

Научная статья

УДК 582.715: 574.3(571.15)

doi: 10.17223/19988591/64/3

Репродуктивная биология *Rhodiola rosea* в природных условиях Горного Алтая

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Михаил Сергеевич Ямбуров²,
Татьяна Николаевна Катаева³, Ольга Дмитриевна Чернова⁴,
Елена Сергеевна Прокопьева⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

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

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

³ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gientanka@mail.ru

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

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

Аннотация. Исследовано состояние репродуктивной сферы *Rhodiola rosea* L. на территории Горного Алтая. Выявлены основные морфологические отличия мужских и женских особей, изучены половая структура 9 ценопопуляций, а также показатели семенной продуктивности, жизнеспособность семян и условия их прорастания. Анализ морфологических особенностей показал, что мужские особи, по сравнению с женскими, имеют большее количество генеративных побегов. Генеративность мужских особей также выше, но по морфометрическим показателям их побеги несколько уступают женским. Установлено, что по мере ухудшения экологических условий произрастания вида в половом спектре ценопопуляций наблюдается смещение соотношения в сторону увеличения женских особей. В условиях, когда добавляется антропогенный фактор, наблюдается обратный процесс, ведущий к значительному увеличению доли мужских особей. Ценопопуляции мало отличаются по значениям процента плодоцветения и числу семязачатков в цветке, так как эти показатели мало связаны с условиями произрастания вида. Значения остальных репродуктивных характеристик находятся в тесном взаимодействии с внешними факторами среды. Ценопопуляции, у которых большинство репродуктивных показателей имеют положительный характер отклонений сравнительно с генеральной совокупностью, можно рассматривать как относительно благополучные. Ценопопуляции с высокой долей признаков, имеющих отрицательные отклонения, характеризуются как угнетенные или близкие к этому состоянию. Установлена отрицательная корреляция некоторых репродуктивных показателей особей с высотой над уровнем моря. В лабораторном эксперименте свежесобранные семена родиолы розовой демонстрируют невысокую всхожесть и растянутый период прорастания. Наиболее оптимальным способом проращивания семян является предварительная обработка 0,1% раствором ГБК.

Ключевые слова: редкий вид, *Rhodiola rosea*, репродуктивная биология, половая структура ценопопуляций, семенная продуктивность, всхожесть семян, Горный Алтай

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

Для цитирования: Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Катаева Т.Н., Чернова О.Д., Прокопьева Е.С. Репродуктивная биология *Rhodiola rosea* в природных условиях Горного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 52–80. doi: 10.17223/19988591/64/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/3

Reproductive Biology of *Rhodiola rosea* under Wild Conditions of the Altai Mountains

**Alexey S. Prokopyev¹, Mikhail S. Yamburov², Tatjana N. Kataeva³,
Olga D. Chernova⁴, Elena S. Prokopyeva⁵**

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

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

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

³ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

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

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

Summary. *Rhodiola rosea* L. (golden root) is a valuable medicinal plant that has long been firmly established in wide medical practice. On the territory of Russia, *R. rosea* is one of the commercial species, whose reserves are actively exploited. Currently, the golden root is protected in most of its range and included in the Red Book of the Russian Federation (2008). Given the great economic importance of the golden root and intensive reduction its natural reserves, our aim was to assess current state of *R. rosea* cenopopulations and its reproductive potential realisation in natural growing conditions in the Altai Mountains (the Altai Republic). The studies were carried out on the territories of the following mountain ranges: the Iolgo Range (near Karakol Lakes), the Kurai Range (near the village of Kurai), the Northern Chuysky Range (in the upper reaches of the Aktru River), Mount Sukor (near the village of Chagan-Uzun), and the Southern Chuysky Range (in the upper reaches of the Akkol River); in the altitude range of 1840–2828 m above sea level. The reproductive state of nine cenopopulations was studied. The main morphological differences between males and females were revealed, and also cenopopulations sex structure, seed productivity indicators, seeds viability, and conditions for their germination were studied. An analysis of morphological features showed that males, compared with females, have a greater number of generative shoots. The generativity of males is also higher, but in terms of morphometric parameters, male shoots are somewhat inferior to female ones. It has been shown that as the growing conditions worsen in the cenopopulations sex spectrum, there is a shift in the ratio towards an increase in females. Under anthropogenic pressure, the reverse process is observed, which leads to a significant increase in the proportion of males. Cenopopulations little differ by the fruiting percentage and the ovules number in the flower, because these indicators have little connection with the growing conditions of the species. The values of other reproductive characteristics are in close interaction with external environmental factors. The cenopopulations, where the majority of reproductive indicators have positive deviations in comparison with the general population, can be considered as relatively safe. The cenopopulations with a high proportion of traits that have negative deviations are characterised as oppressed or close to this state. A negative correlation of some reproductive indicators (the number of generative shoots per individual, seed yield, and the number of female shoots per area) located higher than mean sea

level has been established. In the laboratory experiment, freshly harvested seeds of *Rhodiola rosea* show low germination and an extended germination period. The most optimal method of seed germination is pre-treatment with a 0.1% solution of gibberellin A3.

The article contains 5 Figures, 3 Tables and 54 References.

Keywords: rare species, *Rhodiola rosea*, reproductive biology, cenopopulations sex structure, seed productivity, seed germination, the Altai Mountains

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

For citation: Prokopyev AS, Yamburov MS, Kataeva TN, Chernova OD, Prokopyeva ES. Reproductive Biology of *Rhodiola rosea* under Wild Conditions of the Altai Mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:52-80. doi: 10.17223/19988591/64/3

Введение

Rhodiola rosea L. (родиола розовая, золотой корень) – ценное лекарственное растение, уже давно прочно вошедшее в широкую медицинскую практику. Изучению лекарственных свойств золотого корня посвящена достаточно обширная литература, среди которой заметное место занимают исследования сибирских ученых, первыми доказавшими его высокую эффективность как лечебного средства. В результате комплексного химико-фармакологического исследования *R. rosea* в Сибирском государственном медицинском университете было установлено, что растение обладает ярко выраженным психостимулирующим и адаптогенным действием [1, 2]. Жидкий экстракт корневищ родиолы розовой был предложен для клинических испытаний и с 1975 г. включен в перечень лекарственных средств, разрешенных к медицинскому применению в Российской Федерации [3]. *R. rosea* на протяжении уже более 400 лет традиционно используется в лечебной практике народов Сибири, Тибета, Монголии и Китая [2, 4].

На территории России *R. rosea* относится к числу промысловых видов, запасы которой активно эксплуатируются с 60–70-х гг. прошлого века. Повышенный спрос и стихийный характер заготовки лекарственного сырья привели к тому, что природные запасы и площади естественного произрастания золотого корня заметно сократились [5]. Это послужило основанием для включения *R. rosea* в группу редких и исчезающих видов. В настоящее время золотой корень охраняется на большей части своего ареала и включен в Красную книгу РФ [6].

Ведущие специалисты России в области ботанического ресурсоведения уже давно пришли к выводу, что сохранение природных запасов важнейших лекарственных растений невозможно без разработки научно обоснованных режимов их рационального использования [5, 7]. На основе этого подхода складывается представление о необходимости изучения биологии сырьевых видов на уровне популяций. Только полное всестороннее исследование эколого-биологических особенностей дикорастущих лекарственных растений

в разных эколого-ценотических условиях позволит определить стратегию жизни вида и максимально точно прогнозировать его поведение при любых изменениях условий обитания и разных видах хозяйственного воздействия [8].

Эколого-популяционные исследования *R. rosea* неоднократно проводились в разных частях ареала. Так, состояние локальных популяций изучалось в условиях арктических экосистем европейской части России [9–11], на уральской части ареала [12–18], в Алтае-Саянской горной области [5, 19–23], Тыве [24] и Якутии [25].

Учитывая большое хозяйственное значение родиолы розовой и интенсивное сокращение ее природных запасов, была поставлена цель: оценить современное состояние ценопопуляций и уровень реализации репродуктивного потенциала *R. rosea* в естественных условиях произрастания на территории Горного Алтая.

Материалы и методики исследования

R. rosea – циркумполярный арктоальпийский вид, распространенный почти по всем горным системам Северного полушария и по всей Арктике [26]. Его ареал охватывает арктическое побережье Евразии, горы Скандинавии, Средней и Атлантической Европы (Пиренеи, Альпы, Судеты, Карпаты), Средиземноморья и Балкано-Малоазиатского региона; встречается в крупнейших горных системах Средней Азии (Памир, Тянь-Шань, Тарбагатай), Сибири (Алтай, Саяны), Монголии, Китая; указывается для Урала и горных хребтов Дальнего Востока, включая Сахалин, Курилы, Камчатку, северные Японские острова [27–32]. Кроме того, *R. rosea* приводится для горных районов Северной Америки [33].

На территории России основным центром распространения этого вида являются горы Южной Сибири – Алтай, Западный и Восточный Саяны, Кузнецкий Алатау, горные системы Тувы и Забайкалья [2, 20, 21]. На Алтае *R. rosea* широко распространена по всей территории высокогорий. Как весьма экологически пластичный вид в горах, она освоила широкий спектр местообитаний. Растет на альпийских и субальпийских лугах, в горных тундрах, на прирусловых песках, галечниках, крупных каменистых россыпях и щебнистых осыпях, в зарослях ерника и кедрового стланика, по сырым слабо задернованным склонам долин, каров, цирков и на древних моренах [21, 23].

R. rosea – многолетний травянистый летнезеленый поликарпик с побегами суккулентного типа (рис. 1). По жизненной форме и длительности жизни относится к стеблевым (безрозеточным) моноподиальным короткокорневищным растениям, живущим на уровне генеты и раметы до 80 лет и более [5, 34].

В природе этот вид отличается значительным полиморфизмом, он очень чутко реагирует на условия среды существенным изменением признаков. Изменчивость морфологических и функциональных показателей *R. rosea* под действием условий обитания широко освещена в современной литературе [5, 10, 12, 14, 16, 22, 23, 35]. Так как основную роль в возобновлении и

восстановлении популяций родиолы розовой в природе играет семенное размножение, значительное место в этих исследованиях отводится изучению репродуктивной биологии вида.



