

УДК: 582.929.4.086.12:581.4

Діагностичні ознаки представників *Thymus* sect. *Serpyllum* і *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) та рекомендації щодо їхньої гербаризації
В.О.Начичко

Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка (Львів, Україна)
nachychko@gmail.com

Наведено характеристику морфологічних ознак, що традиційно використовуються як «надійні» в систематиці найбільш критичних секцій роду *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby та *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. Проаналізовано таксономічну значущість цих ознак в світлі сучасних таксономічних концепцій та відібрано комплекс ознак, що мають однозначний прояв. Детально охарактеризовані особливості організації пагонових систем та типи життєвих форм як важливі діагностичні критерії, які часто ігноруються ботаніками-систематиками. Наведено комплекс діагностичних ознак представників роду *Thymus* флори України та запропоновано рекомендації стосовно гербаризації чебреців.

Ключові слова: *Thymus* L., діагностичні ознаки, систематика, гербаризація, гербарний зразок.

Диагностические признаки представителей *Thymus* sect. *Serpyllum* и *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) и рекомендации относительно их гербаризации
В.А.Начичко

Приведена характеристика морфологических признаков, традиционно используемых как «надежных» в систематике наиболее критических секций рода *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby и *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. Проанализирована таксономическая значимость этих признаков в свете современных таксономических концепций и отобран комплекс признаков, которые имеют однозначное проявление. Детально охарактеризованы особенности организации побеговых систем и типы жизненных форм, как важные диагностические критерии, которые часто игнорируются ботаниками-систематиками. Приведен комплекс диагностических признаков представителей рода *Thymus* флоры Украины и предложены рекомендации по гербаризации тимьянов.

Ключевые слова: *Thymus* L., диагностические признаки, систематика, гербаризация, гербарный образец.

Diagnostic features of representatives of *Thymus* sect. *Serpyllum* and *T. sect. Marginati* (Lamiaceae) and guidance for their herborization
V.O.Nachychko

The paper contains characteristics of morphological features that are traditionally recognized as "reliable" in the systematics of most critical sections in the genus *Thymus* L. (Lamiaceae): *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby and *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. The taxonomic significance of these characters has been analyzed in the light of modern taxonomic concepts and the complex of unambiguous features has been selected. The features of shoot system organization and types of life forms are characterized as important diagnostic criteria, which are often ignored by botanists-taxonomists. The complex of diagnostic characters of *Thymus* representatives in the flora of Ukraine is provided and the guidance for herborization of thyme is proposed.

Key words: *Thymus* L., diagnostic features, systematics, herborization, herbarium specimen.

Вступ

Рід *Thymus* L. (Lamiaceae Martinov) є одним із, без сумніву, критичних таксонів рослин. Представники цього роду характеризуються високим ступенем поліморфізму і внутрішньовидової мінливості, що ускладнені гібридизаційними процесами та проявами статевого диморфізму (гінодієція). Особливо проблемними для систематики є види трав'янистих чебреців (Velenovský, 1903), які, відповідно до прийнятих сьогодні уявлень (Меницкий, 1973а, б; Начичко, 2013), належать до секцій *T. sect. Serpyllum* (Mill.) Duby та *T. sect. Marginati* (A. Kern.) A. Kern. (*T. sect. Serpyllum* s. l.). Зважаючи на переважно біохімічний напрямок еволюції, чітко виражений поліморфізм, підвищену пластичність і

одноманітність морфологічних ознак, у представників цих груп існує невелика кількість ознак, які можуть використовуватись в якості діагностичних. Ступінь інформативності цих ознак по-різному оцінювався різними дослідниками залежно від прийнятих ними таксономічних концепцій та поглядів на об'єм виду в роді *Thymus* (Velenovský, 1906; Lyka, Gams, 1927; Клоков, Шостенко, 1938; Ronniger, 1954; Weber, 1958; Pawłowski, 1966; Меницкий, 1973а, б). Як наслідок, навіть у сучасних роботах немає чітко окресленого уніфікованого комплексу морфологічних ознак, що мають діагностичне значення; погляди ж на їхнє різноманіття і таксономічну значущість, фактично, і далі віддзеркалюють «західну» (Mártonfi, 1998; Dentant, 2007) та «східну» (Казакова, 2006; Васюков, 2014) таксономічні традиції. Деякі ж важливі діагностичні ознаки, такі як особливості пагоноутворення та зумовлені ними типи життєвих форм, попри значні здобутки у цій царині в роботах біоморфологів (Schmidt, 1980; Берко, 1987а, б, 1988; Гоги́на, 1990), мають недостатнє застосування в систематиці. Наведені вище особливості знаходять вираження і на гербарних зразках, що зберігаються у гербаріях та закладаються колекторами під час польових досліджень. Стан згаданих гербарних зразків дуже рідко відповідає тим критеріям і вимогам, дотримання яких необхідне для якісного встановлення прояву усіх діагностичних ознак та коректного визначення рослин. Тому, зважаючи на вище сказане, метою цієї роботи було критично переглянути різноманіття морфологічних ознак, що використовуються в систематиці секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati*, та відібрати з них комплекс найбільш ефективних ознак, котрі мають однозначний прояв, а також запропонувати рекомендації щодо гербаризації представників цих таксонів в цілях широкого інформування ботаніків-колекторів та подальшого створення ними якісних репрезентативних гербарних зразків та науково цінних гербарних колекцій.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктами досліджень є представники секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* роду *Thymus*. Робота ґрунтується на матеріалах і результатах власних польових досліджень та спостережень, критичному опрацюванні літературних джерел та гербарних зразків, що зберігаються в гербаріях TERN, LUU, RNR (акроніми наведено за Гербарією України, 2011), CHER, CWU, KRA, KRAM, KW, LW, LWKS, LWS, MSUD, UU, фотокопій і сканованих зображень зразків з гербаріїв BP, CL, GOET, HAL, JE, LE, LI, LINN, P, PR, UPS, W (акроніми наведено за Thiers, 2015).

Польові дослідження та збір основного матеріалу виконані маршрутним та напівстаціонарним методами протягом 2009–2015 років. Оцінка діагностичної значущості морфологічних ознак рослин здійснена з використанням порівняльно-морфологічного методу. Морфологічні особливості видів досліджувались у польових умовах, на основі опрацювання гербарних зразків, а також літературних джерел (Клоков, Десятова-Шостенко, 1927, 1932, 1936а, б; Клоков, Шостенко, 1938; Клоков, 1954, 1960; Jalas, 1972; Schmidt, 1980; Берко, 1987а, б, 1988; Гоги́на, 1990). Характеристика типів життєвих форм, як діагностичного критерію, наведена за класифікацією І.Г.Серебрякова (1962, 1964) з деякими доповненнями та модифікаціями (Берко, 1988; Гоги́на, 1990).

