

Модификация архитектуры полукустарничка *Thymus seravshanicus* (Lamiaceae) в условиях Республики Таджикистан

Е. Б. ТАЛОВСКАЯ

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

Статья поступила 07.01.2020

После доработки 10.01.2020

Принята к печати 13.01.2020

АННОТАЦИЯ

С использованием архитектурного подхода – одного из современных способов детального изучения структуры растений, охарактеризована жизненная форма полукустарничка *Thymus seravshanicus*. Вид широко распространен в разных экотопах Республики Таджикистан (хребты Гиссарский, Зеравшанский, Хазретишох). Впервые в структуре особей выделена и охарактеризована архитектурная единица (АЕ), которая состоит из главной составной скелетной оси (n -го порядка), составных скелетных осей 1-го ($n + 1$) порядка, побегов ветвления и эфемерных побегов. В зависимости от положения в пространстве главной (n -го порядка) составной скелетной оси выявлено разнообразие АЕ: ортотропная, восходящая и смешанного типа. Охарактеризованы особенности их развития. Показано, что в разных эколого-ценотических условиях обитания структура особей образована за счет многократного повторения одновременно трех или одной АЕ. В разнотравном степном (пояс чернолесья) и разнотравном луговом (субальпийский пояс) сообществах структура особей складывается за счет сочетания и многократного повторения всех АЕ. На участках при недостатке свободного субстрата развитие особей начинается с формирования ортотропной АЕ, образуется плотный куст; на участках свободного субстрата развитие особей начинается с формирования восходящей АЕ, образуется куртина. В типчаковом степном сообществе (пояс арчовников) структура особей *T. seravshanicus* складывается только из восходящих АЕ, и формируется клон. Выявлена поливариантность развития побегов: 1) в условиях пояса чернолесья для особей характерно интенсивное ветвление, длительность моноподиального нарастания побегов до 3 лет; 2) в условиях субальпийского пояса – побеги розеточные, длительность их моноподиального нарастания до 6 лет; 3) в условиях арчового пояса в структуре побегов отсутствуют короткие метамеры, длительность моноподиального нарастания до 2 лет. Выявленные особенности являются механизмами адаптации *T. seravshanicus* к условиям произрастания и не приводят к изменению жизненной формы полукустарничка. Полученные данные расширяют представление о структуре полукустарничков, их морфологической пластичности и служат основой для моделирования путей морфологической трансформации полукустарничков в разных местах обитания.

Ключевые слова: адаптация, архитектурная единица, полукустарничек, *Thymus seravshanicus*, Республика Таджикистан.

Анализ жизненных форм растений на современном этапе исследований неразрывно связан с детальным изучением их структу-

ры. В работах отечественных и зарубежных исследователей структура особей разных видов растений рассматривается с примени-

ем архитектурного подхода [Costes, 1993; Barthélémy, Caraglio, 2007; Charles-Dominique et al., 2010; Stecconi, 2010; Антонова, Гниловская, 2013; Костина, 2015; Асташенков, Черемушкина, 2016; Trueba, 2016; Черемушкина и др., 2019; Talovskaya et al., 2019; и др.]. Подход основан на изучении особенностей архитектуры растений, обусловленной эндогенным ростом, функционированием верхушечных и интеркалярных меристем и способами ветвления [Hallé, Oldeman, 1970; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Установлено, что архитектура растения не зависит от экологических условий (не изменяется у одного вида в разных местообитаниях), а обусловлена генетической программой самого растения. Основной задачей подхода является выделение структурно-функциональной единицы, повторяющейся в общей архитектуре растения – архитектурной единицы. Архитектурная единица содержит набор иерархически соподчиненных структур и характеризуется определенными признаками: направление роста, расположение репродуктивных структур, особенности нарастания, положение почек возобновления, число единиц более низкого уровня (метамер, элементарный побег, модуль), их длина и т. д. Признаки АЕ у каждого вида стабильны, меняются только количественно в зависимости от условий произрастания [Caraglio, Edelin, 1990].

Интерес в этом плане представляют виды рода *Thymus* L. Их ареал охватывает практически всю Евразию и связан с горными системами, со степной и тундровой зонами [Гогина, 1990]. Результатом приспособления видов к разнообразным условиям обитания стало формирование широкого спектра жизненных форм: от кустарничка до травянистого растения. В ряде работ показано, как применение архитектурного подхода позволяет выявить особенности структурной организации тимьянов кустарничковой жизненной формы [Navarro et al., 2009; Черемушкина, Таловская, 2019; Cheryomushkina et al., 2019; Millan et al., 2019]. Полукустарничковые тимьяны с этой позиции изучены слабо. Согласно данным М. В. Клокова [1973], Й. М. Берко [1988], Е. Е. Гогиной [1990], эта жизненная форма у тимьянов является наиболее прогрессивной, а ее морфологическая пластичность увеличивает выживаемость особей в неоднородных и неблагоприятных услови-

ях обитания. Изучение архитектуры полукустарничковых тимьянов позволит расширить представление о данной жизненной форме, выявить особенности ее структуры и поливариантность развития, определить механизмы адаптации к конкретным условиям экотопа. Полученные данные в дальнейшем послужат основой для моделирования путей морфологической трансформации полукустарничков в разных местах обитания.

