

УДК 582.929.4:581.412+58:502.75(235.216.1)

doi: 10.17223/19988591/47/6

**В.А. Черёмушкина<sup>1</sup>, Е.Б. Таловская<sup>1</sup>,  
А.Ю. Асташенков<sup>1</sup>, А.А. Гусева<sup>1</sup>, С. Джуманов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Аксу-Жабаглинский государственный заповедник, пос. Жабаглы, Казахстан

## **Биология *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) на заповедной территории (заповедник Аксу-Жабаглы)**

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

*Изучены архитектура и онтоморфогенез Thymus dmitrievae в условиях высокогорных степей Таласского Алатау (заповедник Аксу-Жабаглы). Установлено, что жизненная форма вида – кустарничек. Впервые в структуре побеговой системы T. thymus dmitrievae выделено три архитектурные единицы, которые отличаются по положению составной скелетной оси: ортотропно-плагиотропная, плагиотропная, ортотропная. Показано, что при изменении условий произрастания у особей вида проявляется поливариантность развития. На участках субстрата, свободных от каменисто-щебнистых выходов в степи, архитектура T. dmitrievae складывается за счет многократного повторения всех архитектурных единиц. Взрослая особь представляет собой куртину, состоящую из первичного и парциальных кустов. В морфогенезе особи проходят фазу первичного побега, первичного куста, куртины, парциального куста и системы парциальных кустов. У T. dmitrievae на почвенно-щебнистом субстрате структура складывается за счет многократного повторения двух архитектурных единиц: плагиотропной и ортотропной. В морфогенезе особи проходят фазы первичного побега и первичного куста. Особенности развития T. dmitrievae являются механизмами адаптации вида к произрастанию в высокогорных степях.*

**Ключевые слова:** *Thymus dmitrievae*; архитектурная единица; морфогенез; морфологическая адаптация; кустарничек; Таласский Алатау.

### **Введение**

Изучение биологии любого вида растений подразумевает тщательное изучение структуры особей и их развития. В связи с этим в последнее время отечественными и зарубежными исследователями применяется архитектурный анализ, позволяющий детально изучить побеговую систему и изменение архитектуры особей в онтогенезе. Накопленный фактический материал отражает особенности архитектуры у деревьев, кустарников [1–8] и частично у трав [9–11]. Кустарнички в этом плане изучены слабо [12, 13]. Жизненная

форма кустарничка характерна для видов рода *Thymus* L. Е.Е. Гогиной на примере в основном европейских видов подробно охарактеризованы их побегообразование, разнообразие жизненных форм, особенности морфогенеза [14–16]. С позиции архитектурного подхода структура и развитие тимьянов в литературе практически не описаны [17, 18].

*Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae Lindl.) – вид, распространенный в Средней Азии в горах Тянь-Шаня [19]. Его местообитания приурочены к открытым каменистым склонам, скальным выходам и осыпям, древним моренам и долинам рек. *T. dmitrievae* произрастает в степных сообществах лесного, субальпийского и альпийского поясов гор, где образует локальные популяции. Единично особи вида встречаются в арчевом поясе с *Juniperus semiglobosa* Regel, *J. turkestanica* Kom. и *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. [20, 21]. Исследования Г.А. Атажановой с соавт. [22] показали, что эфирное масло *T. dmitrievae* обладает высокой цитотоксической активностью и является источником новых соединений с противоопухолевым действием. По данным А.П. Гамаюновой и А.А. Дмитриевой [19], *T. dmitrievae* в разных местах обитания отличается плотностью головчатого соцветия, размерами листьев, формой зубцов чашечки и её опушением. Данные о биологии вида в литературе отсутствуют. Цель работы – изучение архитектуры и морфогенеза *T. dmitrievae* для выявления морфологических механизмов адаптации к условиям произрастания.

### Материалы и методики исследования

Исследование проведено на территории заповедника Аксу-Жаблаглы. Заповедник занимает большую часть северо-западной оконечности Таласского Алатау и смежный с ним участок Угамского хребта. Местообитания вида приурочены к степям, расположенным по каменисто-щебнистым склонам гор, моренам и осыпям среднегорий (1 700–2 300 м над ур. м.) и высокогорий (2400–3300) [23]. *T. dmitrievae* нередко доминирует в составе томилляров, встречающихся локально по всей территории заповедника [24]. Почвенный покров в местах произрастания вида покрыт щебнем, нередко с выходами крупных камней до метра в диаметре.

Материал собран в ущелье р. Кши-Каинды, северный макросклон Таласского Алатау. Для анализа архитектуры особей *T. dmitrievae* выбрано два участка, отличающихся по характеру субстрата.

1. Верховье р. Кши-Каинды, склон западной экспозиции, крутизна 20°, высота 2 206 м над ур. м. (42°22'3"N, 70°34'37"E). Верхняя граница арчевого пояса, разнотравно-типчачовая высокогорная степь (*Festuca kryloviana* Reverd., *Poa bulbosa* L., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Carex dimorphotheca* Stschegl., *Pedicularis dubia* B. Fedtsch., *Artemisia aschurbajewii* C. Winkl.). Почвы темно-коричневые с выходами камней. Общее проективное покрытие травостоя 30%, проективное покрытие *T. dmitrievae* – 2%.

2. Среднее течение р. Кши-Каинды, склон восточной экспозиции, крутизна 15°, высота 1 808 м над ур. м. (42°24'25"N, 70°34'4"E). Пояс арчевников, закустаренная разнотравно-ковыльная высокогорная степь (*Dasiphora phyllocalyx* Juz., *Stipa capillata* L., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Carex dimorphotheca* Stschegl., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *T. dmitrievae*). Почвы выщелоченные, покрытые щебнем. Общее проективное покрытие травостоя 30%, проективное покрытие вида – 3%.

В соответствии с классификацией М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова [25] в структуре куста у *T. dmitrievae* выделены эфемерные побеги, побеги ветвления и формирования, составная скелетная ось. Эфемерный побег – однолетний, выполняет роль обогащения куста ассимиляционными и репродуктивными органами, не участвует в построении многолетней системы побегов. Развивается силлептически. Побег ветвления – многолетний, предназначен для увеличения вегетативной многолетней массы ассимиляционных органов и семенной продуктивности. В основном развивается из зимующих почек. Побег формирования – это многолетний побег, выполняющий функцию омоложения побеговой системы куста и завоевания нового пространства; является основой для построения составной скелетной оси. Развивается из спящей или зимующей почки. Составная скелетная ось (ССО) – это совокупность последовательно сменяющих друг друга многолетних побегов формирования. Она развивается на основе моноподиально нарастающего побега формирования. После отмирания терминальной почки побега из спящей почки, наиболее близкой к месту отмирания, развивается новый заещающий побег формирования, повторяющий предыдущий. Нарастание ССО *T. dmitrievae* моноподиально-симподиальное. Каждый побег формирования в структуре оси представляет собой её прирост. В зависимости от происхождения выделены главная и материнская ССО. Главная ССО – это ось, которая сформировалась на основе первичного побега и имеет связь с главным корнем, материнская ССО – это любая ось n-го порядка. На главной и материнской ССО развиваются ССО 1-го (или n+1), 2-го (или n+2) и т.д. порядков. В работе применены термины: розеточный, безрозеточный, полурозеточный [26], верхнерозеточный [27] и среднерозеточный побег [28].