Результати та обговорення

Важливою видовою діагностичною ознакою, яка, однак, недостатньо повно застосовується у систематиці чебреців, є особливості пагоноутворення та тип життєвої форми, що складають загальний габітус рослин. Для представників секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* характерні два основні типи життєвих форм. Перший тип властивий для групи видів, що становлять кріофільний напрямок еволюції і поширились далеко на північ в бореальну і арктичну зони, а також у високогір'я. В типі ця життєва форма представлена у виду *T. serpyllum* L. emend. Mill. (рис. 1, за Гоги́на, 1990). Вона характеризується наземною пагоною системою з зимозеленими листками, що нарастає моноподіально і розростається плагіотропно. При моноподіальному наростанні багаторічні повзучі (скелетні) пагони завжди закінчуються вегетативним пагоном. Потужний головний корінь і скелетні пагони часто здерев'янілі, в той час однорічні пагони є трав'янистими. На повзучих пагонах утворюються численні додаткові корені. Генеративні пагони – ортотропні напіврозеткові, є бічними по відношенню до скелетного пагона і розвиваються на ділянках минулорічного його приросту за озимим типом; іноді вони розвиваються на цьогорічному прирості як фертильні пагони збагачення. Оновлення пагонової системи відбувається завдяки вегетативним закінченням повзучих пагонів, що моноподіально нарастають; завдяки вегетативним пагонам збагачення, що утворюються одночасно з основним, по відношенню до них, пагоном, а також завдяки пагонам відновлення, які формуються на

дворічних або більш старших пагонах. На основі цих критеріїв, зазвичай, життєву форму такого типу означають як шпалерний напівкущик (Schmidt, 1980). Однак К.Є.Гогіна (1990) пропонує відносити її до життєвої форми вегетативно напіврухомих кущиків шпалерного типу із здерев'янілими багаторічними пагонами і з системою головного кореня, що зберігається протягом усього життя рослини.

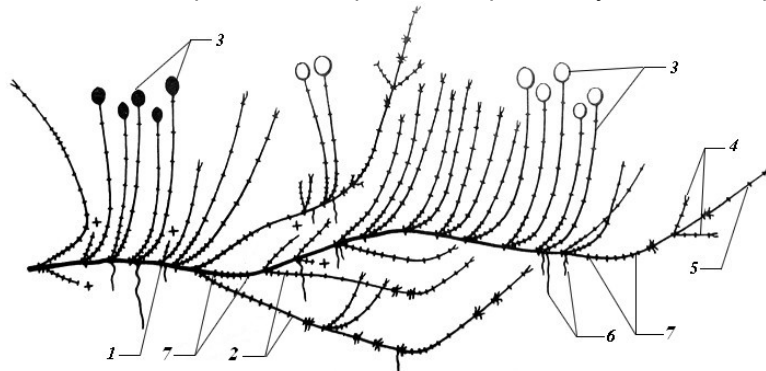


Рис. 1. Схема організації пагонової системи із моноподіальним наростанням скелетних пагонів у *T. serpyllum*: 1 – скелетний пагін; 2 – пагони відновлення; 3 – генеративні пагони; 4 – вегетативні пагони збагачення; 5 – вегетативне закінчення скелетного пагона; 6 – додаткові корені; 7 – межі річних приростів (вкорочені міжвузля)

Другий тип життєвої форми характерний для видів, що освоїли простори євразійської степової та лісостепової зон. В найбільш типовому варіанті вона представлена у виду *T. pannonicus* All. (*T. marschallianus* auct.; рис. 2, за Гогіна, 1990 із нашими доповненнями). Ця життєва форма характеризується наземною пагоновою системою із зимозеленими листками, що симподіально наростає і розростається плагіотропно. При симподіальному наростанні багаторічні повзучі (скелетні) пагони завжди закінчуються генеративним пагоном. Головний корінь та скелетні осі сильно здерев'янілі, термінальні ж пагони (прирости цього року) трав'янисті. На плагіотропній частині скелетних пагонів часто розвиваються додаткові корені. Головний та бічний пагони завершуються суцвіттям у цей рік (моноциклічні пагони), на наступний рік (дициклічні пагони) на третій (трициклічні пагони) або ж на четвертий рік розвитку (тетрациклічні пагони). Основним типом формування пагонової системи у *T. pannonicus* є трициклічний генеративний пагін, перший приріст якого є літньо-осіннім. Його плагіотропна ділянка утворена приростом другого року, який дерев'яніє та вкорінюється додатковими коренями. Приріст третього року ортотропний і закінчується суцвіттям. В третій рік розвитку на прирості другого року формуються також силептичні ортотропні генеративні пагони. На генеративному пагоні, яким завершується скелетний пагін, як і на силептичних генеративних пагонах, досить часто розвиваються вегетативні та генеративні пагони збагачення. Після плодоношення повністю відмирає приріст останнього року до верхньої частини попереднього приросту, з бруньок якого розвиваються пагони заміщення (Берко, 1988). На основі цих критеріїв життєву форму такого типу можна означити як напівкущик, що симподіально наростає і протягом усього життя зберігає систему головного кореня. Цей тип життєвої форми зазнає варіацій у різних видів залежно від типу пагонів, що формують пагонову систему та їхнього співвідношення. У деяких видів ця життєва форма, зумовлена генетично, може зазнавати сезонних модифікацій (наприклад, *T. pannonicus*) та модифікацій, викликаних відмінностями у клімато-едафічних та ценотичних умовах оселищ (наприклад, *T. pannonicus*, *T. pulegioides* L.). Ці видозміни зумовлені відповідно переважанню різних типів пагонів в певні сезони росту або в певних умовах оселища.

У міжвидових гібридів, батьківські види яких мають різні життєві форми, що відрізняються способом наростання пагонової системи, або, у випадку однакової життєвої форми із симподіальним наростанням пагонів, – пагонові системи, що відрізняються циклічністю їхніх формоутворюючих пагонів, представлена життєва форма проміжного типу (рис. 3, за Schmidt, 1980). Ця життєва форма поєднує в собі відмінні особливості будови пагонових систем батьківських видів; в межах неї спостерігається комбінування пагонів із моноподіальним і симподіальним наростанням. Часто характерною особливістю такої життєвої форми є наявність генеративних пагонів із нетиповим суцвіттям відкритий тирс. Це суцвіття формується поодинокими квітками, що розвиваються у пазухах

листіків ортотропного пагона, який структурно є останнім приростом генеративного пагона певної циклічності і мав би завершувати цикл його розвитку (симподіальне наростання). Однак верхівка ортотропного пагона залишається вегетативною і наростає моноподіально.

