

Научная статья
УДК 582.734.4 : 581.52
doi: 10.17223/19988591/72/5

***Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) на восточной границе ареала**

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Татьяна Николаевна Катаева²

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

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

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

Аннотация. *Potentilla erecta* (лапчатка прямостоячая) – ценный лекарственный вид природной флоры, основной участок ареала которого лежит в Европе. В Западной Сибири находится на восточной границе ареала. В статье приведены данные по распространению и состоянию ценопопуляций этого вида на юге Томской области. Изучены фитоценотическая приуроченность, демографические характеристики ценопопуляций, особенности сезонного ритма развития, морфологии и репродуктивной биологии. Основные морфологические и репродуктивные характеристики *P. erecta* в природе оценены в сравнении с культурными образцами. В Томской области местообитания вида связаны преимущественно с лесными фитоценозами. Ценопопуляции характеризуются низкой плотностью и стабильным преобладанием в онтогенетической структуре особей генеративного периода (65,3–82,1%). Наибольшей плотности на единицу площади (10,50 ос/м²) вид достигает под пологом разреженного соснового леса с общим невысоким травостоем и проективным покрытием надземной массы (ЦП 1). Минимальное число особей (1,94 ос./м²) отмечено среди сомкнутого древостоя березового леса (ЦП 4). Ценопопуляции являются нормальными, полночленными или неполночленными. ЦП 1 относится к зрелой, ЦП 2 – зрелой, ЦП 3 и ЦП 4 – переходной. Размножение *P. erecta* в природе осуществляется семенным путем. По репродуктивным показателям особи лапчатки прямостоячей не уступают растениям, развивающимся на европейском участке ареала. Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида (Кпр = 76,4%) реализуется в составе соснового леса (ЦП 1), где *P. erecta* также имеет максимально высокие значения ПСП (128,7 семязачатков) и РСП (98,6 семян) побега. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубki (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. В культуре значения большинства морфологических и репродуктивных показателей вида существенно увеличиваются. Необходимы постоянный мониторинг за состоянием выявленных ценопопуляций *P. erecta* на юге Томской области и недопустимость его заготовки. В качестве альтернативного источника лекарственного сырья в исследованном регионе стоит рекомендовать возделывание *P. erecta* в условиях культуры.

Ключевые слова: *Potentilla erecta*, фитоценотическая приуроченность, структура ценопопуляции, морфология, семенная продуктивность, интродукция, Томская область

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Катаева Т.Н. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) на восточной границе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 108–136. doi: 10.17223/19988591/72/5

Original article
doi: 10.17223/19988591/72/5

***Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) at the eastern border of its range**

Alexey S. Prokopyev¹, Tatyana N. Kataeva²

^{1, 2} National Research Tomsk State University, Siberian Botanical Garden,
Tomsk, Russian Federation

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

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

Summary. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) is a perennial herbaceous polycarpic plant with a short woody rhizome, widely used in both scientific and folk medicine (See Fig. 1). It is a Euro-West Siberian species, predominantly found in European boreal-montane regions. The eastern boundary of its range passes through Tomsk Oblast, with occurrences in the southern areas starting from the latitude of Tomsk. In Siberia, the species is protected in Tomsk, Omsk, and Kemerovo Oblasts. Field studies of four local cenopopulations (CP) of *P. erecta* were conducted in the Ob-Tomsk interfluvium and among forest plantations in Tomsk. The distribution of *P. erecta* in Tomsk Oblast is closely associated with pine, birch, and mixed forests, which are widely represented in the interfluvium areas of the southern region. In the Ob-Tomsk interfluvium, *P. erecta* grows in grassy-shrub pine forests developing on sandy deposits of ancient runoff valleys (CP 1, 2). On the right bank of the Tom River, *P. erecta* is found in birch and mixed forests, which are part of the forest park green belt of Tomsk (CP 3, 4). In the studied habitats, *P. erecta* occurs sporadically, as single plants or small clusters, and does not form thickets. Analysis of the age structure showed that the majority of individuals in *P. erecta* cenopopulations are in the generative phase (65.3–2.1%). The ontogenetic spectra of the cenopopulations are centered (CP 1, 2, 3) and right-skewed (CP 4). The cenopopulations are classified as normal, complete, or incomplete; CP 1 is maturing, CP 2 is mature, and CP 3 and CP 4 are transitional (See Table 1). Observations of the seasonal development rhythm in the TSU Siberian Botanical Garden showed that *P. erecta* is a spring-summer-autumn green species, partially retaining viable shoots until the following spring. The total growing season lasts on average about 176–198 days. Under natural conditions, flowering occurs over a shorter period, from mid-June to the end of August. Comparison of morphological parameters between natural and cultivated samples of *P. erecta* revealed that, under the conditions of the Siberian Botanical Garden of TSU, plants produce a significantly larger number of generative shoots (an average of 75.2 shoots per individual). The shoots of cultivated plants are also more branched and foliated but develop smaller flowers and leaves, distinguishing them from natural samples with high statistical confidence (See Table 2). In natural conditions, *P. erecta* reproduces exclusively by seed. The highest seed productivity per shoot was observed in plants growing in pine forests (CP 1), with 128.7 ovules and 98.6 seeds. The lowest seed production occurred in overgrown clearings (CP 2), with only 18.9 seeds per shoot. The productivity coefficient of generative shoots (Cpr) ranges from 53.3% (CP 3) to 76.4% (CP 1). The reproductive potential of the species is most effectively realized in CP 1, which also exhibits the highest reproductive success parameters (RSP). On the eastern boundary of the range, *P. erecta* individuals exhibit reproductive indices comparable to those of plants growing in the central part of the range. Under the conditions of the introduction experiment, *P. erecta* individuals most fully realize their reproductive potential (Cpr = 84.5%) and significantly outperform plants from natural cenopopulations (See Table 2). Cenopopulation studies have shown that CP 1 and

CP 3 can be characterized as stable, while CP 2 and CP 4 are in an unstable state. Continued monitoring of the identified *P. erecta* coenopopulations in the southern part of Tomsk Oblast is necessary. We consider it unacceptable to harvest this rare species for medicinal raw materials. An alternative source of raw materials in the studied region could be the cultivation of *P. erecta* under controlled conditions, where most morphological and reproductive indicators of the species are significantly enhanced.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 65 References.

Keywords: *Potentilla erecta*, phytocoenotic confinement, coenopopulation structure, morphology, seed productivity, introduction, Tomsk Oblast

Fundings: the study was carried out as part of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2024-0006).

For citation: Prokopyev AS, Kataeva TN. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) at the eastern border of its range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:108-136. doi: 10.17223/19988591/72/5

Введение

Сохранение редких и исчезающих видов растений, как наиболее уязвимо-го компонента естественных растительных сообществ, остается одной из ключевых задач в области охраны природы [1]. Особенно актуальна проблема сохранения видов растений на границе ареала, где зачастую они находятся в стрессовых условиях, определяющих своеобразие внутренней организации их популяций и повышенную чувствительность к внешним воздействиям окружающей среды [2, 3]. Индивидуальные биологические особенности видов, закрепленные в процессе эволюционного развития, позволяют им адаптироваться к различным внешним воздействиям. Один и тот же вид растения в разных условиях, представленный конкретными популяциями, может реализовывать разные стратегии жизни [4]. Способность видов противостоять неблагоприятным факторам внешней среды, в том числе антропогенным, можно установить только после проведения комплексных популяционных исследований [5, 6]. Выявление адаптационных возможностей редких видов растений способствует накоплению обширного материала, позволяющего разрабатывать региональные стратегии сохранения биоразнообразия [7].

Целью данного исследования явилось изучение эколого-биологических особенностей, структуры и состояния локальных ценопопуляций ценного лекарственного вида *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., находящегося в Томской области на восточной границе распространения.

Материалы и методы

Potentilla erecta (L.) Raeusch. (лапчатка прямостоячая, калган, сем. Rosaceae) – многолетнее травянистое поликарпическое растение с коротким неравномерно утолщенным деревянистым корневищем и прямостоячими, или приподнимающимися тонкими облиственными побегами (рис. 1) [8].



Рис. 1. *Potentilla erecta* на юге Томской области
[Fig. 1. *Potentilla erecta* in the south of Tomsk region]

P. erecta – евро-западносибирский, но преимущественно европейский бореально-монтанный вид, незначительно проникающий за пределы полярного круга – в Арктическую область [9]. Широко распространен по всей территории Европы от самого севера (Шотландия и Скандинавия) до Средиземного моря, заходит в Италию, Грецию и частично в Малую Азию [10]. Встречается во всех областях средней полосы России [11]. Далее ареал лапчатки прямостоячей огибает Уральский хребет и в виде неширокого языка проникает в южнотаежные леса и лесостепь Западной Сибири (до верхнего течения Оби). Небольшой изолированный участок ареала этого вида имеется в предгорьях Северного Кавказа [12, 13]. На основном (европейском) участке ареал *P. erecta* произрастает в самых разных сообществах – в смешанных лесах, борах, вересковых пустошах, вдоль канав мелиорации и дорог, на суходольных лугах; в горах поднимается до субальпийского пояса [14]. В Сибири отмечается в Алтайском крае, Тюменской, Курганской, Омской, Томской, Кемеровской и Новосибирской областях; растет в разреженных сосновых и березовых лесах, на лесных опушках, по окраинам болот [15, 16]. В Томской области встречается по югу, начиная с широты г. Томска [17]. На территории Сибири вид охраняется в Томской [17], Омской [18] и Кемеровской [19] областях. Интродуцирован в Сибирском ботаническом саду ТГУ (г. Томск), Хакасском национальном ботаническом саду НИИ аграрных проблем Хакасии СО РАСХН (с. Зеленое, Республика Хакасия) и Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск) [20]. По результатам интродукционных исследований, проведенных в Сибирском ботаническом саду ТГУ (СибБС ТГУ), *P. erecta* отнесена к устойчивым видам [21].

