

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

DOI: 10.15372/RMAR20240105

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ *DELphinium grandiflorum* (RANUNCULACEAE) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.С. Гусар

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская 101, Россия; gusara663@gmail.com

В работе представлены результаты изучения сезонного развития, семенной продуктивности и состояния зародышей в зрелых семенах *Delphinium grandiflorum* L. Исследования проводились на протяжении двух лет (2021–2022 гг.). Растения успешно проходят все фенофазы, один генеративный побег образует 299–700 шт. семян. Впервые выявлены достоверные отличия по числу цветков и плодов на главной оси син-флоресценции и паракладиях различных порядков, а также по числу семязачатков в цветках и семян в плодах, расположенных в разных частях синфлоресценции. Показано влияние гидротермических условий вегетационных периодов на семенную продуктивность и качество семян. Наиболее благоприятными для роста и развития *D. grandiflorum* были метеоусловия 2022 года, что выражалось в раннем наступлении фенофаз, высокой семенной продуктивности и высокой степени сформированности зародышей в зрелых семенах. Это обусловлено тем, что во время бутонизации и цветения *D. grandiflorum* отсутствовали значительные колебания температуры воздуха и влажности. Растения *D. grandiflorum* перспективны для выращивания в Западной Сибири по следующим репродуктивным показателям: сезонному развитию, семенной продуктивности и развитию зародышей в семенах.

Ключевые слова: *Delphinium grandiflorum*, сезонное развитие, репродуктивная биология, семенная продуктивность, зародыши, лесостепь, Западная Сибирь.

Для цитирования: Гусар А.С. 2024. Семенное размножение *Delphinium grandiflorum* (Ranunculaceae) в условиях лесостепи Западной Сибири. *Растительный мир Азиатской России*. 17(1):68–77. DOI 10.15372/RMAR20240105

ВВЕДЕНИЕ

Delphinium grandiflorum – многолетний весенне-летнезеленый короткокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточными прямостоячими побегами (Безделев, Безделева, 2006). Вид произрастает в степях, на каменистых склонах, по залежам. Распространен в Средней Сибири (Красноярский край, Республики Хакасия и Тыва), Восточной Сибири (Иркутская область и Забайкальский край, Республики Бурятия и Якутия), на Дальнем Востоке, а также в Монголии, Северо-Западном и Северо-Восточном Китае (Маньчжурия) (Фризен, 1993).

D. grandiflorum содержит большое количество биологически активных соединений и является ценным ресурсным растением. Данный вид особенно богат различными алкалоидами. В надземной части обнаружены магнофлорин, делькозин, дельтацин, грандифлорин, эльделин, грандифлорицин, грандифлоритин, анхвейдельфинин, 14-дегидроделькозин, дельсолин, ликоктонин, дельфатин, когфельфин, дельпирин, антраноилликоктонин, антраноилликаконитин. В корнях и

листьях – метилликаконитин. В корнях – делгрордин, ацетилдеградин (Растительные ресурсы..., 2008).

Считается, что терпеноидные алкалоиды являются основными компонентами *D. grandiflorum*, которые обладают широким спектром фармакологической активности, включая обезболивающее, противовоспалительное, антиаритмическое, противоопухолевое и нейропротекторное действие. На сегодняшний день идет активное изучение биологически активных веществ *D. grandiflorum*, описываются неизвестные ранее алкалоиды и их свойства (Xu J.B. et al., 2021). Вещества, которые содержатся в данном растении, могут в будущем стать основными компонентами новых лекарств.

Настой надземной части *D. grandiflorum* оказывает гипотензивное действие, водно-спиртовой экстракт – куареподобное. Эфирный экстракт и водно-спиртовое извлечение проявляют антибактериальную активность (Растительные ресурсы..., 2008).

Части корня *D. grandiflorum* применяются в народной медицине Непала для лечения боли в суставах.

стахах и желудке (Budha-Magar et al., 2020). Кроме того, данное растение используется при желудочно-кишечных заболеваниях, брюшном тифе, дисентерии, желтухе, заболеваниях поджелудочной железы, глаз, стригущем лишае и педикулезе (Верещагин и др., 1959; Шретер, 1975; Телятьев, 1985; Хайдав и др., 1985; Атлас..., 2003).

Кроме лекарственных свойств *D. grandiflorum* обладает декоративными качествами: синяя окраска цветков создает эффектные пятна и используется в миксбордерах и рабатках из многолетников (Малютин, 1992). Данный вид рекомендован как перспективный для озеленения городов Центральной Якутии (Афанасьева, 2017) и Дальнего Востока (Шилова, Козлова, 2019).

D. grandiflorum относится к охраняемым объектам, включен в Красную книгу Республики Якутия (2017). В Центральной Якутии проводятся работы по реинтродукции данного вида (Данилова и др., 2011).

Таким образом, *D. grandiflorum* представляет собой ценное ресурсное растение, перспективное для выращивания *ex situ*. Работы по интродукции *D. grandiflorum* были начаты в ЦСБС СО РАН в 70-х годах XX в. (Светлакова, 2000; Семенова, 2007).