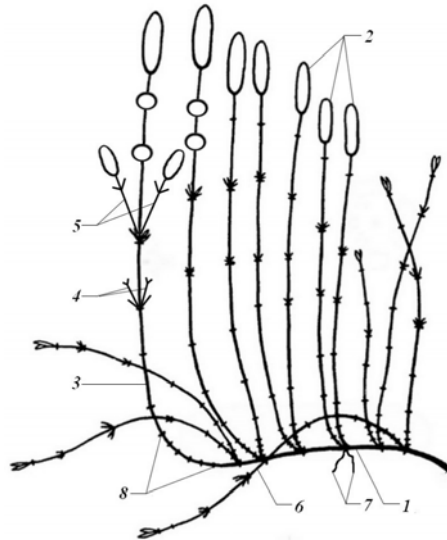


Рис. 2. Схема організації пагонової системи із симподіальним наростанням скелетних пагонів у *T. pannonicus*: 1 – скелетний пагін; 2 – силептичні генеративні пагони; 3 – генеративний пагін, що закінчує скелетний пагін; 4 – вегетативні пагони збагачення; 5 – генеративні пагони збагачення; 6 – пагін відновлення; 7 – додаткові корені; 8 – межа річних приростів (вкорочені міжвузля)

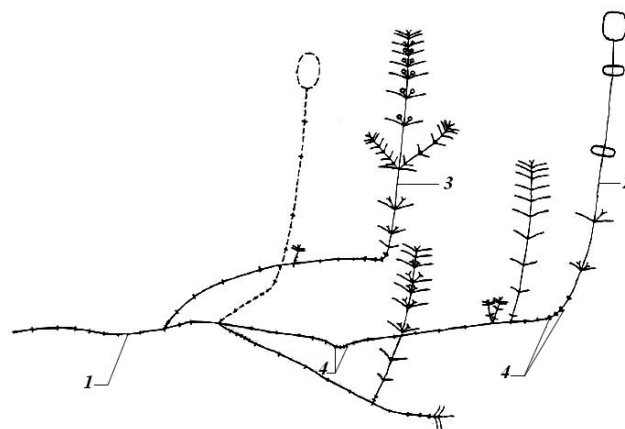


Рис. 3. Схема організації пагонової системи у гібриду *T. alpestris* Tausch ex A. Kern. × *T. pulegioides*: 1 – скелетний пагін із трьома циклами розвитку; 2 – генеративний пагін із типовим суцвіттям, який завершує цикл розвитку скелетного пагона; 3 – генеративний пагін із суцвіттям відкритий тирс; 4 – межі річних приростів (вкорочені міжвузля)

В минулому ознаки організації пагонових систем використовувались як основні для виділення надвидових таксонів роду *Thymus* (Velenovský, 1903, 1906). Однак, як свідчать результати більш пізніх досліджень (Гогина, 1990), одна і та ж життєва форма могла конвергентно виникати навіть у філогенетично неспоріднених груп видів під впливом однакових кліматичних та едафо-ценотичних умов середовища існування. Тому особливості пагоноутворення та тип життєвої форми є, перш за все, діагностичною ознакою для диференціації видів. Зокрема, вона є досить важливою при визначенні близькоспоріднених видів, які чітко відрізняються лише за цією ознакою (наприклад, *T. pulegioides* та *T. alpestris*). Також особливості організації пагонових систем є важливими при

ідентифікації гібридів, батьківські види яких характеризуються різними життєвими формами або ж способами наростання переважної більшості пагонів.

Важливою ознакою для диференціації видів є характер опушення стебла генеративного пагона. Чотирихгранне або нечітко чотирихгранне стебло генеративного пагона може бути опушеним по всіх чотирьох гранях, по двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля або лише по ребрах (рис. 4, за Начичко, 2014). Опушення стебел є неоднаковим по всій їх довжині. Зазвичай воно зберігає визначений тип тільки під суцвіттям, нижче у більшості видів воно стає більш коротким, напівпритиснутим чи навіть дуже розрідженим, майже відсутнє. Тому дослідження цієї ознаки слід проводити на другому-третьому міжвузлі під суцвіттям.

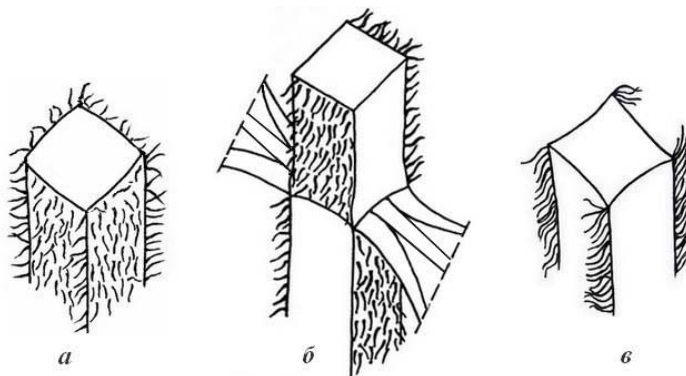


Рис. 4. Характер опушення стебла генеративного пагона у представників роду *Thymus*: а – по всіх гранях, б – по двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля, в – лише по ребрах

Видоспецифічними ознаками представників досліджуваних секцій роду *Thymus* є особливості будови листків. Зокрема, одними з важливих критеріїв є форма листової пластинки та наявність або відсутність черешка. Зазвичай для певного виду характерні генетично детерміновані форма листової пластинки та наявність або відсутність черешка. При цьому форма листової пластинки у різних видів може бути голкоподібною, лопаткоподібною, еліптичною, яйцеподібною або майже круглою. Між названими типами можливі всі перехідні форми. У багатьох видів наявність або відсутність черешка чітко не детерміновані і в межах однієї рослини можливі всі переходи від черешкових до майже сидячих та сидячих листків. Окремим випадком, який характерний для невеликої кількості видів (наприклад, *T. glabrescens* Willd.) і може використовуватись для їхньої ідентифікації, є прояв поліморфізму листків різних формацій. При цьому в межах одного генеративного пагона листки різних формацій відрізняються як за формою, так і за ступенем розвитку черешка. Ознаки форми листової пластинки та ступеня вираження черешка, в комбінації з іншими морфологічними ознаками, можуть бути застосовані і для диференціації секцій. Так, представники *T. sect. Serpyllum* характеризуються, зазвичай, голкоподібними, лінійними, лопаткоподібними, оберненояйцеподібними листками з максимальною шириною посередині листової пластинки або у верхній її третині та погано розвинутим черешком. У філогенетично примітивних представників *T. sect. Marginati* листки широкі, яйцеподібні з найбільшою шириною у нижній третині листової пластинки та добре вираженим черешком; у більш просунутих видів секції листки еліптичні, майже сидячі, з максимальною шириною посередині листової пластинки.

