

УДК 582.936.2

doi: 10.17223/19988591/38/3

**Т.Н. Катаева, А.С. Прокопьев**

*Национальный исследовательский Томский государственный университет,  
Сибирский ботанический сад, г. Томск, Россия*

### **Биологические особенности представителей рода *Gentiana* (Gentianaceae) в условиях интродукции на юге Томской области**

Приведены результаты исследования биологических особенностей девяти видов рода *Gentiana* L. в условиях интродукции в Сибирском ботаническом саду ТГУ. Все изученные виды отнесены к длительновегетирующим растениям с устойчивым ритмом сезонного развития. Большинству исследованных видов свойственны высокая фертильность и жизнеспособность пыльцы и высокие показатели семенной продуктивности. Скульптура поверхности семенной кожуры видоспецифична и может быть использована для диагностики видов по карпологическим признакам. Семена горечавок характеризуются затрудненным прорастанием, для повышения всхожести им необходима стратификация или обработка гибберелловой кислотой. По результатам комплексной оценки успешности интродукции изученные виды рода *Gentiana* могут быть рекомендованы для культивирования на юге Томской области.

**Ключевые слова:** *Gentiana*; фенология; репродуктивная биология; интродукционная оценка; Западная Сибирь.

#### **Введение**

*Gentiana* L. (горечавка) – один из наиболее крупных родов семейства Gentianaceae. В настоящее время род насчитывает 362 вида [1], распространенных главным образом в умеренных, арктических и альпийских местообитаниях Северного полушария, немногие виды распространены в южном полушарии [2]. Наибольшее разнообразие горечавок наблюдается в горных сообществах Центральной Азии (79 видов), где они играют заметную роль в сложении растительного покрова высокогорий [3]. Во «Флоре СССР» [2] отмечается 93 вида сборного рода *Gentiana* s.l., объем которого у разных авторов понимается неоднозначно. Современная тенденция систематики рода направлена на дробление его на более мелкие таксоны и постоянное уточнение их числа и границ. Для удобства номенклатуры мы сохраняем классическое понимание рода *Gentiana*, принятое во «Флоре СССР» [2].

Виды *Gentiana* являются ценными лекарственными растениями. Один из европейских видов этого рода – горечавка желтая (*G. lutea*) – используется в научной и народной медицине многих стран в качестве средства, возбуждающего аппетит и улучшающего пищеварение, а также обладающего желчегонным

действием [4]. Другие виды горечавок находят широкое применение в народной медицине Сибири, Тибета и Китая [5–7]. Фармакологическое исследование некоторых сибирских видов горечавок выявило их перспективность в качестве источника сырья для получения препаратов широкого терапевтического воздействия – желудочно-кишечного, противовоспалительного, ранозаживляющего, желчегонного, антигельминтного и противолихорадочного [8–10]. Они с успехом могут применяться как заменители горечавки желтой, природные запасы которой сильно истощены, а культура достаточно трудоемка [11]. Большинство видов *Gentiana* отличается высокими декоративными качествами. Среди горечавок, обитающих в высокогорьях, много реликтовых и эндемичных видов. Некоторые из них малочисленны, редки и очень ограничены в своем распространении. В связи с этим в большинстве стран горечавки взяты под защиту. Так, в Европе охраняются все горечавки альпийских высокогорий [12]. Ценнейший лекарственный вид Карпатских высокогорий – *G. lutea* – занесен в Красную книгу Украины [11], эксплуатация его природных ресурсов полностью запрещена. *G. lagodechiana* и *G. paradoxa* относятся к красивейшим дикорастущим растениям эндемичной флоры Кавказа и находятся под государственной охраной [13]. Как правило, такие виды охраняются на всей территории своего ареала. Охрана некоторых широко распространенных видов (*G. cruciata*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* и др.) осуществляется локально, на местном уровне.

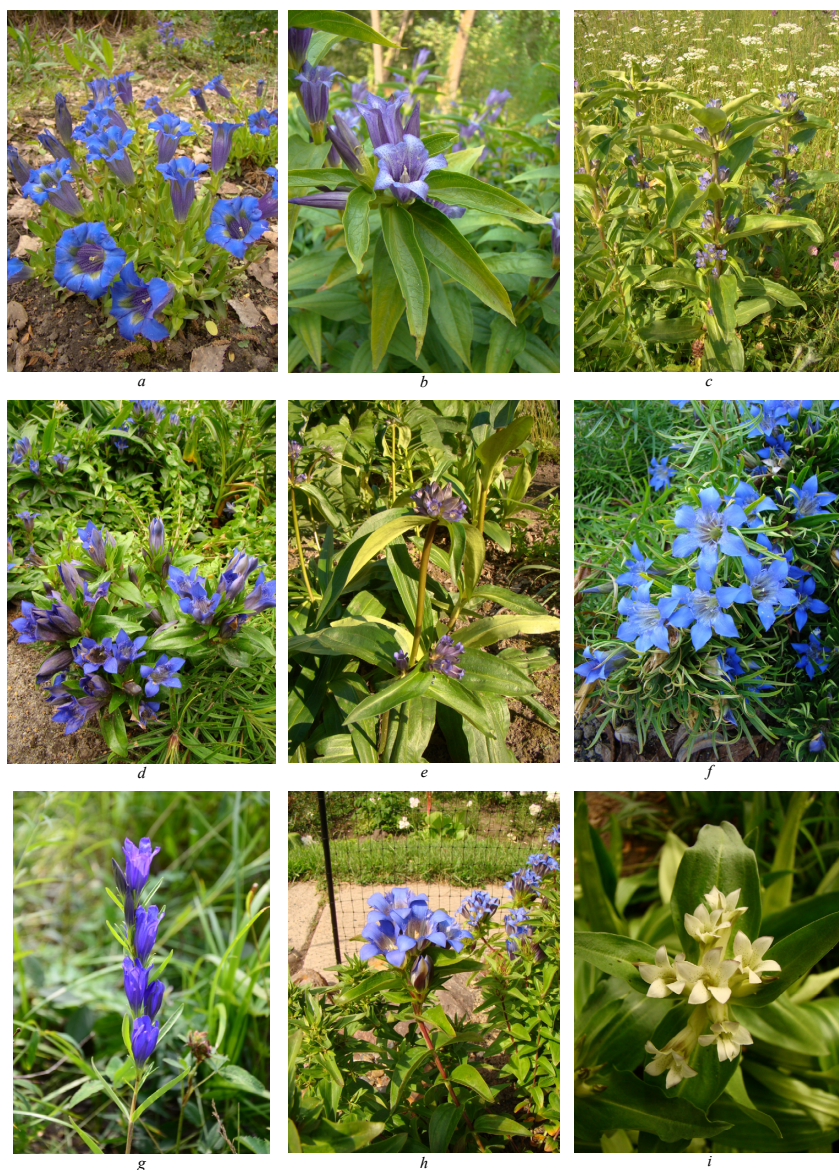
Изучение и выращивание горечавок в культуре позволяет создать генетический банк хозяйственно ценных и редких видов в связи с перспективами их практического использования и вопросами охраны.

Цель работы – изучение биологических особенностей девяти представителей рода *Gentiana* L. в культуре и оценка успешности их интродукции на юге Томской области.

### Материалы и методики исследования

В Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (СибБС ТГУ) на экспозиции лаборатории редких растений собрана коллекция представителей семейства Gentianaceae (горечавковых). В настоящее время коллекция насчитывает 15 видов: 1 вид рода *Centaurium*, 13 видов рода *Gentiana* и 1 вид рода *Swertia*. Виды рода *Gentiana* в общем числе представлены 30-ю образцами различного происхождения. Большая часть имеющихся образцов выращена из семян, полученных по дефектусному обмену с другими ботаническими садами и собранных в природе на территории Томской области, республик Алтай, Хакасия и Бурятия. Некоторые образцы привлечены путем переноса живых растений из природных популяций.

Наблюдения проведены с 2012 по 2016 г. за хорошо развитыми и проходящими полный цикл сезонного развития растениями девяти видов рода *Gentiana*: *G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. lagodechiana*, *G. macrophylla*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, *G. tibetica* (рис. 1).



