

Сообщения

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *THYMUS* (LAMIACEAE):
АРХИТЕКТУРНЫЙ ПОДХОД**© 2019 г. В. А. Черемушкина¹, Е. Б. Таловская^{1,*}¹ Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН
630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотогорная, 101

*e-mail: kolegova_e@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2018 г.

После доработки 09.02.2019 г.

Принята к публикации 12.02.2019 г.

С применением архитектурного подхода изучена структура особей модельных видов *Thymus extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipedunculatus* и *T. pavlovii*, характеризующихся разными жизненными формами. В структуре побеговой системы видов рода *Thymus* выделено 4 архитектурные единицы, которые различаются направлением роста и способом нарастания (ортотропная моно-базисимподиальная, ортотропная моно-акросимподиальная, восходящая моно-базисимподиальная, плагиотропная моно-акросимподиальная). Каждая архитектурная единица состоит из главной (или материнской n -го порядка) составной скелетной оси, составных скелетных осей 1-го ($n + 1$) порядка, одиночных побегов формирования 1-го порядка, побегов ветвления и обогащения. Показано, что архитектура особей складывается за счет повторения одной и той же архитектурной единицы или за счет повторения двух архитектурных единиц. Установлено, что в конкретных условиях обитания особенности архитектурных единиц, их комбинация и способ сочленения определяют жизненную форму тимьянов. В работе описано 4 жизненные формы, три из которых впервые приводятся в дополнение к классификации жизненных форм древесных и полудревесных растений И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964).

Ключевые слова: архитектурная единица, кустарничек, полукустарничек, *Thymus*, составная скелетная ось

DOI: 10.1134/S0006813619030025

Изучение структуры растений разных жизненных форм в настоящее время основывается на анализе 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; Barthelemy, Caraglio, 2007). Она характеризуется определенным набором признаков: направление роста, расположение репродуктивных структур, особенности нарастания, положение почек возобновления, число и длина метамеров, элементарных побегов и т.д. Признаки архитектурной единицы у каждого вида растения стабильны и в зависимости от условий произрастания меняются только количественно (Caraglio, Edelin, 1990). В настоящее время выделены архитектурные единицы у деревьев, кустарников (Caraglio, Edelin, 1990; Sabatier, Barthélémy, 1999; Charles-Dominique et al., 2009; Antonova, Gnilovskaya, 2013; Kostina, 2015; Nedoseko, Viktorov, 2016; Gambino et al., 2016; и др.) и частично у трав (Notov, Kuznetzova, 2004; Tumidajowicz, 2005; Bartušková, Klimešová, 2010; Astashenkov, Cheryomushkina, 2016; Cheryomushkina, Guseva, 2017; и др.). Кустарнички и полукустарнички с позиции архитектурного подхода

изучены слабо (Navarro et al., 2009, Götmark et al., 2016). Интерес в этом плане представляют виды рода *Thymus*. В качестве модельных видов выбраны *T. extremus* Klok., *T. indigirkensis* Karav., *T. brevipetiolatus* Čár и *T. pavlovii* Serg., произрастающие в разных эколого-ценотических условиях Республики Саха (Якутия). Ранее у этих видов нами были описаны особенности развития и изучена онтогенетическая структура ценопопуляций (Talovskaya, 2018; Talovskaya et al., 2018). Цель работы – изучение архитектуры особей видов рода *Thymus* для выявления специфических черт жизненных форм и их положения в общей классификации жизненных форм древесных и полудревесных растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучены модельные виды *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus* и *T. pavlovii*. Ранее нами установлено, что у видов формируются две жизненные формы (кустарничек и полукустарничек) и три типа биоморф (моноцентрический, неявно- и явнополицентрический) (Talovskaya et al., 2018). Определение жизненных форм видов проведено с использованием эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964). Тип биоморфы модельных видов установлен в соответствии с фитоценотической классификацией О.В. Смирновой (Smirnova, 1987), построенной на особенностях пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней растения.

T. extremus – моноцентрический полукустарничек. Собран в окрестностях г. Якутска в разнотравно-типчаковом степном сообществе (*Festuca lenensis* Drobow, *Artemisia pubescens* Ledeb., *Veronica incana* L., *Carex duriuscula* С.А. Мей., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.), расположенном на пологом склоне юго-восточной экспозиции коренного берега р. Лены. Почва лугово-черноземная.

T. indigirkensis – неявнополицентрический полукустарничек. Собран в окрестностях пос. Сангар (Кобяйский р-н), в закустаренном *Spiraea dahurica* (Rupr.) Maxim. и *Rosa acicularis* Lindl. разнотравно-злаковом степном сообществе (*Agropyron villosum* (L.) Link, *Festuca lenensis*, *Carex pediformis* С.А. Мей., *Dracocephalum palmatum* Steph. ex Willd., *T. indigirkensis*) на склоне южной экспозиции коренного берега р. Лены. *T. indigirkensis* произрастал на мелкоземистой почве, покрытой щебнем.

T. pavlovii – явнополицентрический полукустарничек. Собран в Томпонском р-не, на склоне южной экспозиции хребта Сете-Дабаш, правого борта долины ручья Тый-Сынога. Склон представляет собой скально-осыпные обнажения, покрытые травяной растительностью (*Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub, *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvelev, *T. pavlovii*, *Dracocephalum stellerianum* F. Hiltebr., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.); окружен смешанным лесом с участием *Betula lanata* (Regel) V.N. Vassil., *Salix phylicifolia* L., *Spiraea dahurica*, *Dryas grandis* Juz.

T. brevipetiolatus – неявнополицентрический кустарничек. Собран в окр. с. Смородичный (Кобяйский р-н) в прострело-типчаково-пырейной степи (*Festuca lenensis*, *Elymus turuchanensis* (Reverd.) Czerep., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Veronica incana*) на склоне южной экспозиции. Почва – суглинок с небольшим количеством щебня.