В деяких представників секції *T. sect. Serpyllum* характерними видоспецифічними ознаками є загортання країв листової пластинки на нижню поверхню (наприклад, *T. borysthenticus* Klokov & Des.-Shost.) та активний розвиток сильно вкорочених пагонів у пазухах листків; останні мають вигляд щільних пучків молодих листків (наприклад, *T. pallasianus* Heinr. Braun).

Не менш важливою діагностичною ознакою окремих видів є тип жилкування листків. У представників секцій *T. sect. Serpyllum* і *T. sect. Marginati* представлені чотири типи жилкування, характерні для роду *Thymus* загалом (рис. 5). За першого типу центральна жилка килеподібно виступає, бічні жилки більш-менш занурені у товщу мезофілу листка і зазвичай непомітні або майже непомітні (гіфодромне жилкування, див. рис. 5, а). Другий тип жилкування характеризується тим, що

центральна жилка килеподібно не виступає, бічні жилки дугоподібно вигнуті; вони поступово тоншають при наближенні до краю листової пластинки і зникають біля краю (камптодромне жилкування, див. рис. 5, б). За третього типу жилкування дві-три пари нижніх бічних жилок тоншають і зникають біля краю листової пластинки; бічні жилки верхньої пари (або верхніх двох пар) зливаються на верхівці листової пластинки із центральною жилкою, формуючи тут спільну крайову жилку (псевдомаргінатне жилкування, див. рис. 5, в). Четвертий тип жилкування характеризується тим, що всі бічні жилки при наближенні до краю листової пластинки товстішають і зливаються у спільну крайову жилку, що у формі валика оточує пластинку листка по колу (маргінатне жилкування, див. рис. 5, г). У працях європейських дослідників (Weber, 1958) гіфодромний тип жилкування часто не розглядається окремо, а ототожнюється з камптодромним типом.

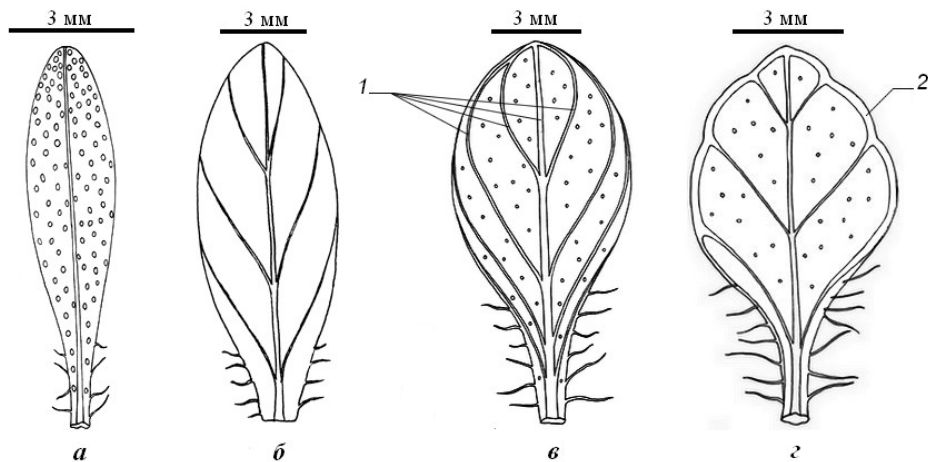


Рис. 5. Загальний вигляд абаксальної поверхні листків *T. moldavicus* Klokov & Des.-Shost. (а), *T. alternans* Klokov (б), *T. jankaе* Čelak. (в) та *T. pulcherrimus* Schur (г) із різними типами жилкування: 1 – жилки, що зливаються на верхівці листової пластинки, 2 – крайова жилка

Верхні дві-три пари листків генеративного пагона, в пазухах яких знаходяться нижні групи квіток у суцвітті (приквіткові листки), можуть сильно відрізнятись за формою та розмірами від звичайних стеблових листків (рис. 6; порів. з рис. 5, а) або ж бути подібними на стеблові листки (хоча, зазвичай, менші за розміром). У першому випадку вони також часто яскраво забарвлені. Наведені особливості будови цих листків у представників роду *Thymus* є видоспецифічними ознаками. Також завдяки високому рівню консервативності ці ознаки нерідко застосовуються для диференціації секцій. Зокрема, наявність диференційованих приквіткових листків є діагностичною ознакою представників секції *T. sect. Serpyllum*, на відміну від представників *T. sect. Marginati*, в яких така диференціація не спостерігається.

Листки у більшості видів досліджуваних секцій голі з більш чи менш численними війками по краю при основі. У деяких видів війки досягають середини листової пластинки чи навіть вище. В такому випадку ця ознака разом з іншими може використовуватись як діагностична для цих видів. Нерідко листки в більшій або меншій мірі опушені волосками різного типу. Опушення листка тривалий час розглядалось багатьма дослідниками як важлива діагностична ознака для диференціації роду на рівні видів (Клоков, 1954; Rawłowski, 1966). Однак пізнішими дослідженнями (Меницкий, 1978) була показана наявність в межах одних і тих самих видів як форм з опушеними, так і форм з неопушеними листками. К.Є.Гогіна (1990), використовуючи гібридологічний метод, експериментально довела, що опушення листків виступає одним із проявів спадкового внутрішньопопуляційного поліморфізму чебреців, який залежить від умов існування виду та контролюється генетично. Тому ознака опушення листків не є ефективною видовою діагностичною ознакою.

Видовою діагностичною ознакою представників роду *Thymus* є тип організації суцвіття. Загалом спостерігаються два типи організації суцвіття (рис. 7). За першого типу супротивно розміщені дихазії утворюють несправжні кільця, які зібрані в компактне головкоподібне або дещо витягнуте складне суцвіття (див. рис. 7, а). Другий тип організації суцвіття характеризується тим, що крім верхівкової

головки, на певній відстані від неї нижче по пагону наявний ряд густих несправжніх квіткових кілець, суцвіття досягає значної довжини – 10 см і більше (див. рис. 7, б). Іноді до розпускання квіток воно здається головкоподібним, після розпускання квіток спостерігається характерна, розділена на несправжні кільця, будова суцвіття. Як в першому, так і в другому варіанті будова суцвіття може ускладнюватись утворенням на основному генеративному пагоні генеративних пагонів збагачення. В цьому випадку суцвіття виглядає розгалуженим, однак в межах окремих генеративних пагонів (як основних, так і бічних відгалужень), зазвичай, простежується характерний для виду тип організації суцвіття.