**Рис. 1.** Виды рода *Gentiana* в интродукции: *a* – *G. acaulis*; *b* – *G. asclepiadea*; *c* – *G. cruciata*; *d* – *G. lagodechiana*; *e* – *G. macrophylla*; *f* – *G. paradoxa*; *g* – *G. pneumonanthe*; *h* – *G. septemfida*; *i* – *G. tibetica*.

Фото Т.Н. Катаева, А.С. Прокопьев

[Fig. 1. Species of *Gentiana* genus in introduction. Photos by TN Kataeva and AS Prokopyev]

Все исследуемые виды – травянистые многолетние растения, произрастающие в естественных условиях на территории Европы, Кавказа, Сибири и Восточной Азии. Латинские названия видов рода *Gentiana* приняты по «Флоре СССР» [2].

*G. acaulis* L. – горечавка бесстебельная. Среднеевропейский высокогорный вид [14]. Распространен в Средней Европе (Карпаты) и Западном Средиземноморье (Пиренеи). Растет на скалах и каменистых склонах (кальцефоб) в альпийском, реже субальпийском поясах [2, 15]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Швейцарии (г. Грюнинген).

*G. asclepiadea* L. – горечавка ластовневая. Монтанно-субальпийский вид с европейско-малоазиатским типом ареала [16]. Распространен в горах Южной Европы, Малой Азии, в Карпатах, на Кавказе [2]. Встречается в горно-лесных и луговых формациях от низменностей до субальпийского пояса. В СибБС выращивается с 2010 г. Привлечены образцы из Германии (г. Росток) и Главного ботанического сада РАН (Россия, г. Москва).

*G. cruciata* L. – горечавка крестовидная. Евро-западноазиатский лугово-степной вид [17]. Область распространения охватывает Европу, Средиземноморье, Малую и Среднюю Азию, Крым, Кавказ, Западную Сибирь. Растет на суходольных и остепненных лугах, в разреженных лесах, по окраинам колков. Предпочитает участки с неглубоким залеганием карбонатных пород [15, 18]. В СибБС выращивается с 2004 г. В коллекции имеются образцы из Бельгии, Франции (г. Париж), России (г. Челябинск) и природных местообитаний Томской области.

*G. lagodechiana* (Kusn.) Grossh. – горечавка лагодехская. Эндемик Восточного Кавказа. Распространен в нижнем и среднем горных поясах, растет на влажных скалах [19]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Главного ботанического сада РАН (Россия, г. Москва).

*G. macrophylla* Pall. – горечавка крупнолистная. Североазиатский лесостепной вид [20]. Распространен в Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России встречается в Монголии, Северном Китае [21]. На южной границе ареала достигает Восточного Казахстана (Джунгарский Алатау) [22]. Растет на лесных, реже степных лугах, в разреженных березовых и лиственничных лесах, в горах поднимается почти до верхней границы леса. В СибБС выращивается с 2006 г. В коллекции имеются образцы из Венгрии, Шотландии и природных местообитаний Томской области, Красноярского края и Республики Алтай.

*G. paradoxa* Albov – горечавка особенная. Эндемик Западного Кавказа и Закавказья. Типичный мезофильный петрофит, произрастает преимущественно в составе скально-лесных комплексов и известково-каменистых участков в поясе дубовых и дубово-грабовых лесов [23]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образцы получены из Германии (г. Мюнхен) и Швейцарии (г. Берн).

*G. pneumonanthe* L. – горечавка легочная, или обыкновенная. Евро-западноазиатский луговой вид [17]. Распространен на территории Европы, Средиземноморья, Кавказа, Западной и Средней Сибири (по югу). Растет на лугах, лесных полянах и опушках, в зарослях кустарников, разреженных лесах [15, 21]. В СибБС выращивается с 2011 г. Привлечены образцы из Швейцарии (г. Берн) и природных местообитаний Томской области.



*G. septemfida* Pall. – горечавка семираздельная. Кавказско-малоазийско-западносибирский монтанный вид [23]. Имеет два изолированных ареала: Кавказский, включающий Кавказ, северную часть Малой Азии и северо-запад Ирана; другой – Алтайский, охватывающий горные системы юга Западной, Средней Сибири и Восточного Казахстана [15, 21]. Вторую, среднеазиатско-южносибирскую расу некоторые авторы рассматривают как отдельный вид – *Gentiana fischeri* Smirn. (горечавка Фишера) [2, 3, 24, 25]. Встречается на лесных и пойменных лугах, в горах распространена по всему вертикальному профилю – от лесного до альпийского пояса, где растет в светлых лиственных лесах, субальпийских лугах и редколесьях [3, 21]. В СибБС выращивается с 2009 г. В коллекции имеются образцы из Литвы и природных местообитаний Республики Алтай.

*G. tibetica* King. – горечавка тибетская. Восточноазиатский вид. Распространен в Юго-Западном Китае и Восточных Гималаях. Произрастает на открытых склонах среди кустарников на высоте 2 100–4 200 м [3]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Ботанического сада МГУ (Россия, г. Москва).

Исследуемые образцы видов рода *Gentiana* представлены в табл. 1.

При изучении ритмов сезонного развития горечавок опирались на методику фенологических наблюдений И.Н. Бейдеман [26] и И.В. Борисовой [27]. Характеристика ритмов цветения приведена в соответствии с классификацией, разработанной В.Н. Голубевым [28].

Фертильность пыльцы определяли гистохимической реакцией на краситель ацетоорсеин. Фертильная пыльца окрашивалась в карминово-красный цвет, стерильная пыльца оставалась неокрашенной [29]. Исследование прорастания пыльцевых зерен проводили по методике Д.А. Транковского [29]. Основу питательной среды составляет 1%-ный раствор агар-агара с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30%). Опытным путем установлено, что концентрация сахарозы 15%-ной является оптимальной для прорастания пыльцы горечавок. В качестве дополнительных компонентов среды использовались минеральные соли по методике Брюбакера–Квака в следующих концентрациях [30]:  $H_3BO_3$  – 0,01%;  $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$  – 0,03%;  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 0,02%;  $KNO_3$  – 0,01%. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна.

Семенная продуктивность видов определялась по общепринятым методикам [31, 32]. Потенциальную (ПСП) и реальную семенную продуктивность (РСП) определяли как среднее количество семяпочек и семян на генеративный побег. Коэффициент семенификации ( $K_c$ ) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Процент плодоцветения (ППЦ) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах.

Всхожесть семян изучали в лабораторных условиях. Семена проращивали в чашках Петри при комнатной температуре, используя общепринятые

методики [32]. Опыт проводили на семенах первого года хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке гибберелловой кислотой в концентрации 100 мг/л в течение 24 ч или стратифицировали при температуре 0–4°C в течение 1–3 мес.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Исследуемые образцы видов *Gentiana***  
[The studied *Gentiana* species samples]

Виды [Species]	Происхождение интродукционного материала [The origin of samples for introduction]	Год интродукции образца [Year of sample introduction]
<i>G. acaulis</i>	Швейцария, г. Грюнинген [Switzerland, Grüningen]	2010
<i>G. asclepiadea</i>	г. Москва, Главный ботанический сад РАН [Moscow, Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]	2010
<i>G. cruciata</i>	Томская область, окр. с. Батурино [Tomsk region, Baturino village]	2013
<i>G. lagodechiana</i>	г. Москва, Главный ботанический сад РАН [Moscow, Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]	2010
<i>G. macrophylla</i>	Томская область, окр. с. Коларово [Tomsk region, Kolarovo village]	2012
<i>G. paradoxa</i>	Германия, г. Мюнхен [Germany, Munich]	2010
<i>G. pneumonanthe</i>	Томская область, окр. с. Аникино [Tomsk region, Anikino village]	2013
<i>G. septemfida</i>	Республика Алтай, Шебалинский р-н, Семинский перевал [Altai Republic, Shebalinsky District, Seminsky Mountain Pass]	2012
<i>G. tibetica</i>	г. Москва, Ботанический сад МГУ [Moscow, Botanical Garden of Moscow State University]	2010

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [33] и Т.А. Федотовой [34]. При описании скульптуры поверхности семенной кожуры использовали классификацию и терминологию, предложенную в работах W. Barthlott [35] и Т.И. Кравцовой [36].

