

Архитектура азиатских видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae)

Architecture of *Thymus* L. (Lamiaceae) species of Asia

Таловская Е. Б.

Talovskaya E. B.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: kolegova_e@mail.ru
Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Реферат. Применение архитектурного подхода позволяет определить черты морфологической структуры растений и их изменение при моделировании сценариев воздействия окружающей среды на структуру растений. С применением архитектурного подхода проанализировано 56 видов из рода *Thymus*, распространённых в Сибири, Приморском крае и Средней Азии. Впервые в рамках этого подхода разработана оригинальная методика выделения в структуре кустарничков и полукустарничков архитектурной единицы. Архитектурная единица представляет собой разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось и имеющую в своем составе боковые симподиально нарастающие скелетные оси n+1 порядка, побеги формирования, побеги ветвления, побеги обогащения. Установлено, что архитектурная единица неизменна у всех изученных азиатских видов. Широкое распространение видов и освоение ими контрастных условий обитания обусловлено разнообразием симподиальных скелетных осей и побегов, входящих в состав архитектурной единицы. В зависимости от способа нарастания осей выделены архитектурные единицы с бази- и акросимподиально нарастающими осями. Они определяют формирование полукустарничковой и кустарничковой жизненных форм. По положению осей в пространстве выделены архитектурные единицы: ортотропная, плагиотропная и смешанного типа. Установлено, что структура взрослых особей тимьянов образована за счет многократного повторения одной и той же или разных по положению архитектурных единиц. Выявлено 3 варианта сочетания таких архитектурных единиц в структуре кустарничков и 4 – в структуре полукустарничков. Показано, что каждый из вариантов сочетания обуславливает тип биоморфы (моно-, неявно-, явнополицентрический) и зависит от условий экотопа. Выявленные модификации архитектурной единицы и варианты их сочетания определяют стратегию развития кустарничков и полукустарничков видов рода *Thymus* при освоении условий Азии.

Ключевые слова. Азия, архитектура, кустарничек, полукустарничек, симподиальная ось, *Thymus*.

Summary. The application of the architectural approach makes it possible to determine the features of the morphological structure of plants and their changes when modeling scenarios of environmental impact on the structure of plants. Using an architectural approach, 56 species from the genus *Thymus*, distributed in Siberia, Primorsky Region and Central Asia, were analyzed. For the first time, within the framework of this approach, an original method of distinguishing an architectural unit in the structure of dwarf shrubs and dwarf subshrubs has been developed. The architectural unit is a branched sympodial axis and has in its composition lateral sympodial axes of n+1 order, formation shoots, branching shoots, ephemeral shoots. It is established that the architectural unit is unchanged in all studied Asian species. The wide distribution of species and their development of contrasting habitat conditions is due to the variety of sympodial axes and shoots that are part of the architectural unit. Depending on the method of axis growth, architectural units with basally and acrosympodially increasing axes are distinguished. They determine the formation of dwarf shrub and dwarf subshrub. According to the direction of growth of the axes, architectural units are distinguished: orthotropic, plagiotropic and mixed type. It has been established that the structure of mature individuals of *Thymus* is formed due to the repeated repetition of the same or different architectural units. There are 3 variants of the combination of such architectural units in the structure of dwarf shrubs and 4 in the structure of dwarf subshrubs. It is shown that each of the combination variants determines the type of biomorph (monocentric, sparse polycentric, dense polycentric) and depends on the conditions of the ecotope. The revealed modifications of the architectural unit and their combinations determine the development strategy of dwarf shrubs and dwarf subshrubs of *Thymus* species in the development of Asian conditions.

Key words. Architecture, Asia, dwarf shrub, dwarf subshrub, sympodial axis, *Thymus*.

Введение. Изучение морфологической структуры растений и её изменений в зависимости от особенностей развития особей и условий окружающей среды – одно из перспективных направлений исследований в последние десятилетия. В рамках этого направления разработана методологическая основа для описания архитектурных моделей и архитектурных единиц у растений (Hallé, Oldeman, 1970; Barthélémy, Caraglio, 2007). На современном этапе такой подход раскрывает широкие перспективы для понимания морфологических механизмов адаптации видов разных жизненных форм к условиям произрастания, пространственного размещения растений, а так же моделирования сценариев воздействия окружающей среды на структуру растений (Caraglio et al., 2007; Charles-Dominique et al., 2012; Kostina et al., 2015; Гусева, Черемушкина, 2017; Talovskaya et al., 2020 и др.). Изучение с этих позиций архитектуры азиатских видов рода *Thymus* L. практически не проводилось (Millan et al., 2019; Cheryomushkina et al., 2019). Тимьяны широко распространены в растительном покрове Азии и нередко являются эдификаторами растительных сообществ (Касьянова, Азовский, 2009). Анализ их архитектуры позволит определить набор структурно-функциональных признаков, обеспечивающих произрастание кустарничков и полукустарничков в контрастных экотопах. Цель работы – выявление архитектурной единицы у особей рода *Thymus* и вариантов её модификации в зависимости от условий окружающей среды.

