

ОНТОГЕНЕЗ, СТРУКТУРА И САМОПОДДЕРЖАНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THYMUS TALIJEVII* KLOK. ET SCHOST. (LAMIACEAE) НА ЮЖНОМ ТИМАНЕ

© 2010 Л.В. Тетерюк¹, Н.А. Широкова²

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

² Сыктывкарский государственный университет

Поступила в редакцию 10.05.2010

Прослежены особенности онтогенеза тимьяна Талиева на выходах известняков Южного Тимана (Республика Коми). Показано, что в районе исследований встречаются как инвазионные, так и нормальные дефинитивные ценопопуляции. Этапы их развития тесно связаны с развитием осыпи. По мере закрепления субстрата изменяется возрастная структура ценопопуляции: онтогенетический спектр от неполночленного левостороннего переходит к левостороннему полночленному и далее – к полночленному бимодальному. Основным способом самоподдержания численности особей является семенное размножение, дополнительным – вегетативное, которое осуществляется за счет зрелой партикуляции с неглубоким омоложением. В зависимости от степени закрепленности субстрата наблюдается переход от облигатного семенного возобновления к смешанному.

Ключевые слова: *Thymus talijevii* Klok. et Schost., *Lamiaceae*, эндемики, онтогенез, ценопопуляции, размножение

В вопросах охраны и сохранения биологического разнообразия первоочередного внимания заслуживают эндемичные виды, с узким ареалом и невысокой численностью, находящиеся под реальной угрозой исчезновения. Успешное сохранение и их охрана невозможна без изучения биологических особенностей таких видов, структуры ценопопуляций, способов и эффективности их самоподдержания. Объектом наших исследований является *Thymus talijevii* Klok. et Schost., или тимьян Талиева, представитель сем. *Lamiaceae*. Это эндемичный вид, произрастающий на каменистых осыпных субстратах в районе выходов известняков, гипсов и мергелей на европейском северо-востоке России, Урале и частично в Приуралье [1]. Он охраняется на территории Республики Коми как редкий, уязвимый вид с сокращающейся численностью [2, 3].

Цель работы: выявление закономерностей структуры и самоподдержания ценопопуляций (ЦП) тимьяна Талиева на Южном Тимане.

Наблюдения проводили в июле-августе 2006-2008 гг. в районе выходов известняков по р. Сойва, на территории ботанического заказника регионального значения «Сойвинский» (Троицко-Печорский р-н Республики Коми). В ходе работ были обследованы четыре ЦП *T. talijevii* на осыпных известняковых склонах различной степени закрепленности и экспозиции: ЦП 1 расположена в нижней части склона западной

экспозиции крутизной 40-45°. Свежая незакрепленная осыпь, с мелкоземом. Наземный растительный покров отсутствует. ЦП 2 приурочена к средней части конуса осыпи склона западной экспозиции крутизной 40-45°. Камни занимают до 30-40% площади. Средне закрепленная осыпь. Встречается подрост *Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh. высотой до 2-3 м, кустарники *Juniperus communis* L., *Betula humilis* Schrank, *Salix* sp. ОПП травяно-кустарничкового яруса достигает 30%, доминирует в нем *Dryas octopetala* L., присутствуют *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers., *Aster alpinus* L. и др. Мохово-лишайниковый покров образован *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr и др. зелеными мхами (ОПП 60%). ЦП 3 занимает среднюю часть конуса осыпи склона северной экспозиции, крутизна около 35-40°. Площадь открытого каменистого субстрата составляет около 20% поверхности. Встречаются отдельные деревья *Picea obovata* и *Betula pubescens* высотой 8-9 м, редкий подрост *B. pubescens*, *P. obovata*, *Pinus sibirica* Du Tour. Кустарниковый ярус образуют *Juniperus communis* и *Rosa acicularis* Lindl., реже встречаются *Salix* sp. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 40%) доминирует *Dryas octopetala*. В мохово-лишайниковом покрове доминируют зеленые мхи (60%) и 10% составляют лишайники рода *Cladonia*. ЦП 4 расположена на

Тетерюк Людмила Владимировна, кандидат биологических наук, доцент. E-mail: teteryuk@ib.komisc.ru
Широкова Надежда Александровна, студентка