На основе классификации М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (Mazurenko, Khokhryakov, 1977) при характеристике побеговой системы выделены разные типы побегов: обогащения, ветвления и формирования, а также составная скелетная ось. Составная скелетная ось – это совокупность многолетних побегов формирования, образующихся в результате моноподиально-симподиального нарастания. В зависимости от происхождения, выделены главная составная скелетная ось, которая сформировалась на основе первичного побега и имеет связь с главным корнем, и материнская составная скелетная ось – это любая ось *n*-го порядка. На главной и материнской со-

ставной скелетной оси развиваются оси 1-го (или $n + 1$), 2-го (или $n + 2$) и т.д. порядков. В работе использованы термины: розеточный, безрозеточный, полурозеточный побег (Serebryakov, 1959); верхнерозеточный побег (Nukhimovskii, 1997); среднерозеточный побег (Bobrov, 2009), розеточно-верхнерозеточный (Kolegova, Cheryomushkina, 2012).

Выделение архитектурных единиц проведено согласно представлениям D. Vauthélemy, Y. Caraglio (2007). Архитектурная единица тимьянов состоит из главной (или материнской n -го порядка) составной скелетной оси, составной скелетной оси 1-го (или $n + 1$) порядка, одиночных побегов формирования 1-го порядка, побегов ветвления и обогащения.

Для сравнительного анализа у каждого вида было взято по 25 образцов разных архитектурных единиц. Учитывали число и длину побегов формирования в структуре составной скелетной оси; число боковых побегов и осей 1-го (или $n + 1$) порядка на главной (или материнской n -го порядка) составной скелетной оси. Проведена статистическая обработка данных: рассчитано среднее арифметическое и его ошибка, минимальное и максимальное значение признаков. Использованы компьютерные программы Excel, Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ взрослых особей *T. extremus*, *T. indigirkensis*, *T. brevipetiolatus* и *T. pavlovii* показал, что их структура складывалась в ходе развития из разнообразных архитектурных единиц. Выделено 4 архитектурные единицы, различающиеся по способу нарастания составной скелетной оси и положению в пространстве.

Архитектурная единица I

Архитектурная единица I выделена в структуре особей *T. extremus* и *T. indigirkensis*. Ее основой являются ортотропные моноподиально-базисимподиально нарастающие главная или материнская составная скелетная ось n -го порядка (рис. 1). Составная скелетная ось построена 4 побегами формирования, разнообразными по структуре, при этом моноподиальное нарастание каждого побега до трех лет. Также в состав архитектурной единицы I входят составные скелетные оси 1-го (или $n + 1$) порядка, побеги ветвления и обогащения. Сравнительный анализ показал, что большая часть боковых побегов развивается на двух последних побегах формирования составной скелетной оси (рис. 2). В основном это побеги ветвления, которые впоследствии отмирают вместе с частью побега формирования. Также на годичном приросте составной скелетной оси развиваются вегетативные или генеративные побеги обогащения. Составные скелетные оси 1-го порядка по структуре соответствуют материнской оси и сконцентрированы в основном в ее базальной части (первый по порядку побег формирования).

Развитие архитектурной единицы I у *T. extremus* и *T. indigirkensis* сходно. Архитектурная единица может строиться на основе главной или материнской n -го порядка составной скелетной оси. Так, большая часть первичного побега, состоящего из двух (*T. extremus*)—трех (*T. indigirkensis*) годичных приростов, в зимний период отмирает, сохраняется лишь 2–3 базальных междоузлия или первый годичный прирост. Замещающий побег формирования развивается из верхней почки перезимовавшего участка и по типу развития повторяет предыдущий. Формируется моноподиально-базисимподиально нарастающая главная составная скелетная ось. В базальной части главной составной скелетной оси развиваются составные скелетные оси 1-го порядка, которые в дальнейшем станут материнскими осями n -го порядка. В средней части главной составной скелетной оси разветвляются вегетативные побеги ветвления, а в апикальной — вегетативные побеги обогащения, отмирающие вместе с частью замещающего

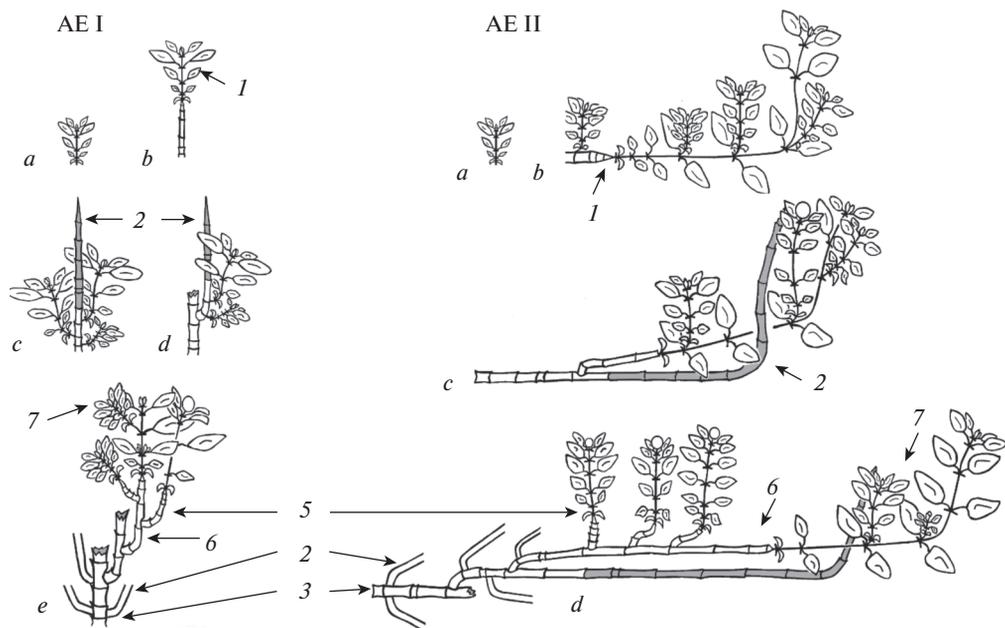


Рис. 1. Развитие архитектурных единиц (АЕ) I и II (a–e – этапы развития архитектурной единицы, 1 – побег формирования, 2 – отмершая часть побега формирования, 3 – главная составная скелетная ось (или составная скелетная ось n -го порядка), 4 – составная скелетная ось 1-го (или $n + 1$) порядка, 5 – побег ветвления, 6 – побег формирования в структуре составной скелетной оси, 7 – побег обогащения).

