

Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии

Е. Б. ТАЛОВСКАЯ, В. А. ЧЕРЕМУШКИНА, Г. Р. ДЕНИСОВА

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

Статья поступила 03.04.2018

Принята к печати 20.04.2018

АННОТАЦИЯ

Изучено разнообразие жизненных форм, структура особей и онтоморфогенез *Thymus extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus* и *T. pavlovii* в условиях Якутии. Установлено, что для видов характерно формирование двух жизненных форм и трех типов биоморф: моноцентрический вегетативно-неподвижный полукустарничек (*T. extremus*), неявнополицентрический вегетативно-полуподвижный полукустарничек и кустарничек (*T. indigirkensis* и *T. brevipetiolatus* соответственно), явнополицентрический вегетативно-подвижный полукустарничек (*T. pavlovii*). Основу куста взрослых особей образует многолетняя моноподиально-симподиально нарастающая составная скелетная ось, которая отличается у особей тимьянов по способу нарастания и положению в пространстве. Анализ развития особей видов в Якутии позволил выявить общие и специфические черты. Общими признаками для видов являются преобладание полукустарничковой жизненной формы и ее морфологическая пластичность, небольшое разнообразие и сокращение длительности фаз морфогенеза, неглубокое омоложение рамет, длительное моноподиальное нарастание побегов (до 10 лет) и преобладание розеточных побегов в структуре особи. Отличия выявлены в зависимости от условий конкретных местообитаний видов. При произрастании особей *T. extremus* на ровной поверхности и высокой задернованности формируется плотный первичный куст. На свободных участках субстрата при ступенчатых понижениях микро-рельефа – первичный куст *T. extremus* рыхлый. У *T. brevipetiolatus*, произрастающего в степи на склоне холма, структура особи образована только розеточными побегами, их длительное моноподиальное нарастание поддерживается благодаря сохранению (в течение 1–2 лет) сухих листьев. Для *T. pavlovii*, произрастающего на моховом субстрате, характерно полегание побегов, интенсивное их окоренение и усиление вегетативной подвижности, сокращение длительности онтогенеза особей за счет быстрого перегнивания материнских структур. Выявленные особенности развития тимьянов являются механизмами морфологической адаптации, которые обеспечивают видам выживаемость в разных эколого-ценотических условиях Якутии.

Ключевые слова: *Thymus*, адаптация, экотоп, морфогенез, Якутия.

Республика Саха (Якутия) издавна привлекает к себе внимание исследователей. Уникальные особенности растений, прошедших длительный путь естественного отбора в не-

благоприятных условиях среды, обеспечили им выживаемость и распространение на данной территории. Якутия занимает обширную территорию (более 3 млн км²), для которой

характерна сложность рельефа (сочетание складчатой и платформенной областей), резко континентальный климат (низкие зимние и высокие летние температуры), засушливость (годовые суммы осадков на большей части территории до 250 мм), повсеместное залегание многолетней мерзлоты (глубина сезонного протаивания изменяется от нескольких десятков сантиметров до 2–3 м, иногда более), мерзлотные почвы [Атлас..., 1989; Самсонова, 2000]. Виды рода *Thymus* L. в Якутии встречаются довольно часто и по оценке внутриландшафтной (экотопической) активности видов относятся к высокоактивным [Николин, 2013]. По данным М. В. Караваева [1974], на территории республики встречается 15 видов рода *Thymus*. Позднее В. М. Васюковым [2015, 2016] приведены новые данные по распространению и таксономическому составу этого рода на территории Севера Сибири. Только для северных районов Якутии автором отмечено около 17 видов. Виды данного рода в Якутии встречаются в основном в составе участков степной растительности, расположенных на южных и юго-западных щебнистых склонах коренных берегов рек, по вершинам сопок, где происходит быстрое и глубокое оттаивание грунта весной и ранним летом [Караваев, 1974; Васюков, 2016]. В горах данные растения растут в азональных дриадовых сообществах подгольцового пояса. Их местообитания характеризуются слабо развитой почвой, иногда с наледями в весеннее время [Ермаков и др., 2010]. Часто в сообществах тимьяны являются доминантами, а также они нередко встречаются в реликтовых степных комплексах, где входят в состав петрофитных сообществ, приуроченных к наиболее прогреваемым выпуклым частям склонов с щебнистым субстратом [Юрцев, 1981]. Участвуют при зарастании эродированных склонов на лишайниково-злаково-разнотравной стадии [Телятников и др., 2015].

Изучение особенностей развития тимьянов, обеспечивающих им выживаемость в условиях Якутии, ранее практически не проводилось. Только частично это отражено в работах Е. Е. Гогиной [1990] и П. С. Егоровой [2014]. Полученные результаты, с одной стороны, позволят расширить представления о

спектре жизненных форм тимьянов, с другой – понять морфологические механизмы адаптации и, как следствие, особенности их распространения и эволюции. В связи с этим, цель работы – выявление морфологических механизмов адаптации видов рода *Thymus* к условиям произрастания в Якутии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – четыре модельных вида рода *Thymus*: *T. extremus* Klok., *T. indigirkensis* Karav., *T. brevipetiolatus* Čár, *T. pavlovii* Serg., произрастающих в Якутии. Название *T. brevipetiolatus* использовано вместо *T. oxyodontus* Klokov, согласно В. М. Васюкову [2015]. Определение видов тимьянов проведено совместно с канд. биол. наук В. М. Доронькиным. Местообитания модельных видов отличаются по форме рельефа, эколого-ценотическим условиям, субстрату.

T. extremus изучен в окрестностях г. Якутск в разнотравно-типчаковом степном сообществе (*Festuca lenensis* Drobow, *Artemisia pubescens* Ledeb., *Veronica incana* L., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.), расположенном на юго-восточной экспозиции пологого склона коренного берега р. Лена. Крутизна склона 10°. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя 80 %, проективное покрытие (ПП) вида – 3 %. Почва лугово-черноземная супесчаная.

T. brevipetiolatus собран в окрестности с. Смородичный (Кобяйский р-н) в прострело-типчаково-пырейной степи (*Festuca lenensis*, *Elymus turuchanensis* (Reverd.) Czerep., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Veronica incana*) на склоне южной экспозиции, крутизна 5°. ОПП 80 %, ПП вида – 1 %. Почва – суглинок с небольшим количеством щебня.

T. indigirkensis изучен в окрестностях пос. Сангар (Кобяйский р-н), в закустаренном *Spiraea dahurica* (Rupr.) Maxim. и *Rosa acicularis* Lindl. разнотравно-злаковым степном сообществе (*Agropyron villosum* (L.) Link, *Festuca lenensis*, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Draacocephalum palmatum* Steph. ex Willd., *T. indigirkensis*) на склоне южной экспозиции коренного берега р. Лена, крутизна 5°. ОПП 60 %, ПП вида – 5 %. *T. indigirkensis* произрастал на мелкоземистой почве, покрытой щебнем.