Лапчатка прямостоячая – ценное лекарственное растение, издавна используется в научной и народной медицине России [22]. Корневище калгана обладает противовоспалительным, вяжущим, бактерицидным, кровоостанавливающим, иммуномодулирующим и антиоксидантным действием [23, 24]. Применяется в виде отвара и настойки при воспалительных заболеваниях желудочно-кишечного тракта (диарее, энтерите, энтероколите), различных внутренних кровотечениях, болезнях печени, малярии. В виде полосканий отвар корневищ используется при воспалениях слизистой оболочки полости рта – стоматитах, ангинах, фарингитах. Наружно в виде примочек и ванн при геморрое, ожогах, ранах, мокнущих экземах и гематомах [25, 26]. Помимо лекарственного значения, *P. erecta* используется как красильное и дубильное средство, в качестве приправы к рыбным и мясным блюдам, при производстве пива [27–29].

Полевые исследования *P. erecta* проводились неоднократно с 2012 по 2024 гг. на междуречной части бассейнов Оби и Томи (левобережье Томи) и среди лесных насаждений г. Томска (правобережье Томи).

Обь-Томское междуречье представляет собой аллювиально-аккумулятивную равнину с плоской, слабо расчлененной поверхностью и абсолютными высотами, не превышающими 130–150 м над уровнем моря. В рельефе этой водораздельной равнины хорошо выражены широкие долинообразные ложбины древнего стока, выполненные в основном песчаными отложениями и характеризующиеся своеобразным дюнно-грядовым ландшафтом. Основной растительной формацией в районе выступают травянистые, травянисто-кустарничковые сосновые и смешанные леса, сочетающиеся с чистыми лишайниковыми борами. На слабодренированных участках встречаются травяно-сфагновые и хвощево-зеленомошные кедровники, а также осоково-вейниковые и осоковые березняки. Междривные понижения часто заболочены, либо заняты небольшими озерами [30].

Правобережье Томи рассматривается в составе Колывань-Томской складчатой возвышенности, характеризующейся более возвышенным и расчлененным рельефом [31]. В растительном покрове этой территории преобладают смешанные, березовые и березово-осиновые леса, с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом и участием представителей таежного мелкотравья. Эти леса чередуются с участками суходольных лугов. К ним также примыкают острова темнохвойной тайги, проникающие сюда из Кузнецкого Алатау [32].

Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *P. erecta* выполняли с использованием традиционных геоботанических подходов [33]. Количественное обилие видов оценивали с применением шкалы Друде [34]. Латинские названия видов приведены согласно современному онлайн-ресурсу POWO [35]. При изучении сезонного ритма развития особей вида использовались подходы, предложенные в работах И.В. Борисовой [36] и И.Н. Бейдеман [37]. Популяционные исследования проводили с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [5, 38–40]. Онтогенетические состояния исследуемого вида выделены нами на основании комплекса морфологических и биологиче-

ских признаков, опираясь на характеристику онтогенеза *P. erecta*, описанного Л.А. Жуковой [8]. Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывали трансекты, разделенные на учетные площадки. В каждой исследуемой ценопопуляции было заложено не менее 20 площадок площадью по 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. Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп. Тип ценопопуляции устанавливали по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [41], которая строилась на основе совместного использования двух показателей – индекса возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω). Также для ценопопуляций определяли индекс восстановления (I_B) [42]. Морфологические особенности *P. erecta* 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 дихотомических разветвлений (до основной генеративной зоны побега), число листьев и цветков на побеге, длина и ширина стеблевого листа в средней части побега, диаметр цветка. Фертильность пыльцы определялась по методике М.П. Александера [43]. Для анализа использовались полностью раскрывшиеся пыльники. При определении фертильности анализировалось не менее 300 пыльцевых зерен каждого вида. Фертильная пыльца окрашивалась в красный цвет, стерильная пыльца – в зеленый. Исследование прорастания пыльцевых зерен (жизнеспособность) проводили по методике Д.А. Транковского [43]. Основу питательной среды составляет 1%-й раствор агар-агара с добавлением сахарозы. Опытным путем установлено, что 15%-я концентрация сахарозы является оптимальной для прорастания пыльцы лапчатки прямостоячей. В качестве дополнительных компонентов среды использовались минеральные соли по методике Брюбакера–Квака в следующих концентрациях [44]: H_3BO_3 – 0,01%; $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0,03%; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. При изучении семенной продуктивности *P. erecta* придерживались методики Т.А. Работнова [45], с рекомендациями И.В. Вайнагий [46] и Р.Е. Левиной [47]. В качестве основных показателей учитывались: число цветков и плодов на побег, число семязачатков в цветке и семян (орешков) в плоде, потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли как среднее количество семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности Кпр рассчитывали, как процентное отношение РСП к ПСП. Морфология орешков описана, опираясь на работы А.П. Меликяна, Н.А. Бондарь [48] и В.И. Курбатского [49].

Масса 1000 семян (орешков) определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0.001 г в соответствии с ГОСТ 34221-2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [50]. Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [51], с нашей модификацией. Семена проращивали после шести месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян стратифицировали при температуре 0–2°C в течение 3 месяцев. 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 всех исследуемых признаков рассчитывалось среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования оценивались по Г.Ф. Лакину [52]: $CV < 11\%$ – низкий, $CV = 11–25\%$ – средний, $CV > 25\%$ – высокий. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016. Статистическая значимость различий между популяциями определялась однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA) по критерию Дункана при $p < 0,05$ в программе Statistica 10.

Результаты исследования и обсуждение

Экология и фитоценотическая приуроченность. *P. erecta* обладает довольно широкой экологической амплитудой толерантности ко многим эколого-ценотическим факторам, проявляя вторичный тип стратегии жизни – эколого-ценотический пациент с элементами эксплерентности [53]. Способность этого вида произрастать на разных типах почв с разными режимами увлажнения, богатства и кислотности, а также освещенности местообитания обеспечивает его широкое распространение и встречаемость в самых разнообразных растительных формациях. Лапчатка не выносит только сильного затенения. По наблюдениям ряда авторов, оптимальные условия для ее развития складываются на открытых, хорошо увлажняемых участках с кислыми, бедными гумусом почвами и частичным затенением местообитаний. Особенно хорошо разрастается в фитоценозах, где снижена конкуренция со стороны других травянистых видов [10, 13, 54, 55]. Также достаточно продуктивные заросли *P. erecta* способна формировать при умеренном выпасе, ведущем к частичному нарушению напочвенного покрова и улучшению для вида режима аэрации и семенного возобновления [53].

В пределах средней полосы европейской части России лапчатка прямостоячая относится к числу широко распространенных растений и как равнинный вид наиболее часто встречается в луговых и лугово-лесных формациях [56]. На территории Сибири местообитания *P. erecta* связаны преимущественно с лесными фитоценозами [15].

Нами были изучены четыре локальные ценопопуляции (далее – ЦП) *P. erecta*. Две ЦП расположены в пределах тимирязевского соснового бора (лесхоз «Тимирязевское лесничество» на левобережье Томи): ЦП 1 – среди лесного массива (окр. н. п. Тимирязевское), ЦП 2 – на участке лесных вырубок (окр. н. п. 86 Квартал). Две другие ЦП находятся в составе лесопаркового зеленого пояса г. Томска (правобережье Томи): ЦП 3 – в лесном массиве в конце ул. Иркутский тракт, ЦП 4 – в лесном массиве в конце ул. Мичурина. Ниже приводится краткая фитоценотическая характеристика исследованных местонахождений редкого вида.

ЦП 1: травянисто-кустарничковый сосновый лес в окр. н. п. Тимирязевское, возле озера Песчаное («Тимирязевское лесничество»). Координаты: 56.460404, 84.879769. В древесном ярусе доминирует *Pinus sylvestris* L. с сомкнутостью крон 0,5. Подлесок редкий, состоит из подроста *Betula pubescens* Ehrh. (sol), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (Wimm. & Grab.) Hedl. (sol), *Salix caprea* L. (sol), *Populus tremula* L. (sol), единично – *Malus baccata* (L.) Borkh. Травяной ярус хорошо развит, высотой в среднем 25–30 см (максимально до 80 см), с ОПП – 40%. Основу травостоя составляют *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (sp-cop₁), *Rubus saxatilis* L. (sp-cop₁), *Carex pediformis* var. *macroura* (Meinsh.) Kük. (sp), *Linnaea borealis* L. (sp), *Poa pratensis* L. (sp), *Potentilla erecta* (sp), *Trifolium lupinaster* L. (sp), *Vaccinium myrtillus* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp). Достаточно часто, но с меньшим обилием (sol-sp) встречаются *Astragalus danicus* Retz., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton, *Fragaria vesca* L., *Galium boreale* L., *Geranium sylvaticum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Solidago virgaurea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Присутствуют, но не принимают значительного участия в сложении травостоя (с обилием sol) *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr., *Pentanema salicinum* (L.) D. Gut. Larr., Santos-Vicente, Anderb., E. Rico & M.M. Mart. Ort., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melica nutans* L., *Prunella vulgaris* L., *Trifolium pratense* L., *Viola elatior* Fr. и др. Всего в сообществе выявлен 41 вид высших сосудистых растений, среди которых также отмечен редкий для Томской области вид папоротникообразных – *Botrychium multifidum* [17].