Учитывали следующие признаки: форма клеток экзотесты, характер структуры антиклинальных стенок (толщина, извилистость) и рельеф наружных и внутренних периклинальных стенок. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучали с помощью стереоскопического микроскопа (МСП-1, Ломо, Россия) при увеличении  $\times 30$  и  $\times 40$ . Исследования скульптуры поверхности семенной кожуры проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа (Philips SEM 515, Нидерланды) при увеличении от  $\times 30$  до  $\times 600$ . Массу 1 000 шт. семян определяли на электронных весах (DX-200, A and D, Япония) с ценой деления 0,001 г.

За основу при оценке перспективности выращивания видов *Gentiana* в культуре нами использована шкала интродукционной устойчивости, разработанная Н.В. Трулевиц [37] с некоторыми нашими дополнениями.

Статистическая обработка результатов исследования выполнена в программе Ms Office Excel. Данные представлены в виде средней арифметической и ошибки средней ( $M \pm m$ ).

### Результаты исследования и обсуждение

**Сезонный ритм развития.** Нормальное прохождение растением в условиях интродукции всего жизненного цикла вплоть до созревания семян – показатель успешности его адаптации к новым условиям [38]. Наблюдения сезонного ритма развития показали, что изученные виды рода *Gentiana* – длительновегетирующие растения. В условиях интродукции на юге Томской области вегетация горечавок начинается сразу после схода снежного покрова в первой половине апреля и продолжается до наступления постоянных осенних заморозков (вторая половина октября). Продолжительность полного вегетационного периода горечавок составляет 162–182 дня. Сроки наступления основных фенофаз приведены в табл. 2.

По срокам цветения изученные виды относятся к следующим группам: средневесенне-раннелетнего (*G. acaulis*), среднелетнего (*G. cruciata*, *G. macrophylla*), средне-позднелетнего (*G. septemfida*, *G. tibetica*), среднелетне-раннеосеннего (*G. asclepiadea*, *G. pneumonanthe*) и позднелетне-позднеосеннего (*G. lagodechiana*, *G. paradoxa*) циклов цветения. Общая длительность цветения в зависимости от вида, составляет от 12 до 57 дней. Продолжительным цветением (50–57 дней) отличаются *G. paradoxa*, *G. lagodechiana* и *G. septemfida*. Наименее короткий период цветения имеет *G. acaulis* – около 12 дней (см. табл. 2).

Период от образования плодов до созревания семян длится в среднем от 30 до 70 дней. Длительный период плодоношения (50–70 дней) имеют *G. tibetica*, *G. lagodechiana*, *G. cruciata* и *G. acaulis*. Семена *G. pneumonanthe* и *G. septemfida* вызревают в течение одного месяца. У *G. paradoxa* из-за позднего цветения большая часть плодов не успевает завязаться до окончания срока вегетации, поэтому фаза массового созревания семян не выражена.

Опыт многолетних фенологических наблюдений показал, что все изученные виды горечавок (за исключением *G. paradoxa*) в условиях юга Томской области ежегодно проходят полный цикл сезонного развития. Плодоношение *G. paradoxa* носит нерегулярный характер, созревание семян наблюдается не каждый год и не имеет массового характера.

**Фертильность и жизнеспособность пыльцы.** Фертильность и жизнеспособность пыльцы является важным показателем результативности опыления. От качества зрелой пыльцы зависит стабильное получение качественных семян интродуцированных растений [39]. Кроме того, развитие пыльцевых зерен рассматривается как функционально-адаптивный процесс,

обеспечивающий надежность воспроизводства особи и популяции в целом. Нарушение этого процесса в ответ на воздействие неблагоприятных внешних факторов среды может быть использовано для оценки экологической пластичности и толерантности репродуктивных механизмов вида [40].

Установлено, что фертильность пыльцы исследованных видов высокая и составляет от 77,6% (*G. macrophylla*) до 98,1% (*G. pneumonanthe*). Анализ жизнеспособности показал, что для пыльцы большинства видов также характерна высокая способность к прорастанию (83,6–97,7%), за исключением пыльцы *G. macrophylla* (51,7%) и *G. tibetica* (57,7%), имеющих средние значения этих показателей (табл. 3). Рост пыльцевых трубок отмечался нами в конце первого часа после посева пыльцы. Таким образом, высокие биологические характеристики пыльцы свидетельствуют о хорошей адаптации мужской генеративной сферы представителей рода *Gentiana* к условиям интродукции.

**Семенная продуктивность.** Основные показатели семенной продуктивности исследуемых видов позволяют судить как об успешности опыления растений, так и о перспективах их воспроизводства в культуре.

Наибольшие значения ПСП отмечены для *G. cruciata* (8 390,4 семечек на побег), *G. macrophylla* (7 430,8), *G. pneumonanthe* (7 258,0) и *G. asclepiadea* (6 046,0). Самая низкая ПСП у *G. acaulis* (114,3) и *G. paradoxa* (528,8), что обусловлено минимальным количеством цветков в соцветии (один цветок на побег) (см. табл. 3).

В той же последовательности складывается картина по РСП. Максимальные значения РСП выявлены у *G. cruciata* (6 353,6 семян на побег), *G. pneumonanthe* (6 098,4) и *G. macrophylla* (6 076,2), минимальные – у *G. paradoxa* (48,5) и *G. acaulis* (16,6). Невысокие значения РСП *G. paradoxa* связаны с низким процентом завязываемости плодов (8,3%), которые не успевают сформироваться из-за позднего и растянутого периода цветения и плодоношения. Растения уходят под снег в цветущем состоянии. У *G. acaulis* при относительно высоком ППЦ (60%) в плоде формируется немного семян (см. табл. 3). Значительная разница между РСП и ПСП этих двух видов определяет низкие значения  $K_c$  (9,2 и 14,5% соответственно).

В целом большинству исследованных видов рода *Gentiana* в условиях культуры свойственна высокая семенная продуктивность. Значительная результативность опыления, обеспечивающая завязывание плодов более чем у 90% цветков, и высокие значения коэффициента семенификации (от 70,5% у *G. tibetica* до 84,0% у *G. pneumonanthe*) свидетельствуют о способности исследованных видов продуцировать достаточное количество полноценных семян.

**Морфология и всхожесть семян.** Семена изученных видов *Gentiana* многочисленны, мелкие, длиной от 1,20 до 1,76 мм, шириной от 0,44 до 1,39 мм. Средняя масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,043 до 0,467 г. Самые легкие семена у *Gentiana pneumonanthe*, самые тяжелые – у *Gentiana acaulis* (см. табл. 4).



Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Сезонный ритм развития видов *Gentiana* в условиях интродукции в СибБС**  
 [Seasonal development rhythm of *Gentiana* species when introduced in the Siberian Botanical Garden]

Виды [Species]	Начало вегетации [Start of vegetation]	Начало бутонизации [Start of budding]	Начало цветения [Start of flowering]	Конец цветения [End of flowering]	Начало пло- доношения [Start of fruiting]	Массовое созревание семян [Full seed maturation]	Конец вегетации [End of vegetation]	Длитель- ность перио- да цветения, дни [Duration of flowering, days]	Длитель- ность перио- да вегетации, дни [Duration of vegetation, days]
<i>G. acaulis</i>	06.IV–22.IV 13.IV	15.IV–30.IV 25.IV	13.V–29.V 21.V	25.V–09.VI 02.VI	30.V–11.VI 05.VI	16.VII–03.VIII 25.VII	14.X–23.X 15.X	12,5	182,1
<i>G. asclepiadea</i>	06.IV–23.IV 16.IV	13.VI–06.VII 27.VI	23.VII–12.VIII 4.VIII	07.IX–18.IX 13.IX	03.VIII–22.VIII 13.VIII	31.VIII–30.IX 16.IX	30.IX–23.X 11.X	46,3	178,3
<i>G. cruciata</i>	24.IV–05.V 27.IV	26.VI–03.VII 29.VI	3.VII–10.VII 07.VII	24.VII–30.VII 27.VII	12.VII–18.VII 15.VII	31.VIII–12.IX 06.IX	07.X–14.X 11.X	16,8	180,3
<i>G. lagodechiana</i>	11.IV–23.IV 18.IV	30.VI–19.VII 10.VII	25.VII–19.VIII 06.VIII	18.IX–07.X 28.IX	04.VIII–22.VIII 13.VIII	02.X–14.X 08.X	07.X–23.X 19.X	54,7	172,3
<i>G. macrophylla</i>	20.IV–8.V 27.IV	20.VI–01.VII 26.VI	29.VI–03.VII 01.VII	18.VII–27.VII 22.VII	02.VII–24.VII 13.VII	18.VIII–03.IX 26.VIII	30.IX–10.X 07.X	22,5	162,3
<i>G. paradoxa</i>	10.IV–23.IV 16.IV	24.VII–01.VIII 29.VII	31.VII–03.IX 18.VIII	14.X–23.X 19.X	25.VIII–09.IX 02.IX	–	14.X–23.X 19.X	57,0	178,0
<i>G. pneumo- nanthe</i>	13.IV–23.IV 18.IV	22.VI–28.VII 09.VII	21.VII–10.VIII 01.VIII	25.VIII–22.IX 08.IX	03.VIII–28.VIII 17.VIII	03.IX–30.IX 17.IX	07.X–23.X 15.X	33,5	169,0
<i>G. septemfida</i>	07.IV–22.IV 15.IV	20.VI–10.VII 30.VI	30.VI–24.VII 11.VII	09.VIII–28.VIII 18.VIII	12.VII–01.VIII 23.VII	14.VIII–28.VIII 22.VIII	07.X–14.X 11.X	50,0	172,7
<i>G. tibetica</i>	24.IV–05.V 30.IV	02.VI–17.VII 07.VII	17.VII–28.VII 21.VII	01.VIII–22.VIII 09.VIII	24.VII–03.VIII 29.VII	27.IX–14.X 04.X	07.X–23.X 15.X	20,0	168,5

