

Архитектура кустарничка *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в условиях Южной Сибири

Е. Б. ТАЛОВСКАЯ¹, В. А. ЧЕРЕМУШКИНА¹, И. Н. БАРСУКОВА²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: kolegoва_e@mail.ru

²Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова
655017, Республика Хакасия, Абакан, ул. Ленина, 90

Статья поступила 13.06.2019

После доработки 20.08.2019

Принята к печати 23.08.2019

АННОТАЦИЯ

С применением архитектурного подхода изучена структура особей *Thymus petraeus*. Установлено, что на юге Сибири вид встречается в однотипных местообитаниях: в настоящих, луговых, песчаных степях и их петрофитных вариантах по склонам и невысоким каменистым вершинам холмов и куэстовых гряд. По классификации И. Г. Серебрякова [1964] *T. petraeus* – полунеподвижный кустарничек с сохраняющейся на протяжении всей жизни системой главного корня и имеющий укореняющиеся ползучие побеги. В структуре особей *T. petraeus* выделены три архитектурные единицы, отличающиеся по положению составной скелетной оси в пространстве (ортотропно-плагиотропная, плагиотропная, ортотропная). Каждая архитектурная единица состоит из главной составной скелетной оси, составных скелетных осей 1-го порядка, разветвленных побегов формирования, побегов ветвления и эфемерных побегов. Показано, что структура особей может быть образована за счет повторения только двух архитектурных единиц. Установлено, что в настоящих степях и их петрофитных вариантах структура особей строится за счет повторения ортотропно-плагиотропной и плагиотропной архитектурных единиц; в песчаных степях – за счет повторения плагиотропной и ортотропной. Показаны особенности развития *T. petraeus* в конкретных эколого-ценотических условиях обитания. В связи с этим охарактеризованы три типа поливариантности: 1) морфологическая, которая основана на изменении структуры побегов (укороченные, удлинненные) и состава архитектурных единиц (отсутствие составных скелетных осей 1-го порядка или эфемерных побегов); 2) размерная, проявляющаяся в изменении длины и числа составных скелетных осей; 3) динамическая, связанная с колебанием длительности моноподиального нарастания побегов формирования (от 2 до 5 лет) и архитектурной единицы в целом (от 6 до 20 лет). Выявленные модификации архитектуры не приводят к смене жизненной формы кустарничка, а отражают механизмы его адаптации.

Ключевые слова: адаптация, экотоп, архитектурная единица, *Thymus petraeus*, Южная Сибирь.

Изучение архитектуры и выявление ее модификаций у видов растений разных жизненных форм являются одним из важных направлений исследований в биоморфологии. Применение архитектурного подхода по-

зволяет получить дополнительные сведения о структуре растений разных жизненных форм и ее изменчивости в пределах вида, а также показать морфологические механизмы адаптации видов к разным условиям

произрастания [Halle, Oldeman, 1970; Edelin, 1990; Barthélemy, Caraglio, 2007]. С этих позиций уже изучены многие виды деревьев, кустарников и трав [Sabatier, Barthélemy, 1999; Notov, Kuznetzova, 2004; Tumidajowicz, 2005; Charles-Dominique et al., 2010; Антонова, Гниловская, 2013; Костина и др., 2015; Черемушкина, Гусева, 2015; Асташенков, Черемушкина, 2016; Недосеко, Викторов, 2016; Gambino et al., 2016; и др.]. Кустарнички в этом плане изучены слабо [Navarro et al., 2009; Götmark et al., 2016; Черемушкина, Таловская, 2019; Millan et al., 2019].

Настоящая статья посвящена изучению архитектуры *Thymus petraeus* Serg. (Lamiaceae) – кустарничка с полегающими и слабо укореняющимися скелетными осями и смешанной корневой системой. Вид распространен в Алтайском и Красноярском краях, Республиках Хакасия, Тува и Алтай, Казахстане, северо-западной части Китая [Гамаюнова, Дмитриева, 1964; Flora of China, 1994; Доронькин, 1997; Пешкова, 2001]. Единичные местонахождения вида отмечены на Южном Урале (Ильменский и Ишкульский хребты) [Дорогостойская, 1961; Горчаковский, Золотарева, 2006]. *T. petraeus* входит в группу растений горно-степного пояса и относится к ксеропетрофитной экологической группе [Пешкова, 2001]. Встречается в степном и лесостепном поясах в сообществах настоящих степей и их петрофитных вариантах [Королева, 1976; Пешкова, 2001; Степанов, 2016]. Местонахождения вида также описаны в селлагинелловых сообществах (*Selaginella sanguinolenta*, *Alyssum obovatum*, *Elytrigia geniculata*, *Galium coriaceum*, *Orostachys spinosa* и др.) среди расщелин, скал и выходов материнских пород верхних частей склонов, где встречаемость вида не превышает 20 % [Ермаков и др., 2009]. В песчаных степях *T. petraeus* встречается редко. Как и другие виды рода *Thymus* (*T. iljinii*, *T. mongolicus*, *T. minussinensis*), он поселяется уже на последних стадиях зарастания песков, когда общее проективное покрытие травостоя достигает 45–60 % [Куминова и др., 1976]. Ранее у *T. petraeus* в степных условиях Республики Хакасия изучены онтогенез и онтогенетическая структура его ценопопуляций [Колегова, Черемушкина, 2009, 2011]. Исследован химический состав эфирного масла и выявле-

на его высокая антисептическая активность [Мяделец и др., 2012]. Цель работы – изучение архитектуры кустарничка *T. petraeus* для выявления механизмов адаптации к разным условиям обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на территории Алтайского края, Республик Хакасия (РХ) и Тува (РТ). Материал собран в девяти ценопопуляциях (ЦП), местообитания которых отличались географическим положением, фитоценотической приуроченностью, характером субстрата (песчаный, почвенно-щебнистый), формой рельефа (подножие склонов, склоны и вершины холмов или куэстовых гряд), общим проективным покрытием травостоя и вида. Карта-схема местонахождений *T. petraeus* представлена на рис. 1.