При описании побеговой системы *T. dmitrievae* использован архитектурный подход и выделена архитектурная единица [1, 18, 29]. Архитектурная единица (АЕ) – это основная структурно-функциональная единица, содержащая полный набор всех иерархически соподчиненных структур. Она характеризуется определенным набором признаков (направление роста, расположение репродуктивных структур, особенности нарастания, положение почек возобновления, число единиц более низкого уровня (метамер, элементарный побег, модуль), длина и т.д.) и является стабильной у каждого вида растения (меняется только количественно в зависимости от условий произрастания растения) [1]. Многократное повторение АЕ приводит к формированию общей архитектуры растения [29]. Архитектурная единица *T. dmitrievae*

*rievae* состоит из главной (или материнской  $n$ -го порядка) ССО, ССО 1-го (или  $n+1$ ) порядка, одиночных побегов формирования 1-го порядка, побегов ветвления и эфемерных побегов.

Онтогенез *T. dmitrievae* изучен согласно концепции дискретного описания, разработанной Т.А. Работновым и А.А. Урановым [30]. У *T. dmitrievae* выделено 7 онтогенетических состояний: проросток ( $p$ ), ювенильное ( $j$ ), имматурное ( $im$ ), виргинильное ( $v$ ), молодое генеративное ( $g_1$ ), зрелое генеративное ( $g_2$ ) и старое генеративное ( $g_3$ ). Фазы морфогенеза *T. karatavicus* выделены согласно характеристикам, приведенным О.В. Смирновой и дополненным Н.П. Савиных, В.А. Черёмушкиной [31].

Уточнение жизненной формы *T. dmitrievae* проведено с использованием эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова [26]. Тип биоморфы установлен в соответствии с фитоценотической классификацией О.В. Smirnova [30], построенной на особенностях пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней растения.

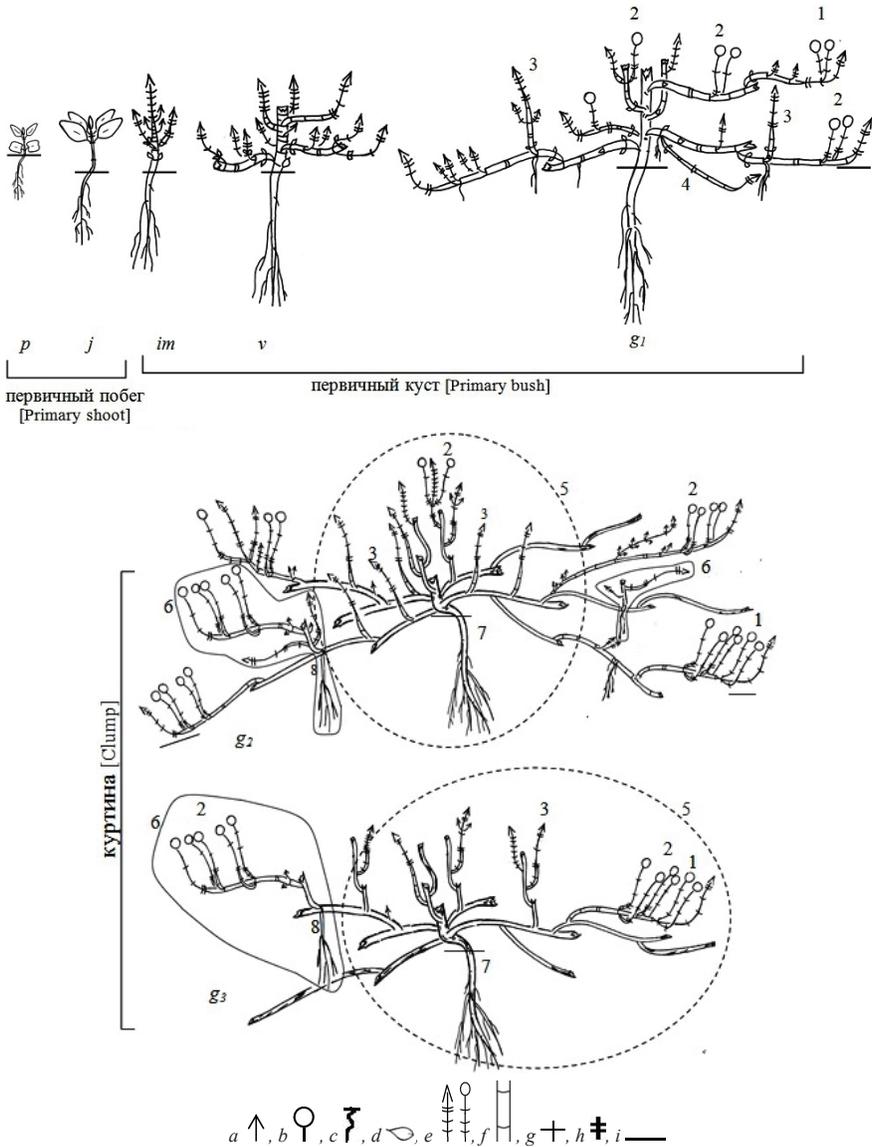
Для статистического анализа на первом участке (в разнотравно-типчачковой высокогорной степи) из 250 изученных особей отобрано по 25 особей каждого онтогенетического состояния. У каждой особи подсчитано число вегетативных и генеративных побегов в структуре куста, их длина, число составных скелетных осей и парциальных кустов, диаметр куста. Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью программы Microsoft Excel. Для каждого признака рассчитана средняя арифметическая со стандартной ошибкой, статистическая значимость различий рассчитана с помощью  $t$ -критерия Стьюдента (95%-ный уровень значимости).

### Результаты исследования и обсуждение

В условиях высокогорных степей Таласского Алатау *T. dmitrievae* развивается по-разному. При изменении условий произрастания у особей вида меняются архитектура, ход онтоморфогенеза и тип биоморфы.

Изучение *T. dmitrievae*, произрастающего на свободных от каменисто-щебнистых выходов участках субстрата в разнотравно-типчачковой высокогорной степи показало, что в его популяции встречаются особи как семенного, так и вегетативного происхождения. В ходе морфогенеза генета последовательно проходит фазу первичного побега, первичного куста, куртины; рамета проходит фазу парциального куста, системы парциальных кустов.

На начальных этапах онтогенеза (проросток, ювенильное состояние) особи представляют собой ортотропный первичный побег (рис. 1). Побег проростка имеет две семядоли и одну-две пары супротивно расположенных настоящих листьев. Семядоли широкояйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой, мелкие, до 0,4 см длины, черешковые. Листовые пластинки проростка также до 0,4 см длины, эллиптической формы с коротким черешком до 0,1 см длины. Гипокотиль 0,9 см, эпикотиль 0,6 см длины.



