

Особенности сезонного развития *Thymus extremus* Klokov (Lamiaceae) при интродукции

Ю. А. ПШЕНИЧКИНА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: scutel@yandex.ru

Статья поступила 19.02.2014

Аннотация

В течение трех лет изучались особенности сезонного развития эндемика Сибири *Thymus extremus* Klokov (Lamiaceae) в условиях интродукции. Особое внимание удалено формированию генеративной сферы вида. Установлено наличие двух типов цветков: обоеполые и частично андростерильные. Последние выявлены впервые для данного вида. Обсуждается вероятность влияния климатических факторов на формирование у *Th. extremus* цветков разного типа.

Ключевые слова: *Thymus extremus*, половая дифференциация, климат, интродукция.

Наследственно устойчивые морфолого-физиологические различия у растений, связанные с дифференциацией пола особи или цветков, являются проявлением полового полиморфизма [Эмбриология..., 2000]. Изучение особенностей цветения и половой дифференциации может способствовать решению ряда теоретических вопросов в области систематики и адаптационной стратегии видов. Несомненно, это важно для полиморфных таксонов, к которым принадлежит род тимьян (*Thymus* L., сем. Lamiaceae). Биология цветения изучалась в основном у европейских видов тимьяна [Darwin, 1877; Злобина, 1967; Mannicacci et al., 1988; Гогина, 1990; Корсакова и др., 2012]. Для большинства видов рода установлено явление гинодиэции или женской двудомности, когда одни особи образуют обоеполые цветки, другие – только пестичные [Годин, Демьянова, 2013]. В литературе приводятся сведения о влиянии фак-

торов внешней среды на формирование полового типа растений [Федоров, 1947; Чайлахян, Хрянин, 1982]. Экологические факторы вызывают изменения в содержании тех фитогормонов в растении, которые регулируют проявление пола при дифференциации генеративных органов [Хрянин, 2001]. Например, повышенная влажность и снижение температуры воздуха могут способствовать формированию женских растений у двудомных видов [Минина, 1952; Шереметьев, 1985]. Е. Е. Гогина [1990] для некоторых диэтических видов тимьянов отмечала формы, меняющие свое половое состояние как в течение цветения, так и в разные годы, и связывала это с условиями водоснабжения и влажностью воздуха.

Цель работы – изучить особенности цветения и половой дифференциации эндемика Сибири *Thymus extremus* Klokov (Lamiaceae) в условиях интродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск), куда растения тимьяна крайнего (*Th. extremus* Klokov) были доставлены из природной популяции, произрастающей на песчано-галечниковом участке в злаково-разнотравно-дриадовом сообществе в районе 547 км трассы Якутск – Магадан.

Фенологические наблюдения проводили согласно стандартной методике [Бейдеман, 1974] в течение вегетационных сезонов 2011–2013 гг.

Половой тип цветков определяли визуально на 50 модельных генеративных побегах через каждые три-четыре дня в течение всего периода цветения. Морфометрический анализ осуществляли на 30–100 экземплярах цветков с помощью микроскопа Discovery с программным обеспечением AxioVision.

Анализировали среднесуточную температуру воздуха и сумму осадков за периоды прохождения фенофаз вида в исследуемые годы, а также средние многолетние данные [Архив погоды...; Обзор..., 2012; Обзор..., 2013].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение ритмов сезонного развития *Th. extremus* показало, что в культуре вид проходит следующие фенологические фазы: весеннее отрастание, бутонизация, цветение, плодоношение, летне-осенне отрастание (рис. 1). При этом наступление фенофаз у особей *Th. extremus* в одинаковых экологических условиях интродукции разнится по годам. Возобновление весенней вегетации тимьяна