Цель данной работы заключается в выявлении критериев успешности интродукции *D. grandiflorum* по репродуктивным показателям в условиях Западной Сибири. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: определить особенности сезонного развития, оценить семенную продуктивность и степень развития зародышей в зрелых семенах *D. grandiflorum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы *D. grandiflorum* находятся в интродукции с 2004 г. и имеют природное происхождение: привезены растениями из окрестностей с. Большое Голоустное, Иркутская область. Растения произрастают в открытом грунте в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири. Раз в 6–8 лет производится обновление растений посевом семян. Растения для исследований получили из семян второй репродукции в 2015 году. Поскольку в коллекции произрастают особи *D. grandiflorum* из одной природной популяции, а другие близкие виды *Delphinium* отсутствуют, риск межвидовой гибридизации сведен к нулю. В засушливую погоду осуществлялся полив растений. Исследования проводились в течение двух лет: 2021–2022 гг.

Фенологические наблюдения *D. grandiflorum* в возрастном состоянии g2 (зрелые генеративные особи) проводились по методике И.Н. Бейдеман

(1974). Семенная продуктивность оценивалась по стандартным методикам (Вайнагий, 1974; Методические указания..., 1980). Была рассчитана потенциальная (ПСП) и реальная (РСП) семенная продуктивность, а также процент семенификации (ПС) в расчете на один генеративный побег *D. grandiflorum*. Соцветие *D. grandiflorum* представляет собой малоцветковую кисть из кистей (Фризен, 1993). Согласно универсальной схеме строения генеративного побега (Кузнецова и др., 1992), синфоресценция *D. grandiflorum* состоит из главной оси и паракладиев I-го и II-го порядков. Плод – трехлистовка. Исходя из строения генеративного побега, были оценены следующие элементы семенной продуктивности: число цветков, плодов и процент плодоцветения (Работнов, 1950) на главной оси и паракладиях различных порядков, число семязачатков в цветках и семян в плодах, расположенных на главной оси и паракладиях различных порядков, а также подсчитывалось число паракладиев I-го и II-го порядков в синфоресценции. В ходе исследования было изучено не менее 10 генеративных побегов, с которых в случайном порядке отбирали по 15 шт. плодов с главной оси и паракладиев различных порядков. Сбор плодов производили во время начала их растрескивания. Данные обработаны с привлечением параметров описательной статистики. Определяли M – среднюю арифметическую, $\pm m$ – ее ошибку, минимальные (min) и максимальные (max) варианты в выборке. Достоверность различий между числом семязачатков в цветках и семян в плодах, расположенных на главной оси и паракладиях различных порядков, оценивали с помощью критерия Стьюдента при 0.05 уровне значимости. Нормальность выборок была подтверждена с помощью критерия Колмогорова ($K(\lambda) = 0.47–0.99$) (Доспехов, 1985; Зайцев, 1990). Расчеты проводились в программе STATISTICA 10.

Определение стадий развития зародышей в зрелых семенах выполнено согласно классификации, приведенной в обзоре И.И. Шамрова (1997). Учитывался процент дефектных семян. К ним относились семена с нарушениями в развитии эндосперма, а также семена без зародыша. Семена хранились в бумажных конвертах при комнатной температуре не менее двух месяцев. Отбор семян для исследования зародышей проводился случайным образом из смеси семян. Для создания смеси отбирали равное число плодов с главной оси и паракладиев I-го порядка, их семена смешивали. Из смеси отбирали не менее 30 шт. семян.

Использовали метеоданные метеостанции “Огурцово”, ближайшей к ЦСБС. Для описания гидротермических показателей с. Большое Голо-

устное привлекались данные климатического мониторинга (Погода и климат, URL: <http://pogodaiklimat.ru>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонное развитие. Климатические условия интродукционного участка отличаются от природных местообитаний *D. grandiflorum*. В Новосибирске среднемноголетняя среднемесячная температура на 2–4 градуса выше, чем в с. Б. Голоустное (Иркутская область) (табл. 1). За вегетационный период (апрель–сентябрь) ежемесячно в Б. Голоустном выпадает меньше осадков, чем в Новосибирске, кроме июля и августа: в эти месяцы выпадает примерно равное количество осадков.

Гидротермические условия интродукционного участка в 2021 и 2022 гг. имели существенные различия: 2022 г. был более сухим, особенно мало осадков выпало в мае: 3 мм, что составляет всего 8 % от нормы (рис. 1, б). Всего за вегетационный период в 2022 г. выпало 169 мм осадков, тогда как в 2021 г. – 245 мм.

Весенне отрастание в 2022 г. началось в начале третьей декады апреля, на декаду раньше, чем в 2021 г. (см. рис. 1). Это связано с тем, что в 2022 г. сход снежного покрова отмечался 13–15 апреля, тогда как в 2021 г. лишь 22–23 апреля.

Бутонизация в период изучения наступала в конце второй–начале третьей декады июня, но ее продолжительность варьировала: в 2021 г. данная фаза продолжалась до середины третьей декады июня, тогда как в 2022 г. она была заметно короче и закончилась в конце первой декады июля. Июнь 2021 г. характеризовался высокой влажностью (см. рис. 1, а), всего за месяц выпало 72 мм, что

составляет 131 % от месячной нормы. Большая часть осадков месяца пришлась на третью декаду и составила 48 мм. Среднемесячная температура воздуха в этом месяце составила 16.2 °C, что на 0.7 °C ниже среднемноголетней нормы. Наиболее холодной была третья декада, на протяжении которой среднесуточная температура составляла 14.6 °C.

