

## РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)

© 2021 г. Н. А. Карнаухова<sup>1,\*</sup>, И. Ю. Селюткина<sup>1,\*\*</sup>, С. Я. Сыева<sup>2,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Центральная сибирская ботаническая сад СО РАН,  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

<sup>2</sup> Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий,  
Научный городок, 35, Барнаул, 656910, Россия

\*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

\*\*e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

\*\*\*e-mail: serafima-altai@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2020 г.

После доработки 22.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В статье приведены результаты исследований по репродуктивной биологии *Hedysarum theinum* Krasnob. в природных популяциях Республики Алтай и Северного Казахстана. Вид вегетативно неподвижен, его размножение осуществляется только семенным путем. Установлено, что *Hedysarum theinum* относится к растениям со средней (от 38.0 до 66.6%) семенной продуктивностью в условиях Северного Казахстана (центр ареала), что достаточно для регулярного возобновления популяций и поддержания стабильности их возрастной структуры. В северной части ареала в Республике Алтай *Hedysarum theinum* признан редким и подвержен высокой антропогенной нагрузке. Показано, что здесь семенная продуктивность у этого вида значительно ниже (от 22.1 до 40.1%) и не во всех популяциях самовозобновление может быть успешным.

**Ключевые слова:** *Hedysarum theinum*, Республика Алтай, Северный Казахстан, семенная продуктивность, процент семенификации, плодообразование, биология прорастания семян

**DOI:** 10.31857/S0006813621060065

Изучение редких видов в естественных местах произрастания и при переносе в условия культуры включает в себя исследование вопросов семенной продуктивности и биологии прорастания семян. Это важно также для разработки мер охраны в природной среде обитания и для переноса их в условия интродукции. Редкий вид Республики Алтай *Hedysarum theinum* Krasnob. (Krasnaya..., 2007) интенсивно используется как лекарственное растение (“красный корень”) и в местах заготовки находится на грани исчезновения или уже уничтожен (Karnaukhova, 2007). Вид вегетативно неподвижен, его размножение осуществляется только семенным путем.

Без знания особенностей воспроизводства и размножения вида невозможно дать оценку современного состояния, биоразнообразия растений, его перспективного развития и устойчивого использования.

Высокий жизненный уровень популяций обусловлен оптимальными экологическими условиями, частой сменой поколений, когда она дополняется большим числом подрастающих особей за

счет высокой семенной продуктивности (Uranov, 1960).

По мнению многих авторов (Khodachek, 1970; Levina, 1981; Boronnikova, 1999, и др.), семенная продуктивность является одним из наиболее важных показателей, характеризующих роль вида в фитоценозе и адаптацию растений к условиям окружающей среды, что позволяет судить об успешности всех предшествующих репродуктивных процессов растений. Под семенной продуктивностью понимают число семян или плодов, образующихся на одной особи или образующихся на единицу площади популяционного поля (Vaynagi, 1990).

Самоподдержание ценопопуляции обусловливает реальная семенная продуктивность, или число жизнеспособных семян, которое производится всеми особями изучаемого вида в популяции. Как правило, она составляет незначительную часть потенциальной семенной продуктивности (максимально возможное количество семян, которое способно производить растение, популяция и фитоценоз за определенный промежуток време-

ни при условии, что все возможные в цветках семязачатки смогут сформировать зрелые семена) и зависит от многих факторов: способа и условий опыления, наличия фитофагов, изменчивости погодных условий и т.п., что приводит к ее значительной вариабельности. Величина потенциальной семенной продуктивности (ПСП) зависит от генетической программы вида (тип гинецея, число семязачатков в завязи, число цветков на генеративном побеге), а также от физиологических факторов (возрастное и жизненное состояние особи); экологических факторов (ресурсы и условия среды обитания растений); ценологических факторов (сферы обитания растений со всеми живыми организмами сообщества) (Khodachek, 1970, 1974, 2000; Levina, 1981; Zlobin, 2000). Реальная семенная продуктивность (РСП) является скорее биоценологической, чем биологической характеристикой вида. На эту величину оказывает влияние весь комплекс биотических и абиотических факторов среды. Снижение числа завязавшихся семян по сравнению с количеством семязачатков может быть вызвано несколькими вероятными причинами, среди которых нарушения эмбриогенеза, неблагоприятные условия внешней среды в период закладки репродуктивных органов и плодобразования, недостаточное количество опылителей, повреждение завязавшихся семян насекомыми. Поэтому для более полной характеристики репродуктивного процесса растений используется коэффициент продуктивности —  $K = \text{РСП/ПСП}$  или % семенификации, который отражает характер взаимодействия организма и условий обитания (Levina, 1981; Vaynagi, 1973).

Актуальность настоящих исследований диктуется необходимостью выяснения причин слабого восстановления *Hedysarum theinum* — редкого в Республике Алтай растения. Изучение его репродуктивной биологии в центре (Северный Казахстан) и на краю ареала (Республика Алтай), позволит выявить его адаптивные возможности и предложить определенные подходы, необходимые для разработки методов его сохранения.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

*Hedysarum theinum* (копеечник чайный) — высокогорный альпийский вид, имеющий дизъюнктивный среднеазиатско-южносибирский ареал. Встречается в высокогорном поясе на альпийских, субальпийских лугах, каменистых склонах, вдоль ручьев, на лесных лугах в Западном Алтае в пределах Восточного Казахстана и Республики Алтай, на Тарбагатае и Джунгарском Алатау и горных массивах Западной Монголии (Flora Sibiri, 1994). Сбор материала по репродуктивной биологии *H. theinum* проводили с 2000 по 2020 г. в высокогорьях Русского и Казахстанского Алтая в градиенте высот от 1600 до 2100 м над ур. м. (табл. 1).

Семенную продуктивность (СП) *H. theinum* изучали у средневозрастных генеративных растений, определяли СП по Т.А. Работнову (Rabotnov, 1960), И.В. Вайнагий (Vaynagi, 1973), С.С. Харкевичу (Kharkevich, 1966), Е.В. Кучерову с соавторами (Kucherov et al., 1976). Для более полной характеристики репродуктивного процесса использовали коэффициент продуктивности  $K$  (%).