средней части конуса осыпи северного склона крутизной около 35-40°. Территория покрыта еловым редколесьем (9Е1Б) высотой 8-9 м с незначительной сомкнутостью крон (0,2). Отмечен подрост *Betula pubescens*, *Picea obovata*, редко – *Pinus sibirica*. Кустарниковый ярус образован *Juniperus communis* и *Rosa acicularis*, редкими экземплярами *Salix* sp., *Lonicera pallasii* Ledeb. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 30%) высокое обилие отмечено для *Dryas octopetala*, *Asplenium viride* Huds, *Aster alpinus*, *Festuca ovina* L., *Rubus saxatilis* L. Мохово-лишайниковый покров покрывает около 90-95% поверхности, в нем доминируют зеленые мхи (65-70%) и около 20-25% составляют лишайники рода *Cladonia*.

Периодизация жизненного цикла тимьяна Талиева проведена согласно концепции дискретного описания онтогенеза растений [4-9]. Для выявления возрастной структуры ценопопуляций были заложены трансекты, на которых отмечали все особи с учетом их онтогенетического состояния. В камеральный период рассчитаны онтогенетические спектры ценопопуляций (по абсолютному числу растений и их процентному соотношению), проведена их классификация.

Результаты исследований и их обсуждение.

Онтогенез. Тимьян Талиева – полукустарничек с одревесневающими многолетними побегами. У него, как и у других видов рода *T. serpyllum*, хорошо выражен описанный Е.Е. Гогиной [10] диморфизм побегов. Удлиненные вегетативные побеги разрастания полегают на второй год развития и укореняются в узлах. Генеративные побеги развиваются дициклически. В первый год своего развития они зимуют в виде укороченных розеточных побегов в пазухах удлиненных осевых ветвей, а весной следующего года развиваются в ортотропные генеративные побеги высотой 3-12 (15) см. Они на всем протяжении равномерно опушены и несут до 4-6 пар средних стеблевых листьев. Листья от широкоэллиптических до яйцевидных или округлых, сверху часто рассеянно волосистые, снизу с ясно заметными жилками. У всех листьев (кроме нижних уменьшенных) явно выражен черешок, но у средних стеблевых листьев он отграничен нерезко, а у нижних стеблевых – превышает половину длины пластинки или даже всю пластинку. Цветки в ложных мутовках из укороченных дихазиев, обычно в головчатых, реже колосовидных, терминальных соцветиях. Чашечка 4.0-5.5 мм длины, венчики яркие, лиловые или малиновые. Плод – орешек, распадается на 4 эрема. Е.Е. Гогина [10] рекомендует рассматривать такие виды как вегетативно полуподвижные кустарнички шпалерного типа с одревесневшими многолетними побегами и сохраняющейся в течение всей жизни растения

системой главного корня. Однако по нашим данным при произрастании на известняковых склонах Южного Тимана особи тимьяна Талиева подвергаются регулярному травматическому воздействию подвижного каменистого субстрата. За счет обламывания укоренившихся плагиотропных осей цветущих растений, дальнейшего их разрастания и развития диффузных клонов происходит вегетативное размножение особей – зрелая партикуляция с неглубоким омоложением дочерних особей. С учетом всех этих особенностей нами была проведена периодизация большого жизненного цикла данного вида, выделены 4 периода и диагностированы 11 онтогенетических состояний:

Семена (*sm*) – мелкие, округлые или яйцевидные эремы с почти гладкой поверхностью семенной кожуры (длина 0,53-0,55 мм, ширина 0,51-0,54 мм). Окраска незрелых семян – от светло-коричневой до темно-коричневой, зрелых – почти черная. Проростки (*p*) имеют округлые или лопатчатообразные семядольные листья, сверху – зеленые, с нижней стороны часто с фиолетовым оттенком. Корневая система представлена слабоветвящимся главным корнем, проникающим на глубину до 2 см. У ювенильных особей (*j*) на главном побеге развиваются 2-3 пары обратнойцевидных или продолговатых листьев, длиной 0,4-0,5 см, шириной 0,1-0,3 см. На верхней их стороне имеются редкие точечные железки и прижатые волоски длиной до 1 мм, на черешке – отстоящие (1-2 мм). Корневая система представлена главным и боковыми корнями II-III порядка, проникает на глубину до 2-4 см.