Fig. 1. Development of architectural units (AE) I and II (a–e – stages of development of architectural unit, 1 – formation shoot, 2 – dead part of the formation shoot, 3 – the main compound skeletal axis (or compound skeletal axis of n -order), 4 – compound skeletal axis of the 1st (or of $n + 1$) order, 5 – branching shoot, 6 – formation shoot in compound skeletal axis structure, 7 – enrichment shoot).

побега формирования. На 5 год развития у *T. extremus* и на 7 год у *T. indigirkensis* в структуре главной составной скелетной оси развиваются боковые генеративные побеги ветвления. Нарастание главной составной скелетной оси продолжается до 12 лет, с последующим отмиранием в течение 2–3 лет, исключая базальный участок, который сохраняется в течение жизни особи.

Развитие архитектурной единицы I на основе материнской составной скелетной оси n -го порядка происходит аналогично. Отличие заключается в том, что материнская составная скелетная ось построена вегетативными и генеративными побегами формирования. Ее отмирание происходит быстрее.

Архитектурная единица II

Архитектурная единица II описана у *T. extremus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii*. Ее структура, в целом, соответствует структуре архитектурной единицы I. Она также состоит из главной (или материнской n -го порядка) составной скелетной оси, составной скелетной оси 1-го (или $n + 1$) порядка и побегов, различных по функциональной значимости. Главная (или материнская n -го порядка) составная скелетная ось отличается восходящим положением (рис. 1). У каждого вида она может быть построена разным числом побегов формирования: 2–3 у *T. indigirkensis*, 3–4 у *T. extremus*, 2–5 у *T. pavlovii*. Побеги формирования моноподиально нарастают два–пять лет. Как показал стати-

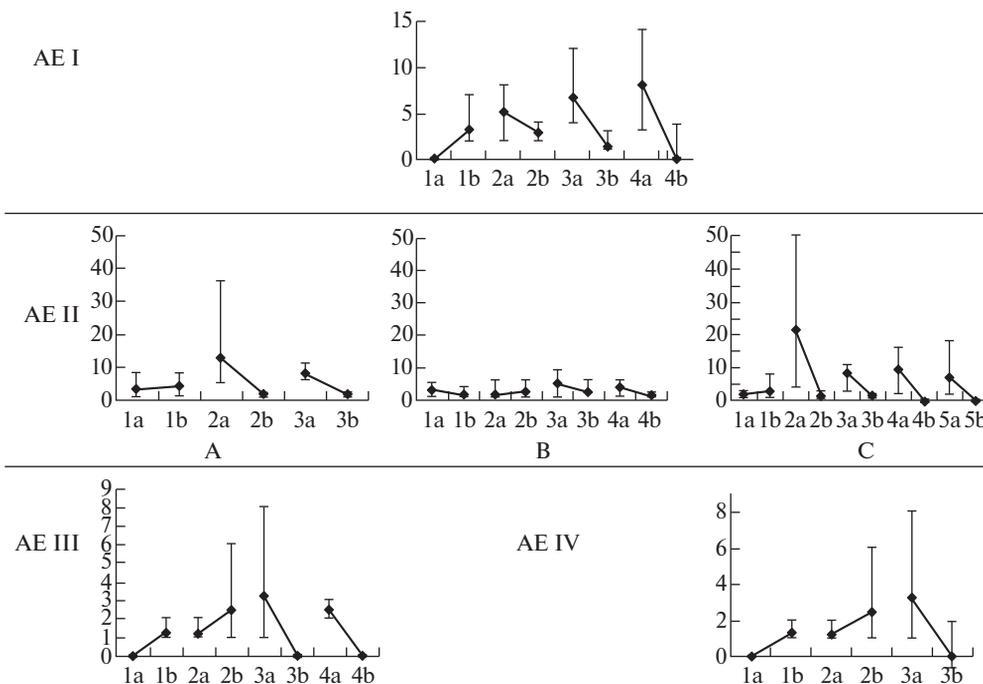


Рис. 2. Число боковых побегов (одиночные побеги формирования n -го порядка, побеги ветвления и обогащения) (а) и составная скелетная ось $n + 1$ порядка (б) на каждом побеге формирования составной скелетной оси (ось X – порядковый номер побега формирования в структуре составной скелетной оси; ось Y – число побегов; для каждого побега формирования представлен диапазон (min, max) числа боковых побегов и осей, а также среднее значение (◆); А, В, С – варианты числа побегов формирования в составной скелетной оси АЕ II).

Fig. 2. Number of side shoots (single formation shoots of n -order, branching shoot, enrichment shoot) (a) and compound skeletal axis of $n + 1$ order (b) on each formation shoot of the compound skeletal axis (X-axis – serial number of a formation shoot in the compound skeletal axis structure; Y-axis – number of shoots: for each formation shoot there is a range (min, max) of the number of side shoots and axes, as well and an average value (◆); А, В, С – variants of formation shoot number in the compound skeletal axis of АЕ II).

стический анализ, определенной приуроченности боковых побегов к какой-либо части составной скелетной оси нет. Независимо от того, сколькими побегами формирования построена ось, боковые побеги развиваются на всем ее протяжении (рис. 2 А, В, С). В целом, их дифференциация соответствует боковым побегам архитектурной единицы I. В зависимости от длительности нарастания составной скелетной оси, составные скелетные оси 1-го порядка могут развиваться в ее базальной и средней частях.