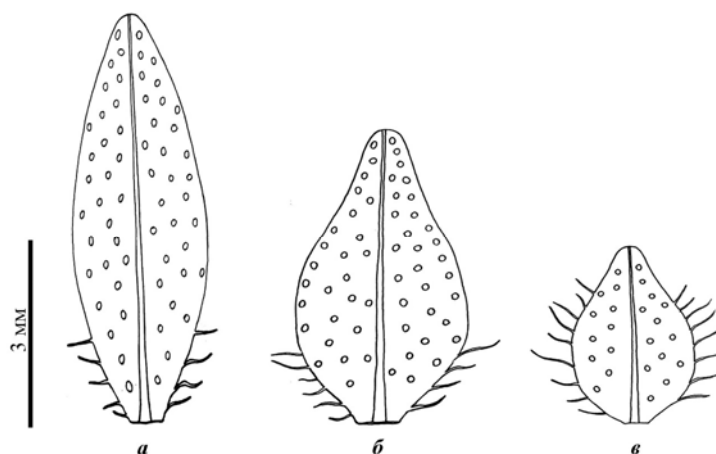


Рис. 6. Приквіткові листки *T. moldavicus*: а – першої, б – другої, в – третьої пари від основи суцвіття

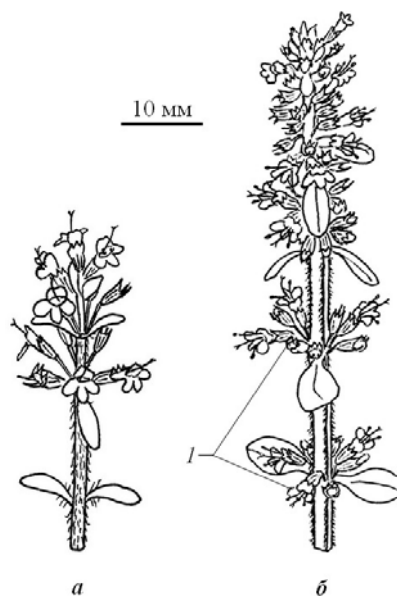


Рис. 7. Загальний вигляд компактного головкоподібного суцвіття у *T. serpyllum* (а) та видовженого розсунутого суцвіття у *T. pulegioides* (б): 1 – несправжні кільця квіток

Діагностичними ознаками видів секцій *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*, як і представників інших секцій роду *Thymus*, є особливості будови чашечки квітки. Зокрема, важливими ознаками виступають форма чашечки квітки, форма зубців верхньої губи чашечки, характер опушення зубців

нижньої губи чашечки (рис. 8). Форма чашечки квітки може бути дзвоникоподібна (див. рис. 8, а) або трубчасто-дзвоникоподібна (див. рис. 8, в). При цьому у першому випадку шилоподібні зубці нижньої губи чашечки зазвичай опушені широко розставленими нечисленними війками (не більше десяти-дванадцяти пар), що розміщені у два ряди і часто мають неоднакову довжину, яка перевищує ширину зубця чашечки при його основі (див. рис. 8, б). У випадку трубчасто-дзвоникоподібної чашечки зубці її нижньої губи опушені численними, щільно розташованими у два ряди, майже однаковими війками (в типі більше дванадцяти пар), довжина яких, однак, не перевищує або незначно перевищує ширину зубця при основі (див. рис. 8, г). Зубці верхньої губи чашечки, незалежно від форми останньої, можуть мати трикутну (див. рис. 8, д) або трикутно-ланцетну форму (див. рис. 8, е). Наведені особливості будови чашечки квітки є досить консервативними і сталими для певних груп видів. Тому їх найчастіше використовують при диференціації секцій в межах роду *Thymus*. Зокрема, для усіх представників секції *T. sect. Marginati* характерна дзвоникоподібна чашечка, зубці нижньої губи якої опушені широко розставленими війками в кількості, що не перевищує дванадцяти пар (див. рис. 8, а, б). Для видів секції *T. sect. Serpyllum* властива трубчасто-дзвоникоподібна чашечка із численними (більше дванадцяти пар) війками на зубцях її нижньої губи (див. рис. 8, в, г).

Деякі дослідники (Клоков, 1954, 1960) при визначенні видової приналежності представників роду *Thymus* надавали важливого діагностичного значення лінійним розмірам певних органів рослин. Зокрема, з діагностичною метою використовувались ознаки довжини листків серединної формації, довжини чашечки в момент цвітіння та в момент плодоношення. Як свідчать результати наших спостережень, значення наведених параметрів не мають універсального, характерного для певного виду, діапазону та часто зазнають мінливості у широких межах, залежно від різних чинників середовища існування. Також значний вплив на значення цих параметрів здійснюють і внутрішні чинники самих рослин, наприклад прояв явища гінодієції. В останньому випадку у жіночих особин лінійні розміри листків і чашечок, зазвичай, є меншими, ніж такі у двостатевих особин, поширених у тому ж оселищі. Тому наведені параметри не мають таксономічної значущості.

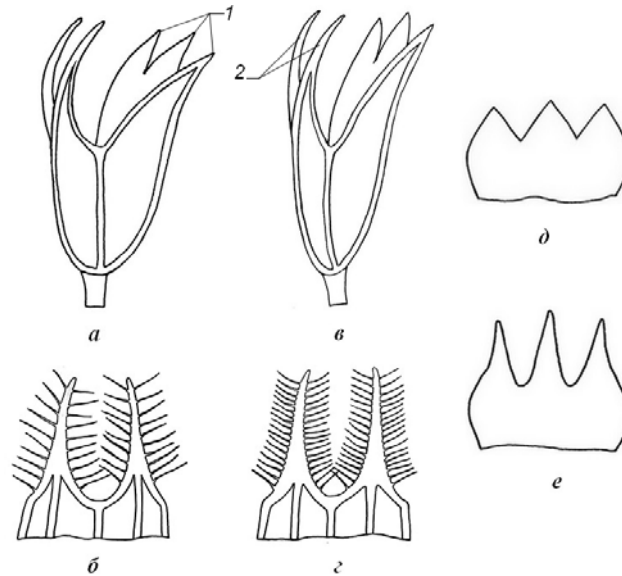


Рис. 8. Діагностично важливі особливості будови чашечки квітки у представників *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*: а, в – форма чашечки; 1 – зубці верхньої губи, 2 – зубці нижньої губи; б, г – характер опушення зубців нижньої губи; д, е – форма зубців верхньої губи

Як підсумок цієї роботи, вважаємо за необхідне навести комплекс діагностичних ознак видів роду *Thymus* флори України, які згідно з сучасними критико-систематичними ревізіями (Князев, 2015; Начичко, 2015) та матеріалами гербаріїв, репрезентовані сімома видами з секції *T. sect. Serpyllum* та десятьма видами з секції *T. sect. Marginati* (табл.), а також запропонувати рекомендації стосовно гербаризації чебреців з представлених секцій.

Таблиця.

