

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 581.5:581.4:581.6:58.006:581.145:581.557:582.948

doi: 10.17223/19988591/64/8

Эколого-биологические особенности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири

Татьяна Николаевна Беляева¹, Алина Николаевна Бутенкова²,
Светлана Борисовна Романова³

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

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

² <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>, sbg-orangery@yandex.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения эколого-биологических особенностей редкого эндемичного вида *Mertensia sibirica* (Boraginaceae) при интродукции на юге Западной Сибири. Изучена система опыления, обеспечивающая ксеногамию. Установлена диогогамия в форме протерандрии, геркогамия. Выявлено, что вскрывание зрелых пыльников происходит в первый день цветения, а тычинки функционируют, в основном, на протяжении 2, редко 3 дней. Пыльцевые зёрна *M. sibirica* одиночные, 6(8)-бороздно-3(4)-поровые, мелкие. Физиологическая зрелость рыльца наступает на 2–3-й день от момента распускания цветка. Феноритмотип весенне-летнезеленый, устойчивый. Для вида характерно как семенное, так и вегетативное размножение. Процент плодообразования в разные годы составляет от 38,0 до 58,2% (в среднем 48%). Коэффициент продуктивности за годы исследований невысокий и составил в среднем 19,2%. Вид устойчив к абиотическим (выпадов растений за период наблюдений не отмечено) и биотическим факторам (листья могут повреждаться слизнями, однако данные повреждения не критичны). *M. sibirica* может быть рекомендован для выращивания в культуре как ценное декоративное растение для цветников в полутени.

Ключевые слова: биоразнообразие, антэкология, геркогамия, жизнеспособность пыльцевых зерен, коэффициент продуктивности, *Mertensia sibirica*, морфология пыльцевых зерен, протерандрия, феноритмотип

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

Для цитирования: Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Романова С.Б. Эколого-биологические особенности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 163–176. doi: 10.17223/19988591/64/8

Ecological and Biological Features of *Mertensia sibirica* during Introduction in the South of Western Siberia

Tatiana N. Belaeva¹, Alina N. Butenkova², Svetlana B. Romanova³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

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

² <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>, sbg-orangery@yandex.ru

Summary. The objects of scientific interest include endemic, sub-endemic and relict species found among rare and endangered species of the Siberian flora, which are often used as valuable ornamental, medicinal, and honey plants. *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) is an East Siberian endemic species, a relict Pleistocene species, listed in the Red Books of Irkutsk Oblast, the Republic of Buryatia, and the Trans-Baikal Territory. The biology and ecology of *M. sibirica* are still poorly studied. The aim of this work was to study the ecological and biological features of *Mertensia sibirica* during its introduction in the Siberian Botanical Garden.

The plants for the study were collected in 2010 in natural habitats in Chita Oblast (Chikoy Range) and were then planted in the introduction site of the Siberian Botanical Garden (Tomsk) located in the subzone of the southern taiga of Western Siberia. The experimental work and observations were done within the period from 2016 to 2021. The antecological studies were carried out; seasonal rhythms of development and the reproductive biology were studied in accordance with the commonly used methodological guidelines; seed viability, pollen fertility and viability were determined; stigma receptivity to accept pollen was assessed; the morphology of pollen grains was studied.

When introduced in the subzone of the south of Western Siberia, *M. sibirica* exhibits a stable spring-summer green seasonal rhythm of development, typically grows in the second half of April and blooms from late May to June for 20–28 days. The study revealed the adaptation of *M. sibirica* flowers to entomophilic pollination, which is evidenced by the presence of primary (nectar, pollen) and secondary visual attractants (color, size of flowers collected in inflorescences), a long bloom period, and a number of morphological and dynamic adaptations that prevent autogamy (proterandry, hercogamy, etc.). The pollen grains of *M. sibirica* are single, 6(8)-furrowed-3(4)-porous, small. The fertility of pollen grains averaged 86%. The highest rate of viability of pollen grains (34.4%) was observed during germination on culture media supplemented with 15% sucrose. Seed and vegetative reproduction (by dividing the rhizome with renewal buds) and regular fruiting were observed. Self-seeding was not found. The number of flowers in the inflorescence varies from 8 to 52. Hemimericarps ripen at the end of July – the first half of August. Over the study years, the period from the beginning of blooming to the beginning of seed maturation averages 43–44 days. The percentage of fruit formation in different years ranges from 38.0 to 58.2% (with the average of 48%). The productivity index varies from 16.3 to 24.0%. *M. sibirica* exhibits an average of 19.2% of its potential for seed reproduction, which is due to an insufficient activity of pollinators when plants grow in a semi-shady area, a small number of normally developed hemimericarps, disturbance of embryogenesis, etc. To reduce seed yield losses caused by fruit shedding, the ripened hemimericarps should be regularly harvested. Seeds exhibit physiological dormancy, which can be terminated by cold stratification at +4 ... 5 °C for 1–1.5 months, followed by germination in the light. This increased the laboratory seed germination to 60.5% versus 10% in the control. The species is resistant

to abiotic and biotic factors and recommended for introduction into culture in the south of Western Siberia.