Рис. 1. Цветущая мужская особь *Rhodiola rosea* среди альпийского разнотравья на Курайском хребте

[Fig. 1. *Rhodiola rosea* male individual blooming among alpine forbs of the Kurai Range]

Объектом нашего исследования послужили особи *R. rosea* в 9 ценопопуляциях (ЦП), произрастающие в высокогорьях Республики Алтай. Полевые исследования проводились в 2020 г. на территориях следующих горных массивов: хребет Иолго (в районе Каракольских озер), Курайский хребет (в окр. с. Курай), Северо-Чуйский хребет (в верховьях р. Актру), гора Сукор (в окр. с. Чаган-Узун) и Южно-Чуйский хребет (в верховьях р. Аккол); в диапазоне высот 1840–2828 м над уровнем моря (табл. 1).

При проведении популяционных исследований использовались общепринятые методики и терминология, приведенные в работах Т.А. Работнова [36], Р.Е. Левиной [37], Ю.А. Злобина с соавт. [38]. Изучение репродуктивной биологии вида проводилось на организменном и популяционном уровнях с учетом эколого-фитоценологических характеристик условий обитания. Организменный уровень включал исследование в сравнительном аспекте морфометрических и количественных признаков мужских и женских особей. Подсчеты и замеры в каждой ценопопуляции велись на 25–30 мужских и женских экземплярах. Определялись число вегетативных и генеративных побегов на особь, степень генеративности особи, число цветков и число плодов в соцветии, число листовок в плоде, число семязачатков в цветке и семян в многолистовке. Степень генеративности особи рассматривается как доля генеративных побегов от общего числа побегов на особи. В составе выборок для анализа привлекались генеративные особи всех возрастных групп. И только при подсчете количества генеративных побегов на

отдельных растениях учитывались особи средневозрастного генеративного состояния (g_2), так как они отражают максимально возможный репродуктивный потенциал вида в различных экологических условиях.

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика ценопопуляций *R. rosea* в Горном Алтае
[Characteristics of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [CP]	Местоположение, высота над уровнем моря [Location, height above sea level]	Местообитание / доминирующие виды [Habitat / dominant species]	ОПП, % [TPC, %]
1	Чемальский р-он, хребет Иолго. Правый борт долины в окр. Каракольских озер, 1 840 м [Chemalsky district, Iolgo ridge. The right side of the valley near Karakol lakes, 1840 m]	Субальпийское разнотравье среди кедрового редколесья на склоне [Subalpine forbs among cedar woodlands on a slope] / <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Carex aterrima</i> , <i>Bistorta officinalis</i> , <i>Stellaria bungeana</i> , <i>Saussurea latifolia</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Swertia obtusa</i>	85
2	Там же. Левый борт долины в окр. Каракольских озер, 1 920 м [Same place. Left side of the valley near Karakol lakes, 1920 m]	Травянистая тундра по краю ерника на выравненном участке в верхней части склона [Grassy tundra along the edge of dwarf birch on a leveled area in the upper part of the slope] / <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Bistorta elliptica</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Saussurea alpina</i> , <i>Gentiana algida</i>	95
3	Кош-Агачский р-он, окр. с. Курай. Курайский хребет, 2 715 м [Kosh-Agachsky district, Kurai Range. Near Kurai village, 2715 m]	Альпийский луг на склоне вдоль ручья [Alpine meadow on a slope along a stream] / <i>Anthoxanthum alpinum</i> , <i>Trisetum mongolicum</i> , <i>Festuca kryloviana</i> , <i>Poa altaica</i> , <i>Carex aterrima</i> , <i>Aconitum altaicum</i> , <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Bistorta officinalis</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Aster alpinus</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	80–90
4	Кош-Агачский р-он, Северо-Чуйский хребет. Крутой левый борт долины реки Ак-тру, 2 385 м [Kosh-Agachsky district, Northern Chuysky ridge. Steep left side of the Aktru river valley, 2385 m]	Субальпийское разнотравье среди зарослей ивняка в ложбине водостока [Subalpine forbs among the thickets of willows in the hollow of the drain] / <i>Salix cinerea</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Saussurea frolovii</i> , <i>Aegopodium alpestre</i> , <i>Aquilegia sibirica</i> , <i>Hedysarum neglectum</i>	70
5	Там же. 2 380 м [Same place, 2380 m]	Несформировавшаяся растительность из разнотравья в глубоком овраге с осыпающимися щебнистыми стенками [Unformed vegetation of forbs in a deep ravine with crumbling rubble walls] / <i>Heracleum dissectum</i> , <i>Chamaenerion latifolium</i> , <i>Aquilegia sibirica</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	25
6	Кош-Агачский р-он, окр. с. Чаган-Узун. гора Сукор, 2 828 м [Kosh-Agachsky district, near Chagan-Uzun village. Mount Sukor, 2828 m]	Каменисто-щебнистая тундра на крутом склоне в ложбине водостока [Stony-rubbly tundra on a steep slope in the hollow of the drain] / <i>Lagotis integrifolia</i> , <i>Minuartia verna</i> , <i>Dracocephalum nutans</i> , <i>Cerastium lithospermifolium</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	15

ЦП [CP]	Местоположение, высота над уровнем моря [Location, height above sea level]	Местообитание / доминирующие виды [Habitat / dominant species]	ОПП, % [TPC, %]
7	Там же. 2 728 м [Same place, 2728 m]	Фрагмент альпийского разнотравья в ложбине водостока [Fragment of alpine forbs in the hollow of the drain] / <i>Chamaenerion latifolium</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Lagotis integrifolia</i> , <i>Trifolium eximium</i> , <i>Carex melanantha</i> , <i>Polemonium boreale</i> , <i>Trollius altaicus</i> , <i>Dra-cocephalum peregrinum</i> , <i>Aster alpinus</i>	60
8	Кош-Агачский р-он, Южно-Чуйский хребет, долина реки Аккол, 2 453 м [Kosh-Agachsky district, Southern Chuysky ridge, Akkol river valley, 2453 m]	Несформировавшаяся растительность на галечнике по берегу реки [Unformed vegetation on the pebbles along the river bank] / <i>Trisetum mongolicum</i> , <i>Festuca altaica</i> , <i>Festuca brachyphylla</i> , <i>Arctopoa tibetica</i> , <i>Archangelica decurrens</i> , <i>Tripleurospermum ambiguum</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	15–20
9	Там же. Устье реки Тура-Оюк (левого притока Аккол), 2 324 м [Same place, the mouth of the Tura-Oyuk River (the left tributary of the Akkol), 2324 m]	Кустарниковые заросли по берегу реки [Bushes along the river] / <i>Salix pentandra</i> , <i>Salix sajanensis</i> , <i>Salix glauca</i> , <i>Spiraea alpina</i> , <i>Lonicera altaica</i> , <i>Arctopoa tibetica</i> , <i>Rheum compactum</i> , <i>Archangelica decurrens</i> , <i>Primula nivalis</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Rhodiola algida</i>	70–90

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ОПП – общее проективное покрытие.

[Note. CP - cenopopulation; TPC - total plants cover].

На популяционном уровне проводился подсчет по следующим показателям: доля женских и мужских особей в ЦП, соотношение женских и мужских особей, число побегов у женских особей и урожайность семян на единицу площади.

При изучении семенной продуктивности придерживались методики Т.А. Работнова [39] с рекомендациями И.В. Вайнагий [40] и Р.Е. Левиной [37]. В качестве основных показателей учитывались: потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность определяли как среднее количество семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [41] и М.Ф. Даниловой [42]. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучались с помощью стереоскопического микроскопа Leica M165 C. Масса 1 000 семян определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Взвешивалось по 100 семян в 4-кратной повторности в соответствии с ГОСТ 34221–2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [43]. Результаты взвешивания проб умножали на 10 и вычисляли среднее арифметическое значение.

Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [44, 45] с нашей модификацией. В опытах проращивали свежесобранные семена и семена после 6 месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке 0,1% раствором

гиббереллиновой кислоты (ГБК) в течение 24 часов или стратифицировали при температуре 0–4 °С в течение 4–6 недель. Затем обработанные и необработанные семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22 °С с фотопериодом 16/8 (свет / темнота). Грунтовую всхожесть также определяли в 4-кратной повторности по 100 штук семян путем посева их в пластиковые ящики с субстратом из торфа, дерновой земли и песка в равных объемных долях. Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Проведение измерений большого количества морфологических и репродуктивных показателей позволило создать массив данных и рассчитать статистические характеристики генеральных совокупностей для женских и мужских особей, а также установить процент отклонения показателей для отдельных ценопопуляций по сравнению с генеральной совокупностью. Для каждого показателя рассчитывались среднее значение и ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования оценивались по Г.Ф. Лакину [46]: $CV < 11\%$ – низкий, $CV = 11–25\%$ – средний, $CV > 25\%$ – высокий. Для определения взаимосвязи разных показателей рассчитывался коэффициент корреляции Спирмена (r_s) по средним значениям признаков в ценопопуляциях. Корреляция считалась заметной при $0,5 < r_s \leq 0,7$, высокой при $0,7 < r_s \leq 0,9$ и сильной при $r_s > 0,9$. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016.

Результаты исследования и обсуждение

Морфологическая характеристика и изменчивость генеративных особей. Выявленные в настоящем исследовании морфологические характеристики и основные аспекты изменчивости генеративных особей *R. rosea* во многом согласуются с литературными сведениями. Эти данные свидетельствуют, что *R. rosea* является преимущественно двудомным растением, у которого женские и мужские цветки пространственно разделены и расположены на разных особях. Значительно реже в природе встречаются однодомные (обоеполые) растения [5, 19]. Цветки родиолы розовой многочисленные, мелкие, 4(5)-членные, как правило, однополые [21]; иногда можно наблюдать функционально обоеполые цветки, но чаще функционально пестичные или функционально тычиночные, что связано с недоразвитием или тычиночных, или пестичных элементов у первично обоеполых цветков [22, 23]. В наших наблюдениях единично были отмечены женские особи, в соцветиях которых встречаются цветки с развитыми мужскими органами (ЦП 2, 3), и мужские особи, на побегах которых среди мужских цветков развиты женские (ЦП 6, 7, 9).

Анализ морфологических особенностей мужских и женских особей *R. rosea* выявил существенные различия между ними по морфометрическим и количественным показателям генеративного побега. Так, мужские особи в целом более крупные. Количество генеративных побегов у мужских

растений развивается в среднем на 37% больше, чем у женских. Генеративность мужских особей также выше. Доля генеративных побегов по отношению к общему количеству побегов на средневозрастной особи составляет у них в среднем 64%, а у женских – 45% (табл. 2). В исследованных ценопопуляциях основной вклад в репродукцию вносят средневозрастные генеративные особи (g_2), доля генеративных побегов которых составляет от 55 до 80% от всей численности генеративных побегов в ценопопуляции.