**Примечание.** В числителе показаны пределы, в знаменателе – среднее значение; «–» – фаенофаза не выражена.

[Note. The numerator shows limits; the denominator - mean value; «–» this phase of development is not expressed].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Репродуктивные характеристики видов *Gentiana***  
**[Reproductive features of *Gentiana* species]**

Виды [Species]	Фертиль- ность пыльцы, % [Pollen fertility, %]	Жизнеспособ- ность пыльцы, % [Pollen viability, %]	Кол-во цветков / погреб [Number of flowers per shoot]	Кол-во плодов / погреб [Number of fruits per shoot]	ППЦ, % [PFF, %]	Число семяпочек в завязи [Number of ovules in the ovary]	Число семян в плоде [Number of seeds per fruit]	ПСП / погреб [PSP per shoot]	РСП / погреб [RSP per shoot]	K <sub>с</sub> , % [CSP, %]
<i>G. acaulis</i>	–	–	1,0	0,6	60,0	114,3±22,1	27,7±5,2	114,3	16,6	14,5
<i>G. asclepiadea</i>	91,6	83,6	20,4±1,4	20,0±1,4	98,0	296,4±17,3	220,6±19,3	6046,6	4412,0	73,0
<i>G. cruciata</i>	96,5	88,0	22,8±1,4	22,0±1,6	96,5	368,0±43,3	288,8±36,0	8390,4	6353,6	75,7
<i>G. lagodechiana</i>	96,8	83,7	7,3±0,3	7,1±0,3	97,3	384,3±36,4	281,5±53,5	2805,4	1998,7	71,2
<i>G. macrophylla</i>	77,6	51,7	26,0±3,1	25,6±3,2	98,5	285,8±22,8	233,7±22,2	7430,8	6076,2	81,8
<i>G. paradoxa</i>	96,8	97,7	1,0	0,1	8,3	528,8±50,2	485,0±32,0	528,8	48,5	9,2
<i>G. pneumonanthe</i>	98,1	85,1	10,3±0,6	9,7±0,6	94,2	725,8±73,5	677,6±64,2	7258,0	6098,4	84,0
<i>G. septemfida</i>	96,8	96,0	4,5±0,3	4,1±0,4	91,1	439,6±31,1	382,6±32,1	1978,2	1568,7	79,3
<i>G. tibetica</i>	95,8	57,7	8,9±0,4	8,6±0,5	96,6	297,4±9,9	217,0±24,0	2646,9	1866,2	70,5

*Примечание.* ППЦ – процент плодотворения; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; K<sub>с</sub> – коэффициент семенификации; «–» – данные отсутствуют. Средняя арифметическая ± ошибка средней арифметической (M ± m).

[Note. PFF - Percentage of Flowering and Fruiting; PSP - Potential Seed Productivity; RSP - Real Seed Productivity; CSP - Coefficient of Seed Productivity; «–» data not available. Arithmetic mean ± Error of the mean (M ± m)].

Форма семян варьирует от округлой до продолговато-веретеновидной, но для большинства изученных видов характерна продолговатая форма семян (*G. acaulis*, *G. cruciata*, *G. septemfida* и др.). У *G. asclepiadea* семена округлые и уплощенные за счет окружающего семя крыловидного выроста, прерывающегося только в области рубчика. По окраске семена имеют разные оттенки коричневого цвета – от светло-желто-коричневого до коричневого. Семенной рубчик хорошо выражен, округлый, заглубленный, расположен на кончике семени. Поверхность семенной кожуры хорошо скульптурирована. В зависимости от формы клеток экзотесты и характера антиклинальных стенок выделено 3 типа первичной скульптуры поверхности семян: сетчатая, удлиненно-сетчатая и сетчато-струйчатая (табл. 4, рис. 2). У большинства исследованных видов выражена вторичная скульптура, определяющаяся рельефом поверхности клеток экзотесты, который может быть бугорчатым, поперечно-ребристым и мелкосетчатым [41].

Ниже приводим морфологические характеристики семян.

*G. acaulis*. Семена продолговато-овальные, светло-коричневые, с искривленными жилками, 1,59 (1,40–1,83) мм длиной, 0,85 (0,75–0,93) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,467 г. В поперечном сечении округлые, глубокобороздчатые. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, антиклинальные стенки приподнятые, утолщенные, слабоизвилистые. Вторичная скульптура поверхности семенной кожуры не выражена (см. рис. 2, а).

*G. asclepiadea*. Семена округлые, уплощенные, светло-желто-коричневые, крылатые, 1,76 (1,50–2,13) мм длиной, 1,39 (1,00–1,75) мм шириной, 0,42 мм толщиной. Семя без крыльев яйцевидное, 1,25 (1,03–1,58) мм длиной, 0,70 (0,45–1,45) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,143 г. Крылья шириной 0,34 мм располагаются вдоль всей окружности семени, прерываясь только в области рубчика. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки большие в зависимости от их положения на семени разной формы: на теле семени – удлинённые, ячейки крыла – изодиаметрические пятиугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, вогнутые, иногда с округлым отверстием в центре, которое формируется в результате ее частичного разрушения. Внутренние периклинальные стенки имеют мелкосетчатую скульптуру (рис. 2, б).

*G. cruciata*. Семена продолговато-овальные, коричневые, 1,20 (1,03–1,40) мм длиной, 0,53 (0,48–0,58) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,193 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие. Антиклинальные стенки приподнятые, утолщенные, с прямыми краями. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, в).

*G. lagodechiana*. Семена продолговато-удлинённые, светло-коричневые, 1,47 (1,30–1,73) мм длиной, 0,47 (0,40–0,50) мм шириной, на верхушке оттянутые. Вес 1 000 шт. семян – 0,105 г. Скульптура поверхности удлинённо-сетчатая; ячейки удлинённые, пяти- или шестиугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Характеристика семян исследуемых видов *Gentiana***  
[Seed features of the studied *Gentiana* species]

Виды [Species]	Размеры семян [Seed size]		Масса 1 000 семян, г [Mass of 1 000 seeds, g]	Форма [Seed shape]	Окраска [Color]	Скульптура поверхности [Seed surface sculpture]
	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]				
<i>G. acaulis</i>	1,59±0,02	0,85±0,01	0,467±0,014	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Светло-коричневая [Light brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. asclepiadea</i>	1,76±0,03	1,39±0,04	0,143±0,004	Округлая [Round]	Светло-желто- коричневая [Light yellow brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. cruciata</i>	1,20±0,02	0,53±0,01	0,193±0,008	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. lagodechiana</i>	1,47±0,02	0,47±0,01	0,105±0,007	Продолговато- удлиненная [Oblong elongated]	Светло-коричневая [Light brown]	Удлиненно-сетчатая [Elongated reticulate]
<i>G. macrophylla</i>	1,33±0,01	0,63±0,01	0,257±0,008	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. paradoxa</i>	1,61±0,03	0,70±0,01	0,283±0,006	Продолговато- яйцевидная [Oblong ovoid]	Коричневая [Brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. pneumonanthe</i>	1,39±0,03	0,44±0,01	0,043±0,002	Продолговато- веретеновидная [Oblong fusiform]	Коричневая [Brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. septemfida</i>	1,48±0,02	0,51±0,01	0,147±0,006	Продолговатая [Oblong]	Светло-коричневая [Light brown]	Удлиненно-сетчатая [Elongated reticulate]
<i>G. tibetica</i>	1,44±0,03	0,67±0,04	0,400±0,010	Овальная [Oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]

Примечание. Средняя арифметическая ± ошибка средней арифметической ( $M \pm m$ ).

