

УДК 581.412:582.929.4
doi: 10.17223/19988591/40/5

Е.Б. Таловская

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Поливариантность онтогенеза *Thymus mugodzhharicus* (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках проекта VI.52.1.3
Государственного задания № 0312-2016-0003
и гранта РФФИ в рамках научного проекта № 15-04-02857.

Изучена подушковидная жизненная форма *Thymus mugodzhharicus*. Она формируется в условиях степи, расположенной в отрогах южного склона Нарымского хребта (Казахстан). Основу подушки образуют два варианта многолетних составных скелетных осей (ССО), отличающихся по направлению роста, числу побегов и длительности нарастания. Установлено, что за счет слабого ветвления побегов и удлинения годичных приростов ССО структура подушки становится рыхлой. Основными признаками подушки *T. mugodzhharicus* являются отсутствие торфянистой массы внутри куста и почек в базальной части побегов, рыхлое расположение побегов, угнетение верхушечного роста, одинаковый прирост годичных побегов, ровная поверхность и регулярное акротонное ветвление, единичное число придаточных корней. Характер роста и отмирания побегов подушки соответствует развитию побегов кустарничков. Выявлены поливариантность развития подушки в старом генеративном состоянии и разнообразие ее формы, а также зависимость образования придаточных корней от наличия свободного мелкоземистого субстрата.

Ключевые слова: *Thymus*; подушка; составная скелетная ось; адаптация; Нарымский хребет.

Введение

Подушковидные растения занимают особое место в системе жизненных форм. Они широко распространены на всех континентах и имеют большое значение: являются эдификаторами растительного покрова, пионерами зарастания каменистых и песчаных субстратов, образуют ландшафтные формы, создают среду для развития других видов растений [1, 2]. Изучение морфолого-биологических особенностей развития растений-подушек позволяет объяснить их приспособление к жизни в условиях крайних местообитаний. Этому посвящены многочисленные иностранные и отечественные работы [2–5]. Подушковидные формы тимьянов в литературе практически не описаны [6, 7]. Для видов рода *Thymus* L. характерно широкое распространение

и освоение территорий со специфическими эколого-ценотическими условиями. Изучение тимьянов подушковидной жизненной формы расширит представление об особенностях условий их обитания. Как показали наши исследования, у сибирских видов подушковидная биоморфа образуется редко. Она описана у *T. baicalensis* Serg. в условиях эоловых песков, жаркого и сухого климата и недостатка влаги в Тыве и Прибайкалье [8]. Условия формирования, структура особей, развитие и внешний вид подушки тимьяна мугоджарского – *Thymus mugodzhharicus* Klok. et Shost. – отличаются. В связи с этим цель работы – изучение поливариантности онтогенеза особей *T. mugodzhharicus* подушковидной биоморфы для выявления механизмов его адаптации к условиям произрастания.

Материал и методики исследования

По данным М.В. Клокова [9], *T. mugodzhharicus* – полукустарничек с входящими высокоодревесневшими скелетными осями. Вид широко распространен на территории Казахстана, где он встречается в петрофитных степных сообществах по склонам гор и высохших русел рек. *T. mugodzhharicus* приводится также для Западной Сибири и Европейской части России. Как отмечают В.Н. Ильина и В.И. Матвеев [10], в условиях Среднего Поволжья вид является содоминантом в петрофитных вариантах копеечниково-тимьянниковых степных сообществ (*Hedysarum grandiflorum* Pall., *Hedysarum rasoumovianum* Fisch. et Helm, *Astragalus zingeri* Korsh., *Onosma simplicissima* L., *Ephedra distachia* L.), расположенных по крутым склонам южных экспозиций гор.

T. mugodzhharicus подушковидной жизненной формы изучен на территории Восточного Казахстана. Особи вида собраны в отрогах южного склона Нарымского хребта (48°51'12,8"N, 083°51'22,0"E, высота 998 м над ур. м.) в условиях закустаренной (*Spirea hypericifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl.) разнотравно-ковыльной степи (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Festuca sulcata* (Hack.) Beck, *Psatirostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Hyssopus officinalis* L., *T. mugodzhharicus*, *Stipa capillata* L.), расположенной среди выходов плоских камней (до 5 м в длину и 1 м в ширину). Общее проективное покрытие травостоя 50%, проективное покрытие вида 2%. Особи *T. mugodzhharicus* произрастали на мелкоземистом субстрате в расщелинах камней и в микропонижениях рельефа. Климат на территории исследования континентальный: зима холодная и малоснежная; весна пасмурная в первой половине сезона (в марте толщина снежного покрова до 21 см), теплая и ясная во второй; лето жаркое и сухое, дожди преимущественно ливневые; осень с морозящими дождями, в конце сезона (ноябрь) выпадает снег. Ветры южные, континентального происхождения, сухие [11].