Развитие архитектурной единицы II так же, как и развитие архитектурной единицы I, происходит на основе главной составной скелетной оси или на основе материнской составной скелетной оси n -го порядка. Первый способ выявлен у *T. extremus* и *T. pavlovii*. Первичный побег полегает, его моноподиальное нарастание продолжается 3–5 лет. Одновременно с ростом первичного побега развиваются и боковые побеги, большая часть из которых станет основой для формирования составной скелетной оси 1-го порядка. Смена моноподиального нарастания на базисимподиальное происходит одновременно у первичного и боковых побегов. В дальнейшем, каждый новый побег замещения в структуре главной составной скелетной оси или оси 1-го порядка будет

повторять развитие предыдущего. Боковые генеративные побеги в структуре осей появляются на 4–5 год. Нарастание главной составной скелетной оси у *T. extremus* – 12 лет, у *T. pavlovii* – до 25. В дальнейшем ось постепенно отмирает от апикальной к базальной части.

Второй способ развития архитектурной единицы II отмечен у *T. extremus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii*. Материнская составная скелетная ось n -го порядка развивается на основе восходящих побегов формирования n -го порядка ветвления. При этом у *T. extremus* и *T. indigirkensis* побеги формирования вегетативные или генеративные, у *T. pavlovii* – только вегетативные. Дальнейшее развитие архитектурной единицы II на основе материнской составной скелетной оси n -го порядка, в целом, соответствует развитию архитектурной единицы на основе главной составной скелетной оси.

Архитектурная единица III

Архитектурная единица III выделена в структуре *T. brevipetiolatus*. Ее основа – это главная (или материнская n -го порядка) ортотропная моноподиально-акросимподиально нарастающая составная скелетная ось, состоящая из 3–4 побегов формирования, моноподиальное нарастание каждого до пяти лет. Также в состав архитектурной единицы III входит составная скелетная ось 1-го (или $n + 1$) порядка, одиночные побеги формирования 1 порядка и побеги ветвления (рис. 3). Одиночные побеги формирования 1 порядка отличаются от побегов формирования в структуре главной составной скелетной оси сокращением моноподиального нарастания до 3–4 (5) лет. Они развиваются из спящих почек в средней части оси (второй-третий по порядку побегов формирования). На первом по порядку побеге формирования главной (или материнской n -го порядка) составной скелетной оси одновременно с ее ростом развиваются составные скелетные оси 1-го (или $n + 1$) порядка, на последнем замещающем побеге формирования – развиваются побеги ветвления (рис. 2). Большинство осей и побегов переходят к цветению.

Особенность развития архитектурной единицы III: 1) первичный побег на пятый год переходит к цветению; 2) после плодоношения отмирает только соцветие, остальная часть первичного побега сохраняется и является основой для формирования моноподиально-акросимподиально нарастающей главной составной скелетной оси; 3) длительность нарастания главной составной скелетной оси до 20 лет; 4) отмирание главной составной скелетной оси происходит на протяжении 8–10 лет от апикальной части к базальной. Базальный участок оси сохраняется до отмирания всей особи; 5) развитие архитектурной единицы III на основе материнской составной скелетной оси n -го порядка происходит быстрее, в течение 9–16 лет.

Архитектурная единица IV

Архитектурная единица IV выделена в структуре *T. brevipetiolatus*. Отличие единицы заключается в том, что она строится на основе материнской плагиотропной моноподиально-акросимподиально нарастающей составной скелетной оси n -го порядка, состоящей из трех побегов формирования, моноподиальное нарастание каждого до десяти лет (рис. 3). Расположение боковых побегов и осей на составной скелетной оси, их структура сходны с архитектурной единицей III (рис. 2). При этом для большинства боковых побегов характерно ортотропное положение.

Особенности развития архитектурной единицы IV: 1) на 4 (5) год развития побега формирования n -го порядка он полегает и ветвится – его моноподиальное нарастание продолжается около 10 лет; 2) структура побегов формирования образована розеточными (редко верхнерозеточными) годичными побегами; 3) в конце своего развития побег формирования n -го порядка переходит к цветению и впоследствии становится основой для построения материнской плагиотропной моноподиально-акросимподи-