[Note. Arithmetic mean ± Error of the mean ( $M \pm m$ )].



стенки тонкие, частично разрушающиеся. Поверхность ячеек мелкосетчатая (рис. 2, d).

*G. macrophylla*. Семена продолговато-овальные или продолговато-яйцевидные, коричневые, 1,33 (1,18–1,43) мм длиной, 0,63 (0,55–0,75) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,257 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие, антиклинальные стенки приподнятые, утолщённые, с прямыми краями. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, e).

*G. paradoxa*. Семена продолговато-яйцевидные, слегка серповидно-изогнутые, коричневые, 1,61 (1,30–1,75) мм длиной, 0,70 (0,55–0,75) мм шириной, на верхушке заострённые. Вес 1 000 шт. семян – 0,283 г. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки удлинённо-ромбические. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (см. рис. 2, f).

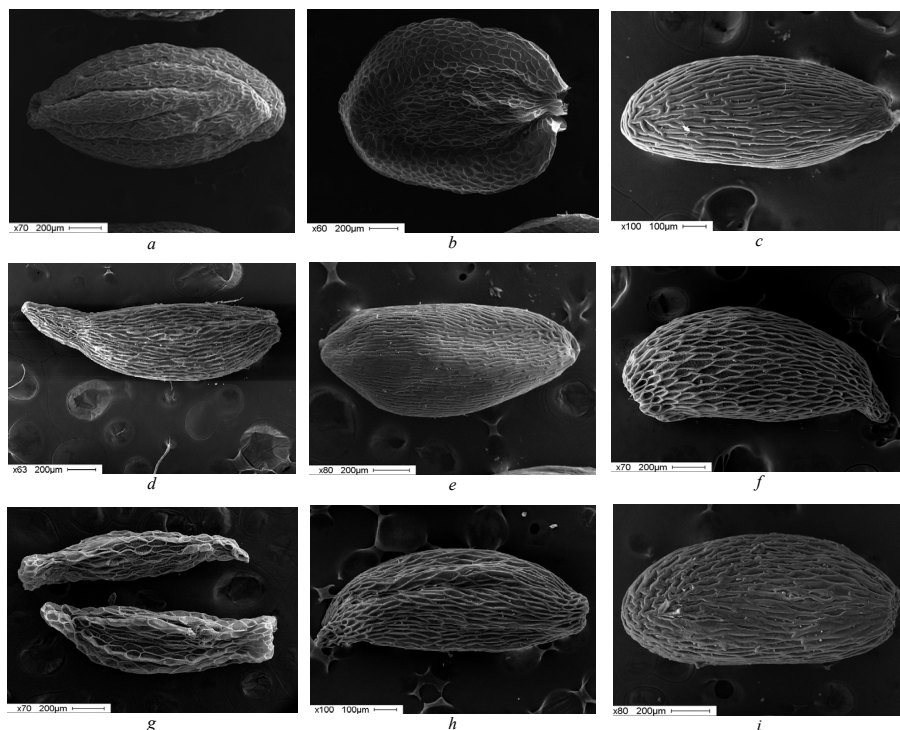
*G. pneumonanthe*. Семена продолговато-веретеновидные, коричневые, 1,39 (1,13–1,60) мм длиной, 0,44 (0,38–0,50) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,043 г. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки большие, изодиаметрически многоугольные или слегка продолговатые. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, вогнутые, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (см. рис. 2, g).

*G. septemfida*. Семена продолговатые, слегка серповидно-изогнутые, светло-коричневые, 1,48 (1,25–1,73) мм длиной и 0,51 (0,43–0,70) мм шириной, на верхушке тупо заострённые. Вес 1 000 шт. семян – 0,147 г. Скульптура поверхности удлинённо-сетчатая; ячейки удлинённые, многоугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (рис. 2, h).

*G. tibetica*. Семена овальные, коричневые, 1,44 (1,08–1,73) мм длиной и 0,67 (0,53–0,80) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,400 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие. Антиклинальные стенки приподнятые, утолщённые, извилистые. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, i).

Семена видов *Gentiana* характеризуются затрудненным прорастанием. Из литературы известно, что после созревания и диссеминации семена горечавок находятся в состоянии эндогенного покоя, который обусловлен недоразвитым, слабо дифференцированным зародышем [42, 43]. Чтобы вывести их из состояния покоя, широко используется метод воздействия холодной стратификации, при котором семена помещают во влажную среду и выдерживают в течение нескольких недель при низкой положительной температуре 0–4°C. При этих условиях они проходят дозревание и после перенесения в условия более высоких температур – прорастают [44]. Также прорастание покоящихся семян можно стимулировать, замачивая их в растворе гиббереллина [45].

Наши исследования согласуются с литературными данными. Установлено, что свежесобранные семена горечавок не прорастают совсем или прорастают, но дают невысокий процент всходов. Так, у *G. asclepiadea* и *G. lagodechiana* прорастало около 30% семян. Семена *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* и *G. paradoxa* имели единичные всходы. *G. acaulis*, *G. cruciata* и *G. macrophylla* характеризуются полным отсутствием прорастания. Исключение составила *G. tibetica*, свежесобранные семена которой имели всхожесть 70%.



**Рис. 2.** Форма и скульптура поверхности семян *Gentiana*: а – *G. acaulis*; б – *G. asclepiadea*; в – *G. cruciata*; д – *G. lagodechiana*; е – *G. macrophylla*; ф – *G. paradoxa*; г – *G. pneumonanthe*; h – *G. septemfida*; и – *G. tibetica*. Фото А.А. Акинина  
[Fig. 2. Shape and surface sculpture of *Gentiana* seeds. Photos by AA Akinina]

Для некоторых видов прорастание может стимулировать сухое хранение в течение нескольких месяцев. При этом всхожесть семян у *G. pneumonanthe* составила уже 38,0%, *G. macrophylla* – 40,0%, а семена *G. lagodechiana* и *G. tibetica* после 6 месяцев сухого хранения продемонстрировали высокую всхожесть (80,0 и 98,5% соответственно).

Опыт проращивания семян горечавок в разных условиях показал, что многим видам перед посевом требуется дополнительная обработка – холодная стратификация или замачивание семян в растворе гибберелловой кисло-

ты. Стратификация в течение 1 месяца в 2–2,5 раза увеличивает лабораторную всхожесть семян для *G. asclepiadea* (59,0%) и *G. macrophylla* (96,5%) и значительно стимулирует прорастание семян у *G. cruciata* (88,0%), *G. paradoxa* (92,0%) и *G. septemfida* (87,0%). Процент проросших семян у *G. pneumonanthe* после выдерживания при низких положительных температурах увеличивается в 1,5 раза и составляет 60,5%. В то же время семена *G. acaulis* для успешного прорастания нуждаются в более длительной холодной стратификации (не менее 3 месяцев), после которой проросло более 60% семян. Обработка семян горечавок раствором гибберелловой кислоты также эффективно стимулирует их прорастание. При этом количество проросших семян, по сравнению со стратификацией, возросло у *G. septemfida* до 99,5%, *G. cruciata* – 100%, *G. macrophylla* – 100%, *G. pneumonanthe* – 97,5%, и только для *G. asclepiadea* и *G. paradoxa* этот показатель несколько снизился. В подавляющем большинстве замачивание семян горечавок в растворе гибберелловой кислоты может полностью заменить действие пониженных температур, а в случае с *G. pneumonanthe* служит наиболее эффективным способом стимуляции их прорастания (табл. 5).

