

Dracosephalum stellerianum* Hiltebr. (сем. *Lamiaceae*) в интродукции в Якутском ботаническом саду

П.С. Егорова, к.б.н., Якутский ботанический сад ФГБУН
ИБПК СО РАН

Dracosephalum stellerianum Hiltebr. — змееголовник Стеллера, вид, произрастающий на территории Сибири и Дальнего Востока России. Ареал *D. stellerianum* северо-восточно-азиатский, простирается по горам от Саян, Станового нагорья до гор северо-востока Сибири [1, 2]. *D. stellerianum* входит в комплекс общепоясных монтанных видов, т.е. высокогорных видов, встречающихся на более низких поясах гор—лесном и лесостепном [3]. В Верхоянских горах верхние границы местобитаний *D. stellerianum* отмечены Е.Г. Николиным на высотах более 1500—1800 м над у.м., где вид входит в состав растительных сообществ горно-тундрового пояса, а нижние — на высотах 800—1100 м над у.м., где проходит верхняя граница лесного пояса [2].

D. stellerianum характерен для растительных сообществ лиственничных редколесий, зарослей кедрового стланика, берёзовых криволесий, ивняков, высокогорных лугов, каменистых осыпей и скал [1, 2].

На разных частях ареала популяции *D. stellerianum* уязвимы и сокращают свою численность, вид

включён в списки редких растений многих административных регионов в пределах ареала. На территории Якутии *D. stellerianum* входил в списки охраняемых растений в издании Красной книги Якутской АССР 1987 г. Ввиду обнаружения новых местонахождений вид исключён из списков последующих изданий Красной книги Республики Саха (Якутия), вышедших в 2000 и 2017 гг.

Сведений об успешности интродукции *D. stellerianum* в других ботанических садах мало. В Кузбасском ботаническом саду по результатам первичной интродукции вид выпадал из состава коллекции на третий год [4].

Настоящая работа посвящена интродукции *D. stellerianum* в Якутском ботаническом саду: приведены данные по сезонному развитию и онтогенезу в условиях культуры.

Материал и методы исследования. Якутский ботанический сад расположен в 7 км к юго-западу от г. Якутска. По природным условиям территория типична для Центральной Якутии. Климат района резкоконтинентальный, умеренно-холодный с недостаточным увлажнением. Средние значения температуры воздуха в январе равны в среднем

* Работа выполнена в рамках научно-исследовательского проекта VI.52.1.8. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира северной и центральной Якутии (0376-2016-0001; рег. номер АААА-А17-117020110056-0)

-38,6°С, в июле +19,5°С. Переход среднесуточных температур воздуха через 0°С весной происходит в конце апреля. Безморозный период длится от 155 до 165 дней и заканчивается осенью в начале октября. Период активной вегетации растений начинается в середине мая и заканчивается в первых числах сентября. Сумма активных температур за этот период составляет в среднем 1500–1800°С [5].

В коллекции имеются три образца *D. stellerianum*: первый мобилизован в 1969 г. из окрестностей г. Алдан, с Радиогоры. Второй образец привезён из местности Угино Алданского района в 2014 г., третий – из Среднего Верхоянья, долины реки Тый сынага на хребте Сэтгэ Дабан в 2015 г. Образцы прижились, цветут и дают семена.

Фенологические наблюдения в коллекции проводили по методике И.Н. Бейдеман [6], феноритмотипы определяли в соответствии с методикой И.В. Борисовой [7]. Интродукционная устойчивость определена по шкале, разработанной Р.А. Карпионовой [8].

При изучении онтогенеза использовали концепцию дискретного описания онтогенеза, разработанную Т.А. Работновым [9]. Жизненную форму определяли по взрослым особям, находившимся в средневозрастном генеративном состоянии [10]. При определении семенной продуктивности опирались на работу И.В. Вайначий [11].