При описании биоморфы *T. mugodzhharicus* опирались на классификацию жизненных форм И.Г. Серебрякова [2]. Побеги *T. mugodzhharicus* и их систе-

мы описаны на основе оригинальных данных о побеговой структуре тимьянов [12] и терминологии И.Г. Серебрякова [13] (*безрозеточный, розеточный, полурозеточный* побеги), М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова [14] (*побег формирования, составная скелетная ось*), Е.Л. Нухимовского [15] (*верхнерозеточный побег*) и Ю.А. Боброва [16] (*среднерозеточный побег*). Побеги формирования *T. mugodzhharicus*, так же как побеги формирования кустарников, описанные М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым [14], развиваются из спящих или зимующих почек. Кроме этого, на начальных этапах развития побеги формирования *T. mugodzhharicus* могут образовываться силлептически подобно побегам ветвления [14]. Онтогенез особей изучен согласно концепции дискретного описания, предложенной Т.А. Работновым [17]. Календарный возраст особей разных онтогенетических состояний определялся по годичным кольцам. Для этого делали поперечные срезы в основании скелетных осей и с помощью стереоскопического микроскопа МС-2 ZOOM марки «Микромед» (ООО «Наблюдательные приборы», Россия) подсчитывали возраст особей. При количественной характеристике подушки у особей в разных онтогенетических состояниях учитывали следующие биометрические признаки: число и длину вегетативных, генеративных побегов и плагитропных составных скелетных осей, диаметр растения. Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью программы Microsoft Excel, рассчитаны средние арифметические со стандартной ошибкой (данные статистически значимо различаются по t-критерию Стьюдента (95%-ный уровень значимости)).

Результаты исследования и обсуждение

Изучение жизненной формы *T. mugodzhharicus* на территории Восточного Казахстана проведено ранее [18]. Согласно классификации подушковидных растений W. Rauh [19], основанной на морфологической конвергенции признаков в разных систематических группах растений, для вида установлена ложноподушковидная биоморфа. Более углубленное изучение литературы о подушковидной форме роста и причинах ее возникновения [2] привело нас к необходимости отказаться от выбранной классификации и термина «ложноподушковидная биоморфа». Жизненная форма *T. mugodzhharicus* определена как рыхлая подушка, основными признаками которой являются отсутствие торфянистой массы внутри куста и почек в базальной части побегов, а также рыхлое расположение побегов, угнетение верхушечного роста, одинаковый прирост годичных побегов, ровная поверхность и регулярное акротонное ветвление, единичное число придаточных корней.

Основу подушки взрослых особей образует многолетняя моноподиально-симподиально нарастающая составная скелетная ось (ССО) (в понимании М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова [14]). Она формируется на базе многолетнего моноподиально нарастающего разветвленного побега фор-

мирования (рис. 1, ПФ), который образован двумя-четырьмя годичными побегами, разнообразными по структуре: безрозеточными, верхнерозеточными, розеточными. Моноподиальное нарастание побега формирования заканчивается отмиранием терминальной почки. В результате этого из почки, близкой по положению к месту отмирания, развивается замещающий побег, повторяющий предыдущий. По положению в пространстве, числу побегов и длительности нарастания выделено 2 варианта ССО: *ортотропная* ССО построена двумя-четырьмя побегами формирования, моноподиальное нарастание каждого 2 года (рис. 1, I); *плагитропная* ССО образована четырьмя-пятью побегами формирования, моноподиальное нарастание каждого 2–4 года (рис. 1, II). Структура побеговой системы подушки *T. mugodzharcus* описана ранее [18] и в целом соответствует побеговой системе *T. baicalensis* подушковидной жизненной формы [8].

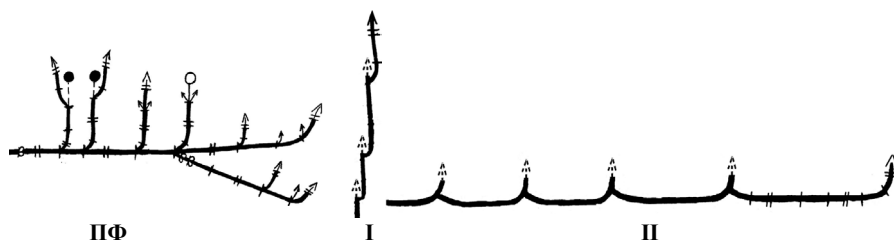


Рис. 1. Многолетние моноподиально-симподиально нарастающие составные скелетные оси

[Fig. 1. Perennial monopodially-sympodially growing composite bough axes]:

I – ортотропная [Orthotropic]; II – плагитропная [Plagiotropic]; ПФ [SF] – побег

формирования [Shoot formation]; ↑ вегетативный побег [vegetative shoot];

○ генеративный побег [generative shoot]; ● отмершее соцветие [dead inflorescence];

■ многолетний участок [perennial part]; | травянистый участок [grassy part];

⋮ отмершая травянистая часть побега [dead grassy part];

— расставленные узлы [spaced nodes];

⊕ сближенные узлы [connivent nodes]; ○ почка [bud]