**Рис. 1.** Схема морфогенеза генеты *Thymus dmitrievae* (1 – эфемерный генеративный побег; 2 – дициклический генеративный побег ветвления; 3 – ортотропный вегетативный побег формирования; 4 – плагиотропный вегетативный побег формирования; 5 – первичный куст; 6 – частичный куст в составе куртины; 7 – главный корень; 8 – вторично стержневой корень; a – вегетативный побег; b – соцветие; c – придаточный корень; d – почка; e – годичный прирост вегетативного и генеративного побега соответственно; f – утолщенный многолетний участок побега или оси; g – узел; h – сближенные узлы; i – уровень почвы; онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – зрелое генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное)

[Fig. 1. A development scheme of *Thymus dmitrievae* genet (1 - Ephemeroous generative shoot; 2 - Bicyclic generative branching shoot; 3 - Orthotropic vegetative shoot formation; 4 - Plagiotropic vegetative shoot formation; 5 - Primary bush; 6 - Partial bush as part of the clump; 7 - Main root; 8 - Secondary taproot; a - Vegetative shoot; b - Inflorescence; c - Secondary root; d - Bud; e - Annual growth of vegetative and generative shoots, respectively; f - Thickened perennial part of the shoot or axis; g - Node; h - Close nodes; i - Level of the soil; ontogenetic states: p - Seedling, j - Juvenile, im - Immature, v - Virginal, g<sub>1</sub> - Young generative, g<sub>2</sub> - Mature generative, g<sub>3</sub> - Old generative]

Главный корень 4 см длиной. Проростки появляются весной и в этом же году переходят в ювенильное состояние. На побеге ювенильных особей сохраняются сухие семядольные листья и разворачиваются еще 2–3 пары накрест супротивных листьев.

По структуре первичный побег верхнерозеточный длиной до 1,5 см. В пазухах всех листьев закладываются почки. Главный корень ветвится (до III порядка), удлиняется и достигает 7 см. Семенное возобновление *T. dmitrievae* очень слабое. Проростки и особи ювенильного состояния в популяции единичны.

На второй год развития у иматурных особей ортотропный первичный побег состоит из двух годичных приростов (первого – верхнерозеточного и второго – розеточного) и достигает 2 см. Из почек в пазухах листьев первого годичного побега разворачиваются ортотропные верхнерозеточные вегетативные побеги. Образуется моноцентрический первичный куст. Фаза первичного куста сохраняется на протяжении следующих 6 лет. В иматурном состоянии особи находятся два года. За этот период первичный побег достигает длины 2,5 см и состоит из трех годичных приростов. Разворачиваются почки в пазухах листьев второго годичного прироста, общее число боковых побегов колеблется от 3 до 5 шт. (таблица). Диаметр куста не превышает 3 см. Длина главного корня до 8 см, ветвление до IV порядка.

#### Биометрические показатели онтогенетических состояний особей *Thymus dmitrievae*

[Biometric indices of ontogenetic states of *Thymus dmitrievae* individuals]

Биометрические показатели [Biometric indices]	Онтогенетические состояния [Ontogenetic states]				
	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> <sub>1</sub>	<i>g</i> <sub>2</sub>	<i>g</i> <sub>3</sub>
Число вегетативных побегов, шт. [Number of vegetative shoots, pcs.]	4,0±0,3	6,5±0,5	21,6±0,8	45,3±0,3	26,0±0,5
Длина вегетативных побегов, см [Length of vegetative shoots, cm]	1,8±0,4	1,6±0,3	1,9±0,2	2,2±0,4	1,2±0,3
Диаметр особи, см [Individual diameter, cm]	1,5±0,2	4,4±0,6	15,4±0,3	38,0±0,3	26,3±0,5
Число генеративных побегов, шт. [Number of generative shoots, pcs.]			11,1±0,4	27,8±0,4	9,7±0,4
Длина генеративных побегов, см [Length of generative shoots, cm]			1,9±0,2	2,4±0,3	2,2±0,2
Число ортотропно-плагиотропных ССО, шт. [Number of orthotropic-plagiotropic CSA, pcs.]				5,3±1,2	1,5±0,3

Окончание таблицы [Table (end)]

Биометрические показатели [Biometric indices]	Онтогенетические состояния [Ontogenetic states]				
	<i>im</i>	<i>v</i>	$\xi_1$	$\xi_2$	$\xi_3$
Число плагиотропных ССО, шт. [Number of plagiotropic CSA, pcs.]		1,5±0,3	2,0±0,3	7,9±0,7	3,3±0,3
Число ортотропных ССО, шт. [Number of orthotropic CSA, pcs.]			1,8±0,5	8,4±1,5	11,9±0,8
Число парциальных кустов, шт. [Number of partial bushes, pcs.]				3,2±0,6	1,1±0,2

*Примечание.* Представлено среднеарифметическое значение признака с ошибкой среднего. При подсчете ортотропно-плагиотропных ССО не учитывали главную ортотропно-плагиотропную ось. ССО – составная скелетная ось.

[*Note.* The arithmetic mean value of the feature and the error of the arithmetic mean value are given in the Table. When calculating orthotropic-plagiotropic compound skeletal axes, the main orthotropic-plagiotropic axis was not taken into account. CSA - Compound skeletal axis].

На четвертый год рост первичного побега заканчивается из-за отмирания терминальной почки в зимний период. Особи переходят в виргинильное состояние, их нарастание с моноподиального меняется на акросимподиальное. Боковой побег, близкий по положению к месту отмирания, становится замещающим побегом формирования и впоследствии полегает. Формируется ортотропно-плагиотропная моноподиально-акросимподиально нарастающая главная ССО. Боковые побеги сохраняют ортотропное положение и продолжают моноподиально нарастать. К концу пятого года в структуре куста прослеживается дифференциация боковых побегов: побеги в базальной части главной ССО полностью полегают и становятся основой для плагиотропных осей (ССО 1-го порядка), остальные сохраняют ортотропное направление роста и являются основой для формирования ортотропных ССО 1-го порядка. За счет ветвления боковых побегов диаметр куста увеличивается до 7 см. Главный и боковые корни I порядка утолщаются. Длина главного корня более 10 см.

