

9. Виноградова В.М. Типовые образцы таксонов семейства *Ariaceae* Сибири и Северо-Восточного Казахстана, хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). *Aegopodium – Stenocoelium* // Ботан. журн. – 2005. – Т. 90. – № 6. – С. 957–967.
10. Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (*Umbelliferae*) России. – М., 2012. – 477 с.
11. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. – Томск, 1935. – Вып. 8. – С. 1819–2087.
12. Шишкиным Б.К. *Umbelliferae* // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 17. – С. 1–359.
13. Денисова Г.А. Развитие плода у *Archangelica decurrens* Ledeb. // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46. – № 12. – С. 1756–1765.
14. Тюрина Е.В., Гуськова И.Н., Валуцкая А.Г. Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции. – Новосибирск: Наука, 1976. – 232 с.



УДК 582. 929.4

П.С. Егорова

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ТИМЬЯНА СИБИРСКОГО (*THYMUS SIBIRICUS* (SERG.) KLOKOV ET SHOST.) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Автором статьи в природных ценопопуляциях и в культуре изучены морфологические особенности систем побегов *Thymus sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost. в онтогенезе. Описаны диагностические признаки онтогенетических состояний.

Ключевые слова: онтогенез, онтогенетические состояния, скелетные оси, переходные побеги, годовичные побеги.

P.S. Egorova

THE PECULIARITIES OF SIBERIAN THYME (*THYMUS SIBIRICUS* (SERG.) KLOKOV ET SHOST.) ONTOGENESIS IN THE CENTRAL YAKUTIA

The morphological peculiarities of the *Thymus sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost. shoot systems in ontogenesis are studied by the author of the article in the natural cenopopulations and culture. The diagnostic characteristics of the ontogenetic states are described.

Key words: ontogenesis, ontogenetic states, skeletal axes, transitional shoots, annual shoots.

Введение. *Thymus serpyllum* L. s. l. – перспективное лекарственное, эфиромасличное декоративное растение. Трава тимьяна заготавливается в качестве лекарственного сырья, используется в народной медицине, ветеринарии, в пищевой и парфюмерной промышленности. В траве тимьяна из центральных районов Якутии в период цветения содержание эфирных масел достигает высоких показателей – 0,62–1,0 %. Кроме них, в траве содержатся сапонины, флавоноиды, кумарины, следы танидов и др. [1].

Изучение ресурсов лекарственных растений в Якутии проводились А.А. Макаровым и его учениками в 70-е годы прошлого столетия [1]. Им *T. serpyllum* причислен к группе растений с широким ареалом и большими биологическими запасами в пределах республики.

В последние годы под воздействием хозяйственной деятельности происходит все большая деградация и исчезновение естественных зарослей. Пригодные к эксплуатации места произрастания удалены от населенных пунктов, что создает трудности при заготовке сырья. Исходя из этого, программу практического освоения природных ресурсов *T. serpyllum* в Якутии необходимо дополнить изучением биологии видов в культуре.

Цель исследований. Изучение онтогенеза семенных особей *Thymus sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost. в природных ценопопуляциях и в условиях культивирования в Якутском ботаническом саду.

Объекты и методы исследований. В природных условиях материал исследований собран на территории природного парка «Ленские столбы». Здесь произрастают несколько видов из комплекса *Thymus serpyllum* L. s. l. [2]. Из них чаще встречается *T. sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost., который входит в состав сообщ-

ществ петрофитных степей на склонах коренного берега р. Лена и её притоков, галечников на низкой пойме рек. Растения из природных местообитаний были перенесены в Якутский ботанический сад и размножены.

При изучении онтогенеза вида основывались на периодизации онтогенеза, разработанной Т.А. Работновым [3]. Характеристика жизненной формы и ее изменений в ходе онтогенеза проводилась с использованием эколого-морфологической классификации И.Г. Серебрякова [4], методики описания биоморф М.Т. Мазуренко [5], классификации биоморф рода *Thymus* [6, 7], иллюстрированного словаря биоморфологии растений [8]. При описании соцветий придерживались классификации [9].