Результаты исследования. В сезонном развитии растений наиболее значимыми признаками являются сроки весеннего отрастания, начала цветения и продолжительности вегетации, что позволяет определить их фенологический тип [7]. *D. stellerianum* зимует с зелёными листьями. Весной на верхушках побегов сохраняются несколько пар зелёных листьев, они начинают вегетацию сразу со сходом снега. В центральной Якутии в среднем это отмечается в последней декаде апреля. Перезимовавшие побеги засыхают в конце июня – начале июля. Новые молодые побеги отрастают в первой декаде мая, они выносят первые бутоны. Массовая бутонизация отмечается 5–8 июня. Первые цветы раскрываются 5 июня, а массовое цветение начинается с 14 июня. Первая волна цветения продолжается до конца второй декады июля, а цветение боковых и отставших побегов растягивается вплоть до заморозков. Первые семена созревают к 6–10 июля, массовое созревание отмечается в третьей декаде июля. Отцветшие побеги засыхают поздней осенью. В последней декаде июля происходит отрастание новой генерации побегов, средняя дата 28 июля. Эти побеги уходят в зиму зелёными. Т.о. *D. stellerianum* по сезонному развитию относится к длительно вегетирующему весенне-летне-зимнезелёному типу. Сохранение зелёной листвы до поздней осени и ранней весной даёт растению максимальную продуктивность в условиях высокогорий.



Рис. 1 – Цветение *Dracocephalum stellerianum* в питомнике

В культуре для особей *D. stellerianum* на разных периодах онтогенеза характерно развитие двух разных биоморф. Растения, возникшие из семян, формируют длиннокорневищно-стержнекорневую каудексовую зимнезеленую биоморфу. Данная жизненная форма преобладает у сибирских видов змееголовников секций *Calodracon*, *Idiodracon*, *Dracocephalum*, *Keimodracon* и для секции *Palmata*, к которому относится *D. stellerianum* [12]. Вегетативное разрастание приводит к образованию крупных, до 70 см в диаметре куртин, состоящих из первичного куста, многочисленных парциальных кустов и побегов. При механическом повреждении или отмирании корневищ происходит вегетативное размножение, которое приводит к обособлению рамет. Обособившиеся раметы, разрастаясь, формируют новую биоморфу, отличающуюся отсутствием стержневой корневой системы – длиннокорневищно-рыхлокустовую.

Монокарпические побеги *D. stellerianum* бывают двух типов: удлинённые и корневищно-удлинённые. За вегетационный сезон в условиях питомника отрастают две генерации удлинённых побегов: первая – моноциклические весенние побеги, отрастающие в конце мая из почек на базальной части прошлогодних побегов. Они проходят полный цикл развития и отмирают после его завершения поздней осенью. Вторая генерация удлинённых побегов отрастает во второй половине июля – начале августа. Эти побеги вегетируют до поздней осени и ранней весной, развиваются по неполному циклу и засыхают в июне – начале июля.

Корневищно удлинённые побеги дициклические, в первый год растут плагиотропно в субстрате, на второй год обычно прорастают, образуя парциальные кусты. С помощью этих побегов происходит вегетативное размножение на осыпающихся, слабо закреплённых грунтах высокогорий. При отделении парциальные кусты быстро укореняются и способны к многократному размножению. У семенного растения в культуре вегетативное размножение происходит активно, начиная с виргинильного до

средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, в более зрелом возрасте затухает.

Онтогенез генеты длиннокорневищно-стержнекорневой каудексовой биоморфы *D. stellerianum*.

В онтогенезе *D. stellerianum* было выделено четыре периода и восемь онтогенетических состояний: 1) латентный период — плоды (эремы); 2) прегенеративный период — проростки, ювенильное, виргинильное; 3) генеративный период — молодое, средневозрастное и старое генеративное; 4) постгенеративный период — субсенильное и сенильное.

Латентный период. Плоды (эремы) *D. stellerianum* довольно крупные (масса 1000 семян 1,5–2 г), удлинённо-овальной формы, длиной $0,28 \pm 0,004$, шириной $0,14 \pm 0,002$ см, тёмно-бурого цвета. Посевные качества ежегодно высокие, энергия прорастания — 50–60, лабораторная всхожесть — 80–85%. В полевых условиях всхожесть выше при подзимнем посеве.

Прегенеративный период. Посев был произведён осенью 2010 г. семенами из Алданского района. Всходы отмечены 5 июня 2011 г, появление первого настоящего листа — 13 июня. Прорастание надземное. Продолжительность фазы проростков в культуре составляет 20–25 дней. В этот период надземная часть растения представлена первичным побегом с семядолями и 1–2 парами настоящих листьев. Семядоли округло-лопатчатые, 0,4 см в длину и 0,6 см в ширину, на черешках — 0,6 см. Первые листья ювенильного типа, пластинки округлые, с городчатыми краями, до 0,8 см длины, 0,9 см ширины, с черешками в 1 см. Эпикотиль до 0,5–0,8 см, гипокотиль до 1,4–1,8 см. Подземные органы представлены главным корнем длиной 7–9 см и диаметром 1 мм.

