

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ *Saposhnikovia divaricata* (ARIACEAE)

© 2023 г. Т. В. Елисафенко^{1, *}, П. Н. Югина¹, Б. М. Жигмитцыренова^{1, 2},
М. В. Казаков^{1, 2}, В. В. Тараскин²

¹ФГБУН Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²ФГБУН Байкальский институт природопользования СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

*e-mail: tatvelisa@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

После доработки 05.08.2023 г.

Принята к публикации 31.08.2023 г.

Изучена семенная продуктивность и прорастание семян у интродуцентов второго поколения *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Ariaceae) в условиях лесостепной зоны Сибири (г. Новосибирск). Наличие разветвленной синфлоресценции обуславливает неравномерное созревание плодов. Проведен сравнительный анализ семенной продуктивности флоральных единиц в зависимости от их положения на генеративном побеге у особой природного местообитания и интродуцентов. Установлено, что в условиях интродукции более 50% реальной семенной продуктивности составляют семена от двойных зонтиков с побегов 3-го порядка, на семена зонтиков с побегов 2-го и 4-го порядка приходится 21 и 26% соответственно. В природных популяциях 45% реальной семенной продуктивности составляют семена двойных зонтиков с побегов 4-го порядка, на семена с побегов 3-го и 2-го порядков приходится 30 и 15% соответственно. Реальная семенная продуктивность особи в условиях интродукции высокая – более 6000 семян, процент семенификации – 65%. Изучено прорастание семян из плодов разного положения на генеративном побеге в лабораторных условиях. Семена имеют неглубокий покой, период до прорастания не превышает 10 дней. Прорастание семян динамичное, в течение 7 дней проросло более 50% от всех проросших семян. Лабораторная всхожесть у семян природной популяции выше, чем у интродуцентов. В природе наиболее высокие значения всхожести наблюдаются у семян зонтиков с побегов 3–4-го порядка – (более 90%), у интродуцентов – у семян зонтиков с побегов 2–3-го порядка (72–73%).

Ключевые слова: *Saposhnikovia divaricata*, интродукция, семенное размножение, семенная продуктивность, прорастание семян

DOI: 10.31857/S0033994623040039, **EDN:** ABNBNG

Рациональное использование растительных ресурсов включает комплексные исследования полезных растений. В последнее время совершенствуются технологические методы выявления биологически активных веществ в растениях, расширяется список потенциально лекарственных видов, в том числе используемых в официальной медицине других стран. К сожалению, в связи с этим наблюдается неконтролируемая добыча сырья в природных популяциях. Вследствие этого становится актуальным исследование ценопопуляций таких видов и изучение их биологических особенностей, как основы для разработки методов их культивирования, а также восстановления природных популяций. Одной из важных характеристик биологии видов является способность к воспроизводству, включая семенное размножение, детальное изучение которого целесообразно проводить в интродукционном эксперименте. Это позволяет определить возможность

выращивания конкретного вида в регионе интродукционного пункта и разработать рекомендации для расширения культигенного ареала.

Одним из актуальных и перспективных видов является *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (= *Stenocoelium divaricatum* Turcz. ex Ledeb., *Ledebouriella divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) M. Hiroe) – сапожниковия растопыренная, которая широко используется в традиционной медицине азиатских стран [1]. Разнообразное применение этого вида в фармакологии обусловлено наличием полифенольных соединений, основными из которых являются хромоны [2]. В настоящее время сырье *S. divaricata* активно используется при производстве лекарственных и косметических средств в Китае [3, 4], Корее [5, 6], Германии [7], Японии [8–12]. В этих странах разрабатываются методы крупномасштабного культивирования вида с целью получения из него высококачественного сырья [7]. Китай является ли-

дером по интродукции *S. divaricata*, плантации расположены в 10 провинциях [3, 4]. В провинции Хэйлунцзян выращивается сорт “Guangfangfeng 1”, дающий лучшее по качеству сырье *S. divaricata* [13].

В 2012 г. проведены первые исследования компонентного состава экстрактов семян *S. divaricata* [14, 15]. Методом жидкостной хроматографии масс-спектрометрии с ионизацией электрораспылением (LC-ESI-MS) обнаружены и идентифицированы перв-*O*-глюкозилцимифугин, 4'-*O*-β-*D*-глюкозил-5-*O*-метилвисаминол, цимифугин, 5-*O*-метилвисаминол и гиперозид. Таким образом, семена данного вида могут являться сырьем для получения биологически активных веществ.

В России *S. divaricata* не является фармакопейным видом. Однако отмечаются массовые нерегулируемые заготовки корней из природных популяций населением Республики Бурятия и Забайкальского края для сбыта китайским предпринимателям [16]. Существует риск исчезновения популяций этого вида, т.к. плотность природных популяций составляет 3–7 особей/100 м² [17]. В результате исследования содержания химических элементов в корнях *S. divaricata* в северных лесостепных районах Забайкальского края установлено накопление ряда макроэлементов из почвы, а также превышение допустимого содержания As в лекарственном сырье [18]. Таким образом, разработка методов культивирования *S. divaricata* является особо актуальной. В России интродукция данного вида проводилась в Республике Бурятия [19], Иркутской обл. [20], а также в Москве, Барнауле, Новосибирске [21–24]. Много внимания уделяется молекулярно-генетическим исследованиям *S. divaricata*, в основном в связи с таксономическими задачами. В результате была подтверждена самостоятельность рода *Saposhnikovia* [25]. Перспективными направлениями являются разработка способов выращивания *in vitro* и получения “бородатых корней” [26]. Наибольшее внимание исследователей уделяется фитохимическому составу сырья корней, но в условиях интродукции у растений продолжительность жизни сокращается, и, соответственно, масса корней оказывается незначительной, в то же время для многих интродуцентов характерно успешное развитие генеративной сферы. Поэтому изучение семенного размножения *S. divaricata* особенно важно для разработки методики выращивания данного вида в промышленных масштабах. Культивирование *S. divaricata* позволит получать сырье не только из корней, но и из семян. Кроме этого, интродукционные популяции являются материалом для восстановления природных популяций.

S. divaricata — полурозеточный многолетник, монокарпик. Разветвленный удлиненный побег представляет собой синфлоресценцию — метелку из двойных (сложных) зонтиков, флоральная

единица — двойной зонтик [24]. Диаметр синфлоресценции достигает 124 см. На генеративном побеге располагается до 40 побегов 2-го порядка, свыше 258 побегов 3-го порядка, до 400 побегов 4-го порядка, возможно формирование побегов 5-го порядка. Такое ветвление синфлоресценции обуславливает неравномерное созревание плодов и, возможно, приводит к гетерокарпии. Ранее нами установлено морфологическое различие мерикарпиев по поверхности экзокарпа [27]. Однако фактор, определяющий такое различие, не был выявлен.

Цель данного исследования — изучение особенностей семенного размножения *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. на основе решения следующих задач: провести сравнительный анализ семенной продуктивности двойных зонтиков в зависимости от их положения на генеративном побеге у особей природных местообитаний и в условиях культуры; изучить прорастание семян (мерикарпиев) из плодов разного положения на генеративном побеге.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Saposhnikovia divaricata — представитель сем. Apiaceae, относится к подсемейству Apioideae (Drude) Thorne ex Royen и трибе Selineae [28]. *Saposhnikovia* Schischk. является монотипным родом. Вид относится к восточно-азиатской хорологической и горностепной поясно-зональной группам [29]. Встречается в Монголии, Китае, на Корейском полуострове. В России произрастает в юго-западной части Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края, Амурская обл.) и на юге Восточной Сибири (Республика Бурятия, Забайкальский край). Растет в луговых каменистых степях, на склонах и шлейфах сопок, на террасах, в зарослях степных кустарников, иногда на залежах и по обочинам дорог [30].