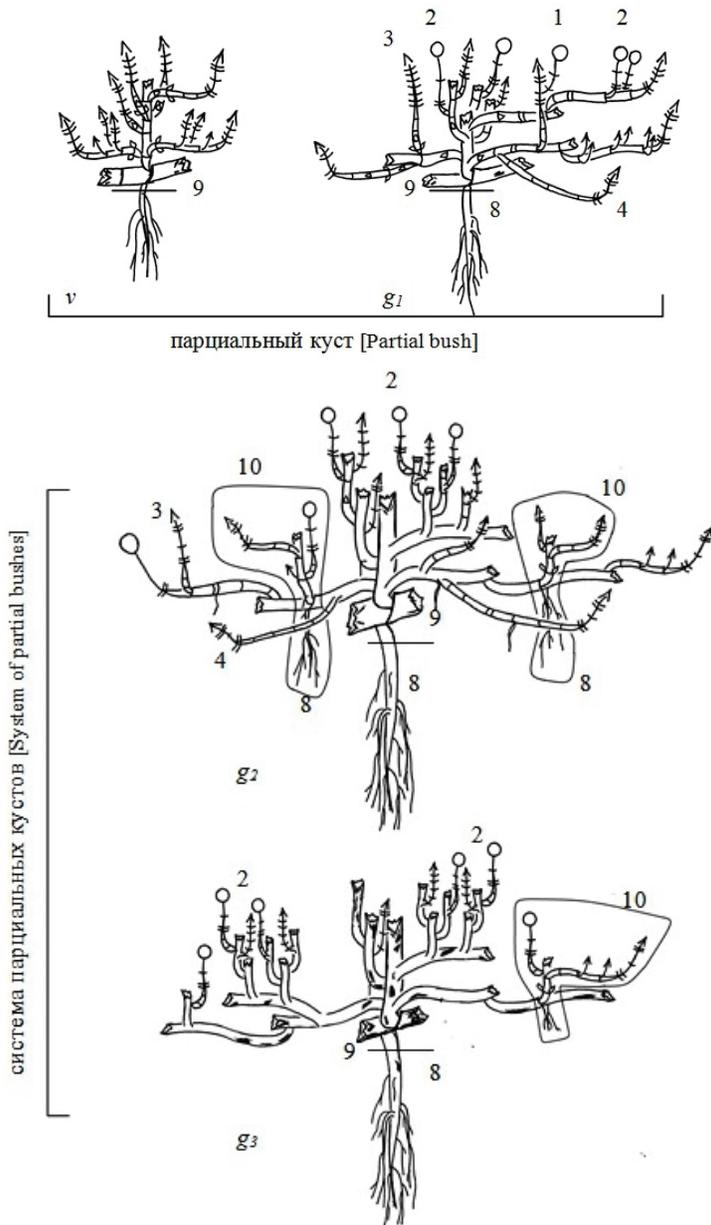
На шестой год особи переходят в молодое генеративное состояние. Из силлептических почек годовичных вегетативных побегов разворачиваются боковые безрозеточные эфемерные генеративные побеги. Кроме этого, в структуре куста появляются дициклические полу- и среднерозеточные генеративные побеги ветвления. Соцветие представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 3–5 пар дихазиев. В структуре куста выделяются ортотропные слаборазветвленные в базальной части вегетативные побеги формирования (до 5 см длиной). Они состоят из двух-трех верхнерозеточных вегетативных годовичных приростов. Развиваются эти побеги из спящих почек в узлах плагиотропных ССО 1-го порядка. В дальнейшем они станут основой для формирования ортотропно-плагиотропных ССО n-го порядка. Кроме этого, из спящих почек в базальной части плагиотропных ССО 1-го порядка развиваются многолетние плагиотропные верхнерозеточные побеги формирования, которые в дальнейшем также ста-

нут основой для соответствующих ССО  $n$ -го порядка. Куст разрастается, его диаметр достигает 20 см. Длительность молодого генеративного состояния 1–2 года.

На восьмой–девятый год особи переходят в зрелое генеративное состояние и представляют собой куртину, состоящую из первичного и парциальных кустов. Основой для формирования парциального куста становятся ортотропно-плагиотропные ССО  $n$ -го порядка, дальнейшее развитие которых соответствует развитию главной ортотропно-плагиотропной ССО. В том месте материнской оси, где развивается парциальный куст, придаточный корень утолщается, ветвится и становится вторично стержневым. Формируется новый центр закрепления территории. Расстояние от главного корня до парциального куста колеблется от 1 до 18 см.

Биоморфа меняется с моноцентрической на неявнополицентрическую. В зрелом генеративном состоянии особи находятся около 13 лет. За этот период куртина разрастается до 40 см в диаметре. В ее структуре выделяются 3–8 ортотропно-плагиотропных ССО, 5–15 плагиотропных ССО и 5–17 ортотропных ССО. В составе куртины может быть от 1 до 7 укореняющихся парциальных кустов. Практически все ортотропные побеги переходят к цветению. Особенностью побеговой системы является то, что чем выше по положению от субстрата располагаются побеги, тем больше в их структуре укороченных междоузлий, и наоборот, в структуре побегов, расположенных на поверхности субстрата, преобладают удлинённые междоузлия. В зрелом генеративном состоянии начинается вегетативное размножение, которое происходит в результате отмирания участка плагиотропной оси между первичным и парциальным кустами. Вегетативное размножение преобладает над семенным и обеспечивает самоподдержание популяции *T. dmitrievae*. К 20–21-му году материнская особь переходит в старое генеративное состояние, фаза куртины сохраняется. В её структуре уменьшается число парциальных кустов (1–2). Оси постепенно отмирают, их сухие остатки еще некоторое время сохраняются в структуре куртины. Диаметр особи уменьшается до 20 см. В течение следующих двух лет главный корень разрушается.

Морфогенез рамет, отделившихся от зрелой генеративной семенной особи, начинается с виргинильного (молодого генеративного) онтогенетического состояния. Раметы представляют собой отдельные парциальные кусты. Их морфогенез изображен на рис. 2. Раметы последовательно переходят из одного онтогенетического состояния в другое. В зрелом генеративном состоянии образуется система парциальных кустов, состоящая из 2–3 парциальных кустов, связанных участком материнской плагиотропной оси. В дальнейшем в этом состоянии наступает частичная морфологическая дезинтеграция. Образовавшиеся раметы второго поколения также омоложены до виргинильного (молодого генеративного) онтогенетического состояния и повторяют развитие материнской раметы. Последняя, в свою очередь, переходит в старое генеративное состояние и также представляет собой систему парциальных кустов.



**Рис. 2.** Морфогенез раметы *Thymus dmitrievae* (обозначения, как на рис. 1; 9 – участок материнской скелетной оси; 10 – парциальный куст (рамета следующего поколения после частичной морфологической дезинтеграции)

[**Fig. 2.** A development scheme of *Thymus dmitrievae* ramet (for symbols see Fig. 1 and 9 - Part of the maternal axis, 10 - Partial bush (ramet of the secondary generation after morphological disintegration)]

Длительность старого генеративного состояния не превышает двух лет. Вторично стержневой корень материнской раметы разрушается и вся система засыхает. Онтогенез рамет одного поколения реализуется в течение 15–17 лет.

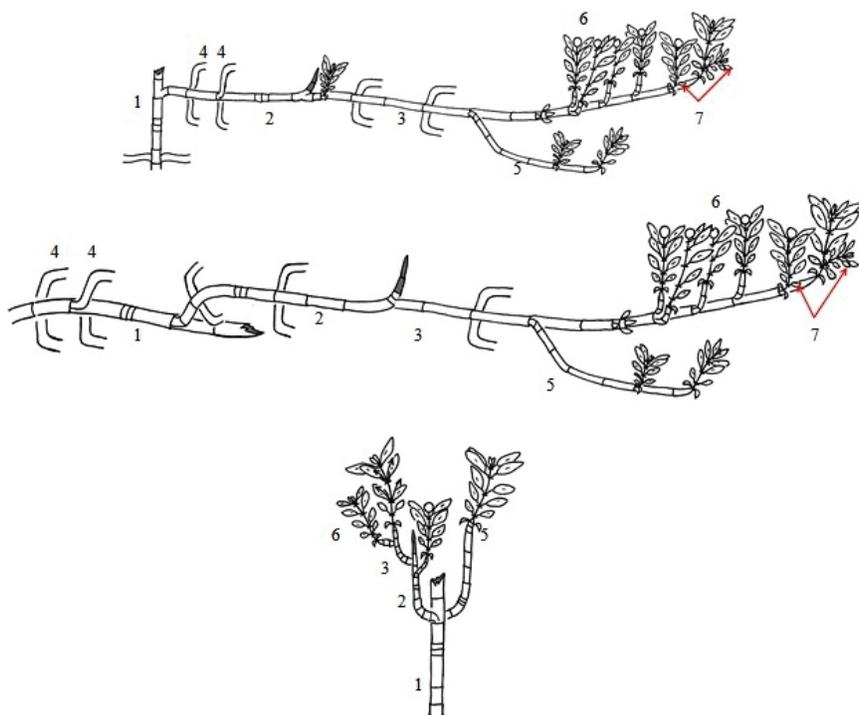
Морфогенез рамет, отделившихся от старой генеративной семенной особи, начинается с того же онтогенетического состояния. Раметы в виде парциальных кустов некоторое время существуют самостоятельно, но в дальнейшем быстро отмирают.