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика генеративных особей и половая структура ценопопуляций

***R. rosea* в Горном Алтае**

[Characteristics of generative individuals and sex structure of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [CP]	Пол [Sex]	Число генеративных побегов на особь g_2 , шт. [Number of generative shoots per individual in g_2 stage, pcs.]	Число вегетативных побегов на особь g_2 , шт. [Number of vegetative shoots per individual in g_2 stage, pcs.]	Степень генеративности особи g_2 , % [Generativity degree of individual in g_2 stage, %]	Доля женских особей, % [Share of females, %]	Доля мужских особей, % [Share of males, %]	Соотношение женских и мужских особей в ЦП [Females and males ratio]
ГС [GP]	Жен. [Female]	7,4 ± 0,8	9,1 ± 1,3	44,8	58,4	41,6	1,4
	Муж. [Male]	11,7 ± 1,4	6,6 ± 0,9	63,9			
1	Жен. [Female]	9,8 ± 1,2	9,5 ± 1,1	50,8	51,5	48,5	1,1
	Муж. [Male]	13,8 ± 1,4	7,8 ± 1,3	63,9			
2	Жен. [Female]	11,0 ± 2,2	9,3 ± 0,4	54,2	52,9	47,1	1,1
	Муж. [Male]	12,0 ± 1,9	6,5 ± 0,2	64,9			
3	Жен. [Female]	10,3 ± 1,3	18,3 ± 1,2	36,0	54,0	46,0	1,2
	Муж. [Male]	32,0 ± 6,9	12,7 ± 1,8	71,6			
4	Жен. [Female]	5,5 ± 0,2	3,5 ± 0,2	61,1	55,9	44,1	1,3
	Муж. [Male]	6,5 ± 0,9	4,0 ± 0,9	61,9			
5	Жен. [Female]	7,1 ± 1,4	10,2 ± 1,9	41,0	64,7	35,3	1,8
	Муж. [Male]	5,0 ± 0,5	3,0 ± 0,5	62,5			
6	Жен. [Female]	5,3 ± 0,5	6,5 ± 1,2	44,9	31,8	68,2	0,5
	Муж. [Male]	6,3 ± 0,9	6,3 ± 0,9	50,0			

ЦП [CP]	Пол [Sex]	Число генеративных побегов на особь g ₂ , шт. [Number of generative shoots per individual in g ₂ stage, pcs.]	Число вегетативных побегов на особь g ₂ , шт. [Number of vegetative shoots per individual in g ₂ stage, pcs.]	Степень генеративности особи g ₂ , % [Generativity degree of individual in g ₂ stage, %]	Доля женских особей, % [Share of females, %]	Доля мужских особей, % [Share of males, %]	Соотношение женских и мужских особей в ЦП [Females and males ratio]
7	Жен. [Female]	6,3 ± 1,4	8,9 ± 1,9	41,4	66,0	34,0	1,9
	Муж. [Male]	6,7 ± 1,2	5,5 ± 0,9	54,9			
8	Жен. [Female]	4,7 ± 0,9	9,3 ± 0,8	33,6	60,9	39,1	1,6
	Муж. [Male]	7,7 ± 1,2	5,2 ± 0,6	59,7			
9	Жен. [Female]	6,4 ± 0,8	6,6 ± 1,3	49,2	88,2	11,8	7,5
	Муж. [Male]	9,3 ± 0,8	8,0 ± 1,4	53,8			

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ГС – генеральная совокупность, g₂ – средневозрастная генеративная особь; Среднее значение ± ошибка среднего значения.

[Note. CP - cenopopulation; GP - general population, g₂ - middle-aged generative individual. Data are presented: in the numerator M ± SEM].

Ранее нами было показано, что мужские соцветия более многоцветковые, чем женские. В то же время по морфометрическим показателям генеративных побегов мужские особи несколько уступают женским. Женские побеги на 39% длиннее мужских, на 16% более облиственны и имеют соцветия в 1,5 раза большего диаметра [35].

Как неоднократно отмечалось в литературе, морфологическая изменчивость генеративных особей *R. rosea* (мужских и женских) очень высока и зависит от условий обитания [5, 16, 23]. При этом одни признаки характеризуются высокой степенью вариабельности, а другие демонстрируют относительную стабильность или изменяются в нешироких пределах. Как показали проведенные ранее исследования, вариабельность числа листьев на побеге как у мужских, так и у женских особей имеет средний уровень изменчивости (CV = 18–24%), все остальные признаки характеризуются высоким уровнем изменчивости (CV = 25–48%), самым изменчивым из которых является количество цветков в соцветии. Наибольшие отклонения значений этих признаков как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения выявлены у женских особей [35].

Половая структура ценопопуляций. Изучение полового состава ценопопуляций *R. rosea* обычно связывают с вопросами семенной продуктивности и устойчивости этого вида в природе. Как уже отмечалось ранее Н.В. Ревякиной [47], раздельнополость родиолы является одним из приспособлений для повышения экологической пластичности вида в условиях приледни-

ковья. В эволюции растительных организмов двудомность рассматривается как явление, уменьшающее конкуренцию между мужскими и женскими растениями. В свою очередь, это способствует повышению общей конкурентоспособности вида и расселению в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, где существование растений с обоеполыми цветками может быть затруднено [48].

Половой полиморфизм родиолы розовой проявляется в существовании трех типов особей – мужских, женских и обоеполых. На соотношение полов могут оказывать влияние разные факторы, среди которых не последнее место занимают макроклиматические условия. Так, при перемещении от южных границ ареала *R. rosea* к северным (Арктика) уменьшается сумма активных температур и сокращается вегетационный период, следовательно, ухудшаются условия для формирования и роста растений. В этих условиях в половом составе ценопопуляций *R. rosea* происходит уменьшение доли мужских и увеличение доли обоеполых и женских особей. Там же на Севере заметные колебания в соотношении половых форм наблюдаются и в высотном направлении: при смене поясов растительности, по мере поднятия в горы, количество обоеполых особей уменьшается, а раздельнополых увеличивается, среди которых с увеличением высоты заметно начинают преобладать растения с женскими соцветиями. Их доля увеличивается с 2–3% от нижних этажей высотности до 80–90% на субальпийских лужайках и луговинах [14]. Другая картина складывается на южной границе ареала родиолы розовой. Как показали исследования, проведенные Н.А. Некратовой [5] в пределах Алтае-Саянской горной области, половая структура ценопопуляций *R. rosea* здесь достаточно стабильна и уравновешена. Соотношение женского и мужского пола у них близко 1 : 1, или обычно незначительно преобладают мужские особи (в среднем 1,3 : 1). Обоеполые особи хотя и отмечаются, но крайне редко. Половая структура не зависит от высоты местности, а также от конкретных эколого-ценотических условий [5]. Значительное увеличение соотношения в сторону мужской сексуализации особей (до 2 : 1) наблюдается лишь в местообитаниях, подверженных склоновым процессам – лавинам и камнепадам [20].

В экстремальных условиях Севера хорошо прослеживается взаимосвязь пола растений с основными составляющими семенной продуктивности. В неблагоприятной среде у особей *R. rosea* наблюдаются нерегулярное плодоношение и низкая степень реализации репродуктивного потенциала [9, 14]. Максимально реализовываться и обеспечивать себе семенное возобновление виду позволяет высокая доля женских особей, которые значительно превосходят обоеполые формы по числу репродуктивных структур побега (общему количеству цветков, листовок и семян). С поднятием в горы увеличивающаяся по отношению к общей численности генеративных особей доля женских растений способствует в целом росту показателей семенной продуктивности. Максимальных значений эти показатели достигают в субальпийском поясе [14]. В то же время на Алтае очевидной зависимости между уровнем реальной семенной продуктивности,

с одной стороны, и половой структурой популяции, с другой стороны, не установлено [5].

В наших исследованиях на территории Республики Алтай характер соотношения полов в ценопопуляциях *R. rosea* сохраняется в уже установленных для этого региона вариациях. В ряде изученных ценопопуляций участие мужских и женских особей приближается к равновесным значениям при общем незначительном преобладании женских форм (51,5–55,9%). Эта структура характерна для ненарушенных ценопопуляций, обитающих в относительно благоприятных для вида эколого-ценотических условиях (ЦП 1, 2, 3, 4). По мере ухудшения экологических условий произрастания (неравномерное увлажнение, высокая закустаренность сообщества, незакрепленный сыпучий субстрат) в половом спектре наблюдается смещение соотношения в сторону увеличения женских особей (ЦП 5, 7, 8, 9). Максимальных значений доля женских особей (88,2%) достигает в ЦП 9, произрастающей под плотным пологом высоких кустарников и испытывающей заметную конкуренцию со стороны других видов. В то же время в условиях антропогенного прессинга (нарушение местообитания в результате геологических разработок и заготовки сырья) в ЦП 6 наблюдается обратный процесс, ведущий к значительному увеличению доли мужских особей (68,2%) (см. табл. 2).

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность является важнейшим показателем репродуктивного потенциала *R. rosea*, поскольку возобновление и восстановление популяций этого вида в природе происходит главным образом за счет семян. Исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости семенной продуктивности выявило, что число семязачатков в листовке является относительно постоянным признаком, остальные элементы находятся в тесной зависимости от места сбора материала и погодных условий вегетационного периода [20].