начиналось после устойчивого перехода среднесуточной температуры воздуха выше +5 °C. Аномально высокие температуры воздуха в апреле 2011, 2012 гг. способствовали быстрому сходу снежного покрова и раннему началу вегетации (рис. 2). Весеннее отрастание начиналось с середины апреля и продолжалось до первой декады июня. Продолжительность этого периода составила в среднем 50–55 дней. Низкие среднемесячные температуры воздуха в 2013 г. привели к тому, что период вегетации у вида растянулся до июля и составил 80 дней. Самое раннее начало бутонизации за исследуемые годы наблюдалось в 2012 г. – в середине мая. Температура воздуха в этот период составила +12 °C, что близко к норме, за месяц выпало 35 % месячной нормы осадков. Самое позднее наступление бутонизации наблюдалось в 2013 г. – в середине июня, почти на месяц позднее, чем в предыдущие годы. Цветение особей *Th. extremus* в 2011, 2012 гг. продолжалось с июня до августа – сентября (70–85 дней). В эти годы в июне стояла аномально жаркая погода. Температура воздуха превышала норму на 2–6 °C. Наблюдался дефицит осадков, в июле 2012 г., например, за месяц выпало всего 7 % месячной нормы. Период цветения *Th. extremus* в 2013 г. составил 55 дней (с июля до середины августа). Температура воздуха в этот период была ниже, а месячная сумма осадков выше средней многолетней. Созревание семян в 2011 г. начиналось с третьей декады июня, в 2012, 2013 гг. с середины июля. Продолжительность периода по годам составила в среднем 60–70 дней. После плодоношения у *Th. extremus* начинается период летне-осенне отрастания. Растения *Th. extremus* уходят под снег с живыми листьями. От начала отрастания до созревания

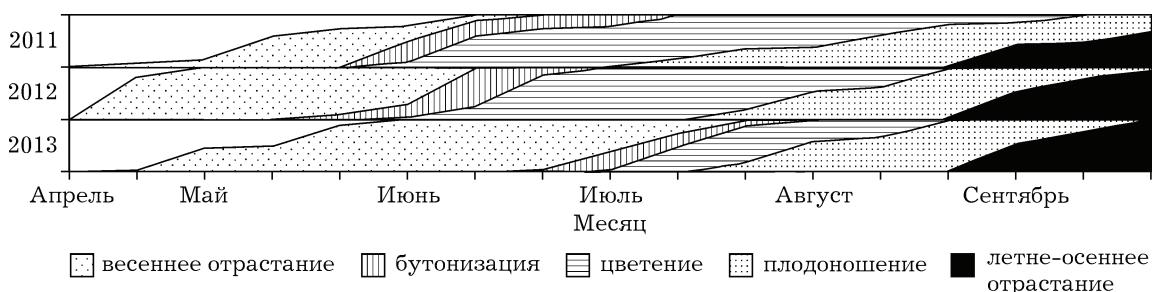


Рис. 1. Фенологические спектры *Thymus extremus* при интродукции

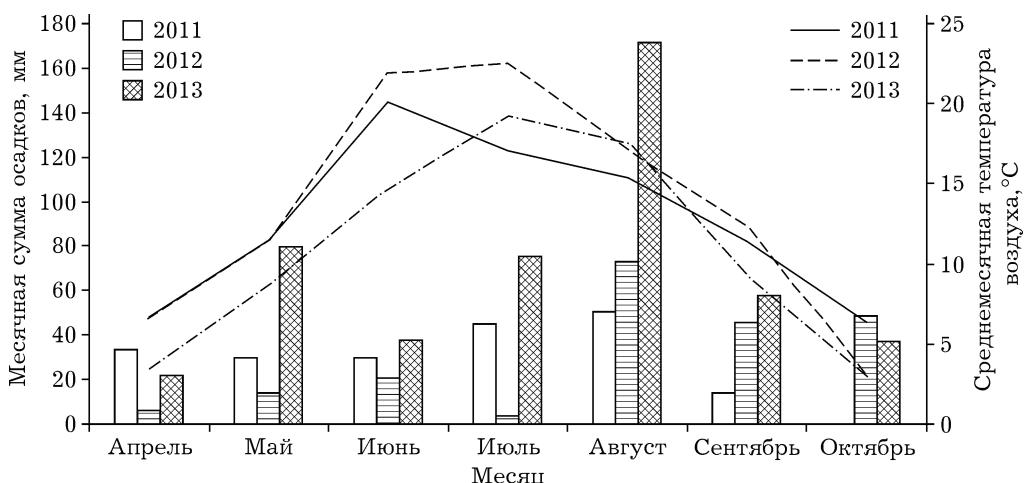


Рис. 2. Климатические характеристики района интродукции

семян проходит у особей *Th. extremus* 165 ± 5 дней, что вполне соответствует средним значениям вегетационного периода района интродукции. В условиях Новосибирска средняя продолжительность периода с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ составляет 158 дней.

Дальнейшее исследование показало, что *Th. extremus* относится к гермафродитным видам с обоеполыми цветками, но в единичных случаях на побегах встречаются и частично андростерильные цветки, что для этого вида определено впервые.