В настоящих степях и их петрофитных вариантах изучено восемь ЦП (1–8). В зависимости от формы рельефа в каждой ЦП выделены ценопопуляционные локусы: П – ценопопуляционный локус у подножия склона, С – на склоне, В – на вершине (табл. 1). Ценопопуляционный локус (П1) у подножия куэстовой гряды изучен в ЦП1 в злаково-разнотравной настоящей степи с преобладанием *Festuca valesiaca* Gaudin, *Stipa krylovii* Roshev, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Fragaria vesca*, *Hedysarum minus*, *Potentilla tanacetifolia* Willd. Особи *T. petraeus* произрастали группами, границы которых часто перекрывались. Место обитания на склонах холмов и куэстовых гряд для *T. petraeus* более типично, соответствующие ценопопуляционные локусы (С1–4, 7, 8) выделены в ЦП1–4, 7 и 8. Вид встречался в верхней части склонов в диапазоне абсолютных высот 260–480 м, где снижалось участие крупнодерновинных злаков, кустарников и увеличивалась доля каменистого покрытия. Ценопопуляционные локусы изучены в сходных фитоценологических условиях. Как правило, это петрофитные варианты мелкодерновинных степей по южным склонам с преобладанием *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis* С. А. Mey., *Stipa capillata*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Thalictrum foetidum*, *Veronica pinnata* L. или петрофитные варианты луговых степей по северным

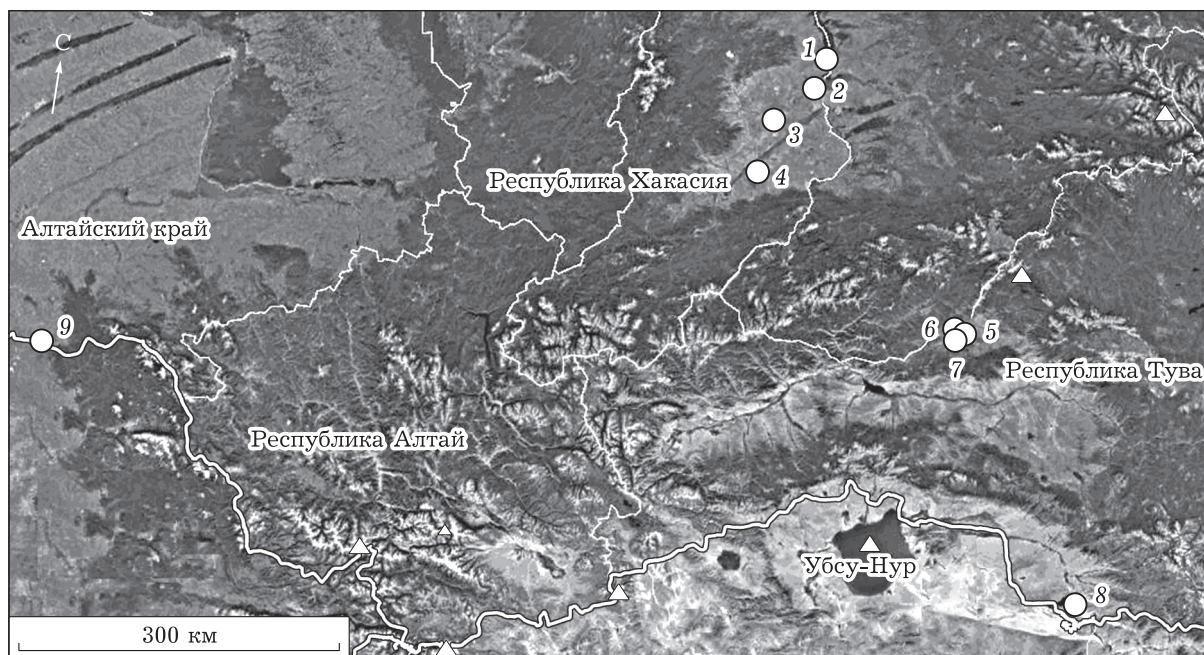


Рис. 1. Карта-схема местонахождений *Thymus petraeus* (ЦП1 – РХ, окр. пос. Советская Хакасия; ЦП2 – РХ, окр. пос. Усть-Абакан; ЦП3 – РХ, окр. пос. Весеннее; ЦП4 – РХ, окр. с. Куйбышево; ЦП5 – РТ, окр. д. Тарлак; ЦП6 и 7 – РТ, окр. с. Аржаан; ЦП8 – РТ, окр. оз. Тере-Холь; ЦП9 – Алтайский край, окр. с. Плоское)

склонам с *Poa versicolor*, *Stipa pennata*, *Agropyron cristatum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Coluria geoides*. Особи *T. petraeus* располагались по склону групп

пами с хорошо определяемыми границами и состоящими из нескольких взрослых особей, вблизи и под пологом которых развивается подрост семенного и вегетативного про-