Жизненная форма полукустарничка характерна для *Thymus seravshanicus* Klok., широко распространенного в Республике Таджикистан. Вид произрастает во многих поясах растительности, от низкогорий до высокогорий (1700–3600 м над ур. м.) и нередко образует тимьянники [Кочкарева, 1986]. Довольно обильно и постоянно *T. seravshanicus* наблюдается в поясе арчовников (*Juniperus seravshanica* Kom., *J. semiglobosa* Regel) в степных растительных сообществах по склонам ущелий. В этих условиях особи вида располагаются на небольших открытых пространствах между кронами деревьев арчи, на горных карбонатных почвах [Садиков, 2012]. В нижнем поясе остепненных пустынь *T. seravshanicus* обитает в сообществах ковыльных и типчаковых степей на каменистых участках [Станюкович, 1973]. Также присутствие вида отмечают в сообществах трагакантников, крупнотравных полусаванн, криофитона [Камелин, 1971]. *T. seravshanicus* образует локальные популяции, в которых особи вида располагаются группами и не образуют крупных скоплений. Данные о биологии вида в литературе отсутствуют. Цель работы – изучение архитектуры полукустарничка *T. seravshanicus* для выявления ее модификации в разных условиях обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по архитектуре полукустарничка *T. seravshanicus* собран в трех ценопопуляциях (ЦП) на территории Республики Таджикистан (хребты Зеравшанский, Гиссарский, Хазретишох). Условия произрастания особей вида отличались географическим положением, поясом растительности, характером субстрата, климатическими факторами. Карта-схема местонахождений вида представлена на рис. 1.

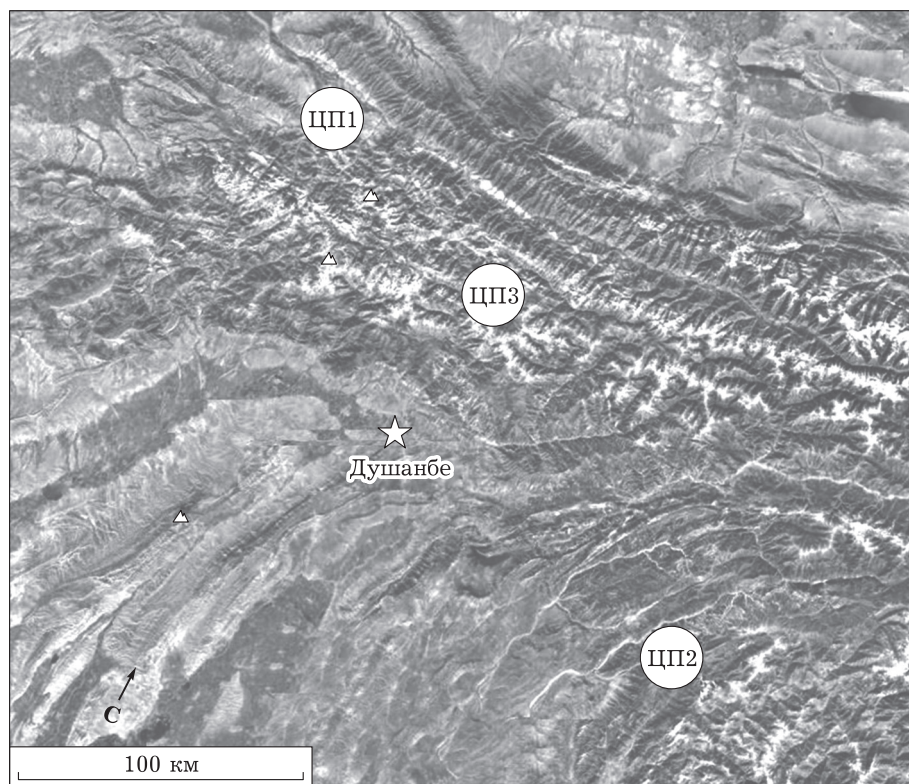


Рис. 1. Карта-схема местонахождений *Thymus seravshanicus* (ЦП1 – предгорья Зеравшанского хр., ЦП2 – хр. Хазретишох, ЦП3 – Анзобский перевал, Гиссарский хр.)

