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana [Rare and endangered species of Siberian flora: biology, conservation]. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2007. 408 c. In Russian
11. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red Book of the Tomsk Region]. Pyak AI, editor. Elista: Prosvet; 2023. 580 p. In Russian
12. Tolstikova TG, Tolstikov AG, Tolstikov GA. Lekarstva iz rastitel'nykh veshchestv [Herbal medicines]. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2010. 215 p. In Russian
13. Bychenkova MA, Iksanova GR, Perfilova VN, Tyurenkov IN, Latypova GM, Kataev VA. A study of the hypotensive effect of the *Primula veris* thick herbal extract using the model of stress-induced arterial hypertension. *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta – Journal of Volgograd State Medical University*. 2017;2(62):20-24. doi: 10.19163/1994-9480-2017-2(62)-20-24 In Russian, English summary
14. Yankova-Tsvetkova E, Yurukova-Grancharova P, Aneva I, Zhelev P. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity. *Plants*. 2021;10:2296. doi: 10.3390/plants10112296
15. Galimova DF, Latypova GM. Vozmozhnost' ispol'zovaniya rasteniya roda «pervotsvet» v meditsinskoy praktike [Possibility of using plants of the genus «primrose» in medical practice]. *Voprosy biologicheskoy meditsinskoy i farmatsevticheskoy khimii – Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry*. 2013;5:33. In Russian
16. Li X, Wang X, Li C, Khutsishvili M, Fayvush G, Atha D, Zhang Y, Borris RP. Unusual flavones from *Primula macrocalyx* as inhibitors of OAT1 and OAT3 and as antifungal agents against *Candida rugosa*. *Scientific Reports*. 2019;9:9230. doi: 10.1038/s41598-019-45728-5
17. Belyaeva TN, Butenkova AN. Introduktsiya dekorativnykh mnogoletnikov v yuzhnoy tayge Zapadnoy Sibiri [Introduction of ornamental perennials in the southern taiga of Western Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2020. 422 p. In Russian
18. Brys R, Jacquemyn H. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. *Journal of Ecology*. 2009;97:581-600. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01495.x
19. Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov [Red Book of the Republic of Buryatia: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. Pronin NM, editor. Ulan-Ude; 2013. 688 p. In Russian
20. Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti [Red Data Book of the Irkutsk Region]. Trofimova SM, editor. Ulan-Ude: Izd-vo PAO Respublikanskaya tipografiya Publ.; 2020. 552 p. In Russian
21. Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti [Red Book of Kurgan Region]. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2012. 448 p. In Russian