T. pavlovii собран в Томпонском р-не, на южной экспозиции склона хр. Сете-Дабаш, правый борт долины руч. Тый-Сынога, крутизна 30°. Склон представляет собой скально-осыпные обнажения, покрытые растительностью (*Bromopsis pumPELLIANA* (Scribn.) Holub, *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvelev, *T. pavlovii*, *Dracocephalum stellerianum* F. Hiltbr., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.); окружен смешанным лесом с участием *Betula lanata* (Regel) V. N. Vassil., *Salix phylicifolia* L., *Spiraea dahurica*, *Dryas grandis* Juz. ОПП 35 %, ПП вида – 5 %. Особи *T. pavlovii* располагались среди мха в расщелинах скальных обнажений, где сочится вода.

При определении жизненной формы тмьянцов использовали эколого-морфологическую классификацию жизненных форм И. Г. Серебрякова [1962]. Тип биоморфы модельных видов установлен в соответствии с фитоценотической классификацией О. В. Смирновой [1987], построенной на особенностях пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней растения. При описании побегов опирались на терминологию И. Г. Серебрякова [1959], М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова [1977], Е. Л. Нухимовского [1997], D. Barthélemy, Y. Caraglio [2007], Ю. А. Боброва [2009], Е. Б. Колеговой и В. А. Черемушкиной [2012].

Онтогенез изучен согласно концепции дискретного описания, предложенной Т. А. Работновым [1950]. Фазы морфогенеза выделены по характеристикам, приведенным в работах О. В. Смирновой и др. [1976], Н. П. Савиных и В. А. Черемушкиной [2015].

Изучение взрослых особей *T. extremus*, *T. brevipetiolatus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii* показало, что для видов характерно формирование четырех жизненных форм: вегетивно-неподвижный и вегетивно-подвижный полукустарничек; вегетивно-полуподвижный полукустарничек и кустарничек, и трех типов биоморф: моноцентрическая, неявно- и явнополицентрическая. Структура особей образована моноподиально-симподиально нарастающими составными скелетными осями (ССО) (в понимании М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977]). Каждая ССО развивается на основе многолетнего моноподиально нарастающего разветвленного побега формирования, развитие которого заканчивается отмиранием только терминальной почки (у кустарничков) или побега до его базальной части (у полукустарничков). Из спящей почки, наиболее близкой к месту отмирания, развивается новый замещающий побег формирования, повторяющий предыдущий. По способу нарастания и положению в пространстве выделено четыре варианта ССО.

I вариант. Базисимподиально нарастающие ортотропные ССО (рис. 1, I). Построены 2–4 побегами формирования, разнообразными по структуре (розеточные, верхнерозеточные, среднерозеточные, розеточно-верхнерозеточные), моноподиальное нарастание каждого не более трех лет.

II вариант. Бази- или мезосимподиально нарастающие восходящие ССО (см. рис. 1, II). Образованы 3–5 разными по структуре по-

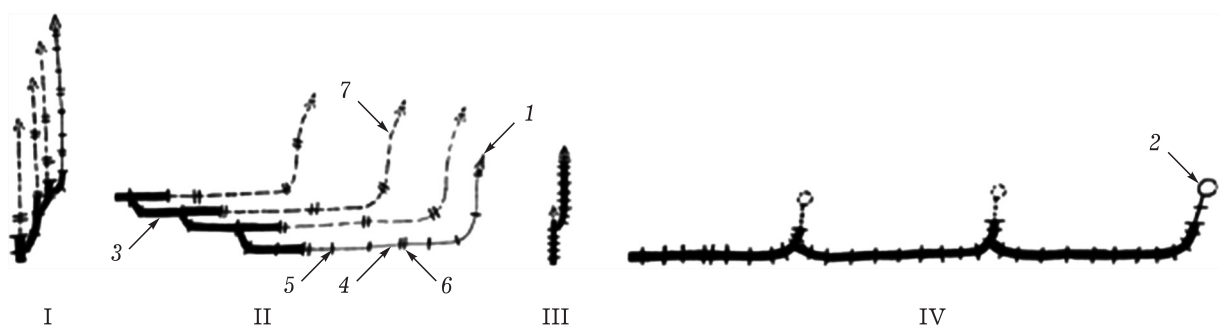


Рис. 1. Варианты многолетней моноподиально-симподиально нарастающей составной скелетной оси видов рода *Thymus* (1 – вегетативный побег, 2 – генеративный побег, 3 – многолетний участок, 4 – травянистый участок, 5 – узел, 6 – сближенные узлы, 7 – отмершие части побегов)

бегами, каждый из которых моноподиально нарастает от двух до пяти лет.

III вариант. Акросимподиально нарастающие ортотропные ССО (см. рис. 1, III). Состоят из 3–4 розеточных побегов, моноподиальное нарастание каждого до 5 лет.

IV вариант. Акросимподиально нарастающие плагиотропные ССО (см. рис. 1, IV). Образованы тремя розеточными (иногда верхнерозеточными) побегими, моноподиальное нарастание каждого до 10 лет.

Первые две ССО формируют структуру особей *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. pavlovii*, остальные – *T. brevipetiolatus*.

T. extremus – моноцентрический вегетивно-неподвижный полукустарничек. Взрослое растение представляет собой плотный или рыхлый первичный куст. В побеговой системе особей *T. extremus* преобладают розеточные побеги, среди которых встречаются одно- и двулетние вегетативные, моно- и дициклические генеративные.

В онтоморфогенезе особи *T. extremus* проходят две фазы: первичный побег – первичный куст. Первая фаза непродолжительна (два года), характерна для проростка и особей ювенильного состояния. Побег ювенильных особей ортотропный, состоит из двух годичных розеточных (или верхнерозеточных) приростов, его высота достигает 1,5 см. Почки возобновления располагаются в пазухах семядольных листьев и в следующей первой – второй паре настоящих листьев. Вторая фаза продолжительная, сохраняется в течение 20 лет. В зависимости от особенностей микрорельефа в месте произрастания конкретной особи первичный куст может развиваться плотным или рыхлым. На ровной поверхности при высоком задернении образуется плотный первичный куст (рис. 2). Он формируется в иматурном состоянии на третий год. Из-за отмирания терминальной почки в зимний период рост первичного побега заканчивается, а его сохранившаяся часть (2–3 междоузлия первого годичного прироста) становится многолетней. Из верхней по положению почки разворачивается замещающий побег формирования, который в своем развитии повторяет материнский, может состоять из 2–3 годичных верхнерозеточных приростов. Нарастание особи с моноподиального меняется на базисимподиальное. Формируется

моноподиально-симподиально нарастающая главная ССО I варианта. Из почек в пазухах семядольных листьев и в следующей паре настоящих листьев разворачиваются боковые ортотропные розеточные или верхнерозеточные вегетативные побеги, которые впоследствии станут основой для ССО $n + 1$ порядка, повторяющие в своем развитии главную ССО. Диаметр куста до 1 см. Виргинильное состояние, в которое особь переходит на следующий год, характеризуется формированием боковых вегетативных побегов, представляющих в дальнейшем ССО $n + 2$ порядка. Диаметр куста достигает 2 см.

К пяти годам особь переходит в молодое генеративное состояние. Характер роста и отмирания побегов соответствует особенностям развития побеговой системы полукустарничков. В структуре куста появляются генеративные побеги. Они ортотропные, по структуре моноциклические безрозеточные или розеточные, дициклические розеточные, полу- или среднерозеточные. Соцветие представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 2–3 пар дихазиев. Многолетнюю основу куста образуют главная ССО и несколько ССО $n + 1$ порядка. В базальной части растения на многолетних участках ССО сконцентрированы многочисленные спящие почки, появляются нитевидные придаточные корни. Куст достигает 6 см в диаметре. Длительность молодого генеративного состояния 1–2 года.