Діагностичні ознаки видів роду *Thymus* флори України

1	2							3									
	Види <i>T. sect. Serpyllum</i>							Види <i>T. sect. Marginati</i>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Діагностичні ознаки	<i>T. callieri</i> Borbás ex Velen.	<i>T. calcareus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. moldavicus</i>	<i>T. tauricus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. borysthenticus</i>	<i>T. pallasianus</i>	<i>T. serpyllum</i>	<i>T. alpestris</i>	<i>T. pulegioides</i>	<i>T. alternans</i>	<i>T. jankae</i>	<i>T. pulcherrimus</i>	<i>T. pannonicus</i>	<i>T. dzevanovskiyi</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. glabrescens</i>	<i>T. dimorphus</i> Klokov & Des.-Shost.	<i>T. littoralis</i> Klokov & des.-Shost.
I. Тип життєвої форми																	
I(A)	+			+			+					+					
I(B)		+	+		+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+
II. Типи формоутворюючих пагонів, що є основними у структурі пагонової системи																	
Поліциклічний вегетативний	+			+			+					+					
Трициклічний вегетативний								+									
Моноциклічний генеративний									+								
Діциклічний генеративний		+	+		+	+		+	+	+							
Трициклічний генеративний		+	+		+	+		+	+		+		+		+	+	+
Тетрациклічний генеративний														+			
III. Характер опушення стебла генеративного пагона																	
По всіх гранях	+	+	+	+	+	+	+				+		+	+	+	+	+
По двох протилежних гранях, позмінно від міжвузля до міжвузля										+		+					
По ребрах граней								+	+								
IV. Форма листової пластинки																	
Голкоподібна					+												
Лінійно-лопаткоподібна	+			+		+											
Довгасто-еліптична		+	+				+			+			+	+		+	+
Еліптична		+					+			+	+		+		+		
Яйцеподібна								+	+		+	+					
Округла								+			+	+					
Оберненояйцеподібна															+		+
V. Ступінь вираження черешка																	
Нечіткий або відсутній	+	+		+	+	+	+						+	+	+	+	

Чітко виражений			+					+	+	+	+	+					+
VI. Прояв загортання країв листкової пластинки на нижню поверхню	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VII. Тип жилкування листків																	
Гіфодромне	+	+	+	+	+												
Камптодромне							+	+	+	+				+	+	+	+
Псевдомаргінатне												+					
Маргінатне													+				
VIII. Прояв поліморфізму листків різних формацій	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+
IX. Диференціація приквіткових листків	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
X. Розвиток вкорочених пагонів у пазухах листків	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
XI. Тип організації суцвіття																	
Компактне головкоподібне		+	+	+	+	+	+				+	+					
Видовжене, колосоподібне	+								+	+				+	+	+	+
XII. Форма чашечки квітки																	
Трубчасто-дзвоникоподібна	+	+	+	+	+	+	+										
Дзвоникоподібна								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIII. Форма зубців верхньої губи чашечки																	
Трикутна			+				+										
Трикутно-ланцетна	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIV. Характер опушення зубців нижньої губи чашечки																	
XIV(A)								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
XIV(B)	+	+	+	+	+	+	+										

Примітки: «+» – прояв ознаки; «-» – відсутність прояву ознаки; I(A) – вегетативно напіврухомий кущик шпалерного типу із здерев'янілими багаторічними пагонами і з системою головного кореня, що зберігається протягом усього життя рослини; I(B) – напівкущик, що симподіально наростає і протягом всього життя зберігає систему головного кореня; XIV(A) – кількість війок не перевищує десяти-дванадцяти пар, вони мають неоднакову довжину, яка перевищує ширину зубця нижньої губи чашечки при його основі; XIV(B) – кількість війок перевищує дванадцять пар, вони майже однакової довжини, що не перевищує або незначно перевищує ширину зубця нижньої губи чашечки при основі.

Опрацювання численних гербарних зразків гербаріїв свідчить, що важливі діагностичні ознаки видів – особливості пагоноутворення та тип життєвої форми, – рідко добре представлені на зразках. Специфіка рослин роду *Thymus*, які становлять собою великі за розміром напівкущики або клони, часто не дає змоги загербаризувати усю рослину. Тому, зазвичай, репрезентація загального габітусу рослин в гербарних матеріалах традиційно зводиться до закладання невеликих фрагментів пагонової системи з переважанням лише генеративних пагонів; при цьому всі інші елементи пагонової системи ігноруються. Разом з тим представлення у зборі різних типів пагонів є важливим для з'ясування типу життєвої форми рослини. Тому при гербаризації рослин різних видів чебреців потрібно закладати порівняно великі кінцеві фрагменти скелетних пагонів (або, за можливості, цілі скелетні пагони) з різними типами пагонів, утворених на них, як представлено на рис. 1 і рис. 2. При цьому слід завжди пам'ятати, що у випадку пагонових систем з моноподіальним наростанням скелетних пагонів верхівкова брунька поліциклічних вегетативних пагонів часто може пошкоджуватись під впливом різних чинників і відмирати. Як наслідок, вегетативний пагін втрачає здатність тривалий час наростати верхівкою, а відповідний йому скелетний пагін виглядає як такий, що наростає симподіально. З цих причин рекомендовано одночасно закладати фрагменти кількох скелетних пагонів однієї рослини. Це

необхідно проводити вкрай ретельно, уникаючи змішаних зборів. Справа в тому, що представники різних видів чебреців, їхні гібриди, морфотипи та статеві форми нерідко ростуть поряд, формуючи спільну куртину (наприклад, в межах однієї мурашиної купини). Тому вірогідність одночасного закладання фрагментів різних рослин досить велика.

Наявність у пагоновій системі генеративних пагонів з відкритими тирсами іноді є єдиною ознакою для ефективного діагностування гібридів між близькоспорідненими батьківськими видами (наприклад, гібрид *T. alpestris* × *T. pulegioides*, див. рис. 3). З огляду на це, перед закладанням фрагментів пагонових систем рослин роду *Thymus* слід ретельно оглянути генеративні пагони, що належать відповідній рослині. У випадку виявлення генеративних пагонів із нетиповими суцвіттями обов'язково необхідно представити у зборі фрагмент пагонової системи, що містить ці пагони поряд з типовими генеративними пагонами (див. рис. 3).

Закладання значної кількості великих фрагментів пагонових систем або цілих рослин чебреців дає змогу водночас представити на гербарному зразку всі інші діагностичні ознаки. Для повноцінного представлення цих ознак на гербарних зразках проводити закладання останніх необхідно в період цвітіння рослин. За відсутності можливості збору рослин в період цвітіння допустимим є закладання їх на стадії плодоношення. Однак в цьому випадку зразок має добре репрезентувати хоча б кілька генеративних пагонів із збереженими листками різних формацій.