В закустаренной разнотравно-ковыльной высокогорной степи на почвенно-щебнистом субстрате *T. dmitrievae* не образует скоплений. Особи вида располагались отдельными локусами на участках, где скапливается влага. В развитии *T. dmitrievae* выявлены отличия. Главная ССО плагиотропная, ССО  $n$ -го порядка также плагиотропные или ортотропные. Плагиотропные оси распластаны по поверхности и редко укореняются нитевидными придаточными корнями. Диаметр кустов может достигать 50 см. В структуре зрелых генеративных особей не развиваются парциальные кусты. В морфогенезе особи проходят лишь две фазы: фазу первичного побега (проросток и особи ювенильного состояния) и первичного куста (особи в имматурном – старом генеративном состояниях). Первичный куст сохраняется до отмирания всей особи.

С использованием архитектурного подхода у взрослых особей *T. dmitrievae* выявлено разнообразие структуры. Установлено, что их структура складывается из разнообразных архитектурных единиц. Выделено 3 АЕ, отличающихся по положению в пространстве ССО: ортотропно-плагиотропная, плагиотропная, ортотропная.

### Архитектурная единица I

Основой АЕ I является главная (или материнская  $n$ -го порядка) ортотропно-плагиотропная моноподиально-акросимподиально нарастающая ССО, состоящая из 3 последовательно сменяющих друг друга побегов формирования, моноподиальное нарастание каждого до трех лет (рис. 3). Также в состав АЕ I входят ССО 1-го (или  $n+1$ ) порядка, одиночные побеги формирования 1-го порядка, побеги ветвления и эфемерные побеги. Составные скелетные оси 1-го (или  $n+1$ ) порядка развиваются на первом, втором и в базальной части третьего прироста главной (или материнской  $n$ -го порядка) ССО. Одиночные побеги формирования 1-го порядка отличаются от побегов формирования в структуре главной ССО: часто они розеточные; длительность их моноподиального нарастания 2–3 года; развиваются из спящих почек в средней части главной ССО (или материнской  $n$ -го порядка); обеспечивают запас почек возобновления; приводят к увеличению плотности и образованию формы куста. Иногда на основе одиночных побегов формирования строятся ортотропные АЕ III, отличающиеся слабым разнообразием составляющих элементов (нет боковых ССО).



**Рис. 3.** Архитектурные единицы *Thymus dmitrievae* (1–3 – первый–третий побег формирования (годовой прирост) составной скелетной оси; 4 – составная скелетная ось 1-го (или n+1) порядка; 5 – одиночный побег формирования; 6 – побег ветвления; 7 – эфемерный побег)  
**[Fig. 3.** Architectural units in *Thymus dmitrievae* (1-3 - First-third shoot formation (annual growth) of the composite skeletal axis; 4 - Composite skeletal axis of the 1<sup>st</sup> (or n+1) order; 5 - Single shoot formation; 6 - Branching shoot; 7 - Ephemeral shoot)

Побеги ветвления и эфемерные побеги развиваются на последнем приросте ССО. Архитектурная единица I может строиться как на основе главной ССО, так и на основе материнской ССО n-го порядка. В первом случае нарастание главной ССО прекращается к 10 годам, ее длина достигает 26 см. На протяжении еще 10–13 лет ось сохраняется, постепенно разрушаясь в апикальной части. Ее базальный участок, на котором развиваются ССО 1-го порядка, сохраняется практически до отмирания всей особи. Во втором случае развитие АЕ I происходит аналогично, но отмирание оси происходит быстрее.

### Архитектурная единица II

Структура АЕ II в целом соответствует структуре АЕ I. Она также состоит из главной (или материнской n-го порядка) ССО, ССО 1-го (или n+1) порядка и побегов, различных по функциональной значимости. Главная (или

материнская  $n$ -го порядка) моноподиально-акросимподиально нарастающая ССО имеет плагиотропное положение (см. рис. 3). Она также построена тремя последовательно сменяющимися друг друга побегами формирования, моноподиальное нарастание каждого до 3 лет. Дифференциация боковых побегов и осей соответствует боковым побегам и осям АЕ I. Развитие АЕ II происходит двумя способами: на основе главной ССО или на основе материнской ССО  $n$ -го порядка. Первый побег формирования (первый прирост) оси полегает, и все замещающие побеги формирования в дальнейшем имеют плагиотропное направление роста. Ортотропное положение сохраняется у побегов ветвления и эфемерных побегов. Длина главной (материнской  $n$ -го порядка) ССО в структуре АЕ II больше и достигает 40 см.

### Архитектурная единица III

Основой АЕ III является материнская  $n$ -го порядка ортотропная моноподиально-акросимподиально нарастающая ССО, состоящая из 2–3 ПФ, моноподиальное нарастание каждого до двух (редко трех) лет. В отличие от двух описанных выше архитектурных единиц в составе АЕ III нет ССО 1-го (или  $n+1$ ) порядка. Она образована материнской ССО  $n$ -го порядка, одиночными побегами формирования 1-го порядка, побегами ветвления и эфемерными побегами (см. рис. 3). Одиночные побеги формирования 1-го порядка развиваются на первом–втором приросте материнской ССО  $n$ -го порядка. Расположение побегов ветвления и эфемерных побегов такое же, как у двух других АЕ. Для всех боковых побегов характерно ортотропное положение. Еще одной особенностью является то, что по структуре практически все побеги в апикальной части АЕ розеточные. Нарастание материнской ССО  $n$ -го порядка прекращается к 7 годам, ее длина достигает 6 см. Ось полностью отмирает с апикальной части.

При описании *T. dmitrievae* А.П. Гамаюнова и А.А. Дмитриева [19] указывают, что жизненная форма вида – полукустарничек. Наши исследования показали, что в условиях высокогорных степей для *T. dmitrievae* характерна жизненная форма кустарничка (в зимний период отмирает только терминальная почка побега, акросимподиальный способ нарастания побегов). У взрослых генеративных особей за счет формирования парциальных кустов образуется несколько центров закрепления и удержания территории. По классификации О.В. Смирновой [30], такие виды относятся к видам с неявнополицентрической биоморфой.