К 6–7 годам особь переходит в зрелое генеративное состояние. Длительность состояния 10–12 лет. За этот период куст разрастается, его диаметр может достигать 15 см. Структура особи образована только ССО I варианта. Базальная часть куста заполнена нитевидными придаточными корнями, прошлогодними остатками сухих листьев и побегов, что служит укрытием для многочисленных спящих почек, расположенных на многолетних участках ССО. Самоподдержание ценопопуляции *T. extremus* осуществляется только семенным способом.

К 16–19 годам особь переходит в старое генеративное состояние. Реализовав весь запас спящих почек, многолетние участки ССО постепенно отмирают. В связи с этим в середине куста накапливаются сухие остатки ССО разного порядка, куст осветляется. Его

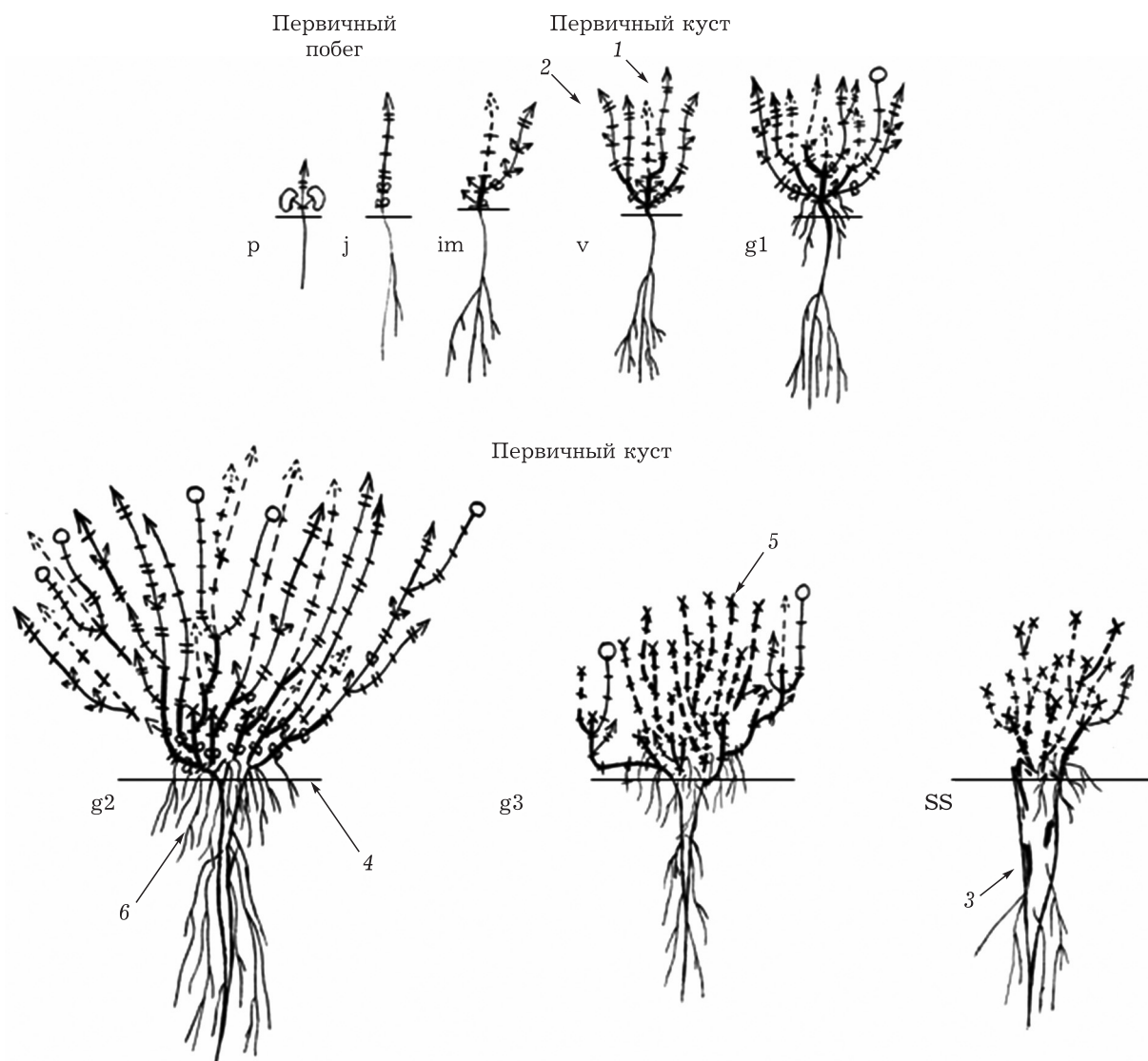


Рис. 2. Морфогенез моноцентрического вегетативно-неподвижного полукустарничка *T. extremus* (1 – главная ССО, 2 – ССО $n + 1$ порядка, 3 – полуразрушенный главный корень, 4 – уровень почвы, 5 – отмерший участок побега формирования, 6 – придаточный корень, остальные обозначения как на рис. 1)

возобновление происходит по периферии. Развивается 1–2 ССО. Диаметр куста достигает 10 см. К 23-м годам особь переходит в субсенильное состояние. Вместе с главным корнем постепенно начинает отмирать все растение. Единичные вегетативные побеги развиваются из спящих почек на сохранившихся участках по периферии куста и являются в основном однолетними розеточными или верхнерозеточными.

На свободных участках субстрата, где микрорельеф имеет ступенчатые понижения, в результате микросолифлюкции, взрослые

особи представляют собой рыхлый первичный куст. В целом их развитие соответствует выше описанному. Отличия заключаются в следующем. Первичный куст формируется раньше, на второй год особь переходит в иматурное состояние. При этом годичный прирост первичного побега полегает, а прирост текущего года располагается вертикально. Из почек в семядольном узле разворачиваются ортотропные верхнерозеточные боковые побеги. Диаметр куста достигает 3 см. Моноподальное нарастание первичного побега сохраняется на протяжении следующих двух

лет. В этот период из почек в узлах базальной части каждого плагиотропного годичного прироста первичного побега развиваются ортотропные боковые верхнерозеточные побеги. Все они повторяют развитие первичного побега и на второй год своего развития становятся восходящими. Генеративные побеги в структуре куста появляются на четвертый год, когда особь переходит в молодое генеративное состояние. К пяти годам моноподиальное нарастание первичного и боковых побегов прекращается. Происходит смена моноподиального нарастания особи на базисимподиальное, она переходит в зрелое генеративное состояние. На основе сохранившейся плагиотропной части первичного побега формируется главная ССО II варианта, а боковые побеги являются основой для восходящих ССО $n + 1$ порядка. На протяжении следующих 10 лет, куст разрастается и достигает 23 см в диаметре. Его основу образуют главная ССО и многочисленные ССО n -го порядка. Длина осей может достигать 15 см. Среди ССО n -го порядка встречаются оси, соответствующие I варианту. Они формируются на основе сохранившихся ортотропных базальных частей генеративных побегов. За счет слабого ветвления побегов куст имеет рыхлую структуру. Нитевидные придаточные корни в основном образуются в базальной части куста, единично на ССО в местах соприкосновения с субстратом. Вегетативное размножение отсутствует. К 15–16 годам особь переходит в старое генеративное состояние. Дальнейшие изменения в структуре рыхлого первичного куста аналогичны изменениям в структуре плотного. Фаза первичного куста сохраняется также до отмирания всей особи.