В предгорьях Зеравшанского хребта (ЦП1) *T. seravshanicus* изучен на склоне южной экспозиции, крутизна 25°, в типчаковом арчовнике (*Juniperus seravshanica*, *Rosa kokanica* (Regel) Juz., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Poa relaxa* Ovcz., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Astragalus lasiosemius* Boiss.). Высота 2003 м над ур. м. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя 50 %, проективное покрытие (ПП) вида 3 %. Почва светло-коричневая выщелоченная, покрытая щебнем. Климат сухой, максимум осадков (около 600 мм) выпадает в весенние месяцы, засушливый период около 8 мес., средняя годовая температура около 8 °С (мин. –22°, макс. 40°), характерны сезонные и суточные температурные контрасты, почвы промерзают до 60 см. Особи вида обнаружены на участках под пологом арчи.

В отрогах южной части хр. Хазретишох (ЦП2) *T. seravshanicus* изучен на склоне юго-восточной экспозиции г. Чильдухтарон (урч. Елихор), крутизна 20°, в верхней полосе пояса чернолесья на безлесном участке в разнотравном степном сообществе (*Poa*

bulbosa L., *Eremurus stenophyllus* (Boiss. et Buhse) Baker, *Phlomis cashmeriana* Royle ex Benth., *Hedysarum songoricum* Bong., *Ziziphora clinopodioides*). Высота 2461 м над ур. м, ОПП травостоя 40 %, ПП вида 5 %. Почвы коричневые, типичные, частично покрытые щебнем. Климатические условия более благоприятные, осадков выпадает около 800 мм, короткий засушливый летний период (около 4 мес.), средняя годовая температура около 10 °С (мин. –18 °, макс. чуть выше 30°), почва насыщена влагой за счет обилия снега и постепенного его таяния. Особи вида располагались по склону в группировках с сопутствующими видами растений и отдельно на свободных участках субстрата.

В условиях высокогорья *T. seravshanicus* изучен на Гиссарском хребте (ЦП3), на выровненной вершине Анзобского перевала, в разнотравном луговом сообществе субальпийского пояса (*Cousinia alpina* Bge., *Poa bucharica* Roshev., *Astragalus pauper* Bge., *Galium saurense* Litv., *Valeriana Fedtschenkoi* Coincy). Высота 3396 м над ур. м., ОПП тра-

востоя 30 %, ПП вида 3 %. Почвы высокогорные, лугово-степные, темноцветные, покрытые крупным щебнем и обломками пород. Климатические условия: мороз во все месяцы года (реже в июле и августе); осадков выпадает около 120 мм; устойчивый снеговой покров лежит около полугода, местами не стаивает до нового снега осенью; весь год сильный ветер (до 40 м/с); средняя годовая температура около 11 °С (мин. ниже –16° (иногда до –36°), макс. 11°); период, когда температура выше 0°, – с июня по сентябрь; лето сухое. Особи вида располагались на мелкоземистых каменистых выходах.

Уточнение жизненной формы *T. seravshanicus* проведено с использованием эколого-морфологической классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова [1964]. Для характеристики побегов и их систем использована классификация М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977], разработанная для древесных растений. В структуре куста у *T. seravshanicus* выделены эфемерные побеги, побеги ветвления, побеги формирования, составная скелетная ось (ССО). Составная скелетная ось у полукустарничка *T. seravshanicus* представляет собой совокупность многолетних базальных частей 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. В работе использованы термины: розеточный, безрозеточный, полурозеточный [Серебряков, 1959], верхнерозеточный [Нухимовский, 1997] и среднерозеточный [Бобров, 2009] побеги.

При изучении структуры полукустарничка *T. seravshanicus* выделены архитектурные единицы [Barthélémy et al., 1989; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Каждая АЕ состоит из главной составной скелетной оси (или ССО n -го порядка), ССО 1-го порядка (или ССО $n + 1$ порядка), побегов ветвления и эфемерных побегов. Развитие АЕ охарактеризовано в соответствии с тем, на основе какой ССО (главной или n -го порядка) она сформировалась. Когда АЕ развивается на основе главной ССО, по аналогии она также является главной; АЕ, развивающаяся на основе ССО n -го порядка, – АЕ n -го порядка. Выделение АЕ прово-

дили у зрелых и старых генеративных особей *T. seravshanicus*.