The article contains 4 Figures, 31 References.

Keywords: plant ecology, biodiversity, antecology, herkogamy, *Mertensia sibirica*, morphology of pollen grains, phenorhythmotype, productivity coefficient, proterandry, viability of pollen grains

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

For citation: Belaeva TN, Butenkova AN, Romanova SB. Ecological and Biological Features of *Mertensia sibirica* during Introduction in the South of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:163-176. doi: 10.17223/19988591/64/8

Введение

Сокращение биологического разнообразия растений мировой флоры, связанное с научно-техническим прогрессом и загрязнением окружающей среды, относится к глобальным экологическим проблемам современности. Одной из базовых стратегий сохранения редких и исчезающих видов растений является их культивирование в ботанических садах, предполагающее формирование интродукционных популяций как резерва для последующей реинтродукции растений в природные ценозы [1]. Успешная интродукция малоисследованных редких и исчезающих видов растений невозможна без углубленного изучения их эколого-биологических особенностей.

Среди представителей сибирской флоры значительный научный интерес представляют эндемичные, субэндемичные и реликтовые виды, которые нередко являются ценными декоративными, лекарственными, медоносными растениями.

Mertensia sibirica (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) – восточносибирский эндемичный вид, занесенный в Красные книги Иркутской области [2], Республики Бурятия [3] и Забайкальского края [4]. Является реликтовым видом плейстоценового возраста, произрастает в лесах, залуговелых тундрах, по лесным опушкам, берегам галечников вдоль ручьев, на лугах, сырых скалах [5–6]. Приводится для провинции Шаньси (Shanxi) во «Флоре Китая» [7]. Гигромезофит, сциогелиофит [8].

Культивируется в ботанических садах Иркутска [2], Томска, Якутска, Новосибирска [9] и ряда других.

Виды рода *Mertensia* представляют несомненный практический интерес как оригинальные декоративные многолетники для использования в ландшафтном дизайне при создании групп растений под пологом деревьев и кустарников, декорирования берегов водоемов.

Антэкологические особенности представителей рода *Mertensia* исследовались у некоторых североамериканских видов. Так, у *M. fusiformis* Greene установлено успешное завязывание семян при перекрестном опылении

насекомыми и малое количество образующихся семян при самоопылении, обусловленное, вероятно, самонесовместимостью [10]. Shang-Yao Lin, J. Forrest [11] определили, что жизнеспособность пыльцевых зерен двух исследованных видов рода *Mertensia* (*Mertensia brevistyla* Watson и *M. fusiformis*) снижалась в дождливую погоду, а поникающие цветки обеспечивали экологическое преимущество по сравнению с горизонтальным положением цветков за счет минимизации воздействия повышенной влажности на пыльцу.

Анализ литературных источников показал, что биология и экология *M. sibirica* изучены слабо [12], что, учитывая перспективность вида для практического применения в озеленении, обуславливает актуальность проведенного исследования.

Цель работы – изучение эколого-биологических особенностей редкого эндемичного вида *Mertensia sibirica* при интродукции в Сибирском ботаническом саду.

Материалы и методы

Растения для исследований привлекались в 2010 г. из природных местобитаний Чикойского хребта в Читинской области, которые затем высаживали на интродукционном участке Сибирского ботанического сада (Томск), расположенном в подзоне южной тайги Западной Сибири, в количестве 10 экземпляров.

Экспериментальную работу и наблюдения проводили в период с 2016 по 2021 г. Ритм сезонного развития изучали в течение вегетационного периода по методикам И.Н. Бейдеман [13] и Р.А. Карпионовой [14]. В качестве методической основы для выявления антэкологических особенностей видов использовали работы К. Фегри, Л. ван дер Пейла [15], А.Н. Пономарева [16], Е.И. Демьяновой [17].

Исследование репродуктивной биологии было проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [18–19]. Коэффициент продуктивности ($K_{пр}$) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Процент плодообразования (ПП) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Для анализа использовали не менее 50 цветков и 50 плодов, от 15 до 30 генеративных побегов.

Жизнеспособность семян оценивали по показателю лабораторной всхожести в трехкратной повторности по 50 штук в каждой. Проращивание семян проводили в стеклянных чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре и после холодной стратификации на протяжении 30–40 дней. Исследование жизнеспособности пыльцы осуществляли по методике Д.А. Транковского [20] 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 Beyoung H. Kwack [21],

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 ацетокармин [22]. Готовность рылец воспринимать пыльцу устанавливали с помощью реакции Робинсона на временных препаратах под стереоскопическим микроскопом МБС-10 [23].