T. brevipetiolatus неявнополицентрический вегетативно-полуподвижный кустарничек. В структуре особей практически все побеги розеточные и слаборазветвленные, все ССО переходят к цветению. Короткие годичные приросты (0,3–1,0 см) и близкое расположение боковых побегов, наличие сухих прошлогодних листьев на побегах способствует сохранению их терминальных почек. В связи с этим моноподиальное нарастание ортотропных побегов *T. brevipetiolatus* достигает пяти лет, плагиотропных – 10 лет. По внешнему

виду *T. brevipetiolatus* напоминает розеточный кустарничек *Dracophyllum Menziesii* Hook. F. [Серебряков, 1962].

В онтоморфогенезе особи *T. brevipetiolatus* проходят следующие фазы: первичный побег, первичный куст, куртина, парциальный куст, система парциальных кустов (рис. 3). На начальных этапах развитие особей *T. brevipetiolatus* происходит так же, как и у *T. extremus*, произрастающего в условиях задернованности. Однако фаза первичного куста непродолжительна (3–4 года) и характерна для особей имматурного – молодого генеративного состояния, когда (к пяти годам развития особи) ортотропный первичный побег переходит к цветению и представлен четырьмя розеточными вегетативными приростами и одним розеточным генеративным годичным побегом. Соцветие является собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных, сближенных и сильно редуцированных (до 1–2 цветков) 2–3 пар дихазиев. После плодоношения отмирает только соцветие, а остальная часть первичного побега сохраняется. На ее основе в дальнейшем развивается главная ССО III варианта. Аналогично на основе многолетних боковых розеточных генеративных побегов, формируются ортотропные ССО $n + 1$ порядка. Многолетние плагиотропные побеги развиваются в базальной части куста (из почек в пазухах семядольных листьев и 1–2 пар следующих настоящих). Их годичные приросты могут являться розеточными или верхнерозеточными. Нередко в структуре одного и того же побега чередуются верхнерозеточные и розеточные годичные приросты. К 10 годам своего развития плагиотропные побеги переходят к цветению и впоследствии становятся основой для формирования ССО IV варианта. С появлением вторично стержневых придаточных корней на плагиотропных ССО и образованием в этом месте парциальных кустов особь представляет собой куртину. Как правило, это происходит на шестой год, когда она переходит в зрелое генеративное состояние. Фаза куртины самая продолжительная (20–22 года). Взрослая особь состоит из первичного и от одного до трех парциальных кустов. Расстояние от первичного куста до парциальных до 7 см. Диаметр куртины до 17 см. Размно-

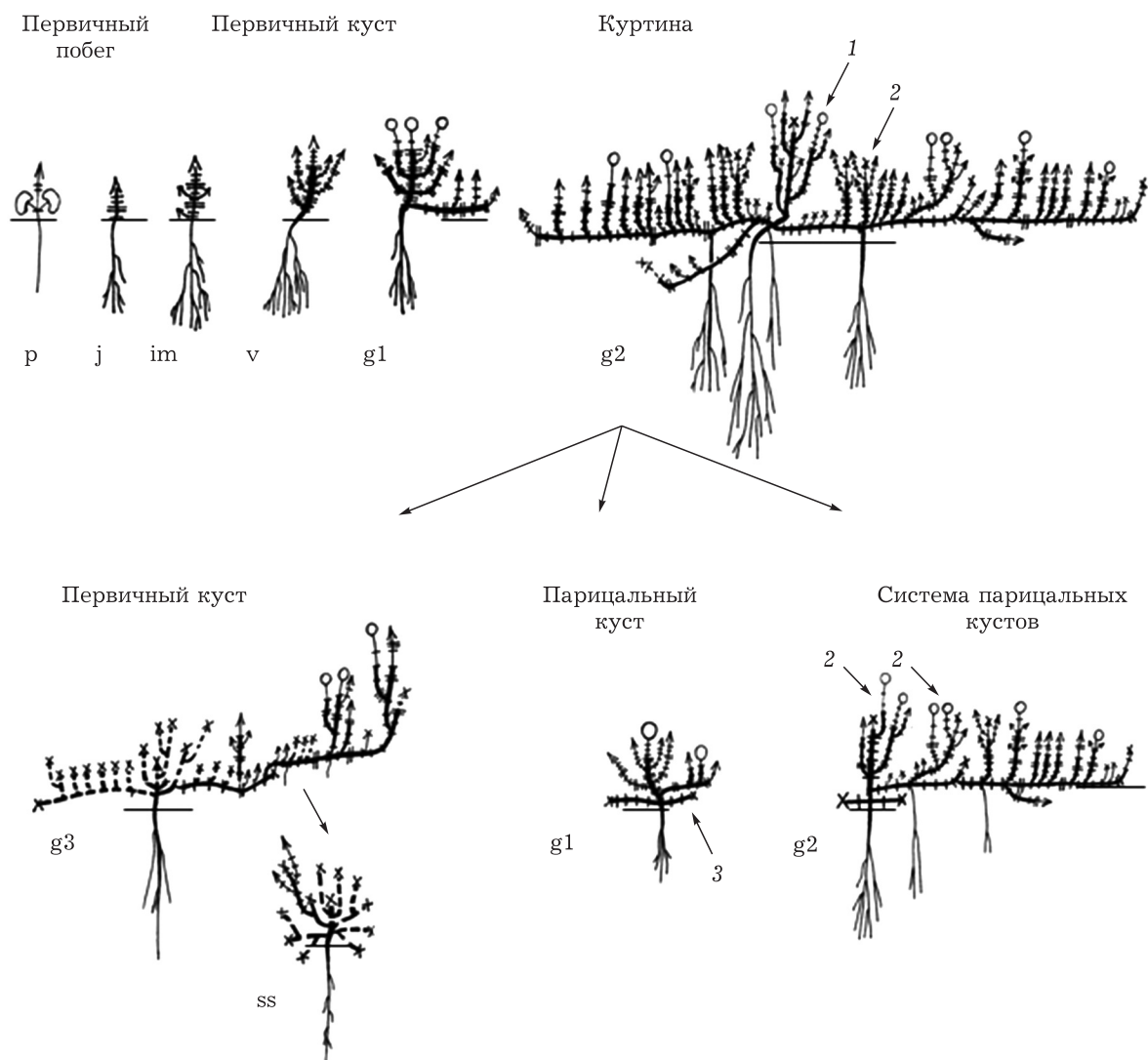


Рис. 3. Морфогенез неявнополицентрического вегетативно-полуподвижного кустарничка *T. brevipetiolatus* (1 – первичный куст, 2 – парциальный куст, 3 – участок материнской оси, остальные обозначения, как на рис. 1 и 2)

жение особи в основном семенное. К 17–18 годам развития особи размножение становится смешанным и в равной степени осуществляется как семенным, так и вегетативным способом. Последнее происходит за счет того, что скелетные оси между первичным и парциальными кустами засыхают. Раметы представляют собой парциальный куст, находящийся в молодом генеративном состоянии или систему парциальных кустов, соединенную участком материнской оси, в зрелом генеративном состоянии. Их структуру образуют материнская ССО III варианта, а также ССО *n*-го порядка, соответствующие III и IV варианту. Раметы в целом повторяют развитие

материнской особи, но отличаются непродолжительным зрелым генеративным состоянием (или его пропуском).