Уточнение длительности нарастания побегов формирования и ССО проведено путем подсчета годичных колец. Для этого выполнены поперечные срезы в основании осей и побегов и с помощью стереомикроскопа STEMI DV4 (Германия) подсчитан календарный возраст. Для количественной характеристики состава архитектурных единиц отобрано по 25 экземпляров АЕ I и II в каждом местообитании. Проанализировано число ССО 1-го порядка, побегов ветвления и эфемерных побегов. Статистический анализ признаков структуры выполнен для АЕ II, встречающейся у особей во всех местообитаниях. Подсчитаны число побегов формирования в структуре ССО и длительность их моноподиального нарастания, длина ССО. АЕ III в этом плане не проанализирована в связи с малой выборкой. Полученные результаты обработаны, рассчитано среднее арифметическое и его ошибка, минимальное и максимальное значения признака. Использованы компьютерные программы Excel, Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ особей *T. seravshanicus* показал, что их структура складывается из разнообразных АЕ. Выделено три АЕ, отличающиеся по положению в пространстве ССО: ортотропная (АЕ I), восходящая (АЕ II), смешанного типа (АЕ III).

Основой для формирования архитектурной единицы I является ортотропная моноподиально-базисимподиально нарастающая ССО (рис. 2). ССО построена тремя сменяющимися друг друга побегами формирования (по структуре вегетативные верхнерозеточные или генеративные среднерозеточные). Моноподиальное нарастание каждого побега формирования 2–3 года. В состав АЕ I также входят побеги ветвления, эфемерные побеги и ССО 1-го порядка. Побеги ветвления по структуре могут быть генеративными дициклическими полурозеточными, моноциклическими безрозеточными или вегетативными однолетними верхнерозеточными. Функционально побеги ветвления приводят к увеличению плотности и образованию формы куста, впоследствии полностью отмирают. Эфемерные побеги развива-

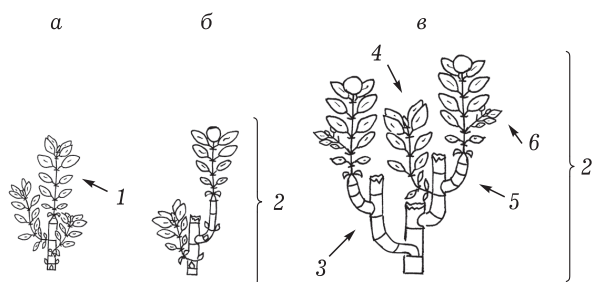


Рис. 2. Развитие архитектурной единицы I.

а-в — этапы развития АЕ: 1 — разветвленный побег формирования; 2 — главная ССО; 3 — боковая ССО 1-го порядка; 4 — побег ветвления; 5 — побег формирования в структуре ССО; 6 — эфемерный побег

ются в апикальной части ССО и могут быть вегетативными верхнерозеточными или генеративными безрозеточными.

Развитие АЕ I происходит на основе главной ССО или на основе ССО n -го порядка. В первом случае большая часть разветвленного первичного побега, состоящего из двух годичных приростов, в зимний период отмирает (рис. 2, а). Сохранившаяся базальная часть (часто 2–3 междоузлия) становится многолетней. Из почки, близкой по положению к месту отмирания, развивается замещающий побег формирования, который повторяет предыдущий (рис. 2, б). Формируется моноподиально-базисимподиально нараста-

ющая главная ССО. В базальной части главной ССО (часть первичного побега) развиваются боковые ССО 1-го порядка. В средней и апикальной частях главной ССО появляются вегетативные побеги ветвления и эфемерные побеги, которые в дальнейшем отмирают вместе с частью замещающего побега формирования (рис. 2, в). Нарастание главной ССО колеблется от 6 до 9 лет, ее длина может достигать 8 см. Разрушение оси постепенное, начинается в апикальной части. Базальный участок оси, на котором развиваются ССО 1-го порядка, сохраняется практически до отмирания всей особи. Развитие АЕ I на основе ССО n -го порядка происходит аналогично. Отличие заключается в том, что ее отмирание протекает быстрее.

Архитектурная единица II по структуре соответствует АЕ I. Она также состоит из главной ССО, ССО 1-го порядка, побегов ветвления и эфемерных побегов. Отличие проявляется в том, что главная ССО имеет восходящее положение (рис. 3). Она может быть построена 3–6 побегами формирования, длительность нарастания которых 2–4 (6) года.

Развитие АЕ II, так же как и развитие АЕ I, происходит двумя способами: на основе главной ССО или на основе боковой ССО n -го порядка. Отличие заключается в развитии главной ССО. Первичный верхнерозеточный побег полегает на второй год (рис. 3, а). Одновременно с его ростом развиваются боковые побеги, большая часть из которых станет основой для формирования боковых ССО 1-го порядка. Смена моноподиального нарастания на базисимподиальное происходит на 2–3-й год (рис. 3, б). В дальнейшем каждый новый побег замещения в структуре главной ССО будет повторять развитие предыдущего (рис. 3, в). Боковые генеративные побеги появляются на 4–5-й год развития главной ССО. Нарастание главной ССО может длиться на протяжении 18 лет. В дальнейшем ось отмирает постепенно с апикальной части.