В ювенильном состоянии в начале июля начинается рост первичного побега в длину до 2,5–3,5 см. Семядоли к тому времени начинают отмирать (3 июля), число листьев всего 2–3 пары. Листья ювенильного типа с округлыми пластинками, длиной 2,3–2,5 см, шириной до 2,5 см. Позже, в конце июля, у растений появляются боковые побеги из почек первой пары листьев. Корневая система смешанная: представлена стержневым главным корнем длиной 14–18 см и 1–2 придаточными корнями, развивающимися в зоне гипокотилия. Длительность состояния — примерно 1 мес. В культуре развитие происходит быстрыми темпами, из-за этого имматурное состояние не выделяется.

В виргинильном возрастном состоянии, которое в культуре наступает в первой декаде августа, образуется первичный куст из 4–6 побегов высотой 7–10 см. Побеги несут по 6–7 пар листьев. Изменяется форма листьев. Пластинки листьев становятся продолговатыми, длиной 4,8–5,5 и шириной 3,5–4 см, на черешках 2–3 см. Подземная часть состоит из главного стержневого корня

18–25 см длиной, немногочисленных придаточных корней. Развивается каудекс 2–3 см длины и до 0,5–0,8 см толщины. В виргинильном состоянии начинается вегетативное разрастание. Из почек в зоне верхней части каудекса отрастают гипогенные плагиотропные отбеги в количестве 2–3 шт. Длительность виргинильного состояния — с начала августа до конца июня следующего года вегетации. Таким образом, прегенеративный период развития *D. stellerianum* в культуре продолжается в течение одного вегетационного сезона.

Генеративный период. В молодом генеративном состоянии образуется куртина, в состав которой входит первичный куст из 9–30 удлинённых побегов и 1–2 прорастающих парциальных кустов. Большая половина побегов зацветает в период массового цветения в июне. Цветущий побег имеет высоту до 16–22 см, несёт до 4–5 пар листьев и одно соцветие до 8–14 см высотой. Соцветие — простой тирс с 6–10 метамерами, в узлах соцветий располагается супротивно по 3–5 цветков. Цветки крупные, ярко-синие, высота трубки до 2,0 см, ширина зева 1,0 см. Продолжается вегетативное разрастание: число гипогенных корневищ увеличивается до 7–10 шт. Некоторые из них прорастают на расстоянии от первичного куста. Продолжительность возрастного состояния в культуре — один вегетационный сезон.

В средневозрастном генеративном состоянии образуется широкая куртина. Гипогенные корневища разветвляются в парциальные побеги и кусты. Диаметр куртины в цветущем состоянии достигает 50–70 см. Каудекс становится многоглавым, достигает в длину 4–5 см, в ширину 1,8–2,3 см. Корневая система смешанная, длина стержневого корня достигает 28–30 см. В период массового цветения на растении насчитывается более 100–120 цветущих и до 60–100 вегетативных побегов. На растении наряду с простыми генеративными побегами формируются разветвлённые генеративные побеги. Такие побеги длинные, до 35–42 см, несут по 2–4 соцветия высотой до 15–22 см, состоящие из 9–12 метамеров. Соцветия боковых побегов почти не отличаются по размерам от верхушечных.

Были определены параметры семенной продуктивности. В верхушечном соцветии цветущего побега закладывалось в среднем $46,2 \pm 2,64$ шт. цветков, т.е. 184,8 семязачек, из которых формировалось до $35,6 \pm 3,19$ шт. эрем. Коэффициент семенной продуктивности верхушечного соцветия составил 25%. Хотя качество семян в культуре высокое, семянцев вокруг кустов мало. Активно происходит вегетативное размножение. В результате механического повреждения и перегнивания корневищ от куртины отделяются парциальные кусты. Образуется клон. Особи пребывают в средневозрастном состоянии третьего-четвертого вегетационных сезона.