Для исследований морфологии пыльцы использовали зрелые пыльники с живых растений и высушивали при комнатной температуре. Пыльца обработана с применением классического ацетолизного метода Эрдтмана [24]. 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 [25] и П.И. Токарева [26].

Статистическая обработка полученных данных и построение графика выполнены в программе Excel (Microsoft Office, 2016), на графике представлены средние арифметические значения рассчитанных показателей.

Результаты исследования и обсуждение

В условиях таежной подзоны Западной Сибири *M. sibirica* отрастает во второй половине апреля, цветет в конце мая – июне в течение 20–28 дней. Феноритмотип – весенне-летнезеленый, устойчивый. В зависимости от погодных условий вегетационного периода размах сдвигов в календарных сроках начала цветения может составлять от 3 до 15 дней.

В качестве посетителей цветков *M. sibirica* зарегистрированы представители надсемейства Apoidea семейства Apidae рода *Bombus* Latreille (*B. lucorum* Linnaeus, *B. hortorum* Linnaeus и др.) и представители Diptera (Syrphidae). Для изученного вида характерны первичные аттрактанты – пыльца и нектар. Визуальными аттрактантами являются довольно крупные цветки с лазорево-синим колокольчатым спайнолепестным венчиком 14–16 мм длиной (в среднем 15 мм) и 0,8–1,1 см диаметром, хорошо заметные для насекомых-опылителей, сгруппированные в цимозные соцветия (завитки, собранные в тирс). Венчик дифференцирован на воронковидный отгиб и широкоую и длинную трубку.

Цветки *M. sibirica* функционируют в течение 9–11 дней. Бутон окрашен в розовый цвет (рис. 1). После распускания розовый колер сохраняется в окраске венчика на протяжении 1–2 дней, затем постепенно изменяется на лазорево-синий цвет. Пыльники вскрываются в первый день цветения, тычинки функционируют, в основном, на протяжении 2, редко 3 дней.

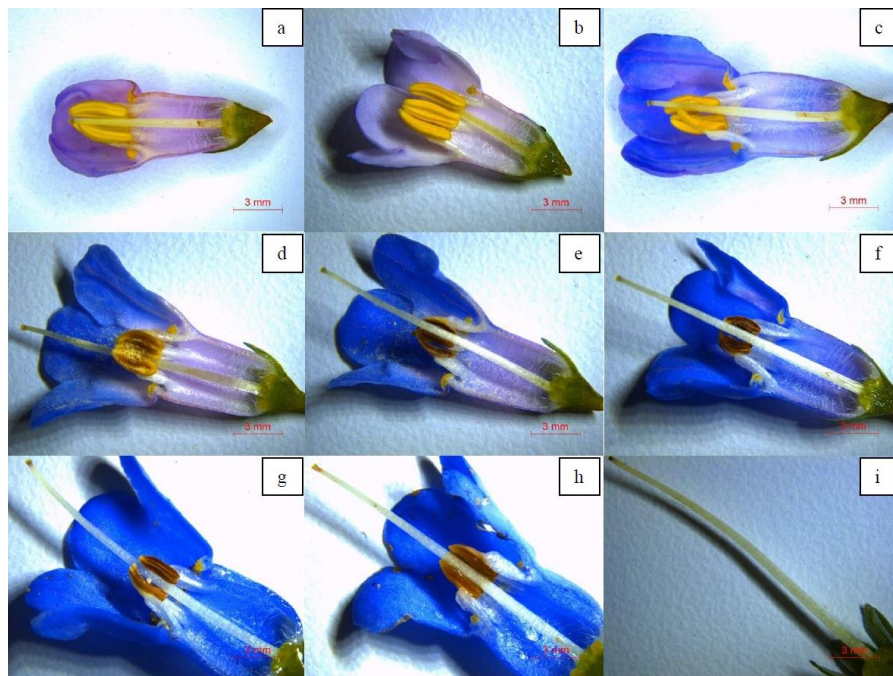


Рис. 1. Стадии развития цветка *Mertensia sibirica* (от бутона до опадения венчика):
 а – бутон; б – 1-й день цветения; в – 2-й день цветения; д – 3-й день цветения;
 е – 4-й день цветения; ф – 5-й день цветения; г – 6-й день цветения; h – 7-й день;
 i – 12-й день (опадение венчика)

[Fig. 1. Stages of development of the flower of *Mertensia sibirica* (from bud to corolla abscission):
 a - bud, b - 1st day of flowering, c - 2nd day of flowering, d - 3rd day of flowering, e - 4th day of flowering,
 f - 5th day of flowering, g - 6th day of flowering, h - 7th day, i - 12th day (corolla abscission)]