Архитектурная единица III развивается только на основе боковой моноподиально-базисимподиально нарастающей ССО n -го порядка. Структура оси такая же, как и у ССО АЕ II. Отличие заключается в том, что направление роста оси смешанное. Часто ортотропно-плагиотропное, когда первый по положению побег формирования в структуре

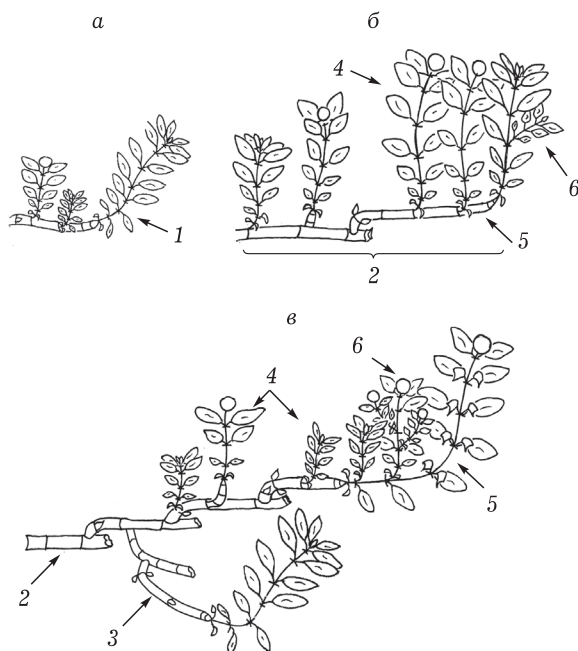


Рис. 3. Развитие архитектурной единицы II.

Усл. обозн. см. на рис. 2

ССО имеет ортотропное положение, остальные – восходящее. В структуре ССО выявлены разные комбинации положений побегов формирования, когда не только первый, но некоторые последующие имеют ортотропное положение, и наоборот, первый побег формирования – восходящий, остальные ортотропные. В зависимости от того, какие по положению побеги формирования входят в состав ССО, длительность ее нарастания будет меняться. Как правило, моноподиальное нарастание ортотропных побегов формирования длится 2–3 года, плагиотропных – до 4 лет. Нарастание оси продолжается около 12 лет, после чего она полностью отмирает.

Сравнительный анализ состава ортотропных АЕ I по числу боковых побегов и осей показал, что значение этого признака больше у особей, произрастающих в условиях чернолесья (табл. 1). В этих же условиях максимальное значение признака выявлено и у восходящих АЕ II. Наименьшее число боковых побегов и осей обнаружено в составе АЕ I и II у особей, произрастающих в условиях типчакового арчовника и субальпийского луга.

Выделенные архитектурные единицы отличаются по структуре побегов. Так, у особей, развивающихся в условиях субальпийского пояса на выровненной вершине (ЦПЗ), ортотропные вегетативные и генеративные побеги часто розеточные, длина ССО наименьшая (табл. 2). В условиях арчового пояса (ЦП1), наоборот, в структуре побегов практически отсутствуют короткие метамеры, побеги безрозеточные или верхнерозеточные, границу годичных приростов возможно определить только по анатомическому срезу. Вместе с этим у особей выявлены различия в длительности моноподиального нарастания побегов формирования (см. табл. 2).

В зависимости от условий обитания выявлены перестройки архитектуры, связанные с разнообразным сочетанием АЕ. У *T. seravshanicus* в разнотравном степном сообществе (пояс чернолесья), расположенном на склоне (ЦП2), архитектура особей зависит от наличия свободного субстрата. На участках с высокой плотностью *T. seravshanicus* архитектура особей строится за счет главной ортотропной АЕ I и ее многократного повторения. Кроме АЕ I в структуре особей присутствуют АЕ II

Т а б л и ц а 1

Характеристика состава АЕ I и АЕ II у особей *Thymus seravshanicus*

Признак	АЕ I		АЕ II		
	ЦП2	ЦП3	ЦП1	ЦП2	ЦП3
Число ССО 1-го порядка, шт.	$\frac{2,8 \pm 0,1}{2-4}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{2-3}$	$\frac{3,6 \pm 0,2}{1-6}$	$\frac{5,6 \pm 0,6}{2-8}$	$\frac{4,0 \pm 0,2}{3-5}$
Число побегов ветвления, шт.	$\frac{5,0 \pm 0,1}{2-8}$	$\frac{3,4 \pm 0,2}{3-4}$	$\frac{2,0 \pm 0,3}{1-3}$	$\frac{4,4 \pm 0,7}{2-7}$	$\frac{10,8 \pm 0,3}{7-14}$
Число эфемерных побегов, шт.	$\frac{6,2 \pm 0,6}{5-9}$	$\frac{3,6 \pm 0,3}{2-5}$	$\frac{9,8 \pm 0,9}{5-14}$	$\frac{10,2 \pm 0,5}{8-13}$	$\frac{5,6 \pm 0,3}{-7}$

П р и м е ч а н и е. В числителе – среднеарифметическое значение признака и его ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальное значения признака.