ЦП 2: лесная рубка среди соснового бора в окр. н. п. 86 Квартал («Тимирязевское лесничество»). Координаты: 56.404366, 84.617639. Местообитание вида характеризуется наличием уже достаточно развитого подроста из *Pinus sylvestris* (sp), *Betula pubescens* (sp), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sp) и фрагментарно – зарослей малины *Rubus idaeus* L. (sp). Единично встречаются *Salix caprea* и подрост хвойных пород *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. Из кустарников также отмечен *Rhododendron tomentosum* Harmaja (cop₁), формирующий локальные заросли по краю вырубки. Местами в напочвенном слое хорошо выражен моховой покров. Травяной ярус представлен луговым лесным разнотравьем высотой до 1,5 м, с ОПП 90–95%. Доминантами выступают: *Epilobium angustifolium* L. (cop₁), *Rubus saxatilis* (cop₁), *Vaccinium vitis-idaea* (cop₁), *Calamagrostis arundinacea* (sp-cop₁), *Hieracium umbellatum* L. (sp-cop₁), *Linnaea borealis* (sp-cop₁). Достаточно обильны *Cala-*

magrostis epigejos (L.) Roth (sp), *Luzula pilosa* (L.) Willd. (sp), *Maianthemum bifolium* (sp). С меньшим обилием встречаются *Melampyrum pratense* L. (sol), *Potentilla erecta* (sol), *Solidago virgaurea* (sol), *Lysimachia europaea* (L.) U. Manns & Anderb. (sol), *Trifolium lupinaster* (sol), *Viola elatior* (sol) и некоторые другие виды. Всего в сообществе выявлено 32 вида.

ЦП 3: массив смешанного сосново-березового леса в конце ул. Иркутский тракт, г. Томск. Координаты: 56.527506, 85.077671. Исследован участок леса вдоль ручья. Древесный ярус составлен *Betula pendula* Roth (cop₁) и *Pinus sylvestris* (sol), сомкнутость крон – 0,4. Подлесок густой, состоит из поросли *Populus tremula* (sp), *Prunus padus* L. (sp), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sp), *Viburnum opulus* L. (sp), *Salix caprea* (sol), *Rosa cinnamomea* L. (sol), *Ribes spicatum* E. Robson (sol). Травостой многоярусный, высотой в среднем 70–80 см (максимально до 1,2 м), с ОПП – 70%. Доминируют *Equisetum sylvaticum* L. (cop₁), *Milium effusum* L. (cop₁), *Rubus saxatilis* (cop₁), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (sp), *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. (sp), *Dactylis glomerata* L. (sp), *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (sp), *Vicia unijuga* A. Braun (sp). Остальные виды встречаются реже, с обилием sol: *Adoxa moschatellina* L., *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pediformis* var. *macroura*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia* L., *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla erecta*, *Pulmonaria mollis* J.F. Wolff ex Hornem., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium lupinaster*, *Trollius asiaticus* L., *Vaccinium myrtillus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium* L. Среди видов, не свойственных лесным ценозам, также отмечаются *Agrimonia pilosa* Ledeb. (sol), *Alchemilla vulgaris* L. (sol), *Trifolium repens* L. (sol). Всего в сообществе выявлено 40 видов.

ЦП 4: массив травянистого березового леса в конце ул. Мичурина, г. Томск. Координаты: 56.532213, 85.069899. Исследованная часть лесного массива граничит с заболоченным участком. В древесном ярусе доминирует *Betula pubescens* (cop₁), единично отмечается *Pinus sylvestris* (un). Сомкнутость крон – 0,8. Подлесок редкий, состоит из *Populus tremula* (sol), *Prunus padus* (sol), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sol), *Salix caprea* (sol), *Viburnum opulus* (sol) и подроста *Picea obovata* (un). Травостой в среднем 45 см, ОПП – 60%. Наиболее часто встречаются злаки *Milium effusum* (cop₁), *Dactylis glomerata* (sp), *Poa nemoralis* L. (sp), осока *Carex pediformis* var. *macroura* (sp), из разнотравья – *Aegopodium podagraria* L. (sp), *Equisetum hyemale* L. (sp), *E. sylvaticum* (sp), *Fragaria vesca* (sp), *Galium boreale* (sp), *Lathyrus vernus* (sp), *Rubus saxatilis* (sp), *Trifolium lupinaster* (sp). Реже (с обилием – sol) отмечаются *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Adoxa moschatellina*, *Bupleurum aureum*, *Campanula stevenii* subsp. *altaica* (Ledeb.) Fed., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Geranium sylvaticum*, *Geum urbanum* L., *Lathyrus gmelinii* (Fisch. ex Ser.) Fritsch, *Melica nutans*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Potentilla erecta*, *Pulmonaria mollis*, *Sanguisorba officinalis*, *Stellaria graminea* L., *Trollius asiaticus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia unijuga* A. Braun, *V. sepium*, *Viola mirabilis* L. Всего в сообществе выявлено 39 видов.

Таким образом, распространение *P. erecta* в Томской области тесно связано с сосновыми, березовыми и смешанными лесами, широко представленными на междуречных пространствах юга области. Эти леса имеют осветленный древостой, нередко разреженный вырубками, и характеризуются более или менее развитым подлеском и хорошо сформированным травянистым ярусом. На Обь-Томском междуречье *P. erecta* произрастает в травянисто-кустарничковых сосновых борах, развивающихся на песчаных отложениях ложбин древнего стока. В окр. н. п. Тимирязевское (ЦП 1) она описана нами на участке спелого соснового леса, который с одной стороны находится в контакте с торфяным болотом, поросшим низкорослой сосной, с другой – граничит с широким песчаным берегом озера. Близость озера и болота свидетельствует о неглубоком залегании грунтовых вод, в свою очередь поддерживающих устойчивое увлажнение почвы в окружающем их сосняке. Неплотный и низкорослый травостой среди осветленного древостоя снижает межвидовую конкуренцию и создает благоприятные условия для произрастания этого мало конкурентного вида. Поэтому в этой ассоциации лапчатка встречается наиболее обильно (sp). В окр. н. п. 86 Квартал (ЦП 2) *P. erecta* формирует малообильную ассоциацию (sol) в составе зарастающей вырубки среди сосняка-брусничника. Мощное развитие травостоя (с ОПП до 95%) и молодого подроста древесных пород из *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* значительно затрудняет его воспроизводство, а соответственно, и дальнейшее развитие редкого вида на этом участке.

На правобережье Томи *P. erecta* встречается в составе березовых и смешанных лесов, являющихся частью лесопаркового зеленого пояса г. Томска. На исследованном участке лесного массива, расположенного в конце ул. Иркутский тракт (ЦП 3), основной лесообразующей породой выступает *Betula pendula* с незначительной примесью *Pinus sylvestris*. Неравномерная сомкнутость верхних ярусов растительности (древесного и кустарничкового) и травостой с фрагментарной плотностью создают на отдельных участках подходящие условия для семенного размножения лапчатки. Здесь она встречается небольшими локальными группами, состоящими из особей разных возрастов. Среди лесного массива в конце ул. Мичурина (ЦП 4) доминирующее положение в древесном ярусе переходит к *Betula pubescens*, формирующей густой, хорошо затеняющий почву полог. В этих условиях, из-за недостатка света, особи *P. erecta* равномерно и достаточно редко рассредоточены по всей исследованной площади.

Структура ценопопуляций. В окрестностях г. Томска лапчатка прямоходящая встречается очень локально, масштабных зарослей не образует. В описанных ценозах особи *P. erecta* распределены спорадически, одиночными растениями или небольшими скоплениями, состоящими преимущественно из взрослых особей (вегетативного и генеративного состояний). Наиболее высокими показателями экологической (10,50 ос./м²) и эффективной плотности (7,04 ос./м²) характеризуется ЦП 1, развивающейся под пологом разреженного соснового леса с общим невысоким травостоем и проективным покрытием надземной массы. Минимальное число особей на

единицу площади (1,94 ос./м²) отмечено в ЦП 4, размещенной среди со-
мкнутого древостоя березового леса (табл. 1).

Анализ возрастной структуры показал, что основную долю в ценопопу-
ляциях *P. erecta* составляют особи генеративного периода (65,3–82,1%).
В ЦП 1 максимальный пик формируется на молодых генеративных, в ЦП 2
и ЦП 3 – на средневозрастных, в ЦП 4 – на старых генеративных особях.
Прегенеративный период (j–v) представлен всеми возрастными группами.
На их долю приходится от 17,9% (ЦП 2) до 32,4% (ЦП 1) особей от общего
числа, что указывает на наличие в ценопопуляциях процесса семенного
возобновления. Постгенеративный период менее выражен и представлен
только особями субсенильного состояния (ЦП 1, 3 и 4) или не выявлен со-
всем (ЦП 2).

Таблица 1 [Table 1]

Демографические характеристики ценопопуляций *P. erecta* в Томской области
[Demographic characteristics of *P. erecta* coenopopulations in the Tomsk region]

Признак [Indicator]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 2 [CP 2]	ЦП 3 [CP 3]	ЦП 4 [CP 4]
Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic stage, %]				
j	1,9	0	15,2	6,5
im	16,2	14,3	8,7	3,2
v	14,3	3,6	6,5	12,9
g ₁	37,1	32,1	21,7	22,6
g ₂	23,8	39,3	26,2	16,1
g ₃	5,7	10,7	17,4	29,0
ss	1,0	0	4,3	9,7
s	0	0	0	0
Демографические показатели [Demographic characteristics]				
M, ос/м ² [M, ind./m ²]	10,50	2,33	2,56	1,94
M _е , ос/м ² [M _е , ind./m ²]	7,04	1,80	1,64	1,30
Iв [Ir]	0,49	0,22	0,47	0,33
Δ	0,29	0,37	0,37	0,46
ω	0,67	0,77	0,64	0,67
Тип ЦП [Type of CP]	Зреющая [ripening]	Зрелая [mature]	Переходная [transitional]	Переходная [transitional]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генера-
тивное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологиче-
ская плотность, M_е – эффективная плотность, Iв – индекс восстановления; Δ – ин-
декс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – число 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 densi-
ty, Me - effective density, Ir - renewal index, Δ - age index, ω - efficiency index, ind./m² - number of
individuals per 1 m²].

Незначительная численность особей постгенеративного периода (1,0–9,7%), по-видимому, обусловлена быстрыми темпами старения и отмирания растений на этих стадиях развития (см. табл. 1).