Результаты наших исследований репродуктивных особенностей родины розовой в природных условиях Республики Алтай приведены в табл. 2 и 3. Из представленных в них данных следует, что одно женское растение средневозрастного генеративного состояния формирует в среднем от 5 до 11 генеративных побегов (у отдельных особей до 18 побегов). Наиболее крупные и мощные растения отмечены на Курайском хребте (ЦП 3) и хр. Иолго (ЦП 1, 2), где на одной особи в среднем насчитывалось до 10–11 генеративных побегов. В остальных исследованных ценопопуляциях у женских растений развивается не более 5–7 генеративных побегов (у отдельных особей до 16 побегов) (см. табл. 2). Для ценопопуляций на хр. Иолго (ЦП 1, 2) также установлены максимальные показатели плотности всех генеративных побегов на единицу площади (81–86 побегов на 10 м²). Далее, по мере поднятия в горы, продуктивное побегообразование родины розовой на единицу площади уменьшалось, минимальные значения которого (8 побегов на 10 м²) были отмечены в горно-тундровых экотопах (ЦП 6) (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Репродуктивные показатели ценопопуляций *R. rosea* в Горном Алтае
[Reproductive characteristics of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [CP]	Число женских побегов на 10 м ² , шт. [Number of female shoots per 10 m ² , pcs.]	Число цветков на побег, шт. [Number of flowers per shoot, pcs.]	Число плодов на побег, шт. [Number of fruits per shoot, pcs.]	ПЦП, % [Fruit-bearing flowers percentage]	Число листовок в плоде, шт. [Number of folicle per fruit, pcs.]	Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules per flower, pcs.]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds per fruit, pcs.]	ПСП побег, шт. [Potential seed productivity per shoot, pcs.]	РСП побег, шт. [True seed productivity per shoot, pcs.]	Кур, % [Productivity coefficient, %]	Урожайность семян, тыс. на 10 м ² [Seed yield × 10 ³ pcs. per 10 m ²]
ГС [GP]	<u>36,5±9,9</u> 32,4	<u>56,3±1,4</u> 42,0	<u>50,7±1,3</u> 43,6	<u>92,1±0,7</u> 12,2	<u>4,3±0,0</u> 13,4	<u>39,7±0,7</u> 27,9	<u>16,4±0,6</u> 55,7	<u>2253,5±72,4</u> 52,7	<u>847,3±38,1</u> 73,7	<u>37,1±1,2</u> 53,4	<u>32,3±10,2</u> 94,7
1	<u>86,4±7,5</u> 36,7	<u>54,0±3,8</u> 39,0	<u>48,6±3,6</u> 41,2	<u>89,6±1,3</u> 7,8	<u>4,5±0,1</u> 12,6	<u>35,3±2,1</u> 32,1	<u>12,7±1,0</u> 41,3	<u>2018,8±210,1</u> 57,2	<u>670,5±82,3</u> 67,5	<u>33,1±2,0</u> 32,4	<u>57,9±7,1</u> 67,5
2	<u>80,8±9,9</u> 60,0	<u>66,5±2,4</u> 19,8	<u>63,4±2,2</u> 19,2	<u>95,5±0,6</u> 3,3	<u>4,4±0,1</u> 12,7	<u>45,4±2,2</u> 26,6	<u>17,7±1,3</u> 40,3	<u>2987,2±152,8</u> 28,1	<u>1105,1±82,8</u> 41,2	<u>37,4±2,1</u> 30,7	<u>89,3±6,7</u> 41,2
3	<u>50,7±4,3</u> 37,9	<u>74,2±4,7</u> 35,2	<u>66,1±4,7</u> 39,1	<u>89,1±2,0</u> 12,3	<u>4,5±0,1</u> 15,3	<u>42,2±1,5</u> 20,1	<u>20,4±1,8</u> 48,0	<u>3180,7±272,6</u> 47,1	<u>1302,8±134,7</u> 56,9	<u>43,0±3,4</u> 43,4	<u>66,1±6,8</u> 56,9
4	<u>22,5±0,8</u> 12,7	<u>40,2±3,5</u> 48,1	<u>37,7±3,0</u> 43,9	<u>95,3±1,1</u> 6,6	<u>4,1±0,1</u> 13,4	<u>43,1±2,3</u> 29,3	<u>15,8±1,6</u> 56,5	<u>1751,2±171,0</u> 53,7	<u>642,0±96,0</u> 82,3	<u>36,9±3,2</u> 48,2	<u>14,4±2,2</u> 82,3
5	<u>9,6±1,8</u> 59,2	<u>67,1±5,4</u> 44,3	<u>66,8±5,4</u> 44,7	<u>99,4±0,3</u> 1,7	<u>4,3±0,1</u> 12,2	<u>41,0±2,0</u> 26,4	<u>13,3±1,1</u> 44,6	<u>2749,1±273,3</u> 54,7	<u>993,8±135,8</u> 75,2	<u>33,5±2,3</u> 37,4	<u>9,5±1,3</u> 75,2

6	$\frac{7,9 \pm 0,8}{28,3}$	$\frac{41,2 \pm 2,5}{33,7}$	$\frac{37,7 \pm 2,2}{31,8}$	$\frac{92,2 \pm 1,2}{7,0}$	$\frac{4,6 \pm 0,1}{12,6}$	$\frac{38,3 \pm 1,3}{18,1}$	$\frac{5,1 \pm 0,7}{80,3}$	$\frac{1598,4 \pm 121,0}{41,6}$	$\frac{207,1 \pm 28,1}{74,8}$	$\frac{12,2 \pm 1,6}{73,6}$	$\frac{1,6 \pm 0,2}{74,8}$
7	$\frac{26,2 \pm 4,0}{65,1}$	$\frac{51,4 \pm 3,7}{39,4}$	$\frac{45,1 \pm 3,1}{37,9}$	$\frac{89,2 \pm 1,6}{9,6}$	$\frac{4,5 \pm 0,1}{12,8}$	$\frac{36,9 \pm 2,2}{32,5}$	$\frac{10,8 \pm 1,7}{85,4}$	$\frac{1903,1 \pm 185,0}{53,5}$	$\frac{517,2 \pm 90,3}{96,0}$	$\frac{24,9 \pm 3,1}{68,4}$	$\frac{13,6 \pm 2,4}{96,0}$
8	$\frac{15,8 \pm 2,2}{48,1}$	$\frac{48,2 \pm 4,0}{46,1}$	$\frac{47,9 \pm 4,0}{45,5}$	$\frac{99,7 \pm 0,2}{0,9}$	$\frac{4,0 \pm 0,1}{8,7}$	$\frac{40,3 \pm 2,1}{28,5}$	$\frac{23,9 \pm 1,7}{38,0}$	$\frac{1814,7 \pm 132,4}{40,1}$	$\frac{1121,2 \pm 103,3}{50,7}$	$\frac{61,7 \pm 3,0}{26,3}$	$\frac{17,7 \pm 1,6}{50,7}$
9	$\frac{28,2 \pm 0,8}{35,9}$	$\frac{63,5 \pm 4,6}{39,9}$	$\frac{36,4 \pm 4,0}{60,7}$	$\frac{74,1 \pm 6,7}{49,6}$	$\frac{3,9 \pm 0,1}{8,4}$	$\frac{33,7 \pm 1,3}{21,1}$	$\frac{23,3 \pm 0,9}{21,0}$	$\frac{2201,5 \pm 192,9}{48,2}$	$\frac{745,3 \pm 89,0}{65,7}$	$\frac{40,4 \pm 5,1}{54,4}$	$\frac{21,0 \pm 2,5}{65,7}$

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ГС – генеральная совокупность; ППЦ – процент плодотворения; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; Кпр – коэффициент продуктивности; в числителе – среднее значение ± ошибка среднего значения, в знаменателе – коэффициент вариации, %.

[Note. CP – cenoropulation; GP – general population. Data are presented: in the numerator M ± SEM, in the denominator CV_{mean}, %].

В табл. 3 представлены средние значения семенной продуктивности побегов женских особей для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. Большинство репродуктивных показателей вида варьируют в широких пределах. Самыми нестабильными признаками, имеющими очень высокий уровень изменчивости, являются РСП ($CV = 74\%$), количество побегов женских особей ($CV = 81\%$) и урожайность семян ($CV = 95\%$) на единицу площади. Уровень изменчивости выше среднего сохраняют также и другие показатели: число цветков ($CV = 42\%$) и число плодов ($CV = 44\%$) на побег, число семян в плоде ($CV = 56\%$), ПСП и Кпр ($CV = 53\%$). Средний уровень изменчивости имеют показатели ППЦ ($CV = 12\%$) и число листовок в плоде ($CV = 13\%$).

В зависимости от конкретных условий обитания на одном побеге развивается от 40 до 74 цветков и от 36 до 67 плодов, в цветке формируется 34–45 семязачатков, в плоде 5–24 семян. Величина плодочетения (ППЦ) высокая, в среднем выше 92%. Число листовок в плоде (многолистовка) варьирует от 3 до 6. Чаще всего встречаются плоды с 4 листовками (64,5%), примерно третья часть плодов – с 5 листовками (29,7%), и лишь единичные плоды насчитывают по 3 или 6 листовок (3,5 и 2,3% соответственно). На один генеративный побег формируется большой запас семязачатков (ПСП) – 1 598–3 180 шт., однако семян образуется существенно меньше (РСП) – 207–1 303 шт., т.е. коэффициент продуктивности побега (Кпр) низкий и обычно не превышает 37%. Несмотря на то, что из большинства семязачатков семена не развиваются, урожайность семян на единицу площади для отдельных ценопопуляций (ЦП 1, 2, 3) может достигать нескольких десятков тысяч на 10 м^2 (см. табл. 3).

Характер и степень отклонения репродуктивных показателей отдельных ценопопуляций от генеральной совокупности отображены ниже на диаграммах. Как видим, ППЦ отклоняется от генеральной совокупности незначительно (не более чем на 8%) за исключением ЦП 9, где этот показатель снижен на 20%. Напротив, число плодов в большинстве ценопопуляций отклоняется в значительных пределах как в сторону увеличения (ЦП 2, 3, 5), так и в сторону уменьшения (ЦП 4, 6, 9). Максимально положительные величины отклонений наблюдаются в ЦП 3 (на 30%) и ЦП 5 (на 32%), максимально снижена эта величина – в ЦП 9 (на 28%). В ЦП 1, 2, 5, 7 и 9 отклонения ППЦ и числа плодов носят однонаправленный характер, в трех ценопопуляциях (ЦП 3, 4, 8) – разнонаправленный (рис. 2).

Число семязачатков в цветках у большинства ценопопуляций также отклоняется незначительно (менее чем на 10%). Несколько больше этот показатель снижен в ЦП 1 (на 11%) и ЦП 9 (на 15%), а в ЦП 2, наоборот, повышен (на 14%). Число семян в плодах изменяется значительно шире: максимально, в сторону уменьшения, у ЦП 6 (на 69%), в сторону увеличения у ЦП 8 (на 46%) и ЦП 9 (на 43%). Минимальные отклонения наблюдаются в ЦП 2 (на 8%) и ЦП 4 (на 4%). В большинстве ценопопуляций (ЦП 1, 2, 3, 6, 7, 8) отклонения по данным показателям имеют однонаправленный характер, в трех ценопопуляциях (ЦП 4, 5, 9) – разнонаправленный (рис. 3).