Определение всхожести семян, энергии прорастания и жизнеспособности семян проводили по методике определения всхожести семян (Semena..., 2011). Всхожесть семян проверяли в лабораторных условиях после 6 месяцев хранения в двух вариантах: при температуре 18–20°C и при 0–5°C у скарифицированных и нескарфицированных семян.

Под всхожестью понимали способность семян давать нормальные проростки за определенный срок при оптимальных условиях проращивания. Процент всхожести устанавливали отношением нормально проросших семян к общему их количеству, взятому для проращивания. Для бобовых это чаще всего 10 дней (Semena..., 2011). К числу всхожих относили семена, имеющие нормально развитый корешок размером не менее длины семени. Жизнеспособность определяли проращиванием при обычных условиях, установленных для определения всхожести, но с предварительной обработкой семян путем скарификации.

Полученные данные обработаны статистически (Vaynagi, 1974; Lakin, 1990; Plokhinskiy, 1970) при помощи пакета программ Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семенная продуктивность, как составляющая репродуктивного процесса, является одним из важных показателей жизнеспособности вида в конкретных условиях. Важную роль в плодобразовании играют факторы, связанные с особенностями строения и развития репродуктивных органов, которые определяются генотипом (Plotnikova, Kudryashkina, 1976; Kuznetsova, 1978; Charlesworth, 1989; Orel, Semenova, 1989).

Соцветие видов рода *Hedysarum* L. секции *Gamotion* представляет собой цветоносную (флоральную) зону моноподиально нарастающего побега. Сложные соцветия, главная ось которых заканчивается простой кистью, относят к гетеротетическим (Fyedorov, Artyushenko, 1979). Боковые соцветия располагаются в пазухах листьев срединной формации. По Т.В. Кузнецовой и др. (Kuznetsova et al., 1992) — это синфлоресценция, т. е. совокупность цветоносных осей годичного побега, включающая главную ось с верхушечной флоральной единицей и все параклади, ветвящиеся иногда до третьего порядка. По мнению

Таблица 1. Некоторые показатели семенной продуктивности *Hedysarum theinum*  
Table 1. Some indexes of seed productivity of *Hedysarum theinum*

№ п/п, местообитание, высота над ур. моря, экспозиция склона, крутизна склона, фитоценоз Number, habitat, altitude, slope exposure, slope steepness, phytocenosis	Число соцветий на побег- Number of inflorescences per shoot	Число цветков в соцветии Number of flowers in inflorescence	Число бобов в соцветии Number of beans in inflorescence	Число семян в бобе Number of seeds in bean	ПСР PSP	РСП RSP	Эффективность плодородия, % Fruit efficiency, %	К, %
Северо-Восточный Казахстан, Риддерский район, окрестности Мало-Ульбинского водохранилища; хребты Ивановский, Проходной Белок North-East Kazakhstan, Ridder District, environs of Malo-Ulbinskoye reservoir; Ivanovsky and Prohodnoy Belok ridges								
1. <b>Ульбинская</b> , 1635 м, западная, 2°. Субальпийское полидоминантное высокоотравье	3.9 ± 0.2	50.0 ± 2.1	28.3 ± 2.7	3.5 ± 0.2	10654.6	5083.7	56.6	47.7
1. <b>Ulbinskaya</b> , 1635 m, W, 2°. Subalpine polydominant tall grasses								
2. —, 1665 м, северо-западная, 2°. Субальпийский луг	4.9 ± 0.3	55.8 ± 2.3	30.6 ± 2.2	3.85 ± 0.1	20308.1	9216.6	54.8	45.4
2. —, 1665 m, NW, 2°. Subalpine meadow								
3. —, 1831 м, северо-западная, 5°. Альпийский луг	2.7 ± 0.2	45.5 ± 2.5	31.6 ± 3.0	4.3 ± 0.1	2849.0	1897.6	69.5	66.6
3. —, 1831 m, NW, 5°. Alpine meadow								
4. —, 1950 м, вершина горы. Альпийский луг	2.4 ± 0.2	37.2 ± 1.9	24.1 ± 2.2	3.5 ± 0.3	2706.2	1556.6	64.7	57.5
4. —, 1950 m, mountain top. Alpine meadow								
5. <b>Проходной белок</b> , 1692 м, юго-юго-западная, 1°. Субальпийский луг	3.4 ± 0.2	45.7 ± 2.7	20.5 ± 2.4	3.8 ± 0.2	24246.6	9051.9	44.9	37.3
5. <b>Prohodnoy Belok</b> , 1692 m, SSW, 1°. Subalpine meadow								
6. —, 1746 м, северная, 3–4°. Альпийский луг	2.9 ± 0.2	40.4 ± 2.2	21.3 ± 2.0	3.8 ± 0.3	7025.1	3091.1	52.8	44.0
6. —, 1746 m, N, 3–4°. Alpine meadow								
7. —, 1749 м, юго-западная, 15°. Субальпийское высокоотравье	3.9 ± 0.2	56.3 ± 2.6	31.9 ± 1.5	2.8 ± 0.2	14630.4	5638.5	56.7	38.5
7. —, 1749 m, SW, 15°. Subalpine tall grasses								
8. —, 1787 м, северная, 20°. Субальпийский луг	3.6 ± 0.3	62.5 ± 3.6	39.3 ± 4.4	3.6 ± 0.2	18598.2	10068.2	62.9	54.1
8. —, 1787 m, N, 20°. Subalpine meadow								
9. —, 1804 м, северо-восточная, 14°. Альпийский луг	3.7 ± 0.4	61.7 ± 2.3	35.1 ± 3.2	3.8 ± 0.2	12759.3	6709.1	56.9	52.6
9. —, 1804 m, NE, 14°. Alpine meadow								
10. —, 1836 м, северная, выровненная терраса. Альпийский луг	3.4 ± 0.2	41.9 ± 2.1	25.5 ± 2.1	3.7 ± 0.2	9882.7	5274.1	60.8	53.4
10. —, 1836 m, N, leveled terrace. Alpine meadow								
11. <b>Ивановский хребет</b> , 1689 м, юго-западная, 20°. Разнотравное листовничное редколесье	3.4 ± 0.2	45.1 ± 2.2	20.7 ± 2.3	3.9 ± 0.2	10196.3	4272.5	45.9	41.9
11. <b>Ivanovsky Ridge</b> , 1689 m, SW, 20°. Forb larch woodland								
12. —, 1769 м, северо-западная, 10°. Субальпийский луг	3.3 ± 0.2	47.1 ± 2.0	29.7 ± 1.5	4.1 ± 0.2	8651.2	4862.3	63.1	56.2
12. —, 1769 m, NW, 10°. Subalpine meadow								
13. —, 1770 м, северо-восточная, 1–2°. Субальпийский луг	3.8 ± 0.3	59.3 ± 2.6	24.3 ± 2.3	3.7 ± 0.2	9453.0	3794.2	41.0	40.1
13. —, 1770 m, NE, 1–2°. Subalpine meadow								