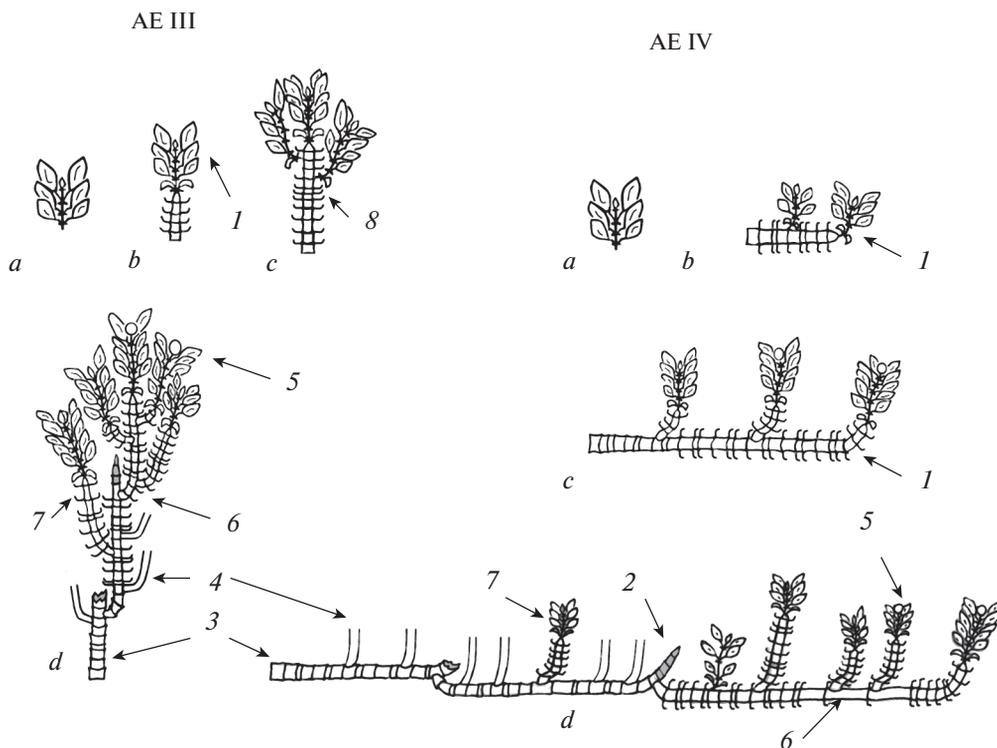


Рис. 3. Развитие архитектурных единиц III и IV (условные обозначения как на рис. 1; 7 – одиночный побег формирования, 8 – сухие листья).

Fig. 3. Development of architectural units III and IV (7 – single formation shoot, 8 – dry leaves; for the other symbols see Fig. 1).

ально нарастающей составной скелетной оси n -го порядка; 4) длительность нарастания оси может достигать 30 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение структуры модельных видов рода *Thymus* позволило выявить 4 варианта архитектурных единиц, которые отличаются по положению в пространстве и способу нарастания составных скелетных осей. По нашим данным подобные архитектурные единицы также встречаются в структуре *Thymus marschallianus* Willd. (Kolegova, 2013), *T. altaicus* Klok. et Schost., *T. jensseensis* Pjin, *T. minussinensis* Serg. (Kolegova, Cheryomushkina, 2012), *T. baicalensis* Serg. (Talovskaia (Kolegova), 2015) и *T. roseus* Schipcz. (Talovskaya et al., 2017). Нами установлено, что структура особей может быть образована как за счет повторения одной и той же архитектурной единицы, так и за счет повторения двух архитектурных единиц. У модельных видов тимьянов выделено 5 комбинаций архитектурных единиц и 3 способа их сочленения (рис. 4).

Однообразие архитектурных единиц и способа сочленения в структуре особей характерно для *T. extremus* и *T. pavlovii*. Структура первого складывается за счет архитектурной единицы I, на основе которой развиваются аналогичные архитектурные единицы следующих порядков (рис. 4, 1a). Такой способ построения приводит к форми-

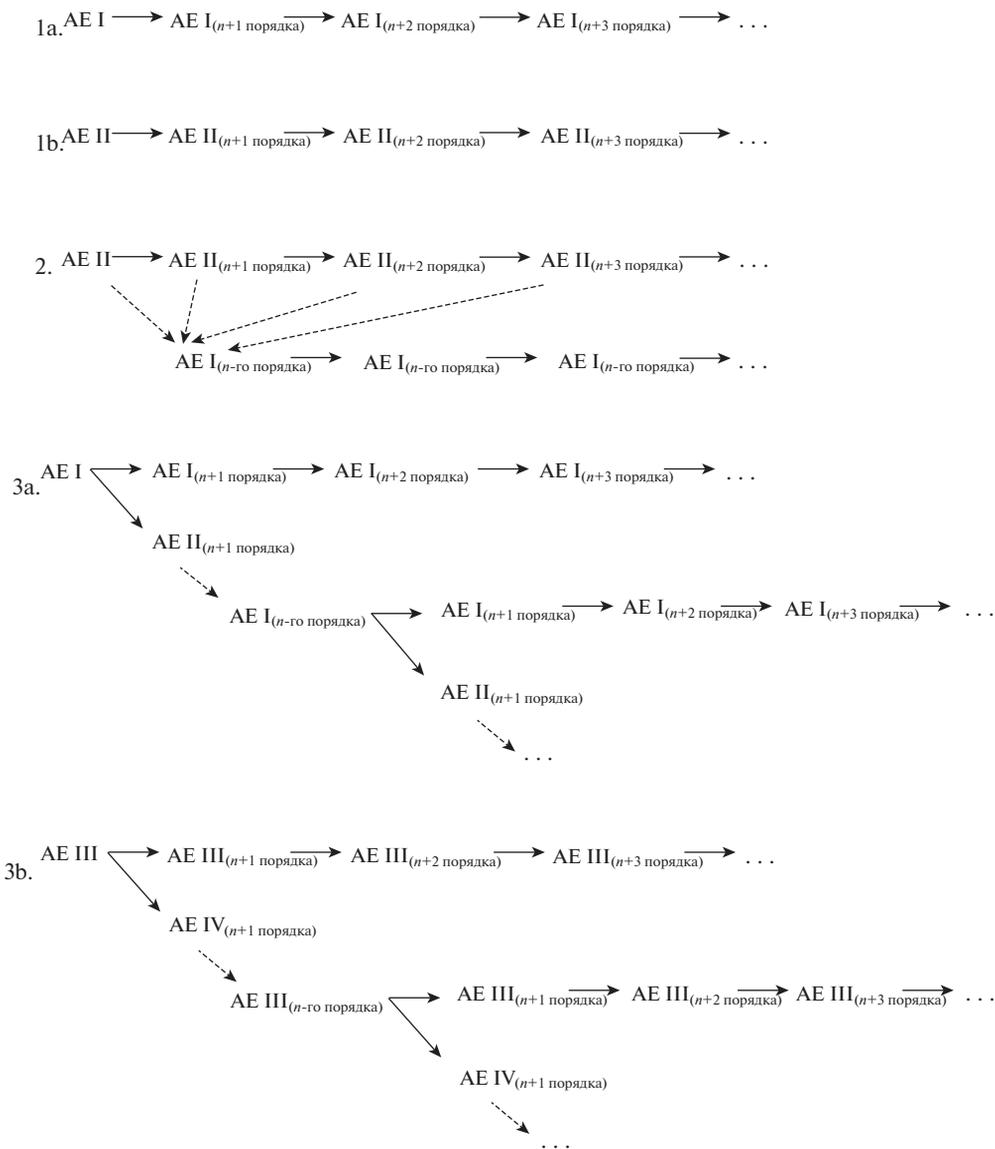


Рис. 4. Типы сочленения архитектурных единиц в структуре особей видов рода *Thymus*.