На начальных этапах онтогенез особей *T. mugodzharcus* характеризуется быстрой сменой онтогенетических состояний. В течение первых месяцев с начала прорастания семян (май–июнь) особи сменяют три онтогенетических состояния. Прорастание семян происходит под пологом материнских особей или сопутствующих видов в расщелинах крупных камней, где скапливаются мелкозем и влага, или в микропонижениях рельефа. Большинство особей подростка погибает. *Проросток* (*p*) и *ювенильные особи* (*j*) представляют собой первичный побег, достигающий 2 см в высоту (рис. 2). Проростки имеют две семядоли и одну пару супротивно расположенных настоящих ли-

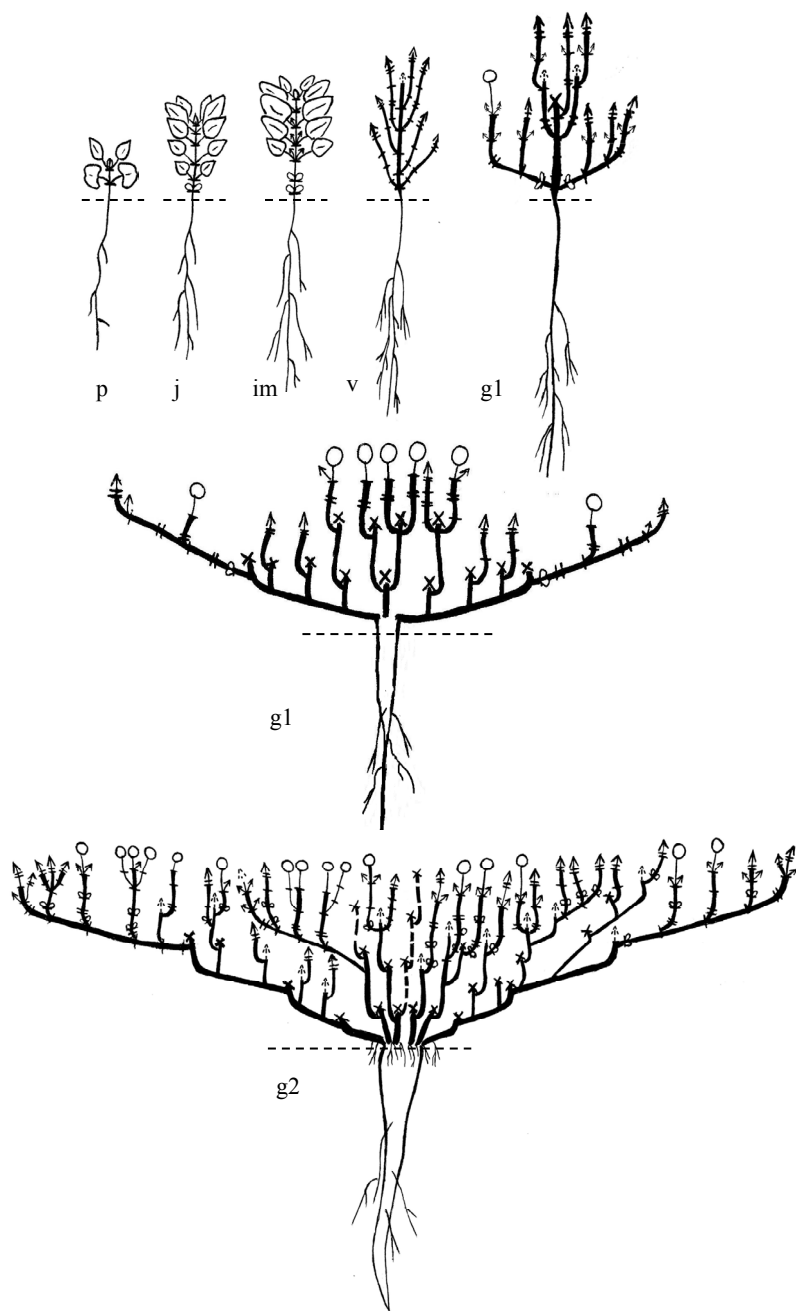


Рис. 2. Онтогенез *Thymus mugodzhharicus* [Fig. 2. Ontogeny of *Thymus mugodzhharicus*];

--- уровень почвы [soil level];  придаточный корень [additional root],
остальные обозначения см. рис. 1 [for other designations see Fig. 1]

стьев. Семядоли широкояйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой, до 0,2 см в длину, черешковые. Листья проростка меньше, 0,1 см в длину, яйцевидной формы с хорошо выраженным черешком. Длина гипокотилия до 1 см, эпикотилия до 0,3 см, главного корня до 3 см. К концу июня число проростков в ценопопуляции единично. Побег ювенильных особей верхнерозеточный, состоит в основном из 6 метамеров. В пазухах всех листьев побега закладываются почки. Главный корень ветвится до II порядка, удлиняется и достигает 5 см. Из всех пазушных почек первичного побега, кроме почек в 1–2 узле, развиваются розеточные или верхнерозеточные вегетативные побеги формирования. Особь переходит в *имматурное состояние (im)* и представляет собой первичный куст. Фаза первичного куста является самой продолжительной и сохраняется до отмирания особи. На второй год в *виргинильном онтогенетическом состоянии (v)* терминальная почка первичного побега отмирает в зимний период. В дальнейшем проявляется характер роста и отмирания побегов, который соответствует развитию побеговой системы кустарничков. Моноподальное нарастание особи меняется на акросимподиальное. Формируется главная ССО, которая развивается по варианту I. Боковые побеги продолжают моноподальное нарастание и впоследствии станут ССО ($n + 1$)-го порядка, повторяющими развитие главной ССО. Из пролептических почек в 1–2-м узлах первичного побега главной ССО разворачиваются ортотропные верхнерозеточные вегетативные побеги формирования. Характеристика биометрических признаков особей представлена в таблице.