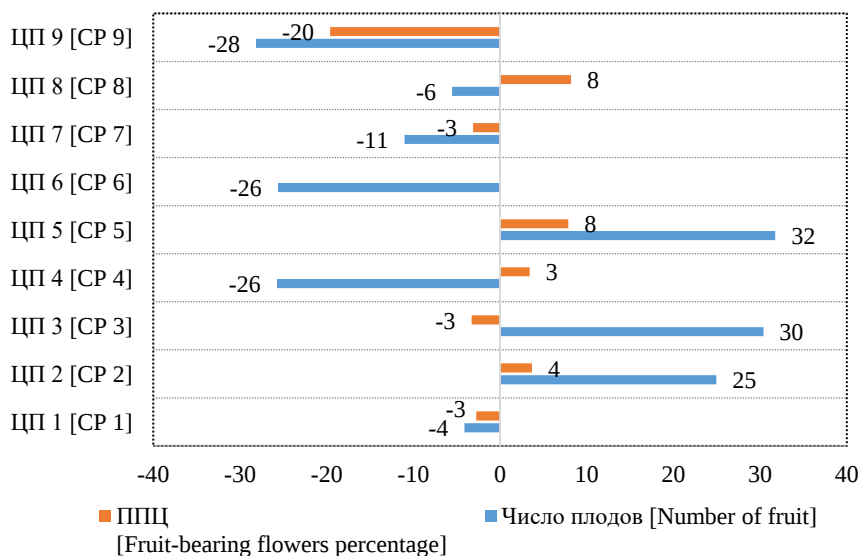


Рис. 2. Процентное отклонение показателей процента плодоцветения (оранжевый цвет) и числа плодов на побег (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 2. The percentage deviation of fruit-bearing flowers percentage (orange color) and fruits number per shoot (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

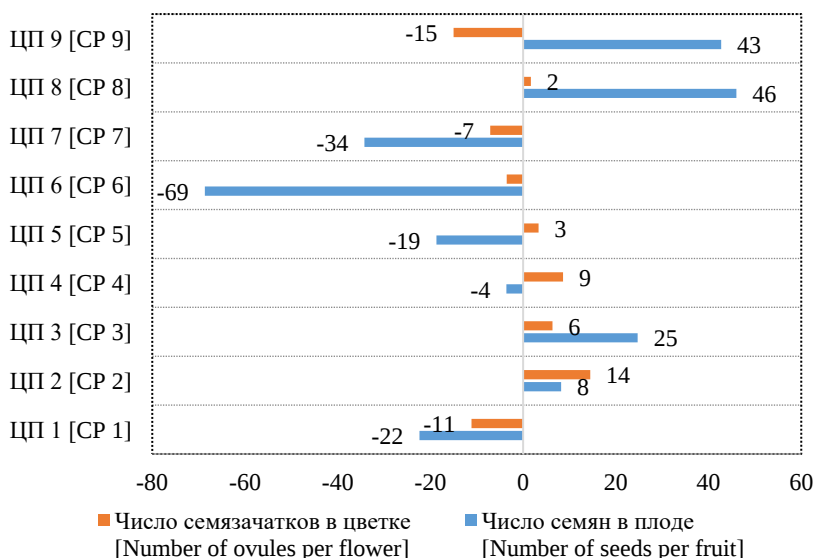


Рис. 3. Процентное отклонение показателей числа семязачатков в цветке (оранжевый цвет) и семян в плоде (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 3. The percentage deviation of ovules per flower (orange color) and seeds number per fruit (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Еще выше уровень отклонений свойствен ПСП и РСП побега. Сравнительно с генеральной совокупностью самое значительное повышение ПСП и РСП наблюдается в ЦП 3 (на 41 и 54% соответственно), максимально снижены эти показатели в ЦП 6 (на 30 и 76% соответственно). Практически во всех случаях отклонения носят однонаправленный характер как в сторону повышения, так и в сторону понижения, за исключением ЦП 8, у которой ПСП побега снижена (на 19%), а РСП, наоборот, повышена (на 32%) (рис. 4).

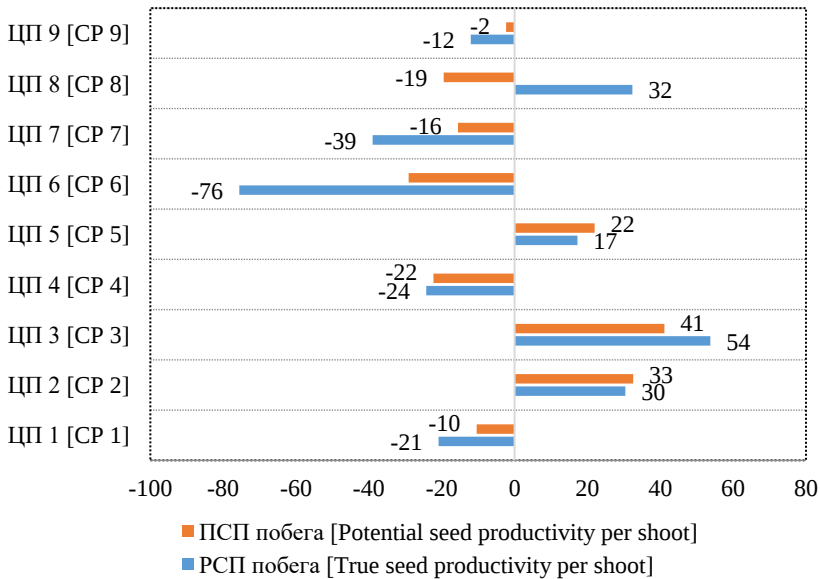


Рис. 4. Процентное отклонение показателей потенциальной семенной продуктивности (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 4. The percentage deviation of potential seed productivity (orange color) and true seed productivity (blue color) in individual *R. rosea* ceno-populations (CP) compared to the general population, %]

Несмотря на то, что РСП является производным от ПСП, эти два показателя мало зависят друг от друга. ПСП побега определяется числом цветков в соцветии и числом семязачатков в цветке, которые в разной степени закреплены генетически и могут варьировать в результате прямого воздействия постоянных факторов среды. РСП определяется числом плодов и числом семян в них и в большей степени зависит от случайных факторов (недостаточная активность опылителей, антропогенная нагрузка на сообщество, поздние весенне-летние заморозки, повреждение семян фитофагами и т.д.). Поэтому повышение РСП побега на фоне общего снижения ПСП в ЦП 8, возможно, связано с более благоприятными погодными условиями, способствовавшими вызреванию большего количества семян в плодах в год исследования (см. рис. 4). Стоит указать, что образование большого количества семян является механизмом поддержания семенного банка *R. rosea* на

конкретной территории, что обеспечивает стабильное семенное возобновление и устойчивость этого вида в условиях высокогорья.

Отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной (Кпр) отражает уровень реализации репродуктивного потенциала ценопопуляции в конкретных местообитаниях. На величине Кпр сказываются все факторы, влияющие на ПСП и РСР, поэтому уровень отклонений этого показателя тоже значителен. Максимальное снижение Кпр наблюдается в ЦП 6 (на 67%) и ЦП 7 (на 33%), что связано с низкими значениями числа семян в плодах и РСР побега. Максимально повышен Кпр в ЦП 8 (на 67%) (рис. 5).

Для показателя урожайности семян свойствен очень широкий диапазон отклонений: максимально в сторону уменьшения у ЦП 6 (на 95%), в сторону увеличения у ЦП 2 (на 64%). Большинство ценопопуляций сравнительно с генеральной совокупностью имеют отклонения по данному показателю в сторону уменьшения его значения (ЦП 4–9) (см. рис. 5).

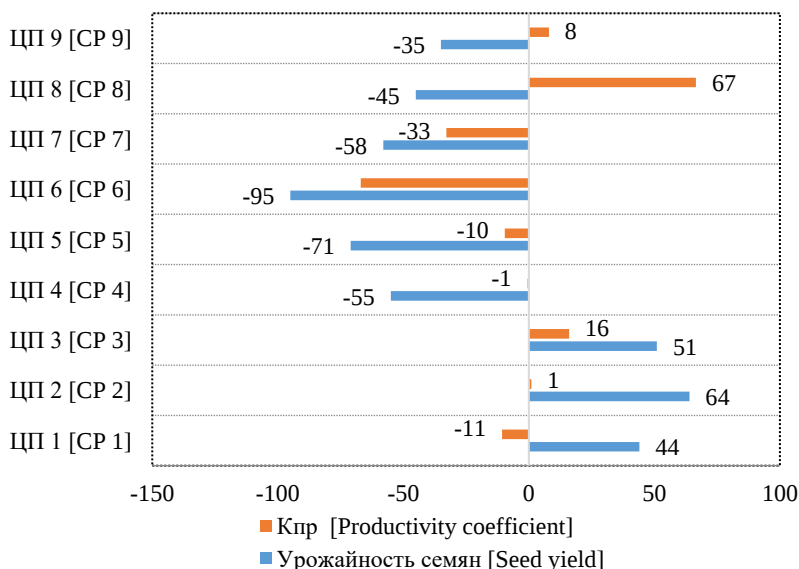


Рис. 5. Процентное отклонение показателей коэффициента продуктивности (оранжевый цвет) и урожайности семян (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 5. The percentage deviation of productivity coefficient (orange color) and seed yield (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Таким образом, исследованные ценопопуляции мало отличаются по значениям плодоцветения (ППЦ) и числу семязачтков в цветке. Эти показатели изменяются незначительно, а значит, они не связаны с условиями произрастания вида. Значения остальных репродуктивных показателей находятся в тесном взаимодействии с внешними факторами среды. И чем от более сложного комплекса факторов зависит показатель, тем шире размах отклонений в нем. Так, число плодов в большей степени определяется

жизненным состоянием самих растений. Поэтому ощутимые снижения этого показателя наблюдаются только там, где ресурсы среды сильно ограничены, а сами растения в разной степени угнетены (ЦП 4, 6, 9). В ценопопуляциях, для которых эколого-ценотические условия среды складываются благоприятно, особи родиолы формируют побеги с большим количеством цветком и плодов (ЦП 2, 3, 5) или отклонения этих показателей минимальны (ЦП 1, 7, 8). На значения таких показателей, как число семян в плоде, реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр) и урожайность семян, оказывает влияние разнообразный спектр внешних факторов, как постоянных, так и случайных, что в конечном итоге определяет для них широкий диапазон отклонений.