Пыльцевые зёрна *M. sibirica* одиночные, 6-(8)-бороздно-3-(4)-поровые, мелкие. Размер полярной оси (P) 15,9 (14,5–16,9) мкм, экваториальный диаметр (E) – 8,4 (7,1–9,6) мкм. Форма пыльцевых зёрен *M. sibirica* эллипсоидальная, гантелевидная (рис. 2, а, с, d). Отношение полярной оси к экваториальному диаметру (P/E) составляет 1,9 (1,47–2,35). Очертание в полярном положении округло-шестилопастное, овально-восьмилопастное (рис. 2, b, e). У 8-бороздно-4-поровых пыльцевых зерен часто полюса вытянуты в разных плоскостях (рис. 2, e). В экваториальном положении очертание сжато-эллиптическое или широко-эллиптическое, слегка сжатое на экваторе. Край на оптическом разрезе ровный. Е.М. Аветисян [27] и О.Д. Никифорова [28] в своих статьях форму пыльцы *Mertensia* называет коконообразной, слегка суженной в средней части.

Апертуры *M. sibirica* разнообразны. Борозды с порами чередуются с бороздами лишенными их (рис. 2, *f, g, h*). Борозды с порами большей частью короче борозд без пор. На оптическом срезе края борозд без пор расположены параллельно по всей длине, а у борозд с порами расширяются на экваторе на ширину поры. Пores овальные, вытянуты по экваториальной оси, размер пор 3,0 (2,93–3,50) мкм (экваториальная ось) $\times$ 1,6 (1,24–1,89) мкм (полярная ось). Толщина экины на полюсе составляет $\sim 0,61$ (0,47–0,70) мкм, слои неразличимы. На световом микроскопе скульптура пыльцевых зерен не видна.

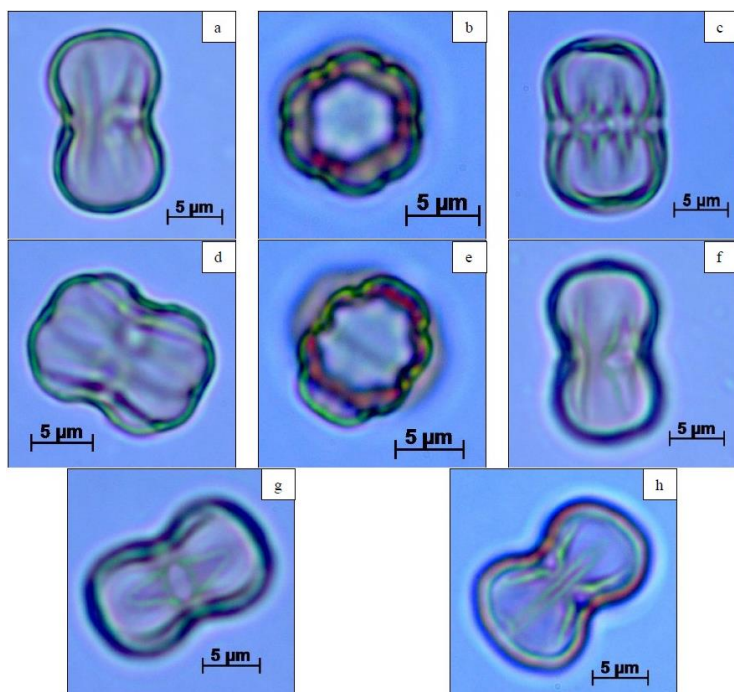


Рис. 2. Пыльцевые зёрна *Mertensia sibirica* (световой микроскоп)
[Fig. 2. Pollen grains of *Mertensia sibirica* (light microscope)]

Бугорчатая скульптура пыльцевых зёрен хорошо видна на фотографиях сканирующего электронного микроскопа (рис. 3). Бугорки невысокие, округлые или слегка заостренные, густо покрывают всю поверхность пыльцевых зерен. Борозды без пор узкие, часто сомкнуты по всей длине, борозды с порами расширяются по экватору на ширину поры, образуя при этом ромбическую форму. Края всех борозд обрамлены удлиненными зерновидными выростами экины, которые часто вытянуты параллельно экватору. «Зёрна» по размеру крупнее, чем бугорки основного покрова. Мембрана борозд почти гладкая (слегка шершавая). Pores овальные, вытянуты по экватору, часто пора прикрыта зернистой крышечкой или ее остатками. Проведенные исследования показали сходство в описании пыльцевых зерен с данными, приводимыми Е.М. Аветисян [27] и О.Д. Никифоровой [28].