Анализ особенностей онтоморфогенеза и архитектуры *T. dmitrievae* показал, что в зависимости от условий произрастания у особей проявляется ряд отличий. У особей, произрастающих на свободных от каменисто-щебнистых выходов участках субстрата в разнотравно-типчачковой высокогорной степи, архитектура складывается за счет повторения одновременно трех АЕ I–III. Главной является ортотропно-плагиотропная АЕ I, которая развивается из первичных структур. На ее основе строятся плагиотропные АЕ II

1-го порядка. Они, в свою очередь, становятся основой для формирования ортотропно-плагиотропных АЕ I n-го порядка, которые в дальнейшем будут новым звеном, для повторения предыдущей структуры. Ортотропная АЕ III n-го порядка развивается как на основе ортотропно-плагиотропных, так и на основе плагиотропных АЕ (I и II) в верхней части куста. Участие в сложении структуры особей трех АЕ, с одной стороны, обеспечивает захват территории, с другой – приводит к уплотнению куста. Такой способ сложения архитектуры приводит к формированию нескольких центров закрепления. Практически каждая ортотропно-плагиотропная АЕ I n-го порядка становится основой для формирования парциального куста. Морфогенез особей характеризуется разнообразием фаз (у генет: первичный побег, первичный куст, куртина; у рамет: парциальный куст, система парциальных кустов), среди которых самой длительной является фаза куртины (до 16 лет). Куртина формируется у особей в зрелом генеративном состоянии, а в старом генеративном состоянии происходит отмирание первичного куста, что приводит к засыханию всей куртины (иногда отделяются единичные парциальные кусты).

У особей, произрастающих на почвенно-щебнистом субстрате в закустаренной разнотравно-ковыльной высокогорной степи, структура складывается за счет многократного повторения двух АЕ: плагиотропной (АЕ II) и ортотропной (АЕ III). Главной является плагиотропная АЕ II. На ее основе формируются ортотропные и плагиотропные АЕ следующих порядков. Такое сложение архитектуры приводит к интенсивному разрастанию куста. Морфогенез состоит лишь из двух фаз, которые проходит генета: первичный побег и первичный куст. Фаза первичного куста наиболее продолжительна, она наступает в иматурном состоянии и сохраняется до отмирания особи в старом генеративном состоянии (до 22 лет).

Формирование жизненной формы кустарничка, поливариантность онтоморфогенеза и особенности архитектуры особей выявлены нами впервые для *T. dmitrievae* и являются механизмами адаптации вида к произрастанию в высокогорных степях.

### Выводы

1. *Thymus dmitrievae* существует в условиях высокогорных степей Таласского Алатау в виде кустарничка.

2. Структура взрослых особей *T. dmitrievae* построена за счет многократного повторения архитектурной единицы, которая 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 эфемерных побегов. Выявлено разнообразие архитектурных единиц, которые отличаются друг от друга направлением роста главной (материнской n-го порядка) составной скелетной оси: орто-

тропно-плагиотропная, плагиотропная и ортотропная. Определено значение каждой архитектурной единицы в сложении структуры особей: ортотропно-плагиотропная и плагиотропная – способствуют интенсивному захвату территории, формированию нескольких центров закрепления, на основе ортотропно-плагиотропной единицы формируются парциальные кусты; ортотропная – приводит к уплотнению куста.

3. В зависимости от особенностей субстрата выявлена поливариантность развития, выражающаяся в перестройках архитектуры, изменении типа биоморфы (моноцентрическая или неявнополицентрическая), ходе онтоморфогенеза, появлении вегетативного размножения. Особенности архитектуры и онтоморфогенеза *T. dmitrievae* являются механизмами адаптации вида к произрастанию в высокогорных степях Таласского Алатау.

*Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам научного отдела Аксу-Жабаглинского заповедника за помощь в организации и проведении экспедиционных работ, а также администрации заповедника в лице директора А.Н. Менлибекова за поддержку и предоставление технического оснащения.*

### Литература

1. 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. PP. 279–291. <https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
2. Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Annals of Botany. 2010. Vol. 105, № 2. PP. 205–220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>
3. Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Acereceae) в разных возрастных состояниях // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 1. С. 53–68.
4. Гетманец И.А. Морфоадаптивная обусловленность структурного разнообразия биоморф рода *Salix* L. Южного Урала // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 698–709. doi: [10.15372/SEJ20150504](https://doi.org/10.15372/SEJ20150504)
5. 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 // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 710–724. doi: [10.15372/SEJ20150505](https://doi.org/10.15372/SEJ20150505)
6. Недосеко О.И., Викторов В.П. Архитектурные модели *Salix traindra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
7. Gambino S., Ratto F., Bartoli A. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae) // Boletín de Sociedad Argentina de Botánica. 2016. Vol. 51, № 4. PP. 657–663.
8. Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 42. С. 140–159. doi: [10.17223/19988591/42/7](https://doi.org/10.17223/19988591/42/7)
9. Bartušková A., Klimešová J. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: does the origin of buds matter? // Botany. 2010. Vol. 88, № 7. PP. 630–638. <https://doi.org/10.1139/B10-044>

10. Савиных Н.П., Шишкина Н.И. Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 2 (34). С. 69–86.
11. Черёмушкина В.А., Гусева А.А. Морфогенез *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53, № 3. С. 380–393.
12. 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. PP. 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009>
13. Götmark F., Götmark E., Jensen A.M. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. 1095.
14. Гогина Е.Е. Род чабрец (тимьян) – *Thymus* L. // Биологическая флора Московской области / отв. ред. Т.А. Работнов. М. : МГУ, 1975. Вып. 2. С. 137–168.
15. Гогина Е.Е. О некоторых направлениях эволюции жизненных форм в роде *Thymus* L. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция / отв. ред. Т. И. Серебрякова. М. : Наука, 1981. С. 46–76.
16. Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М. : Наука, 1990. 208 с.
17. Cheryomushkina V., Talovskaya E., Astashenkov A. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs // *Biharean biologist*. 2019. № 13 (2). PP. 61–65.
18. 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, PP. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.021>
19. Гамаюнова А.П., Дмитриева А.А. *Thymus* L. // Флора Казахстана / под ред. Н.В. Павлова. Т. 7. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1964. С. 445–461.
20. Ивашенко А.А., Олонцева А.Х. Многолетние исследования арчевника (*Juniperus semiglobosa*+*J. turkestanica*) в заповеднике «Аксу-Джабаглы» // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття : матеріали наукової конференції, присвяченої 80-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 2003 р.). Канів : Київський національний ун-т ім. Тараса Шевченка, Канівський природний заповідник, 2003. С. 101–104.
21. Rachkovskaya E.I., Bragina T.M. Steppes of Kazakhstan: Diversity and Present State // *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. 2012. Vol. 6. PP. 103–148. <http://www.springer.com/series/7549>
22. Атажанова Г.А., Рязанцева О.Г., Сейдахметова Р.И., Адекенов С.М. Цитотоксическая активность эфирных масел и их компонентов // Российский биотерапевтический журнал. Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Противоопухолевая терапия: от эксперимента к клинике» (Москва, 20–21 марта 2014 года). 2014. Т. 13, № 1. С. 61.
23. Карамышева Н.Х. Флора и растительность заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). Алма-Ата : Наука Казахской ССР, 1973. 178 с.
24. Рачковская Е.И. Растительный покров Аксу-Жабаглинского заповедника // Труды Аксу-Жабаглинского государственного природного заповедника. 2016. Вып. 11. С. 149–170.
25. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 158 с.
26. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
27. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М. : Наука, 1997. 630 с.
28. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров : ВятГГУ, 2009. 130 с.