Т а б л и ц а 2

Характеристика некоторых признаков восходящей АЕ II

Признак	ЦП1	ЦП2	ЦП3
Число побегов формирования в составе ССО, шт.	$\frac{4,8 \pm 0,2}{3-7}$	$\frac{2,6 \pm 0,3}{1-6}$	$\frac{3,0 \pm 0,4}{1-6}$
Длительность моноподиального нарастания побегов формирования, год	До 2	До 3	До 6
Длина ССО, см	$\frac{27,8 \pm 0,9}{20,3-34,0}$	$\frac{20,2 \pm 0,5}{17,7-26,2}$	$\frac{15,6 \pm 0,6}{9,0-18,5}$

и III, которые образуются на основе ССО n -го порядка. В результате такого сложения формируется плотный куст, в котором парциальные кусты располагаются близко к материнскому и не формируют отдельных центров закрепления. Образование плотного куста характерно для большинства особей в ЦП2. На свободных участках субстрата основная роль в построении архитектуры особей принадлежит главной восходящей АЕ II. В результате повторения главной АЕ II, а также АЕ I и III n -го порядка формируется куртина, состоящая из первичного и нескольких (до 5) парциальных кустов. Архитектурные единицы I и III n -го порядка характеризуются слабым ветвлением и быстрым отмиранием. Значение такого сложения архитектуры заключается в захвате и длительном закреплении новых участков субстрата.

В разнотравном луговом сообществе (субальпийский пояс, ЦП3) на выровненной каменистой вершине у особи *T. seravshanicus* также формируется плотный куст или куртина. В первом случае особи располагаются в расщелинах каменистых выходов, где скапливаются мелкозем и влага, во втором – на свободных от каменистых выходов участках почвенного субстрата, где оси лежат и укореняются. У большинства из изученных особей в ЦП3 формируется куртина.

У особей *T. seravshanicus*, произрастающих в затенении под пологом арчи (ЦП1), архитектура складывается за счет многократного повторения только восходящей АЕ II (АЕ I и III в структуре особей не выявлены). Во взрослом состоянии у особей происходит перегнивание первичных структур, формируется клон, состоящий из парциальных образований. Составные скелетные оси интенсивно укореняются тонкими придаточными корнями. Функционально такая архитектура особей также обеспечивает интенсивный захват территории, но быстрое развитие и отмирание АЕ, слабое вегетативное разрастание не позволяют закрепить ее на длительный период.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение структуры взрослых особей *T. seravshanicus* позволило выделить три архитектурные единицы, которые отличаются

по положению в пространстве ССО: ортотропная (АЕ I), восходящая (АЕ II), смешанного типа (АЕ III). Выявленное разнообразие АЕ приводится для тимьянов впервые. У изученных нами ранее полукустарничков *T. extremus* Klok., *T. indigirkensis* Karav., *T. pavlovii* Serg. в построении архитектуры особей принимают участие только две АЕ: I и II [Черемушкина, Таловская, 2019]. Анализ развития архитектурных единиц *T. seravshanicus* показал, что в конкретных местообитаниях их сочетание может отличаться. При отсутствии свободного субстрата архитектура особей складывается за счет сочетания и повторения ортотропной АЕ I, восходящей АЕ II и АЕ III смешанного типа, главной является АЕ I. Взрослая особь представляет собой плотный куст. При наличии свободного субстрата архитектура особей *T. seravshanicus* складывается также за счет сочетания трех АЕ, но главной единицей становится АЕ II. В этом случае особь представляет собой куртину. Сложение архитектуры *T. seravshanicus* в условиях затенения происходит только за счет восходящих АЕ II и приводит к формированию клона.