Результаты исследований и их обсуждение. *Латентный период.* Тимьяны имеют сухой дробный плод, распадающийся на четыре односемянные части. На основании, называемой гинобазисом, развиваются округлые зремы (семена) [6]. Семена имеют высокую всхожесть и могут прорасти сразу без периода покоя. В природе прорастание семян зависит от влажности почвы. На степных склонах в августе всходов не было, так как в это время здесь очень сухо, растительность почти полностью выгорает. В пойменных ценопопуляциях (ЦП) были отмечены немногочисленные всходы. Массовое появление всходов на склонах и пойме отмечается весной. В условиях культуры в середине августа и в начале весны возле отцветших растений образуется обильный самосев.

Прегенеративный период. Проростки представляют собой небольшие растения с ортотропным побегом высотой до $0,6 \pm 0,05$ см. Семядоли округлые с сердцевидным основанием и с небольшой выемкой в верхней части с длинным черешком. Проростки имеют 2–3 пары настоящих листьев, длина главного корня в среднем составляет $4,5 \pm 0,24$ см. При дальнейшем развитии у растений засыхают семядоли и они переходят в ювенильное состояние. *Ювенильные растения* имеют первичный вертикальный побег с 3–6 парами супротивно расположенных листьев. Листочки на базальной части побега меньше, междуузлия короче. Форма пластинки продолговато-эллиптическая. В культуре ювенильные растения развиты лучше, чем в природных условиях: высота побега достигает $1,6 \pm 0,29$ см, число листьев до $3,1 \pm 0,35$ шт., длина корня до $8,5 \pm 0,42$ см. На корне развиваются боковые ответвления. В природных условиях в фазе первичного побега растения могут пребывать от 1–2 месяцев до середины второго года вегетации. В культуре этот период длится около 30–35 дней.

В дальнейшем сначала из пазух семядолей и первых листьев начинают развиваться боковые побеги – растения переходят в *имматурное состояние*. Формируется первичный куст. Сначала он растет вертикально, затем полегает, но не укореняется. Более сильные особи весеннего подростка в природных ЦП переходят в имматурное состояние в первый год жизни. Эти растения имеют первичные ортотропные побеги высотой в среднем $3,5 \pm 0,31$ см, число пар листьев $5,5 \pm 0,31$ шт. Боковые побеги развиваются из пазух всех листьев. Корневая система имеет длину $6,8 \pm 0,48$ см, развиты боковые корни. В культуре растения крупнее, у наиболее сильных особей побеги $n+1$ порядка начинают ветвиться. Главный корень достигает длины $15,7 \pm 0,67$ см и толщины $0,14 \pm 0,008$ см.

В природных ЦП на склонах летне-осенняя засуха может привести к задержке развития особей в имматурном состоянии. Были обнаружены перезимовавшие растения с отмершей верхушкой первичного побега (его сухой остаток сохраняется). Поэтому продолжительность имматурного периода колеблется в природе от 3 месяцев до 1–1,5 лет, в культуре составляет 20–25 дней.

Формирование системы полегающих, укореняющихся и одревесневающих скелетных осей является индикаторным признаком *виргинильного состояния*. У *T. sibiricus* в природных условиях первичная ось большей частью отмирает в имматурном состоянии, из-за этого основные скелетные оси формируются побегами $n+1$ порядка. В культуре главная ось входит в систему основных скелетных осей. Корневая система смешанная, состоит из главного и придаточных корней. Данную жизненную форму относят к шпалерным кустарничкам или стланичкам [6, 7].

В культуре весенние сеянцы вступают в виргинильное состояние в августе, а растения осенней генерации – на второй год жизни. Развитие сеянцев происходит высокими темпами. В начале этапа небольшое растение состоит из главной оси и $11,25 \pm 0,13$ шт. скелетных осей $n+1$ порядка длиной 6–7 см. В благоприятных условиях оси быстро развиваются, в конце этапа их базальная одревесневшая часть имеет длину $9,4 \pm 0,22$ см, а растущий зеленый прирост $13,5 \pm 0,52$ см. Оси обильно укореняются и несут побеги трех типов: на базальной части развиваются вегетативные оси, переходные генеративные оси, а на растущем конце ортотропные вегетативные побеги. Куст разрастается до 20–28 см. Продолжительность виргинильного состояния в культуре составляет 45–50 дней.