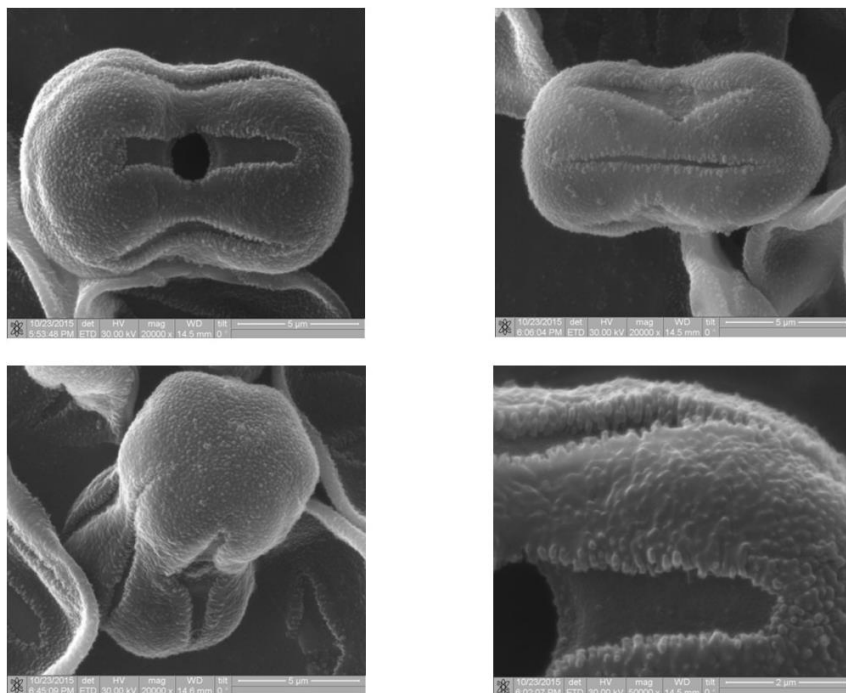


Рис. 3. Пыльцевые зёрна *Mertensia sibirica* (сканирующий электронный микроскоп)
[Fig. 3. Pollen grains of *Mertensia sibirica* (scanning electron microscope)]

Фертильность пыльцевых зерен составила в среднем 86,0%. Наиболее высокие показатели жизнеспособности пыльцевых зерен (34,4%) отмечены при проращивании на питательных средах с концентрацией сахарозы 15% в 2017 г., что несколько выше результатов, полученных для некоторых американских видов рода на питательных средах с 5% сахарозой [11].

Физиологическая зрелость рыльца, определяемая возможностью прорастания на нем пыльцы, наступает на 2–3-й день от момента распускания цветка, то есть цветкам свойственна протерандрия: пыльники вскрываются в цветке раньше, чем рыльце готово к восприятию пыльцы. В 1-й день рыльце не выступает за пределы тычинок, на 2–3-й день длина рыльца достигает краев венчика, на 3–4-е сутки от момента распускания рыльце на 0,3–0,4 см длиннее венчика, на 5–6-е – на 0,6–0,8. Таким образом, на 2–3-й день от момента распускания цветка наблюдается пространственное разделение репродуктивных органов, что препятствует самоопылению. Венчик теряет декоративность на 5–7-й (8-й) день от начала распускания, опадение происходит на 9–11-й день.

Эремы созревают в конце июля – первой половине августа. По данным, приводимым О.Д. Никифоровой [6], эремы *M. sibirica* тетраэдрические, прикрепляются к низкопирамидальному гинобазису супрабазально, брюшной частью. Период от начала цветения до начала созревания семян составляет в среднем за годы исследований 43–44 дня, что близко к данным, приво-

димым Г.П. Семеновой [12] при интродукции вида в лесостепной зоне Западной Сибири (41 день).

Вид относится к короткостебельным [12] многолетним поликарпическим растениям с розеточными вегетативными побегами и генеративными побегами в среднем $36,3 \pm 0,2$ см высотой. Размножение семенное и вегетативное (делением корневища с почками возобновления). Самосев не обнаружен. Количество цветков в соцветии варьирует от 8 до 52. Процент плодобразования в разные годы составляет от 38,0 до 58,2% (в среднем 48%), что близко к результатам, приводимым для другого вида рода *M. fusiformis* (44,2%) в природных популяциях на территории Северной Америки [10]. Коэффициент продуктивности варьирует от 16,3 до 24,0% (рис. 4). Потенциальные возможности семенного размножения реализуются у *M. sibirica* в среднем на 19,2%, что, вероятно, обусловлено комплексом причин: недостаточной активностью опылителей при посадке растений на полутенистом участке, небольшим количеством нормально развитых эремов, значительная часть которых оказывается мягкой и раздавливается пинцетом, нарушением эмбриогенеза и др.