Т а б л и ц а 1
Характеристика ценопопуляционных локусов

Форма рельефа	№ локуса	Субстрат	Свободные/каменистые участки субстрата, %	ОПП/ПП
Подножие склона	П1	Супесь с преобладанием глины	10/–	90/2
	П9	Песок	80/–	20/1
Склон	С1	Каштановые почвы	20/5	70/5
	С2	Мелкозем со щебнем	5/2	80/3
	С3	Супесь, покрытая щебнем	30/10	60/7
	С4	Мелкозем со щебнем	15/10	75/5
	С7	Мелкозем со щебнем	5/20	75/4
	С8	Мелкозем со щебнем	10/10	70/1
Вершина	В1	Мелкозем среди выходов крупных камней	10/30	45/15
	В2	Мелкозем сплошь покрыт щебнем	10/60	30/10
	В3	Мелкозем в расщелинах камней	20/50	30/5
	В4	Мелкозем среди выходов крупных камней	10/45	45/6
	В5	Мелкозем в расщелинах горных пород	10/50	40/2
	В6	Мелкозем в расщелинах горных пород	5/60	35/2

П р и м е ч а н и е. ОПП – общее проективное покрытие, %; ПП – проективное покрытие *T. petraeus*, %; номер ценопопуляционного локуса соответствует номеру ЦП.

исхождения. На вершинах холмов, куэстовых гряд и гор, которые представляют собой выходы материнских пород разного происхождения, выделены соответствующие локусы ЦП 1–6. Диапазон абсолютных высот 280–905 м. Особи *T. petraeus* встречались среди участков петрофитной растительности (*Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Poa botryoides*, *Ephedra monosperma*, *Potentilla acaulis*, *Orostachys spinosa*, *Thalictrum foetidum*) в расщелинах, где скапливались мелкозем и влага. Скелетные оси особей распластаны по каменистой поверхности и укоренялись в ее микротрещинах.

В условиях песчаной степи у подножия останцов изучена ЦП9, в ней выделен один ценопопуляционный локус (П9). В фитоценоотическом окружении *T. petraeus* преобладали следующие виды: *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Leymus angustus* (Trin.) Pilg., *Artemisia frigida*, *Bromus korotkiji* Drobow, *Oxytropis tragacanthoides* Fisch. ex DC., *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Chamaerhodos sabulosa* Bunge). Расположение особей *T. petraeus* сходно с таковым особей в ценопопуляционном локусе П1.

Уточнение жизненной формы проведено с использованием эколого-морфологической классификации жизненных форм И. Г. Сер-

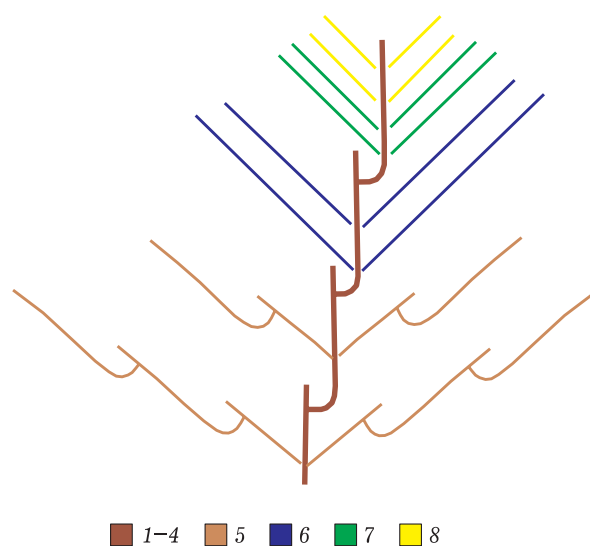


Рис. 2. Состав архитектурной единицы кустарничка *Thymus petraeus* (1–4 – первый–четвертый побеги формирования в составе главной составной скелетной оси; 5 – боковая составная скелетная ось; 6 – разветвленный побег формирования; 7 – побег ветвления; 8 – эфемерный побег)

брякова [1964]. При характеристике побеговой системы *T. petraeus* опирались на классификацию М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977], выделены побеги формирования, ветвления и эфемерные, а также составная скелетная ось (ССО). Составная скелетная ось – это совокупность многолетних побегов формирования, образующихся в результате моноподиально-симподиального нарастания. В зависимости от происхождения выделены главная ССО, она сформировалась на основе первичного побега и имеет связь с главным корнем, и боковая ССО – это любая ось n -го порядка.

Структура кустарничка *T. petraeus* проанализирована с использованием архитектурного подхода, основанного на выделении архитектурных единиц. Архитектурная единица – это основная структурно-функциональная единица, содержащая полный набор всех иерархически соподчиненных структур и повторяющаяся в общей архитектуре растения [Barthélémy et al., 1989; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Любая архитектурная единица (АЕ) *T. petraeus* состоит из главной составной скелетной оси, боковых ССО 1-го порядка, разветвленных побегов формирования (ПФ), побегов ветвления (ПВ) и эфемерных побегов (ПЭ) (рис. 2). Выделение АЕ проводили у зрелых и старых генеративных особей *T. petraeus*.

Для статистического анализа отобрано по 25 экземпляров архитектурной единицы П у особей в каждом ценопопуляционном локусе. Учитывали число и длину побегов формирования в структуре ССО, число боковых побегов и осей. Полученные результаты статистически обработаны, рассчитаны среднее арифметическое значение признака и коэффициент вариации. Использованы компьютерные программы Excel, Statistica 6.0, MATRIX.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ взрослых особей *T. petraeus* показал, что их структура складывается из разнообразных АЕ. Выделено три АЕ, отличающиеся по положению в пространстве ССО: ортотропно-плагиотропная (АЕI), плагиотропная (АЕII), ортотропная (АЕIII) (рис. 3).