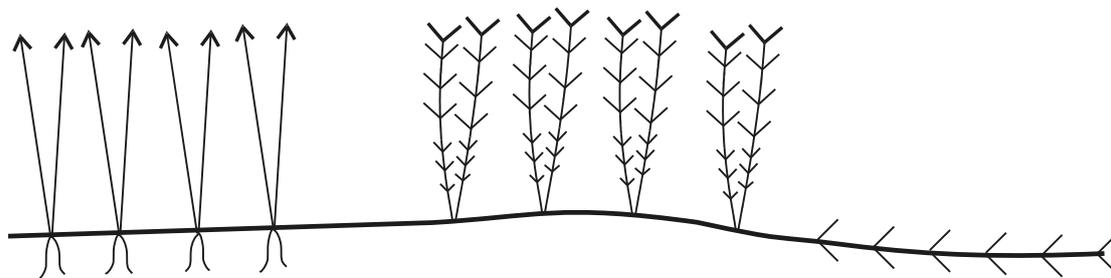
В природных ЦП виргинильное состояние отмечается у растений второго или третьего года жизни. Многолетняя основа куста складывается из скелетных осей $n+1$ порядка числом $4,1 \pm 0,32$, они полегают, одре-

весневают и укореняются. Длина осей небольшая, $7,2 \pm 0,23$ см. Они несут по 6–7 вегетативных побегов высотой 3,0–3,5 см. Главный корень имеет длину $16,0 \pm 0,48$ см.

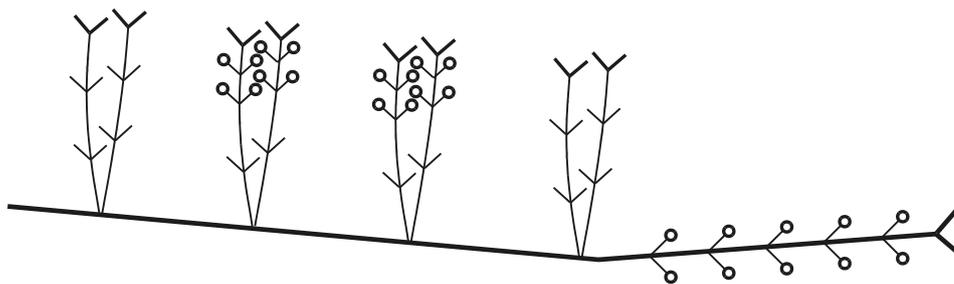
Генеративный период. Молодое генеративное состояние. В начале цветения в культуре скелетные оси $n+1$ порядка несут $7,5 \pm 0,52$ шт. вегетативных осей $n+2$ порядка, $5,0 \pm 0,34$ шт. переходных цветущих осей и $7,5 \pm 0,2$ пар вегетативных побегов. Годичные генеративные побеги формируются на переходных осях и отличаются отсутствием базальных укороченных междоузлий с мелкими листьями, так как развиваются силептически, т.е. без периода покоя (рис. 1). Крупные побеги $n+2$ порядка разветвляются, в своем строении повторяют материнские побеги, расположенные на них переходные побеги $n+3$ порядка зацветают. Основные скелетные оси остаются вегетативными.

В культуре у сеянцев осенней генерации наблюдаются две волны цветения: первая в начале первой декады июля, вторая – в начале сентября. В первый период зацветают развитые годичные побеги и верхушки переходных побегов. Соцветие представляет собой открытый тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев [9]. Высота соцветия небольшая, $2,5 \pm 0,65$ см, число метамеров составляет $5,5 \pm 0,13$ шт. Терминальные соцветия переходных побегов значительно крупнее соцветий годичных побегов, их высота составляет $5,9 \pm 0,22$ см, число метамеров до $9,1 \pm 0,32$ шт. (рис. 2).

Оставшиеся вегетативными в первый период цветения годичные побеги в дальнейшем формируют бутоны и зацветают в начале сентября. Вторая волна цветения продолжается до конца сентября. Все отцветшие годичные побеги отмирают. Концы отцветших переходных побегов иногда продолжают monopодильный вегетативный рост. Листья этих побегов по размерам не отличаются, в их пазухах формируются новые боковые побеги.