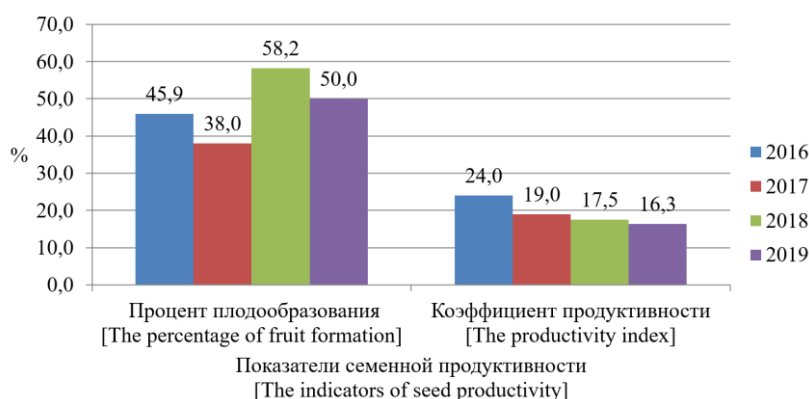


Рис. 4. Изменчивость интегральных показателей семенной продуктивности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири

[Fig. 4. Variability of the indicators of seed productivity in *Mertensia sibirica* during its introduction in the South of Western Siberia]

Семена обладают физиологическим покоем, В₁₋₂ (по М.Г. Николаевой [29]), для преодоления которого рекомендована холодная стратификация при температуре +4...5 °С в течение 1-1,5 мес с последующим проращиванием на свету, после чего лабораторная всхожесть семян возрастала до 60,5% против 10% в контроле.

На основе проведенных исследований установлена адаптация цветков *M. sibirica* к энтомофильному способу опыления, определяемая наличием нектара и пыльцы, продолжительным цветением, а также комплексом морфологических и динамических приспособлений, препятствующими автогамии (протерандрия, геркогамия и др.). Пространственным препятствием для попадания пыльцы на рыльце собственного пестика, возможно, является

также система сводиков, смыкающихся вокруг столбика над пыльниками. Так, по исследованиям, проведенным для видов рода *Symphytum* (Boraginaceae) [30], образующийся в цветке конус удерживает высыпаящуюся из пыльников пыльцу, не допуская ее попадания на выступающее из венчика рыльце. Литературных данных об антропоэкологических особенностях и семенной продуктивности *M. sibirica* нами не обнаружено.

Полученные данные по срокам прохождения основных фаз и особенностям прорастания семян близки к полученным при интродукции вида в ЦСБС СО РАН (Новосибирск) Г.П. Семеновой [12], которая относит его к легкоинтродуцируемым, среднеперспективным для культивирования растениям.

При интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири *M. sibirica* характеризуется устойчивым феноритмом и регулярно плодоносит. Для снижения потерь урожая семян ввиду осыпаемости плодов уборку эремов необходимо проводить периодически по мере их созревания [31]. Вид устойчив к абиотическим (выпадов растений за период наблюдений не отмечено) и биотическим факторам (листья могут повреждаться слизнями, однако данные повреждения не критичны). Отнесен к устойчивым, перспективным для интродукции многолетникам. Полученные данные могут быть использованы для разработки рекомендаций по введению *M. sibirica* в культуру в других регионах.

Заключение

Проведенное антропоэкологическое исследование позволяет отнести *M. sibirica* к высокоспециализированным энтомофильным растениям. Феноритмотип – весенне-летнезеленый. Выявлены первичные (нектар, пыльца) и вторичные визуальные (окраска, размеры цветков, собранных в соцветия) аттрактанты для привлечения насекомых-опылителей. Установлена продолжительность тычиночной стадии в развитии цветка (3 дня). Наиболее эффективными приспособительными механизмами к перекрестному опылению являются гермогамия и диогогамия. Вид устойчив к воздействию абиотических и биотических факторов и рекомендован для введения в культуру на юге Западной Сибири.

Список источников

1. Прокопьев А.С., Чернова О.Д., Беляева Т.Н., Катаева Т.Н. Редкие растения Сибири в культуре: видовое разнообразие, интродукционная оценка // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56 (4). С. 291–313. doi: 10.31857/S003399462004007X
2. Иванова М.М., Верховина А.В. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Иркутской области. Иркутск : Время странствий, 2010. С. 286.
3. Верховина А.В. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Республики Бурятия : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 490.
4. Попова О.А. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Забайкальского края. Растения. Новосибирск, 2017. С. 180–181.