Способность ценопопуляций к самовозобновлению в конкретных условиях среды наглядно характеризуется индексом восстановления (Iv). Из табличных данных (см. табл. 1) видно, что он начинает снижаться там, где складываются неблагоприятные экологические условия для прорастания семян (ЦП 2, 4). В ЦП 2 появлению самосева мешает высокий травостой и густой подрост древесных пород, развивающихся на месте вырубленного соснового леса. По-видимому, с этим связано отсутствие в данной ценопопуляции проростков и ювенильных особей. При этом в ней еще продолжает сохраняться некоторое количество имматурных растений (14,3%), свидетельствующих о том, что процесс возобновления вида на начальных стадиях зарастания вырубки был более успешным. В ЦП 4 развитие молодых особей (j, im) тормозит толстый слой листового опада и низкая освещенность местообитания, из-за чего их доля заметно снижена и составляет всего 9,7% от общего числа особей в ценопопуляции. Наиболее высокие значения Iv сохраняются в ЦП 1 (0,49) и ЦП 3 (0,47), где неплотный травостой и достаточно хорошая освещенность местообитания способствует накоплению особей в молодой части спектра (см. табл. 1).

Таким образом, исследованные ценопопуляции *P. erecta* в природных условиях юга Томской области формируют онтогенетические спектры центрированного типа с максимумами на особях молодого генеративного состояния (ЦП 1) и зрелого генеративного состояния (ЦП 2, 3) и правостороннего типа с максимумом на особях старого генеративного состояния (ЦП 4). Ценопопуляции являются нормальными, полночленными (сильные особи для вида не характерны) или неполночленными (отсутствуют особи начальных стадий онтогенеза). По классификации «дельта–омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 1 относится к зреющей, ЦП 2 – зрелой, ЦП 3 и ЦП 4 – переходной (см. табл. 1). Самоподдержание ценопопуляций в природе осуществляется семенным путем. Наиболее благоприятные условия для развития проростков и молодых растений складываются в ЦП 1 и ЦП 3.

Согласно литературным источникам, основные ресурсы *P. erecta* сосредоточены на европейском участке ареала, где этот вид в оптимальных (или приближенных к оптимуму) для него условиях произрастания способен формировать однородные сообщества высокой продуктивности [12, 55, 57]. В зависимости от типа ценоза плотность особей на 1 м² варьировала в широких пределах. Максимальных значений она достигала на влажных лугах и в заболоченных сообществах со сфагнумом. Для средней полосы России в разные годы в среднем изменялась от 61,9 до 297,3 ос/м². В лесных фитоценозах плотность особей имела минимальные значения 6,8–12,9 ос/м² [13, 55]. В Республике Беларусь средний показатель плотности растений на луговых участках с высокими промысловыми характеристиками исследуемого вида составил 83,9 ос/м², а на участках с обильным подростом из древесных пород – всего 8,1 ос/м² [53]. Таким образом, на разных участках ареала в сходных фитоценологических условиях (в лесных

сообществах) *P. erecta* формирует ценопопуляции с низкой плотностью, не имеющих ресурсного значения.

При изучении демографической структуры ценопопуляций *P. erecta* в европейском секторе ареала установлено, что в благоприятных для произрастания вида условиях отмечается стабильное преобладание в онтогенетическом спектре особей генеративного периода и нормальный ход семенного возобновления, способствующий накоплению особей молодой фракции. Благодаря этому в луговых сообществах формируются зрелые ценопопуляции с высокой численностью особей как в молодой (j–v), так и в генеративной (g₁–g₃) части онтогенетического спектра [13]. Несмотря на то, что в условиях юга Томской области местообитания вида связаны исключительно с лесными фитоценозами, он формирует ценопопуляции со схожей онтогенетической структурой (см. табл. 1).

Сезонный ритм развития. Наблюдения за сезонным ритмом развития в СибБС ТГУ показали, что *P. erecta* – весенне-летне-осеннезеленый вид, частично сохраняющий жизнеспособные побеги вплоть до весны следующего года. После выхода из-под снега они не играют существенной роли в дальнейшем развитии растения и постепенно отмирают. Начало отрастания новых побегов приходится на первую половину мая. Цветение очень растянутое, начинается с первых чисел июня и продолжается до конца сентября. Одновременно с цветением происходит завязывание и формирование плодов (многоорешков). Первые семена (орешки) начинают созревать в конце июня. Созревание и опадание орешков происходит до самых заморозков. Общая продолжительность вегетационного периода в среднем длится около 176–198 дней. В природных условиях цветение вида менее продолжительно, со второй половины июня – до конца августа.

Морфология. Изучение морфологических особенностей особей *P. erecta* в разных эколого-ценотических условиях юга Томской области выявило, что на одном растении средневозрастного генеративного состояния (g₂) насчитывается от 4 до 41 генеративных побегов, в среднем от 6,4 шт. (в ЦП 4) до 18,9 шт. (в ЦП 2). Самые многопобеговые растения развиваются на вырубках в первые годы их зарастания (ЦП 2). Меньше всего побегов формируется под сильно затеняющими почву сомкнутыми кронами лесных насаждений (ЦП 4). Число дихотомических разветвлений и листьев на побеге также изменяется в зависимости от степени освещенности местообитания. У растений среди разреженного древостоя с невысоким травяным ярусом (ЦП 1) образуются более разветвленные побеги (в среднем до 3,5 дихотомических разветвлений) с большим числом боковых сегментов и, соответственно, формируется больше листьев (в среднем до 16,4 шт.). Линейные признаки в целом варьируют в нешироких пределах. Однако особи, развивающиеся среди высокого травостоя с достаточно хорошими условиями освещенности (ЦП 3), формируют наиболее длинные побеги с более крупными листьями и цветками (табл. 2).

Как правило, количественные показатели, в большей степени зависящие от условий обитания, имеют высокий уровень изменчивости ($CV=26,1–72,5\%$).

Таблица 2 [Table 2]

Морфологические и репродуктивные характеристики генеративных особей *P. erecta* в природных местообитаниях и в условиях интродукции
[Morphological and reproductive characteristics of generative individuals of *P. erecta* in natural habitats and under conditions of introduction]

Признак [Indicator]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 2 [CP 2]	ЦП 3 [CP 3]	ЦП 4 [CP 4]	СиБС ТГУ [SibBS TSU]
Число генеративных побегов у особи g ₂ , шт. [Number of generative shoots in g ₂ individual, pcs]	$\frac{6,9 \pm 0,6^a}{43,0}$	$\frac{18,9 \pm 2,5^b}{60,6}$	$\frac{9,6 \pm 1,0^a}{57,6}$	$\frac{6,4 \pm 0,9^a}{59,1}$	$\frac{75,2 \pm 4,7^c}{32,6}$
Длина побега, см [Shoot length, cm]	$\frac{42,8 \pm 1,4^a}{16,9}$	$\frac{38,2 \pm 1,0^a}{13,1}$	$\frac{48,7 \pm 1,2^b}{15,1}$	$\frac{44,3 \pm 1,7^a}{18,3}$	$\frac{49,8 \pm 1,2^b}{12,7}$
Число дихотомических разветвлений на побеге, шт. [Number of dichotomous branches on a shoot, pcs.]	$\frac{3,5 \pm 0,4^a}{54,2}$	$\frac{2,1 \pm 0,3^{ab}}{72,5}$	$\frac{1,9 \pm 0,2^b}{50,3}$	$\frac{1,8 \pm 0,2^{ab}}{52,0}$	$\frac{9,0 \pm 0,7^c}{26,2}$
Число листьев на генеративном побеге, шт. [Number of leaves on a generative shoot, pcs.]	$\frac{16,4 \pm 1,3^a}{40,9}$	$\frac{11,3 \pm 0,8^a}{36,9}$	$\frac{12,1 \pm 0,4^a}{21,8}$	$\frac{10,9 \pm 0,6^a}{26,1}$	$\frac{50,6 \pm 2,7^b}{28,6}$
Длина стеблевого листа, см [Length of stem leaf, cm]	$\frac{4,2 \pm 0,1^a}{10,6}$	$\frac{4,4 \pm 0,1^{ab}}{12,0}$	$\frac{4,8 \pm 0,1^{ab}}{8,4}$	$\frac{4,6 \pm 0,1^{ab}}{10,6}$	$\frac{3,5 \pm 0,1^{ac}}{12,7}$
Ширина стеблевого листа, см [Width of stem leaf, cm]	$\frac{4,0 \pm 0,1^a}{13,2}$	$\frac{4,1 \pm 0,1^a}{11,4}$	$\frac{4,6 \pm 0,1^{ab}}{13,3}$	$\frac{4,2 \pm 0,1^{ab}}{12,0}$	$\frac{3,2 \pm 0,1^{ac}}{14,0}$
Диаметр цветка, см [Flower diameter, cm]	$\frac{1,1 \pm 0,02^a}{9,6}$	$\frac{0,9 \pm 0,04^b}{12,5}$	$\frac{1,2 \pm 0,03^a}{11,7}$	$\frac{1,2 \pm 0,04^a}{9,1}$	$\frac{0,9 \pm 0,03^b}{14,9}$
Фертильность пыльцы, % [Pollen fertility, %]	$\frac{95,4 \pm 1,5^a}{2,8}$	$\frac{89,1 \pm 2,5^a}{7,9}$	$\frac{95,8 \pm 1,4^a}{2,9}$	$\frac{93,8 \pm 1,3^a}{2,7}$	$\frac{96,0 \pm 1,0^a}{2,0}$
Жизнеспособность пыльцы, % [Pollen viability, %]	$\frac{83,1 \pm 1,2^a}{6,3}$	$\frac{79,7 \pm 1,3^a}{8,7}$	$\frac{62,2 \pm 5,8^b}{20,9}$	$\frac{63,1 \pm 3,3^b}{18,3}$	$\frac{80,3 \pm 2,1^{ac}}{12,7}$
Число цветков на побеге, шт. [Number of flowers per shoot, pcs.]	$\frac{9,5 \pm 1,0^a}{57,5}$	$\frac{5,4 \pm 0,7^a}{66,1}$	$\frac{5,9 \pm 0,4^a}{45,1}$	$\frac{5,5 \pm 0,5^a}{44,8}$	$\frac{106,9 \pm 14,4^b}{69,9}$