22. Krasnaya kniga Tyumenskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby [Red Book of the Tyumen Region: Animals, plants, mushrooms]. Petrova OA, editor. Kemerovo: Tekhnoprint Publ.; 2020. 460 p. In Russian
23. Gontar' EM. Sravnitel'nyy analiz tsenopopulyatsiy *Primula macrocalyx* Khakasii dlya introduktsii rasteniy Sibiri [Comparative analysis of the cenopopulation of *Primula macrocalyx* of Khakasia for the introduction of plants in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1989. pp. 125-135. In Russian
24. Gontar' EM. Ontogenez i voznrastnaya struktura tsenopopulyatsiy *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) v usloviyakh Khakasii i Gornogo Altaya [Ontogenesis and age structure of the cenopopulation of *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) in the conditions of Khakasia and the Altai Mountains]. *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 1999;84(7):55-64. In Russian
25. Dolganova ZV. Biologiya i introduktsiya tsvetochno-dekorativnykh kornevishchnykh mnogoletnikov v Zapadnoy Sibiri [Biology and introduction of floral and ornamental rhizomatous perennials in Western Siberia]. Novosibirsk: Russian Academy of Agricultural Sciences, Siberian Branch Publ.; 2002. 231 p. In Russian
26. Amel'chenko VP. Redkie i ischezayushchie rasteniya Tomskoy oblasti (anatomya, biomorfologiya, introduktsiya, reintroduktsiya, kariologiya, okhrana) [Rare and endangered plants of the Tomsk region (anatomy, biomorphology, introduction, reintroduction, karyology, protection)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2010. 238 p. In Russian
27. Kurochkina NYu. Semennaya produktivnost' *Primula macrocalyx* Bunge v TsSBS SO RAN [Seed productivity of *Primula macrocalyx* Bunge in the Central Botanical Garden of the SB RAS]. *Nauchnye vedomosti BelGU. Ser. Estestvennye nauki*. 2011;3(14):183-186. In Russian
28. Kurochkina NYu. Ontogenesis of *Primula macrocalyx* Bunge in agro-populations in the Central Siberian Botanical Garden. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2014;7(117):96-99. In Russian
29. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV. Novosibirsk: Akademicheskoe izd-vo "Geo"; 2017. 495 p. In Russian
30. Belaeva TN, Butenkova AN. The leaf anatomy of valuable species of genus *Primula*. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2019;9(3):21-27. doi: 10.15421/2019_72
31. Ragozin LA. Materialy k geomorfologicheskomu rayonirovaniyu vostochnoy poloviny Tomskoy oblasti i sopedel'nykh territoriy [Materials for geomorphological zoning of the eastern half of the Tomsk region and adjacent territories]. In: *Voprosy geografii Sibiri. Sb.* 2. Tomsk; 1951. pp. 195-218. In Russian
32. Zemtsov AA. Geograficheskoe polozhenie i rel'ef [Geographical location and relief]. In: *Prirodnye biologicheskie resursy Tomskoy oblasti i perspektivy ikh ispol'zovaniya*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1966. pp. 23-34. In Russian
33. Il'ina IS. Osnovnye geograficheskie zakonomernosti rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoy ravniny [Basic geographical patterns of vegetation cover of the West Siberian Plain]. In: *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. Novosibirsk: Publ.; 1985. pp. 8-18. In Russian
34. Polevaya geobotanika. T. 3 [Field geobotany. Vol. 3]. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 530 p. In Russian
35. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
36. Osmanova GO, Zhivotovskiy LA. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya – Biology Bulletin*. 2020;2:144-152. doi: 10.31857/S0002332920020058 In Russian, English summary
37. Gontar' EM. Ontogenez pervotsveta krupnochashhechnogo (*Primula macrocalyx* Bunge) [Ontogenesis of the large-cupped primrose (*Primula macrocalyx* Bunge)]. In:

- Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy. Vol. III* [Ontogenetic atlas of medicinal plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2002. pp. 170-175. In Russian
38. Weather in Tomsk. In: *Raspisaniye Pogodi – Reliable Prognosis*. St. Petersburg; 2004-2018 [Electronic resource]. Available at: https://rp5.ru/Погода_в_Томске (accessed 03.03.2018). In Russian
 39. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskie ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 155 p. In Russian
 40. Tsitsin NV. Metodicheskie ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov [Guidelines for seed production of introduced species]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 p. In Russian
 41. Zlobin YuA. Potentsial'naya semennaya produktivnost'. Real'naya semennaya produktivnost' [Potential seed productivity. Real seed productivity]. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 3]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 2000. pp. 258-262. In Russian
 42. Barykina IP, Veselova TD, Devyatov AG. Spravochnik po botanicheskoy mikrotehnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and Techniques]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 312 p. In Russian
 43. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9):859-865. doi: 10.2307/2439772
 44. Erdtman G. Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (Vvedenie v palinologiyu) I. Pokrytosemennye [Pollen morphology and plant taxonomy (Introduction to palynology) I. Angiosperms]. Moscow: Inostrannaya literatura Publ.; 1956. 486 p. In Russian
 45. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. T. 1 [Pollen and spores of plants of the flora of the European part of the USSR. Vol. 1]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 171 p. In Russian
 46. Tokarev PI. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zeren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow: KMK Publ.; 2002. 51 p. In Russian
 47. Zhukova AA, Minets ML. Biometriya: posobie. Ch. 2. Osnovnye tekhniki analiza dannykh [Biometrics: manual. Part 2: Basic data analysis techniques]. Minsk: Belarusian State University Publ.; 2020. 151 p. In Russian
 48. Kery M, Matthies D, Spillman HH. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*. 2000;88:17-30. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00422.x
 49. Li W, Yang J, Li H, Zhang C. Effect of environmental factors on species diversity among the plant communities in the mount Lao Nature Reserve, Shandong Province of China. *Pakistan Journal of Botany*. 2020;52(4):1189-1195. doi: 10.30848/pjb2020-4(42)
 50. Britski DA, Ivanova AN, Grigoryeva VV. Morphology of polycolpate pollen grains in some species of *Primula* (Primulaceae). *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 2019;104(10):1610-1621. doi: 10.1134/S000681361910003X In Russian, English summary
 51. Sladkov AN. Vvedenie v sporo-pyl'tsevoy analiz [Introduction to spore-pollen analysis]. Moscow: Nauka Publ.; 1967. 270 p. In Russian
 52. Grigoryeva VV, Britski DA, Ivanova AN, Korobkov AA. Pollen morphology of some species in the genus *Primula* section *Farinosae* (Primulaceae). *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 2018;103(5):645-654. doi: 10.1134/S000681361805006X In Russian, English summary
 53. Morozowska A. Studies on some seed traits of *Primula veris* L. plants from cultivated populations. *Herba Polonica*. 2004;50(3-4):137-144.
 54. Bots M, Mariani M. Pollen viability in the field. Nijmegen: Radboud Universiteit Publ.; 2005. 52 p.