5. Никифорова О.Д. Виды ряда *Sibiricae* рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. Ч. 3. С. 111–113.
6. Никифорова О.Д. Система рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Ботанический журнал. 2014. Т. 99 (7). С. 794–810.
7. Zhu G., Riedl H., Kamelin R.V. Boraginaceae // Flora of China. 1995. Vol. 16. P. 375–377.
8. Belayeva T.N., Butenkova A.N. Leaf blade anatomy of the rare Siberian flora species *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) // Ukrainian Journal of Ecology. 2020. Vol. 10, № 5. P. 186–191. doi: 10.15421/2020_228
9. Куприянов А.Н., Банаев Е.В. Интродукция растений природной флоры Сибири. Новосибирск : ГЕО, 2017. 495 с.
10. Forrest J.R.K., Thomson J.D. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae), an early spring wildflower // American Journal of Botany. 2010. Vol. 97, № 1. P. 38–48. doi: 10.3732/ajb.0900083
11. Lin S.-Y., Forrest J.R.K. The function of floral orientation in bluebells: interactions with pollinators and rain in two species of *Mertensia* (Boraginaceae) // Journal of Plant Ecology. 2019. Vol. 12, № 1. P. 113–123. doi: 10.1093/jpe/rtx073
12. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск : ГЕО, 2007. 408 с.
13. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : метод. указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
14. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.
15. Фэгри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. М. : Мир, 1982. 379 с.
16. Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии. Л., 1969. С. 43–45.
17. Демьянова Е.И. Антэкология. Пермь : Пермский гос. ун-т, 2010. 116 с.
18. Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 258–262.
19. Цицин Н.В. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М. : Наука, 1980. 64 с.
20. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике (экологическая анатомия цветковых растений). М. : Т-во научных изданий КМК, 2005. 77 с.
21. 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. P. 859–865. doi: 10.2307/2439772
22. Пухальский В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М. : Колос, 2013. 198 с.
23. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Bd. 133. S. 181–211.
24. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений : (введение в палинологию). М. : Иностран. лит., 1956. I: Покрытосеменные. 486 с.
25. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1972. Т. 1. 171 с.
26. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. : Изд-во КМК, 2002. 51 с.
27. Аветисян Е.М. Морфология микроспор бурачниковых // Труды ботанического института АН Армянской ССР. 1956. Т. 10. С. 7–66.
28. Никифорова О.Д. Морфология пыльцевых зерен некоторых родов из триб Trigopotideae и Myosotideae (Boraginaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 1. С. 37–51.

29. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.
30. Найда Н.М. Биология семенного размножения видов окопника (*Symphytum* L.) в условиях Северо-Запада Нечерноземной зоны Российской Федерации : дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 456 с.
31. Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н. Интродукция декоративных многолетников в южной тайге Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2020. 422 с.

References

1. Prokopyev AS, Chernova OD, Belyaeva TN, Kataeva TN. Rare siberian plants in cultivation: species diversity, cultivation assessment. *Plant Resources*. 2020;56(4):291-313. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S003399462004007X
2. Ivanova MM, Verkhosina AV. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti [Red Data Book of the Irkutsk Region]*. Irkutsk: Vremya stranstviy Publ.; 2010. p. 286. In Russian
3. Verkhosina AV. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *The Red Data Book of Republic of Buryatia: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi*. Ulan-Ude: Buryat Scientific Centre SB RAS Publisher; 2013. p. 490. In Russian
4. Popova OA. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *Krasnaya kniga Zabaykal'skogo kraya. Rasteniya [Red Book of the Trans-Baikal Territory. Plants]*. Novosibirsk; 2017. pp. 180-181. In Russian
5. Nikiforova OD. Vidy ryada Sibiricae roda Mertensia (Boraginaceae) [Species of a number of Sibiricae of the genus *Mertensia* (Boraginaceae)]. In: *Fundamental'nyye i prikladnyye problemy botaniki v nachale XXI veka. Materialy Vserossiyskoy konferentsii (Petrozavodsk, 22-27 sentyabrya 2008 g.). Chast 3. [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century. Materials of the All-Russian conference (Petrozavodsk, September 22-27, 2008). Part 3.]*. Petrozavodsk; 2008. pp. 111-113. In Russian
6. Nikiforova OD. System of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2014;99(7):794-810. In Russian, English summary
7. Zhu G, Riedl H, Kamelin RV. Boraginaceae. *Flora of China*. 1995;16:375-377.
8. Belaeva TN, Butenkova AN. Leaf blade anatomy of the rare Siberian flora species *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae). *Ukrainian Journal of Ecology*. 2020;10(5):186-191. doi: 10.15421/2020_228
9. Kupriyanov AN, Banayev YeV. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of natural flora of Siberia]. Novosibirsk: Academic publishing house "GEO"; 2017. 495 pp. In Russian
10. Forrest JRK, Thomson JD. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae), an early spring wildflower. *American Journal of Botany*. 2010;97(1):38-48. doi: 10.3732/ajb.0900083
11. Lin S-Y, Forrest JRK. The function of floral orientation in bluebells: interactions with pollinators and rain in two species of *Mertensia* (Boraginaceae). *Journal of Plant Ecology*. 2019;12(1):113-123. doi: 10.1093/jpe/rtx073
12. Semenova GP. Rare and endangered flora species of Siberia: biology and protection [Red-kiye i ischezayushchiye vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana]. Novosibirsk: GEO Publ.; 2007. 408 pp. In Russian
13. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskiye ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1974. 155 p. In Russian
14. Karpisonova RA. Travyanistyye rasteniya shirokolistvennykh lesov SSSR: Ekologo-floristicheskaya i introduktsionnaya kharakteristika [Herbaceous plants of broad-leaved forests