Старое генеративное состояние. Начиная с пятого года вегетации отмечается появление проплешин

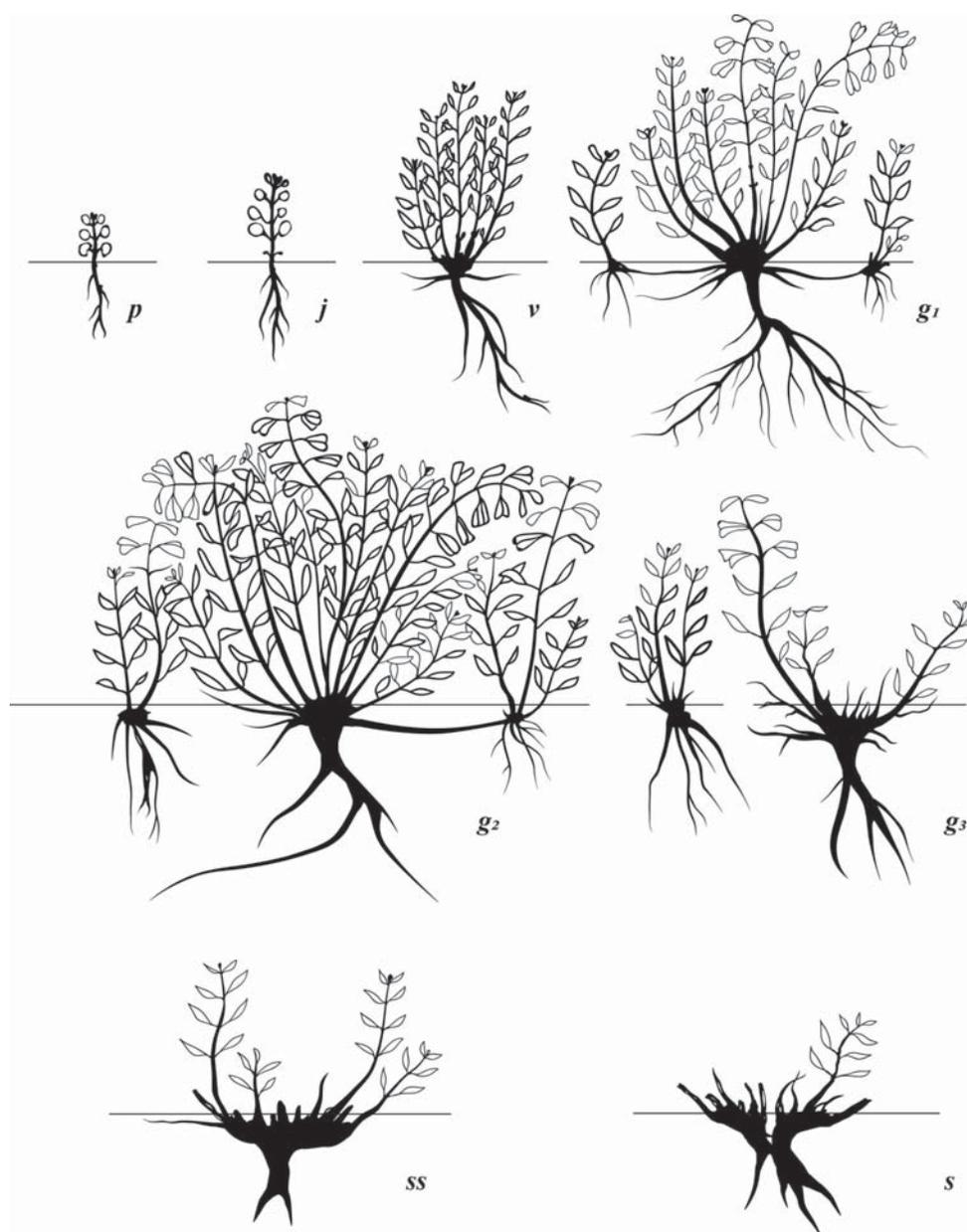


Рис. 2 – Схема онтогенеза длиннокорневищно-стержнекорневой каудексовой биоморфы *Draccephalum stellerianum*:

p – проростки; *j* – ювенильные; *v* – виргинильные; *g₁* – генеративные молодые; *g₂* – генеративные зрелые; *g₃* – генеративные старые; *ss* – субсенильные; *s* – сенильные

в центре куста. Уменьшается количество цветущих побегов, они сконцентрированы по краям. Высота генеративных побегов уменьшается до 18–29 см, нет разветвлённых побегов. Размер соцветий небольшой, до 10–12 см в высоту, состоят из 6–7 метамеров. У старых генеративных растений каудекс начинает разваливаться. Происходит партикуляция. Образовавшиеся партикулы жизнеспособны, находятся в старом генеративном состоянии.