В ЦП 2, 3, 5, 8 большинство репродуктивных показателей, сравнительно с генеральной совокупностью, имеют положительный характер отклонений. Такие ценопопуляции можно рассматривать как относительно благополучные, успешно реализующие свой репродуктивный потенциал по многим показателям. В ЦП 1, 4, 6, 7, 9, наоборот, высокая доля признаков с отрицательными отклонениями, соответственно, большинство репродуктивных показателей снижены, и ценопопуляции можно охарактеризовать как угнетенные или находящиеся в нестабильном состоянии.

Наиболее высокий уровень семенной продуктивности на побег (РСП) отмечается в ценопопуляциях, приуроченных к ценозам с постоянным увлажнением: альпийский луг (ЦП 2), травянистая тундра (ЦП 3) и фрагмент несформировавшейся растительности на галечнике (ЦП 8). В ЦП 2 и 3 особи родиолы розовой к тому же достигают максимальной продуктивности, формируя наибольшее количество генеративных побегов на особь и на единицу площади. Соответственно, урожайность семян на этих участках имеет самые высокие показатели и составляет от 66 тыс. (ЦП 3) до 89 тыс. семян на 10 м² (ЦП 2). В ЦП 1 при сниженных показателях РСП побега (670 семян) высокая урожайность семян (58 тыс. на 10 м²) обеспечивается достаточно большой плотностью побегов женских особей. Минимальными репродуктивными показателями побега характеризуются особи *R. rosea* на горе Сукор (ЦП 6, 7), произрастающие в условиях неравномерного увлажнения, подвижного щебнистого субстрата и испытывающие антропогенный прессинг. В этих ценопопуляциях отмечена самая низкая завязываемость семян – Кпр = 12% (ЦП 6) и 25% (ЦП 7), а также минимальные показатели урожайности семян на единицу площади (1,6 тыс. на 10 м²). В остальных ценопопуляциях коэффициент продуктивности (Кпр) составляет в среднем 33–43%. Исключение является только ЦП 8, где, вероятно, благоприятное сочетание природно-климатических факторов (хорошая увлажненность местообитания; достаточно разреженная растительность, исключая конкуренцию со стороны других видов и т.д.) обеспечило наиболее высокий уровень значения Кпр (62%) (см. табл. 3).

В целом данному виду свойственны низкие значения Кпр. Однако высокие показатели потенциальной семенной продуктивности (2 253,5 семязатка) позволяют виду сформировать достаточное количество полноценных семян на побег (847,3 семян) и обеспечить высокие значения урожайности

семян на единицу площади (32,3 тыс. семян на 10 м²). В условиях браконьерской заготовки происходит общее снижение репродуктивного потенциала вида по многим показателям, что ведет к нарушению процесса семенного возобновления ценопопуляции и, соответственно, ставит под угрозу сохранение этого ценного лекарственного растения на конкретной территории.

Корреляционный анализ показал наличие заметной отрицательной связи между высотой над уровнем моря и числом генеративных побегов на особь ($r_s = -0,53$), урожайностью семян ($r_s = -0,59$) и высокую отрицательную связь с числом женских побегов на единицу площади ($r_s = -0,74$). То есть чем выше над уровнем моря расположено местообитание ценопопуляции, тем меньше генеративных побегов образуется как на особи, так и на единицу площади, что, соответственно, влияет на показатель урожайности семян.

Высокая положительная корреляция имеется между числом генеративных побегов на особи и такими показателями, как число цветков в соцветии ($r_s = 0,71$) и ПСП ($r_s = 0,78$), а также высокая корреляция между числом вегетативных побегов особи и такими показателями, как количество цветков в соцветии ($r_s = 0,74$), количество плодов ($r_s = 0,76$) и ПСП ($r_s = 0,73$). Для мужских особей характерна сильная положительная корреляция числа вегетативных и генеративных побегов на особь ($r_s = 0,91$), но заметная отрицательная корреляция числа цветков в соцветии и числа генеративных побегов на особь ($r_s = -0,68$).

Урожайность семян имеет положительную корреляцию только с ПСП ($r_s = 0,69$) и числом генеративных побегов на особь ($r_s = 0,93$), но не выявлено значимых корреляций с такими показателями как ППЦ, Кпр и доля женских особей в популяции. Тот факт, что урожайность семян не имеет значимой корреляции с ППЦ и Кпр, говорит о том, что данные показатели зависят от каких-то других факторов, нежели показатели, связанные с благополучными условиями произрастания. Наиболее вероятно, что такими факторами являются наличие в достаточном количестве насекомых-опылителей и доступность соцветий опылителям.

Морфология и всхожесть семян. Морфология и биология прорастания семян *R. rosea* изучены достаточно хорошо и подробно. Выявлено, что форма, окраска и линейные размеры семян различного географического происхождения подвержены значительной изменчивости. Кроме того, установлена прямая зависимость морфологических признаков и посевных качеств семян от экологических и погодных условий в период их формирования [9, 14, 15, 20, 23, 49]. По наблюдениям большинства авторов, семена родиолы розовой относятся к категории мелких (1,6–2,5 мм длиной и 0,6–1,0 мм шириной), по форме чаще яйцевидные или удлинненно-яйцевидные, к верхушке суживающиеся, продольно ребристые. Цвет семян колеблется от темно-коричневого до светло-коричневого оттенков. Масса 1 000 шт. семян составляет 0,188–0,195 г [9, 50–52]. Исследование морфологической изменчивости семян в зависимости от географического происхождения образцов, проведенное Т.А. Ревиной [53], показало, что максимальными

размерами отличаются семена, собранные с растений швейцарской репродукции (длина 2,7 мм, ширина 1,0 мм), они обладают также большей массой (0,232–0,281 г). Далее на восток и на север линейные показатели снижаются. Семена растений алтайского происхождения в среднем имели длину около 2,0 мм, ширину – 0,8 мм. Размеры семян у образцов, культивируемых на Европейском северо-востоке в подзоне средней тайги (г. Сыктывкар), составляли 1,5 мм длиной и 0,5 мм шириной [16]. В целом линейные размеры семян увеличиваются на градиенте север–юг и с поднятием в горы, достигая максимума в ценопопуляциях в субальпийском поясе [14, 49].

Для семян, собранных Ю.М. Фроловым [14] в местах естественного прорастания родиолы розовой в арктических экосистемах европейской части России, выявлено значительное разнообразие по окраске, спектр которой, помимо всех оттенков коричневого, пополнился зелеными, желтыми и черными цветами. Форма семян тоже представлена разнообразнее – от обратнояйцевидной до продолговатой и ланцетной. Линейные размеры и масса семян меньше, чем в других частях ареала, но размах изменчивости этих признаков достигает здесь наибольших значений.

В нашей работе исследованы образцы семян, собранные в 2020 г. в разных растительных сообществах высокогорий Алтая. Полученные данные по морфологии семян укладываются в пределы уже выявленной изменчивости. Семена *R. rosea* мелкие, коричневые, продолговатой или обратноланцетной формы с резко выраженной продольной ребристостью, кверху суженные, 2,13 мм длиной и 0,56 мм шириной. Масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,10 до 0,20 г.

Способность семян прорасти выступает одним из основных показателей их качества и жизнеспособности. В литературе указывается, что семена *R. rosea* без предпосевной обработки имеют низкую всхожесть (4–24%) и растянутый период прорастания (до 1 года) [23, 50, 54]. После стратификации в течение трех–четырех недель всхожесть семян резко возрастала и существенно сокращался период прорастания – на седьмой день прорастания она составила в среднем 76% [50]. Эффективным способом повышения всхожести также является подзимний посев семян в открытый грунт, где они проходят естественную стратификацию [22]. Е.Л. Нухимовским отмечается, что на способность семян родиолы розовой к прорастанию большое влияние оказывает температурный режим, установившийся в период их формирования и созревания (август–сентябрь). В природных условиях высокогорий созревающие семена нередко попадают под воздействие низких температур и переходят в состояние глубокого физиологического покоя, вызванное недоразвитием зародыша. Для выведения таких семян из покоя Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [14] рекомендуют тепловой прогрев в течение 10–20 дней или последовательное воздействие холодной стратификации и прогрева, если семена длительное время подвергались сухому хранению при комнатной температуре. В то же время семена, созревшие в теплую погоду, приобретали способность к прорастанию еще до отделения от материнского растения [22].

В нашем эксперименте свежесобранные семена родиолы розовой имели сходие с литературными данными значения всхожести. За 56 дней при комнатной температуре в среднем прорастало 33% семян. Первые всходы появлялись на 7–10-й день от начала посева. После 6 месяцев сухого хранения без предпосевной обработки семена также сохраняли невысокую всхожесть – 36%, но начинали прорастать раньше – на 3–6-й день. Четырехнедельная холодная стратификация при температуре 0–2 °С способствовала сокращению периода прорастания вдвое, однако принципиально не меняла их всхожесть – за 25 дней в среднем прорастало 38% семян. Существенное влияние на процессы прорастания семян *R. rosea* оказывает их замачивание в 0,1% растворе гиббереллиновой кислоты (ГБК). После обработки ГБК прорастание семян отмечалось уже на 2–3-й день от посева, при этом длительность прорастания сократилась до 6 дней, а всхожесть составила 99%.

При грунтовом посеве необработанных семян первые всходы появлялись на 10-й день. За две недели от начала прорастания всхожесть семян также составила всего 32%. Способность семян к прорастанию заметно возрастала после стратификации (1,5 месяца). Первые всходы появлялись на 9-й день, и за неделю проращивания всхожесть семян достигала 72%. Семена, обработанные ГБК, начинали прорастать еще раньше (на 4-й день), за 5 дней прорастало 92% семян.

Проведенные исследования показали, что наиболее оптимальным способом проращивания семян *R. rosea* является их предварительная обработка 0,1% раствором ГБК. Это позволяет добиться максимального процента всхожести семян и одновременно заметно сократить период их прорастания. Стратификация продолжительностью 1 месяц при проращивании семян в лабораторных условиях оказалась недостаточной. Для выведения таких семян из состояния покоя потребовался более длительный период – не менее 1,5 месяца.