Надземная сфера имматурных особей (*im*) семенного происхождения представлена системой хорошо выраженного главного побега и нескольких более коротких боковых ветвей. На годичных побегах развивается до 6-10 пар листьев с обратноузкойцевидной или продолговатой формой листовой пластинки длиной 0,6-0,9 см, шириной 0,2-0,4 см, черешком длиной 0,3 см. Корневая система образована главным и боковыми корнями II-III порядка. У имматурных особей вегетативного происхождения листья более крупные, чем у семенных особей – длиной 0,8-1,0 см, шириной 0,5-0,4 см и черешками до 0,5-0,8 см. Форма листовых пластинок различна – от яйцевидной до продолговатой. Корневая система представлена тонкими придаточными корнями длиной до 7 см. У виргинильных (*v*) особей главный побег (длиной до 8-12 см) почти неразличим среди других скелетных осей (или отмерший), старая его часть плагиотропная, оголенная, с признаками одревеснения. Стебель опушен многочисленными мелкими и отстоящими волосками. На побегах обогащения имеется 7-10 пар листьев. Междоузлия более удлиненные, чем у растений предыдущего онтогенетического состояния. Листья на черешке длиной

0,3-0,4 см, продолговатые, редко обратнойцевидные, длиной 1,0-1,3 см, шириной 0,3-0,6 см. Корневая система образована главным корнем (длиной до 10 см), большим количеством тонких боковых корней II-III порядка, а также придаточными корнями, которые развиваются в узлах плагиотропных побегов. У виргинильных особей вегетативного происхождения корневая система представлена только придаточными корнями.

Генеративный период развития подразделен на три этапа со следующими признаками. У молодых генеративных (*g1*) особей семенного происхождения надземная часть представлена системой плагиотропных укоренившихся побегов предыдущих лет жизни и ортотропных годичных побегов, высота которых достигает 3-12 см. Стебли генеративных побегов опушены многочисленными мелкими и отстоящими волосками длиной до 2 мм, несут до 7-10 пар продолговатых (реже обратнойцевидных) листьев длиной 0,8-1,0 см, шириной 0,3-0,5 см на черешках длиной 0,3-0,4 см. Корневая система образована главным корнем, большим количеством тонких боковых корней и придаточными корнями, которые развиваются в узлах плагиотропных побегов. Побеговая и корневая система взрослых генеративных (*g2*) особей достигают наибольшего развития. У особей семенного происхождения развивается мощный главный корень длиной до 15 см и более, с несколькими скелетными ответвлениями, закрепляющими особь среди камней и множеством боковых корней. Корневая система особей вегетативного происхождения представлена придаточными корнями. При травматической партикуляции возможно отделение молодых генеративных особей вегетативного происхождения. Их корневая система образована ветвящимися придаточными корнями. У старых генеративных (*g3*) особей преобладают процессы отмирания, развития новых побегов почти не происходит. Накапливаются отмершие части растения.

В постгенеративном периоде к группе субсенильных (*ss*) и сенильных (*s*) отнесены особи, у которых процессы отмирания приводят к упрощению структуры растения. Это особи семенного и вегетативного происхождения, живая часть которых представлена отдельными вегетирующими побегами высотой 8-10 см. На этих побегах развивается до 5 пар листьев, все они скучены на верхушке побега, ниже на стебле видны лишь листовые рубцы от прошлогодних листьев. Длина листа около 0,6 см, ширина – 0,2 см. Корневая система представлена придаточными корнями, у особей семенного происхождения главный корень почти полностью разрушен. Отмирание особей наблюдалось на всех этапах развития. Сухие одревесневшие остатки особей семенного и вегетативного происхождения были обозначены нами как отмирающие (*sc*) растения.

У тимьяна Талиева на осыпных известняковых склонах Южного Тимана крайне редко наблюдается полное прохождение большого жизненного цикла одной особью семенного происхождения при отсутствии вегетативного размножения. Обычно семенная особь проходит через партикуляцию (в молодом или средневозрастном генеративном состоянии) с незначительным омоложением вегетативных потомков, а полный онтогенез осуществляется уже в ряду их поколений.