Частично андростерильными цветками мы считаем такие, тычинки которых имеют укороченную тычиночную нить и редуцированные пыльники [Старшова, 1996]. Соцветия *Th. extremus* головчатые. Обоеполый цветок зигоморфный. Венчик спайнолепестный, двугубый, около 9,6 мм в длину, опадающий после отцветания. Окраска лепестков венчика лиловая. Чашечка опущенная, зеленая, 6 мм в длину, после отцветания буро-малиновая, остается при созревающем плоде. Четыре тычинки фертильные (две длинные, две короткие). Тычиночные нити голые, гладкие. Связник соединяется с тычиночной нитью с помощью сочленения. Пыльники четырехгнездные, открываются продольной щелью. Гинецей однопестичный. Для обоеполых цветков характерна протерандрия.

Сравнение изменчивости признаков генеративной сферы вида показывает, что эти признаки являются достаточно стабильными, с низким уровнем изменчивости как в тече-

ние одного года, так и в динамике по годам (см. таблицу).

Частично андростерильные цветки характеризуются разной степенью редукции андроцоя. У обнаруженных цветков по четыре очень коротких тычинки с невскрывающимися пыльниками. Тычинки этих цветков практически в 4 раза короче, чем у обоеполых. Этот признак наиболее вариабельный. Параметры частично андростерильных цветков *Th. extremus* несколько ниже, чем обоеполых. Данная тенденция сохраняется во все годы наблюдений. Это подтверждает экспериментально доказанный на примере *Glechoma hederacea* L. факт, что уменьшение фертильных тычинок приводит к уменьшению размеров венчика [Plack, 1957].

В 2011 и 2012 гг. число частично андростерильных цветков составило менее 0,5 % от общего числа цветков, а общее число цветков на побег – в среднем 27,3 и 30,5 шт. соответственно. Увеличение числа частично андростерильных цветков (2 % от общего числа цветков), а также уменьшение параметров обоеполых цветков и числа цветков на побег (21,9 шт.) наблюдалось холодным и дождливым летом 2013 г. Это согласуется с нашими исследованиями гиномонозичного вида *Th. elegans* Serg. [Гордеева, Пшеничкина, 2011], у которого ухудшение климатических условий вегетационного периода приводило к увеличению процента пестичных и частично андростерильных цветков.

Морфометрические параметры цветков разных половых типов на модельных побегах *Th. extremus*

Параметр, мм	Обоеполый цветок		Частично андростерильный цветок	
	2011 г.	2012 г.	2013 г.	
Длина чашечки	<u>4,10 ± 0,06</u> 11,13	<u>4,23 ± 0,04</u> 6,57	<u>3,93 ± 0,07</u> 13,15	<u>3,85 ± 0,08</u> 11,62
Ширина чашечки	<u>2,19 ± 0,03</u> 10,13	<u>2,21 ± 0,02</u> 5,43	<u>2,21 ± 0,03</u> 9,35	<u>1,87 ± 0,03</u> 10,20
Длина венчика	<u>9,60 ± 0,07</u> 5,44	<u>9,62 ± 0,07</u> 4,80	<u>9,53 ± 0,08</u> 6,04	<u>8,27 ± 0,11</u> 7,69
Ширина нижней губы венчика	<u>2,61 ± 0,06</u> 15,99	<u>2,59 ± 0,05</u> 13,83	<u>2,56 ± 0,06</u> 17,70	<u>2,34 ± 0,04</u> 9,11
Ширина верхней губы венчика	<u>3,13 ± 0,04</u> 9,23	<u>3,14 ± 0,04</u> 8,57	<u>2,97 ± 0,04</u> 10,56	<u>2,93 ± 0,05</u> 10,22
Длина пестика	<u>10,11 ± 0,22</u> 15,42	<u>10,94 ± 0,15</u> 9,48	<u>10,48 ± 0,15</u> 9,86	<u>10,44 ± 0,23</u> 12,93
Длина длинной тычинки	<u>4,94 ± 0,07</u> 9,45	<u>5,04 ± 0,09</u> 13,34	<u>4,78 ± 0,11</u> 16,38	<u>1,07 ± 0,06</u> 29,43
Длина короткой тычинки	<u>4,26 ± 0,06</u> 9,34	<u>4,35 ± 0,06</u> 9,02	<u>4,24 ± 0,08</u> 14,19	<u>0,95 ± 0,05</u> 27,72

П р и м е ч а н и е. В знаменателе – коэффициент вариации, %.