Материалы и методы. В работе проанализирована архитектура 56 видов *Thymus* из 215 местонахождений в Сибири, Приморском крае и Средней Азии. У большей части видов (32 вида) проведено наблюдение за развитием архитектуры особей в природных условиях (161 местонахождение), остальные виды проанализированы в гербарных коллекциях LE, MW, TK, NS, NSK, VBG, TASH, AA. При идентификации жизненных форм видов рода *Thymus* основывались на эколого-морфологическом подходе Е. Warming (1909) и И. Г. Серебрякова (1962). Тип биоморфы тимьянов установлен в соответствии с фитоценологической классификацией О. В. Смирновой (Смирнова, 1987). Для выделения архитектурных единиц использован архитектурный подход (Barthélémy et al., 1989; Caraglio, Edelin, 1990; Barthélémy, Caraglio, 2007). Архитектурная единица (АЕ) – это основная структурно-функциональная единица конкретного вида, содержащая полный набор всех иерархически соподчиненных структур и повторяющаяся в общей архитектуре растения (Barthélémy, Caraglio, 2007). Признаки архитектурной единицы у каждого вида растения стабильны и в зависимости от условий произрастания меняются только количественно (Caraglio, Edelin, 1990). Для выделения АЕ учитывали 19 морфологических признаков. Признаки симподиальных осей: способ нарастания (бази-, акросимподиальный), положение в пространстве (ортотропное, плагиотропное, смешанное или ортотропно-плагиотропное), число и структура побегов формирования в симподиальной оси; длительность моноподиального нарастания ПФ; длина, длительность нарастания и происхождение (главная, боковая) симподиальной оси; ветвление (число боковых генеративных, вегетативных побегов и симподиальных осей n-го порядка); число вторично-стержневых корней. Признаки побегов: длительность моноподиального нарастания; функция (побег обогащения, ветвления, формирования); цикл развития (полный, неполный); положение в пространстве (ортотропное, плагиотропное); укоренение; длина многолетней части побега; происхождение (пазушная или терминальная почка); структура (укороченный, удлинённый, верхнерозеточный, полурозеточный, среднерозеточный, розеточно-верхнерозеточный); ветвление (число боковых генеративных и вегетативных побегов).

Результаты. Исследование показало, что архитектура особей всех изученных видов *Thymus* образована за счет многократного повторения одной и той же архитектурной единицы. Архитектурная единица представляет собой разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось (симподиальную ось n-го порядка). В её составе выделены симподиальные оси n+1 порядка, побеги формирования, побеги ветвления, побеги обогащения. Сравнительный анализ архитектурной единицы у разных видов тимьянов показал, что её строение неизменно у видов на всем протяжении азиатской части ареала. В зависимости от условий экотопа выявлены лишь изменения некоторых количественных и качественных параметров.

В зависимости от способа нарастания и направления роста симподиальной оси выявлена модификация архитектурной единицы. По способу нарастания выделены АЕ с бази- и акросимподиально нарастающими осями. Модификация АЕ в первом случае, обуславливает формирование полукустарничковой жизненной формы, во втором – кустарничковой. Жизненная форма полукустарничка характерна для 26 проанализированных видов тимьянов (*T. marschallianus* Willd., *T. jenseisensis* Iljin., *T. seravshanicus* Klok., *T. komarovii* Serg. и др.), кустарничка – для 30 видов (*T. mongolicus* (Ronn.) Ronn., *T. dmitrievae* Gamajun., *T. reverdattoanus* Serg., *T. gobicus* Tschern. и др.).

В зависимости от направления роста осей, среди АЕ с базисимподиально нарастающими осями выделены: ортотропная АЕ, плагитропная АЕ и АЕ смешанного типа. Такие же модификации выделены для АЕ с акросимподиально нарастающими осями.

Установлено, что структура взрослых особей тимьянов построена за счет многократного повторения одной и той же модификации АЕ или разных. Выявлено 3 варианта сочетания АЕ в структуре кустарничков и 4 варианта – в структуре полукустарничков. Каждый из вариантов сочетания обуславливает тип биоморфы и встречается у особей в конкретных условиях обитания. Например, у кустарничков (*T. baicalensis* Serg., *T. mongolicus*) и полукустарничков (*T. marschallianus*, *T. roseus* Schipz.), развивающихся в петрофитных степных сообществах по вершинам гор, структура образована за счет повторения только ортотропных АЕ, формируется плотный моноцентрический куст (Таловская, Черемушкина, 2018; Talovskaya et al., 2020; Cheryomushkina et al., 2021). При повторении в структуре куста только плагитропных или плагитропных и смешанных АЕ формируется явнополицентрическая биоморфа, особь представляет собой куртину или клон, состоящие из одновозрастных парциальных кустов (*T. roseus*, *T. pavlovii* Serg., *T. iljinii* Klok. et Shost., *T. krylovii* Byczennikova и др.) (Таловская, Черемушкина, 2018; Черемушкина, Таловская, 2019). Такая архитектура отмечается редко, в основном в лесных сообществах с моховым покровом, в песчаных степях с закрепленным субстратом и на задернованных альпийских лугах. Наиболее типично для изученных видов сочетание ортотропных и плагитропных АЕ и формирование неявнополицентрической биоморфы. Подобная структура у полукустарничковых и кустарничковых тимьянов формируется в разных растительных сообществах, расположенных по склонам гор или у их подножий (*T. altaicus* Klok. et Schost., *T. elegans* Serg., *T. dmitrievae*, *T. komarovii*, *T. jensseensis*, *T. minussinensis* Serg., *T. proximus* Serg., *T. mongolicus*, *T. sibiricus* (Serg.) Klok. et Schost., *T. seravshanicus* и др.) (Cheryomushkina et al., 2019; Черёмушкина, Таловская, 2019).