Таблица 1. Окончание

№ п/п, местообитание, высота над ур. моря, экспозиция склона, крутизна склона, фитоценоз Number, habitat, altitude, slope exposure, slope steepness, phytocenosis	Число соцветий на побег Number of inflorescences per shoot	Число цветков в соцветии Number of flowers in inflorescence	Число бобов в соцветии Number of beans in inflorescence	Число семян в бобе Number of seeds in bean	ПСП PSP	РСП RSP	Эффективность плодородия, % Fruit efficiency, %	К, %
14. —, 2018 м, восточная, 3°. Альпийский луг	2.2 ± 0.1	28.2 ± 2.0	12.0 ± 1.2	4.2 ± 0.1	4325.3	1644.7	42.6	38.0
14. —, 2018 м, Е, 3°. Alpine meadow								
15. —, 2056 м, северная, 3°. Альпийский луг	2.9 ± 0.2	37.4 ± 2.7	21.2 ± 2.6	4.6 ± 0.2	6765.6	3561.1	56.7	52.6
15. —, 2056 м, N, 3°. Alpine meadow								
Республика Алтай, Усть-Коксинский район, Кайтанакское лесничество, гора Красная (отроги Катунского хребта) Altai Republic, Ust-Koksinsky District, Kaytanak forestry, Krasnaya Mountain (spurs of the Katunsky Ridge)								
16. <b>Красная</b> , 1600 м, пойма реки Бирюкса. Бобово-разнотравно-злаковое сообщество	4.0 ± 0.4	34.6 ± 1.8	15.2 ± 2.2	5 ± 0.0	15167.9	5537.1	43.9	36.5
16. <b>Красная</b> , 1600 м, floodplain of the Biryuksa River. Legume-forb-grass community								
17. —, 1700 м, восточная, 20°. Субальпийский разноотправный луг (заготовка корня)	3.6 ± 0.2	46.0 ± 14.0	16.5 ± 3.5	4.0 ± 0.6	9332.4	2060.0	35.9	22.1
17. —, 1700 м, Е, 20°. Subalpine forb meadow (root harvesting)								
18. —, 1800 м, юго-западная, 20°. Кедрово-пихтовое редколесье	3.0 ± 0.2	43.7 ± 3.3	20.9 ± 4.2	4.0 ± 0.3	10173.9	3355.7	47.8	33.0
18. —, 1800 м, SW, 20°. Cedar pine-fir woodland								
19. —, 1900 м, западная, 45°. Колючиково-кирейное сообщество (после пожара)	3.9 ± 0.4	48.6 ± 1.9	19.4 ± 3.6	4.0 ± 0.4	30569.2	8538.6	39.9	27.9
19. —, 1900 м, W, 45°. Sweetvetch-willowherb community (after fire)								
Республика Алтай, Онгудайский район/Altai Republic, Ongudaysky District								
20. <b>Семиринский хребет</b> , 1957 м, восточная. Заросли <i>Juniperus sibirica</i> на стыке альпийки и субальпийки	3.07 ± 0.1	25.8 ± 1.5	10.6 ± 1.3	3.8 ± 0.13	4690.6	1558.1	41.1	33.2
20. <b>Семиринский хребет</b> , 1957 м. <i>Juniperus sibirica</i> thickets at the junction of the alpine and subalpine								
21. —, макросклон г. Сарлык, 1951 м, западная, 45°. Ерниковые заросли	2.6 ± 0.24	26.0 ± 1.6	7.5 ± 1.3	3.3 ± 0.24	2101.0	476.2	28.8	22.7
21. —, macroslope of Sarlyk, 1951 m, W, 45°. Dwarf birch thickets								
22. <b>Теректинский хребет</b> , 1600 м, западная, 20°. Лиственнично-кедровое редколесье	2.3 ± 0.21	34.3 ± 2.1	15.7 ± 2.2	3.5 ± 0.3	4411.5	1770.2	45.9	40.1
22. <b>Terektin Ridge</b> , 1600 m, W, 20°. Larch-cedar pine woodland								

Примечание: ПСП — потенциальная семенная продуктивность, РСП — реальная семенная продуктивность, К, % — коэффициент продуктивности, %.  
Note: PSP — potential seed productivity, RSP — real seed productivity, K, % — productivity coefficient, %.

Т.В. Кузнецовой (Kuznetsova, 1998) число паракладиев и число порядков их ветвления являются наиболее изменчивыми параметрами структуры соцветия и легко варьируют при улучшении условий произрастания и минерального питания в сторону увеличения, а при ухудшении условий — в сторону уменьшения.