На третий год в *молодом генеративном состоянии (g_1)* главная ССО и ССО ($n + 1$)-го порядка сильно утолщаются, выделить границы годичных приростов сложно. Главная ССО образована тремя побегами: первичным и двумя побегами формирования. Ортотропные ССО ($n + 1$)-го порядка – двумя побегами. Боковые побеги в базальной части главной ССО двулетние, по структуре верхнерозеточные, формируют ССО ($n + 1$)-го порядка и развиваются по варианту II. Они располагаются над плоской поверхностью камней. Как правило, одна из ССО варианта II переходит к цветению. Годичный генеративный побег ортотропный безрозеточный. После плодоношения его большая часть сохраняется и входит в состав многолетней основы куста. Соцветие представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных 2–4 пар дихазиев.

Молодое генеративное состояние длится около 5–7 лет. К концу этого периода начинается формирование подушковидной формы растения, которое происходит следующим образом. В результате одинакового прироста, отмирания терминальных почек и акротонного ветвления ортотропные ССО в центре куста становятся выровненными по высоте. Подушка имеет выпуклую форму. Высота ортотропных ССО достигает 17 см в центре и снижается к периферии. Внутри подушка состоит из рыхло расположенных многолетних сильно утолщенных ССО, а все годичные побеги образуются

в верхних этажах. Ежегодный опад, состоящий из сухих листьев, отмерших побегов и мелкозема, быстро выдувается. Генеративные побеги в структуре подушки отличаются по типу соцветия. Для большинства из них характерно соцветие, описанное выше.

**Биометрические показатели особей *Thymus mugodzharcicus*
разных онтогенетических групп
[Biometric characteristics of *Thymus mugodzharcicus*
individuals belonging to different ontogenetic groups] ($m \pm M$)**

Биометрические показатели [Biometric characteristics]	Онтогенетические группы особей [Ontogenetic groups of individuals]			
	v	g_1	g_2	g_3
Число вегетатив- ных побегов, шт. [number of vegetative shoots, pcs.]	6,2 $\pm$ 0,7	47,2 $\pm$ 3,3	230,9 $\pm$ 8,4	171,4 $\pm$ 4,7
Длина вегетатив- ных побегов, см [length of vegetative shoots, cm]	2,3 $\pm$ 0,1	2,3 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 0,2	2,4 $\pm$ 0,2
Число генератив- ных побегов, шт. [number of genera- tive shoots, pcs.]	—	15,2 $\pm$ 3,9	98,6 $\pm$ 1,8	63,2 $\pm$ 1,3
Длина генератив- ных побегов, см [length of generative shoots, cm]	—	4,1 $\pm$ 0,3	6,5 $\pm$ 0,3	3,5 $\pm$ 0,3
Число плагиотроп- ных ССО, шт. [number of plagiotro- pic CBA, pcs.]	—	2,2 $\pm$ 0,4	3,4 $\pm$ 0,3	3,0 $\pm$ 0,3
Длина плагиотроп- ных ССО, см [length of plagiotropic CBA, cm]	—	10,7 $\pm$ 1,3	28,0 $\pm$ 3,3	51,1 $\pm$ 4,9
Диаметр особи, см [diameter of the individual, cm]	3,2 $\pm$ 0,2	22,0 $\pm$ 3,4	76,4 $\pm$ 1,7	144,4 $\pm$ 3,9

Note: v - Virginal, g_1 - Young generative, g_2 - Mature generative, g_3 - Old generative].

У восходящих дициклических полу- или среднерозеточных генеративных побегов соцветие – кистевидный тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 5–6 пар дихазиев. Две пары дихазиев в апикальной части соцветия сильно редуцированы. Длина соцветия может достигать 3,5 см.

В течение следующих 16–18 лет в *зрелом генеративном состоянии* (g_2) происходит разрастание подушки. В зависимости от условий произрастания (наличие свободного субстрата) выявлена поливариантность ее развития (рис. 3).

При произрастании особей вида на мелкоземе в расщелинах плоских камней их плагиотропные оси располагаются наклонно вверх над каменной поверхностью, придаточные корни практически отсутствуют. Все ортотропные побеги цветут. Внутри подушки прослеживается этажность. Каждый этаж ССО образован сохранившейся многолетней частью побега формирования и является ее годичным приростом.