Продолжительность цветения в течение двух лет была примерно одинаковой (около 30 дней), однако в 2022 г. данная фаза наступила в середине первой декады июля, что на декаду раньше, чем в 2021 г. Стоит отметить, что хотя в целом вегетационный период в 2021 г. был более влажным, чем в 2022 г., в июле наблюдалась обратная ситуация. В 2021 г. в июле выпало всего 22 мм, что меньше нормы как для Новосибирска (68 мм), так и для Б. Голоустного (67 мм) в три раза (см. табл. 1). Июль 2022 г. был влажнее: выпало 48 мм осадков.

Созревание плодов в 2022 г. наступило в конце первой декады июля и закончилось в середине августа. В 2021 г. данная фаза началась гораздо позже и была менее продолжительна: с конца третьей декады июля по конец третьей декады августа.

Высыпание семян в 2022 г. началось в начале второй декады августа и закончилось в середине третьей декады августа. В 2021 г. данная фенофаза началась на несколько дней позже и ее продолжительность была более длительной: с середины второй декады августа по середину первой декады сентября.

Вегетация *D. grandiflorum* закончилась в сентябре: в 2022 г. – в начале третьей декады, в 2021 г. – в середине этой же декады.

Таблица 1

Гидротермические условия интродукционного участка и природного местообитания *D. grandiflorum*

Hydrothermal conditions of the introduction plot and the natural habitat of *D. grandiflorum*

Год, место	Температура воздуха, °C					
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Среднемноголетняя, пос. Огурцово	2.3	10.9	16.9	19.5	16.9	10.3
Среднемноголетняя, с. Б. Голоустное	0.6	7.2	12.3	15.6	14.9	8.9
2021 г., пос. Огурцово	3.3	14.2	16.2	19.7	18.1	9.4
2022 г., пос. Огурцово	5.2	15.4	17.3	18.9	16.5	11.0

Осадки, мм

Год, место	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Сумма
Среднемноголетняя норма, пос. Огурцово	24	38	55	68	58	46	288
Среднемноголетняя норма, с. Б. Голоустное	9	22	44	67	59	32	233
2021 г., пос. Огурцово	11	25	72	22	67	48	245
2022 г., пос. Огурцово	18	3	60	48	23	17	169

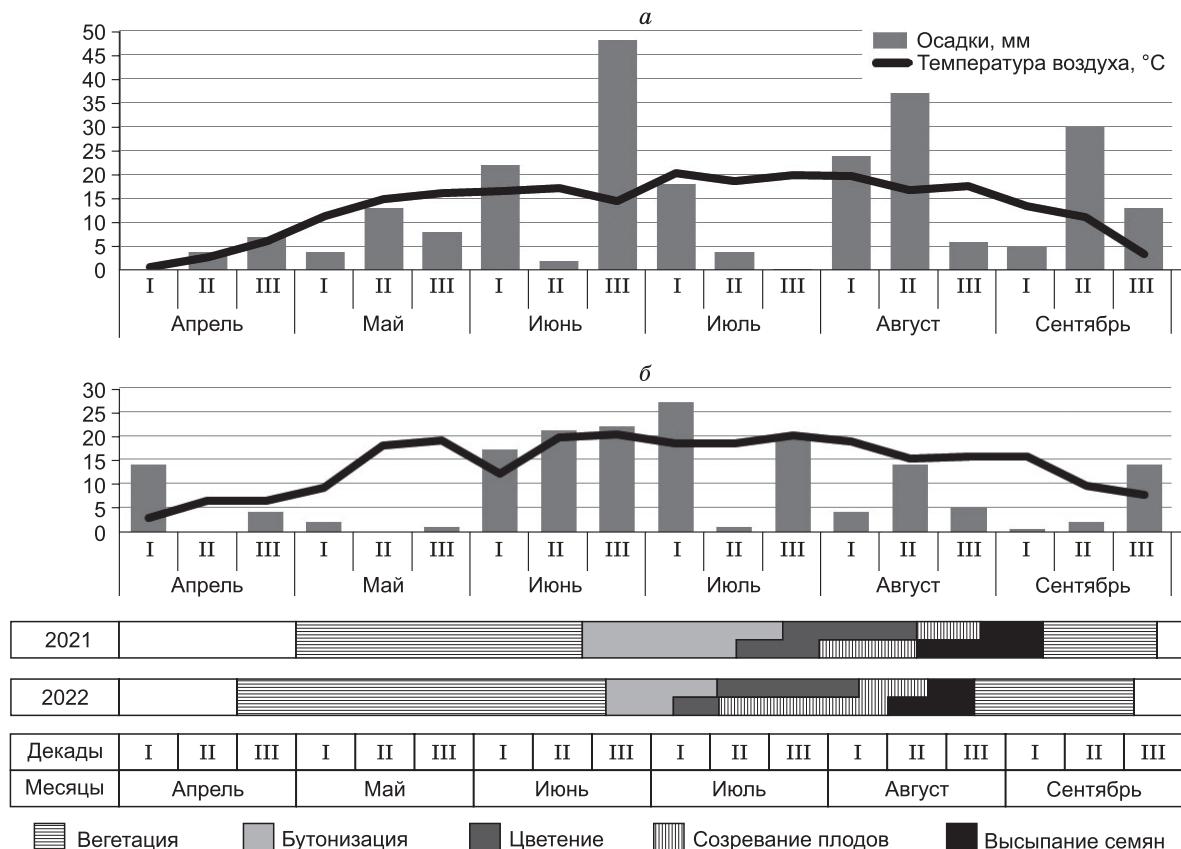


Рис. 1. Гидротермические условия вегетационного периода (а – 2021 г., б – 2022 г.) и сезонное развитие *D. grandiflorum*.