Ранее, на основе проведенной нами оценки первичной интродукции, *S. divaricata* определен как среднеперспективный вид для интродукции в лесостепной зоне Сибири [24]. Изначально семенной материал для интродукции был собран в 2016, 2017 и в 2019 гг. в окрестностях горы Спящий Лев в Тарбагатайском р-не Республики Бурятия (51°32' с.ш. 107°21' в.д.). Район сбора материала относится к Селенгинскому среднегорью Западного Забайкалья. Основное отличие климатических условий природного местообитания от условий центра интродукции состоит в наличии большего количества осадков (табл. 1). В связи с этим гидротермический коэффициент Селянинова, который важен для роста и развития растений, является более высоким в районе интродукции.

Исследования проводили в 2016–2022 гг. на коллекционном участке “Редкие и исчезающие

Таблица 1. Сравнительная характеристика условий произрастания *Saposhnikovia divaricata* в природных сообществах и при интродукции
Table 1. Comparative characteristics of *Saposhnikovia divaricata* growing conditions in natural communities and under introduction

Признак Trait	Интродукционный центр Introduction center	Природные местообитания Natural habitats
Высота над уровнем моря, м Height above sea level, m	100–140	520–580
Природная зона Natural zone	Лесостепная Forest-steppe	
Климат Climate	Континентальный, умеренно холодный с недостаточным увлажнением Continental, moderately cold with insufficient moisture	Резко континентальный, холодный, с недостаточным увлажнением Harsh continental, cold, with insufficient moisture
Зима Winter	Холодная и продолжительная, средняя температура января –15 ... –25 °С Cold and lasting, the average temperature in January –15 ... –25 °С	Умеренно суровая, малоснежная, средняя температура января –22 ... –28 °С Moderately severe, with little snow, average temperature in January –22 ... –28 °С
Лето Summer	Короткое и жаркое, с годовым максимумом осадков в июле–августе, средняя температура июля +16.9–22.5 °С Short and hot, with an annual maximum of precipitation in July–August, the average temperature in July +16.9–22.5 °С	Короткое и жаркое, с годовым максимумом осадков в июле–августе, средняя температура июля +16–20 °С Short and hot, with an annual maximum of precipitation in July–August, the average temperature in July +16–20 °С
Весна–осень Spring–Autumn	Короткие, с неустойчивой погодой, а также сильной ее изменчивостью по годам Short, unstable weather, with strong year-to-year variations	
Начало/продолжительность вегетационного/безморозного периода, дни The beginning/duration of the growing season/frost-free season, days	Конец апреля/155/117 End of April/155/117	Начало мая/110/111 Early May/110/111
Среднее количество осадков, мм Average precipitation, mm	397–457	200–350
ГТК НТС	2.0	1.0

Примечание. ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова. Данные по В.М. Жукову [31], Справочникам по климату СССР [32, 33], А.П. Киселевой, Ю.М. Днепровскому [34].
 Note. НТС – Selyaninov's hydrothermal coefficient. Data on V.M. Zhukov [31], Handbooks of the climate of the USSR. [32, 33], A.P. Kiseleva, Yu.M. Dneprovsky [34].

виды растений Сибири” Центрального сибирского ботанического сада – ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Семенную продуктивность и биологию прорастания семян изучали в 2021–2023 гг. у растений-интродуцентов второго поколения (генеративные растения, выращенные из семян, полученных в культуре) и растений из природных местообитаний. Определение семенной продуктивности у изучаемого вида требует особых подходов в связи

с сильной разветвленностью синфлоресценции. В работе принимается единая терминология и система обозначения для зонтиков в пределах синфлоресценции у представителей семейства *Ariaceae* [35, 36]: простой зонтик, двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков, терминальный зонтик. При определении семенной продуктивности мы используем методику И.В. Вайнагий [37] с уточнением для зонтичных [36, 38, 39]. Во всех

работах рекомендуется проводить определение семенной продуктивности на растениях, в период молочно-восковой спелости семян, до полного созревания и осыпания. На коллекционном участке представлено 8 генеративных растений, с которых собирали семена, как для исследований, так и для размножения. Для определения семенной продуктивности генеративные побеги срезали в стадии плодоношения. При осыпании плодов, показателем образования плода служило состояние карпофора. По классификации распространения плодов Е.Р. Левиной [40] *S. divaricata* можно отнести к баллистохорам, как многие виды из семейства *Apiaceae*. При диссеминации у *S. divaricata* происходит вильчатое расщепление карпофора с отделением мерикарпиев. Факторами, обеспечивающими диссеминацию и разброс мерикарпиев, являются ветер и прикосновение к растению. У цветков, не образовавших полноценные плоды, карпофор целостный и засыхающий. При увеличении порядка ветвления синфлоресценции уменьшается число простых зонтиков в двойном зонтике и увеличивается число двойных зонтиков без образования плодов. При подсчете плодов учитывали простые зонтики, на которых образовались по крайней мере единичные плоды. На каждой особи проводили подсчет всех зонтиков на ветвях разных порядков (терминальный зонтик соответствовал первому порядку). Плод *S. divaricata*, как у большинства видов *Apiaceae*, — сухой колонковый вислоплодник, распадающийся на 2 мерикарпия, в каждом по одному семени. Поэтому, условно, далее их называем семенами, вслед за рядом исследователей [36, 38]. Мы определяли процент семенификации плода по числу полноценных мерикарпиев — 50 или 100%, процент плодообразования в простом зонтике двойного зонтика вычисляли как отношение образовавшихся плодов к числу цветков. Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) простого зонтика соответствует удвоенному числу цветков, т.к. число семязачатков (два) в цветке детерминировано. Реальная семенная продуктивность (РСП) простого зонтика соответствует произведению числа цветков, процента плодообразования/100 и процента семенификации/100. ПСП двойного зонтика вычислялась как усредненное значение: произведение среднего арифметического ПСП простого зонтика и среднего значения числа простых зонтиков в двойном зонтике. РСП двойного зонтика вычисляли аналогично. ПСП и РСП двойных зонтиков на определенном порядке побега (2, 3, 4) определяли как произведение соответствующих показателей на число двойных зонтиков на ветвях этого порядка. ПСП и РСП особи является суммой соответствующих величин по каждому порядку.

Плоды собирали в 2020 г. из природных популяций и от растений, выращенных в культуре, с

учетом их положения в соцветии. Семенная кожурка *S. divaricata* очень тонкая [27], поэтому хранили и проращивали мерикарпии. Мерикарпии помещали в чашки Петри с комбинированным ложем (кварцевый песок и бумажный фильтр) в 4-кратной повторности каждого варианта: происхождение плодов — природа или интродукция; порядок побега на котором расположен двойной зонтик (2-ий, 3-ий, 4-ий, 5-ый). Опыт длился в течение 60 дней при температуре +23–25 °С, прекращался, когда отсутствовало прорастание семян в течение 7 дней. Так как прорастают непосредственно семена, в результатах и обсуждении используем это понятие.

По результатам опыта были получены следующие данные: длительность периода от начала опыта до прорастания семян, продолжительность периода прорастания, всхожесть семян (%), энергия прорастания (%), интенсивность энергии прорастания (%). Энергия прорастания — процент семян, проросших в первые семь дней от начала прорастания, интенсивность энергии прорастания определяли как отношение энергии прорастания к всхожести. Результаты опыта представляли согласно рекомендациям Т.В. Елисафенко [41].

Результаты обрабатывали методами математической статистики. Определяли среднее арифметическое значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (V). Различия средних оценивали по критерию Стьюдента при 95%-ном уровне вероятности [42]. Перед проведением статистического анализа данные тестировали на нормальность распределения по критерию Колмогорова—Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семенная продуктивность. Литературные данные по семенной продуктивности *Saposhnikovia divaricata* в природных условиях нами не обнаружены. Получены предварительные результаты по семенной продуктивности в природных популяциях, которые установили высокую вариабельность степени разветвления синфлоресценции (до 3–6-го порядка). При этом наблюдали зрелые семена на побегах 5-го и 6-го порядков. Больше всего двойных зонтиков формируется на побегах 4-го порядка — до 76 на особи. Семена двойных зонтиков на побегах 4-го порядка составляют 45% РСП особи, 3-го порядка — 30%, 2-го порядка — 15%. Величина РСП особи сильно варьировала — от 411 до 4148 семян из-за различной степени разветвления синфлоресценции.