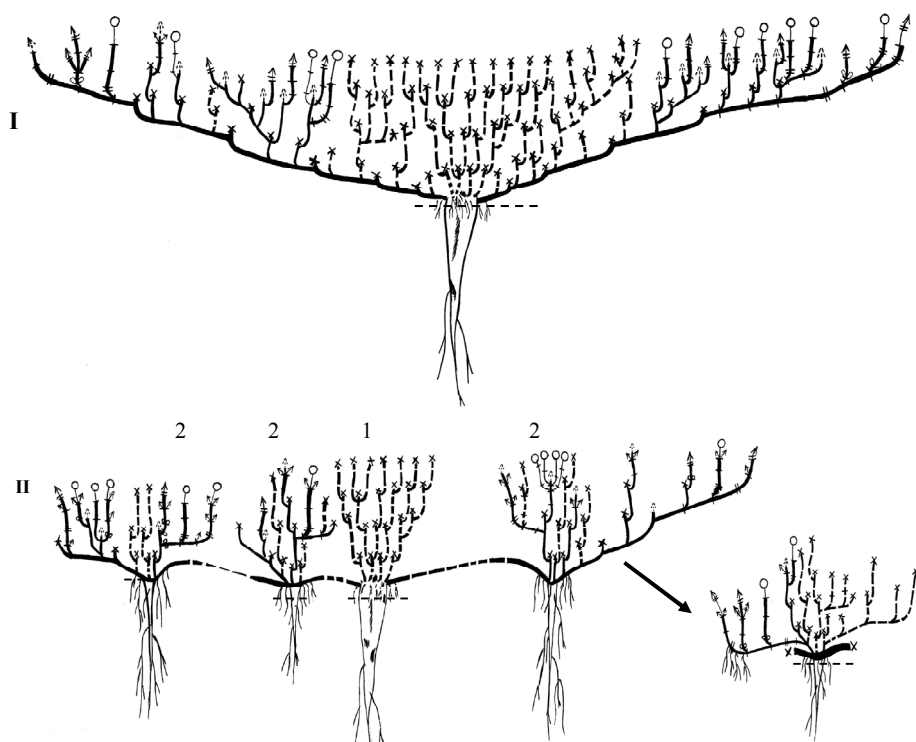


Рис. 3. Поливариантность развития *Thymus mugodzharicus* в старом генеративном онтогенетическом состоянии

[Fig. 3. Polyvariance of *Thymus mugodzharicus* development in the old generative ontogenetic state]:

I – развитие особей в расщелинах камней [development of individuals in the crevices of stones]; *II* – развитие особей в микропонижениях рельефа [development of individuals in micro-depressions of the relief]; *1* – первичный куст [primary shrub]; *2* – парциальный куст [partial shrub];  участок плагиотропной ССО [portion of plagiotropic composite bough axis]

Длина годовых приростов у ортотропных ССО приблизительно одинаковая, увеличивается от базальной к апикальной части (от 1 до 13 см). Плагиотропные ССО варианта *II* сильно утолщаются (до 0,9 см), приобретают более сложную структуру. В их базальной части развиваются ортотропные ССО, в средней – такие же плагиотропные ССО *n*-го порядка. Длина каждого годового прироста плагиотропной ССО может колебаться от 1 до 19 см. За счет увеличения порядка их ветвления поверхность подушки выравнивается и становится плоской. В целом подушка приобретает столовидную форму, схожую с формой подушки *Onobrychis cornuta* (L.) Desv. [20]. Единичные придаточные корни могут образовываться в базальной части куста, рядом с главным корнем. К 24–28 годам облик подушки меняется. Растение переходит в старое генеративное состояние (g_3) (см. рис. 3, *I*). Оно

характеризуется началом разрушения главного корня. В центральной части подушки образуется участок из отмерших скелетных осей. По периферии подушки развиваются вегетативные и генеративные слабоветвистые побеги. Длительность состояния непродолжительная. В течение пары следующих лет главный корень разрушается и подушка полностью отмирает. Особей в *субсенильном состоянии* не обнаружено.

В условиях микропонижения рельефа, где достаточно свободного мелкоземистого субстрата, на плагиотропных ССО появляются придаточные корни. Подушка прижата к поверхности субстрата и приобретает выпуклую форму. Один из придаточных корней становится вторично стержнекорневым, в этом месте на оси формируется парциальный куст. Основу парциального куста образуют ССО вариантов *I* и *II*. Их число в структуре подушки зависит от интенсивности укоренения плагиотропных ССО и составляет не более трех. Располагаются парциальные кусты на расстоянии от 1,5 до 30 см от главного корня. В *старом генеративном состоянии* центральная часть подушки образована отмершими остатками ССО и главного корня (см. рис. 3, *II*). Они некоторое время сохраняются, что позволяет определить границы особи. В целом особь представляет собой клон, состоящий из нескольких по-разному отдаленных парциальных кустов того же онтогенетического состояния. Парциальные кусты, как правило, не соединены между собой и располагаются на расстоянии друг от друга. После выдувания сухих остатков первичных структур образуются партикулы в старом генеративном онтогенетическом состоянии. Их основу составляют ССО варианта *I*. Из почек годовичных побегов ССО разветвляются ортотропные вегетативные и генеративные побеги обогащения. Также в структуре партикулы может развиваться моноподиально нарастающий плагиотропный укореняющийся или не укореняющийся слабоветвистый вегетативный побег. В развитии особей вегетативного происхождения после потери связи с материнским кустом преобладают процессы отмирания. Партикулы постепенно засыхают и выдуваются.