На 23–28-й год развития генеты, когда отделяются все парциальные кусты, особь переходит в старое генеративное состояние и представляет собой полуразрушенный первичный куст. В его структуре преобладают отмершие побеги и скелетные оси разного порядка. Основу куста образуют 1–2 ССО *n*-го порядка. Из спящих почек по периферии куста разворачиваются одно-, двулетние вегетативные или генеративные побеги. Также, как и у особей предыдущей биоморфы, в старом генеративном состоянии начинает за-

сыхать главный корень. Диаметр куста до 13,0 см. Длительность состояния 1–2 года. У субсенильных особей реализуются последние спящие почки, из которых развиваются однолетние розеточные или верхнерозеточные вегетативные побеги. Главный корень, а затем и вся особь отмирают. Большая часть отмерших особей сразу выдувается со склона или на загущенных участках вследствие переплетения осей с соседними растениями некоторое время сохраняется в ценопопуляции.

Неявнополицентрическая биоморфа также формируется и у вегетативно-полуподвижного полукустарничка *T. indigirkensis*. В онтоморфогенезе особи проходят те же фазы, что и *T. brevipetiolatus*. На начальных этапах (проросток и ювенильное состояние) развитие *T. indigirkensis* совпадает с развитием *T. extremus*, произрастающим на свободных участках субстрата. В фазу первичного куста особи переходят на второй год в имматурном онтогенетическом состоянии. Длительность фазы составляет семь лет. Первичный побег имматурных особей состоит из двух верхнерозеточных годовых приростов и занимает ортотропное положение. Его высота до 2 см. Из почек в пазухах семядольных листьев и из некоторых почек в пазухах настоящих листьев годового прироста разворачиваются ортотропные верхнерозеточные вегетативные побеги. Диаметр куста до 2,5 см. На третий год особь переходит в виргинильное состояние. Первичный побег образован тремя верхнерозеточными годовыми проростами. Он продолжает ветвиться, боковые побеги сохраняют ортотропное положение и повторяют развитие материнского побега. Диаметр куста до 3,5 см. Длительность виргинильного онтогенетического состояния 1–4 года. Рост первичного побега заканчивается на четвертый год. В зимний период отмирает большая часть побега вместе с расположенными на ней боковыми побегами. Сохранившаяся часть (часто первый годовичный прирост целиком или его 2–3 базальных междоузлия) становится многолетней. Один из боковых побегов, самый верхний по положению, является замещающим. Нарастание особи с моноподиального меняется на базисимподиальное. Формируется моноподиально-симподиально нарастающая главная ССО I варианта. Боковые побеги, развивающиеся из

почек семядольного узла, меняют направление роста с ортотропного на восходящее (два верхнерозеточных годовых прироста располагаются плагитропно, годовичный верхнерозеточный побег – ортотропно). В дальнейшем они станут основой для формирования восходящих ССО II варианта. Остальные боковые побеги, как правило, сохраняют ортотропное положение и так же, как первичный побег, станут основой для формирования ССО I варианта. Все боковые побеги ветвятся, спящими, как правило, остаются почки в первых трех узлах базальной части побегов. Диаметр особи достигает 7 см. К семи годам особь переходит в молодое генеративное состояние. В структуре куста появляются генеративные побеги, соответствующие такому *T. extremus*. Соцветие представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 5–6 пар дихазиев. Размножение особей осуществляется только семенным способом. Многолетнюю основу куста образуют главная ССО I варианта и несколько ССО $n + 1$ порядка, соответствующие I и II варианту. При соприкосновении с субстратом в узлах восходящих ССО появляются нитевидные придаточные корни. Куст достигает 10 см в диаметре. Длительность молодого генеративного состояния 1–2 года. К 8–9 годам в структуре особи образуются парциальные кусты, и она представляет собой куртину, состоящую из первичного и 1–2 парциальных кустов, формирующихся на восходящих ССО, в том месте, где развивается вторично стержневой корень. Их основой становится ССО I варианта. Парциальные кусты удалены от первичного на расстояние до 10 см. В структуре куртины особенно выделяются мощные восходящие ССО (до 5 мм в диаметре), их длина до 20 см. Генеративные побеги дифференцированы в зависимости от участия в образовании многолетней основы куста: ортотропные генеративные побеги моно- (розеточные, безрозеточные) и дициклические (розеточные, полу- и среднерозеточные) полностью отмирают после плодоношения; у восходящих ди- и трициклических (два вегетативных годовых прироста розеточные или верхнерозеточные, генеративный – безрозеточный) генеративных побегов после плодоношения сохраняются плагитропные вегетативные годовичные

приросты, которые затем входят в состав многолетней ССО.

Куртина разрастается в течение восьми лет, ее диаметр может достигать 45 см. В этот период, наряду с семенным, осуществляется и вегетативное размножение. Последнее происходит так же, как у *T. brevipetiolatus*. Отличие связано с появлением более омоложенных рамет в виргинильном онтогенетическом состоянии, которые, как и раметы молодого генеративного состояния, представляют собой первичный куст. Одновременно в структуре куртины насчитывается не более трех парциальных кустов.

К 16–17 годам в структуре особей нет парциальных образований, она представляет собой полуразрушенный первичный куст. Основа куста образована, как правило, одной разветвленной восходящей ССО и базальными частями ССО разных вариантов и порядков. Восходящая ССО может укореняться нитевидными придаточными корнями. Побеги возобновления располагаются по периферии куста. Диаметр куста до 15 см. Разрушение тканей главного корня ускоряет процессы старения особи и в течение следующей пары лет восходящая ССО засыхает, особь переходит в субсенильное состояние, а из спящих почек в базальной части куста разветвляются последние побеги (одно-, двулетние ортотропные розеточные или верхнерозеточные вегетативные).

Явнополицентрическая биоморфа формируется у вегетативно-подвижного полукустарничка *T. pavlovii*. Основу куста взрослой особи образуют плагитропные ССО II варианта. Составные скелетные оси разветвленные тонкие (до 0,1 см в диаметре). Все боковые вегетативные побеги по структуре верхнерозеточные, имеют плагитропное положение и значительно удлиняются (до 25 см).