Признак [Indicator]	ШП 1 [CP 1]	ШП 2 [CP 2]	ШП 3 [CP 3]	ШП 4 [CP 4]	СибБС ТГУ [SibBS TSU]
Число плодов на побеге, шт. [Number of fruits per shoot, pcs.]	$9,3 \pm 1,1^a$ 60,0	$5,2 \pm 0,7^a$ 67,3	$4,9 \pm 0,4^a$ 51,0	$5,4 \pm 0,5^a$ 44,1	$94,9 \pm 12,3^b$ 67,6
ППЦ [FFR, %]	$96,0 \pm 1,9^a$ 10,3	$97,6 \pm 1,2^{ab}$ 6,0	$83,1 \pm 3,1^{ab}$ 23,3	$98,5 \pm 1,2^a$ 5,6	$89,4 \pm 0,7^b$ 4,1
Число семязачтков в цветке, шт. [Number of ovules in a flower, pcs.]	$13,7 \pm 0,7^a$ 24,1	$6,5 \pm 0,5^b$ 36,0	$10,9 \pm 0,6^c$ 32,7	$8,8 \pm 0,5^b$ 26,1	$8,8 \pm 0,5^{bc}$ 28,5
Число орешков в плоде (многоореш- ке), шт. [Number of nuts in a fruit (polynut), pcs.]	$10,3 \pm 0,7^a$ 34,8	$3,6 \pm 0,3^b$ 42,7	$6,7 \pm 0,5^{bc}$ 45,8	$6,5 \pm 0,5^{bc}$ 34,8	$8,3 \pm 0,6^c$ 34,2
ПСП побега, шт. [RSP per shoot, pcs.]	$128,7 \pm 5,7^a$ 23,7	$35,6 \pm 2,3^b$ 33,7	$64,9 \pm 3,4^{ab}$ 32,3	$48,3 \pm 2,6^b$ 25,5	$953,2 \pm 57,9^c$ 29,7
РСП побега, шт. [RSP per shoot, pcs.]	$98,6 \pm 5,4^a$ 29,1	$18,9 \pm 1,5^b$ 42,6	$33,0 \pm 2,5^{ab}$ 46,5	$34,7 \pm 2,5^{ab}$ 34,7	$806,7 \pm 55,7^c$ 33,8
Кпр, % [Cpr, %]	$76,4 \pm 3,3^a$ 22,7	$58,1 \pm 5,2^a$ 46,9	$53,3 \pm 3,7^{ab}$ 43,0	$71,6 \pm 3,3^a$ 22,1	$84,5 \pm 2,2^{ac}$ 13,0
Длина орешка, мм [Nut length, mm]	$1,44 \pm 0,02^a$ 6,6	$1,43 \pm 0,03^a$ 9,9	$1,45 \pm 0,03^a$ 11,0	$1,42 \pm 0,03^a$ 9,6	$1,43 \pm 0,02^a$ 7,7
Ширина орешка, мм [Nut width, mm]	$0,94 \pm 0,02^a$ 9,9	$0,90 \pm 0,03^{ab}$ 16,6	$1,01 \pm 0,02^{ac}$ 10,1	$0,99 \pm 0,05^{ac}$ 13,2	$0,94 \pm 0,02^a$ 12,5
Масса 1000 шт. семян (орешков), г [Weight of 1000 nuts, g]	$0,29 \pm 0,01$ 4,1	$0,27 \pm 0,01$ 4,6	$0,39 \pm 0,01$ 7,1	$0,38 \pm 0,02$ 8,6	$0,42 \pm 0,01$ 2,6

Примечание. ШП – ценопопуляция, ППЦ – процент плодощветения, РСП – реальная семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. Данные представлены в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV . Идентичные буквенные индексы – различий между признаками нет, разные буквенные индексы – различия статистически значимы при $p < 0,05$.

[Note. CP - cenopopulation, FFR - fruits-to-flowers ratio, PSP - potential seed productivity, RSP - real seed productivity, Cpr - productivity coefficient. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean} . Identical letter indices show no differences between the indicators, different letter indices show that the differences are statistically significant at $p < 0.05$].

В то же время линейные показатели более стабильны и характеризуются низким или средним уровнем изменчивости ($CV=8,4-18,3\%$). На межпопуляционном уровне большинство морфологических признаков не имеют статистически достоверных отличий. Ценопопуляции достоверно различаются между собой только по некоторым показателям. Так, ЦП 2 отличается от остальных трех ценопопуляций только по числу генеративных побегов и диаметру цветка. ЦП 1 и ЦП 3 имеют достоверное отличие по степени разветвленности генеративного побега. ЦП 3 также отличается от всех по длине побега (см. табл. 2).

Сравнение морфологических параметров природных образцов *P. erecta* с культурными показало, что в условиях интродукционного эксперимента (СибБС ТГУ) растения формируют значительно большее количество генеративных побегов (в среднем 75,2 шт. на одну особь), которые также более разветвлены и облиственны, но развивают более мелкие цветки и листья, что с высокой степенью достоверности отличает их от образцов из природы (см. табл. 2).

Репродуктивные характеристики. В естественных условиях обитания *P. erecta* размножается исключительно семенным путем. Вегетативное размножение становится возможным только в условиях питомника путем искусственного деления корневища взрослой особи [10, 56]. При этом приживаемость деленок высокая и может достигать 83–91% [58, 59].

Репродуктивные особенности лапчатки прямостоячей для сравнения были изучены нами в природных местообитаниях и интродукционном эксперименте. Установлено, что пыльца *P. erecta* как в природе, так и в условиях интродукции сохраняет высокую фертильность – от 89,1% (ЦП 2) до 96,0% (СибБС ТГУ), что потенциально обеспечивает виду высокую результативность опыления. В то же время показатели жизнеспособности пыльцы существенно варьируют между образцами. Так у образцов из ЦП 3 и ЦП 4 наблюдаются минимальные значения: 62,2% и 63,1% соответственно. Наиболее высокими показателями прорастания пыльцы отличаются особи из ЦП 1 (83,1%) и культуры (80,3%) (см. табл. 2, рис. 2).

В природе *P. erecta* формирует побеги с небольшим количеством цветков, в среднем от 5,4 шт. (ЦП 2) до 9,5 шт. (ЦП 1), большинство из которых развиваются в плоды (ППЦ=83,1–98,5%). В одном плоде содержится 6,5–13,7 семязачатков и 3,6–10,3 семян (орешков). Максимальные показатели семенной продуктивности (ПСП и РСП) на побег выявлены у растений, встречающихся в окр. н.п. Тимирязевское в составе соснового леса (ЦП 1) – 128,7 семязачатков и 98,6 семян. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубki (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. Коэффициент продуктивности генеративного побега (Кпр) изменяется от 53,3% (ЦП 3) до 76,4% (ЦП 1). Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида реализуется в ЦП 1, имеющей также максимально высокие значения РСП (см. табл. 2).

Большинство репродуктивных показателей вида отличаются высокой степенью вариабельности. Самыми нестабильными признаками являются число цветков ($CV\geq 44,8\%$), плодов ($CV\geq 44,1\%$) и РСП ($CV\geq 29,1\%$).



Рис. 2. Проращание пыльцы *P. erecta* на питательной среде
 [Fig. 2. Germination of *P. erecta* pollen on nutrient medium]

Менее изменчивы ППЦ ($CV \leq 23,3\%$), фертильность ($CV \leq 7,9\%$) и жизнеспособность ($CV \leq 20,9\%$) пыльцы. Максимальных значений коэффициент вариации по многим признакам достигает в ЦП 2 и ЦП 3 (см. табл. 2). В ЦП 2 он, по-видимому, связан с высокой конкуренцией со стороны других видов, активно стремящихся занять свою нишу в нарушенном фитоценозе (зарастающая вырубка). В ЦП 3 определяется неравномерным режимом освещения, который складывается в лесном массиве при фрагментарном распределении густого подлеска.

При сравнении ценопопуляций достоверные различия между ними вносят только некоторые показатели – жизнеспособность пыльцы, число семязачатков и орешков, ПСП и РСП побега. По остальным признакам репродуктивной сферы различия отсутствуют. Как показал анализ достоверности различий, в наибольшей степени от других ценопопуляций обособлена ЦП 1, характеризующаяся максимально высокими репродуктивными показателями. ЦП 3 и ЦП 4, имеющие средние значения исследуемых признаков, в меньшей степени отличаются как между собой, так и от двух других ценопопуляций (см. табл. 2).

В целом для *P. erecta* в природе свойственна невысокая семенная продуктивность, которая в большей степени определяется эколого-ценотическими условиями среды. Так, согласно результатам исследований, полученным при изучении репродуктивных особенностей *P. erecta* в Московской области, продуктивность одной особи варьировала от 16–25 до 230–400 шт. семян [10]. По данным Т.И. Варлыгиной [13] урожайность одного растения там же в разные годы изменялась в пределах от 16,6 до 268,4 шт. семян. Максимальной продуктивности особи *P. erecta* достигали в луговых цено-

зах. Меньше всего семян формировалось в лесных сообществах [13]. В наших исследованиях урожайность средневозрастных генеративных особей (g_2) варьировала от 222 (ЦП 4) до 649 шт. (ЦП 1) семян, что в среднем выше аналогичных показателей вида на европейском участке ареала. То есть в условиях лесной зоны Западной Сибири особи *P. erecta* по репродуктивным показателям не уступают растениям, развивающимся в центральной части ареала.