Появление частично андростерильных цветков у обоеполого вида *Th. extremus* при неблагоприятных условиях вегетационного сезона (низкие температуры воздуха и большое количество осадков) говорит о влиянии факторов среды на формирование генеративной сферы и указывает на динамику процесса дифференциации пола у этого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении особенностей цветения и половой дифференциации эндемика Сибири *Th. extremus* установлено, что у вида наряду с обоеполыми цветками в единичных случаях на побегах встречаются и частично андростерильные цветки, что для данного вида определено впервые. Период вегетации от начала отрастания до созревания семян составляет для особей *Th. extremus* 165 ± 5 дней, что соответствует средним значениям вегетационного периода района интродукции. Низкие температуры воздуха и большое количество осадков в течение вегетационного сезона могут способствовать уменьшению общего числа цветков на побег и появлению частично андростерильных цветков у обоеполых видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Архив погоды в Новосибирске // <http://www.pogodaiklimat.ru/>
- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 155 с.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М: Наука, 1990. 208 с.
- Годин В. Н., Демьянова Е. И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Гордеева Н. И., Пшеничкина Ю. А. Роль факторов внешней среды при интродукции эндемичного вида *Thymus elegans* Serg. // Научные ведомости БелГУ, сер. Естественные науки. 2011. № 3 (98), вып. 14/1. С. 309–312.
- Злобина Л. М. Цветение и опыление тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.) // Ботаника. Исследования. Белорусское отделение ВБО. Минск, 1967. Вып. 6. С. 111–117.
- Корсакова С. П., Работягов В. Д., Федорчук М. И., Федорчук В. Г. Интродукция и селекция видов рода *Thymus* L. (биология, экология и биохимия). Херсон: Айлант, 2012. 244 с.
- Минина Е. Г. Смещение пола у растений под действием факторов внешней среды. М.: АН СССР, 1952. 198 с.
- Обзор состояния окружающей среды в городе Новосибирске за 2011 год / И.Ф. Ильинкова, М. В. Купранова, О. Р. Касьянова, И. С. Рябухина, О. Г. Привалова, Ю. В. Селюнин, Л. И. Синявская, Т. В. Скублинская, С. М. Муртазин, Е. А. Ванеева, А. Г. Шарикалов, А. И. Игуменов. Новосибирск: ООО Издво “Сибиrint”, 2012. 100 с.

- Обзор состояния окружающей среды в городе Новосибирске за 2012 год / И. Ф. Ильинова, Н. В. Лапшина, И. С. Рябухина, Л. И. Синявская, А. Г. Шарикалов, А. И. Игуменов. Новосибирск: ООО Изд-во "Сибиринт", 2013. 100 с.
- Старшова Н. П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 1. С. 64–74.
- Федоров А. А. Аномалии в строении соцветий *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. и их возможное толкование // Сов. ботаника. 1947. Т. XV, № 2. С. 61–74.
- Хрянин В. Н. Дифференциация пола у растений // Вестн. Башкирск. ун-та. 2001. № 2 (I). С. 170–173.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. 176 с.
- Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботан. журн. 1985. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / под ред. Т. Г. Батыгиной: в 3 т. СПб., 2000. 640 с.
- Darwin C. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. L., 1877. 352 p.
- Mannicacci D., Atlan A., Rosello J. A. E., Couvet D. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (*Lamiaceae*) // Int. J. Plant Sci. 1988. Vol. 159, N 6. P. 948–957.
- Plack A. Sexual dimorphism in Labiateae // Nature. 1957. Vol. 180, November 30. P. 1218–1219.

The Seasonal Characteristics of *Thymus extremus* Klokov (Lamiaceae) after Introduction

Yu. A. PSHENICHKINA

Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: scutel@yandex.ru

A three-year study of seasonal development of the introduced Siberian endemic *Thymus extremus* Klokov (Lamiaceae) was conducted. Special attention was given to the formation of generative sphere of the species. The presence of two types of flowers was detected: bisexual and partly androsterile. The latter were detected for this species for the first time. The possible impact of climatic factors on the formation of flowers of different types on *Th. extremus* was discussed.

Key words: *Thymus extremus*, sexual differentiation, climate, introduction.