Fig. 4. Types of joining architectural units in individual structures of *Thymus* species.

рованию плотного куста. Иногда структура особей *T. extremus* может быть построена двумя вариантами – архитектурной единицей I и II. При этом архитектурная единица II является главной, а архитектурная единица I формируется на ее основе (рис. 4, 2). Это способствует формированию рыхлого куста. Структура особей *T. pavlovii* сложена архитектурными единицами II, сочлененными подобно архитектурным единицам I (рис. 4, 1b), что способствует формированию систем парциальных кустов и побегов.

Структура *T. indigirkensis* и *T. brevipetiolatus* устроена иначе: в построении особи принимают участие два варианта архитектурных единиц; способ их сочленения сложнее.

Главной архитектурной единицей, как у *T. indigirkensis*, так и у *T. brevipetiolatus* является ортотропная единица I и III соответственно. На основе главной архитектурной единицы развиваются единицы двух вариантов: идентичные ортотропным архитектурные единицы n -го порядка и восходящие архитектурные единицы II у *T. indigirkensis* или плагиотропные архитектурные единицы IV у *T. brevipetiolatus*. Восходящая и плагиотропная архитектурные единицы являются основой для повторения соответствующей предыдущей структуры (рис. 4, За,b). Такой способ сложения архитектуры приводит к образованию куртины.

Анализ структуры особей модельных видов тимьянов в конкретных условиях обитания, показал, что особенности архитектурных единиц, их комбинация и способ сочленения определяют жизненную форму. Полученные результаты позволяют нам дополнить классификацию жизненных форм кустарничков и полукустарничков И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964).

Так, в классе розеточных кустарничков выделен подкласс вегетативно-подвижные, ползучие; группа с ортотропными и плагиотропными надземными побегами; подгруппа полунеподвижные кустарнички. Среди изученных видов сюда относится *T. brevipetiolatus* – кустарничек с многолетними розеточными ортотропными и укореняющимися плагиотропными побегами и сохраняющейся в течение всей жизни особи системой главного корня.

Анализ литературы и собственных данных по розеточным кустарничкам показал, что к подгруппе полунеподвижных розеточных кустарничков, вероятно, следует отнести и *Dracophyllum menziesii* Hook. (Serebryakov, 1962), первичный корень, у которого сохраняется на протяжении всей жизни особи, а побеги ползут по поверхности субстрата. Кроме этого, в класс следует добавить еще один подкласс – вегетативно-неподвижные, прямостоячие; группу аэроксильные кустарнички. Представителем этой группы является *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk., произрастающий в условиях Южного Таджикистана на склонах карстовых скал горы Ходжа-Мумин (Cheryomushkina et al., 2012). Взрослая особь представляет собой прямостоячий первичный куст с симподиально нарастающими скелетными осями. Главный корень сохраняется в течение всей жизни особи.

У *T. extremus*, *T. indigirkensis* и *T. pavlovii* в условиях Якутии формируется жизненная форма полукустарничка. Куст взрослых особей *T. extremus*, произрастающих при высоком задернении, образован за счет многократного повторения ортотропной архитектурной единицы I. Жизненная форма вида, по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964), соответствует прямостоячему полукустарничку. На свободных участках, где микрорельеф имеет ступенчатые понижения, в результате микросолифлюксии, структура особей образована сочетанием ортотропных и укореняющихся восходящих архитектурных единиц (I и II соответственно). Способ сочленения единиц, при котором восходящая архитектурная единица является основой для формирования ортотропных архитектурных единиц, не приводит к смене жизненной формы, куст взрослых особей становится лишь более рыхлым. Такая же рыхлая структура куста описана у прямостоячего полукустарничка *Scutellaria supina*, произрастающего в петрофитных вариантах настоящих и луговых степей (Cheryomushkina, Guseva, 2015).

Данные, полученные при изучении жизненных форм *T. indigirkensis* и *T. pavlovii*, позволяют дополнить классификацию полудревесных растений, включив их в подкласс стелющиеся полукустарнички с удлинненными несуккулентными побегами.

Жизненная форма *T. indigirkensis* развивается в условиях горного склона. Куст взрослой особи так же, как и у полунеподвижного розеточного кустарничка *T. brevipetiolatus*, построен за счет многократного повторения двух архитектурных единиц I и II. Такая структура и особенности ее построения приводят к формированию новой жизненной формы среди полудревесных форм растений – стелющегося полунеподвижного полукустарничка с ортотропными и плагиотропными надземными побегами. Еще одной

новой жизненной формой является форма ползучего полукустарничка, которая описана нами у *T. pavlovii*, произрастающего среди мха в расщелинах скальных обнажений. Структура особей устроена проще, за счет повторения восходящей архитектурной единицы (II). Составные скелетные оси, на основе которых строятся архитектурные единицы, интенсивно укореняются на всем протяжении. Вместе с этим, у особей *T. pavlovii* в зрелом генеративном состоянии происходит отмирание главного корня, что сближает его с настоящими ползучими растениями, а наличие ортотропных слабоветвленных генеративных побегов – подтверждает его соответствие подгруппе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование архитектурного подхода при изучении жизненных форм модельных видов тимьянов позволило детально охарактеризовать их структуру. Выделено 4 архитектурные единицы, отличающиеся по способу нарастания составных скелетных осей и положению в пространстве. Показано, что архитектоника особей может быть образована как за счет повторения одной и той же архитектурной единицы, так и за счет повторения двух архитектурных единиц. Выделено 5 комбинаций архитектурных единиц и 3 способа их сочленения.