Заключение

Ценопопуляционные исследования *Rhodiola rosea*, проведенные на территории Горного Алтая, позволили оценить уровень реализации репродуктивного потенциала этого вида в различных эколого-ценотических условиях. В относительно благоприятных условиях половая структура ценопопуляций находится в равновесном положении при незначительном преобладании женских особей. Изменение условий произрастания приводит к смещению спектра в сторону увеличения женских или мужских особей. Большинство репродуктивных показателей, находясь в тесном взаимодействии с внешними факторами среды, изменяются в широком диапазоне. Ценопопуляции, у которых, сравнительно с генеральной совокупностью, большинство репродуктивных показателей имеют положительный характер отклонений, достаточно успешно реализуют свой репродуктивный потенциал и могут рассматриваться как относительно благополучные (ЦП 2, 3, 5, 8). Ценопопуляции с высокой долей признаков, имеющих отрицательные отклонения,

характеризуются как угнетенные (ПЦ 6, 7) или находятся в нестабильном состоянии (ЦП 1, 4, 9).

В целом характерной особенностью вида являются низкие значения коэффициента продуктивности (12–43%), которые компенсируются в первую очередь высокими показателями потенциальной семенной продуктивности и урожайности семян на единицу площади. В условиях браконьерской заготовки происходит общее снижение репродуктивного потенциала вида по многим показателям, что ведет к нарушению процесса семенного возобновления ценопопуляции и, соответственно, ставит под угрозу сохранение этого ценного лекарственного растения на конкретной территории.

Список источников

1. Зотова М.И., Крылов Г.В., Саратиков А.С. Золотой корень – новое стимулирующее и адаптогенное средство // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1965. Вып. 2, № 8. С. 111–119.
2. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. 292 с.
3. Родиолы розовой корневища и корни (*Rhodiola roseae* rhizomata et radices) ФС.2.5.0036.15 // Государственная фармакопея Российской Федерации : в 4 т. / науч. ред. С.В. Емшанова, О.Г. Потанина, Е.В. Буданова, В.В. Чистяков. XIV изд. 2018. Т. 4. С. 6383–6393. URL: <https://femb.ru/record/pharmacopea14>
4. Chen C., Song J., Chen M., Li Z., Tong X., Hu H., Xiang Z., Lu C., Dai F. *Rhodiola rosea* extends lifespan and improves stress tolerance in silkworm, *Bombyx mori* // Biogerontology. 2016. Vol. 17, № 2. P. 373–381. doi: 10.1007/s10522-015-9622-8
5. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф. Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области : ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2005. 228 с.
6. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред.: Ю.П. Трутнев и др.; сост. Р.В. Камелин и др. М. : Т-во научных изданий КМК, 2008. 855 с.
7. Куваев В.Б. Направления и принципы ведения ресурсных работ (на примере лекарственных растений) // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 18–33.
8. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И. Лекарственные растения Кузнецкого Алатау. Ресурсы и биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1991. 268 с.
9. Андреева В.Н. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты : Кольский филиал АН СССР, 1987. С. 21–39.
10. Лавриненко И.А., Ткаченко К.Г., Елсаков В.В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) в условиях Арктики // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 9. С. 63–70.
11. Дровнина С.И. Состояние популяции редкого вида родиола розовая (*Rhodiola rosea* L.) на Летнезолотичком участке Национального парка «Онежское Поморье» // II Пахтусовские чтения: арктические горизонты : материалы Всерос. очно-заоч. науч.-практ. конф. Архангельск, 2021. С. 184–189.
12. Пережогин Ю.В. Онтогенез, структура популяций и перспективы использования *Rhodiola rosea* L. на Северном Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 23 с.
13. Морозова Л.М., Степанова А.В., Магомедова М.А. Эколого-фитоценотическая приуроченность, возрастной состав ценопопуляций и запас корневищ *Rhodiola rosea* L. на Приполярном Урале // Растительные ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 1. С. 3–14.
14. Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на Европейском Северо-Востоке. Екатеринбург : УрО РАН, 1998. 192 с.

15. Ишмуратова М.М. Родиола иремельская на Южном Урале. М. : Наука, 2006. 252 с.
16. Головки Т.К., Дальке И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб. : Наука, 2007. 205 с.
17. Полетаева И.И., Володина С.О., Володин В.В. Изучение индивидуальной изменчивости растений *Rhodiola rosea* L. в целях отбора ценных генотипов для микрочлонального размножения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3(2). С. 769–775.
18. Валуевских О.Е., Дубровский Ю.А., Кулюгина Е.Е., Канев В.А. Редкие растения окрестностей г. Хальмерсале (Северный Урал): эколого-фитоценотическая приуроченность, структура популяций, охрана // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 40. С. 66–87.
19. Казаринова Н.В. Эколого-биологические особенности родиолы розовой в Горном Алтае // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. 1977. Вып. 3, № 15. С. 38–42.
20. Положий А.В., Ревякина Н.В. Биология развития золотого корня в районе Катунского хребта (Алтай) // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 1. С. 53–59.
21. Положий А.В., Ревякина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень – *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 85–114.
22. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М. : Недра, 1997. Т. 1: Теория организации биоморф. 632 с.
23. Ким Е.Ф. Родиола розовая (золотой корень) и биологические основы введения её в культуру / под ред. И.М. Красноборова. Барнаул : Изд-во АГУ, 1999. 176 с.
24. Самбуу А.Д., Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю. Биоэкологические особенности и продуктивность *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) в Республике Тыва // Растительный мир Азиатской России. 2021. Т. 14, № 4. С. 277–283. doi: 10.15372/RMAR20210402
25. Софронов Р.Р., Егорова А.А., Чичигинарова Ю.В. Современное состояние ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на хребтах Сетте-Дабан и Сунтар-Хаята (Северо-Восточная Якутия) // Наука и образование. 2016. № 3. С. 112–116.
26. Кожевников Ю.П. Заметки о видах *Sedum* (Crassulaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 4. С. 534–544.
27. Пешкова Г.А. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. С. 152–168.
28. Безделева Т.А. Семейство Толстянковые – Crassulaceae DC // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 214–235.
29. Бялт В.В. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья ; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. С. 250–285.
30. Fu K.J., Ohba H., Gilbert M.G. Crassulaceae // Flora of China: Vol. 8. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2001. P. 202–268
31. Гончарова С.Б. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 223 с.
32. Растения Центральной Азии: По материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН / сост. Ю.П. Кожевников. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. Вып. 16: Толстянковые–камнеломковые. 135 с.
33. Flora of North America. Oxford University Press, 2009. Vol. 8: Magnoliophyta: Paeoniaceae to Ericaceae. 624 p.
34. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с
35. Prokopyev A.S., Yamburov M.S., Chernova O.D., Kataeva T.N., Prokopyeva E.S., Machkinis E.Y., Kuznetsov A.A. Ecological and morphological features of *Rhodiola rosea* L. in natural populations in the Altai Mountains // Acta Biologica Sibirica. 2021. Vol. 7. P. 529–544. doi: 10.3897/abs.7.e78936
36. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1950. Вып. 3. С. 7–204.

37. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
38. Злобин Ю.А., Склад В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
39. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1960. Т. 2. С. 20–38.
40. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
41. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. : Наука, 1990. 204 с.
42. Данилова М.Ф. Сравнительная анатомия семян. СПб. : Мир и семья, 1996. С. 25–32.
43. ГОСТ 34221–2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
44. Фирсова М.К. Методы определения качества семян. М : Сельхозлитература, 1969. 295 с.
45. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
46. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
47. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптация) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1995. 32 с.
48. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботанический журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
49. Полетаева И.И. Родиола розовая // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. С. 119–138.
50. Ким Е.Ф., Днепровский Ю.М. Морфобиологические особенности семян золотого корня // Успехи изучения лекарственных растений Сибири : материалы межвуз. науч. конф. Томск, 1973. С. 52–55.
51. Нухимовский Е.Л. Начальные этапы биоморфогенеза *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Московской области // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 3. С. 348–355.
52. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomedical and Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, № 2. P. 603–609. doi: 10.13005/bpj/531
53. Ревина Т.А., Свиридова Т.П., Степанюк Г.Я. Влияние эколого-географической природы посадочного материала на биологические особенности родиолы розовой при интродукции ее в лесную зону Западной Сибири // Биологические закономерности изменчивости и физиология приспособления интродуцируемых растений : тез. докл. Всесоюз. конф. Черновцы : Изд-во АН УССР, 1977. С. 118.
54. Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания // Растительные ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 4. С. 499–516.

References

1. Zotova MI, Krylov GV, Saratikov AS Zolotoy koren' - novoe stimuliruyushcheye i adaptogennoe sredstvo [Golden root - a new stimulating and adaptogenic agent]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk*. 1965;2(8):111-119. In Russian.
2. Saratikov AS, Krasnov EA. *Rodiola rozovaya* (zolotoy koren'). Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2004. 292 p. In Russian.
3. Rodioly rozovoy kornevishcha i korni (*Rhodiola rosea* rhizomata et radices) FS.2.5.0036.15 // Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii. XIV izd., v 4-kh tomakh. Ministerstvo zdravookhraneniya Rossiyskoy Federatsii, T. 4. 2018. PP. 6383-6393. In Russian.