Интродукционный эксперимент позволяет получить более полное представление о репродуктивной способности вида. На территории ЦСБС *S. divaricata* является малолетним полурозеточным монокарпиком с неветвистым каудек-



Рис. 1. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (ЦСБС, г. Новосибирск). 1 – общий вид; 2 – флоральная единица, двойной зонтик; 3 – синфлоресценция. Фото. Т.В. Елисафенко.

Fig. 1. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (CSBG, Novosibirsk). 1 – general view; 2 – floral unit, double umbrella; 3 – synflorescence architecture. Photo. T.V. Elisafenko.

сом и стержневым корнем, образующим боковые корни. Высота растений в культуре до 90 см (в среднем 76 ± 4 см), в природном местообитании 56 ± 3 см (показатели имеют достоверное различие). Продолжительность жизни особи – 2–4 года. В прегенеративном периоде особи розеточные, они уходят под снег с зелеными листьями. В генеративном периоде кроме главного побега (1 порядка) с терминальным простым (редко сложным) зонтиком формируются побеги 2-го порядка, образующиеся из пазушных почек розеточных листьев, заложенных в предыдущий год. Побеги второго порядка годового прироста текущего года начинают образовываться в пазухе третьего стеблевого листа главного побега. Разветвленный удлиненный генеративный побег представляет собой синфлоресценцию – метелку из сложных зонтиков 70–124 см диаметром. Ветвление соцветия происходит до 4–5 порядка (рис. 1).

Развитие побегов, цветение и плодоношение растянуто. В сентябре–октябре, в конце плодоношения, скелетные оси побега и корня в почве полностью разрушаются, и особь отмирает. Базальные побеги 2-го порядка, формирующиеся из почек возобновления прошлогоднего годового прироста, в числе 2–4, развиваются почти одновременно с побегами 2-го порядка нового годового прироста из 3–4-го узла. Развитие побегов происходит, в целом акропетально. Исключение составляют побеги 2-го порядка в 1-ом и 2-ом узлах годового прироста, они развиваются одновременно с побегами 3-го, развивающимися на побегах 2-го порядка, выходящих из 3-го и 4-го узлов годового прироста. Число метамеров главного побега – 10–11, побеги 2-го порядка, формирующиеся в базальной части главного побега,

имеют до 6–8 метамеров, а в верхней части главного побега – 2–3 метамера. У побегов 3–4-го порядка формируется 1–2 метамера. Часто наблюдается образование псевдомутовки в синфлоресценции со сближением междоузлий на главном побеге. Подобное явление очень редко происходит на побегах 2-го порядка. Побеги 2-го порядка, входящие в состав псевдомутовки главного побега, развиваются почти одновременно. Двойные зонтики многочисленны, щитковидные, без оберток. Простые зонтики 2–4 см диаметром с оберточками, венчик состоит из 5 белых лепестков, стилодии длинные, рыльца короткоконические. Начало фазы бутонизации наблюдается в конце мая, фаза цветения – через месяц после начала бутонизации (конец июня) с продолжительностью около месяца (до 20 июля). Семена созревают в третьей декаде августа у терминального зонтика, массовое созревание семян происходило в сентябре.

Терминальный зонтик чаще простой с небольшим числом плодов. Его цветки раскрываются самыми первыми, семена осыпаются также первыми. По данным наших исследований, почти все цветки терминального главного зонтика завязывают плоды. У двойных зонтиков на побегах 2–4-го порядка простые зонтики состоят, в среднем, из 9 цветков (табл. 2, рис. 2). Число плодов в простых зонтиках – 6–7. Зонтики на побегах 2-го и 3-го порядка по величине этого показателя не имеют достоверных различий, простые зонтики на побегах 4-го порядка имеют достоверно более низкое среднее число плодов. Двойные зонтики на побегах 5-го порядка формируются, но обычно не успевают развиваться в течение вегетационного сезона до цветения и плодоношения.

Таблица 2. Семенная продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Центральный сибирский ботанический сад, г. Новосибирск)**Table 2.** Seed productivity of *Saposhnikovia divaricata* (Central Siberian Botanical Garden, Novosibirsk)

Признак Trait		Порядок побега с двойным зонтиком The order of the branch with the double umbel			
		1	2	3	4
Число Number of	Двойных зонтиков Double umbels	0–1	12.5 ± 0.5 ¹	31 ± 20	25 ± 11
	Простых зонтиков в двойном зонтике Simple umbels per double umbel	1	8.00 ± 0.18	8.91 ± 0.16	7.41 ± 0.21
	Цветков в простом зонтике Flowers per simple umbel	5.3 ± 2.0	8.50 ± 0.43	9.05 ± 0.29	8.64 ± 0.26
	Плодов в простом зонтике Fruits per simple umbel	5.0 ± 2.3	7.33 ± 0.33	7.46 ± 0.34	6.14 ± 0.23
	Семян в плоде Seeds per fruit	2	1.71 ± 0.18	1.62 ± 0.03	1.44 ± 0.03
Процент Percent of	Семеновитания плода Seed set	100	86 ± 9	80.99 ± 1.5	72.2 ± 1.5
	Плодообразования простого зонтика в двойном зонтике Fruit set in simple umbel per double umbel	100	87 ± 4	83.0 ± 2.5	72.2 ± 2.4
ПСП простого зонтика в двойном зонтике, шт. PSP of simple umbel in double umbel		11 ± 4	17.00 ± 0.86	18.11 ± 0.58	17.27 ± 0.52

Примечание. ¹ $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение, m – его ошибка.

ПСП – потенциальная семенная продуктивность.

Note. ¹ $M \pm m$, M – arithmetic mean, m – error, PSP – the potential seed production.

Величины ПСП и РСП двойного зонтика зависят от числа простых зонтиков, которое варьирует от 4–9 (в среднем 7.41 ± 0.21) на побегах 4-го порядка, до 7–12 (в среднем 8.91 ± 0.16) на побегах 3-го порядка, на побегах 2-го – порядка промежуточные значения 7–9 (в среднем 8.0 ± 0.18). Показатели ПСП и РСП определяются числом двойных зонтиков у особи в целом. Максимальное число двойных зонтиков (31 ± 20) формируется на побегах 3-го порядка. Выявлен высокий коэффициент вариации этого признака. Более 50% РСП составляют семена двойных зонтиков на побегах 3-го порядка, доля семян, формирующихся на побегах 2-го и 4-го порядка, составляет 21 и 26% соответственно. РСП особи в условиях интродукции – более 6000 семян, процент семеновитания – 65%.

В природных ценопопуляциях наблюдается формирование зрелых семян на зонтиках побегов 5–6-го порядка и большая вариабельность степени разветвления синфлоресценции: до 3-го, 4-го, 5-го и 6-го порядка. Вероятно, это связано с более ранним сходом снега и большей продолжительностью вегетационного периода, чем в районе интродукции. В условиях культуры разветвление синфлоресценции может происходить до 5-го порядка, но при этом семена на этих побегах образу-

ются редко. В верхней части главного побега на зонтиках побегов 4-го порядка семена также не образуются. Число двойных зонтиков имеет высокую степень варьирования, как в природе, так и в культуре. Семена двойных зонтиков на побегах 3-го и 4-го порядка составляют 75% РСП в обоих случаях (в природе и культуре). Вклад в РСП семян, формирующихся на побегах 1-го, 5-го и 6-го порядка незначителен.