По срокам цветения *H. theinum* относится к летне-цветущим растениям: зацветает в середине июня на высоте 1700 м над ур. м. и позднее на 20–30 дней в верхнем пределе распространения (2100 м над ур. м.). Массовое цветение происходит в конце июня — начале июля. По данным Э. Э. Сеппар (Seppar, 1971), суточная периодичность цветения исследованных видов копеечников, опыляющихся насекомыми, тесно связана с погодно-климатическими факторами, биологией цветка, с деятельностью насекомых-опылителей. Однако определенный ритм цветения может быть обусловлен причинами не только внешнего, но и внутреннего характера — генетической природой самого растения. Цветки у *H. theinum* обычного мотылькового типа, обоеполые, окраска венчика ярко-малинового цвета. Цветки копеечника протандричны, вскрывание пыльников происходит в фазу рыхлых бутонов (Knuth, 1899–1905; Kugler, 1955). Под тяжестью насекомого-посетителя лодочка отклоняется вниз, рыльце и пыльники остаются на месте и прикасаются к брюшку насекомого. Когда давление на лодочку прекращается, она возвращается в исходное положение и снова скрывает генеративный аппарат. При вскрывании пыльников рыльце еще головчатое. Созревание его происходит непосредственно перед раскрытием цветка, чаще всего в бутонах с едва приподнятым флагом. У только что раскрывающихся цветков рыльца головчатые, покрыты сочками, окрашиваются растворами солей, хотя и не очень интенсивно. По интенсивности окраски можно судить о степени зрелости рыльца. Рыльце расположено, как правило, выше пыльников на 2–3 мм. Целостность воспринимающей поверхности рыльца нарушается от малейшего механического прикосновения. Опылителями *H. theinum* в природных популяциях являются два вида шмелей (*Bombus sylvarum* L. — шмель лесной, *B. lapidarius* L. — шмель каменный). После посещения насекомого поверхность рыльца несколько деформируется. Экологическое значение разрушения поверхности рыльца бобовых заключается в том, что при этом пыльцевые зерна, достигающие тканей рыльца, приходят в соприкосновение с клеточным соком и прорастают (Mönch, 1911). Самостерильность многих бобовых, видимо, основана на том, что без механического разрушения поверхности рыльца пыльца не может прорасти. Опыты по изоляции цветков и соцветий *H. theinum*, поставленные нами, показали, что у изолированных цветков завязывания плодов не

происходит, плодоцветение в контроле довольно значительное. Единичные случаи завязывания плодов в изолированных соцветиях происходят после постукивания по цветку в фазе рыхлого бутона. Таким образом, морфология и физиология цветков копеечника не исключают самоопыления, но затрудняют его.

Лишь часть цветков густых кистей соцветия образуют бобы. Плоды видов рода *Hedysarum* — членистые бобы, имеющие 2–3 (1–7) члеников, распадающихся по ложным поперечным перегородкам (Levina, 1987). Односемянные членики эллиптические, негустосетчатые, голые или рассеянно опушенные, с окраиной или без окраины (Fedchenko, 1948). Семена овальные, плоские, с одной стороны слегка вогнутые (почковидные), коричневые или буровато-желтые, около 4 мм длиной и 3 мм шириной. Масса 1000 семян — 4–7 г. Согласно классификации типов органического покоя семян (Nikolaeva et al., 1985), копеечники следует отнести к типу семян с экзогенным физическим покоем, для которых характерна твердо-семянность. Одной из причин покоя семян является водонепроницаемость кожуры.

Цветение и созревание семян дружное. Лишь часть цветков густых кистей соцветия образуют бобы, причем из 4–8 семязачатков несколько отмирают и формируются бобы с 1–6, чаще 4 члениками с семенами. Плоды полностью созревают в конце августа, сентябре.

Как и у других видов, у *H. theinum* плод остается долгое время зеленым, а зрелый плод распадается по перетяжкам на членики. Семена не высыпаются, а прорастают, находясь в створке членика боба. По анатомическому строению створки его плода сильно отличается от строения створки плода других представителей бобовых, имеющих типичный для этого семейства плод (Plennik, Kuznetsova, 1964). С наружной стороны створка плода покрыта толстостенным эпидермисом с большим количеством железистых волосков и устьиц. Своеобразным является наличие очень крупных клеток с сильно перфорированными клеточными стенками, которые располагаются непосредственно под эпидермисом. Видимо, наличие таких клеток связано с биологической особенностью семян прорасти внутри плода. В остальном строение плода обычное, т.е. имеется мезофилл, представленный 2–3 рядами клеток, кристаллоносные клетки, пергаментный слой и внутренний эпидермис. На ранних фазах развития в зеленом плоде содержится крахмал. По мере созревания начинает преобладать масло.

Околоплодник *H. theinum* сетчатый, опушенный, с довольно широким крылом. Семена овальные, плоские, с одной стороны слегка вогнутые (почковидные), коричневые или буровато-желтые, около 4 (3.2–4.5) мм длиной и 3 (2.2–3.2) мм

шириной. Они довольно крупные, масса 1000 семян в среднем равна 9.6 г. Их окраска может быть зеленовато-желтого, зеленого, светло-коричневого (бежевого), коричневого цвета, темно-коричневого и темно-фиолетового (фиолетового) цвета, а степень спелости зависит от длины вегетационного периода в высокогорных местообитаниях в год сбора семян (Dorogina et al., 2009).

Средние показатели числа семян (и члеников) в бобе варьируют в зависимости от местообитаний (табл. 1). Так, в Северо-Восточном Казахстане на Проходном Белке и в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища отмечено по 3–4 семя на боб в среднем, на хребте Ивановском – 4–5 односемянных члеников на боб в среднем. В Республике Алтай в окрестностях горы Красной в Усть-Коксинском районе во всех местообитаниях отмечено 4–5, на Семинском и Теректинском хребтах – 3–4 семя на боб в среднем. Так же варьирует и число цветков и бобов в соцветии (табл. 1). Эффективность плодообразования (% завязавшихся бобов от числа цветков) при этом на хребте Ивановском – 41.0–63.1%, на Проходном Белке – 44.9–64.9%, на Ульбинском водохранилище – 56.8–69.5%. В Республике Алтай этот показатель на горе Красной в различных местообитаниях достигает лишь 47.8%, но минимален на горе Сарлык (Семинский хребет) – 28.8%.

Семенная продуктивность *H. theinum* подвержена значительным колебаниям по годам, а также зависит от высоты обитания вида и климатических условий вегетационного периода. На горе Красной в Центральном Алтае у *H. theinum* в 2003 году было в среднем 9 генеративных побегов, которые несли 45 соцветий и 9287 семязачатков, из которых затем в среднем на особь развилось 3393 семени, т.е. 36.5%. В 2000 году там же семенная продуктивность была значительно меньше: 12 соцветий на особь, на каждом – 18 бобов с 2–3 семенами в бобе и 468 семенами на особь.

Показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности сильно различаются. Так, максимальные показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности (соответственно 30569 и 1557 семян на особь в среднем) отмечены нами на западной экспозиции склона с уклоном 45° около вершины горы Красной в Республике Алтай на высоте 1900 м над ур. м. в копеечничково-кипрейном сообществе среди горелого редкостойного леса. Это, по-видимому, связано с активизацией отрастания спящих почек на каудексе *H. theinum* после пожара несколько лет назад и образования наибольшего числа генеративных побегов среди всех изученных местообитаний в Республике Алтай – 28 на особь в среднем.

В Казахстане максимум по потенциальной семенной продуктивности принадлежит особям, произраставшим в разнотравном субальпийском

лугу на высоте 1692 м над ур. м. на Проходном Белке (24247 семян на особь в среднем), а максимум по реальной семенной продуктивности (10068 семян) – в субальпийском разнотравном лугу, расположенном на склоне северной экспозиции на высоте 1787 м над ур. м.

Минимальные показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности (соответственно 2101 и 476 семян на особь в среднем) отмечены на западном макросклоне г. Сарлык в Республике Алтай на высоте 1951 м над ур. м., в Северном Казахстане – в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища на такой же высоте в осоковом альпийском лугу (2706 и 1557 семян на особь).

Так как в большинстве случаев под влиянием различных факторов реальная семенная продуктивность оказывается намного ниже потенциальной, процент семинификации может служить надежным показателем “благополучия” семенного размножения и отражает характер взаимодействия организма и условий обитания. Для более полной характеристики репродуктивного процесса мы используем процент семинификации или коэффициент продуктивности  $K = \text{PCP/ПСП} \times 100\%$ . По данным И.В. Вайнагий (Vaynagi, 1974), этот коэффициент у дикорастущих бобовых довольно низкий: для десяти многолетних видов бобовых он варьировал от 1.1 до 32.3%. У изученных нами видов наиболее высокий процент образования полноценных семян (66.6%) отмечен в Казахстане в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища, на высоте 1831 м, в душистоколосковом альпийском лугу, минимальный – в Республике Алтай на горе Красная, в субальпийском разнотравном лугу, где ведется заготовка “красного корня” (22.1%).

Как отмечают многие авторы (Ponomarev, 1960; Dobretsova, Begovatova, 1974; Vaynagi, 1974; Kuznetsova, 1978; Levina, 1981), снижение числа завязавшихся семян по сравнению с количеством семязачатков может быть вызвано несколькими причинами, среди которых – нарушения эмбриогенеза, неблагоприятные условия внешней среды в период закладки репродуктивных органов и плодообразования, недостаточное количество опылителей, повреждение завязавшихся семян насекомыми. Так и у *H. theinum*, при высокой потенциальной семенной продуктивности показатели реального выхода полноценных зрелых семян в исследованных ценопопуляциях в Республике Алтай составляют 22.1–40.1%, в Северном Казахстане – 38.0–66.6%.

Известно, что семена бобовых растений, собранные в различных условиях произрастания по горному профилю от степного до альпийского пояса включительно, имеют различные диапазоны амплитуды температурных режимов прорастания. Семена степных экотипов лучше прорас-

**Таблица 2.** Морфометрическая характеристика проростков *Hedysarum theinum* различного происхождения (на горе Красная и репродукции ЦСБС)  
**Table 2.** Morphometric characteristics of *Hedysarum theinum* seedlings of various origin (Krasnaya Mountain and reproduction of CSBG)

Признаки Signs	Название местообитания/Habitat name				
	16. Красная Krasnaya 1600 м	17. Красная Krasnaya 1700 м	18. Красная Krasnaya 1800 м	19. Красная Krasnaya 1900 м	ЦСБС CSBG
Длина семядоли, см Cotyledon length, cm	1.0 ± 0.03	1.1 ± 0.04	1.0 ± 0.03	0.9 ± 0.04	0.9 ± 0.04
Ширина семядоли, см Cotyledon width, cm	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.02	0.6 ± 0.02	0.5 ± 0.03	0.6 ± 0.04
Высота растения, см Plant height, cm.	7.4 ± 0.4	9.7 ± 0.6	8.5 ± 0.3	7.6 ± 0.9	6.2 ± 0.6
Длина листа, см Leaf length, cm	4.1 ± 0.3	4.7 ± 0.3	4.3 ± 1.2	4.0 ± 0.3	3.9 ± 0.3
Длина листочка, см Leaflet length, cm	1.1 ± 0.1	1.25 ± 0.1	1.2 ± 0.05	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.2
Ширина листочка, см Leaflet width, cm	0.5 ± 0.03	0.6 ± 0.04	0.6 ± 0.03	0.5 ± 0.05	0.8 ± 0.1
Число листьев Number of leaves	2.6 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.7 ± 0.2	1.8 ± 0.2
Строение первых листьев Structure of first leaves	Тройчатые, 4% простых Ternate + 4% simple	Тройчатые, 12% простых Ternate + 12% simple	Тройчатые, 2% простых Ternate + 2% simple	Все листья тройчатые All leaves ternate	Простые, 20% тройчатых Simple + 20% ternate

тают при температуре 18–25°C, альпийских – 6–8°C (Reumers, Ili, 1978). Появление всходов у большинства видов приурочено к самому теплomu периоду года, июлю – августу, когда дневные температуры достигают 17–20°C, а ночные 1–7°C. В этот же период преобладающая часть видов вступает в фазу плодоношения. Многие виды сбрасывают зеленые плоды. Опадание незрелых семян многих бобовых в условиях высокогорья имеет большое биологическое значение, так как обеспечивает быстрое появление всходов при наступлении благоприятного периода (Plennik, 1976).

Прорастание семян *H. theinum* надземное. Основная масса проростков в естественных условиях появляется в конце июня, но в зависимости от условий обитания, этот процесс может начинаться в мае или начале июля. Две семядоли надземные, мясистые, овальные, зеленые, иногда с одного края слегка вогнутые, около 1 см длиной, 0.5 см шириной. Гипокотиль 0.8–1.5 см длиной и 0.08–0.1 см в диаметре, корешок около 5 см длиной, остальные показатели приведены в таблице 2.