В целом, в 2022 г. все фенофазы, кроме бутонизации, наступали раньше, чем в 2021 г. Вероятно, что в 2021 г. понижение температуры воздуха и большое количество осадков в третьей декаде июня способствовали длительной бутонизации *D. grandiflorum* и стали причиной более поздних сроков наступления цветения, созревания плодов и высapsulation семян. В июле *D. grandiflorum* проходит критические фазы развития: бутонизацию и цветение, от прохождения которых зависит семенная продуктивность и качество семян. Заметим, что хотя 2021 г. был довольно влажным, засушливые погодные условия июня были неблагоприятными для формирования семян.

Семенная продуктивность. Согласно нашим наблюдениям, в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири, растения *D. grandiflorum* достигают 57–61 см в высоту, каждая генетика образует от одного до семи генеративных побегов. Длина плодов составляет 1.2–1.8 см.

Выявлено, что по годам варьирование числа паракладиев I-го порядка на генеративном побе-

те выше, чем числа паракладиев II-го порядка (табл. 2). Паракладии III-го порядка образуются очень редко. За два года исследований нами обнаружен только один генеративный побег с паракладиями III-го порядка в 2022 г.

Разные части синфоресценции отличаются по числу цветков и плодов. Больше всего цветков и плодов образуется на главной оси генеративного побега (см. табл. 2). Число цветков и плодов на главной оси достоверно больше, чем на паракладиях I-го порядка как в 2021, так и в 2022 г. (табл. 3). В 2021 г. паракладии I-го и II-го порядка достоверно не различались по числу цветков, однако в 2022 г. различия были выявлены. Число плодов на паракладиях II-го порядка достоверно меньше, чем на паракладиях I-го порядка. В 2021 г. плоды на паракладиях II-го порядка не завязались. В 2022 г. число цветков, как и число плодов на всех элементах синфоресценции, кроме числа цветков на паракладиях II-го порядка, было выше по сравнению с показателями 2021 г. Процент плодоцветения главной оси довольно высокий (79–80 %), у паракладиев I-го порядка он варьирует от 55 до

Таблица 2

Семенная продуктивность *D. grandiflorum*Seed production of *D. grandiflorum*

Признак	2021 г.			2022 г.		
	$M \pm m$	Min.	Max.	$M \pm m$	Min.	Max.
Число паракладиев на одном генеративном побеге						
Число паракладиев I-го порядка, шт.	3.2 ± 0.5	2	5	4.5 ± 0.4	0	9
Число паракладиев II-го порядка, шт.	1.8 ± 0.6	0	4	1.4 ± 0.4	0	8
Число паракладиев III-го порядка, шт.	0	0	0	0.1 ± 0.1	0	2
Число цветков и плодов на главной оси и паракладиях						
Число цветков на главной оси, шт.	5.1 ± 0.8	3	8	7.4 ± 0.5	4	13
Число плодов на главной оси, шт.	4 ± 0.7	3	7	6 ± 0.5	2	10
Процент плодоцветения главной оси, %	80 ± 8.5	50	100	79 ± 3.5	33	100
Число цветков на паракладии I-го порядка, шт.	3.2 ± 0.2	1	5	4 ± 0.1	1	7
Число плодов на паракладии I-го порядка, шт.	1.7 ± 0.2	0	3	2.6 ± 0.2	0	7
Процент плодоцветения паракладия I-го порядка, %	55 ± 7.3	0	100	60 ± 3.4	0	100
Число цветков на паракладии II-го порядка, шт.	3.7 ± 0.3	2	5	3 ± 0.1	1	5
Число плодов на паракладии II-го порядка, шт.	0	0	0	0.5 ± 0.2	0	5
Процент плодоцветения паракладия II порядка, %	0 ± 0	0	0	12 ± 4.4	0	100
Число листовок, семян и семязачатков на главной оси						
Число листовок на плод, шт.	3.3 ± 0.2	3	5	3.3 ± 0.1	3	4
Число семян на плод, шт.	36.4 ± 2.5	19	53	53.2 ± 4.6	27	83
Число семязачатков на цветок, шт.	76.9 ± 3.8	60	110	85.8 ± 5.9	56	132
Число листовок, семян и семязачатков на паракладиях I-го порядка						
Число листовок на плод, шт.	3.2 ± 0.1	3	4	3.1 ± 0.1	3	4
Число семян на плод, шт.	28.5 ± 2.8	13	50	32 ± 3.9	15	68
Число семязачатков на цветок, шт.	55.6 ± 5.4	34	104	57.4 ± 5	27	85
Число листовок, семян и семязачатков на паракладиях II-го порядка						
Число листовок на плод, шт.	-	-	-	3 ± 0	3	3
Число семян на плод, шт.	-	-	-	15.1 ± 3.4	0	31
Число семязачатков на цветок, шт.	-	-	-	45.1 ± 3.9	9	59
Семенная продуктивность одного генеративного побега						
ПСП, шт. семязачатков	956 ± 97	748	1282	1836 ± 110	635	3541
РСП, шт. семян	299 ± 26	243	388	700 ± 32	319	1091
ПС, %	32 ± 0.4	30	32	39 ± 0.8	29	50
Процент плодоцветения, %	47 ± 5	35	64	62 ± 3.2	25	92

60 %, у паракладиев II-го порядка он небольшой и составляет 0–12 %.