Кроме способов сочетания архитектурных единиц, являющихся проявлением морфологической поливариантности, в развитии *T. seravshanicus* выявлена размерная и динамическая поливариантность. Размерная поливариантность выражается в изменении длины составных скелетных осей, числа боковых осей и побегов в структуре архитектурной единицы. Установлено, что длина осей зависит не только от числа побегов формирования, но и от их структуры (укороченные, удлиненные побеги) и длительности моноподиального нарастания (динамическая поливариантность). Так, наименьшая длина ССО (в среднем 15,6 см) характерна для особей, произрастающих в условиях субальпийского пояса (ЦП3, см. табл. 2). Связано это не с сокращением длительности моноподиального нарастания побегов формирования (нарастание до 6 лет), а с тем, что в условиях короткого и сухого вегетационного периода (в среднем с середины июня и до середины сентября) и круглогодичных сильных ветров в структуре побегов все метамеры короткие. Максимальное значение длины ССО (в среднем 27,8 см) выявлено у *T. seravshanicus*, произрастающего в условиях арчового пояса (ЦП1). Длитель-

ный засушливый период, когда большинство осадков выпадает в начале вегетации растений, неблагоприятно сказывается на развитии особей вида. Единично они встречаются на открытых участках по склону, а большинство сконцентрировано под пологом арчи, в затенении. В условиях недостатка солнечного света побеги значительно вытягиваются, в их структуре практически отсутствуют короткие метамеры, длительность моноподиального нарастания побегов формирования 2 года. Как показал анализ литературы и наших данных, укороченные побеги развиваются в структуре и у других видов тимьянов: у *T. jennisseensis* Pj. – в условиях верхней границы лесного пояса [Колегова, Черемушкина, 2015], у *T. brevipetiolatus* Čár – в степях [Таловская и др., 2018], у *T. baicalensis* Serg – в песчаных степях на дефляционных плоскостях [Таловская (Колегова), 2015]. Увеличение длины побегов и отсутствие коротких метамеров в условиях затенения также описано у *T. marschallianus* Willd. [Колегова и др., 2013]. Все эти изменения структуры побегов, как правило, выявлены в неблагоприятных условиях обитания для особей тимьянов и являются механизмом их адаптации.

Анализ числа боковых побегов и осей показал, что наиболее благоприятные условия для увеличения этого параметра складываются в разнотравном степном сообществе пояса чернолесья (ЦП2). Большинство особей вида располагалось на открытом пространстве, в группах с сопутствующими видами растений на участках микропонижения рельефа, где почва насыщена влагой. Более мягкие климатические условия, особенности рельефа и фитоценоотическое окружение способствуют сохранению почек возобновления и увеличению интенсивности ветвления по сравнению с условиями в других изученных местообитаниях (ЦП1 и ЗЦП).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Республики Таджикистан *T. seravshanicus* встречается в разнообразных условиях: от низкогорий до высокогорий. Использование архитектурного подхода позволило детально охарактеризовать структуру особей *T. seravshanicus*. Выделены 3 архитектурные единицы, отличающиеся по положе-

нию ССО в пространстве: ортотропная, восходящая и смешанного типа. Показано, что архитектура особей может быть образована за счет повторения всех трех АЕ или только АЕ II. Описано три способа сочетания архитектурных единиц.

В зависимости от конкретных условий обитания показаны перестройки архитектуры. Установлено, что в условиях чернолесья в зависимости от наличия свободного субстрата формируется компактный куст или куртина, для особей характерно интенсивное ветвление. Длительность моноподиального нарастания побегов не превышает трех лет. Подобная архитектура складывается у особей в субальпийском поясе, но в связи с сухими и холодными условиями произрастания побеги часто розеточные, длительность их моноподиального нарастания увеличивается до шести лет. В условиях затенения у *T. seravshanicus* формируется клон, в структуре побегов практически отсутствуют короткие метамеры, длительность моноподиального нарастания сокращается до двух лет.

Выявленные особенности являются механизмами адаптации *T. seravshanicus* к условиям произрастания. Они не приводят к изменению жизненной формы полукустарничка, а свидетельствуют о ее морфологической пластичности.

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-17-117012610053-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С., Гниловская А. А. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 1. С. 53–68.
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Раст. мир Азии. 2016. № 4. С. 22–29.
- Берко Й. М. Типи пагонових систем і життєві форми видів секції Verticillati (Klok. et Shost.) Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, № 1. С. 27–32.
- Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: ВятГГУ, 2009. 130 с.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Камелин Р. В. Видовой состав растительного покрова ущелья р. Варзоб. Высшие растения // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. К проблеме освое-