4. Chen C, Song J, Chen M, Li Z, Tong X, Hu H, Xiang Z, Lu C, Dai F. *Rhodiola rosea* extends lifespan and improves stress tolerance in silkworm, *Bombyx mori*. *Biogerontology*. 2016;17(2):373-381. doi: 10.1007/s10522-015-9622-8
5. Nekratova NA, Nekratov NF. Lekarstvennye rasteniya Altae-Sayanskoy gornoy oblasti. Resursy, ekologiya, tsenokompleksy, populyatsionnaya biologiya, ratsional'noe ispol'zovanie. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2005. 228 p. In Russian.
6. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. Moscow: Tovshchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2008. 855 p. In Russian.
7. Kuvaev VB. Napravleniya i printsipy vedeniya resursnykh rabot (na primere lekarstvennykh rasteniy). *Printsipy i metody ratsional'nogo ispol'zovaniya dikorastushchikh poleznykh rasteniy*. Petrozavodsk: Karelskiy filial AN SSSR, 1989. PP. 18-33. In Russian.
8. Nekratova NA, Nekratov NF, Mikhaylova SI, Serykh GI. Lekarstvennye rasteniya Kuznetskogo Alatau. Resursy i biologiya [Medicinal plants of Kuznetsk Alatau. Resources and biology]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1991. 268 p. In Russian.
9. Andreeva VN. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovy. *Biologicheskaya flora Murmanskoy oblasti*. Apatity : Kol'skiy filial AN SSSR Publ., 1987. PP. 21-39. In Russian.
10. Lavrinenko IA, Tkachenko KG, Elsakov VV. Populyatsionnaya i mezhvidovaya izmenchivost' dvukh vidov roda *Rhodiola* (Crassulaceae) v usloviyakh Arktiki [Population and interspecific variability of two species of the genus *Rhodiola* (Crassulaceae) in Arctic conditions]. *Botanicheskii zhurnal*. 1998;83(9):63-70. In Russian.
11. Drovkina SI. Sostoyaniye populyatsii redkogo vida *Rhodiola rosea* L. na Letnezolotitskom uchastke Natsional'nogo parka «Onezhskoe Pomor'e». II Pakhtusovskie chteniya: arkticheskie gorizonty: materialy Vseross. ochno-zaoch. nauch.-prakt. konf. Arkhangel'sk, 2021. PP. 184-189. In Russian.
12. Perezhgin YuV. Ontogenez, struktura populyatsiy i perspektivy ispol'zovaniya *Rhodiola rosea* L. na Severnom Urale: Avtoref. dis... kand. biol. nauk. Ekaterinburg, 1995. 23 p. In Russian.
13. Morozova LM, Stepanova AV, Magomedova MA. Ekologo-fitosenoticheskaya priurochennost', vozrastnoy sostav tsenopopulyatsiy i zapas kornevishch *Rhodiola rosea* L. na Pripolyarnom Urale [Ecological and phytocenotic confinement, age composition of the coenopopulation and stock of rhizomes of *Rhodiola rosea* L. in the Subpolar Urals]. *Rastitelnye resursy*. 1997;33(1):3-14. In Russian.
14. Frolov YuM, Poletaeva II. *Rhodiola rosea* na evropeyskom Severo-Vostoke [Rhodiola rosea in the European Northeast]. Ekaterinburg: Ural Branch of the RAS Publ., 1998. 192 p. In Russian.
15. Ishmuratova MM. *Rhodiola iremel'skaya* na Yuzhnom Urale [Rhodiola iremel'skaya in the Southern Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 2006. 252 p. In Russian.
16. Golovko TK, Dal'ke IV, Bacharov DS, Babak TV, Zakhozhiy IG. Tolstyankovy v kholodnom klimate (Biologiya, ekologiya, fiziologiya) [Crassulaceae in cold climates (Biology, ecology, physiology)]. St. Petersburg: Nauka Publ., 2007. 205 p. In Russian.
17. Poletaeva II, Volodina SO, Volodin VV. Izuchenie individual'noy izmenchivosti rasteniy *Rhodiola rosea* L. v tselyakh otbora tsennykh genotipov dlya mikroklonal'nogo razmnozheniya. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013;15(2):769-775. In Russian.
18. Valuyksikh OE, Dubrovskiy YuA, Kulyugina EE, Kanev VA Rare plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals): Eco-phytocoenotic preferences, population structure and protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:66-87. In Russian, English summary.
19. Kazarinova NV. Ekologo-biologicheskie osobennosti *Rhodiola rosea* v Gornom Altae [Ecological and biological features of *Rhodiola rosea* in the Altai Mountains]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1977;3(15):38-42. In Russian.

20. Polozhiy AV, Revyakina NV. Biologiya razvitiya zolotogo kornya v rayone Katunskogo khrebt (Altay) [Biology of golden root development in the Katunsky ridge area (Altai)]. *Rastitelnye resursy*. 1976;12(1):53-59. In Russian.
21. Polozhiy AV, Revyakina NV, Kim EF, Sviridova TP. Rodiola rozovaya, zolotoy koren' – *Rhodiola rosea* L. *Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1985. PP. 85-114. In Russian.
22. Nukhimovskiy EL. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy. Tom 1: Teoriya organizatsii biomorf. Moscow: Nedra Publ., 1997. 632 p. In Russian.
23. Kim EF. Rodiola rozovaya (zolotoy koren') i biologicheskie osnovy vvedeniya ee v kul'turu. Barnaul: AGU Publ., 1999. 176 p. In Russian.
24. Sambuu AD, Shaulo DN, Zykova EYu. Bioekologicheskie osobennosti i produktivnost' *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) v Respublike Tyva. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii*. 2021;14(4):277-283. doi: 10.15372/RMAR20210402 In Russian, English summary.
25. Sofronov RR, Egorova AA, Chichiginarova YuV. Sovremennoe sostoyanie tseno-populyatsiy *Rhodiola rosea* L. na khrebtakh Sette-Daban i Suntar-Khayata (Severo-Vostochnaya Yakutiya). *Nauka i obrazovanie*. 2016;3:112-116. In Russian.
26. Kozhevnikov YuP. Zametki o vidakh Sedum (Crassulaceae). *Botanicheskiy zhurnal*. 1989;74(4):534-544.
27. Peshkova GA. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye. *Flora Sibiri*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1994. T. 7. PP. 152-168. In Russian.
28. Bezdeleva TA. Semeystvo Tolstyankovye - Crassulaceae DC. Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 7. St. Petersburg: Nauka Publ., 1995. PP. 214-235. In Russian.
29. Byalt VV. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye. *Flora Vostochnoy Evropy*. St. Petersburg: Mir i sem'ya Publ.; SPKhFA Publ., 2001. T. 10. S. 250-285. In Russian.
30. Fu KJ, Ohba H, Gilbert MG. Crassulaceae. *Flora of China*: Vol. 8. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2001. PP. 202-268
31. Goncharova SB. Ochitkovye (Sedoideae, Crassulaceae) flory rossiyskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2006. 223 p. In Russian.
32. Rasteniya Tsentral'noy Azii: Po materialam Botanicheskogo instituta im. VL Komarova RAN. Vyp. 16: tolstyankovye–kamnelomkovye. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2007. 135 p. In Russian.
33. Flora of North America: Vol. 8. Magnoliophyta: Paeoniaceae to Ericaceae. Oxford University Press, 2009. 624 p.
34. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiyskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok: Dal'nauka Publ.. 2006. 296 p. In Russian.
35. Prokopyev AS, Yamburov MS, Chernova OD, Kataeva TN, Prokopyeva ES, Machkinis EY, Kuznetsov AA. Ecological and morphological features of *Rhodiola rosea* L. in natural populations in the Altai Mountains. *Acta Biologica Sibirica*. 2021;7:529-544. doi: 10.3897/abs.7.e78936
36. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. 1950;3:7-204. In Russian.
37. Levina RE. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy. Moscow: Nauka Publ., 1981. 96 p. In Russian.
38. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ., 2013. 439 p. In Russian.
39. Rabotnov TA. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. *Polevaya geobotanika*. Vol. 2. Moscow; Leningrad, 1960. PP. 20-38. In Russian.
40. Vaynagi IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [About the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1974;59(6):826-831. In Russian.

41. Artyushenko ZT. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Semya. Leningrad: Nauka Publ., 1990. 204 p. In Russian.
42. Danilova MF. Sravnitel'naya anatomiya semyan. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1996. P. 25-32. In Russian.
43. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromaticeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obshchie tekhnicheskie usloviya. Moscow: Standartinform Publ., 2017. 27 p. In Russian.
44. Firsova MK. Metody opredeleniya kachestva semyan. Moscow: Sel'khozliteratura Publ., 1969. 295 p. In Russian.
45. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii in vitro. Ufa: Gilem Publ., 2009. 116 p. In Russian.
46. Lakin GF. Biometriya: uchebnoe posobie. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. In Russian.
47. Revyakina NV. Sovremennaya prilednikovaya flora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti (proiskhozhdenie, stanovlenie, adaptatsiya): Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Novosibirsk, 1995. 32 p. In Russian.
48. Sheremet'ev SN. O prispособitel'nom znachenii polovogo dimorfizma tsvetkovykh rasteniy. *Botanicheskii zhurnal*. 1983;68(5):561-571. In Russian.
49. Poletaeva II. Rodiola rozovaya // *Biologiya i ekologiya redkikh rasteniy Respubliki Komi*. Ekaterinburg: UrO RAN Publ., 2003. PP. 119-138. In Russian.
50. Kim EF, Dneprovskiy YuM. Morfo-biologicheskie osobennosti semyan zolotogo kornya // *Uspekhi izucheniya lekarstvennykh rasteniy Sibiri: Mat. mezhvuz. nauch. konf. Tomsk*, 1973. S. 52–55. In Russian.
51. Nukhimovskiy EL. Nachal'nye etapy biomorfogeneza *Rhodiola rosea* L., vyrashchivaemoy v Moskovskoy oblasti. *Rastitel'nye resursy*. 1976;12(3):348-355. In Russian.
52. Prokopyev AS, Martynenko AO, Kataeva TN, Pastukhova YuM. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family). *Biomedical and Pharmacology Journal*. 2014;7(2):603-609. doi: 10.13005/bpj/531
53. Revina TA, Sviridova TP, Stepanyuk GYa. Vliyanie ekologo-geograficheskoy prirody posadochnogo materiala na biologicheskie osobennosti rodioly rozovoy pri introduktsii ee v lesnuyu zonu Zapadnoy Sibiri // *Biologicheskie zakonomernosti izmenchivosti i fiziologiya prispособleniya introdutsiruemykh rasteniy: Tez. dokl. Vsesoyuz. konf. Chernovtsy : izd-vo AN USSR*, 1977. P. 118. In Russian.
54. Nukhimovskiy EL. Ekologicheskaya morfologiya nekotorykh lekarstvennykh rasteniy v estestvennykh usloviyakh ikh proizrastaniya. *Rastitelnye resursy*. 1974;10(4):499-516. In Russian.

Информация об авторах:

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

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

E-mail: rereplants@list.ru

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

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

E-mail: yamburov@mail.ru

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

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

E-mail: gentianka@mail.ru

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

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

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

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

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

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

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

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

E-mail: rereplants@list.ru

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

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

E-mail: yamburov@mail.ru

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

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

E-mail: gentianka@mail.ru

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

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

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

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

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

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.05.2023;
одобрена после рецензирования 27.10.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 15.05.2023;
approved after reviewing 27.10.2023; accepted for publication 22.12.2023.*