Плоды *D. grandiflorum* в основном содержат три листовки. В редких случаях наблюдаются четыре или пять листовок. Цветки и плоды в разных частях синфоресценции различаются по числу семязачатков и семян (см. табл. 3). Самое высокое число семязачатков у цветков, и семян у плодов выявлено на главной оси синфоресценции. Данные показатели у цветков и плодов паракладиев I-го порядка достоверно меньше. В 2022 г. плоды, расположенные на паракладиях II-го порядка, образовали достоверно меньше семян, чем плоды на паракладиях I-го порядка, однако по числу семязачатков в цветках различий между ними выявлено не было.

При расчете семенной продуктивности на один генеративный побег были установлены следующие показатели:

– в 2021 г. ПСП одного генеративного побега *D. grandiflorum* составила 956 ± 97 семязачатка, РСП – 299 ± 26 семени, а ПС был равен 32 ± 0.4 %.

– в 2022 г. показатели семенной продуктивности значительно выросли: ПСП – 1836 ± 110 семязачатка, РСП – 700 ± 32 семени, при этом ПС составил 39 ± 0.8 %. Процент плодоцветения также возрос с 47 ± 5 до 62 ± 3.2 %.

По данным Г.П. Семеновой (2007), реальная семенная продуктивность одной особи *D. grandiflorum* составляет 2564.5 семян, а коэффициент продуктивности (аналог ПС) принимает значение 85–98 %. По многолетним исследованиям

Таблица 3

Сравнение элементов семенной продуктивности по критерию Стьюдента

Comparison of seed productivity elements by Student's T-test

Признак	Год	$M \pm m$, главная ось	$M \pm m$, паракладий I-го порядка	$M \pm m$, паракладий II-го порядка	t^*	$t_{0.05}$	df
Число цветков, шт.	2021	5.1 ± 0.8	3.2 ± 0.2	–	3.17	1,71	23
	2022	–	3.2 ± 0.2	3.7 ± 0.3	1.29	1,70	28
		7.4 ± 0.5	4 ± 0.1	–	9.77	1,64	156
	2022	–	4 ± 0.1	3 ± 0.1	3.78	1,64	167
Число плодов, шт.	2021	4 ± 0.7	1.7 ± 0.2	–	4.06	1,71	23
	2022	–	1.7 ± 0.2	0.0	5.25	1,71	23
		6 ± 0.5	2.6 ± 0.2	–	8.30	1,64	156
	2022	–	2.6 ± 0.2	0.5 ± 0.2	6.85	1,64	167
Число семян на плод, шт.	2021	36.4 ± 2.5	28.5 ± 2.8	–	2.07	2.05	27
	2022	53.2 ± 4.6	32 ± 3.9	–	3.47	2.05	27
Число семязачатков на цветок, шт.	2021	–	32 ± 3.9	15.1 ± 3.4	3.19	2.06	24
		76.9 ± 3.8	55.6 ± 5.4	–	3.05	2.05	27
	2022	85.8 ± 5.9	57.4 ± 5	–	3.68	2.05	27
	–	–	57.4 ± 5	45.1 ± 3.9	1.89	2.06	24

*Полужирным шрифтом выделены значения t -критерия, которые превышают табличное значение на уровне значимости 0.05.

* t -test values that exceed the table value at the 0.05 significance level are highlighted in **bold**.

А.А. Светлаковой (2000), семенная продуктивность *D. grandiflorum* уменьшается с возрастом растений. Самыми продуктивными оказывались двухлетние растения, их ПСП составляла 1034 шт. семязачатков на один генеративный побег, РСП – 951 шт. семян. Стоит отметить, что показатели семенной продуктивности по данным А.А. Светлаковой сильно варьировали по годам. Так, у трехлетних растений они снизились в пять раз по сравнению с двухлетними (ПСП = 253 шт. семязачатков, РСП = 210 шт. семян). У четырехлетних растений семенная продуктивность возросла в 2.5–3 раза по сравнению с трехлетними (ПСП = 633 шт. семязачатков, РСП = 614 шт. семян). У пятилетних растений показатели семенной продуктивности снизились по сравнению с четырехлетними в 1.5 раза (ПСП = 430 шт. семязачатков, РСП = 366 шт. семян). При этом коэффициент продуктивности (аналог ПС) за весь период изучения был довольно высоким: 83–97 %. Было отмечено, что у данного вида быстро наступает партикуляция особей и их старение.

Возраст изучаемых нами растений составлял 7–8 лет, и показатели их семенной продуктивности сильно варьируют. При сравнении результатов исследования с данными А.А. Светлаковой (2000), следует отметить, что РСП 7- и 8-летних растений остается на уровне двухлетних или превышает ее.

РСП 8-летних растений составила 700 ± 32 шт. семени, что больше, чем у трех-, четырех- и пятилетних растений. Причем ПС был небольшим: 30.9–38 %. Можно предположить, что в нашем случае растения менее интенсивно реализуют свой потенциал.

Стадии развития зародышей в зрелых семенах. Состояние зародышей в зрелых семенах определяет качество и всхожесть последних (Валишина, Цингер, 1952). При изучении представителей рода *Aconitum* L. было выяснено, что степень дифференциации зародыша зависит от его размера, а относительный размер зародышей влияет на всхожесть семян (Валишина, Цингер, 1952). Для изученных видов рода *Delphinium* L. характерно недоразвитие зародыша (Светлакова, 2000). У семян представителей рода *Delphinium* наблюдаются морфологический, физиологический, а также простые и сложные морфофизиологические типы покоя, при этом у семян некоторых видов этого рода покой отсутствует (Николаева и др., 1985). А.А. Светлаковой (2000) было отмечено, что семена *D. grandiflorum* прорастают дружно и достигают почти максимальной всхожести в течение 15–30 дней при температурах 25–27 и 8–18 °C.