Наши наблюдения в течение 2016–2023 гг. подтверждают монокарпичность *S. divaricata*, отмеченную М.Г. Пименовым и Т.А. Остроумовой [35]. А.Н. Цицилин в условиях ботанического сада ВИЛАР отметил растения как монокарпики (40% особей), так и олигокарпики, последние цвели 2 года подряд [21]. Возможно, у *S. divaricata* наблюдается межпопуляционная изменчивость относительно данного признака, или олигокарпичность появилась в результате длительного культивирования вида, т. к. в последнем случае семена были получены из Цицилинского аграрно-университета (г. Чанчунь, Китай). Нами установлено, что после плодonoшения корневая система полностью отмирает в сентябре–октябре, т.е. постгенеративный период отсутствует. Обнаружены единичные растения самосева в течение периода исследования. В то же время по личному

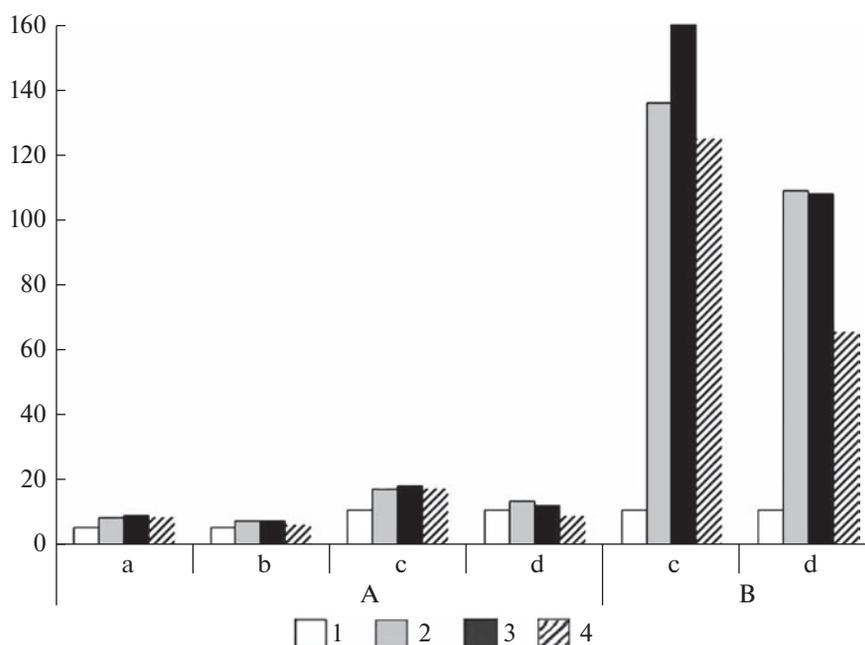


Рис. 2. Семенная продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (ЦСБС, г. Новосибирск). По горизонтали: А – простой зонтик, В – двойной зонтик, а – цветки, б – плоды, с – потенциальная семенная продуктивность, d – реальная семенная продуктивность. По вертикали: число, шт. 1–4 – порядок побега с двойным зонтиком.

Fig. 2. Seed production of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (CSBG, Novosibirsk). X-axis: А – simple umbel, В – double umbel, а – flowers, б – fruits, с – the potential seed production, d – the real seed production. Y-axis: number, pcs. 1–4 – the order of a branch with double umbel.

сообщению С.В. Смирнова (Южно-сибирский ботанический сад) при интродукции *S. divaricata* (семена из г. Чанчунь, Китай) наблюдается значительное количество самосева и также отмечены олигокарпики.

Семенная продуктивность у разных видов зонтичных сильно различается [36, 38]. Это может быть связано с тем, что разные авторы используют разные методы исследования, при которых не учитывают половой полиморфизм цветков. Так, детальное исследование *Chaerophyllum aromaticum* L. установило уменьшение семенной продуктивности двойного зонтика и повышение доли тычиночных цветков с увеличением порядка побега [39]. Формирование разветвленных соцветий у зонтичных связывают с антропогенными адаптациями, выражающимися как в половом полиморфизме цветков, так и разновременности прохождения процессов мега- и микроспорогенеза, формирования зародышевых мешков и пыльцевых зерен [43].

Семенная продуктивность является следствием возможных вариантов репродуктивных стратегий. Полученные нами данные первоначального изучения семенного размножения *S. divaricata* установили образование сходного числа плодов (6–7) в простых зонтиках на побегах разного по-

рядка. Затруднение в точном определении семенной продуктивности связано с длительным развитием системы генеративных побегов, разновременным цветением на боковых побегах разных порядков и, соответственно, разновременным созреванием плодов. Это можно рассматривать как адаптацию к возможному неблагоприятному периоду для опыления, оплодотворения, созревания семян. В течение длительных фенофаз цветения и плодоношения (2–3 месяца) повышается вероятность появления благоприятного периода и, соответственно, формирования качественных семян.

В нашем исследовании максимальный вклад в семенную продуктивность составляют семена двойных зонтиков на побегах 3-го и 4-го порядков. Вероятно, сбор сырья (семян) с целью получения биологически активных веществ необходимо проводить при созревании семян на побегах соответствующих порядков. В этот период семена зонтиков на побегах 1-го и 2-го порядка уже осыпаются, а на побегах 5–6-го будут незрелыми, но их вклад в семенную продуктивность составляет менее 25%. Нами установлена значительная РСП *S. divaricata*, причем процент семенификации имеет средние показатели 65%, а процент плодобразования выше 75%. Эти параметры можно частично сравнить с величинами, полученными в ВИЛАР. Так, А.Н. Цицилин [21] отмечает нали-

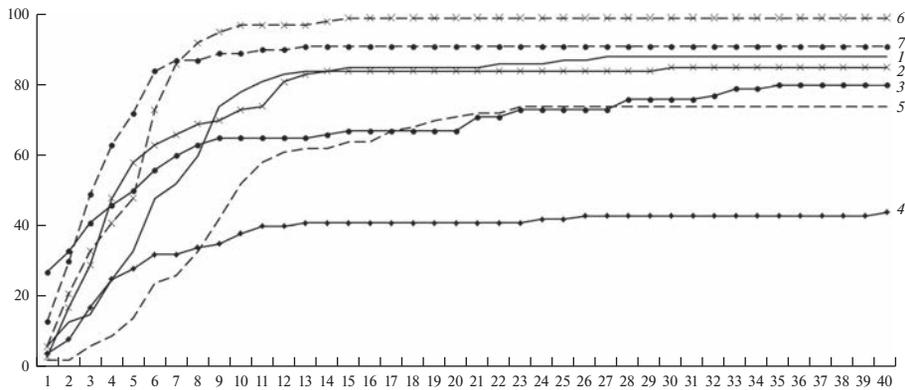


Рис. 3. Динамика прорастания семян *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk.

По горизонтали — дни; по вертикали — %. Порядок побега с двойным зонтиком: семена из культуры, 1 — 2-ый, 2 — 3-ий, 3 — 4-ый, 4 — 5-ый; семена из природы, 5 — 2-ый, 6 — 3-ий, 7 — 4-ый.

Fig. 3. Dynamics of germination of *Saposhnikovia divaricata* seeds (Turcz. ex Ledeb.) Schischk.

X-axis — days; y-axis — %. The order of a branch with double umbel: seeds from the cultivated plants, 1 — 2nd, 2 — 3rd, 3 — 4th, 4 — 5th; seeds from nature, 5 — 2nd, 6 — 3rd, 7 — 4th.

чие 10–50% вызревших плодов (процент плодобразования в нашем понимании) и урожай семян, составляющий 5.6 г/особь. Ранее нами была отмечена масса 1000 семян интродуцентов — 1.8–5.7 г [27], что предполагает более 11 г семян на особь.

Несмотря на значительные различия климатических условий природного местообитания и интродукционного центра, семенная продуктивность *S. divaricata* в условиях культуры высокая и значительно превышает показатели у растений из природных условий. Сравнительный анализ с ранее опубликованными данными по первичной интродукции и результатами изучения семенной продуктивности у интродуцентов, выращенных из семян, собранных в природе, показал снижение показателей ПСП и РСП у интродуцентов второго поколения. Вероятно, погодные условия и происхождение семян оказывают влияние на показатели семенной продуктивности. Однако процент семенификации оказался выше в 2022 г.

Биология прорастания семян. Семенное размножение *Saposhnikovia divaricata* в настоящее время остается основным способом размножения этого вида в культуре, хотя интенсивно разрабатываются методики размножения биотехнологическими методами [44].

Для видов семейства Ариáceае характерна гетерокарпия, которая может проявляться как на уровне зонтиков на побегах разного порядка в соцветии, так и на уровне флоральной единицы и даже плода [35, 45]. Так, С.Н. Опарина [45] установила гетеромерикарпию для *Falcaria vulgaris* Bernh., которая проявлялась как на морфологическом уровне, так и в биологии прорастания семян. Нами выявлена изменчивость по показателям прорастания семян из зонтиков на побегах разных порядков у *S. divaricata*.