При проведенні закладання рослин роду *Thymus* в певному локалітеті необхідно ретельно обстежити останній на предмет наявності морфологічно відмінних форм. Зокрема, поруч можуть рости голі форми та форми з різними варіантами опушення, а також жіночі та двостатеві особини. Рекомендовано закласти всі відмінні морфологічні форми під різними номерами як окремі гербарні зразки, вказавши на їхніх етикетках найближче оточення. Особливу увагу необхідно звернути на стать рослин, обов'язково зазначивши її на етикетках зразків. У деяких представників роду *Thymus* (наприклад, *T. dimorphus*) різні статеві форми в значній мірі відрізняються морфологічно. В минулому це нерідко було приводом для опису на основі них нових таксонів. Встановлення статі зручніше проводити в польових умовах на живих рослинах. При цьому двостатеві та жіночі форми легко ідентифікуються відповідно за наявністю та відсутністю тичинок у квітках. У деяких видів (наприклад, *T. pulegioides*) жіночі форми часто добре розрізняються на відстані завдяки щільно розташованим у суцвітті квіткам, чашечки яких забарвлені у інтенсивно червоний колір. Іноді функціонально жіночі особини можуть мати у квітках рудиментарні тичинки, що також необхідно зазначити на гербарній етикетці.

Зважаючи на наведені вище особливості закладання рослин роду *Thymus* до гербарної колекції, існують і певні вимоги до правил оформлення етикеток зразків. На етикетках, окрім обов'язкової інформації, повинні бути представлені також додаткові відомості. Останні є необхідними для коректного визначення зразків. До них належать:

- детальна характеристика екологічних умов оселища, зокрема мікроумов місця росту (режим освітлення та зволоження, тип субстрату, загальний склад рослинного покриву, експозиція схилу тощо);
- характеристика найближчого оточення з інших морфологічно відмінних форм та/або особин іншої статі;
- стать рослини (у випадку прояву диференціації статей в конкретному оселищі).

Висновки

Таким чином, при видовій диференціації представників секцій *T. sect. Marginati* та *T. sect. Serpyllum*, діагностично важливими є такі ознаки як тип життєвої форми та особливості пагоноутворення, характер опушення стебла генеративного пагона, форма листової пластинки та ступінь вираження черешка, особливості будови краю листової пластинки, відмінності у будові листків різних формацій, тип жилкування листків, особливості будови приквіткових листків, тип організації суцвіття, форма чашечки та характер опушення зубців її нижньої губи, форма зубців верхньої губи чашечки. На рівні секцій таксономічно значущими є форма листової пластинки та ступінь вираження черешка, особливості будови приквіткових листків, особливості будови чашечки квітки. Окремі діагностичні ознаки представників згаданих секцій, у зв'язку із сильно вираженим поліморфізмом цих груп, не є універсальними і у ряді випадків їхні значення можуть перекриватися у різних видів. Тому при ідентифікації останніх необхідно враховувати увесь комплекс таксономічно значущих ознак. З цих причин важливим є максимальне представлення комплексу діагностично

важливих ознак при гербаризації чебреців. Цього можна досягти, закладаючи гербарні зразки в період цвітіння і відбираючи для цієї мети цілі рослини або якомога більші фрагменти їхніх пагонових систем з різними типами пагонів. Важливою є наявність додаткової інформації про зразок, яка зазначається на гербарній етикетці.

Список літератури

- Берко Й.М. Будова пагонових систем видів роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. – 1987а. – Т.44, №2. – С. 26–32. /Berko Y.M. Budova pagonovykh system vydiv rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1987a. – T.44, №2. – S. 26–32./
- Берко Й.М. Будова пагонових систем видів секції *Goniothymus* Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. – 1987б. – Т.44, №6. – С. 45–51. /Berko Y.M. Budova pagonovykh system vydiv sektsiyi *Goniothymus* Klok. rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1987b. – T.44, №6. – S. 45–51./
- 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. /Berko Y.M. Typy pagonovykh system i zhyttyevi formy vydiv sektsiyi *Verticillati* (Klok. et Shost.) Klok. rodu *Thymus* L. flory Ukrainy // Ukr. botan. zhurn. – 1988. – T.45, №1. – S. 27–32./
- Васюков В.М. О крымских тимьянах (*Thymus* L., Lamiaceae) // Новости систематики высших растений. – 2014. – Т.45. – С. 110–121. /Vasyukov V.M. O krymskikh tim'yanakh (*Thymus* L., Lamiaceae) // Novosti sistematiki vysshikh rasteniy. – 2014. – T.45. – S. 110–121./
- Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / за ред. Н.М.Шиян. – Київ: Альтепрес, 2011. – 442с. /Gerbariyi Ukrainy. Index Herbariorum Ucrainicum / za red. N.M.Shiyan. – Kiyiv: Al'tepres, 2011. – 442s./
- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М.: Наука, 1990. – 208с. /Gogina Ye.Ye. Izmenchivost' i formoobrazovaniye v rode Tim'yan. – M.: Nauka, 1990. – 208s./
- Казакова М.В. Род *Thymus* L. – Тимьян, Чабрец // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. – 10-е изд. – Москва, 2006. – С. 440–442. /Kazakova M.V. Rod *Thymus* L. – Tim'yan, Chabrets // Mayevskiy P.F. Flora sredney polosy Yevropeyskoy chasti Rossii. – 10-ye izd. – Moskva, 2006. – S. 440–442./
- Клоков М.В. Род 1299. Тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. – Т.21 / Под ред. В.Л.Комарова. – Москва; Ленинград: Изд.-во АН СССР, 1954. – С. 470–591. /Klokov M.V. Rod 1299. Tim'yan – *Thymus* L. // Flora SSSR. – T.21 / Pod red. V.L.Komarova. – Moskva; Leningrad: Izd.-vo AN SSSR, 1954. – S. 470–591./
- Клоков М.В. Рід 748. Чебрець – *Thymus* L. // Флора УРСР. – Т.9 / Під ред. М.І.Котова. – Київ: Вид.-во АН УРСР, 1960. – С. 294–348. /Klokov M.V. Rid 748. Chebretc' – *Thymus* L. // Flora URSS. – T.9 / Pid red. M.I.Kotova. – Kyiv: Vyd.-vo AN URSS, 1960. – S. 294–348./
- Клоков М., Десятова-Шостенко Н. Перегляд українських чебреців *Thymus* L. // Труды с.-г. ботаники. – 1927. – Т.1, вип.3. – С. 110–140. /Klokov M., Desyatova-Shostenko N. Pereglyad ukrayins'kykh chebretciv *Thymus* L. // Trudy s.-g. botaniki. – 1927. – T.1, vyp.3. – S. 110–140./
- Клоков М., Десятова-Шостенко Н. Чебреці України // Вісник Київського бот. саду. – 1932. – Вип.16. – С. 77–97. /Klokov M., Desyatova-Shostenko N. Chebretci Ukrainy // Visnyk Kiyiv's'kogo bot. sadu. – 1932. – Vyp.16. – S. 77–97./
- Клоков М.В., Десятова-Шостенко Н.А. Чебрецы Крыма // Труды Ботанического ин-та АН СССР. Сер.1. – 1936а. – Вып.2. – С. 275–293. /Klokov M.V., Desyatova-Shostenko N.A. Chabretcy Kryma // Trudy Botanicheskogo in-ta AN SSSR. Ser.1. – 1936a. – Vyp.2. – S. 275–293./
- Клоков М.В., Шостенко-Десятова Н.О. Нові види роду *Thymus* L. з Європейської частини Союзу // Журн. Ін-ту ботаники АН УРСР. – 1936б. – №9 (17). – С. 193–202. /Klokov M.V., Shostenko-Desyatova N.O. Novi vydy rodu *Thymus* L. z Yevropeys'koyi chastyny Soyuzu // Zhurn. In-tu botaniki AN URSS. – 1936b. – №9 (17). – S. 193–202./
- Клоков М.В., Шостенко Н.А. Чебрецы Европейской части СССР // Учен. зап. Харківського держ. ун-ту. – 1938. – Т.3, №14. – С. 107–157. /Klokov M.V., Shostenko N.A. Chebretcy Yevropeyskoy chasti SSSR // Uchen. zap. Kharkivs'kogo derzh. un-tu. – 1938. – T.3, №14. – S. 107–157./
- Князев М.С. Обзор видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Восточной Европе и на Урале // Бот. журн. – 2015. – Т.100, № 2. – С. 114–141. /Knyasev M.S. Obzor vidov roda *Thymus* L. (Lamiaceae) v Vostochnoy Yevrope i na Urale // Bot. zhurn. – 2015. – T.100, №2. – S. 114–141./
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (Labiatae). I // Бот. журн. – 1973а. – Т.58, №6. – С. 794–805. /Menitskiy Yu.L. Nadvidovyye taksony rodu *Thymus* L. (Labiatae). I // Bot. zhurn. – 1973a. – T.58, №6. – S. 794–805./
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (Labiatae). II // Бот. журн. – 1973б. – Т.58, №7. – С. 988–994. /Menitskiy Yu.L. Nadvidovyye taksony rodu *Thymus* L. (Labiatae). II // Bot. zhurn. – 1973b. – T.58, №7. – S. 988–994./
- Меницкий Ю.Л. Род 35. Тимьян – *Thymus* L. // Флора европейской части СССР / Отв. ред. А.А.Федоров. – Т.3 / Под ред. Ю.Л.Меницкого. – Ленинград: Наука, 1978. – С. 191–204. /Menitskiy Yu.L. Rod 35. Tim'yan – *Thymus* L. // Flora yevropeyskoy chasti SSSR / Otv. red. A.A.Fedorov. – T.3 / Pod red. Yu.L.Menitskogo. – Leningrad: Nauka, 1978. – S. 191–204./