В онтоморфогенезе особи *T. pavlovii* проходят те же фазы, что и особи *T. brevipetiolatus*: первичный побег, первичный куст, куртина, система парциальных кустов, парциальный куст. Фаза первичного побега характерна для проростка и особей ювенильного состояния (рис. 4). Проросток появляется весной и в тот же год переходит в ювенильное состояние. Побег ювенильных особей, восходящий верхнерозеточный, до 0,8 см высотой. Главный корень располагается горизонталь-

но в моховом покрове. Фаза первичного куста характерна для особей имматурного и виргинильного состояний. В имматурном состоянии (на второй год) первичный побег, состоящий из двух верхнерозеточных годичных приростов, полностью полегаёт, в узлах появляются придаточные корни. Втягивания побега в субстрат не происходит. Из почек годичного прироста первичного побега разветвляются вертикальные боковые вегетативные верхнерозеточные побеги, которые впоследствии полегают. Диаметр куста до 2 см. Выживание подростка и, как следствие, абсолютное преобладание особей имматурного состояния в ценопопуляции обеспечивается за счет мохового покрова, который защищает почки возобновления побегов, смягчает резкие смены температур и изменение влажности. В виргинильное состояние особи переходят на следующий год и характеризуются значительным разрастанием первичного куста. Его диаметр достигает 10 см. На четвертый год в молодом генеративном состоянии особь представляет собой куртину, состоящую из первичного и 5–6 парциальных кустов. Моноподиальное нарастание первичного побега сохраняется. Вместе с ним основу куста образуют многолетние боковые моноподиально нарастающие побеги формирования $n + 1$ порядка, повторяющие в своем развитии первичный побег, который в дальнейшем станет основой для формирования главной ССО, боковые побеги формирования – ССО $n + 1$ порядка. Все ССО соответствуют II варианту.

То место оси, где развивается вторично-стержневой придаточный корень и формируется парциальный куст, хорошо выделяется за счет значительного утолщения (до 0,5 см). Расстояние от первичного до парциального куста может достигать 15 см. Генеративные побеги пазушные, развиваются по периферии куртины. По структуре они ортотропные моноциклические безрозеточные или дициклические полу- и среднерозеточные. Соцветие так же, как и у описанных выше тимьянов, представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 3–4 пар дихазиев. Диаметр особи до 40 см. К пяти годам моноподиальное нарастание первичного побега прекращается. Это приводит к смене нарастания особи с

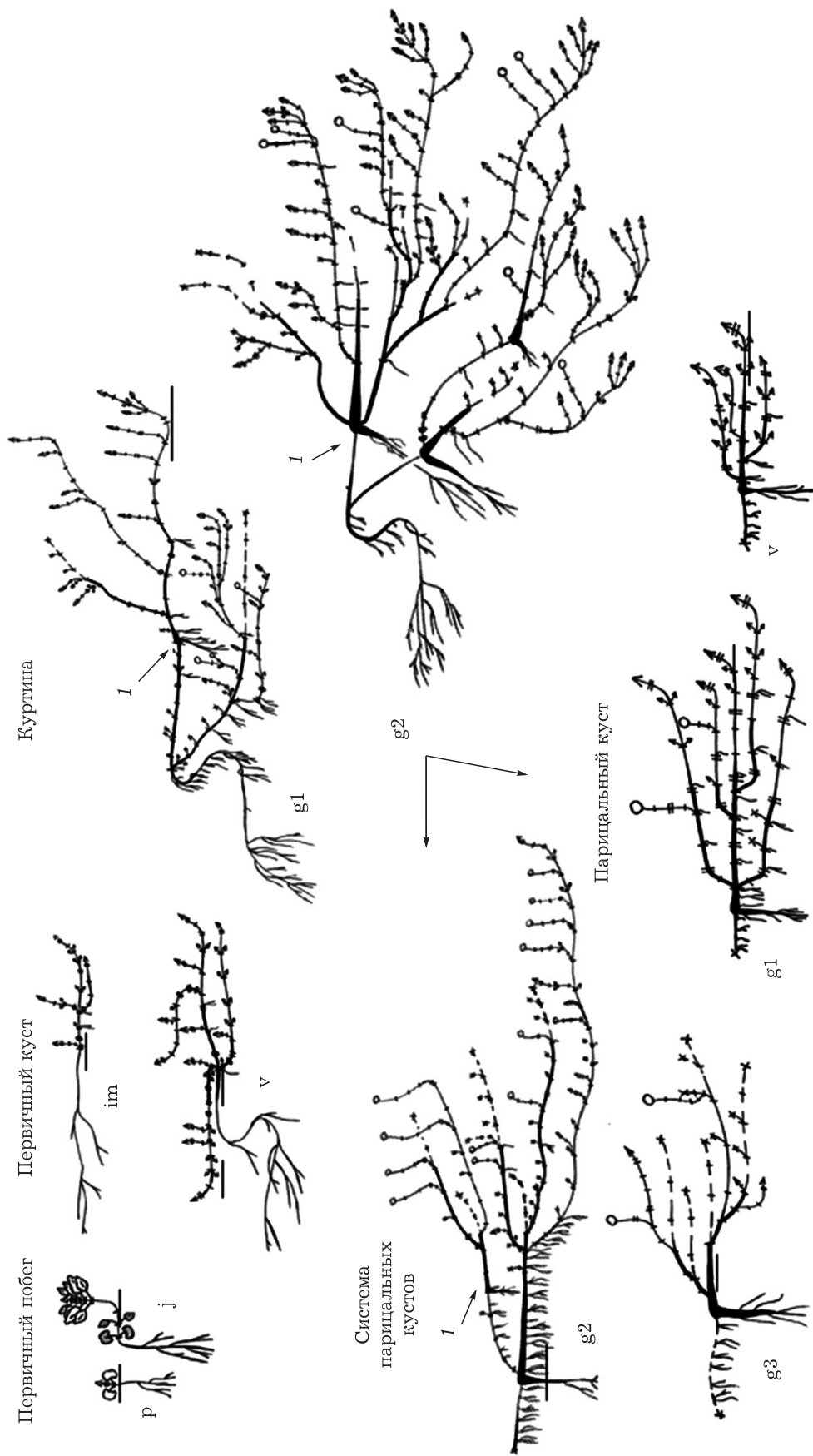


Рис. 4. Морфогенез явнополицентрического вегетативно-подвижного полукустарничка *T. raii* (1 – парциальный куст, остальные обозначения как на рис. 2)

Биометрические показатели зрелых генеративных особей модельных видов рода *Thymus*

Биометрические показатели	Вид			
	<i>T. extremus</i>	<i>T. brevipetiolatus</i>	<i>T. indigirkensis</i>	<i>T. pavlovii</i>
Число вегетативных побегов, шт.	19,7 ± 0,5*	25,5 ± 0,8	74,4 ± 0,2	42,6 ± 0,1
Число генеративных побегов, шт.	14,4 ± 0,4	27,9 ± 0,9	105 ± 0,3	31,8 ± 0,8
Число восходящих / плагиотропных ССО, шт.	2,8 ± 0,5	1,8 ± 0,4	3,8 ± 0,7	3,4 ± 0,5
Длина восходящих / плагиотропных ССО, см	10,6 ± 0,5	7,4 ± 0,1	18,5 ± 0,2	22,5 ± 0,3
Число парциальных кустов, шт.	–	1,9 ± 0,5	2,5 ± 0,5	5,2 ± 0,1
Диаметр особи, см	17,2 ± 0,6	12,9 ± 0,1	37,9 ± 0,4	45,3 ± 0,7

*В таблице представлены значения биометрических показателей семенных особей видов; у *T. extremus* показатели для рыхлого первичного куста; среднее арифметическое значение признака; ошибка среднее арифметического значения.