Изменения признаков симподиальной оси и побегов (число, структура, длина, длительность нарастания, место образования) не приводящие к модификации АЕ, отражают её морфологическую, размерную или динамическую поливариантность (Talovskaya et al., 2020; Cheryomushkina et al., 2021). Так, на примере кустарничка *T. petraeus* Serg. показано, что морфологическая поливариантность связана с изменением набора элементов архитектурной единицы. На вершинах холмов и куэстовых гряд в структуре архитектурных единиц практически всегда отсутствуют побеги обогащения. В условиях песчаных степей происходит упрощение структуры особей за счет отсутствия ортотропной АЕ. В зависимости от наличия свободного субстрата, каменистого покрытия, общего проективного покрытия травостоя проявляется размерная (разнообразие длины симподиальных осей n-го порядка и числа симподиальных осей n+1 порядка) и динамическая (длительность моноподиального нарастания побегов формирования) поливариантность.

Таким образом, структура азиатских видов *Thymus* с кустарничковой и полукустарничковой жизненными формами образована за счет многократного повторения архитектурной единицы, представляющей разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось. Модификация архитектурной единицы проявляется в зависимости от условий экотопа и определяет стратегию развития кустарничков и полукустарничков при освоении условий Азии.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

ЛИТЕРАТУРА

Гусева А. А., Черемушкина В. А. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 2017. – Т. 122, № 2. – С. 68–77.

Касьянова Л. Н., Азовский М. Г. Растительность современных эоловых образований на острове Ольхон (озеро Байкал) // Изв. Самар. науч. центра РАН, 2009. – Т. 11, вып. 1. – С. 630–637.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962. – 378 с.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М., 1987. – 206 с.

Таловская Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане // Растительный мир Азиатской России, 2018. – Вып. 3. – С. 63–67. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65)

Черёмушкина В. А., Таловская Е. Б. Жизненные формы некоторых видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Бот. журн., 2019. – Т. 104, № 3. – С. 44–57. DOI: 10.1134/S0006813619030025

Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of botany*, 2007. – Vol. 99, № 3. – P. 375–407. DOI: 10.1093/aob/mcl260

Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees. In: *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. Edited by L. B. Holm-Nielsen, H. Balslev. – London, 1989. – P. 89–100.

Caraglio Y., Edelin C. 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*, 1990. – Vol. 137, № 4–5. – P. 279–291. DOI: 10.1080/01811797.1990.10824889

Caraglio Y., Pimont F., Rigolot E. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. In: *Proceedings of the international workshop Medpine 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems*. Edited by V. Leone, R. Lovreglio. – Bari, 2007. – P. 43–59.

Charles-Dominique T., Edelin C., Brisson J., Bouchard A. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* in relation to canopy openness // *Botany*, 2012. – Vol. 90. – P. 976–989. DOI: 10.1139/b2012-069

Cheryomushkina V., Talovskaya E., Astashenkov A. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs // *Biharean biologist*, 2019. – Vol. 13, № 2. – P. 61–65. URL: <http://biozoojournals.ro/bihbiol/index.html>

Cheryomushkina V. A., Talovskaya E. B., Guseva A. A. Architecture of dwarf shrubs and dwarf subshrubs of the genus of *Thymus* and *Scutellaria* (Lamiaceae) // *BIO Web Conf. «Northern Asia Plant Diversity: Current Trends in Research and Conservation»*, 2021. – Vol. 38, № 00021. DOI: <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800021>

Hallé F., Oldeman R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. – Paris, 1970. – 192 pp.

Kostina M. V., Barabanshikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubach A. M. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions // *Contemp. Probl. Ecol.*, 2015. – Vol. 8, № 5. – P. 584–597. DOI: 10.1134/S1995425515050091

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. DOI: 10.1016/j.flora.2018.11.021

Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Barsukova I. N. Architecture of the dwarf shrub *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*, 2020. – Vol. 3, № 1. – P. 85–94. DOI: 10.1134/S1995425520010102

Warming E. *Oecology of plants*. – Oxford, 1909. – 422 p.