Архитектурная единица I развивается на основе главной моноподиально-акросимподиально нарастающей ССО. Ось состоит из трех

(реже четырех) последовательно сменяющих друг друга побегов формирования, моноподиальное нарастание каждого 2–5 лет (годовой прирост побега может быть розеточным или верхнерозеточным). Направление роста оси ортотропно-плагиотропное: первый побег формирования оси имеет ортотропное положение, остальные – плагиотропное. Также в состав АЕ I входят боковые ССО 1-го порядка, разветвленные побеги формирования, побеги ветвления и эфемерные побеги. Количественное соотношение боковых побегов и осей 1-го порядка на составной скелетной оси представлено на рис. 4. Так, боковые ССО 1-го порядка развиваются на первом и втором побегах формирования в составе главной ССО. Разветвленные побеги формирования развиваются из спящих почек второго побега формирования главной ССО, они обеспечивают запас почек возобновления, приводят к увеличению плотности и образованию формы куста. Побеги ветвления и эфемерные побеги развиваются в апикальной части оси. Нарастание главной ССО колеблется от 6 до 20 лет, ее длина

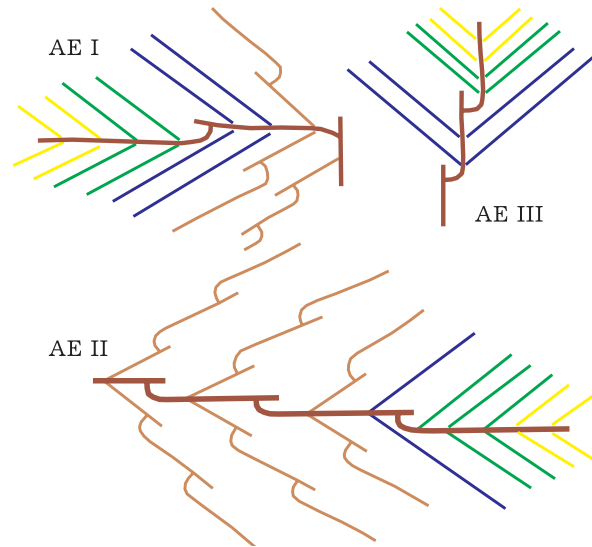


Рис. 3. Архитектурные единицы в структуре особей *Thymus petraeus* (АЕ I – ортотропно-плагиотропная, АЕ II – плагиотропная, АЕ III – ортотропная)

может достигать 20 см. Разрушение оси постепенное, начинается в апикальной части. Ее базальный участок сохраняется практически до отмирания всей особи.

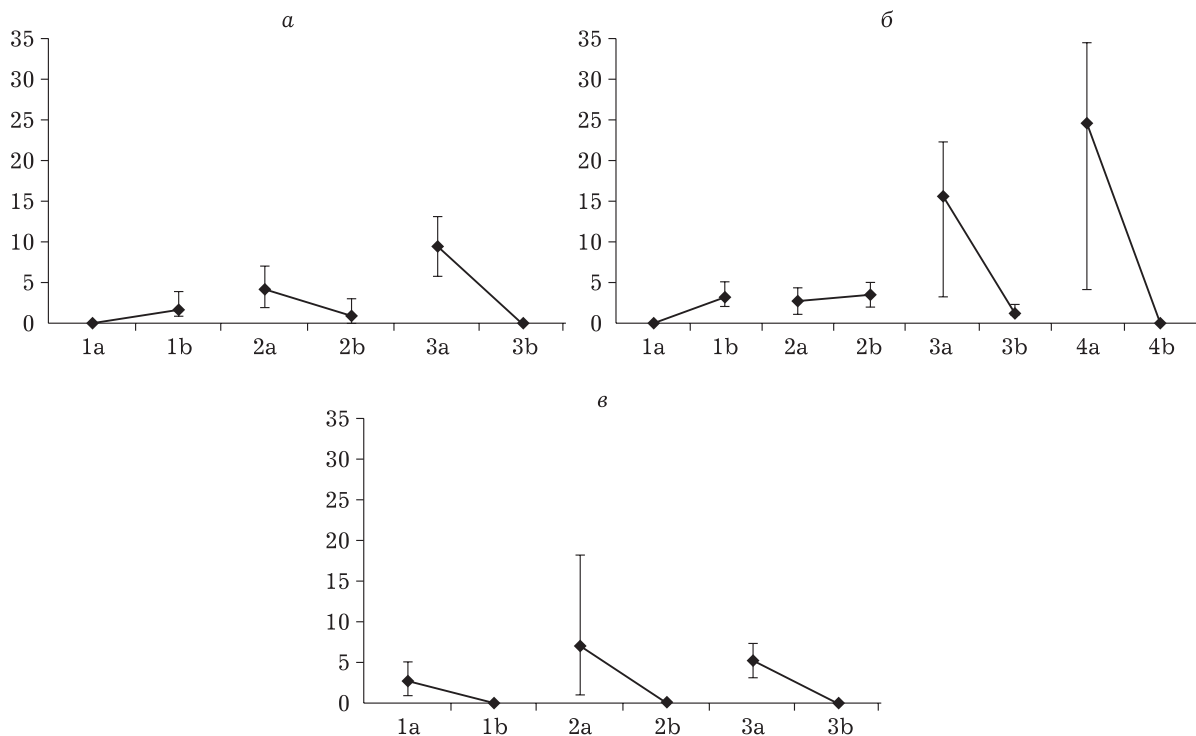


Рис. 4. Распределение боковых побегов (1а, 2а, 3а, 4а) и ССО 1-го порядка (1б, 2б, 3б, 4б) на каждом побеге формирования главной составной скелетной оси (ось x – порядковый номер побега формирования составной скелетной оси; ось y – число, шт.; для каждого побега формирования представлен диапазон (min, max) числа боковых побегов и осей, а также среднее значение (символы); а, б, в – архитектурные единицы I, II и III соответственно)

Архитектурная единица II состоит из тех же элементов, что и АЕI. Отличие заключается в том, что главная ССО имеет плагиотропное положение. В структуре оси часто 4 (может быть от 2 до 5) последовательно сменяющих друг друга побегов формирования. Дифференциация боковых побегов и осей соответствует боковым побегам и осям АЕI. Нарастание оси колеблется от 8 до 16 лет, ее длина может достигать 30 см.