Семена лапчаток после созревания легко осыпаются и накапливаются в верхних слоях почвы, создавая значительный банк семян [60]. Для *P. erecta*, распространение которой в широтном направлении тесно связано с человеком, наличие жизнеспособных семян в почве играет важную роль в способности этого вида адаптироваться к меняющимся условиям среды и успешно расширять свой ареал на север и северо-восток [13]. Семенной способ возобновления и обилие семян в почве позволяют *P. erecta* рассчитывать на интенсивное восстановление своих запасов после заготовки. Также не препятствуют росту и размножению лапчатки сенокошение и умеренный выпас. При скашивании семена легко дозревают в сене, пополняя запас семян на поверхности почвы. Умеренный выпас снижает задернованность травяного покрова, чем способствует ее внедрению и разрастанию в травостое [55]. И хотя на юге Томской области *P. erecta* не имеет ресурсного значения, а распространение больше носит фрагментарный характер, ее способность успешно плодоносить свидетельствует о достаточно устойчивом положении вида на границе ареала.

В условиях интродукционного эксперимента (СибБС ТГУ) значения большинства репродуктивных показателей вида резко увеличиваются, на что также указывают и другие авторы [10, 61, 62]. В среднем на побег развивается 953,2 семязачатка (ПСП) и 806,7 орешков (РСП), что достоверно отличает их от природных образцов. В культуре *P. erecta* наиболее полно реализует свой репродуктивный потенциал ($K_{пр} = 84,5\%$) (см. табл. 2). По урожайности средневозрастная генеративная особь в СибБС ТГУ (60,7 тыс. шт. семян) также существенно превосходит растения из природных ценопопуляций.

Морфология и всхожесть семян. Семена (орешки) *P. erecta* почковидной формы, темно-оливковые или коричневатые (рис. 3). Размеры семян, собранных в природных местообитаниях, изменяются в широких пределах: 1,30–1,68 мм длиной и 0,70–1,25 мм шириной. Наиболее крупные семена формируются в ЦП 3 (в среднем 1,45 мм длиной и 1,01 мм шириной), самые мелкие семена – в ЦП 2 (в среднем 1,43 мм длиной и 0,90 мм шириной). Размеры орешков у культивируемых образцов укладываются в уже указанные пределы, но при этом по массе (на 1000 шт. семян) они являются самыми тяжелыми – 0,42 г. Аналогичный показатель у природных образцов варьирует в пределах 0,27–0,39 г (см. табл. 2).

Всхожесть семян *P. erecta* много лет изучалась В.Л. Тихоновой [10] в условиях Московского питомника. Ею установлено, что семена данного вида имеют очень длительные период прорастания, занимающий от 4 до 6 месяцев.



Рис. 3. Семена (орешки) *P. erecta*
[Fig. 3. Seeds (nuts) of *P. erecta*]

При этом всхожесть семян обычно остается низкой – 20–30% и только в отдельные годы повышалась до 70–80%. Стратификация не является необходимым условием для проращивания. В лабораторных условиях семена способны прорасти в широком диапазоне температур, в том числе и при температурах стратификации (от 0°C до +5°C), но оптимальным для них остается режим с переменной температурой [10]. Более поздние данные, полученные другими авторами, показали значительную зависимость энергии прорастания и всхожести семян лапчатки от диапазона воздействующих температур. С ростом температуры (от +10°C до +25°C) их всхожесть увеличивалась с 13% до 80%, при этом период прорастания семян уменьшался более чем вдвое [63]. В природных условиях на способность семян к прорастанию оказывает влияние разнообразный комплекс внешних факторов. По данным В.Ю. Мандрик [64], изучавшей жизнеспособность семян в Карпатских горах, было установлено, что с увеличением высоты произрастания популяций *P. erecta* интенсивность прорастания семян значительно снижалась. При этом всхожесть зрелых семян изменялась, независимо от высоты, в широких пределах – от 0,25% до 70% [64].

В культуре СибБС ТГУ по данным В.П. Амелченко [65] семена *P. erecta* достаточно успешно проросли после 1 месяца стратификации – 68%. В наших опытах без предварительной обработки проросло не более 16,0% семян, после 3-х месяцев стратификации – до 92,0%.

Заключение

На юге Томской области проходит восточная граница распространения *Potentilla erecta* в Западной Сибири. Все известные местонахождения вида

тесно связаны с сосновыми, березовыми и смешанными лесами, имеющими осветленный древостой, развитый подлесок и хорошо сформированный травянистый ярус. В исследованных сообществах лапчатка прямостоячая характеризуется низкой плотностью, особи распределены спорадически, одиночными растениями или небольшими скоплениями. В природных условиях вид формирует зреющие, переходные и зрелые ценопопуляции со стабильным преобладанием в онтогенетической структуре особей генеративного периода.

Основным способом возобновления и поддержания численности вида в природе является семенное размножение. В целом для *P. erecta* свойственна невысокая семенная продуктивность, которая в большей степени определяется эколого-ценотическими условиями среды. Максимальные значения семенной продуктивности (ПСП и РСП) на побег выявлены у растений, встречающихся в составе соснового леса (ЦП 1) – 128,7 семязачатков и 98,6 семян. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубке (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида реализуется в ЦП 1 ($K_{пр} = 76,4\%$) и в условиях интродукционного эксперимента ($K_{пр} = 84,5\%$). По репродуктивным показателям особи лапчатки прямостоячей в условиях лесной зоны Западной Сибири не уступают растениям, развивающимся на европейском участке ареала. В культуре (Сибирский ботанический сад ТГУ) значения большинства морфологических и репродуктивных показателей вида существенно увеличиваются.

Ценопопуляционные исследования показали, что ЦП 1 и ЦП 3 можно охарактеризовать как стабильно существующие, в то время как ЦП 2 (из-за высокой конкуренции со стороны других видов на зарастающей вырубке) и ЦП 4 (из-за слабой освещенности местообитания) находятся в нестабильном состоянии. Для формирования целостной картины о распространении редкого вида в Томской области необходимо продолжить поиск новых местонахождений на территориях, занятых сосновыми и смешанными лесами, граничащими с болотными массивами. Рекомендуем продолжить мониторинг за состоянием выявленных ценопопуляций *P. erecta* и считаем недопустимым заготовки редкого вида в качестве лекарственного сырья.

Список источников

1. Пятый национальный доклад «Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации». М. : Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2015. 124 с.
2. Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности произрастания и состояние ценопопуляций *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. на северной границе распространения (Свердловская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 47–65. doi: 10.17223/19988591/37/4
3. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Жизнь на краю ареала: сравнительное изучение центральных и краевых популяций *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2023. Т. 78, № 2. С. 95–101. doi: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9

4. Блинова И.В. Эколого-ценотические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН. 2014. № 4 (19). С. 83–95.
5. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
6. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / под ред. М.М. Ишмуратовой. Уфа : Башк. энцикл., 2020. 276 с.
7. Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А., Алибегова А.Н., Магомедова С.М. Проблема адаптивных стратегий растений. Махачкала : Наука-ДНЦ, 2013. 300 с.
8. Жукова Л.А. Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. С. 155–159.
9. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1984. Вып. 9, ч. 1. Семейства Droseraceae – Rosaceae. 334 с.
10. Тихонова В.Л. Лапчатка прямостоячая // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1974. Вып. 1. С. 67–77.
11. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. Покрывосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М. : Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технологических исследований, 2003. 665 с.
12. Зайко Л.Н. Лапчатка прямостоячая – *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М. : ГУГК, 1983. С. 257.
13. Варлыгина Т.И. Динамика численности возрастных спектров и продуктивности ценопопуляций лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.) : дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 195 с.
14. Камелин Р.В. Лапчатка – *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. С. 394–452.
15. Курбатский В.И. *Potentilla* L. – Лапчатка // Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск : Наука, 1988. С. 38–83.
16. Флора Кемеровской области / отв. ред. С.А. Шереметова. Новосибирск : СО РАН, 2023. 520 с.
17. Красная книга Томской области / отв. ред. А.И. Пяк. Элиста : Процвет, 2023. 580 с.
18. Красная книга Омской области / отв. ред. Г.Н. Сидоров, Н.В. Пликина. Омск : Изд-во ОмГПУ, 2015. 633 с.
19. Красная книга Кузбасса. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. А.Н. Куприянов. Кемерово : ВЕКТОР-ПРИНТ, 2021. 239 с.
20. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. 495 с.
21. Prokoryev A.S., Chernova O.D. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. Vol. 421. 052034. doi: 10.1088/1755-1315/421/5/052034
22. ФС.2.5.0023.15 Лапчатки прямостоячей корневища // Государственная фармакопея Российской Федерации XIV издания. Т. 4. М. : Мин-во здравоохранения РФ. С. 6196–6201. URL: <https://femb.ru/record/pharmacopea14> (дата обращения: 14.03.2025).
23. Дикорастущие полезные растения России / отв. ред. А.Л. Буданцев, Е.Е. Лесиовская. СПб. : Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.
24. Беленовская Л.М., Медведева Л.И. Сем. Rosaceae // Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб. ; М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2009. С. 184–247.