Постгенеративный период. В субсенильном, сенильном онтогенетическом состояниях центральный каудекс полностью разрушен. Перегнивают подземные корневища, вегетируют только наиболее жизнеспособные партикулы по периферии куртины. Просуществовав 1–2 года, они также отмирают.

Онтогенез раметы длиннокорневищно-рыхлокустовой биоморфы. Раметы, возникшие при отмирании коммуникационных корневищ, проходят свой неполный или сокращённый онтогенез. При отделении от материнского куста они находятся в виргинильном состоянии. Чаще всего представлены парциальным кустом из 3–8 удлинённых вегетативных побегов с хорошо развитой придаточной корневой системой.

На следующий год парциальные кусты переходят в молодое генеративное состояние. По морфологическим параметрам парциальные кусты отличаются от семенных особей только отсутствием каудекса и стержневого корня. В кусте насчитывается до 10–20 шт. побегов высотой 20–25 см, примерно

половина из них генеративные. Цветущие побеги неразветвлённые, с одним небольшим соцветием 10–12 см высоты. Вегетативное разрастание происходит активно, корневища появляются большей частью из почек на базальной части куста.

Если условия благоприятствуют развитию (в первую очередь достаточной площади питания), в средневозрастном генеративном состоянии рамета за счёт вегетативного разрастания может достигать значительных размеров. Формируется рыхлокустовая биоморфа с мощной придаточной корневой системой. Так, раметы, привезённые из Угино Алданского района, на третий год образовали куст, в котором в период массового цветения насчитывалось до 100 цветущих побегов. В кусте до 1/3 побегов были с 2–3 соцветиями. Средневозрастное состояние продолжается в течение 3–4 лет.

Частный онтогенез рамет *D. stellerianum* непродолжительный, проплешины в центре образуются уже на четвёртом-пятом году жизни. У старых генеративных рамет образуется 3–6 генеративных побегов небольшой высоты с укороченными соцветиями. Вегетативное разрастание прекращается. Старение вегетативно возникших растений в культуре происходит быстрыми темпами.

У субсенильных и сенильных рамет преобладают вегетативные побеги, небольшой высоты, растущие по краям куста. Большая часть куста отмирает.

Вывод. В коллекциях Якутского ботанического сада образец *D. stellerianum* из окрестности г. Алдан выращивается более 40 лет. Новые образцы также хорошо прижились. Образцы ежегодно проходят полный цикл развития побегов, формируют семена с высокой всхожестью, размножаются вегетативно. Вредителями и болезнями не повреждаются. Ре-

зультаты позволяют причислить вид к устойчивым, перспективным в условиях интродукции растениям.

Наблюдения за онтогенезом *D. stellerianum* в условиях питомника показали, что полный онтогенез вида складывается из онтогенеза генеты, выросшей из семени и сокращенных онтогенезов вегетативно возникших рамет. В культуре онтогенез генеты осуществляется в течение восьми-девяти вегетационных сезонов. Период с наиболее высокой декоративностью наступает со второго по пятый вегетационные сезоны.

Литература

1. Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение её видов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 568 с.
2. Николин Е.Г. Конспект флоры Верхоянского хребта. Новосибирск: Наука, 2013. 248 с.
3. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 263 с.
4. Вронская О.О. Результаты первичной интродукции видов семейства *Lamiaceae* Lindl. (яснотковые) в Кузбасском ботаническом саду // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 11 (157). С. 96–100.
5. Агроклиматические ресурсы Якутской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 109 с.
6. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 156 с.
7. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
8. Карписонова Р.А. Оценка успешности интродукции многолетних по данным визуальных наблюдений // Тезисы докладов VI съезда ВБО. Кишинев, 12–17 сент. 1978 г. Л.: Наука, 1978. С. 175–176.
9. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов и в сообществе // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 132–145.
10. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–208.
11. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
12. Денисова Г.Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracocephalum* L.: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 176 с.