Архитектурная единица III. Основой АЕIII является моноподиально-акросимподиально нарастающая ортотропная ССО n -го порядка, состоящая из трех побегов формирования, моноподиальное нарастание каждого до двух лет. Архитектурная единица III отличается от остальных единиц, а именно: отсутствуют боковые ССО $n + 1$ порядка, большинство боковых побегов в апикальной части АЕ по структуре розеточные. Нарастание оси прекращается к семи годам, ее длина достигает 5 см. Ось отмирает полностью.

Сравнительный анализ архитектурных единиц *T. petraeus* в разных ценопопуляционных локусах показал, что у особей, развивающихся на вершинах, отсутствуют эфемерные побеги; в структуре побегов увеличивается доля коротких метамеров, ортотропные вегетативные побеги часто розеточные. У особей разных локусов выявлены различия в длительности моноподиального нарастания побегов формирования: на вершинах – до 5 лет, на склонах – до 3 лет, у подножия склонов – до 2 лет.

Статистический анализ ряда признаков проведен у АЕII, поскольку она встречается

у особей во всех ценопопуляционных локусах (табл. 2). Полученные данные показывают практически полное единообразие значений признаков. Выявленные отличия незначительны. Так, показатель длины составной скелетной оси ниже у особей, развивающихся на вершинах. При этом анализ числа побегов формирования, из которых состоит ось, показал относительную стабильность этого признака, т. е. ССО архитектурной единицы в любом ценопопуляционном локусе состоит в основном из трех последовательно сменяющих друг друга побегов формирования. Уменьшение длины осей на вершинах происходит за счет появления укороченных годичных приростов у побегов формирования. Кроме этого выявлен разброс средних значений числа боковых ССО 1-го порядка. Неоднородность этого признака подтверждается высокими значениями коэффициента вариации. Причины такой неоднородности признака разнообразны и связаны с условиями конкретного местообитания. На вершинах у особей, растущих на мелкозем в расщелинах камней (В2, В3), побеги лежат на каменистую поверхность (выходы камней до 60 %), моноподиально нарастают несколько лет, слабо ветвятся и в дальнейшем с апикальной части постепенно засыхают. Если такой побег укореняется, то, как правило, на его основе развивается ССО. Для особей, развивающихся на склонах в сообществах с высоким общим проективным покрытием травостоя (С1 и С3), характерно усиление вегетативного разрастания и интенсивное развитие боковых ССО 1-го порядка. Подобное вегетативное разрас-

Т а б л и ц а 2
Статистический анализ некоторых признаков архитектурной единицы II

Признак	Ценопопуляционные локусы									
	С1	С2	С3	С4	В1	В2	В3	В4	П1	П9
Длина ССО, см	19,7	18,2	21,7	14,9	14,9	13,0	15,9	11,8	15,0	17,2
CV, %	26,5	20,4	26,3	39,0	45,3	21,1	25,9	35,8	20,4	22,9
Число ПФ в структуре ССО, шт.	3,0	3,4	2,4	2,3	3,7	2,4	2,8	3,1	3,7	2,8
CV, %	11,8	16,1	23,3	13,5	22,3	22,8	15,9	10,2	31,4	24,2
Число ССО 1-го порядка, шт.	3,0	4,2	5,2	3,2	4,2	1,8	2,2	3,4	4,0	3,8
CV, %	117,9	31,0	56,7	26,1	90,3	138,3	59,3	86,8	43,3	39,0
Длительность развития АЕ, год	9	12	8	8	16	8	12	9	10	8

П р и м е ч а н и е. CV – коэффициент вариации, жирным шрифтом выделены значения высокой изменчивости признака.

тание также происходит у подножия куэстовой гряды (П1) в настоящей степи и у подножия останцов в песчаной степи (П9). Однако определяющим фактором интенсивного образования боковых осей является не форма рельефа, как у особей на склоне, а более влажный субстрат. В подобных условиях у особей интенсивно формируются придаточные корни и парциальные кусты.

В зависимости от условий обитания выявлены разнообразные перестройки архитектуры особей *T. petraeus*. Определены соче-

тания и способы сочленения архитектурных единиц. В настоящих степях и их петрофитных вариантах структура особей построена за счет сочетания и многократного повторения АЕ I и АЕ II (рис. 5). Архитектурная единица I развивается из первичных структур. Она становится главной и образует основу куста. На базе АЕ I строятся АЕ II (1-го порядка). Архитектурные единицы II (1-го порядка) в свою очередь становятся основой для формирования АЕ I и АЕ II следующих порядков и т. д. Одна-три АЕ I *n*-го порядка в структуре ку-