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

**Лабораторная всхожесть семян видов *Gentiana***  
[Laboratory germination of *Gentiana* seeds]

Виды [Species]	Всхожесть семян при разных условиях проращивания, % [Seed germination under different conditions, %]			
	Свежесобран- ные семена [Fresh seeds]	После 6 месяцев сухого хранения [After dry storage during 6 months]	Стратификация [Stratification]	Обработка гибберелловой кислотой [Treatment with gibberellic acid]
<i>G. acaulis</i>	0	0	64,0	–
<i>G. asclepiadea</i>	31,5	24,0	59,0	51,0
<i>G. cruciata</i>	0	0	88,0	100
<i>G. lagodechiana</i>	33,0	80,0	100	92,7
<i>G. macrophylla</i>	0	40,0	96,5	100
<i>G. paradoxa</i>	4,0	0	92,0	66,0
<i>G. pneumonanthe</i>	3,0	38,0	60,5	97,5
<i>G. septemfida</i>	1,0	0	87,0	99,5
<i>G. tibetica</i>	70,0	98,5	–	–

Примечание. «—» – данные отсутствуют.

[Note. «—» data not available].

Как видно из наших исследований, процесс дозревания семян у некоторых видов горечавок (*G. lagodechiana* и *G. tibetica*) может происходить в процессе их сухого хранения. Остальным видам для стимуляции прорастания или увеличения всхожести семян требуется предпосевная обработка.

**Интродукционная оценка.** При интродукционной оценке исследуемых видов учитывались такие биологические показатели, как сохранение характерной жизненной формы, регулярность прохождения основных фенологи-

ческих фаз развития, способность к размножению, зимостойкость, повреждаемость болезнями и вредителями.

Все изученные виды рода *Gentiana* обладают высокой зимостойкостью. За период наблюдений выпад после перезимовки не наблюдался. Растения сохраняют присущий им габитус и имеют регулярный ритм сезонного развития. Размножение горечавок в культуре осуществляется преимущественно семенным способом. Большинство из них характеризуются высокими показателями семенной продуктивности и всхожести семян. Ограниченное семенование отмечено для *G. acaulis* и *G. paradoxa*. Все горечавки, за исключением *G. acaulis*, способны в культуре давать самосев. Способность к вегетативному размножению менее выражена. Для большинства видов вегетативное размножение становится возможным только во взрослом генеративном состоянии путем искусственного деления особи. Лишь у *G. acaulis* хорошо проявляется способность к разрастанию особи за счет образования новых розеток, что обеспечивает ее эффективное вегетативное размножение делением куртины.

Виды горечавок мало повреждаются вредителями и болезнями. В отдельные годы отмечались повреждения листьев растений грибными заболеваниями (*G. macrophylla*, *G. tibetica*) и подгрызание плодов насекомыми-вредителями.

По результатам комплексной оценки успешности интродукции изученные виды рода *Gentiana* отнесены к устойчивым (*G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. lagodechiana*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*) и высокоустойчивым (*G. cruciata*, *G. macrophylla*, *G. septemfida*, *G. tibetica*) растениям и могут быть рекомендованы для культивирования на юге Томской области.

### Заключение

Изученные виды рода *Gentiana* по срокам цветения отнесены к пяти группам: средневесенне-раннелетнего, среднелетнего, средне-позднелетнего, среднелетне-раннеосеннего и позднелетне-позднеосеннего циклов цветения. Пыльца большинства из них высокофертильна и характеризуется высокой способностью к прорастанию, что свидетельствует о хорошей адаптации мужской генеративной сферы к условиям интродукции. Горечавкам свойственны высокие показатели плодообразования и коэффициента семенификации, за исключением *G. acaulis* и *G. paradoxa*. Семена изученных видов мелкие, различаются по массе, форме, окраске и скульптуре поверхности. Семена характеризуются затрудненным прорастанием, которое обусловлено эндогенным покоем. Для прорастания и повышения всхожести им необходима холодная стратификация или обработка гибберелловой кислотой. Комплексная оценка успешности интродукции показала, что виды *Gentiana* зимостойки, в большинстве имеют устойчивый ритм сезонного развития, регулярно цветут, плодоносят и мало повреждаются вредителями и болезнями. Основным способом воспроизводства горечавок в культуре является семенное размножение. Все исследованные виды отнесены к



устойчивым и высокоустойчивым растениям и могут быть рекомендованы для культивирования в условиях юга Томской области.

### Литература

1. Ho T.N., Liu S.W. A worldwide Monograph of *Gentiana*. Beijing : Science Press, 2001. 694 p.
2. Гроссгейм А.А. Горечавка – *Gentiana* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. М. ; Л. : АН СССР, 1952. Т. 18. С. 538–640.
3. Растения Центральной Азии: по материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. СПб. : Изд-во СПХФА, 2002. Вып. 13 : Свинчатковые–горечавковые–ластовневые / сост. В.И. Губов. 132 с.
4. Атлас лекарственных растений СССР / гл. ред. Н.В. Цицин. М. : Гос. изд-во мед. лит., 1962. 434 с.
5. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции / отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск : Наука, 1972. 380 с.
6. Вэйсинь У. Энциклопедия китайской медицины: Целительная сила природы. СПб. : Нева, 2004. 448 с.
7. Monographs on the Use of Traditional Medicine in Primary Health Care. Thimphu, Bhutan : National Institute of Traditional Medicine, 2012. 127 p.
8. Галинская В.Д. Содержание флавоноидов в некоторых сибирских видах горечавковых (род *Gentiana* L. и *Swertia obtusa* Ledeb.) // Растительные ресурсы Сибири и их использование / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : Наука, 1978. С. 50–56.
9. Мунхжаргал Н., Зибарева Л.Н., Эбель А.Л., Ляшевская Н.В., Шульц Э.Э., Унжакова М.Н., Тенгерекова Г.Г., Кузнецова О.В., Слободчакова Е.К. Виды семейства *Gentianaceae* – перспективные источники экистероидов, ксантонов и иридоидов // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов : материалы Междунар. конф. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2008. Ч. 2. С. 101–104.
10. Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. СПб. ; М. : Тов. науч. изд. КМК, 2011. Т. 4: Семейство *Caprifoliaceae* – *Lobeliaceae* / отв. ред. А.Л. Буданцев. 630 с.
11. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
12. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz. Berlin und Humburg : P. Parey, 1977. 196 p.
13. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Л.В. Бардунов, В.С. Новиков. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
14. Чопик В.И. Редкие и исчезающие растения и животные Украины. Киев : Наукова думка, 1988. 256 с.
15. Цвелев Н.Н. Род Горечавка – *Gentiana* L. // Флора Европейской части СССР. Л. : Наука, 1978. Т. 3. С. 57–74.
16. Ефремова О.О., Павлюк Г.М., Мелешко І.Г. Інтродукція деяких видів з родини *Gentiana* в умовах Львова // Науковий вісник НЛТУ України : збірник науково-технічних праць. Львів : НЛТУ України, 2006. Вип. 16.4. С. 212–217.
17. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.
18. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М. : Тов. науч. изд. КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. Т. 3. 520 с.
19. Гроссгейм А.А. *Gentiana* L. – Горечавка // Флора Кавказа. Л. : Наука, 1967. Т. 7. С. 206–215.
20. Стрельникова Т.О. Флора Башчелакского хребта. Новосибирск : Гео, 2010. 225 с.