Структура ценопопуляций и особенности их самоподдержания. Экологические условия произрастания на склонах разной экспозиции значительно отличаются по теплообеспеченности и влажности вегетационного периода. По нашим данным, в районе исследований сумма эффективных температур на склонах южной экспозиции на 310-320⁰С, а активных температур – на 350-370⁰С превышает аналогичные показатели для северных склонов. Кроме того, различна степень энтропии. Крутые склоны южной и западной экспозиции в лесной зоне, «располагая большим количеством радиации, подвергаются активному разрушению и не обладают хорошо развитым почвенным» и растительным покровом [11]. Холодные северные склоны в таежной зоне обычно более устойчивы, их наземный покров формируется быстрее и отличается хорошо развитым мохово-лишайниковым ярусом. В нашей работе представлены ценопопуляции тимьяна Талиева, произрастающие в различных условиях. Сравнительный анализ их структуры позволяет проследить особенности их развития, успешность семенного и вегетативного размножения в разных местообитаниях.

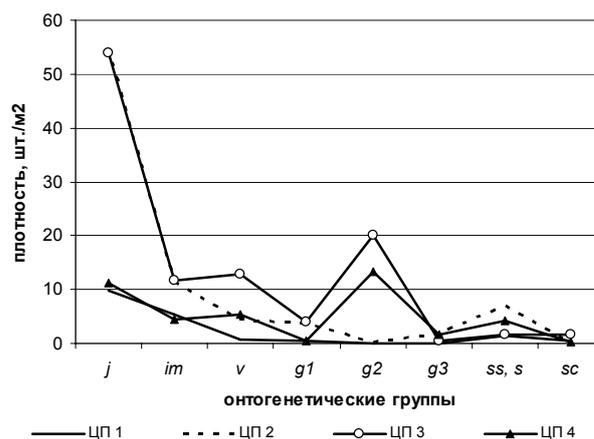


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций тимьяна Талиева

Начальный этап внедрения вида в новые местообитания отражает структура ЦП 1. Она расположена на свежей незакрепленной осыпи, развивается за счет сохранившихся или привнесенных извне семенных зачатков, т.е., по

классификации Т.А. Работнова [4], относится к инвазионным. Онтогенетический спектр ее неполночленный, так как в нем отсутствуют зрелые и старые генеративные особи (рис. 1). Преобладают в ценопопуляции молодые ювенильные и иммагурные особи семенного происхождения, доля которых превышает 80% от общей численности растений. Плотность особей на этапе инвазии крайне мала – до 18-19 растений на квадратный метр площади.

Следующий этап развития отражает ЦП 2, которая произрастает также на теплом западном склоне, но со сформированным растительным покровом. Это длительно существующая, устойчивая в развитии (нормальная дефинитивная) ценопопуляция тимьяна Талиева, с полночленным онтогенетическим спектром, в котором представлены все группы. Небольшое число генеративных особей (до 5-6 шт./м²) и наличие оголенных нарушенных участков субстрата обеспечивают преимущественно семенное ее самоподдержание. На успешность этого процесса указывает доминирование в онтогенетическом спектре ювенильных особей семенного происхождения (66%). Плотность размещения растений достигает 83.7 особей/м².

ЦП 3 и 4 представляют собой пример популяций, приуроченных к холодным северным склонам, отличающихся еще более высокой степенью закрепленности субстрата и хорошо развитым мохово-лишайниковым покровом. Они также длительно существующие, устойчивые в своем развитии, с полночленными онтогенетическими спектрами. Особенностью онтогенетического состава этих ценопопуляций является достаточно высокая доля генеративных (23-38%) и вегетативных (12-13%) особей. Самоподдержание численности в них осуществляется за счет семенного и вегетативного размножения (смешанное). В сообществе с проективным покрытием мохово-лишайникового покрова около 70% (ЦП 3) наблюдается более активное семенное возобновление: ювенильные особи семенного происхождения составляют около 51% растений. Плотность растений достигает здесь максимального значения – 106 особей/м². В ЦП 4, произрастающей на склоне с почти сплошным покровом мхов и лишайников (90-95%), условия для прорастания семян менее благоприятны – молодые ювенильные особи составляют здесь всего около 27% от общего числа растений. Преобладают в данных условиях развития генеративные растения (38%). Плотность растений тимьяна Талиева в данном местообитании низка – около 41 шт./м².

По признаку абсолютного максимума онтогенетические спектры ЦП 2 и 3 можно классифицировать как левосторонние, а спектр ЦП 4 – как бимодальный. Однако анализ возрастной структуры ценопопуляций с использованием

индексов возрастности и эффективности Л.А. Животовского [12] показал, что все они по типу онтогенетического спектра относятся к «молодым» (рис. 2). Это связано с тем, что основным способом самоподдержания численности данного вида является семенное размножение и для их возрастной структуры характерно наличие большого количества молодых ювенильных особей семенного происхождения.