моноподиального на симподиальный и к переходу ее в зрелое генеративное состояние. Начинается вегетативное размножение. За счет засыхания части материнской оси отделяются парциальные кусты, омоложенные до виргинильного состояния, а также кусты в молодом генеративном состоянии. В течение следующей пары лет особь значительно разрастается. Происходит это за счет того, что трогаются в рост спящие почки в основании составных скелетных осей. Диаметр куртины достигает 60 см. Вегетативное размножение продолжается. Кроме парциальных кустов могут отделяться системы парциальных кустов в зрелом генеративном состоянии. Образовавшиеся раметы являются новыми длительно действующими центрами закрепления и удержания территории.

К восьми годам развития особи ее главный корень вместе с центральной частью первичного куста перегнивает. Происходит распад куртины. Образовавшиеся раметы находятся в основном в зрелом генеративном состоянии. Их диаметр может достигать 40 см. Раметы быстро переходят к вегетативному размножению и так же, как материнская особь, в итоге распадаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение модельных видов рода *Thymus* в Якутии позволило выявить некоторые общие черты их развития. Так, для большинства изученных видов (*T. extremus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii*) характерна жизненная форма полукустарничка. Анализ литературы о жизненных формах тимьянов пока-

зал, что подобная жизненная форма является наиболее прогрессивной [Клоков, 1973; Берко, 1988; Гогина, 1990; Aytas, 2003], и благодаря морфологической пластичности увеличивает выживаемость особей в неоднородных и неблагоприятных условиях обитания.

Особенностью структурной организации всех модельных видов тимьянов является преобладание розеточных побегов, а в структуре особей *T. brevipetiolatus* образуются только розеточные побеги. Такую же особенность побеговой системы отмечают многие исследователи в работах о развитии растений в северных районах [Bliss, 1962; Savile, 1972; Данилова, 2012; и др.]. Розеточная структура побегов, с одной стороны, является приспособлением растений к короткому вегетационному сезону, с другой – близко расположенные остатки сухих листьев и боковые побеги обеспечивают сохранение почек в холодный зимний и сухой летний период. В связи с тем, что терминальные почки защищены, увеличивается и длительность моноподиального нарастания побегов. Так, ортотропные побеги формирования у модельных видов тимьянов могут нарастать до 5 лет, восходящие или плагиотропные побеги формирования – до 10 лет. Еще одной общей чертой структуры особей модельных видов является частичное (у полукустарничков *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. pavlovii*) или полное (у кустарничка *T. brevipetiolatus*) отсутствие побегов обогащения. Этот факт демонстрирует своего рода процесс компенсации, который заключается в уменьшении разнообразия побегов, но увеличении длительности их моноподиального нарастания.

Кроме этого, онтоморфогенез изученных видов характеризуется слабым разнообразием фаз, сокращением их продолжительности, а также неглубоким омоложением рамет. У *T. extremus* весь морфогенез проходит в течение двух фаз – первичный побег и первичный куст. У видов каждой биоморфы (кроме *T. brevipetiolatus*) фаза первичного побега продолжается только один год. Слабое омоложение рамет выявлено у всех подвижных видов: у *T. brevipetiolatus* – до молодого генеративного состояния, у *T. indigirkensis* – часто до молодого генеративного и реже до виргинильного, у *T. pavlovii* – до виргинильного. В развитии рамет отмечается сокращение длительности или пропуск зрелого генеративного состояния. Выявленные особенности онтоморфогенеза можно рассматривать как механизм морфологической адаптации видов к условиям короткого вегетационного сезона в Якутии. Подобное ускорение развития растений, проявляющееся в пропуске отдельных онтогенетических состояний, описано Н. С. Даниловой [2012] при изучении адаптации растений к экстремальным условиям Якутии.

Кроме перечисленных общих черт развития, практически у каждого из модельных видов тимьянов выявлены специфические морфологические механизмы адаптации к конкретным условиям произрастания.

Для *T. extremus*, изученного в степном сообществе на равнине, характерно формирование различных по компактности кустов. В зависимости от особенностей микрорельефа в местообитании *T. extremus* у особей проявляются отличия в структуре первичного куста. На ровной поверхности, при высокой задернованности первичный куст плотный. Он состоит из ортотропных ССО I варианта. На свободных участках субстрата, где микрорельеф имеет ступенчатые понижения, в структуре особи появляются восходящие побеги, на основе которых формируются ССО II варианта. Первичный куст становится рыхлым. Особи *T. extremus* образуют один длительно действующий центр закрепления моноцентрического типа.

У *T. brevipetiolatus* и *T. indigirkensis* в условиях степей, расположенных по южным склонам холмов, происходит полегание осей на субстрат и их укоренение, формируются

парциальные кусты, проявляется слабая вегетативная подвижность. Эти признаки определяют неявнополицентрический тип биоморфы.

У *T. brevipetiolatus* выявлена одна из важных особенностей северных кустарничков – неопадение отмирающих сухих листьев, которая описана М. Т. Мазуренко [1986] у *Vaccinium vulcanorum* Ком. и некоторых видов рода *Salix* L. При этом автор указывает, что неопадение сухих листьев в сочетании с увеличением числа побегов и скелетных осей приводит к образованию подушковидной жизненной формы. Однако у *T. brevipetiolatus* такая форма роста не наблюдается. Для особей вида характерно слабое базальное ветвление побегов, в связи с чем составные скелетные оси приобретают форму щетки.

Особые условия, складывающиеся при произрастании *T. pavlovii* на моховом покрове, послужили возникновению целого ряда приспособительных свойств. В многочисленных работах как отечественных, так и зарубежных исследователей обсуждается неоднозначная роль мохового покрова в жизни растений. Одни ученые отмечают его отрицательную роль: консерватор вечной мерзлоты содействует продолжительности низких температур почвы, способствует заболачиванию и т. д. [Тихомиров, 1963; Gornall et al., 2011; и др.]. Другие свидетельствуют о положительной роли мхов для существования растений: благоприятные термические условия, поддержание равномерного увлажнения, защита почек возобновления в зимнее время и в период весенних заморозков и т. д. [Тихомиров, 1963; Мазуренко, 1986; Turetsky et al., 2012; и др.]. В жизни особей *T. pavlovii* прослеживается разное влияние мохового покрова. С одной стороны, происходит полегание побегов, интенсивное их окоренение, усиление вегетативной подвижности, образование новых центров закрепления и, как следствие, формирование явнополицентрической биоморфы. С другой, происходит сокращение длительности онтогенеза особей. У генеты в зрелом генеративном состоянии к восьми годам перегибают первичные структуры, куртина полностью распадается на разновозрастные парциальные образования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus* и *T. pavlovii* в условиях Якутии показало, что для видов характерно формирование разнообразных жизненных форм и типов биоморф. *T. extremus* – моноцентрический вегетативно-неподвижный полукустарничек; *T. indigirkensis* и *T. brevipetiolatus* – неявнополицентрический вегетативно-подвижный полукустарничек и кустарничек соответственно; *T. pavlovii* – явнополицентрический вегетативно-подвижный полукустарничек. Основу куста взрослых особей видов образует многолетняя моноподиально-симподиально нарастающая составная скелетная ось. По способу нарастания и положению в пространстве выделено четыре варианта ССО: базисимподиально нарастающие ортотропные и восходящие ССО (образуют структуру полукустарничков *T. extremus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii*), акросимподиально нарастающие ортотропные и плагиотропные ССО (образуют структуру кустарничка *T. brevipetiolatus*).