- ния биологических ресурсов Памиро-Алая. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 151–213.
- Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза. Киев: Наук. думка, 1973. 190 с.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus jenssenensis* (Lamiaceae) на юге Сибири // Раст. ресурсы. 2015. Вып. 1. С. 60–69.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А., Макунина Н. И., Быструшкин А. Г. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) на Южном Урале и Алтае // Раст. ресурсы. 2013. Вып. 3. С. 341–352.
- 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. Т. 22, № 5. С. 710–724 [Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Bituyugova 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].
- Кочкарева Т. Ф. Род Тимьян – *Thymus* L. // Флора Таджикской ССР. Т. VIII. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 280–282.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М.: Наука, 1997. 630 с.
- Садиков Х. Х. Арчовники бассейна реки Искандер. Душанбе: ТНУ Сино, 2012. 152 с.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина. Вопр. биологии растений. 1959. Т. 100, № 5. С. 3–38.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–208.
- Станюкович К. В. Растительность гор СССР: (Ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 411 с.
- Таловская (Колегова) Е. Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 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. 607–613].
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Денисова Г. Р. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 6. С. 736–749. [Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Denisova G. R. Morphological Adaptation of *Thymus* (Lamiaceae) Species in Yakutia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 6. P. 624–634].
- Черемушкина В. А., Таловская Е. Б. Жизненные формы некоторых видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Ботан. журн. 2019. Т. 104, № 3. С. 44–57.
- Черемушкина В. А., Таловская Е. Б., Асташенков А. Ю., Гусева А. А., Джуманов С. Биология *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) на заповедной территории (Заповедник Аксу-Жабаглы) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 47. С. 103–122.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 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. L. B. Holm-Nielsen, H. Balslev. London: Academic Press, 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.) // Bull. de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques. 1990. Vol. 137, N 4–5. P. 279–291.
- 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 // Ann. Bot. 2010. Vol. 105, N 2. P. 205–220.
- Cheryomushkina V., Talovskaya E., Astashenkov A. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs // Biharean Biologist. 2019. Vol. 13, N 2. P. 61–65.
- Costes E. Architecture a érienne de l'Abricotier en d'éveloppement libre // Acta Botanica Gallica. 1993. Vol. 140, N 3. P. 249–261.
- Hallé 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.
- Stecconi M., Puntieri J. G., Barthelemy D. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient // Botany. 2010. Vol. 88. P. 699–709.
- Talovskaya E., Cheryomushkina V., Astashenkov A., Guseva A., Naizabekova E. Biology of *Thymus karatavicus* Dm., an endemic plant of the West Tien Shan // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. 2019. Vol. 12. P. 668–673.
- Trueba S., Isnard S., Barthélémy D., Olson M. E. Trait coordination, mechanical behaviour and growth form plasticity of *Amborella trichopoda* under variation in canopy openness // AoB Plants. 2016. Vol. 8. P. 1–18.

Modification of the architecture of the dwarf subshrub *Thymus seravshanicus* (Lamiaceae) in Republic of Tajikistan

E. B. TALOVSKAYA

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

Using an architectural approach – one of the modern methods of detailed study of the structure of plants, the life form of the dwarf subshrub *Thymus seravshanicus* is characterized. The Species is widely distributed in different ecotopes in the Republic of Tajikistan (Hissar, Zeravshan, Hazretishokh ridges). For the first time in the structure of individuals, an architectural unit (AU) was identified and characterized, which consists of the main compound skeletal axis (n order), compound skeletal axes of the 1st (n+1) order, branching shoots and ephemeral shoots. Depending on the position of the main (n order) compound skeletal axis in space, a variety of AU was revealed: orthotropic, ascending, and mixed type. The features of their development are characterized. It is shown that in different ecological and cenotic habitat conditions, the structure of individuals is formed by repeated repetition of three or one architectural unit at the same time. In the mixed-grass steppe (black forest belt) and mixed-grass meadow (subalpine belt) communities, the structure of individuals is formed by a combination and repeated repetition of all AU. In areas with a lack of free substrate, the development of individuals begins with the formation of orthotropic AE, a dense shrub is formed; in areas of free substrate, the development of individuals begins with the formation of an ascending AE, a clump is formed. In the steppe community (juniper belt), the structure of *T. seravshanicus* individuals consists only of ascending AE and a clone is formed. The polyvariance of shoots development was revealed: 1) in the conditions of the black forest belt, intensive branching is characteristic for individuals, the duration of monopodial growth of shoots is up to 3 years; 2) in the conditions of the subalpine belt – rosette shoots, the duration of their monopodial growth up to 6 years; 3) in the conditions of the juniper belt in the structure of shoots there are no short metamers, the duration of monopodial growth up to 2 years. The identified features are mechanisms of adaptation of *T. seravshanicus* to growing conditions and do not lead to changes in the life form of the dwarf subshrub. The obtained data expand the understanding of the structure of dwarf subshrub, their morphological plasticity and serve as a basis for modeling the ways of morphological transformation of dwarf subshrub in different habitats.

Key words: adaptation, architectural unit, dwarf subshrub, *Thymus seravshanicus*, Republic of Tajikistan.