Семена *S. divaricata* имеют неглубокий покой. В лабораторных условиях они начинали прорастать в течение 6–10 дней. Период прорастания составил, в среднем, 30 дней. В течение недели у интродуцентов проросло около 50% семян с двойных зонтиков побегов 2–3-го порядка и более 50% семян двойных зонтиков побегов 3–4-го порядка у растений из природных местообитаний (табл. 3, рис. 3). Всхожесть семян интродуцентов с увеличением порядка побега, на котором они сформировались, уменьшалась: 72.75, 72.25, 51.75 и 42% на побегах 2-го, 3-го, 4-го и 5-го порядков соответственно. У растений природных популяций показатели были более стабильными и высокими: 66.50, 94.25 и 92.75% (табл. 3). В целом качество семян у интродуцентов и у растений из природных местообитаний по показателям прорастания сопоставимы. Во всех вариантах опыта интенсивность энергии прорастания составила более 50%. На основе полученных данных можно рекомендовать проводить основной сбор семян (срезая побег) с целью дальнейшего размножения при созревании семян зонтиков на побегах 2–3-го порядка у интродуцентов и 3–4-го порядка у растений из природных популяций.

Полученные нами результаты по прорастанию семян не совпадают с литературными данными, что, возможно, связано с происхождением семенного материала. Ряд исследователей отмечает низкую всхожесть семян (менее 50%) и предлагает различные приемы (скарификация мерикарпиев, тепловая стратификация, холодная стратификация), которые увеличивают всхожесть до 54–75% [5, 46–48]. Нами установлена всхожесть до 100% (двойной зонтик побега 3-го порядка растений природной популяции) при одноэтапном проращивании. Разные результаты лабораторной всхожести представлены К.А. Зубовой

Таблица 3. Характеристика прорастания мерикарпиев (семян) *Saposhnikovia divaricata*
Table 3. Characteristics of *Saposhnikovia divaricata* mericarps (seeds) germination

Признак Trait	Параметр Parameter	Период, дни Period, days		Всхожесть, % Germination, %	Энергия прорастания, % Germination energy, %	Интенсивность энергии прорастания, % Rate of energy germination, %	
		до прорастания prior to germination	прорастания germination				
Порядок побега с двойным зонтиком The order of the branch with double umbel	2И	$M \pm m$	7.00 ± 0.58	35 ± 4	73 ± 6	51 ± 8	69 ± 8
		$V, \%$	17	26	17	30	23
		<i>lim</i>	6–8	27–44	60–88	34–70	57–92
	3И	$M \pm m$	5.8 ± 1.0	35 ± 4	72 ± 6	46 ± 14	61 ± 17
		$V, \%$	35	20	15	59	55
		<i>lim</i>	3–8	28–44	58–85	6–66	10–81
	4И	$M \pm m$	7.8 ± 1.0	41 ± 3	52 ± 10	29 ± 11	53 ± 10
		$V, \%$	26	16	40	73	36
		<i>lim</i>	6–10	35–49	30–80	15–60	29–75
	5И	$M \pm m$	8.50 ± 0.87	36.5 ± 2.7	42 ± 4	22 ± 5	51 ± 8
		$V, \%$	20	15	18	41	31
		<i>lim</i>	6–10	29–41	35–51	12–32	32–71
	2П	$M \pm m$	9.25 ± 0.63	32 ± 4	67 ± 4	28 ± 6	44 ± 14
		$V, \%$	14	24	13	46	62
		<i>lim</i>	8–11	23–39	54–74	15–45	22–83
	3П	$M \pm m$	8.0 ± 1.0	15.5 ± 2.9	94 ± 3	67 ± 12	71 ± 13
		$V, \%$	25.0	37.1	7	36	37
		<i>lim</i>	7–11	9–23	87–100	32–86	32–87
	4П	$M \pm m$	9.25 ± 0.75	28 ± 10	92.8 ± 2.1	75 ± 7	81 ± 8
		$V, \%$	16.22	72	4.5	20	21
		<i>lim</i>	8–11	9–50	87–97	53–87	56–94

Примечание. “И” – семена интродуцентов, “П” – семена из природной популяции; M – среднее арифметическое значение, m – его ошибка, V – коэффициент вариации, *lim* – диапазон значений.
 Note. “И” – seeds from the introduced plants, “П” – seeds from a natural population, M – arithmetic mean, m – its error, V – coefficient of variation, *lim* – the range values.

[22, 23] при изучении прорастания семян, полученных из Южно-Сибирского ботанического сада (г. Барнаул). Так, в 2018 г. всхожесть составила 6%, в 2019 – 31%, в 2020 – 47%. Таким образом, затрудненное прорастание может быть связано с происхождением семян, сроком сбора, положением зонтиков на генеративном побеге.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые получены результаты по семенной продуктивности интродуцентов сапожниковия растопыренная *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Ariaceae). Отработана методика определения семенной продуктивности, что позволяет проводить мониторинг соответствующих показателей в природных популяциях и может служить одним из критериев их состояния, а также показателем адаптации растений в интродукционных центрах. В условиях культуры все расте-

ния являлись монокарпиками. Диаметр синфлоресценции достигает 124 см, на ней формируется, в среднем, около 70 двойных зонтиков. Реальная семенная продуктивность у интродуцентов 2-го поколения составила около 6000 семян на особь, что выше, чем у растений природных местообитаний. Семена имеют неглубокий покой, период до начала прорастания семян при температуре + 23–25 °C не превышает 10 дней. Интенсивность энергии прорастания составила более 50%. У интродуцентов наибольшая лабораторная всхожесть – 72–73% выявлена у семян с двойных зонтиков, формирующихся на побегах 2–3-го порядка. У растений природной популяции максимальный показатель всхожести (более 90%) наблюдается у семян с двойных зонтиков, формирующихся на побегах 3–4-го порядка. В ходе проведенного исследования установлен период сбора семян для получения семенного сырья и для размножения. Проводить сбор у интродуцентов необходимо при со-