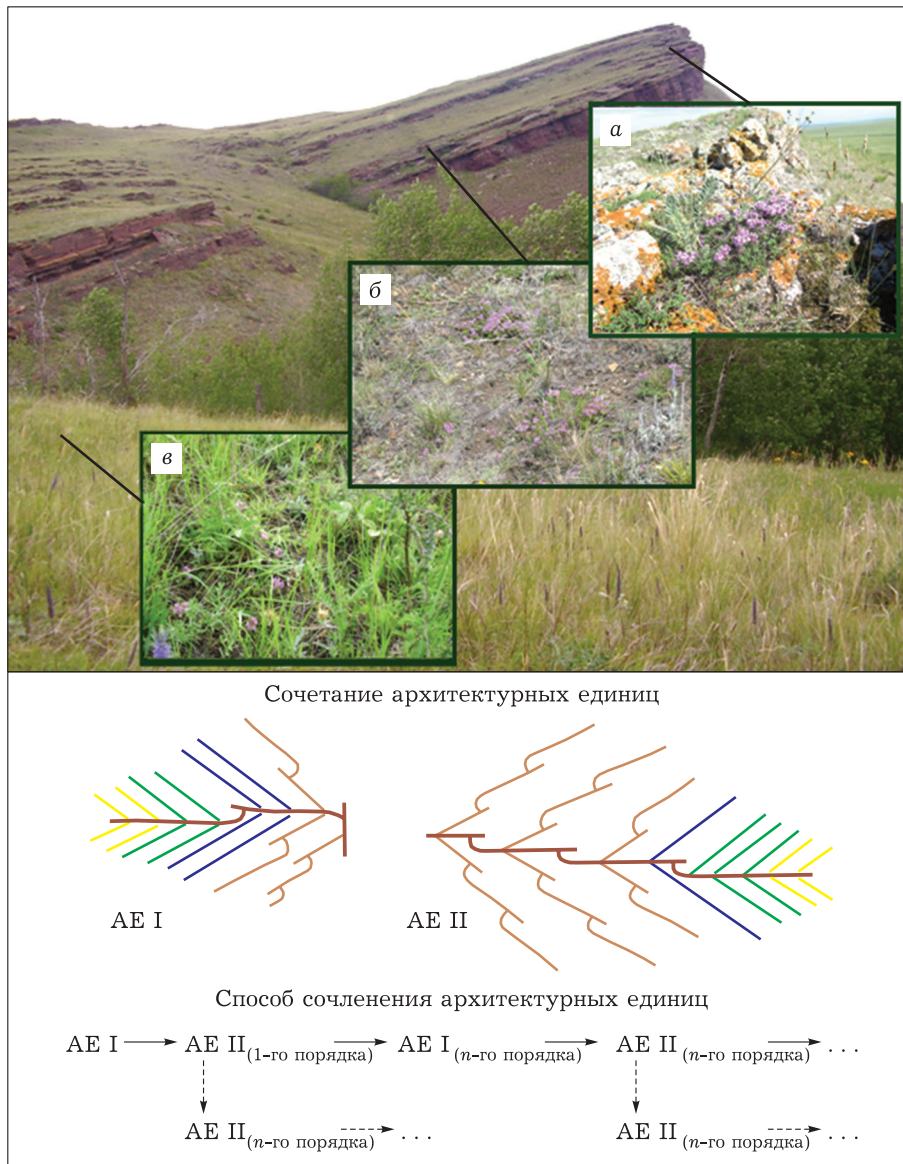


Рис. 5. Сочетание и способ сочленения архитектурных единиц у особей *Thymus petraeus* в настоящих степях и в их петрофитных вариантах (а-в – ценопопуляционные локусы на вершине, склоне и подножии склона соответственно)

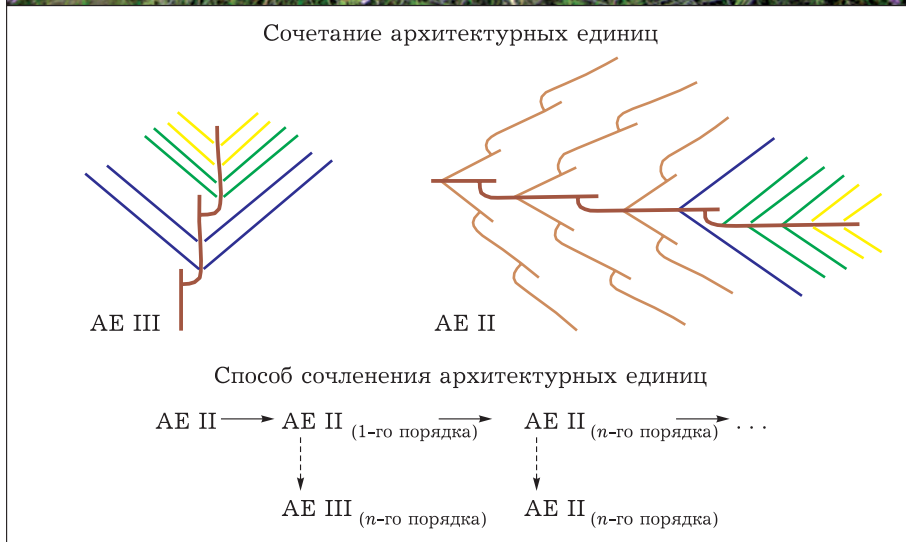


Рис. 6. Сочетание и способ сочленения архитектурных единиц у особей *Thymus petraeus* в песчаной степи

ста взрослой особи укореняются и принимают участие в формировании рамет (парциальных кустов). Сочетание АЕ I и АЕ II в структуре особей *T. petraeus* приводит к образованию нескольких длительно существующих центров закрепления и удержания территории. В песчаной степи архитектура *T. petraeus* складывается за счет сочетания и многократного повторения АЕ II и АЕ III (рис. 6). Архитектурная единица II – главная, на ее основе развиваются АЕ II и АЕ III следующих порядков. Такое сочетание архитектурных единиц в структуре особей *T. petraeus* приводит к интенсивному захвату территории.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение структуры особей *T. petraeus* позволило выявить три архитектурные единицы, которые отличаются по положению в пространстве ССО. Анализ структуры разных видов тимьянов кустарничковой жизненной формы, изученных нами ранее, выявил, что подобные АЕ также встречаются у *T. baicalensis* Serg. [Таловская (Колегова), 2015], *Thymus mugodzhanicus* Klok. et Shost. [Таловская, 2017], *Thymus brevipetiolatus* Čáp [Черемушкина, Таловская, 2019]. При этом практически у всех изученных кустарничков структура особей может быть образова-