Изучение онтогенеза *T. mugodzhharicus* подушковидной жизненной формы показало, что основные черты ее развития в целом соответствуют развитию растений-подушек и ранее изученной плотной подушки *T. baicalensis* [8]. Сходство с последней проявляется в одинаковой длительности прегенеративного периода (до 2 лет), образовании первичного куста у особей уже на второй год и появлении генеративных побегов на третий год, однотипных изменениях в генеративном периоде развития особей (смена нарастания осей, дифференциация ССО, формирование типичной подушковидной формы, появление партикуляции в старом генеративном состоянии). При этом выявлены следующие отличия. Высота приростов годовичных побегов в основании подушки до ее поверхности у *T. baicalensis* колеблется от 0,5 до 4 (5) см, тогда как у *T. mugodzhharicus* – от 1 до 19 см. Интенсивный рост и слабое ветвление побегов в базальной и средней частях у *T. mugodzhharicus* приводят к формированию рыхлой структуры подушки. Образовавшийся опад

внутри нее не удерживается и быстро выдувается. Длительность генеративного периода у особей *T. mugodzhharicus* достигает 25 лет, тогда как у особей *T. baicalensis* – до 37 лет. Кроме этого, у *T. mugodzhharicus* выявлены поливариантность развития подушки в старом генеративном состоянии и разнообразие ее формы, а также зависимость образования придаточных корней от наличия свободного мелкоземистого субстрата. Как отмечает И.М. Культиасов [20], причиной угнетения ростовых процессов у подушковидных растений является совокупность условий обитания. У *T. baicalensis* в степях Убсунурской котловины к таким условиям относятся отсутствие снега в течение продолжительного и сурового зимнего периода, жаркое и сухое лето, резкий контраст суточных температур и песчаный субстрат. У *T. mugodzhharicus* в степи в отрогах южного склона Нарымского хребта, наоборот, в расщелинах камней и микропонижениях, где произрастают особи вида, происходит накопление влаги. А условиями, угнетающими развитие особей, являются малоснежная зима, иссушающее действие ветра и жаркое лето. По данным К.В. Станюкович [21], формирование подушек с рыхлой побеговой структурой в условиях Восточного Памира также происходит в областях, относительно богатых осадками.

Формирование рыхлой подушки у *T. mugodzhharicus* свидетельствует о способности вида выдерживать неблагоприятное действие факторов внешней среды с сохранением всех этапов развития.

Заключение

Исследование показало, что основными причинами, угнетающими рост побегов и, как следствие, образования подушковидной жизненной формы у *T. mugodzhharicus* в закустаренной ковыльной степи в отрогах южного склона Нарымского хребта, являются экологические условия обитания: малоснежная зима, иссушающее действие ветра, жаркое лето. Одновременно с этим накопление влаги в расщелинах камней и микропонижениях рельефа, где произрастают особи вида, способствует разрастанию подушки и увеличению мощности побегов. Формирование рыхлой структуры подушки происходит за счет слабого ветвления побегов в базальной и средней части и удлинения годичных приростов ССО. Многолетнюю основу подушки образуют два варианта ССО, отличающиеся по направлению роста, числу побегов и длительности нарастания. Рост и отмирание побегов подушки соответствуют особенностям развития побеговой системы кустарничков. Развитие подушки *T. mugodzhharicus* отличается от развития подушки *T. baicalensis* сокращением длительности онтогенеза, поливариантностью развития подушки в старом генеративном онтогенетическом состоянии и разнообразием её формы, слабым образованием придаточных корней.

Литература

1. Boucher F.C., Lavergne S., Basile M., Choler P., Aubert S. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2016. Vol. 20. PP. 22–31.

2. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
3. Борисова И.В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. 1962. Т. 6. С. 336–345.
4. Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // Flora. 2010. Vol. 205, № 1. PP. 3–18.
5. Астащенко А.Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 770–785.
6. Чудновская Г.В. *Thymus serpyllum* L. в Восточном Забайкалье // Вестник Кемеровского государственного университета. Сер. Биологические, технические науки и науки о Земле. 2013. № 4-1 (56). С. 12–15.
7. Aubert S., Boucher F., Laverge S., Renaud J., Choler P. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter // Alpine Botany. 2014. Vol. 124, № 1. PP. 59–70.
8. Таловская (Колегова) Е.Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 735–742.
9. Клоков М.В. Род *Thymus* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 470–590.
10. Ильина В.Н., Матвеев В.И. Характеристика растительных сообществ с участием редких копеечников (*Hedysarum* L., Fabaceae) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 7, № 1. 2005. С. 199–205.
11. Адекенов С.М., Байгулин И.О., Мырзагалиева А. Ресурсы лекарственных растений Нарымского хребта // Известия НАН РК. Сер. биологическая. 2009. № 1. С. 3–11.
12. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 2. С. 173–183.
13. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. Вопросы биологии растений. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–38.
14. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 158 с.
15. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М. : Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
16. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров : Изд-во ВятГТУ, 2009. 130 с.
17. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического Института АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1950. Вып. 6. С. 179–196.
18. Таловская Е.Б. Структура побеговой системы ложной подушки *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : чтения памяти Л.М. Черепнина и материалы Шестой Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 110-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 80-летию Гербария им. Л.М. Черепнина (KRAS). Красноярск : КГПУ, 2016. С. 258–262.
19. Rauh W. Über polsterformigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1939. № 7. P. 49.
20. Культиасов И.М. Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии // Ботанический журнал. 1962. Т. 47, № 5. С. 645–657.
21. Станюкович К.В. Растительный покров Восточного Памира. М. : Географиз, 1949. 159 с.

Поступила в редакцию 02.05.2017 г.; повторно 20.07.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.

Таловская Евгения Борисовна — канд. биол. наук, н.с. лаборатории лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: kolegova_e@mail.ru

For citation: Talovskaya EB. Polyvariance of *Thymus mugodzharcus* (Lamiaceae) ontogeny of the cushion-like life form. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:88-101. doi: 10.17223/19988591/40/5 In Russian, English Summary

Evgeniya B. Talovskaya

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Polyvariance of *Thymus mugodzharcus* (Lamiaceae) ontogeny of the cushion-like life form

The study of morphological and biological features of the cushion plant development makes it possible to explain their adaptation to living in specific habitat conditions. The cushion biormorph of *Thymus* L. genus. is rarely formed and has not been practically described in the literature. This research is devoted to studying the cushion-like life form of *Thymus mugodzharcus*. The species is distributed generally in the territory of Kazakhstan, it also occurs in the Southern Urals and in the Northern part of Russia. Its habitats are confined to petrophytic steppe communities located along mountain slopes. The aim of the research was to study the polyvariance of *T. mugodzharcus* ontogeny of the cushion-like life biormorph to detect the mechanisms of its adaptation to growth conditions.

We collected the material in Eastern Kazakhstan, in the spurs of the southern slope of the Naryn Range (48°51'12,8"N, 083°51'22,0"E, height 998 m above sea level), in shrubby forb feather grass steppe. The species of *T. mugodzharcus* was located on the stone-free substrate in the crevices of stones and in microdepressions of the relief. When studying the the cushion-like life form of *T. mugodzharcus* we relied on IG Serebriakov's classification of life forms (1962). *T. mugodzharcus* shoots and their systems were described on the basis of the original data on the structure of *Thymus* shoots obtained by EB Kolegova and VA Cheryomushkina (2012); terminology of IG Serebriakov (1959), MT Mazurenko, AP Khokhryakov (1977), EL Nukhimovskii (1997), and YuA Bobrov (2009). We studied the ontogeny of individuals according to the concept of discrete description proposed by TA Rabotnov (1950). The calendar age of individuals of different ontogenetic states was determined by annual rings. The following biometric characteristics were taken into account in individuals in different ontogenetic states: the number and length of vegetative and generative shoots and plagiotropic composite (sympodial) bough axes, and the diameter of the plant.

We found out that the main causes that inhibit the growth of shoots and, as a consequence, the formation of the cushion-like life form of *T. mugodzharcus* are ecological habitat conditions: dry winter, parching effect of the wind, hot summer and water collection in the crevices of stones and microdepressions of the relief. We established that the basis of the *T. mugodzharcus* cushion consists of two variants of long-term composite bough axes (according to MT Mazurenko and AP Khokhryakov 1977) (CBA): orthotropic and plagiotropic. They are distinguished by the direction of growth, the number of shoots and the duration of growth. Due to weak branching of the shoots and the lengthening of the annual growths of the CBA, the cushion structure is crumbly. *T. mugodzharcus* cushion is characterized by the absence of peaty mass

inside the shrub and buds in the shoot basal part, crumbly arrangement of shoots, apical growth suppression, equal annual shoot growth, smooth surface and regular acrotonic branching, as well as single number of additional roots. The nature of cushion shoot growth and death corresponds to the development of shrub shoots. At the initial stages, the species ontogeny is characterized by a rapid change in ontogenetic states. Thus, the duration of the regenerative period is not more than two years, the species primary shoot forms already in the second year, and generative shoots appear in the third. In the generative period, the species undergoes a change in the axes growth and CBA differentiation. Depending on the conditions of growth (in the crevices of stones or in the microdepressions of the relief), the polyvariance of the cushion development in the old generative ontogenetic state and its different forms have been revealed.

The article contains 3 Figures, 1 Table and 21 References.

Key words: *Thymus*; cushion; composite (sympodial) bough axis; adaptation; Naryn Range.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-02857).