По полученным ранее данным (Гусар, 2022), в 2021 г. в семенах *D. grandiflorum* зародыши находились на различных стадиях развития: от гло-

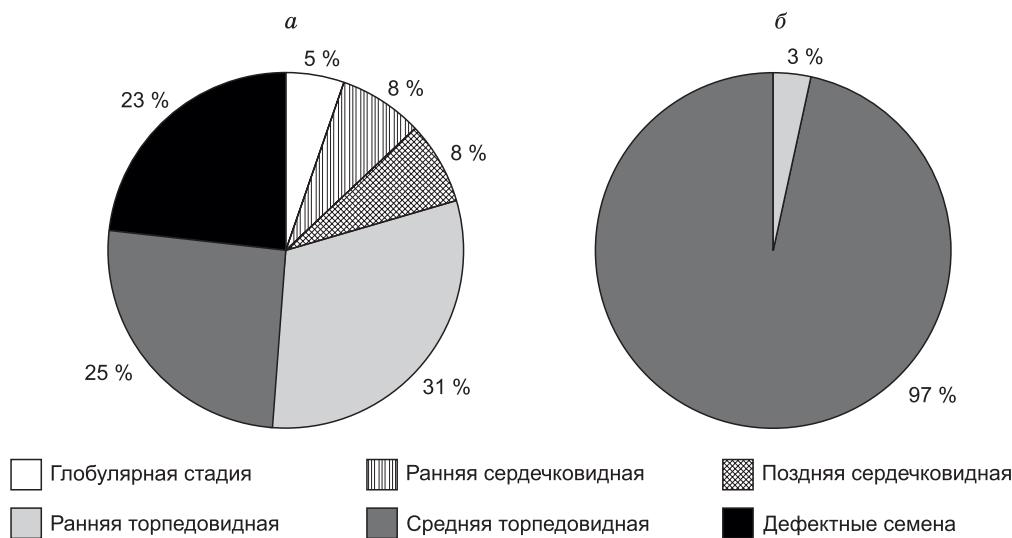


Рис. 2. Стадии развития зародышей в зрелых семенах *D. grandiflorum*:
а – данные за 2021 г., опубликованные ранее (Гусар, 2022); б – данные за 2022 г.

Fig. 2. Stages of embryo development in mature seeds of *D. grandiflorum*:
a – 2021 year, published earlier (Gusar, 2022); b – 2022 year.

булярной до средней торпедовидной, причем ранняя торпедовидная стадия была преобладающей (рис. 2, а).

Доля дефектных семян, в которых наблюдались нарушения в развитии эндосперма, была довольно внушительной и составляла 23.08 % от объема выборки семян. Доля семян с асимметричными семядолями составляла 20 %, наличие третьей семядоли регистрировалось в 3 % случаев.

В 2022 г. развитие зародышей было представлено следующими стадиями развития (табл. 4):

1. Ранняя торпедовидная. На этой стадии длина зародыша достигала 0.6 мм, длина семядолей – 0.25 мм. Стадия является малочисленной: в выборке был замечен всего один зародыш, который находился на данной стадии.

2. Средняя торпедовидная. Длина зародышей составляет 0.83 ± 0.02 мм, длина семядолей – 0.42 ± 0.01 мм. Данная стадия занимает 97 % от всей выборки изученных семян и является преобладающей (см. рис. 2, б).

Асимметрия зародышей наблюдалась в 3 % случаев, зародыши с тремя семядолями не выявлены.

В целом, в 2022 г. семена были более качественными, поскольку:

- отсутствовали семена с нарушениями развития эндосперма (дефектные);
- зародыши были более развитыми (преобладала средняя торпедовидная стадия), чем в 2021 г. (преобладала ранняя торпедовидная стадия);
- зародыши более однородны в своем развитии по сравнению с 2021 г. и в основном находи-

Таблица 4

Размеры эндосперма и зародышей в зрелых семенах *D. grandiflorum* (2022 г.)
Size of endosperm and embryos in mature seeds of *D. grandiflorum* (2022 year)

Стадии развития зародыша	Эндосперм		Зародыш		Длина семядолей, мм	Отношение длины семядолей к длине зародыша	Отношение длины зародыша к длине эндосперма
	Длина, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Ширина, мм			
Ранняя торпедовидная*	1.65	1.40	0.6	0.28	0.25	0.42	0.36
Средняя торпедовидная	1.81 ± 0.02	1.41 ± 0.02	0.83 ± 0.02	0.34 ± 0.004	0.42 ± 0.01	0.51 ± 0.004	0.46 ± 0.01

* На ранней торпедовидной стадии находился всего 1 зародыш, поэтому ошибка среднего арифметического отсутствует.

лись на одной стадии: средней торпедовидной. Можно предположить, что такие семена будут прорастать дружнее и всхожесть их будет выше;

– в 2022 г. было гораздо меньше зародышей с асимметрией семядолей (3 %) и отсутствовали зародыши с тремя семядолями по сравнению с результатами 2021 г. (20 % зародышей с асимметрией и 10 % с третьей семядолей).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения сезонного развития, семенной продуктивности и состояния зародышей в зрелых семенах *D. grandiflorum*, интродуцированного из естественного местообитания в Восточной Сибири, установлено, что в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири растения проходят все фенологические фазы и образуют зрелые семена в большом числе (299–700 шт. на генеративный побег).