21. Зуев В.В. Семейство Gentianaceae – Горечавковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 56–85.
22. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Изд-во Наука, Ленингр. отд., 1973. 356 с.
23. Сиротюк Э.А. Горечавковые Западного Кавказа (особенности биологии и охраны) : дис. ... д-ра биол. наук. Майкоп, 2007. 353 с.
24. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : СО АН СССР, 1960. 450 с.
25. Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово : Ирбис, 2012. 568 с.
26. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск : Наука, 1974. 156 с.
27. Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1965. Вып. 17: Биология и экология растений целинных районов Казахстана. С. 64–99.
28. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. : Наука, 1965. 288 с.
29. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
30. Brewbaker James L. and Kwack Beyoung H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. PP. 859–865.
31. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
32. Методические указания по семеноведению интродуцентов / под ред. акад. Н.В. Цинина. М. : Наука, 1980. 64 с.
33. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. : Наука, 1990. 204 с.
34. Федотова Т.А. Семейство Gentianaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб. : Наука, 2010. Т. 7: Двудольные. Lamiidae, Asteridae. С. 53–75.
35. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany. 1981. Vol. 1. PP. 345–354.
36. Кравцова Т.И. Сравнительная карпология семейства Urticaceae Juss. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2009. 400 с.
37. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. : Наука, 1991. 216 с.
38. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.
39. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М. : Наука, 1981. 96 с.
40. Круглова Н.Н. Качественная оценка пыльцевых зерен в зрелых пыльниках ежеи сборной *Dactylis glomerata* L. // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. 2009. Вып. 8, № 1. С. 234–240.
41. Kataeva T.N., Prokopyev A.S., Akinina A.A., Chernova O.D. Seed Morphology of Some Species in the Family Gentianaceae // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2015. Vol. 12, № 3. PP. 2287–2293. doi: <http://dx.doi.org/10.13005/bbra/1902>
42. Буч Т.Г., Крысь З.-О.П. К биологии прорастания семян горечавки желтой // Бюллетень Главного ботанического сада. 1975. Вып. 96. С. 52–55.
43. Израильсон В.Ф. Особенности строения и прорастания семян сибирских видов рода *Gentiana* L. // Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции : тез. докл. V Всесоюз. совещ. Минск, 1977. С. 151–152.

44. Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. М. : Изд-во иностр. лит., 1955. 400 с.  
45. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.

Поступила в редакцию 27.10.2016 г.; повторно 14.03.2017 г.;  
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

**Авторский коллектив:**

**Катаева Татьяна Николаевна** – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [gentianka@mail.ru](mailto:gentianka@mail.ru)

**Прокопьев Алексей Сергеевич** – доцент, канд. биол. наук, зав. лабораторией редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [rareplants@list.ru](mailto:rareplants@list.ru)

Kataeva TN, Prokopyev AS. Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae) representatives when introduced in the south of Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:45-67. doi: 10.17223/19988591/38/3 In Russian, English summary

**Tatyana N. Kataeva, Alexey S. Prokopyev**

*Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russian Federation*

**Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae)  
representatives when introduced in the south of Tomsk region**

Species of the genus *Gentiana* are valuable medicinal and ornamental plants. Some of them are relics and endemics with a conservation status. Studying and growing *Gentiana* species in culture makes it possible to create a genetic bank of commercially valuable and rare species for their conservation and potential practical use. The aim of our work was to research biological characteristics of *Gentiana* L. species representatives in culture and to evaluate the success of their introduction in the south of Tomsk region.

Currently, the collection of Siberian Botanical Garden of Tomsk State University counts up to 15 *Gentiana* species and is represented by 30 samples of different origin. We observed 9 species of the *Gentiana* genus (See Table 1): *G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. lagodechiana*, *G. macrophylla*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, and *G. tibetica*, which were well-developed and undergoing a full cycle of seasonal development, from 2012 to 2016 (See Fig. 1). We studied the rhythms of *Gentiana* development according to the method of phenological observations of IN Beydman and IV Borisova. The characteristics of flowering rhythms are given according to the classification of VN Golubeva. The pollen fertility was determined by a histochemical reaction to aceto-orcein dye. Pollen seed germination was studied according to the method of DA Trankovsky. The seed productivity of species was determined by conventional methods. Potential (PSP) and Real (RSP) seed productivity was determined as the average number of ovules and seeds per a generative shoot. The coefficient of seed productivity was calculated as the ratio of RSP to PSP, expressed as a percentage. The percentage of flowering and fruiting (PFF) was established as the ratio of the number of the fruits set to the number of flowers in the fluorescence, expressed as a percentage. Seed germination was studied in the laboratory. Seed morphology is described according to ZT Artyushenko and TA Fedotova. To describe seed coat surface

sculpture, we used the classification and terminology of W Barthlott and TI Kravtsova. The prospects of growing *Gentiana* species in culture were evaluated according to the introductory stability scale of NV Trulevich.

We have found out that all species under study have a long growing period. They are classified into five groups in terms of their flowering time: early spring - midsummer (*G. acaulis*), midsummer (*G. cruciata*, *G. macrophylla*), midsummer - late summer (*G. septemfida*, *G. tibetica*), midsummer - early autumn (*G. asclepiadea*, *G. pneumonanthe*), and late summer - late autumn (*G. lagodechiana*, *G. paradoxa*). Some species of gentian are long-flowering (up to two months) (See Table 2). The pollen of most species is highly fertile and well germinating, which testifies the adaptability of their male reproductive system to the introduction conditions. *Gentiana* species have high fruit and seed formation indicators, except for *G. acaulis* and *G. paradoxa*. The potential and actual seed yield in different species may differ, which depends on the number of flowers (fruits) on the reproductive shoot and the number of ovules (seeds) in a fruit (See Table 3). The seeds of the species under study are small, different in mass, shape, color and surface sculpture. The sculpture of the seed coat is species-specific and can be used to diagnose species based on their carpological features (See Table 4, Fig. 2). The seeds are hard to germinate, which stems from their endogenous dormancy. In order to improve their germinating capacity, the seeds need cold stratification or treatment with gibberellic acid. In the overwhelming majority of cases, soaking gentian seeds in a gibberellic acid solution can fully replace the action of lower temperatures (See Table 5). A comprehensive evaluation of the introduction success has shown that the species of *Gentiana* are winter-hard, most have a stable seasonal development rhythm, flower and fructify regularly. The main way of gentian reproduction in culture is seed propagation. Vegetative propagation is complicated for many species. *Gentiana* are not very susceptible to pests or diseases. Thus, all species under study are classified as resistant and highly resistant plants and highly resistant can be recommended for cultivation in the south of Tomsk region.

*The article contains 2 Figures, 5 Tables, 45 References.*

**Key words:** *Gentiana*; phenology; reproductive biology; evaluation of the introduction success; West Siberia.

## References

1. Ho TN, Liu SW. A worldwide Monograph of *Gentiana*. Beijing: Science Press; 2001. 694 p.
2. Grossheim AA. Gorechavka – *Gentiana* L. [*Gentian* – *Gentiana* L.]. In: *Flora SSSR* [The USSR Flora]. Vol. 18. Shishkin BK and Bobrov EG, editors. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1952. pp. 538-640. In Russian
3. *Rasteniya Tsentral'noy Azii*: Po materialam Botanicheskogo instituta im. VL Komarova [Plants of Central Asia: Based on materials of VL Komarov Botanical Institute]. Iss. 13: Plumbaginaceae-Gentianaceae-Asclepiadaceae. Grubov VI, originated. St. Petersburg: SPCPA Press; 2002. 132 p. In Russian
4. *Atlas lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of medicinal plants of the USSR]. Tsitsin NV, editor. Moscow: State Publishing House of Medicinal Literature; 1962. 704 p. In Russian
5. *Poleznye rasteniya Zapadnoy Sibiri i perspektivy ikh introdoktsii* [Useful plants of West Siberia and prospects of their introduction]. Sobolevskaya KA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 380 p. In Russian
6. Veysin' U. Entsiklopediya kitayskoy meditsiny: Tselitel'naya sila prirody [Encyclopedia of Chinese Medicine: The Healing Power of Nature]. St. Petersburg: Neva Publ.; 2004. 448 p. In Russian
7. *Monographs on the Use of Traditional Medicine in Primary Health Care*. Wangchuk D and Choden D, editors. Thimphu, Bhutan: National Institute of Traditional Medicine; 2012. 127 p.