55. Jedrzejczyk I, Morozowska M, Nowinska R, Jagodzinski A. *Primula veris* plants derived from in vitro cultures and from seeds: genetic stability, morphology, and seed characteristics. *Turkish Journal of Botany*. 2018;42(4):4. doi: 110.3906/bot-1802-7
56. Belaeva TN, Butenkova AN, Prokopyev AS. Characteristics of seed propagation some species of the genus *Primula* L. (Primrose) in connection with the possibility of their practical use. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya – Modern problems of science and education*. 2016;5. Available at: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=25439> (accessed 31.10.2016). In Russian, English summary
57. Treyvas LYu. Bolezni i vrediteli sadovykh dekorativnykh rasteniy: Atlas-opredelitel' [Diseases and pests of garden ornamental plants: Key Atlas]. Moscow: Fiton + Publ.; 2013. 192 p.

Информация об авторах:

Беляева Татьяна Николаевна, доцент, д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

E-mail: tnbel17@yandex.ru

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

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

E-mail: rereplants@list.ru

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

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

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

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

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

E-mail: gentianka@mail.ru

Хазина Ирина Владимировна, ученый секретарь акционерного общества «Институт геологии и разработки горючих ископаемых» (Москва, Россия)

E-mail: KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

Кузьмина Ольга Борисовна, канд. геол.-минер. наук, с.н.с. лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>

E-mail: KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

Мелкова Ольга Викторовна, главный технолог общества с ограниченной ответственностью «ФармКонцепт» (Тверская область, пгт. Редкино, Россия).

E-mail: ov.melkova@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Tatiana N. Belaeva, Assoc. Prof., Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

E-mail: tnbel17@yandex.ru

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

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

E-mail: rereplants@list.ru

Alina N. Butenkova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

Tatyana N. Kataeva, Engineer of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: gentianka@mail.ru

Irina V. Khazina, Scientific secretary of the joint-stock company "Institute of Geology and Development of Combustible Fossils" (Moscow, Russian Federation).

E-mail: KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

Olga B. Kuzmina, Cand. Sci. (Geol.-min.), Senior Researcher of the Laboratory of Paleontology and Stratigraphy of the Mesozoic and Cenozoic, Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>

E-mail: KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

Olga V. Melkova, Chief Technologist of the limited liability company "PharmConcept" (Tver region, Redkino town, Russian Federation).

E-mail: ov.melkova@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 06.05.2024;
одобрена после рецензирования 15.06.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 06.05.2024;
approved after reviewing 15.06.2024; accepted for publication 28.12.2024.*