При интродукции *H. theinum* в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) учитывались лабораторная и полевая всхожесть при посеве семян в разные сроки (под зиму, весной – в мае, или летом – в июле).

При долговременном хранении семян при комнатных условиях, многие семена резко сни-

жают свою всхожесть с увеличением сроков хранения. Одной из причин потери жизнеспособности семян является накопление генных мутаций, вызванных разрывами хромосом или процессами окисления запасных веществ (Vaunagi, 1974). Плохая водопроницаемость покровов семян *H. theinum* после хранения при комнатной температуре указывает на физиологический покой и предполагает необходимость скарификации (Nikolaeva et al, 1985). Скарифицированные семена очень хорошо набухают и лучше прорастают на свету, чем в темноте. Процесс набухания практически не зависит от температуры среды проращивания и полностью заканчивается за 1–2.5 суток с момента увлажнения. В результате определения лабораторной всхожести скарифицированных семян выяснилось, что для вида характерна одновершинная кривая скорости прорастания семян с максимумом на 7-й день эксперимента. В среднем она равна 52.1% на 4-й день опыта, 54.6% – на 7-й, на 10-й день осталось 23.6% жизнеспособных проростков. Жизнеспособные проростки из чашек Петри были высажены в вегетационные сосуды. При дальнейшем выращивании рассады в камеральных условиях при искусственном освещении (17 часов в сутки), выяснилось, что выживает в среднем только 7.7% всех особей и они проходят до высадки в открытый грунт (обычно – в

мае) следующие стадии развития: проросток, ювенильную, имматурную (Karnaukhova, 2007).

Наиболее надежным способом посева семян *H. theinum* является посев под зиму неочищенных односемянных члеников бобов, собранных в этом же вегетационном периоде. При таком посеве полевая всхожесть весной может достигать 90–96%. Это связано с биологическими свойствами вида: строением створки плода и способностью зеленых семян прорасти в нестабильных условиях высокогорного пояса.

Таким образом, высокие показатели семенной продуктивности и всхожести семян в природных условиях позволяют сохранять устойчивость ненарушенных популяций в различных горных поясах Северного Казахстана и Республики Алтай.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный комплекс исследований в разных популяциях позволил получить данные о современном состоянии репродуктивного процесса у редкого в Республике Алтай *Hedysarum theinum*. Изучение семенной продуктивности в естественных фитоценозах позволило судить о степени адаптации растений к условиям местообитания.

На основании проведенных исследований установлено, что *H. theinum* относится к растениям со средней (от 38.0 до 66.6%) семенной продуктивностью в центре ареала (Северный Казахстан), что достаточно для регулярного возобновления популяций и поддержания стабильности их возрастной структуры.

В Республике Алтай этот вид подвержен высокой антропогенной нагрузке и отнесен к редким, семенная продуктивность значительно ниже ( $K = 22.1–40.1\%$ ) и не во всех популяциях самовозобновление может быть успешным. В местах интенсивной заготовки корней *H. theinum* отмечены наиболее низкие показатели эффективности плодообразования и образования полноценных семян.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проектам № АААА-А21-121011100007-6 и АААА-А21-121011290025-2. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU 440534. Работа по сбору материала выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий (проект № АААА-А20-120052990004-4), при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Республики Алтай № 20-44-

040002 p\_a “Биологический потенциал, состояние и рациональное использование растений семейства Fabaceae на природных и сеяных кормовых угодьях Горного Алтая” № АААА-А20-120052990004-4.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Boronnikova] Боронникова С.В. 1999. Семенная продуктивность некоторых видов сем. *Campanulaceae* (Пермская область). — Раст. ресурсы. 35 (2): 43–48.
- Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so more ovules than seeds. — *Nature*. 338 (2): 21–22.
- [Dobretsova, Begovatova] Добрецова Т.Н., Беговатова Н.А. 1974. Влияние фитоценотической среды на семенную продуктивность мари белой (*Chenopodium album* L.) и некоторые особенности биологии ее семян. — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. С. 152–158.
- [Dorogina et al.] Дорогина О.В., Карнаухова Н.А., Агафонова М.А. 2009. Взаимосвязь между изменчивостью по электрофоретическим спектрам полипептидов семян и эколого-географическими условиями произрастания популяций *Hedysarum theinum* Krasnob. (сем. Fabaceae). — Сибир. экол. журн. 6: 795–799.
- [Fedchenko] Федченко Б.А. 1948. Род копеечник — *Hedysarum* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 13. М. — Л. С. 259–319.
- [Flora Sibiri] Флора Сибири. 1994. Новосибирск. Т. 9. 280 с.
- [Fyedorov, Artyushenko] Федоров А.А., Артюшенко З.Т. 1979. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л. 293 с.
- [Karnaukhova] Карнаухова Н.А. 2007. Особенности развития *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. в природных условиях и при интродукции в Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск). — Раст. ресурсы. 43 (3): 14–25.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1966. К изучению *Polygonum alpinum* auct. fl. Саус. — Новости сист. высш. раст. 3: 81–86.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. — Бот. журн. 55 (7): 995–1010.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 1974. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Л. 24 с.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 2000. Популяционный и ценогический аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 432–439.
- Knuth P. (and Loew E.). 1899–1905. Handbuch der Blütenbiologie. I–III, 2. Engelmann (Leipzig). 2973 p.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Алтай (растения). 2007. Горно-Алтайск. 271 с.
- Kugler H. 1955. Einführung in der Blütenökologie. Stuttgart. 345 p.
- [Kuznetsova] Кузнецова В.М. 1978. Сравнительное изучение цветения и плодоношения экзотов на родине и в районах интродукции. — Бюлл. ГБС. 110: 18–22.



- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1998. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов. — Журн. общ. биол. 59 (1): 74–103.
- [Kuznetsova et al.] Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия: морфологическая классификация. СПб. 127 с.
- [Kucherov et al.] Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б. 1976. Полезные растения Южного Урала. М. 262 с.
- [Lakin] Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов. М. 352 с.
- [Levina] Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М. 96 с.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
- Mönch K. 1911. Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. Beihefte zum Botanischen Zentrbl. Bd 27. Drezden.
- [Nikolaeva et al.] Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 347 с.
- [Orel, Semenova] Орел Л.И., Семенова Е.В. 1989. Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (Fabaceae). — Бот. журн. 74 (4): 467–471.
- [Plennik] Пленник Р.Я. 1976. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). Новосибирск. 216 с.
- [Plennik, Kuznetsova] Пленник Р.Я., Кузнецова Г.В. 1964. Вопросы формирования и строения семени и плода копеечника забытого. — Труды ЦСБС. 7: 56–64.
- [Plokhinskiy] Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М. 367 с.
- [Plotnikova, Kudryashkina] Плотникова И.В., Кудряшкина Р.И. 1976. Зависимость опадения плодов черной смородины от числа семян и положения на кисти. — Бюлл. ГБС. 99: 40–47.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М. С. 9–19.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1960. Методика изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М., Л. С. 20–262.
- [Reymers, Illi] Реймерс Ф.Э., Илли И.Э. 1978. Прорастание семян и температура. (Справочные данные по растениям полевой культуры Сибири и Дальнего Востока). Новосибирск. 168 с.
- [Semena...] Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. ГОСТ 12038-84. 2011. М. 65 с.
- [Seppar] Сеппар Э.Э. 1971. К антекологии некоторых видов рода *Hedysarum* L. О ритмах цветения копеечников. — Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 11: 55–60.
- [Uranov] Уранов А.А. 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 67 (3): 77–92.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1973. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. — Раст. ресурсы. 9(2): 287–296.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59 (6): 826–831.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1990. Методика определения семенной продуктивности представителей семейства Лютиковых. — Бюлл. ГБС. 155: 86–90.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 2000. Потенциальная семенная продуктивность. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 247–262.

## REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)

N. A. Karnaukhova<sup>a,#</sup>, I. Ju. Selyutina<sup>a,##</sup>, and S. Ya. Syeva<sup>b,###</sup>

<sup>a</sup> Central Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

<sup>b</sup> Federal Altai Scientific Center for Agrobiotechnology Science  
Town, 35, Barnaul, 656910, Russia

<sup>#</sup>e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

<sup>##</sup>e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

<sup>###</sup>e-mail: serafima-altai@mail.ru

The article presents the results of research on the reproductive biology of *Hedysarum theinum* Krasnob. in natural populations of the Altai Republic and Northern Kazakhstan. The species is vegetatively immobile, reproducing by seed only. It was found that *H. theinum* belongs to the plants with an average (38.0 to 66.6%) seed productivity in the conditions of Northern Kazakhstan (the center of the species range), which is sufficient for the regular renewal of populations and maintaining the stability of their age structure. The indexes of fruit and seed formation in the studied populations of Northern Kazakhstan also indicate a fairly good adaptability and compliance of the ecological conditions of the habitats with biological requirements of the species. In the northern part of the range, in the Altai Republic, *H. theinum* is recognized as rare and subject to high anthropogenic pressure. There, it was shown that the seed productivity of the species was significantly lower (22.1

to 40.1%) and self-renewal was successful not in all populations. Therefore, the highest indexes of the efficiency of fruit formation and the formation of full-fledged seeds were noted in the center of diversity, namely Northern Kazakhstan, the lowest ones at the edge of the range, especially in the habitats with anthropogenic pressure, in the Republic of Altai.

**Keywords:** *Hedysarum theinum*, Altai Republic, Northern Kazakhstan, seed productivity, seed production percentage, fruit formation, biology of seed germination

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS under the project “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods” AAAA-A21-121011290025-2. When preparing the publication, materials from the biore-source scientific collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS “Collections of living plants in open and closed ground”, USU 440534 were used. The work on collecting the material was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Altai Scientific Center of Agrobiotechnology (project No. AAAA-A18-118011990105-0), with the support of the Russian Foundation for Basic Research and the Government of the Altai Republic No. 20-44-040002\_r\_a “Biological potential, state and rational use of plants of the Fabaceae family on natural and seeded forage lands of the Altai Mountains” No. AAAA-A20-120052990004-4.

## REFERENCES

- Boronnikova S.V. 1999. Semennaya produktivnost' nekotorykh vidov sem. Campanulaceae (Permskaya oblast'). [Seed productivity of some species of this family Campanulaceae (Perm region)]. – Rast. resursy. 35 (2): 43–48 (In Russ.).
- Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so more ovules than seeds. – Nature. 338 (2): 21–22.
- Dobretsova T.N., Begovatova N.A. 1974. Vliyaniye fitotse-noticheskoy sredy na semennuyu produktivnost' mari beloy (*Chenopodium album* L.) i nekotoryye osobennosti biologii yeye semyan. [The influence of the phytocenotic environment on the seed productivity of *Chenopodium album* L. and some features of the biology of its seeds]. – In: Voprosy biologii semennogo razmnozheniya. Ul'yanovsk. P. 152–158 (In Russ.).
- Dorogina O.V., Karnaukhova N.A., Agafonova M.A. 2009. Relationships between the variability of electrophoretic profiles of seed polypeptides and the ecological-geographic conditions of the habitats of populations of *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae). – Contemporary Problems of Ecology. 2 (6): 506–509.
- Fedchenko B.A. 1948. Rod kopeyechnik – *Hedysarum* L. – In: Flora of the USSR. Vol. 13. Moscow; Leningrad. P. 259–319 (In Russ.).
- Flora Sibiri. 1994. [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 9. 280 p.
- Fyedorov A.A., Artyushenko Z.T. 1979. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetiye. [Atlas of Descriptive Morphology of Higher Plants. Inflorescence]. Leningrad. 293 p. (In Russ.).
- Karnaukhova N.A. 2007. Osobennosti razvitiya *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. v prirodnykh usloviyakh i pri introduktsii v Tsentral'nyy sibirskiy botanicheskiy sad (g. Novosibirsk). [Development features of *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. in natural conditions and when introduced to the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk)]. – Rast. resursy. 43 (3): 14–25 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1966. K izucheniyu *Polygonum alpinum* auct. fl. Sauc. [To the study of *Polygonum alpinum* auct. fl. Cauc.]. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 3: 81–86 (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 1970. Semennaya produktivnost' i urozhay semyan rasteniy v tundrakh Zapadnogo Taymyra. [Seed productivity and seed yield of plants in the tundra of Western Taimyr]. – Bot. Zhurn. 55 (7): 995–1010 (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 1974. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymyra. [Seed productivity of arctic plants in phytocenoses of Western Taimyr]. Leningrad. 24 p. (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 2000. Populyatsionnii i tsenoticheskii aspekty izucheniya reproduktivnykh rasteniy v usloviyakh Arktiki. [Population and coenotic aspects of the study of plant reproduction in the Arctic]. – In: Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 432–439 (In Russ.).
- Knuth P. (and Loew E.). 1899–1905. Handbuch der Blütenbiologie. I–III, 2. Engelmann (Leipzig). 2973 p.
- Krasnaya kniga Respubliki Altay (rasteniya). [Red Book of the Altai Republic (plants)]. 2007. Gorno-Altaysk. 271 p. (In Russ.).
- Kugler H. 1955. Einführung in der Blütenökologie. Stuttgart. 345 p.
- Kuznetsova V.M. 1978. Sravnitel'noye izucheniye tsveteniya i plodonosheniya ekzotov na rodine i v rayonakh introduktsii. [Comparative study of flowering and fruiting of exotic plants at home and in the areas of introduction]. – Byulleten' GBS. 110: 18–22 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V. 1998. Reduktsionnyye yavleniya v oblasti sotsvetiya: sushchnost' i rol' reduktivnykh evolyutsii modul'nykh organizmov. [Reduction phenomena in the inflorescence area: the essence and role of reduction in the evolution of modular organisms]. – Zhurnal obshchey biologii. 59 (1): 74–103 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. Sotsvetiya: morfologicheskaya klassifikatsiya. [Inflorescences: morphological classification]. St. Petersburg. 127 p. (In Russ.).