8. Galinskaya VD. Soderzhanie flavonoidov v nekotoryh sibirskih vidah gorechavkovykh (rod *Gentiana* L. i *Swertia obtusa* Ledeb.) [Flavonoid content in some Siberian species of gentian family (genus *Gentiana* L. and *Swertia obtusa* Ledeb.)]. In: *Rastitel'nye resursy Sibiri i ikh ispol'zovanie* [Plant resources of Siberia and their use]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 50-56. In Russian
9. Munkhzhargal N, Zibareva LN, Ebel AL, Lyashevskaya NV, Shul'ts EE, Unzhakova MN, Tengerekova GG, Kuznetsova OV, Slobodchakova EK. Vidy semeystva Gentianaceae – perspektivnye istochniki ecdisteroidov, ksantonov i iridoidov [Species of the family Gentianaceae as promising sources of ecdysteroids, xanthones and iridoids]. In: *Bioraznoobrazie, problem ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov*. Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii [Biodiversity, problems of the environment of the Altai Mountains and adjacent regions. Proc. of the Int. Conf. (Gorno-Altaysk, Russia, 22-26 September, 2008)]. Pt. 2. Gorno-Altaysk: Editorial and Publishing Department of GASU; 2008. pp. 101-104. In Russian
10. *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ih komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'* [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants, their composition and biological activity]. Vol. 4. Caprifoliaceae – Lobeliaceae. Budantsev AL, editor. St. Petersburg, Moscow: Association of scientific editions KMK Publ.; 2011. 630 p. In Russian
11. *Chervona kniga Ukrainy. Roslinnyy svit* [The Red Data Book of Ukraine. Vegetable world]. Didukha YaP, editor. Kiev: Globalkonsalting; 2009. 900 p. In Ukraine
12. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz. Berlin und Hamburg: P. Parey; 1977. 196 p. In German
13. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Mushrooms)]. Moscow: Association of Scientific Editions KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian
14. Chopik VI. Redkie i ischezayushchie rasteniya i zhivotnye Ukrainy [Rare and endangered plants and animals in Ukraine]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1988. 256 p. In Ukraine
15. Tsevelev NN. Rod Gorechavka – *Gentiana* L. [Genus Gentian - *Gentiana* L.]. In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 3. Fedorov AA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. pp. 57-74. In Russian
16. Efremova AA, Pavluk GM, Meleshko IG. Introduction of some kinds from family Gentiana in the conditions of Lviv. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forest University*. 2006;16.4:212-217. In Ukraine
17. Naumenko NI. Flora i rastitel'nost' Yuzhnogo Zaural'ya [Flora and vegetation in the Southern Trans-Urals]. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2008. 512 p. In Russian
18. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov BS, Tichomirov VN. Illyustririvannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii [Illustrated manual of the Middle Russia plants]. Vol. 3. Moscow: Association of Scientific Editions KMK Publ.; Institute of Technological Studies Publ.; 2004. 520 p. In Russian
19. Grossgeim AA. Rod *Gentiana* L. [Genus *Gentiana* L.]. In: *Flora Kavkaza* [Flora of the Caucasus]. Vol. 7. Fedorov AA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1967. pp. 206-215. In Russian
20. Strel'nikova TO. Flora Bashchelakskogo chrebtia [Flora of the Bashchelakskiy ridge]. Novosibirsk: Academic Publishing "Geo"; 2010. 225 p. In Russian
21. Zuev VV. Semeystvo Gentianaceae – Gorechavkovye [The family Gentianaceae]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. pp. 56-85. In Russian
22. Kamelin RV. Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoy Sredney Azii [Florogenetic analysis of the natural flora of the mountainous Central Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 356 p. In Russian

23. Sirotyuk EA. *Gorechavkovye Zapadnogo Kavkaza (osobennosti biologii i ochrany)* [Gentianaceae of the Western Caucasus (features of biology and protection). DrSci. Dissertation, Biology]. Maykop: Maykop State Technological University; 2007. 353 p. In Russian
24. Kuminova AV. *Rastitel'nyy pokrov Altaya* [Altai vegetation cover]. Novosibirsk: SO AN SSSR Publ.; 1960. 450 p. In Russian
25. Ebel AL. *Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altae-Sayanskoy provintsii* [Synopsis of the flora in the north-western part of the Altay-Sayan region]. Revushkin AS, editor. Kemerovo: KREOO «Irbis» Publ.; 2012. 568 p. In Russian
26. Beydeman IN. *Mitodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nyh soobchestv* [Methods for studying plant phenology and plant communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 156 p. In Russian
27. Borisova IV. *Ritmy sezonnogo razvitiya stepnykh rasteniy i zonal'nykh tipov stepnoy rastitel'nosti Tsentral'nogo Kazakhstana* [Seasonal development rhythms of steppe plants and zonal types of steppe vegetation of Central Kazakhstan]. *Trudy Botanicheskogo Instituta im. VL Komarova – Proceedings of VL Komarov Botanical Institute*. 1965;3(17): 64-99. In Russian
28. Golubev VN. *Ekologo-biologicheskie osobennosti travyanistykh rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv lesostepi* [Ecological and biological characteristics of herbaceous plants and forest-steppe plant communities]. Moscow: Nauka Publ.; 1965. 288 p. In Russian
29. Barykina RP, Veselova TD, Devyatov AG, Dzhalilova KhKh, Il'ina GM, Chubatova NV. *Spravochnik po botanicheskoi mikrotehnike. Osnovy i metody* [Handbook on botanical microtechnology. Fundamentals and Methods]. Moscow: MGU Publ.; 2004. 312 p. In Russian
30. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9): 859-865.
31. Vaynagii IV. *O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy* [The method for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
32. *Metodicheskie ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov* [Procedural guidelines on studying seeds of introduced species]. Tsitsin NV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 p. In Russian
33. Artyushenko ZT. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Semya* [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Seed]. Leningrad: Nauka Publ.; 1990. 204 p. In Russian
34. Fedotova TA. *Semeystvo Gentianaceae* [The family Gentianaceae]. In: *Sravnitel'naya anatomiya seyan. Dvudol'nye. Lamiidae, Asteridae* [Comparative anatomy of seeds. Dicotyledones. Lamiidae, Asteridae]. Vol. 7. Tahtajan AL, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2010. pp. 53-75. In Russian
35. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*. 1981;1:345-354.
36. Kravtsova TI. *Sravnitel'naya karpologiya semeystva Urticaceae Juss.* [Comparative carpology of Urticaceae Juss. family]. Moscow: Association of scientific editions KMK Publ.; 2009. 400 p. In Russian
37. Trulevich NV. *Ekologo-fitotsenoticheskie osnovy introduktsii rasteniy* [Ecological and phytocenotic basics of plant introduction]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 216 p. In Russian
38. Karpisonova RA. *Travyanistyye rasteniya shirokolistvennykh lesov SSSR: Ekologo-floristicheskaya i introduktsionnaya harakteristika* [Herbaceous plants of broadleaf forests of the USSR. Ecological and floristic and introduction characteristics]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 205 p. In Russian
39. Levina RE. *Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy* [Reproductive biology of seed plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian

40. Kruglova NN. Kachestvennaya otsenka pyl'tsevyh zeren v zrelyh pyl'nikah ezhi sbornoy *Dactylis glomerata* L. [Qualitative assessment of pollen grains in mature anthers of cocksfoot *Dactylis glomerata* L.]. *Byulleten botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*. 2009;8(1):234-240. In Russian
41. Kataeva TN, Prokopyev AS, Akinina AA, Chernova OD. Seed morphology of some species in the family Gentianaceae. *Biosciences Biotechnology Research Asia*. 2015;12(3):2287-2293. doi: [10.13005/bbra/1902](https://doi.org/10.13005/bbra/1902)
42. Buch TG, Krys' Z-OP. K biologii prorastaniya semyan gorechavki zheltoy [On biology of seed germination of yellow gentian]. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1975;96: 52-55. In Russian
43. Izrail'son VF. Osobennosti stroeniya i prorastaniya semyan sibirskikh vidov roda *Gentiana* L. [Features of structure and germination of Siberian species seeds of the genus *Gentiana* L.]. In: *Voprosy teorii i praktiki semenovedeniya pri introduktsii*: Tezisy dokladov V vsesoyuznogo soveshchaniya [Issues of theory and practice of seed studies for introduction. Proc. of the Vth All-Union Conf. (Minsk, Belarus, 1-3 June, 1977)]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1977. pp. 151-152. In Russian
44. Kroker V, Barton L. Fiziologiya semyan [Seed physiology]. Moscow: Izdatelstvo inostrannoy literatury Publ.; 1955. 400 p. In Russian
45. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchihsya semyan [Handbook on germination of dormant seeds]. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian

Received 27 October 2016; Revised 14 March 2017;

Accepted 30 March 2017; Published 15 June 2017

**Author info:**

**Kataeva Tatyana N**, Engineer of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [gentianka@mail.ru](mailto:gentianka@mail.ru)

**Prokopyev Alexey S**, Cand.Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [rareplants@list.ru](mailto:rareplants@list.ru)