25. Васфилова Е.С., Третьякова А.С., Подгаевская, Е.Н., Золотарева Н.В., Хохлова М.Г., Игошева Н.И., Эктова С.Н., Морозова Л.М. Дикорастущие лекарственные растения Урала : учебное пособие / под ред. В.А. Мухина. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. 204 с.
26. Shikov A.N., Narkevich I.A., Flisyuk E.V., Luzhanin V.G., Pozharitskaya O.N. Medicinal plants from the 14th edition of the Russian pharmacopoeia, recent updates // Journal of Ethnopharmacology. 2021. Vol. 268. 113685. doi: 10.1016/j.jep.2020.113685
27. Машанов В.И., Покровский А.А. Пряноароматические растения. М. : Агропромиздат, 1991. 287 с.
28. Коваленко С.А., Сысоева М.А., Нафикова М.Г. Разработка нового сорта светлого пива с добавлением экстракта *Potentilla erecta* // Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий. 2022. Т. 84, № 3. С. 66–73. doi: 10.20914/2310-1202-2022-3-66-73
29. Скобова Н.В., Ясинская Н.Н., Горохова А.В. Применение экстракта корня лапчатки *Potentilla erecta* в технологии крашения текстильных материалов // Вестник Витебского государственного технологического университета, 2024. № 1 (47). С. 82–92.
30. Евсеева Н.С., Земцов А.А. Рельефообразование в лесоболотной зоне Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1990. 242 с.
31. Филандышева Л.Б., Ромашова Т.В., Юркова К.Д. Географические особенности г. Томска и динамика сезонных ритмов в условиях глобального изменения климата. Томск : Изд-во ТГУ, 2021. 254 с.
32. Ильина И.С. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. С. 8–18.
33. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
34. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 s.
35. Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed 20.05.2025).
36. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л. : Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
37. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : методические указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
38. 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.
39. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
40. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / под. ред. Т.И. Серебрякова, Т.Г. Соколова. М. : Наука, 1988. 184 с.
41. 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
42. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
43. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. Справочник по ботанической микро-технике. Основы и методы. М. : МГУ им. М.В. Ломоносова, 2004. 312 с.
44. Brewbaker J.L., Kwack B.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

45. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1960. Т. 2. С. 20–38.
46. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
47. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений : обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
48. Меликян А.П., Бондарь Н.А. Семейство Rosaceae // Сравнительная анатомия семян / под. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб. : Мир и семья, 1996. Т. 5. Двудольные. Rosidae I. С. 102–123.
49. Курбатский В.И. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры сибирских представителей *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и его значение для систематики и филогении // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. Вып. 95. С. 9–17.
50. ГОСТ 34221-2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
51. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
52. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
53. Созинов О.В., Кузьмичева Н.А. Ценопопуляции *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. в условиях Неманского геоботанического района // Веснік ГрДУ ім. Я. Купалы. Сер. 2. 2002. № 2 (11). С. 142–151.
54. Харитонов Н.П. Сырьевые ресурсы лекарственных растений Вологодской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1964. 23 с.
55. Крылова И.Л., Евсеев Н.П. К ресурсной характеристике лапчатки прямостоячей в средней полосе Европейской части СССР // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 3. С. 360–368.
56. Фокина А.Г. К вопросу о биологии и экологии лапчатки прямостоячей *Potentilla erecta* (L.) Hampe // Материалы по экологии и физиологии растений уральской флоры. Свердловск : УрГУ, 1976. С. 147–151.
57. Ресурсоведческая характеристика лекарственных растений Вологодской области / Папанов А.В., Антонова В.И., Суслова Т.А., Репина Н.Н., Гаммермайстер Ю.Г. Вологда : ВГПУ, изд-во «Русь», 2005. 140 с.
58. Васфилова Е.С. О размножении лапчатки прямостоячей в культуре // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во КГУ, 1990. С. 42–48.
59. Гудиев О.Ю., Мухина О.В. Разведение и оценка устойчивости к неблагоприятным факторам лекарственных растений коллекции учебно-опытного хозяйства Ставропольского государственного аграрного университета // Вестник АПК Ставрополя. 2019. № 4 (36). С. 65–70. doi: 10.31279/2222-9345-2019-8-36-65-70
60. Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., 1982. С. 35–59.
61. Васфилова Е.С. Морфология и продуктивность лапчатки прямостоячей в природе и в условиях культуры // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во КГУ, 1988. С. 66–74.
62. Прохоров В.Н., Скорина В.В., Пугачев Р.М. Формирование коллекции растений рода *Potentilla* L. как перспективных источников биологически активных веществ и исходного материала для селекции // Плодоовощеводство и декоративное садоводство. Состояние и перспективы развития : материалы междунар. науч.-практ. конф. Горки : БГСХА, 2011. С. 175–180.
63. Докшина А.Ю. Лабораторная всхожесть лекарственных и пряно-ароматических растений, интродуцированных в ЦБС НАН Беларуси // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия

растительного мира : материалы междунар. науч. конф. Ч. 1. Минск : Медисонт, 2017. С. 69–73.

64. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. Rosaceae в природных популяциях (на примере флоры Карпат) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград, 1990. 48 с.
65. Амелъченко В.П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск : Изд-во Томского университета, 2010. 238 с.

References

1. Pyatyy nacional'nyy doklad "Sohranenie bioraznoobraziya v Rossijskoj Federacii" [Fifth national report "Conservation of biodiversity in the Russian Federation"]. Moscow: Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation; 2015. 124 p. In Russian
2. Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya - Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:47-65. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/37/4
3. Kirillova IA, Kirillova DV. Living at the edge: a comparative study of the central and marginal populations of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in European Northeast of Russia. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 16. Biologiya*. 2023;78(2):95-101. In Russian, English summary
4. Blinova IV. Ekologo-cenoticheskie i ontogeneticheskie strategii redkih vidov sosudistyh rasteniy Murmanskoy oblasti [Ecological-cenotic and ontogenetic strategies of rare species of vascular plants of the Murmansk region]. *Vestnik Kol'skogo Nauchnogo Centra RAN*. 2014;4(19):83-95. In Russian
5. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskiesosnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya Kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
6. Metodika izucheniya populyacij redkih i resursnykh vidov rasteniy na ohranyaemykh prirodnnykh territoriyah Respubliki Bashkortostan [Methodology for studying populations of rare and resource plant species in protected natural areas of the Republic of Bashkortostan]. Ishmuratova MM, editor. Ufa: Bashk. Encikl.; 2020. 276 p. In Russian
7. Magomedmirzaev MM, Guseinova ZA, Alibegova AN, Magomedova SM. The problem of adaptive strategies of plants. Mahachkala: Science DNC; 2013. 300 p. In Russian, English summary
8. Zhukova LA. Ontogenez lapchatki pryamostoyachej (*Potentilla erecta* L.) [Ontogenesis of *Potentilla erecta* L.]. In: *Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy* [Ontogenetic atlas of medicinal plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 1997. pp. 155-159. In Russian
9. Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudistyh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rayonah SSSR. Vol. 9 (1). Semeystva Droseraceae - Rosaceae [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the arctic regions of the USSR. Vol. 9 (1). Families Droseraceae - Rosaceae]. Yurcev BA, editor. Leningrad: Nauka; 1984. 334 p. In Russian
10. Tihonova VL. Lapchatka pryamostoyashchaya [*Potentilla erecta*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Vol. 1* [Biological flora of the Moscow region. Vol. 1]. Moscow: Moscow University Publ.; 1974. pp. 67-77. In Russian
11. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tihomirov VN. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. Vol. 2. Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepestnye) [Illustrated guide to plants of Central Russia. Vol. 2. Angiosperms (dicotyledons: dicotyledons)]. Moscow: Tovarishestvo Nauch. Izd. KMK, Inst-t Tekhnol. Issl.; 2003. 665 p. In Russian

12. Zayko LN. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. In: *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of areas and resources of medicinal plants of the USSR]. Moscow: GUGK; 1983. 257 p. In Russian
13. Varlygina TI. *Dinamika chislennosti vozrastnykh spektrov i produktivnosti cenopopulyatsiy lapchatki pryamostoyachey (Potentilla erecta (L.) Raeusch.)* [Dynamics of the number of age spectra and productivity of cenopopulations of *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow; 1983. 195 p. In Russian
14. Kamelin RV. *Potentilla* L. In: *Flora Vostochnoy Evropy. Vol. 10* [Flora of Eastern Europe. Vol. 10]. St. Petersburg: Mir i Sem'ya; Izd-vo SPHFA; 2001. pp. 394-452. In Russian
15. Kurbatskiy VI. *Potentilla* L. In: *Flora Sibiri. Rosaceae* [Flora of Siberia. Rosaceae]. Novosibirsk: Nauka; 1988. pp. 38-83. In Russian
16. Flora Kemerovskoy oblasti [Flora of the Kemerovo region]. Sheremetova SA, editor. Novosibirsk: SB RAS; 2023. 520 p. In Russian
17. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red Book of the Tomsk Region]. Pyak AI, editor. Elista: Prosvet; 2023. 580 p. In Russian
18. Krasnaya kniga Omskoy oblasti [Red Book of the Omsk Region]. Sidorov GN, Pliki-na NV, editors. Omsk: Omsk State Pedagogical University Publ.; 2015. 633 p. In Russian
19. Krasnaya kniga Kuzbassa. Vol. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveni-ya vidy rasteniy i gribov [Red Book of Kuzbass. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and mushrooms]. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: VEKTOR-PRINT; 2021. 239 p. In Russian
20. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV, editors. Novosibirsk: Akademicheskoe Izd-vo "Geo"; 2017. 495 p. In Russian
21. Prokopyev AS, Chernova OD. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2020;421:052034. doi: 10.1088/1755-1315/421/5/052034
22. FS.2.5.0023.15 Lapchatki pryamostoyachej kornevishcha. In: *Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii XIV izdaniya. Vol. 4* [State pharmacopoeia of the Russian Federation, XIV edition. Vol. 4]. Moscow: Ministry of Health of the Russian Federation. pp. 6196-6201. Available at: <https://femb.ru/record/pharmacopeia14> (accessed 14.03.2025).
23. Dikorastushchie poleznye rasteniya Rossii [Wild useful plants of Russia]. Budantsev AL, Lesiovskaya EE, editors. St. Petersburg: Publishing House of SPHFA; 2001. 663 p. In Russian
24. Belenovskaya LM, Medvedeva LI. Rosaceae. In: *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie cvetkovye rasteniya, ih komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. Vol. 2. Actinidiaceae - Malvaceae, Euphorbiaceae - Haloragaceae* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Vol. 2. Actinidiaceae - Malvaceae, Euphorbiaceae - Haloragaceae]. Budantsev AL, editor. St. Petersburg; Moscow: Tovarichestvo Nauch. Izd. KMK; 2009. pp. 184-247. In Russian
25. Vasilova ES, Tretyakova AS, Podgaevskaya, EN, Zolotareva NV, Khokhlova MG, Igosheva NI, Ektova SN, Morozova LM. Dikorastushchie lekarstvennye rasteniya Urala [Wild medicinal plants of the Urals]. Mukhin VA, editor. Ekaterinburg: Ural University Publ.; 2014. 204 p. In Russian
26. Shikov AN, Narkevich IA, Flisyuk EV, Luzhanin VG, Pozharitskaya ON. Medicinal Plants from the 14th Edition of the Russian Pharmacopoeia, Recent Updates. *Journal of Ethnopharmacology*. 2021;268:113685. doi: 10.1016/j.jep.2020.113685
27. Mashanov VI, Pokrovskiy AA. Pryanoaromaticheskie rasteniya [Spicy aromatic plants]. Moscow: Agropromizdat; 1991. 287 p. In Russian
28. Kovalenko SA, Sysoeva MA, Nafikova MG. The development of a new sort of bright beer with the *Potentilla erecta* extract. *Proceedings of the Voronezh State University of*