на за счет повторения только двух АЕ. Ранее в наших исследованиях показано, что в разных условиях обитания смена сочетания архитектурных единиц приводит к изменению жизненной формы вида и формированию аэроксильного кустарничка или кустарничка стланичкового типа, или подушковидного кустарничка [Таловская (Колегова), 2015]. Однако выявленные типы сочетания архитектурных единиц в структуре особей *T. petraeus* не приводят к смене жизненной формы. По классификации И. Г. Серебрякова [1964], *T. petraeus* – полунеподвижный кустарничек с сохраняющейся на протяжении всей жизни системой главного корня и имеющий укореняющиеся ползучие побеги. Эта жизненная форма сохраняется у вида на протяжении всего ареала в настоящих, луговых, песчаных степях и их петрофитных вариантах.

Наряду с консервативными признаками архитектуры у *T. petraeus* выявлены механизмы адаптации к конкретным условиям обитания, которые выражаются в морфологической, размерной и динамической поливариантности. Морфологическая поливариантность связана с изменением набора элементов архитектурной единицы. Так, на вершинах холмов и куэстовых гряд в структуре архитектурных единиц практически всегда отсутствуют эфемерные побеги. В условиях песчаных степей происходит упрощение структуры особей за счет отсутствия АЕ1. Размерная поливариантность, изученная на примере длины составных скелетных осей и числа боковых осей в структуре архитектурной единицы, отражает высокую пластичность этих признаков. При изучении морфогенеза *T. petraeus* нами установлено, что длина составных скелетных осей зависит от числа побегов формирования в ее составе [Колегова, Черемушкина, 2009]. Применяя архитектурный подход, стало ясно, что длина осей зависит не только от числа побегов формирования, но и от их структуры (укороченные, удлиненные побеги) и длительности моноподиального нарастания. Варьирование числа боковых ССО 1-го порядка связано с комплексом эколого-ценотических факторов конкретного места обитания (общее проективное покрытие травостоя, выходы камней, форма рельефа, влажность субстрата).

Обобщение данных о распространении и биоморфологии *T. petraeus* показывает, что

в отличие от других кустарничковых тимьянов вид на протяжении всего ареала встречается в основном в однотипных местообитаниях: в петрофитных вариантах степей по склонам и невысоким каменистым вершинам холмов и куэстовых гряд. В этих условиях у *T. petraeus* проявляется стабильность признаков архитектуры, что, по мнению Е. Е. Гогиной [1990], может свидетельствовать об их глубокой наследственной закрепленности. Незначительная перестройка архитектуры выявлена в зависимости от субстрата: песчаного или мелкоземисто-щебнистого. При этом изменение жизненной формы у *T. petraeus* не происходит. Для особей вида свойственна поливариантность развития (изменение состава архитектурных единиц, длины и числа осей, длительности моноподиального нарастания побегов формирования), которая отражает механизмы адаптации *T. petraeus* к конкретным условиям обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование архитектурного подхода при изучении *T. petraeus* позволило детально охарактеризовать структуру особей вида. Выделены три архитектурные единицы, отличающиеся по положению ССО в пространстве. Показано, что структура особей может быть образована за счет повторения двух архитектурных единиц. Описаны возможные сочетания архитектурных единиц и выделено два способа их сочленения.