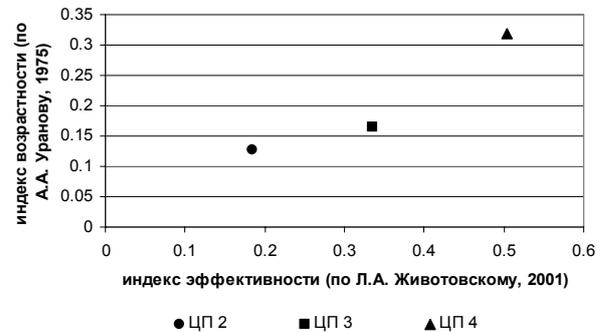


Рис. 2. Положение ценопопуляций *Thymus tali-jevii* в осях показателей индекса возрастности и индекса эффективности (по Л.А. Животовскому, 2001)

Выводы: нами прослежены особенности онтогенеза тимьяна Талиева на выходах известняков Южного Тимана, выделены 4 периода и 11 онтогенетических состояний. Показано, что в районе исследований встречаются как инвазионные, так и нормальные дефинитивные ценопопуляции. Этапы их развития тесно связаны с развитием осыпи. По мере закрепления субстрата изменяется возрастная структура ценопопуляции: онтогенетический спектр от неполночленного левостороннего переходит к левостороннему полночленному и далее – к полночленному бимодальному. Плотность ценопопуляций при этом соответственно возрастает от 18-19 до 80-100 особей/м² и снижается до 40 особей/м² при полночленном бимодальном спектре. В ценопопуляциях тимьяна Талиева ведущим способом самоподдержания численности особей является семенное размножение, однако присутствует и вегетативное, которое осуществляется за счет зрелой партикуляции с неглубоким омоложением. В зависимости от степени закрепленности субстрата наблюдается переход от облигатного семенного возобновления к смешанному (за счет как семенного, так и вегетативного размножения).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта «Состояние ресурсов полезных растений Европейского северо-востока России, мониторинг и разработка биотехнологических подходов по рациональному использованию и воспроизводству» Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Шмидт, П. Род *Thymus* L. // Флора северо-востока европейской части СССР. – Л., 1977. – Т.4. – С. 92-96.
2. Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – М.: ДИК, 1998. – 528 с.
3. Красная книга Республики Коми. – Сыктывкар, 2009. – 792 с.
4. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.-Л., 1950. – Вып. 6. – С. 77-204.
5. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. - № 2. – С. 7-34.
6. Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
7. Ценопопуляции растений: (Развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 183 с.
8. Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
9. Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: Гос. Комитет РФ по высшему образованию, 1995. – 224 с.
10. Гогина, Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М.: Наука, 1990. – 207 с.
11. Щербаков, А.А. Из опыта изучения роли экспозиции в ландшафтообразовании // Влияние экспозиции на ландшафты. Ученые записки Пермского ордена Трудового Красного знамени государственного университета им. А.М. Горького. – Пермь: Пермский государственный университет, 1970. – Вып. 240. – С. 3-100.
12. Животовский, Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. - № 1. – С. 3-7.

**ONTOGENESIS, STRUCTURE AND SELF-MAINTENANCE OF
COENOPOPULATION *THYMUS TALIJEVII* KLOK. ET SCHOST.
(LAMIACEAE) ON SONTN TIMAN**

© 2010 L.V. Teteryuk¹, N.A. Shirokova²

¹ Institute of Biology Komi SC UB RAS, Syktyvkar
² Syktyvkar State University

Ontogenesis features of thyme Taliyev on outputs of limestones in Sonth Timan (Republic Komi) are tracked. It is shown, that in area of researches there meet as invasional and normal definitive coenopopulations. Stages of their development are closely connected with development of talus. In process of fastening the substratum the age structure of coenopopulation changes: ontogenetic spectrum from not full left sided passes to full left sided and further - to full bimodal. The basic way of self-maintenance of species numerosity is seed duplication, additional - vegetative which is carried out due to mature particulation with superficial rejuvenation. Depending on a degree of substratum impactation it is observed transition from obligate seed renewal to mixed one.

Key words: *Thymus talijevii* Klok. et Schost., Lamiaceae, endemics, ontogenesis, coenopopulation, duplication