Установлено, что показатели семенной продуктивности и качества семян 7–8-летних экземпляров *D. grandiflorum* подвержены существенному влиянию климатических условий. Гидротермические условия вегетационного периода 2022 г. оказались для *D. grandiflorum* более благоприятными, чем условия 2021 г.: фенологические фазы наступали раньше, продуктивность (как потенциальная, так и реальная) увеличилась в 2 раза. Также возросло качество семян. Наблюдалась более высокая степень развитости зародышей, отсутствовали дефектные семена с нарушениями в развитии эндосперма.

Таким образом, в 2021–2022 гг. сезонное развитие *D. grandiflorum* прошло успешно, растения образовали большое число семян и перспективны для выращивания в Западной Сибири по критериям сезонного развития, семенной продуктивности и развитию зародышей в зрелых семенах.

Благодарности. Работа выполнена в рамках проекта государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № ААА-А21-121011290025-2. Материал для исследований был привлечен из биоресурсной научной коллекции Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН USU № 440534.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Атлас лекарственных растений Якутии. 2003. Т. 1. Лекарственные растения, используемые в научной медицине. Якутск. 194 с. [Atlas of medicinal plants of Yakutia. Vol. 1. Medicinal plants used in scientific medicine. 2003. Yakutsk. 194 p. (in Russian)]
- Афанасьева Е.А. 2017. Интродукционная оценка высокорослых декоративных травянистых много-

летников в Центральной Якутии. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 7(153):100-104. [Afanas'yeva Ye.A. 2017. Introduction evaluation of tall-growing ornamental perennial herbaceous plants in central Yakutia. *Vestnik Altajskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Altai State Agrarian University*. 7(153):100-104. (in Russian)]

Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток. 295 с. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. 2006. Life forms of seed plants of the Russian Far East. Vladivostok. 295 p. (in Russian)]

Байдеман И.Н. 1974. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск. 156 с. [Bejdeman I.N. 1974. Methodology for studying the phenology of plants and plant communities. Novosibirsk. 156 p. (in Russian)]

Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. *Ботанический журнал*. 59(6):826-831. [Vajnagij I.V. 1974. About the method of studying seed productivity of plants. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 59(6):826-831. (in Russian)]

Валишина В.П., Цингер Н.В. 1952. Зависимость прорастания семян аконитов от размеров зародыша. *Бюллетень главного ботанического сада*. 13:45-47. [Valishina V.P., Tsinger N.V. 1952. Dependence of seed germination of aconites on the size of the embryo. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 13:45-47. (in Russian)].

Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова Н.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л. 348 с. [Vereshhagin V.I., Sobolevskaya K.A., Yakubova N.I. 1959. Useful plants of Western Siberia. Moscow; Leningrad. 348 p. (in Russian)]

Гусар А.С. 2022. Изучение зародышей *Delphinium triste* Fisch. и *Delphinium grandiflorum* L. *ex situ*. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета*. 2(42):13-20. DOI 10.32516/2303-9922.2022.42.2 [Gusar A.S. 2022. Study of embryos of *Delphinium triste* Fisch. and *Delphinium grandiflorum* L. *ex situ*. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta = Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University*. 2(42):13-20. (in Russian)]

Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С., Афанасьева Е.А. 2011. Реинтродукция *Delphinium grandiflorum* L. Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы всерос. науч. конф. с междунар. участием. Москва. 158-160. [Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S., Afanaseva E.A. 2011. Reintroduction of *Delphinium grandiflorum* L. In: Botanical Gardens in the Modern World: Theoretical and Applied Research: Proceedings of the All-Russian