Установлено, что в конкретных условиях обитания особенности архитектурных единиц, их комбинация и способ сочленения определяют жизненную форму тимьянов. У *T. indigirkensis* и *T. brevipetiolatus*, произрастающих в сходных условиях – на горном склоне, структура особей складывается за счет повторения ортотропной и восходящей (или плагиотропной) архитектурной единицы. *T. indigirkensis* и *T. brevipetiolatus* представляют собой полунеподвижный полукустарничек и полунеподвижный розеточный кустарничек соответственно.

Также новая жизненная форма описана для *T. pavlovii*, произрастающего среди мха в расщелинах скальных обнажений. Структура особей устроена за счет повторения восходящей архитектурной единицы. Особенности архитектуры и развития особей позволяют охарактеризовать жизненную форму вида как ползучий полукустарничек. У *T. extremus*, произрастающего в условиях высокого задернения, структура особей построена за счет многократного повторения ортотропной архитектурной единицы, что приводит к формированию жизненной формы прямостоячего полукустарничка.

Из 4 описанных жизненных форм три впервые приводятся нами в дополнение к классификации жизненных форм древесных (кустарничков) и полудревесных растений И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-04-00621 и в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610053-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Antonova, Gnilovskaya] Антонова И.С., Гниловская А.А. 2013. Побеговые системы *Acer negundo* (Aceraceae) в разных возрастных состояниях. – Бот. журн. 98 (1): 53–68.

[Astashenkov, Cheryomushkina] Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2016. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) – Растительный мир Азиатской России. 4 (24): 22–29. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(22-29)

[Bobrov] Бобров Ю.А. 2009. Грушанковые России. Киров. 130 с.

Barthélémy D., Edelin C., Halle F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. – In: Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. London. P. 89–100.

Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Annals of botany*. 99 (3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). — *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres botaniques*. 137 (4-5): 279–291. <https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>

Bartušková A., Klimešová J. 2010. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: does the origin of buds matter? — *Botany*. 88 (7): 630–638. <https://doi.org/10.1139/B10-044>

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. — *Annals of Botany*. 105 (2): 205–220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>

[Cheryomushkina et al.] Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Бобоев М.Т. 2012. Морфогенез и состояние ценопопуляций *Limonium chodshatumynense* Lincz. et Czuk. в Южном Таджикистане. — *Известия АН РТ. Отделение биологических и медицинских наук*. 1: 7–12.

Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life form of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 756–769. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050054>

[Cheryomushkina, Guseva] Черёмушкина В.А., Гусева А.А. 2017. Морфогенез *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций. — *Растительные ресурсы*. 53 (3): 380–393.

Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). — *Boletín de Sociedad Argentina de Botánica*. 51(4): 657–663.

Götmark F., Götmark E., Jensen A.M. 2016. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. — *Front. Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01095>

[Kolegova, Cheryomushkina] Колегова Е. Б., Черемушкина В.А. 2012. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии. — *Бот. журн.* 97 (2): 173–183.

[Kolegova] Колегова Е.Б. 2013. Структурные единицы побеговой системы *Thymus marschallianus* Willd. (Lamiaceae). — В сб.: *Modern Phytomorphology 2nd International Scientific Conference on Plant Morphology*. Vol. 4. Lviv. P. 125–126.

Kostina M.V., Varabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 584–597. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>

[Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. 158 с.

Navarro T., Pascual V., Cabezudo B., Alados C. 2009. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain. — *Candollea*. 64: 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009>

[Nedoseko, Viktorov] Недосеко О.И., Викторов В.П. 2016. Архитектурные модели *Salix traindra* L. и *Salix fragilis* L. — *Социально-экологические технологии*. 2: 39–50.

Notov A., Kusnetzova T. 2004. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae. — *Wulfenia*. 11: 85–130.

[Nukhimovskii] Нухимовский Е.Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М. 630 с.

Sabatier S. Br., Barthélémy D. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). — *Annals of botany*. 84 (2): 387–392. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0939>

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. — *Ученые записки МГПИ им. В.П. Потёмкина. Вопросы биологии растений*. 100 (5): 3–38.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — *Полевая геоботаника*. 3: 146–208.

[Smirnova] Смирнова О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 205 с.

Talovskaya (Kolegova) E.B. 2015. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 6: 736–749. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050133>

Talovskaya E.B. 2018. Ontogenetic structure of *Thymus* L. (Lamiaceae) coenopopulations in Yakutia. — In: *BIO Web of Conferences “Prospects of Development and Challenges of Modern Botany*. Vol. 11. Novosibirsk. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100039>

[Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черёмушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А. 2017. Морфологическая адаптация *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — *Бот. журн.* 102(9): 1232–1248.

Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morphological Adaptation of Species of the Genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia. — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 607–613.

Tumidajowicz D. 2005. 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*. 14: 1–10.