- Начичко В.О. Огляд систем роду *Thymus* L. (Labiatae Juss.) // Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. – 2013. – Т.18, вип.2 (31). – С. 7–21. /Nachychko V.O. Oglyad system rodu *Thymus* L. (Labiatae Juss.) // Visnyk ONU. Ser.: Biologiya. – 2013. – T.18, vyp.2 (31). – S. 7–21./
- Начичко В. Рід *Thymus* L. (Labiatae Juss.) у флорі Українських Карпат: систематика і таксономічні проблеми // Вісник Львівського університету. Сер. біол. – 2014. – Вип.64. – С. 159–169. /Nachychko V. Rid *Thymus* L. (Labiatae Juss.) u flori Ukrayins'kykh Karpat: systematyka i taksonomichni problemy // Visnyk L'viv'skogo universytetu. Ser. biol. – 2014. – Vyp.64. – S. 159–169./
- Начичко В.О. Рід *Thymus* (Lamiaceae) у флорі Заходу України: автореф. дис... канд. біол. наук. – Київ, 2015. – 21с. /Nachychko V.O. Rid *Thymus* L. (Lamiaceae) u flori Zachodu Ukrainy: avtoref. dys...kand. biol. nauk. – Kyiv, 2015. – 21s./
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378с. /Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh. – Moskva: Vysshaya shkola, 1962. – 378s./
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Т.3. – Москва; Ленинград: Наука, 1964. – С. 146–205. /Serebryakov I.G. Zhiznennyye formy vyssh'ykh rasteniy i ikh izucheniye // Polevaya geobotanika. – T. 3. – Moskva; Leningrad: Nauka, 1964. – S. 146–205./
- Dentant C. Note sur la section *Serpyllum* (Miller) Benthام du genre *Thymus* L. dans le sud-est de la France // Bull. Soc. linn. Provence. – 2007. – T.58. – P. 63–77.
- Jalas J. 33. *Thymus* L. // Flora Europaea / Ed. by T.G.Tutin et al. – Vol.3: Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge: Univ. Press, 1972. – P. 172–182.
- Lyka K., Gams H. *Thymus* L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – Bd.5, Tl.4. – München, 1927. – S. 2306–2327.
- Mártonfi P. Tabuľ'kový kl'úč, taxonomické a nomenklatorické poznámky k rodu *Thymus* L. v karpatsko-panónskej oblasti // Bull. Slov. Bot. Spoločn. – 1998. – Vol.20. – S. 58–64.
- Pawłowski B. Observationes ad *Thymos* polonicos et nonnullus ucrainicos pertinentes // Fragm. Flor. et Geobot. – 1966. – Ann.12 (4). – P. 387–412.
- Ronniger K. Bestimmungstabelle für die *Thymus*-Arten des Deutschen Reiches (Nachdruck) // Ber. Bayer. Bot. Ges. – 1954. – Bd.30. – S. 103–108.
- Schmidt P. Zu Wuchsform und Verzweigung der mitteleuropäischen Arten der Gattung *Thymus* L. (Labiatae) – ein Beitrag zur Kenntnis der Morphologie von Zwerghalbsträuchern // 100 Jahre Arboretum (1879–1979). – Berlin, 1980. – S. 167–187.
- Thiers B. Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. – New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, 2015. (<http://sweetgum.nybg.org/ih/>)
- Velenovský J. Nachträge zur Flora von Bulgarien // Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. – 1903. – S. 1–28.
- Velenovský J. Vorstudien zu einer Monographie der Gattung *Thymus* L. // Beih. Bot. Centralbl., Abt.2. – 1906. – Bd.19. – S. 271–287.
- Weber F. Die tschechoslowakischen *Thymus*-Arten und Opiz's Anteil an deren Erkennung // Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie / Hrsg. von I. Klášterský. – Prag: Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, 1958. – S. 159–254.

Представлено: В.І.Гончаренко / Presented by: V.I.Honcharenko

Рецензент: Т.В.Догадіна / Reviewer: T.V.Dogadina

Подано до редакції / Received: 10.06.2015