зревании семян зонтиков, формирующихся на побегах 2–3-го порядка, у растений из природных популяций – на побегах 3–4-го порядка. Наличие в литературе противоречивых данных по жизненной форме, биологии прорастания семян определяет актуальность межпопуляционных исследований *Saposhnikovia divaricata* и дальнейшего детального изучения его репродуктивных способностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Владимиру Николаевичу Годину, доктору биологических наук, профессору Московского педагогического государственного университета за консультацию по репродуктивной биологии. Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 23-24-00445.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yang M., Wang C., Wang W., Xu J.P., Wang J., Zhang C.H., Li M. 2020. *Saposhnikovia divaricata* – An ethnopharmacological, phytochemical and pharmacological review. – Chin. J. Integr. Med. 26(11): 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11655-020-3091-x>
2. Urbagarova B.M., Shults E.E., Taraskin V.V., Radnaeva L.D., Petrova T.N., Rybalova T.V., Frolova T.S., Pokrovskii A.G., Ganbaatar J. 2020. Chromones and coumarins from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Growing in Buryatia and Mongolia and their cytotoxicity. – J. Ethnopharmacol. 261: 112517. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112517>
3. Sun J.B., Gao Y.G., Zang P., Yang H., Zhang L.X. 2013. Mineral Elements in Root of Wild *Saposhnikovia divaricata* and Its Rhizosphere Soil. – Biol. Trace Elem. Res. 153: 363–370. <https://doi.org/10.1007/s12011-013-9684-x>
4. Cui Z. 2014. The use of traditional Chinese medicinal materials for Fangfeng and the application of its cultivation and planting technology. – Heilongjiang Med. J. 27(4): 817–821. http://caod.oriprobe.com/articles/42538933/zhong_yao_cai_fang_feng_de_yong_tu_he_qi_zai_pei_z.htm
5. Ahn Y.S., An T.J., Hur M., Yun H.J., Park C.B. 2012. Study for the improvement of seed germination rate on *Angelica dahurica*, *Saposhnikovia divaricata* and *Bupleurum falcatum*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2012.05a: 25–26. <https://koreascience.kr/article/CFKO201232164230219.pdf>
6. Kim Y.G., Han S.H., Lee S.H., Kang Y.G., Ahn Y.S., Park C.B. 2010. The Study on Vegetative Propagation of *Saposhnikovia divaricata*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2010.10a: 173–174. <https://koreascience.kr/article/CFKO201032164227481.pdf>
7. Heuberger H., Bauer R., Friedl F., Heubl G., Hummelsberger J., Nögel R., Seidenberger P., Torres-Londoño. 2010. Cultivation and Breeding of Chinese Medicinal Plants in Germany. – Planta Med. 76(17): 1956–1962. PMID: <https://doi.org/10.1055/s-0030-125052821077027>
8. Ishizuka Y., Hayashi K., Moriya A. 1998. Studies on the Cultivation of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin (II) Seasonal Variation of Root Growth, Methanol Extract and Constituent Contents. – J. Nat. Med. 52(2): 151–155.
9. Morino C., Morita Y., Minami K., Nishidono Y., Nakashima Y., Ozawa R., Takabayashi J., Ono N., Kanaya S., Tamura T., Tezuka Y., Tanaka K. 2018. Oviposition inhibitor in umbelliferous medicinal plants for the common yellow swallowtail (*Papilio machaon*). – J. Nat. Med. 72(1): 161–165. <https://doi.org/10.1007/s11418-017-1124-3>
10. Nishihara M., Nukui K., Osumi Y., Shiota H. 2018. Quality evaluation of *Saposhnikovia* Radix (differences between wild-type and cultivated products). – J. Pharm. Soc. Jpn. 138(4): 571–579. PMID: <https://doi.org/10.1248/yakushi.17-0020829386422>
11. Fuchino H., Murase S., Hishida A., Kawahara N. 2021. Simultaneous UHPLC/MS quantitative analysis and comparison of *Saposhnikovia* radix constituents in cultivated, wild and commercial products. – J. Nat. Med. 75(3): 499–519. <https://doi.org/10.1007/s11418-021-01486-1>
12. Nishidono Y., Niwa K., Kitajima A., Watanabe S., Tezuka Y., Arita M., Takabayashi J., Tanaka K. 2021. α -Linolenic acid in *Papilio machaon* larvae regurgitant induces a defensive response in Apiaceae. – Phitochemistry. 188: 112796. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112796>
13. Xu Y.H., Huang Z.J., Liu S.L., Yang H., Wang C. 2016. A new *Saposhnikovia divaricata* cultivar “Guanfangfeng 1”. – Acta Hort. Sin. 43(6): 1221–1222. <https://www.ahs.ac.cn/EN/Y2016/V43/I6/1221>
14. Li L., Gui Y., Wang J., Zong X., Zhang H., Liu Ch. M. 2012. Identification of Chromones in the Seeds Extract of *Saposhnikovia divaricata* by Liquid Chromatography-Electrospray Ionization Mass Spectrometry. – Lat. Am. J. Pharm. 31(2): 336–339. http://www.latamjpharm.org/resumenes/31/2/LAJOP_31_2_2_7.pdf
15. Li L., Gui Y., Wang J., Zhang H., Zong X., Liu Ch. M. 2012. Preparative separation of hyperoside of seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by high performance counter-current chromatography. – J. Med. Plants Res. 6(5): 884–887. <https://doi.org/10.5897/JMPR11.1528>
16. Корсун О.В. 2018. Трансграничный спрос создает угрозу растениям даурских степей. – Степной Бюллетень. 51–52: 49–51. <http://savesteppe.org/ru/archives/13568>

17. Банщикова Е.А., Вахнина И.Л., Желибо Т.В. 2020. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в степях юго-восточного Забайкалья. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 19(1): 87–92.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2020018>
18. Макаров В.П., Солодухина М.А., Малых О.Ф., Михеева Н.Ю., Банщикова Е.А., Ларин В.С., Бронников В.В., Желибо Т.В. 2022. Содержание химических элементов в корнях *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae) в Забайкальском крае. — Раст. ресурсы. 58(4): 402–416.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=49937840>
19. Шишмарев В.М., Шишмарева Т.М., Асеева Т.А. 2018. Развитие лекарственного растениеводства на Байкальской природной территории. Улан-Удэ. 152 с.
20. Половинкина С.В. 2022. Морфологические особенности и продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в условиях Иркутского района. — В сб.: Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: материал. XI Междунар. научн.-практ. конф. труды конф. п. Молодежный. С. 67–74.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=49181280&selid=49181472>
21. Цицилин А.Н. 2022. Интродукция Сапожниковии растопыренной (*Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.) в ботаническом саду ВИЛАР. — В сб. Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия растений: материал. Всерос. науч. конф. Воронеж. С. 118–122.
<https://doi.org/10.17308/978-5-907283-86-2-2022-121-127>
22. Зубова К.А. 2020. Выращивание и использование лекарственных растений Южно-Сибирского ботанического сада. — В сб.: Молодые ученые в решении актуальных проблем науки: материал. X Междунар. научн.-практ. конф. Владикавказ. С. 69–71.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=45689421>
23. Зубова К.А. 2021. Природные ресурсы Южно-сибирского ботанического сада. — В сб.: Кадастр недвижимости и мониторинг природных ресурсов: научн. труды 6-ой Междун. научн.-техн. интернет-конференции. Тула. С. 142–144.
<http://kadastr.org/files/kadastr-2021.pdf>
24. Елисафенко Т.В., Королюк Е.А., Югрин П.Н., Урбагарова Б.М., Тараскин В.В. 2021. Результаты первичной интродукции *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. — Раст. мир Азиатской России. 14(4): 293–302.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20210404>
25. Yi S., Lu H., Wang W., Wang G., Xu T., Li M., Gu F., Chen C., Han B., Liu D. 2022. The Chloroplast Genome of Wild *Saposhnikovia divaricata*: Genomic Features, Comparative Analysis, and Phylogenetic Relationships. — Genes. 13(5): 931.
<https://doi.org/10.3390/genes13050931>
26. Chen X. 2007. Study on tissue culture of windbreak and its establishment of root system. Mishan.
<https://cdmd.cnki.com.cn/Article/CDMD-10223-2007214515.htm>
27. Yugrina P., Urbagarova B., Elisafenko T. 2021. Morphological features of fruits and seeds of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae). — In: Northern Asia Plant Diversity: Current Trends in Research and Conservation: BIO Web of Conferences. 38: 00141
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800141>
28. Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — Plant Divers. Evo. 128(1–2): 111–136.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
29. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. 1984. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск. 264 с.
30. Пименов М.Г. 1996. Семейство Apiaceae, или Umbelliferae. — В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 123–194.
31. Жуков В.М. 1960. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ. 188 с.
32. Справочник по климату СССР. 1968. Вып. 22. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. М. 279 с.
33. Справочник по климату СССР. 1969. Вып. 20. Томская, Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. М. 332 с.
34. Киселева А.П., Днепровский Ю.М. 1977. Характеристика метеорологических условий района интродукции (Новосибирск) в 1971–1975гг. — В сб.: Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск. С. 192–201.
35. Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 477 с.
36. Годин В.Н., Архипова Т.В. 2019. Семенная продуктивность *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) в Московской области. — Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 3: 5–15.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-3-1>
37. Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59(6): 826–831.
<http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3906>
38. Тюрина Е.В. 1984. К методике определения семенной продуктивности видов сем. Apiaceae. — Раст. ресурсы. 20(4): 572–577.