- Kucherov Ye.V., Baykov G.K., Gufranova I.B. 1976. Poleznye rasteniya Yuzhnogo Urala. [Useful plants of the South Urals]. Moscow. 262 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. 1990. Biometriya. Uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov. [Biometrics. Textbook for biological specialties of universities]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1981. Reprodukivnaya biologiya semennykh rasteniy (Obzor problemy). [Reproductive biology of seed plants (Review of the problem)]. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov. [Fruit morphology and ecology]. Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Mönch K. 1911. Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. Beihefte zum Botanischen Zentrbl. Bd 27. Drezden.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. 1985. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan. [Handbook for germination of dormant seeds]. Leningrad. 347 p. (In Russ.).
- Orel L.I., Semenova Ye.V. 1989. Embriologicheskiye osobennosti opavshikh i razvivayushchikhsya zavyazey *Faba bona* (Fabaceae). [Embryological features of fallen and developing ovaries *Faba bona* (Fabaceae)]. — Bot. Zhurn. 74 (4): 467–471 (In Russ.).
- Plennik R.Ya. 1976. Morfologicheskaya evolyutsiya bobovykh Yugo-Vostochnogo Altaya (na primere rodovykh kompleksov *Astragalus* L. i *Oxytropis* DC.). [Morphological evolution of legumes of South-Eastern Altai (on the example of the generic complexes *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC.)]. Novosibirsk. 216 p. (In Russ.).
- Plennik R.Ya., Kuznetsova G.V., 1964. Voprosy formirovaniya i stroyeniya semeni i ploda kopeyechnika zabytogo. [Questions of the formation and structure of the seed and fruit of the *Hedysarum neglectum*]. — Trudy Tsentral'nogo Sibirskogo botanicheskogo sada. 7: 56–64 (In Russ.).
- Plokhinskiy N.A. 1970. Biometriya. [Biometrics]. Moscow. 367 p. (In Russ.).
- Plotnikova I.V., Kudryashkina R.I. 1976. Zavisimost' opadeniya plodov chernoy smorodiny ot chisla semyan i polozheniya na kisti. [Dependence of the fall of black currant fruits on the number of seeds and position on the brush]. — Byull. Glavnogo Botan. Sada. 99: 40–47 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960. Izucheniye tsveteniya i opyleniya rasteniy. [Study of flowering and pollination of plants]. — In: Polevaya geobotanika. Vol. 2. Moscow. P. 9–19 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1960. Metodika izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistykh rasteniy v soobshchestvakh. [Methods for studying seed reproduction of herbaceous plants in communities]. — In: Polevaya geobotanika. Vol. 2. Moscow, Leningrad. P. 20–262 (In Russ.).
- Reymers F.E., Illi I.E. 1978. Prorastaniye semyan i temperatura. (Spravochnyye dannyye po rasteniyam polevoy kul'tury Sibiri i Dal'nego Vostoka). [Seed germination and temperature. (Reference data on field crop plants in Siberia and the Far East)]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).
- Semena sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. 2011. Metody opredeleniya vskhozhesti. GOST 12038-84. [Agricultural seeds. Methods for determining germination. GOST 12038-84]. Moscow. 65 p. (In Russ.).
- Seppar E.E. 1971. K antekologii nekotorykh vidov roda *Hedysarum* L. O ritmakh tsveteniya kopeyechnikov. [On the antecology of some species of the genus *Hedysarum* L. On the rhythms of the flowering of *Hedysarum*]. — Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki. 11: 55–60 (In Russ.).
- Uranov A.A. 1960. Zhiznennoye sostoyaniye vida v rastitel'nom soobshchestve. [The life state of the species in the plant community]. — Byull. MOIP. Otd. biol. 67 (3): 77–92 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1973. Metodika statisticheskoy obrabotki materiala po semennoy produktivnosti rasteniy na primere *Potentilla aurea* L. [Method of statistical processing of material on seed productivity of plants on the example of *Potentilla aurea* L.]. — Rast. Resursy. 9 (2): 287–296 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1974. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the method of studying the seed productivity of plants]. — Bot. Zhurn. 59 (6): 826–831 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1990. Metodika opredeleniya semennoy produktivnosti predstaviteley semeystva Lyutikovykh. [Method for determining the seed productivity of representatives of the Ranunculaceae family]. — Byull. GBS. 155: 86–90 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2000. Potentsial'naya semennaya produktivnost'. [Potential seed productivity]. — In: Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 247–262 (In Russ.).