29. 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. PP. 375–407. <https://www.jstor.org/stable/42797608>
30. Smirnova O.V., Palenova M.M., Komarov A.S. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2002. Vol. 33, № 1. PP. 1–10. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1013889926529>
31. Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // *Сибирский экологический журнал*. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670. doi: [10.15372/SEJ20150501](https://doi.org/10.15372/SEJ20150501)

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.; повторно 30.08.2019 г.;  
принята 11.09.2019 г.; опубликована 27.09.2019 г.

**Авторский коллектив:**

**Черёмушкина Вера Алексеевна** – профессор, д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории популяционной биологии и биоморфологии, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-1502-7006>

E-mail: [cher.51@mail.ru](mailto:cher.51@mail.ru)

**Таловская Евгения Борисовна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории популяционной биологии и биоморфологии, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5864-5712>

E-mail: [kolegova\\_e@mail.ru](mailto:kolegova_e@mail.ru)

**Астащенко Алексей Юрьевич** – канд. биол. наук, с.н.с., зав. лабораторией популяционной биологии и биоморфологии, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>

E-mail: [astal@bk.ru](mailto:astal@bk.ru)

**Гусева Александра Алексеевна** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории популяционной биологии и биоморфологии, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: [guseva.sc@list.ru](mailto:guseva.sc@list.ru)

**Дзюманов Самат** – зам. директора по науке Аксу-Жабаглинского государственного заповедника (Казахстан, 131610, пос. Жабаглы, ул. Абая, 8).

E-mail: [samat.reserve@mail.ru](mailto:samat.reserve@mail.ru)

**For citation:** Cheryomushkina VA, Talovskaya EB, Astashenkov AYu, Guseva AA, Dzhumanov S. Biology of *Thymus dmitrieva* Gamajun. (Lamiaceae) in the protected area (Aksu-Dzhabagly Reserve). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;47:103-122. doi: [10.17223/19988591/47/7](https://doi.org/10.17223/19988591/47/7) In Russian, English Summary

**Vera A. Cheryomushkina<sup>1</sup>, Evgeniya B. Talovskaya<sup>1</sup>,  
Alexey Yu. Astashenkov<sup>1</sup>, Alexandra A. Guseva<sup>1</sup>, Samat Dzhumanov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

<sup>2</sup> Aksu-Zhabagly State Nature Reserve, Zhabagly, Kazakhstan

**Biology of *Thymus dmitrieva* Gamajun. (Lamiaceae)  
in the protected area (Aksu-Dzhabagly Reserve)**

The aim of our work was to study the architecture and morphogenesis of *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae Lindl.) growing in the Tien-Shan mountains to identify

morphological mechanisms of its adaptation to growing conditions. The main habitat of the species is steppe communities in forest, subalpine and alpine zones of the mountains. According to AP Gamayunova and AA Dmitrieva (1964), *T. dmitrievae* in different habitats is characterized by the density of head inflorescence, leaf size, calyx teeth shape and its pubescence. Information about the biology of this species is absent in literature.

We conducted our study on the territory of the Aksu-Zhabagly Reserve (Western part of the Talas Alatau): 1) the Kshi-Kaindy upriver (42°22'31"N, 70°34'37"E, altitude of 2206 m above sea level), the upper limit of the juniper belt, forb-fescue high-mountain steppe, dark brown soil among the outcrops of stones; 2) middle reaches of the Kshi-Kaindy river, (42°24'25"N, 70°34'42"E, altitude of 1808 m above sea level), the belt of junipers, bushy forb-feather-grass mountain steppe, soils are leached and covered with cobbles. The life form of *T. dmitrieva* was specified using ecological-morphological classification of life forms by IG Serebryakov (1962). The biomorph type was established in accordance with OV Smirnova et al.'s (2002) phytocoenotic classification developed on the features of spatial distribution of shoots, buds and roots of plants. The morphogenesis phases of *T. dmitrieva* were selected according to the characteristics given by OV Smirnova and supplemented by NP Savinykh and VA Cheryomushkina (2015). In 25 individuals of each ontogenetic state, we calculated the number of vegetative and generative shoots in the bush structure, their length, the number of compound skeletal axes and partial bushes, and the bush diameter. The data for each feature are presented as an arithmetic mean with a standard error. When describing the shoot system of *T. dmitrievae*, we used the architectural approach (Caraglio and Edelin, 1990; Barthélémy and Caraglio, 2007; Millan et al., 2019), according to which an architectural unit consisting of the main (or maternal n-order) composite skeletal axis, the composite skeletal axis of the 1st (or n+1) order, single shoots of the 1st order formation, branching shoots and ephemeral shoots was distinguished.

The analysis of shoot formation, the pattern of death of shoots and the method of their growth showed that *T. dmitrievae* was characterized by the life form of the dwarf shrub. Depending on the characteristics of the substrate, we revealed polyvariance of individuals. In the areas of substrate free from stony-gravelly outcrops, the morphogenesis of individuals is characterized by a variety of phases (in genets: primary shoot, primary bush, clump; in ramets: partial bush, the system of partial bushes), the clump phase being the longest of them (until 16 years) (See Fig. 1). The structure of individuals is formed by repeating three architectural units: orthotropic-plagiotropic, plagiotropic and orthotropic (See Fig. 3). The presence of an individual of simultaneously three architectural units in the structure ensures the seizure of the territory and leads to the compaction of the bush. In this case, several centers of consolidation form in the structure of the bush (See Table). In individuals growing on a soil and stony substrate, morphogenesis consists of two phases that take place in genets: primary shoot and primary bush. The phase of the primary bush is the longest. It occurs in the immature state and continues until the death of the individual in the old generative state (until 22 years) (See Fig. 2). The structure of individuals is formed by multiple repeating of two architectural units: plagiotropic and orthotropic (See Fig. 3), which leads to intensive growth of the bush.

*The paper contains 3 Figures, 1 Table and 31 References.*

**Key words:** *Thymus dmitrievae*; architectural unit; morphogenesis; morphological adaptation; dwarf shrub; Talas Alatau.

**Funding:** This work was carried out with the financial support of the grant of the Russian Foundation for Basic Research within the framework of Scientific Project No 18-04-00621-a and Project of the State Assignment of Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No AAAA-A17-117012610053-9.

**Acknowledgments:** The Authors express their deep gratitude to the staff of the Scientific Department of the Aksu-Zhabagly Reserve for their help in organizing and conducting expedition works, as well as to the administration represented by the director Menlibekov AN for the support and provision of technical equipment.