39. Годин В.Н., Архинова Т.А. 2022. Семенная продуктивность *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области. — Раст. мир Азиатской России. 15(1): 59–67.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20220104>
40. Левина Р. Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
41. Елисафенко Т.В. 2012. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabilis* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян. — Раст. мир Азиатской России. 10(2): 66–72.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=48198887>
42. Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М. 342 с.
43. Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
44. Sheng S.H., Chen H.M. 1990. Plant regeneration from protoplasts of suspension cells of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. — Acta Bot. Sin. 32(4): 268–273.
<https://www.jipb.net/EN/abstract/abstract26752.shtml>
45. Опарина С.Н. 2011. Сравнительно-морфологический и экологический анализ генеративной гетеродиаспории у *Falcaria vulgaris* Bernh. (Umbelliferae). — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 20(3): 129–137.
46. Zhou Y., Zhao M., Zhao Y. 2009. Seed dormancy mechanism for *Saposhnikovia divaricata*. — J. Northeast Forestry University. 37(3): 16–17.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-5382.2009.03.007>
47. Dou T., Wang Y., Zhang L., Zuo Q., Zhang X. 2010. Experimental study on promoting the germination of Fangfeng seeds in the alpine and semi-arid area of Bashang plateau. — Seed. 2: 66–68.
<https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2010.02.061>
48. Ступина Л.А., Чернецова Н.В. 2018. Всхожесть интродуцированных семян лекарственных растений в условиях умеренно засушливой степи Алтайского края. — В сб. Аграрная наука-сельскому хозяйству: материал. XIII междунар. исслед.-практ. конф. Барнаул. Т. 1. С. 424–425.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32702587&pff=1>

Features of Seed Reproduction of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae)

T. V. Elisafenko^{a, *}, P. N. Yugrina^a, B. M. Zhigmitcyrenova^{a, b}, M. V. Kazakov^{a, b}, V. V. Taraskin^b

^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk, Russian Federation

^bBaikal Institute of Nature Management Siberian branch of the Russian Academy of sciences,
Ulan-Ude, Republic of Buryatia, Russian Federation

*e-mail: tatvelisa@mail.ru

Abstract—*Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Apiaceae) is a useful medicinal plant, which contain a number of substances with a wide range of pharmacological activity; chromones, in particular, are found in the roots. For this reason, plants are heavily harvested from the wild, resulting in the population low density. *S. divaricata* is a taproot perennial monocarpic that reproduces by seeds only. The introduction of the species, the study of seed productivity and seed reproduction is a vital task for the development of industrial plant cultivation and the restoration of natural populations. The purpose of this work is to study seed production and biology of seed propagation. The generative shoot of *S. divaricata* is a synflorescence (a panicle of double umbels) with a floral unit being a double umbel. Plants from natural habitat and cultivated ones were studied. A comparative analysis of the seed production of double umbels, depending on their position on the rachis was carried out. The proportion of seed set (seed number/ovule number) and fruit set (fruit number/flower number) in a simple umbel, the potential and real seed productivity of a simple umbel, double umbel, and an individual plant were determined. Fruit of *S. divaricata* is a cremocarp consisting of two single-seeded mericarps. The seeds have a thin spermoderm, so they were stored and germinated with the pericarp. Seeds (mericarps) for germination were collected from natural populations and cultivated plants considering their position on the rachis, and stored for eight months under laboratory conditions (+23–25 °C). The results of the experiment included data on the duration of the period from the beginning of the experiment to the seed germination, the duration of the germination period (from the beginning of germination), laboratory germination of seeds (%), germination energy (%), rate of germination energy (%). All cultivated plants were monocarpic. The diameter of the synflorescence reaches 124 cm; on average, about 70 double umbels with fruits are formed on it. It was found that in introduced plants, seeds from the branches of the third order make up more than 50% of the real seed production, and from the second and fourth order branches – 21 and 26%, respectively. In natural populations, seeds from the fourth order branches account for 45% of the real seed production, of the third – 30%, of the 2nd – 15%. In the introduced plants, the real seed production of the second generation was about 6000 seeds per individual, which is higher than that of

plants in natural populations, where the seed set is 65%. The seeds exhibit non-deep dormancy, and the period before germination does not exceed 10 days. Seed germination is dynamic; more than 50% of the germinated seeds have sprouted within seven days. Laboratory germination was higher in the seeds from the natural population, than from the introduced plants. The highest laboratory germination in introduced plants was found in seeds from double umbels of the second or third order branches – 72–73%, and from the natural populations – in seeds from the shoots of the third or fourth order branches – more than 90%.

Keywords: *Saposhnikovia divaricata*, introduction, reproduction, seeds, seed production

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deepest gratitude to Vladimir Nikolaevich Godin, Doctor of Biology and Professor of the Moscow Pedagogical State University for his expert advice on reproductive biology. This research was funded by the Russian Science Foundation grant number 23-24-00445.

REFERENCES

1. Yang M., Wang C., Wang W., Xu J.P., Wang J., Zhang C.H., Li M. 2020. *Saposhnikovia divaricata* – An ethnopharmacological, phytochemical and pharmacological review. – Chin. J. Integr. Med. 26(11): 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11655-020-3091-x>
2. Urbagarova B.M., Shults E.E., Taraskin V.V., Radnaeva L.D., Petrova T.N., Rybalova T.V., Frolova T.S., Pokrovskii A.G., Ganbaatar J. 2020. Chromones and coumarins from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. growing in Buryatia and Mongolia and their cytotoxicity. – J. Ethnopharmacol. 261: 112517. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112517>
3. Sun J.B., Gao Y.G., Zang P., Yang H., Zhang L.X. 2013. Mineral elements in root of wild *Saposhnikovia divaricata* and its rhizosphere soil. – Biol. Trace Elem. Res. 153: 363–370. <https://doi.org/10.1007/s12011-013-9684-x>
4. Cui Z. 2014. The use of traditional Chinese medicinal plant fang feng and the application of its cultivation and planting technology. – Heilongjiang Med. J. 27(4): 817–821. http://caod.oriprobe.com/articles/42538933/zhong_yao_cai_fang_feng_de_yong_tu_he_qi_zai_pei_z.htm
5. Ahn Y.S., An T.J., Hur M., Yun H.J., Park C.B. 2012. Study for the improvement of seed germination rate on *Angelica dahurica*, *Saposhnikovia divaricata* and *Bupleurum falcatum*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2012.05a: 25–26. <https://koreascience.kr/article/CFKO201232164230219.pdf>
6. Kim Y.G., Han S.H., Lee S.H., Kang Y.G., Ahn Y.S., Park C.B. 2010. The study on vegetative propagation of *Saposhnikovia divaricata*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2010.10a: 173–174. <https://koreascience.kr/article/CFKO201032164227481.pdf>
7. Heuberger H., Bauer R., Friedl F., Heubl G., Hummelsberger J., Nögel R., Seidenberger P., Torres-Londoño. 2010. Cultivation and breeding of Chinese medicinal plants in Germany. – Planta Med. 76(17): 1956–1962. PMID: 21077027. <https://doi.org/10.1055/s-0030-1250528>
8. Ishizuka Y., Hayashi K., Moriya A. 1998. Studies on the cultivation of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin (II) seasonal variation of root growth, methanol extract and constituent contents. – J. Nat. Med. 52(2): 151–155.
9. Morino C., Morita Y., Minami K., Nishidono Y., Nakashima Y., Ozawa R., Takabayashi J., Ono N., Kanaya S., Tamura T., Tezuka Y., Tanaka K. 2018. Oviposition inhibitor in umbelliferous medicinal plants for the common yellow swallowtail (*Papilio machaon*). – J. Nat. Med. 72(1): 161–165. <https://doi.org/10.1007/s11418-017-1124-3>
10. Nishihara M., Nukui K., Osumi Y., Shiota H. 2018. Quality evaluation of *Saposhnikovia* Radix (differences between wild-type and cultivated products). – J. Pharm. Soc. Jpn. 138(4): 571–579. PMID: 29386422. <https://doi.org/10.1248/yakushi.17-00208>
11. Fuchino H., Murase S., Hishida A., Kawahara N. 2021. Simultaneous UHPLC/MS quantitative analysis and comparison of *Saposhnikovia* radix constituents in cultivated, wild and commercial products. – J. Nat. Med. 75(3): 499–519. <https://doi.org/10.1007/s11418-021-01486-1>
12. Nishidono Y., Niwa K., Kitajima A., Watanabe S., Tezuka Y., Arita M., Takabayashi J., Tanaka K. 2021. α -Linolenic acid in *Papilio machaon* larvae regurgitant induces a defensive response in Apiaceae. – Phytochemistry. 188: 112796. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112796>
13. Xu Y.H., Huang Z.J., Liu S.L., Yang H., Wang C. 2016. A new *Saposhnikovia divaricata* cultivar “Guanfangfeng 1”. – Acta Hort. Sin. 43(6): 1221–1222. <https://www.ahs.ac.cn/EN/Y2016/V43/I6/1221>
14. Li L., Gui Y., Wang J., Zong X., Zhang H., Liu Ch.M. 2012. Identification of chromones in the seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry. – Lat. Am. J. Pharm. 31(2): 336–339. http://www.latamjpharm.org/resumenes/31/2/LAJOP_31_2_2_7.pdf