Сравнительный анализ *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus*, *T. pavlovii* показал, что для видов характерно преобладание полукустарничковой жизненной формы, слабое разнообразие и сокращение длительности фаз морфогенеза, слабое омоложение рамет, преобладание розеточных побегов в структуре особей, длительное моноподиальное нарастание побегов (до 10 лет).

Отличия, проявляющиеся у модельных видов, связаны с условием конкретного местообитания. В зависимости от особенностей микрорельефа у особей *T. extremus* формируется плотный или рыхлый первичный куст. У *T. brevipetiolatus*, произрастающего в степи, структура особи образована только розеточными побегами, их длительное моноподиальное нарастание поддерживается благодаря неопадению (в течение 1–2 лет) сухих листьев. У *T. pavlovii*, произрастающего на моховом субстрате, происходит полегание побегов, интенсивное их окоренение и усиливается вегетативная подвижность, сокращается длительность онтогенеза особей за счет быстрого перегнивания материнских структур.

Выявленные особенности развития *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus*, *T. pav-*

lovii являются проявлением механизмов морфологической адаптации к эколого-ценотическим условиям произрастания в Якутии.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук Е. Г. Николину за помощь при выполнении геоботанических описаний.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00621 и в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610053-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. М.: ГУГК, 1989. 116 с.
- Берко Й. М. Типи пагонових систем і життєві форми видів секції *Verticillati* (Klok. et Shost.) Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, № 1. С. 27–32.
- Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: ВятГГУ, 2009. 130 с.
- Васюков В. М. Номенклатурные заметки по видам *Viola* L. (Violaceae) и *Thymus* L. (Lamiaceae) // *Turczaninowia*. 2015. Т. 18, № 1. С. 18.
- Васюков В. М. Конспект рода *Thymus* (Lamiaceae) Севера Сибири // Ботан. журн. 2016. Т. 101, № 10. С. 1240–1253.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М.: Наука, 1990. 208с.
- Данилова Н. С. Адаптации травянистых растений Центральной Якутии // Вестн. СВФУ. 2012. Т. 9, № 2. С. 31–36.
- Егорова П. С. Особенности онтогенеза тимьяна сибирского (*Thymus sibiricus* (Serg.) Klok. et Shost.) в Центральной Якутии // Вестн. КрасГАУ. 2014. № 7. С. 65–69.
- Ермаков Н. Б., Николин Е. Г., Троева Е. И., Черосов М. М. Классификация сообществ пояса подгольцовых редколесий Восточного Верхоянья (Якутия) // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Сер. Биология, клин. мед. 2010. Т. 8, вып. 3. С. 137–151.
- Караваев М. Н. Сем. 73. Labiatae Juss. – Губоцветные // Определитель высших растений Якутии / отв. ред. А. И. Толмачев. Новосибирск: Наука, 1974. С. 415–427.
- Клоков В. М. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза. Киев.: Наук. думка, 1973. 190 с.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 173–183.
- Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Николин Е. Г. Конспект флоры Верхоянского хребта. Новосибирск: Наука, 2013. 248 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Наука, 1997. Т. 1. 630 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1950. № 6. С. 179–196.

- Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670 [Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. Biomorphology: Current status and prospects // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 541–549].
- Самсонова В. В. Многолетняя мерзлота на Земном шаре и в Якутии // Лес и вечная мерзлота: особенности состава и структуры лесов мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны / под ред. А. П. Исаева. Якутск: Изд-во Якут. ун-та, 2000. С. 7–16.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ. Вopr. биологии растений. 1959. Т. 100, № 5. С. 3–38.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1976. С. 14–43.
- Телятников М. Ю., Троева Е. И., Пристяжнюк С. А., Гоголева П. А., Черосов М. М., Пестрякова Л. А. Растительность низовий р. Индигирки (равнинные и горные тундры) // Turczaninowia. 2015. Т. 18, № 4. С. 128–168.
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Беренгии). Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Aytas T. Morphological and anatomical studies on the some species of *Thymus* L. (Labiatae) distributed in Karadeniz region // Ot. Sist. Bot. Derg. 2003. Vol. 10. P. 31–56.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99, N 3. P. 375–407.
- Bliss L. C. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions // Arctic. 1962. Vol. 15. P. 117–144.
- Gornall J. L., Woodin S. J., Jonsdottir I. S., Van der Wal R. Balancing positive and negative plant interactions: How mosses structure vascular plant communities // Oecologia. 2011. Vol. 166. P. 769–782.
- Turetsky M. R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A. D., Tuittila E.-S. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems // New Phytologist. 2012. Vol. 196. P. 49–67.
- Savile D. B. O. Arctic Adaptation in Plants. Ottawa: Research Branch, Canada Dept. of Agriculture, 1972. 81 p.

Morphological Adaptation of *Thymus* Species (Lamiaceae) in Yakutia

E. B. TALOVSKAYA, V. A. CHERYOMUSHKINA, G. R. DENISOVA

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

The diversity of life forms, the structure of individuals and ontomorphogenesis of *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus* and *T. pavlovii* under the conditions of Yakutia have been studied. It has been established that the formation of two life forms and three types of biormorphs is characteristic of the species: a monocentric vegetatively-immobile dwarf subshrub (*T. extremus*), an implicitly polycentric vegetatively-semimobile dwarf subshrub and dwarf shrub (*T. indigirkensis* and *T. brevipetiolatus*, respectively), obviously polycentric vegetatively-mobile dwarf subshrub (*T. pavlovii*). The basis of the adult bush is a monopodially-sympodially growing compound skeletal axis which differs in thyme specimens by the method of growth and position in space. An analysis of the development of species in Yakutia made it possible to identify common and specific features. Common features for species are the predominance of the dwarf subshrub living form and its morphological plasticity, a small diversity and shortening of the morphogenesis phases, a shallow rejuvenation of the ramet, a prolonged monopodial growth of shoots (up to 10 years), and the predominance of rosette shoots in the structure of the individual. Differences are revealed depending on the conditions of specific habitats of species. When *T. extremus* grows on a flat surface and high sludge, a dense primary shrub is formed. In the free areas of the substrate with stepwise depressions of the microrelief – the primary shrub of *T. extremus* is loose. In *T. brevipetiolatus*, which grows in the steppe on the hillside, the structure of the individual is formed only by rosette shoots, their prolonged monopodial growth is maintained due to the preservation (for 1–2 years) of dry leaves. For *T. pavlovii*, growing on a mossy substrate, it is characteristic lodging of shoots, their intensive rooting and strengthening of vegetative mobility, reduction of the duration of ontogenesis of individuals due to rapid decay of maternal structures. The revealed features of thyme development are the mechanisms of morphological adaptation which provide species survival in different environmental conditions of Yakutia.

Key words: *Thymus*, adaptation, ecotope, morphogenesis, Yakutia.