а



б

Рис. 1. Схема строения скелетных осей *Thymus serpyllum*:

а – укоренение скелетной оси (стрелками показаны удлиненные побеги следующих порядков);

б – переходные цветущие побеги

Цветение у растений, появившихся весной, наступает в начале сентября. Молодые генеративные растения продолжают интенсивно разрастаться. Диаметр куста в конце цветения достигает 40–45 см. Главный корень удлиняется до $24,63 \pm 0,3$ см и утолщается до $0,42 \pm 0,07$ мм. Прирост скелетных осей за летний сезон составляет 25–30 см. На втором году жизни интенсивное вегетативное разрастание приводит к ослаб-

лению и отмиранию главной оси у 50 % анализированных растений. На нижних узлах одревесневшей части скелетных осей начинается образование побегов дополнения.

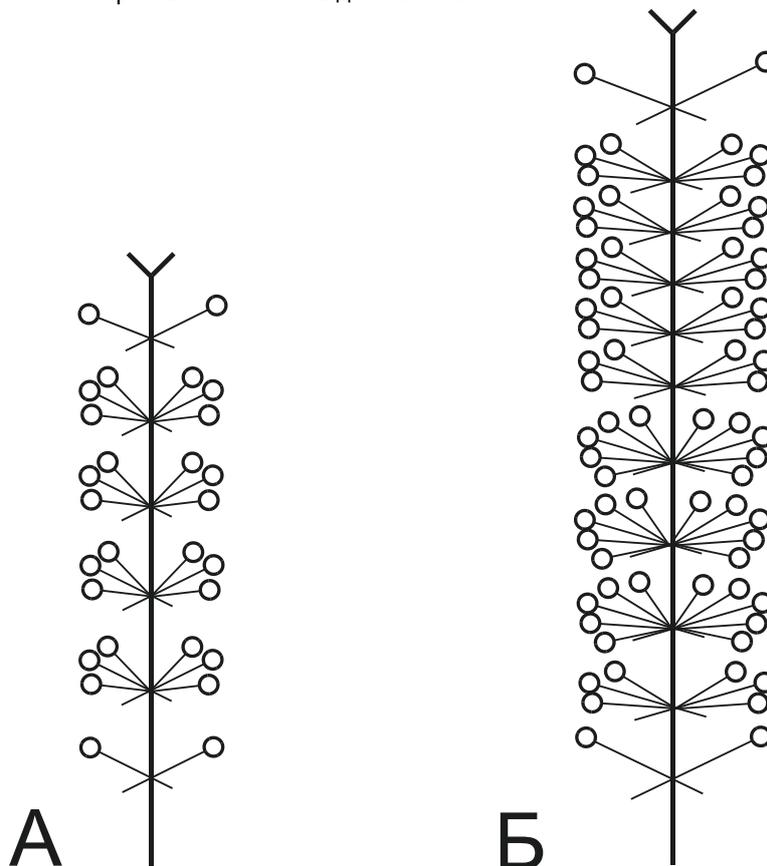


Рис. 2. Схема соцветий *Thymus serpyllum*: а – соцветия годичного генеративного побега; б – терминальное соцветие переходного побега

В природных ЦП молодое генеративное растение характеризуется следующими параметрами: число основных скелетных осей $n+1$ порядка – $4,6 \pm 0,19$ шт., длина в среднем – $12,3 \pm 0,65$ см. На базальной одревесневающей части осей развиваются $4,7 \pm 0,19$ шт. осей $n+2$ порядка длиной $8,8 \pm 0,45$ см. Переходных осей немного – $1,6 \pm 0,13$ шт. На растущей верхней части осей развиваются 7–8 пар вегетативных побегов. Диаметр куртин составляет 12–18 см. Главный корень имеет длину $18,9 \pm 1,55$ см, диаметр – $1,6 \pm 0,08$ мм.

В культуре растения переходят в *средневозрастное генеративное состояние* на третьем году жизни. В этот период система скелетных осей имеет сложное строение. Продолжают нарастать скелетные оси $n+1$ порядка. Сформировавшиеся на них оси следующих порядков достигают в период цветения наибольшего развития. У осей $n+2$ порядка длина многолетней одревесневшей части составляет до $12,4 \pm 0,45$ см, а растущей верхней части – $14,7 \pm 0,48$ см. Развиваются скелетные оси $n+3$ и $n+4$ порядка. Строение многолетней основы куста усложняется развитием побегов дополнения из спящих почек на базальной части основных скелетных осей. Они накладываются сверху, создавая ярусное строение куста. Интенсивное разветвление ослабляет материнскую ось, в конце лета верхние неодревесневшие части осей $n+1$ порядка начинают отмирать. В культуре цикл развития скелетной оси сокращается до 2–3 лет, тогда как в природе оси могут развиваться в течение 5 лет [6].