15. Li L., Gui Y., Wang J., Zhang H., Zong X., Liu Ch. M. 2012. Preparative separation of hyperoside of seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by high performance counter-current chromatography. — J. Med. Plants Res. 6(5): 884–887. <https://doi.org/10.5897/JMPR11.1528>
16. Korsun O.V. 2018. [Transboundary demand poses a threat to the plants of the Daurian steppes]. — Steppe Bulletin. 51–52: 49–51. (In Russian). <http://savesteppe.org/ru/archives/13568>
17. Banshchikova E.A., Vakhnina I.L., Zhelibo T.V. 2020. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin in the steppes of South-Eastern Transbaikalia. — Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. 19(1): 87–92. (In Russian) <https://doi.org/10.14258/pbssm.2020018>
18. Makarov V.P., Solodukhina M. A., Malykh O.F., Mikheeva N.Yu., Banshchikova E.A., Larin V.S., Bronnikov V.V., Zhelibo T.V. 2022. Elemental content of roots of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae) in the Trans-Baikal Territory. — Rastitelnye resursy. 58(4): 402–416. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=49937840>
19. Shishmarev V.M., Shishmareva T.M., Aseeva T.A. 2018. [Evolution of medicinal plant growing in Baikal natural area]. Ulan-Ude. 152 p. (In Russian)
20. Polovinkina S.V. 2022. Morphological features and productivity of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the conditions of the Irkutsk Region. — In: [Climate, ecology, agriculture of Eurasia: Proc. of the XI Intern. Sci. and Pract. Conf.]. Molodezhny. P. 67–74. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=49181280&selid=49181472>
21. Tsitsilin A.N. 2022. The introduction of the *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the VILAR Botanical garden. — In: [Contemporary problems of introduction and conservation of plant biodiversity: Proc. of All-Russian. Sci. Conf.]. Voronezh. P. 118–122. (In Russian) <https://doi.org/10.17308/978-5-907283-86-2-2022-121-127>
22. Zubova K.A. 2020. Cultivation and use of medicinal plants of the South Siberian Botanical Garden. — In: [Young scientists in solving contemporary problems of science: Proc. of the X Int. Sci. and Pract. Conf.]. Vladikavkaz. P. 69–71. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=45689421>
23. Zubova K.A. 2021. [Natural resources of the South Siberian Botanical Garden]. — In: [The real estate cadastre and monitoring of natural resources: Proc. of the 6th Int. Scientific-and Tech. Internet Conf.]. Tula. P. 142–144. (In Russian) <http://kadastr.org/files/kadastr-2021.pdf>
24. Elisafenko T.V., Korolyuk E.A., Yugrina P.N., Urbagarova B.M., Taraskin V.V. 2021. Results of the primary introduction of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the Central siberian botanical garden SB RAS. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 14(4): 293–302. (In Russian) <https://doi.org/10.15372/RMAR20210404>
25. Yi S., Lu H., Wang W., Wang G., Xu T., Li M., Gu F., Chen C., Han B., Liu D. 2022. The chloroplast genome of wild *Saposhnikovia divaricata*: Genomic features, comparative analysis, and phylogenetic relationships. — Genes. 13(5): 931. <https://doi.org/10.3390/genes13050931>
26. Chen X. 2007. Study on tissue culture of windbreak and its establishment of root system. Mishan. <https://cdmd.cnki.com.cn/Article/CDMD-10223-2007214515.htm>
27. Yugrina P., Urbagarova B., Elisafenko T. 2021. Morphological features of fruits and seeds of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae). — In: Northern Asia Plant Diversity: Current Trends in Research and Conservation: BIO Web of Conferences. 38: 00141. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800141>
28. Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — Plant Divers. Evo. 128(1–2): 111–136. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
29. Malyshev L.I., Peshkova G.A. 1984. [Features and origin of the flora of Siberia (Cisbaikalia and Transbaikalia)]. Novosibirsk. 264 p. (In Russian)
30. Pimenov M.G. 1996. [Family Apiaceae, or Umbelliferae]. — In: [Flora of Siberia.] Vol. 10. Novosibirsk. P. 123–194. (In Russian)
31. Zhukov V.M. 1960. [Climate of the Buryat ASSR]. Ulan-Ude. 188 p. (In Russian)
32. [Handbook of the climate of the USSR. 1968. Iss. 22. Irkutsk Region and the western part of the Buryat ASSR. Part 4. Air humidity, atmospheric precipitation, snow cover]. Moscow. 279 p. (In Russian)
33. [Handbook of the climate of the USSR. 1969. Iss. 20. Tomsk, Novosibirsk, Kemerovo Regions and Altai Krai. Part 4. Air humidity, atmospheric precipitation and snow cover]. Moscow. 332 p. (In Russian)
34. Kiseleva A.P., Dneprovsky Yu.M. 1977. [Characteristics of meteorological conditions of the introduction area (Novosibirsk) in 1971–1975]. — In: [Ornamental plants and their introduction to Western Siberia.] Novosibirsk. P. 192–201. (In Russian)]
35. Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Umbelliferae of Russia. Moscow. 477 p. (In Russian)

36. Godin V.N., Arkhipova T.V. 2019. Seed production of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. – University proceedings. Volga region. Natural sciences. 3: 5–15.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-3-1> (In Russian)
37. Vaynagiy I.V. 1974. On the method of studying seed productivity of plants. – Botanicheskii Zhurnal. 59(6): 826–831. (In Russian)
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3906>
38. Tyurina E.V. 1984. To the method of determining the seed productivity of species of the family Apiaceae. – Rastitelnye resursy. 20(4): 572–577. (In Russian)
39. Godin V.N., Arkhipova T.A. 2022. Seed set of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. – Flora and Vegetation of Asian Russia. 15(1): 59–67.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20220104> (In Russian)
40. Levina R.E. 1987 [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 160 p.
41. Elisafenko T.V. 2012. Investigations of features of the latent period of plant by the example of section *Mirabilis* of the genus *Viola* (Violaceae). I. The seed production and the biology of seed germination. – Flora and Vegetation of Asian Russia. 10(2): 66–72. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=48198887>
42. Lakin G.F. 1973. [Biometriya]. Moscow. 342 p. (In Russian)
43. Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). – Botanicheskii Zhurnal. 102(1): 35–47. (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
44. Sheng S.H., Chen H.M. 1990. Plant regeneration from protoplasts of suspension cells of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. – Acta Bot. Sin. 32(4): 268–273.
<https://www.jipb.net/EN/abstract/abstract26752.shtml>
45. Oparina S.N. 2011. Comparative morphological and ecological analysis of the generative hederodiasporia have *Falcaria vulgaris* Bernh. (Umbelliferae). – [Samara Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii]. 20(3): 129–137. (In Russian)
46. Zhou Y., Zhao M., Zhao Y. 2009. Seed dormancy mechanism of *Saposhnikovia divaricata*. – J. Northeast Forestry University. 37(3): 16–17.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-5382.2009.03.007>
47. Dou T., Wang Y., Zhang L., Zuo Q., Zhang X. 2010. Experimental study on promoting the germination of Fangfeng seeds in the alpine and semi-arid area of Bashang plateau. – Seed. 2: 66–68.
<https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2010.02.061>
48. Stupina L.A., Chernetsova N.V. 2018. Germination of introduced seeds of medicinal plants in the moderately arid steppe of Altai Krai. – In: [Agrarian Science for Agriculture: Proc. of the XIII Int. Res. and Pract. Conf.], V. 1. Barnaul. P. 424–425. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32702587&pff=1>