LIFE FORMS OF SOME *THYMUS* (LAMIACEAE) SPECIES: AN ARCHITECTURAL APPROACH

V. A. Cheryomushkina^a and E. B. Talovskaya^{a, #}

^a Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: kolegova_e@mail.ru

The structure of individuals of model species of different life forms, namely *Thymus extremus*, *T. indigirkensis*, *T. pavlovii* and *T. brevipetiolatus*, was studied with the use of an architectural approach. In the shoot system structure of the *Thymus* species, 4 architectural units differing in growth direction and accretion mode (orthotropic mono-basisympodial, orthotropic mono-acrosympodial, ascending mono-basisympodial, and plagiorthotropic mono-acrosympodial) are distinguished. Each architectural unit consists of the main (or maternal of n -order) compound skeletal axis, compound skeletal axes of the 1st (or $n + 1$) order, single formation shoots of the 1st order, branching and enrichment shoots. Individual architectonics is formed due to repetition of the same architectural unit or repetition of two architectural units. Five combinations of architectural units and 3 ways of their joining are identified. It is established that in particular habitat conditions a pattern of architectural units, their combination and a mode of joining determine a thyme life form. In *T. indigirkensis* and *T. brevipetiolatus* growing in similar conditions, namely on mountain slopes, the individual structure is formed due to repetition of orthotropic and ascending (or plagiorthotropic) architectural units. *T. indigirkensis* and *T. brevipetiolatus* represent semiimmobile dwarf subshrub and semiimmobile rosette dwarf shrub, respectively. The structure of *T. pavlovii* individuals growing in moss in rock crevices is formed due to repetition of ascending architectural unit. The species life form is a creeping dwarf subshrub. In *T. extremus* growing in the conditions of high sod formation, the individual structure is built due to multiple repetition of orthotropic mono-basisympodial architectural unit, which leads to formation of the erect dwarf subshrub life form. Three out of four described life forms have been given for the first time in addition to I. G. Serebryakov's (1964) classification of life forms of woody and semi-arborescent plants (1964).

Keywords: architectural unit, dwarf shrub, dwarf subshrub, compound skeletal axis, *Thymus*

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project no. 18-04-00621, and made within the framework of the state task of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, no. AAAA-A17-117012610053-9.

REFERENCES

- Antonova I.S., Gnilovskaya A.A. 2013. Sprout *Acer negundo* L. system (Aceraceae) in different age conditions. — *Botanicheskii Zhurnal*. 98 (1): 53–68. (In Russ.).
- Astashenkov A., Cheryomushkina V. 2016. Architectural model of *Nepeta mariae* (Lamiaceae). — *Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii*. 4 (24): 22–29. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(22-29) (In Russ.).
- Bobrov Yu.A. 2009. *Grushankovye Rossii* [Pyrolaceae of Russia]. Kirov. 130 p. (In Russ.).
- Barthélémy D., Edelin C., Halle F. (1989). Architectural concepts for tropical trees. — In: *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. London. P. 89–100.

Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Annals of botany*. 99 (3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). — *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres botaniques*. 137 (4–5): 279–291. <https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>

Bartušková A., Klimešová J. 2010. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: does the origin of buds matter? — *Botany*. 88 (7): 630–638. <https://doi.org/10.1139/B10-044>

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. — *Annals of Botany*. 105 (2): 205–220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>

Cheryomushkina V.A., Astashenkov A. Yu., Boboev M.T. 2012. Morphogenesis and current status of *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk. coenopopulation in Southern Tajikistan. — *Izvestiya AN RT. Otdelenie biologicheskikh i meditsinskikh nauk*. 1: 7–12 (In Russ.).

Cheryomushkina V., Guseva A. 2017. Morphogenesis of *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) and ontogenetic structure of its coenopopulations. *Rastitelnye Resursy*. 53 (3): 380–393 (In Russ.).

Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life form of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 756–769. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050054>

Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). — *Boletín de Sociedad Argentina de Botánica*. 51 (4): 657–663.

Getmanets I. 2015. Morphoadaptive determination of structural diversity of biormorphs of *Salix* L. species in Southern Urals. — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 574–583. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050078>

Götmark F., Götmark E., Jensen A.M. 2016. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. — *Front. Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01095>

Kolegova E.B. 2013. Structural units of shoot systems of *Thymus marschallianus* Willd. (Lamiaceae). In: *Modern Phytomorphology 2nd International Scientific Conference on Plant Morphology*. Vol. 4. Lviv. P. 125–126 (In Russ. and Eng.).

Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2012. Structure of shoot systems of *Thymus* (Lamiaceae) species in Khakasia. — *Botanicheskii Zhurnal*. 97 (2): 173–183 (In Russ.).

Kostina M.V. 2008. Hierarchic classification of structural units (modules) of temperate trees. — *Vestnik TvGY, seria "Biologiya i ekologiya"*. 9: 114–117 (In Russ.).

Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 8(5): 584–597. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>

Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 1977. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of dwarf scrubs]. Moscow. 160 p. (In Russ.).

Navarro T., Pascual V., Cabezudo B., Alados C. 2009. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain. — *Candollea*. 64: 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009>

Nedoseko O., Viktorov V. 2016. Architectural models *Salix triandra* L. and *S. fragilis* L. — *Sotsialno-ekologicheskie tehnologii*. 2: 39–50 (In Russ.).

Notov A., Kusnetzova T. 2004. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae. — *Wulfenia*. 11: 85–130.

Nukhimovskii E.L. 1997. *Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy*. T. 1. [Basic biomorphology of the seed plants. Vol. 1]. Moscow. 630 p. (In Russ.).

Sabatier S.Br., Barthélémy D. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrie're (Pinaceae). — *Annals of botany*. 84 (2): 387–392. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0939>

Serebryakov I.G. 1959. Types of development of shoots in herbal perennial plants and their formation factors. — *Uchenye Zapiski Moskovskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Instituta. Voprosy biologii rastenii*. 100(5): 3–38 (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* [Ecological morphology of the plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1964. *Zhiznennye formy vyshikh rastenii i ikh izuchenie* [Life forms of higher plants and their study]. — *Polevaya geobotanika*. 3: 146–208 (In Russ.).

Smirnova O.V. 1987. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* [The structure of the grass cover of deciduous forests]. Moscow. 205 p. (In Russ.).

Talovskaya (Kolegova) E.B. 2015. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 6: 736–749. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050133>

Talovskaya E.B. 2018. Ontogenetic structure of *Thymus* L. (Lamiaceae) coenopopulations in Yakutia. – In: BIO Web of Conferences “Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. Vol. 11. Novosibirsk. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100039>

Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A. 2017. Morphological adaptation of *Thymus roseus* (Lamiaceae) in the East Kazakhstan. – *Botanicheskii Zhurnal*. 102 (9): 1232–1248 (In Russ.).

Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morphological adaptation of species of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia. – *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 607–613.

Tumidajowicz D. 2005. 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*. 14:1–10.