- of the USSR: Ecological, floristic and introduction characteristics]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 205 p. In Russian
15. Fegri K, Peil L. Osnovy ekologii opyleniya [Fundamentals of pollination ecology]. Moscow: Mir Publ.; 1982. 379 pp. In Russian
 16. Ponomarev AN. Predmet i nekotoryye aspekty antekologii [Subject and some aspects of antecology]. In: *Voprosy antekologii* [Questions of antecology]. Leningrad, 1969. pp. 43-45. In Russian
 17. Demyanova EI. Antekologiya [Antecology]. Perm; 2010. 116 pp. In Russian
 18. Zlobin YuA. Potentsialnaya semennaya produktivnost. Realnaya semennaya produktivnost [Potential seed productivity. Real seed productivity]. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3.]*. St. Petersburg: World and Family Publ.; 2000. pp. 258-262. In Russian
 19. Tsitsin NV. Metodicheskiye ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov [Guidelines for the seed science of introduced species]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 pp. In Russian
 20. Barykina RP, Chubatova NV. Bol'shoi praktikum po botanike (ekologicheskaya anatomiya tsvetkovykh rasteniy) [Big workshop on botany (ecological anatomy of flowering plants)]. Moscow: Partnership of Scientific Publications KMK Publ.; 2005. 77 pp. In Russian
 21. 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
 22. Pukhalskiy VA, Soloviev AA, Badaeva ED, Yurtsev VN. Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rasteniy [Workshop on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: KolosS Publ.; 2013. 198 pp. In Russian
 23. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode [The coloring reaction of the stigma, stigmatochromy, as a morpho-biological flower research method]. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* [Meeting reports of the Academy of Sciences mathematics and natural sciences class]. 1924;133:181-211. In German
 24. Erdtman G. Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (Vvedeniye v palinologiyu) I. Pokrytosemennyye [Morphology of pollen and plant taxonomy (Introduction to palynology) I. Angiosperms]. Moscow: Foreign Literature Publ.; 1956. 486 pp. In Russian
 25. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa i spory rasteniy flory yevropeyskoy chasti SSSR. T. 1 [Pollen and plant spores of the flora of the European part of the USSR. Vol. 1]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 171 pp. In Russian
 26. Tokarev PI. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zeren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow: Publishing house of KMK; 2002. 51 pp. In Russian
 27. Avetisyan EM. Morfologiya mikrospor burachnikovyykh [Morphology of borage microspores]. *Trudy botanicheskogo instituta AN Armyanskoy SSR* [Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Armenian SSR]. 1956;10:7-66. In Russian
 28. Nikiforova OD. Morphology of pollen grains of some genera of the tribes Trigonotideae and Myosotideae (Boraginaceae). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii* [Plant Life of Asian Russia]. 2008;1:37-51. In Russian
 29. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po proraschivaniyu pokoyashchikhsya semyan [A guide to germinating dormant seeds]. L.: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian
 30. Naida NM. Biologiya semennogo razmnozheniya vidov okopnika (*Symphytum* L.) v usloviyakh Severo-Zapada Nechernozemnoy zony Rossiyskoy Federatsii [Biology of Seed Reproduction of Comfrey Species (*Symphytum* L.) in the North-West of the Non-Black Earth Zone of the Russian Federation]. St. Petersburg, Pushkin; 1998. 456 pp. In Russian
 31. Belaeva TN, Butenkova AN. Introduktsiya dekorativnykh mnogoletnikov v yuzhnoy tayge Zapadnoy Sibiri [Introduction of decorative perennials in the southern taiga of Western Siberia]. Tomsk: TSU Publishing House; 2020. 422 pp. In Russian

Информация об авторах:

Беляева Татьяна Николаевна – д-р биол. наук, доцент, 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

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

Романова Светлана Борисовна – м.н.с. лаборатории тропических и субтропических растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>

E-mail: sbg-orangery@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

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

E-mail: tnbel17@yandex.ru

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

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

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

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

Svetlana B. Romanova, Junior Researcher of the Laboratory of Tropical and Subtropical Plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: sbg-orangery@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 12.10.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 12.10.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 22.12.2023.*