Установлено, что в зависимости от субстрата (песчаного или мелкоземисто-щебнистого) меняется сочетание архитектурных единиц, но к смене жизненной формы оно не приводит. Жизненная форма *T. petraeus* – полунеподвижный кустарничек с сохраняющейся на протяжении всей жизни системой главного корня и имеющий укореняющиеся ползучие побеги. Механизмы адаптации *T. petraeus* к конкретным условиям обитания проявляются в поливариантности его развития: морфологической – изменение структуры побегов и состава архитектурных единиц; размерной – изменение длины и числа составных скелетных осей, динамической – колебание длительности моноподиального нарастания побегов формирования и архитектурной единицы в целом.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С., Гниловская А. А. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботан. журн. 2013. № 98 (1). С. 53–68.
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Раст. мир Азиатской России. 2016. № 4. С. 22–29.
- Гамаюнова А. П., Дмитриева А. А. *Thymus* L. Флора Казахстана / под ред. Н. В. Павлова. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1964. Т. 7. С. 445–461.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Горчаковский П. Л., Золотарева Н. В. Фиторазнообразие реликтовых степных анклавов на Урале: опыт сравнительной оценки // Экология. 2006. № 6. С. 415–424 [Gorchakovskii P. L., Zolotareva N. V. Phytodiversity of relict steppe enclaves in the Urals: experience in comparative assessment // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37, N 6. P. 378–386].
- Дорогостойская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина: тр. Ильменского гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1961. Вып. 8. С. 9–50.
- Доронькин В. М. 27. *Thymus* L. – тимьян, богородская трава // Флора Сибири. Ruyolaceae–Lamiaceae (Labiatae) / под ред. Л. И. Малышева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. Т. 11. С. 205–220.
- Ермаков Н. Б., Полякова М. А., Сморгов А. Е. Ассоциации петрофитных степных сообществ из Алтае-Саянской горной области. I. Сообщества *Selaginella sanguinokenta* Западного Саяна и Тувы // Вестн. НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина. 2009. Т. 7, вып. 4. С. 37–44.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенез *Thymus petraeus* Serg. в степных районах Республики Хакасия // Раст. ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 3. С. 1–8.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в степных растительных сообществах Хакасии // Раст. ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 1. С. 16–24.
- Королева А. С. Список видов флоры Хакасии // Растительный покров Хакасии / под ред. А. В. Куминовой. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 377–416.
- Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Битюгова Г. В., Ясинская О. И., Дубах А. М. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 710–724 [Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubakh A. M. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 584–597].
- Куминова А. В., Зверева Г. А., Ламанова Т. Г. Степи // Растительный покров Хакасии / под ред. А. В. Куминовой. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 95–152.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Мяделец М. А., Домрачев Д. В., Водолазова С. В. Исследование химического состава эфирных масел *Nepeta sibirica* L., *Thymus petraeus* Serg., *Schizonepeta multifida* L., произрастающих на территории Республики Хакасия // Химия раст. сырья. 2012. № 4. С. 119–124.
- Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные модели *Salix traindra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
- Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–208.
- Степанов Н. В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2016. 252 с.
- Таловская (Колегова) Е. Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 735–742 [Talovskaya (Kolegova) E. B. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 736–749].
- Таловская Е. Б. Поливариантность онтогенеза *Thymus mugodzhanicus* (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 40. С. 88–101.
- Черемушкина В. А., Гусева А. А. Жизненные формы *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 756–769 [Cheryomushkina V. A., Guseva A. A. Life form of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 756–769].
- Черемушкина В. А., Таловская Е. Б. Жизненные формы некоторых видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Ботан. журн. 2019. Т. 104, № 3. С. 44–57.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99, N 3. P. 375–407.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / Eds.: Holm-Nielsen L. B., Balslev H. London: Academic Press, 1989. P. 89–100.
- Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Annals of Botany. 2010. Vol. 105, N 2. P. 205–220.
- Edelin C. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia // Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet. 1990. Vol. 105. P. 1–222.
- Flora of China. Vol. 17: Verbenaceae through Solanaceae. 1994. 378 p.
- Gambino S., Ratto F., Bartoli A. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae) // Boletín de Sociedad Argentina de Botánica. 2016. Vol. 51, N 4. P. 657–663.
- Götmark F., Götmark E., Jensen A. M. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values-

- fa common growth form. // *Frontiers Plant Sci.* 2016. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01095>
- Halle' F., Oldeman R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris: Masson, 1970. 192 p.
- Millan M., Rowe N. P., Edelin C. Deciphering the growth form variation of the Mediterranean chamaephyte *Thymus vulgaris* L. using architectural traits and their relations with different habitats // *Flora.* 2019. Vol. 251. P. 1–10.
- Navarro T., Pascual V., Cabezudo B., Alados C. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain // *Candollea.* 2009. Vol. 64. P. 69–84.
- Notov A., Kusnetzova T. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // *Wulfenia.* 2004. Vol. 11. P. 85–130.
- Sabatier S. Br., Barthélémy D. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) // *Annals of Botany.* 1999. Vol. 84, N 2. P. 387–392.
- Tumidajowicz D. Architecture of the growth and development of the two alpine rhododendron species *Rhododendron hirsutum* and *Rhododendron ferrugineum* as a basis for the verification of the assessed relative and absolute age of aboveground shoots // *Oecologia Montana.* 2005. Vol. 14. P. 1–10.

The architecture of the dwarf shrub *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia

E. B. TALOVSKAYA¹, V. A. CHERYOMUSHKINA¹, I. N. BARSUKOVA²

¹Central Siberian Botanical Garden of SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: kolegova_e@mail.ru

²Katanov Khakass State University
655017, Abakan, Lenin str., 90

The structure of *Thymus petraeus* individuals was studied using the architectural approach. It is established that in the South of Siberia the species occurs in similar habitats: in the present, meadow, sandy steppes and their petrophytic variants on the slopes and low rocky peaks of hills. Classification I. G. Serebryakov [1964], *T. petraeus* – vegetatively-semimobile dwarf shrub with persistent throughout the life system of the main root and with rooting runners. In the structure of individuals *T. petraeus* identified 3 architectural units that differ in the position of the compound skeletal axis in space (orthotropic-plagiotropic, plagiotropic, orthotropic). Each architectural unit consists of the main compound skeletal axis, the compound skeletal axes of 1st order, formation shoots, branching and enrichment shoots. It is shown that the structure of individuals can be formed by repeating only two architectural units. It is established that in the present steppes and their petrophytic variants the structure of individuals is built at the expense of repetition of orthotropic-plagiotropic and plagiotropic architectural unit; in sandy steppes – at the expense of repetition of plagiotropic and orthotropic architectural unit. The features of *T. petraeus* development in specific ecological and cenotic conditions are shown. In this regard, characterized by: 1) morphological polyvariance, which is based on changes in the structure of shoots (shortened, elongated) and the composition of architectural units (no compound skeletal axes of the 1st order or enrichment shoots); 2) dimensional polyvariance, manifested in the change in the length and number of compound skeletal axes; 3) dynamic polyvariance, associated with fluctuations in the duration of monopodial growth of shoots formation (from 2 to 5 years) and the architectural unit as a whole (from 6 to 20 years). The revealed modifications of architecture do not lead to a change in the life form of the dwarf shrub, but reflect the mechanisms of its adaptation.

Key words: adaptation, ecotope, architectural unit, *Thymus petraeus*, Southern Siberia.