Цветение продолжительное, основная часть куста цветет в третьей декаде июня – в июле, а отдельные части могут цвести до сентября. Все дициклические и безрозеточные побеги, развившиеся на приросте текущего сезона, цветут. Дициклические побеги отличаются наличием укороченных междоузлий на базальной части. В период цветения диаметр куста достигает от 60 до 90 см. Общая продолжительность средневозрастного генеративного состояния в культуре не превышает 2–3 года.

В средневозрастное генеративное состояние в природных ЦП растения вступают на 5–6-й год развития. К этому времени у составляющих многолетнюю основу куста осей $n+1$ порядка растущие концы отмирают. Разрастание куста вширь происходит за счет осей $n+2$ порядка. Длина этих осей достигает до $15,3 \pm 1,64$ см,

моноподиальный рост сохраняется. Генеративные побеги развиваются на осях $n+2$ и $n+3$ порядков, их число на осях 2 порядка составляет $3,8 \pm 0,55$ шт., а на осях 3 порядка $3,5 \pm 0,35$ шт. Переходные побеги в числе 1–2 шт. развиваются на осях $n+2$ порядка. Куртины в пойменных и степных сообществах достигают в диаметре 25–35 см. Главный корень утолщается до 3–5 мм.

В стареющем генеративном состоянии при ежегодном отмирании побегов, переходных и скелетных осей в средней части куртины накапливаются остатки отмерших побегов. В разных частях куртины вегетируют несколько центров разрастания. Они представляют собой укорененные остатки скелетных осей, сохранивших связь с главным корнем, и несут до $3,6 \pm 0,23$ шт. вегетативных и $1,3 \pm 0,11$ шт. генеративных побегов. Растения в культуре и природе отличаются размерами куртин. В культуре они достигают в диаметре 100–120 см. Главный корень диаметром до 3,5 см обильно разветвляется. В природе куртины значительно меньше, 30–40 см в диаметре. В условиях культуры растения в данном онтогенетическом состоянии могут находиться в течение 3–4 лет.

Постгенеративный период. У особой субсенильного онтогенетического состояния большая часть куста отмирает. Сохраняются только один или два остатка вегетирующих скелетных осей. Они несут всего по 2–3 годичных побега. В конце сезона растения отмирают. Продолжительность онтогенеза семенных особей *T. sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost. в культуре составляет 8–9 лет.

Заключение. Для *T. sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost. характерна жизненная форма полуподвижного шпалерного кустарничка или стланичка. Многолетняя система основных скелетных осей растений формируется в виргинильном состоянии. Развивается сложная структура, состоящая из скелетных осей, переходных цветущих осей, годичных вегетативных побегов. Корневая система смешанная, образована главным и придаточными корнями.

Цикл развития скелетных осей в культуре не превышает 2–3 лет. Обильное ветвление и разрастание осей следующего порядка приводит к отмиранию верхней растущей части осей. Продолжительность онтогенеза в культуре составляет 8–9 лет.

Литература

1. Макаров А.А. Биологически активные вещества в растениях Якутии. – Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1989. – 156 с.
2. Егорова П.С. К изучению экологии ценопопуляций тимьяна ползучего (*Thymus serpyllum* L. s. l.) на территории природного парка «Ленские столбы» // Вестн. КрасГАУ. – 2012. – № 10. – С. 118–120.
3. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М., 1976. – 181 с.
4. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). – М.: Высш. шк., 1962. – 377 с.
5. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. – М.: Наука, 1986. – 208 с.
6. Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М., 1990. – 208 с.
7. Колегова Т.Б. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: дис. ... канд. биол. наук. – Абакан, 2010. – 250 с.
8. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпущина [и др.]. – М., 2002. – 240 с.
9. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. – СПб., 1992. – 127 с.