- Engineering Technologies*. 2022;84(3):66-73. In Russian, English summary. doi: 10.20914/2310-1202-2022-3-66-73
29. Skobova NV, Yasinakaya NN, Gorohova AV Application of centerlin root *Potentilla erecta* extract in technology of dying of textile materials. *Vestnik Vitebskogo Gosudarstvennogo Tekhnologicheskogo Universiteta = Bulletin of Vitebsk State Technological University*. 2024;1(47):82-92. In Russian, English summary
 30. Evseeva NS, Zemcov AA. Rel'efoobrazovanie v lesobolotnoy zone Zapadno-Sibirskoy ravniny [Relief formation in the forest-swamp zone of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1990. 242 p. In Russian
 31. Filandysheva LB, Romashova TV, Yurkova XD. Geographic features and dynamics of the year seasons in Tomsk in the face of global climate change. Tomsk: TSU Publishing; 2021. 254 p. In Russian, English summary. doi: 10.17223/978-978-5-94621-979-2-2021-1-254
 32. 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
 33. Polevaya geobotanika. T. 3 [Field geobotany. Vol. 3]. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 530 p. In Russian
 34. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 p.
 35. Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed 20.05.2025).
 36. Borisova IV. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva [Seasonal dynamics of plant community]. In: *Polevaya geobotanika. Vol. 4* [Field Geobotany. Vol. 4]. Leningrad: Nauka; 1972. pp. 5-94. In Russian
 37. 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
 38. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyx rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. 1950;6:7-204. In Russian
 39. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitocenopulyatsiy kak funkciya vremeni i energeticheskikh volnovykh processov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskie nauki*. 1975;2:7-34. In Russian
 40. Zaugol'nova LB, Zhukova LA, Komarov AS, Smirnova OV. Cenopulyatsii rasteniy (oчерki populyacionnoy biologii) [Plant coenopopulations (essays on population biology)]. Serebryakova TI, Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka; 1988. 184 p. In Russian.
 41. 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. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0002332920020058
 42. Zhukova LA. Populyacionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Joshkar-Ola: RIIK "Lanar"; 1995. 224 p. In Russian
 43. Barykina IP, Veselova TD, Devyatov AG. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and Techniques]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 312 p. In Russian
 44. 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
 45. Rabotnov TA. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyx rasteniy v soobshchestvakh [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. In: *Polevaya geobotanika. Vol. 2* [Field Geobotany. Vol. 2]. Moscow, Leningrad; 1960. pp. 20-38. In Russian

46. Vaynagiy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [About the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
47. Levina RE. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy [Reproductive biology of seed plants: a review of the problem]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
48. Melikyan AP, Bondar HA. Rosaceae. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Vol. 5. Dvudol'nye. Rosidae I*. [Comparative anatomy of seeds. Vol. 5. Dicotyledons. Rosidae I]. Takhtadzhyan AL, editor. St. Petersburg: Mir i Semya; 1996, pp. 102-123. In Russian
49. Kurbatsky VI. Pericarp and seed coat anatomy of Siberian representatives of the genera *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. and *Comarum* L. and its taxonomic and phylogenetic significance. *Sistematicheskie Zametki po Materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Systematic Notes on the Materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2005;95:9-17. In Russian, English summary
50. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromatischeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obschie tekhnicheskie usloviya [Seeds of medicinal and aromatic crops. Varietal and sowing qualities. General specifications]. Moscow: Standartinform Publ.; 2017. 27 p. In Russian
51. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii *in vitro* [Herbaceous plant seeds: features of the latent period, use in introduction and reproduction *in vitro*]. Ufa: Gilem Publ.; 2009. 116 p. In Russian.
52. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
53. Sozinov OV, Kuzmicheva NA. Cenopopulyacii *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. v usloviyah Nemanskogo geobotanicheskogo rayona [Cenopopulations of *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. in the conditions of the Neman geobotanical region]. *Vesnik Grodzenskaga Dzyarzhavna Universiteta imya Yanki Kupaly = Vesnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Ser. 2*. 2002;2(11):142-151. In Russian
54. Kharitonova NP. Syr'evye resursy lekarstvennykh rasteniy Vologodskoy oblasti [Raw materials of medicinal plants of the Vologda region. CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Leningrad; 1964. 23 p. In Russian
55. Krylova IL, Evseenko NP. K resursnoy harakteristike lapchatki pryamostoyachey v sredney polose Evropeyskoy chasti SSSR [On the resource characteristics of erect cinquefoil in the central zone of the European part of the USSR]. *Rastitel'nye Resursy = Plant Resources*. 1976;12(3):360-368. In Russian
56. Fokina AG. K voprosu o biologii i ekologii lapchatki pryamostoyachey *Potentilla erecta* (L.) Nampe [On the biology and ecology of *Potentilla erecta* (L.) Hampe]. In: *Materialy po ekologii i fiziologii rasteniy ural'skoj flory* [Materials on ecology and physiology of plants of the Ural flora]. Sverdlovsk: UrGU; 1976. pp. 147-151. In Russian
57. Papanov AV, Antonova VI, Suslova TA, Repina NN, Hammermeister YuG. Resursovedcheskaya harakteristika lekarstvennykh rasteniy Vologodskoy oblasti [Resource-study characteristics of medicinal plants of the Vologda region]. Vologda: VSPU, Rus Publ.; 2005. 140 p. In Russian
58. Vasilova ES. O razmnozhenii lapchatki pryamostoyachey v kul'ture [On the propagation of *Potentilla erecta* in culture]. In: *Introdukciya, akklimatizatsiya, ohrana i ispol'zovanie rasteniy: Mezhevuz. sbornik* [Introduction, acclimatization, protection and use of plants: Interuniversity collection]. Kuibyshev: KSU Publ.; 1990. pp. 42-48. In Russian
59. Gudiev OYu, Mukhina OV. Breeding and evaluation of resistance to adverse factors of medicinal plants collection of educational experience of Stavropol State Agricultural University. *Vestnik APK Stavropol'ya = Agricultural Bulletin of Stavropol Region*. 2019;4(36):65-70. In Russian, English summary. doi: 10.31279/2222-9345-2019-8-36-65-70

60. Rabotnov TA. Zhiznesposobnye semena v pochvah prirodnih biogeocенозов SSSR [Viable seeds in soils of natural biogeocenoses of the USSR]. In: *Teoreticheskie i prikladnye aspekty biogeografii* [Theoretical and applied aspects of biogeography]. Moscow; 1982. pp. 35-59. In Russian
61. Vasfilova ES. Morfologiya i produktivnost' lapchatki pryamostoyachey v prirode i v usloviyakh kul'tury [Morphology and productivity of *Potentilla erecta* in nature and in culture]. In: *Introdukciya, akklimatizatsiya, ohrana i ispol'zovanie rastenij: Mezhvuz. sbornik* [Introduction, acclimatization, protection and use of plants: Interuniversity collection]. Kuibyshev: KSU Publ.; 1988. pp. 66-74. In Russian
62. Prohorov VN, Skorina VV, Pugachev RM. Formirovanie kollektsii rastenij roda *Potentilla* L. kak perspektivnyh istochnikov biologicheskii aktivnykh veshchestv i iskhodnogo materiala dlya selektsii [Formation of a collection of plants of the genus *Potentilla* L. as promising sources of biologically active substances and source material for selection]. In: *Plodoovoshchevodstvo i dekorativnoe sadovodstvo. Sostoyanie i perspektivy razvitiya: Materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Fruit and vegetable growing and ornamental gardening. Status and development prospects. Proc. of the Inter. Sci.-Pract. Conf.]. Gorki: BGSHA; 2011. pp. 175-180. In Russian
63. Dokshina AYu. Laboratornaya vskhozhest' lekarstvennykh i pryano-aromaticeskikh rasteniy, introdutsirovannykh v CBS NAN Belarusi [Seed germination of medicinal and spicy-aromatic plants of the Central Botanical Garden of NAS of Belarus in laboratory conditions.]. In: *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariyev v sohraneni, izuchenii i ustoychivom ispol'zovanii raznoobraziya rastitel'nogo mira: Materialy mezhdunar. nauch. konf. Vol. 1* [The role of botanical gardens and arboreta in the conservation, study and sustainable use of plant diversity. Proc. of the Int. Sci. Conf.]. Minsk: Medisont Publ.; 2017. pp. 69-73. In Russian, English summary.
64. Mandrik VYu. *Osobennosti semennoj reprodukcii vidov sem. Rosaceae v prirodnih populyatsiyakh (na primere flory Karpat)* [Peculiarities of seed reproduction of species of the Rosaceae family in natural populations (using the flora of the Carpathians as an example). DoctorSci. Dissertation Abstract, Biology]. Leningrad: Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences; 1990. 48 p. In Russian
65. Amel'chenko VP. Redkie i ischezayushchie rasteniya Tomskoy oblasti (anatomya, biomorfologiya, introdutsiya, 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

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич, канд. биол. наук, доцент, с. н. с. лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: rareplants@list.ru

Катаева Татьяна Николаевна, инженер лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: gentianka@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the 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: rareplants@list.ru

Tatyana N. Kataeva, engineer of the 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

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.03.2025;
одобрена после рецензирования 05.09.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 20.03.2025;
approved after reviewing 05.09.2025; accepted for publication 11.12.2025.*