*The authors declare no conflict of interest.*

### References

1. 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;137(4-5):279-291. doi: [10.1080/01811797.1990.10824889](https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889)
2. Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*. 2010;105(2):205-220. doi: [10.1093/aob/mcp273](https://doi.org/10.1093/aob/mcp273)
3. Antonova IS, Gnilovskaya AA. Shoot systems of *Acer negundo* L. (Aceraceae) crown in different age stages. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2013;98(1):53-68. In Russian
4. Getmanets I. Morphoadaptive determination of structural diversity of biormorphs of *Salix* L. species in Southern Urals. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):574-583. doi: [10.1134/S1995425515050078](https://doi.org/10.1134/S1995425515050078)
5. Kostina MV, Barabanshikova NS, Bityugova GV, Yasinskaya OI, Dubach AM. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):584-597. doi: [10.1134/S1995425515050091](https://doi.org/10.1134/S1995425515050091)
6. Nedoseko O, Viktorov V. Arkhitekturnye modeli *Salix triandra* L. i *Salix fragilis* L. [Architectural models *Salix triandra* L. and *Salix fragilis* L.]. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii = Environment and Human: Environmental Studies*. 2016;2:39-50. In Russian
7. Gambino S, Ratto F, Bartoli A. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). *Boletín de Sociedad Argentina de Botánica*. 2016;51(4):657-663.
8. Goroshkevich SN. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:140-159. doi: [10.17223/19988591/42/7](https://doi.org/10.17223/19988591/42/7) In Russian, English Summary
9. Bartušková A, Klimešová J. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: Does the origin of buds matter? *Botany*. 2010;88(7):630-638. doi: [10.1139/B10-044](https://doi.org/10.1139/B10-044)
10. Savinykh NP, Shishkina NI. *Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):69-86. In Russian, English Summary
11. Cheryomushkina VA, Guseva AA. Morphogenesis of *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) and ontogenetic structure of its coenopopulations. *Rastitel'nye resursy*. 2017;53(3):380-393. In Russian
12. 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;64:69-84. doi: [10.1016/j.jaridenv.2008.09.009](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009)
13. Götmark F, Götmark E, Jensen AM. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1095. doi: [10.3389/fpls.2016.01095](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01095)
14. Gogina EE. Rod chabrets (tim'yan) - *Thymus* L. [*Thymus* L. genus]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological flora of Moscow oblast]. Vol. 2. Rabotnov TA, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1975. pp. 137-168. In Russian

15. Gogina EE. O nekotorykh napravleniyakh evolyutsii zhiznennykh form v rode *Thymus* L. [Some evolution trends of life forms in *Thymus* L.]. In: *Zhiznennyye formy: struktura, spektry, evolyutsiya* [Life forms: Structure, spectra, evolution]. Serebryakova TI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1981. pp. 46-76. In Russian
16. Gogina EE. Izmenchivost' i formoobrazovanie v rode tim'yan [Variability and morphogenesis in *Thymus*]. Moscow: Nauka Publ.; 1990. 208 p. In Russian
17. Cheryomushkina V, Talovskaya E, Astashenkov A. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs. *Biharean biologist*. 2019;13(2):61-65.
18. Millan M, Rowe NP, 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;251:1-10. doi: [10.1016/j.flora.2018.11.021](https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.021)
19. Gamayunova AP, Dmitrieva AA. *Thymus* L. [*Thymus* L.]. In: *Flora Kazakhstana* [Flora of Kazakhstan]. Vol. 7. Pavlov NV, editor. Alma-Ata: Publishing house of Kazakh SSR Academy of Sciences Publ.; 1964. pp. 445-461. In Russian
20. Ivashchenko AA, Olontseva AKh. Mnogoletnie issledovaniya archevnika (*Juniperus semiglobosa*+*J. turkestanica*) v zapovednike «Aksu-Dzhabagly» [Long-term studies of *Juniperus semiglobosa*+*J. turkestanica* in the Aksu-Dzhabagly Reserve]. In: *Rol' prirodnoprirodnykh teritoriy u pidtri'anni bioriznomanitya*. Materiali naukoivoi konferentsii [The role of Nature Reserves in supporting biodiversity. Proc. of the Sci. Conf. (Kaniv, Ukraine, 2003)]. Kyiv: Taras Shevchenko national University of Kyiv, Kiev Nature Reserve Publ.; 2003. pp. 101-104. In Russian
21. Rachkovskaya EI, Bragina TM. Steppes of Kazakhstan: Diversity and present state. In: *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World. Plant and Vegetation*. Werger MJA and van Staalduinen MA, editors. Dordrecht: Springer Publ.; 2012; Vol. 6. pp. 103-148. doi: [10.1007/978-94-007-3886-7\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-007-3886-7_3)
22. Atazhanova GA, Ryazantseva OG, Seydakhmetova RI, Adekenov SM. Tsitotoksicheskaya aktivnost' efinnykh masel i ikh komponentov [Cytotoxic activity of essential oils and their components]. In: *Materialy vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii "Protivoopukholevaya terapiya: ot eksperimenta k klinike"* [Antitumor therapy: From experiment to clinic. Proc. of the Sci. Conf. (Moscow, Russia, 20-21 March 2014)]. *Rossiyskiy bioterapevticheskiy zhurnal = Russian Journal of Biotherapy*. 2014;13(1):61. In Russian
23. Karmysheva NH. Flora i rastitel'nost' zapovednika Aksu-Dzhabagly (Talasskiy Alatau) [Flora and vegetation of the Aksu-Dzhabagly Reserve (Talas Alatau)]. Alma-Ata: Science of the Kazakh SSR Publ.; 1973. 178 p. In Russian
24. Rachkovskaya EI. Rastitel'nyy pokrov Aksu-Zhabaglinskogo zapovednika [Vegetation cover of Aksu-Dzhabagly nature reserve]. Kovshar' AF, editor. In: *Trudy Aksu-Zhabaglinskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. Sbornik nauchnykh statey* [Proceedings of Aksu-Dzhabagly Nature Reserve]. Almaty: BKK Druck Publ.; 2016; Vol. 11. pp. 149-170. In Russian
25. Mazurenko MT, Khokhryakov AP. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of dwarf scrubs]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 158 p. In Russian
26. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynnykh [Ecological plant morphology: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
27. Nukhimovskiy EL. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy: Teoriya organizatsii biomorf [Fundamentals of biomorphology of seed plants: Theory of biomorph organization]. Moscow: Nauka Publ.; 1997. Vol. 1. 630 p. In Russian
28. Bobrov YuA. Grushankovye Rossi [Pyrolaceae of Russia]. Kirov: VyatGGU Publ.; 2009. 130 p. In Russian

29. Barthélémy D, Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 2007;99(3):375-407. doi: [10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260)
30. Smirnova OV, Palenova MM, Komarov AS. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2002;33(1):1-10. doi: [10.1023/A:1013889926529](https://doi.org/10.1023/A:1013889926529)
31. Savinykh NP, Cheryomushkina VA. Biomorphology: Current status and prospects. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):541-549. doi: [10.1134/S1995425515050121](https://doi.org/10.1134/S1995425515050121)

*Received 12 April, 2019; Revised 30 August 2019;  
Accepted 11 September 2019; Published 27 September 2019*

**Author info:**

**Cheryomushkina Vera A**, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-1502-7006>

E-mail: [cher.51@mail.ru](mailto:cher.51@mail.ru)

**Talovskaya Evgeniya B**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5864-5712>

E-mail: [kolegova\\_e@mail.ru](mailto:kolegova_e@mail.ru)

**Astashenkov Alexey Yu**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>

E-mail: [astal@bk.ru](mailto:astal@bk.ru)

**Guseva Alexandra A**, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [guseva.sc@list.ru](mailto:guseva.sc@list.ru)

**Dzhumanov Samat**, Deputy Director for Science, Aksu-Zhabagly State Nature Reserve, 8 Abaya Str., Village of Zhabagly 131610, Kazakhstan.

E-mail: [samat.reserve@mail.ru](mailto:samat.reserve@mail.ru)