References

1. Boucher FC, Lavergne S, Basile M, Choler P, Aubert S. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2016;20:22-31. doi: [10.1016/j.ppees.2016.03.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.002)
2. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennyye formy pokrytosemnykh i khvoynykh [Ecological plant morphology: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
3. Borisova IV. Biologo-morfologicheskaya kharakteristika travyanistykh podushkovidnykh rasteniy Severnogo Kazakhstana [Biological and morphological characteristics of herbaceous cushion plants in Northern Kazakhstan]. In: *Problemy botaniki. T. VI. Voprosy botanicheskoy geografii, geobotaniki i lesnoy biogeotsenologii* [Problems of Botany. Vol. VI. Issues of Botanical Geography, Geobotany and Forest Biogeocenology]. Lavrenko EM, editor. 1962;6:336-345. In Russian
4. Larcher W, Kainmüller C, Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora*. 2010;205(1):3-18. doi: [10.1016/j.flora.2008.12.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.12.005)
5. Astashenkov AYu. Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;5:636-646. doi: [10.1134/S1995425515050029](https://doi.org/10.1134/S1995425515050029)
6. Chudnovskaya GV. *Thymus serpyllum* L. in East Transbaikalia. *Bulletin of Kemerovo State University*. 2013;1(4):12-15. In Russian. doi: [10.21603/2078-8975-2013-4-12-15](https://doi.org/10.21603/2078-8975-2013-4-12-15)
7. Aubert S, Boucher F, Lavergne S, Renaud J, Choler P. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Botany*. 2014;124(1):59-70. doi: [10.1007/s00035-014-0127-x](https://doi.org/10.1007/s00035-014-0127-x)
8. Talovskaya (Kolegova) EB. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):607-613. doi: [10.1134/S1995425515050133](https://doi.org/10.1134/S1995425515050133)
9. Klovov MV. Genus *Thymus* L. In: *Flora SSSR* [Flora USSR]. Shishkin BK, editor. Moscow; Leningrad: AN SSSR Publ.; 1954;21:470-590. In Russian
10. Ilina VN, Matveev VI. Characteristic of plant communities with the participation of rare *Hedysarum* L. (Fabaceae). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2005;7(1): 199-205. In Russian
11. Adekenov SM, Baytuln IO, Myrzagalieva A. Resursy lekarstvennykh rasteniy Narymskogo khrebtta [Medicinal plant resources of the Naryn ridge]. *Izvestiya NAN RK. Seriya*

- biologicheskaya* = *News of the National Academy of sciences of the Republic of Kazakhstan. Series of biological and medical*. 2009;1:3-11. In Russian
12. Kolegova EB, Cheryomushkina VA. Structure of shoot systems of *Thymus* (Lamiaceae) species in Khakasia. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2012;97(2):173-183. In Russian
 13. Serebryakov IG. Tipy razvitiya pobegov u travyanistyykh mnogoletnikov i faktory ikh formirovaniya [Developmental types of shoots in perennial grassy plants and factors of their formation]. *Uchenye zapiski MGPI im. VP. Potemkina. Voprosy biologii rasteniy* [Proc. of VP Potemkin Moscow State Pedagogical Institute. Plant Biology]. 1959;100(5):3-37. In Russian
 14. Mazurenko MT, Khokhryakov AP. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of scrubs]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 158 p. In Russian
 15. Nukhimovskiy EL. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy: Teoriya organizatsii biomorf [Fundamentals of Biomorphology of Seed Plants: Theory of Biomorph Organization]. Vol. 1. Moscow: Nauka Publ.; 1997. 630 p. In Russian
 16. Bobrov YuA. Grushankovye Rossii [Pyrolaceae of Russia]. Kirov: VyatGGU Publ.; 2009. 130 p. In Russian
 17. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial grasses in meadow coenoses]. *Trudi Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika*. 1950;6:179-196. In Russian
 18. Talovskaya EB. Struktura pobegovoy sistemy lozhnoy podushki *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost [Structure of shoot system of *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost false cushion]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East (Krasnoyarsk, Russia, 10-20 May 2016)]. Krasnoyarsk: KGPU Publ.; 2016. pp. 258-262. In Russian
 19. Rauh W. Über polsterformigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. *Nova Acta Leopoldina*. 1939;7:49. In German
 20. Kul'tiasov IM. Ekologo-morfologicheskie osobennosti podushkovidnykh espartsetov Sredney Azii [Ecological and morphological features of cushion-like sainfoins in Central Asia (*Onobrychis* Gaertn. spp.)]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 1962;47(5):645-657. In Russian
 21. Stanyukovich KV. Rastitel'nyy pokrov Vostochnogo Pamira [Vegetation cover of the Eastern Pamirs]. Moscow: Geografiz Publ.; 1949. 159 p. In Russian

Received 02 May 2017; Revised 20 July;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Talovskaya (Kolegova) Evgeniya B., Cand. Sci. (Biol.), Laboratory of Medicinal and Aromatic Plants, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: kolegova_e@mail.ru