- Scientific Conference with International Participation. Moscow. 158-160. (in Russian)]
- Доспехов Б.А. 1985.** Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. 351 с. [Dospelkhov B.A. 1985. Methodology of field experience (with the basics of statistical processing of research results). Moscow. 351 p. (in Russian)]
- Зайцев Г.Н. 1990.** Математика в экспериментальной ботанике. М. 296 с. [Zajtsev G.N. 1990. Mathematics in experimental botany. Moscow. 296 p. (in Russian)]
- Красная книга Республики Саха (Якутия). 2017.** Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Отв. ред. Н.С. Данилова. М. 412 с. [Danilova N.S. (Ed.). Red Book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi. 2017. Moscow. 412 p. (in Russian)]
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992.** Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. 126 с. [Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. 1992. Inflorescences. Morphological classification. St. Petersburg. 126 p. (in Russian)]
- Малютин Н.И. 1992.** Дельфиниумы. М. 55 с. [Malyutin N.I. 1992. Delphiniums. Moscow. 55 p. (in Russian)]
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. 1980.** Отв. ред. Н.В. Цицин. М. 63 с. [N.V. Tsitsin. (Ed.). Methodical instructions for introduced species seed studies. Moscow. 63 p. (in Russian)]
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985.** Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 348 с. [Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. 1985. A guide to germinating dormant seeds. Leningrad. 348 p. (in Russian)]
- Погода и климат.** URL: // <http://pogodaiklimat.ru>. [Дата обращения: 19.04.2023] [Weather and climate. URL: // <http://pogodaiklimat.ru>. [last accessed 19.04.2023] (in Russian)]
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды БИН АН СССР. Геоботаника.* 6:7-204. [Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy BIN AN SSSR. Geobotanika = Proceedings of the BIN AN USSR. Geobotany.* 6:7-204. (in Russian)]
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2008.** Т. 1. Семейства Magnoliaceae-Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae. Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М. 421 с. [Budantsev A. L. (Ed.). Plant resources of Russia: Wild-growing flowering plants, their component composition and biological activity. 2008. Vol. 1. Families Magnoliaceae-Juglandaceae, Ulma- ceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae. St. Petersburg. Moscow. 421 p. (in Russian)]
- Светлакова А.А. 2000.** Дельфиниумы. Барнаул. 122 с. [Svetlakova A.A. 2000. Delphiniums. Barnaul. 122 p. (in Russian)]
- Семенова Г.П. 2007.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск. 407 с. [Semenova G.P. 2007. Rare and endangered species of Siberian flora: biology, protection. Novosibirsk. 407 p. (in Russian)]
- Телятьев В.В. 1985.** Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск. 384 с. [Telyat'ev V.V. 1985. Useful plants of Central Siberia. Irkutsk. 384 p. (in Russian)]
- Фризен Н.В. 1993.** Семейство Ranunculaceae – Лютиковые (роды *Caltha*-*Aconitum*, *Thalictrum*). В: Флора Сибири. Т. 6. Portulacaceae – Ranunculaceae. Новосибирск. 99-140. [Frizen N.V. 1993. Ranunculaceae Family (genera *Caltha*-*Aconitum*, *Thalictrum*). In: Flora of Siberia. Vol. 6. Portulacaceae – Ranunculaceae. Novosibirsk. 99-140. (in Russian)]
- Хайдав Ц., Алтанчимэг Б., Варламова Т.С. 1985.** Лекарственные растения в монгольской медицине. Улан-Батор. 361 с. [Khajday TS., Altanchimehg B., Varlamova T.S. 1985. Medicinal plants in Mongolian medicine. Ulaanbaatar. 361 p. (in Russian)]
- Шамров И.И. 1997.** Эмбриогения. В: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. СПб. 297-307. [Shamrov I.I. 1997. Embryogeny. In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2. St. Petersburg. 297-307. (in Russian)]
- Шилова П.К., Козлова А.Б. 2019.** Морфобиологическая характеристика *Delphinium grandiflorum* L. в условиях города Благовещенска. Современные проблемы озеленения городской среды: материалы нац. (всерос.) науч.-практ. студ. конф. Новосибирск. 173-175. [Shilova P.K., Kozlova A.B. 2019. Morphobiological characteristics of *Delphinium grandiflorum* L. in the conditions of the Blagoveshchensk city. Modern problems of greening the urban environment: materials of the all-Russian scientific and practical student conference. Novosibirsk. 173-175. (in Russian)]
- Шретер А.И. 1975.** Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. М. 328 с. [Shreter A.I. 1975. Medicinal flora of the Soviet Far East. Moscow. 328 p. (in Russian)]
- Budha-Magar S., Bhandari P., Ghimire S.K. 2020.** Ethno-medicinal survey of plants used by Magar (Kham) community, Rolpa district, Western Nepal. *Ethnobotany Research and Applications.* 19:1-29. DOI: 10.32859/era.19.18.1-29
- Xu J.B., Li Y.Z., Huang S., Chen L., Luo Y.Y., Gao F., Zhou X.L. 2021.** Diterpenoid alkaloids from the whole herb of *Delphinium grandiflorum* L. *Phytochemistry.* 190:112866. DOI: 10.1016/j.phytochem. 2021.112866

SEED REPRODUCTION OF *DELPHINIUM GRANDIFLORUM* (RANUNCULACEAE) IN THE WESTERN SIBERIA FOREST-STEPPE CONDITIONS

Anastasiia S. Gusar

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia; gusara663@gmail.com

The article reports the results of the following studies: seasonal development, seed production and embryo conditions in the mature seeds of *Delphinium grandiflorum* L. The research was done over two years (2021–2022). The species successfully goes through all phenophases, one generative shoot forms 299–700 pcs. seeds. For the first time, significant differences were revealed in the number of flowers and fruits on the main axis of synflorescence and paracladia of various orders, as well as in the number of ovules in flowers and seeds in fruits located on different parts of synflorescence. The article presents the influence of vegetation period hydrothermal conditions on seed productivity and quality of seeds. The weather conditions of 2022 year were the most favorable for the growth and development of *D. grandiflorum*, which was expressed in the early beginnings of phenophases, high seed productivity, and the more developed embryos in mature seeds. This may be due to the fact that during the budding and flowering of *D. grandiflorum* there were absence of significant fluctuations in air temperature and humidity. *D. grandiflorum* plants are promising for cultivation in Western Siberia according to the following reproductive indicators: seasonal development, seed productivity and development of embryos in seeds.

Key words: *Delphinium grandiflorum*, seasonal development, phenology, reproductive biology, seed productivity, embryo, forest-steppe, Western Siberia.

For citation: Gusar A.S. 2024. Seed reproduction of *Delphinium grandiflorum* (Ranunculaceae) in the Western Siberia forest-steppe conditions. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(1): 68-77. DOI 10.15372/RMAR20240105

Acknowledgements. The research was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290025-2. The material for the research was taken from the bioresource scientific collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS USU No. 440534.

ORCID ID

A.S. Gusar 0000-0002-4426-9795

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 02.09.2023

Принята к публикации / Accepted for publication 12.12.2023