

**МОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *KUDRJASCHEVIA ALLOTRICHA* (LAMIACEAE)
В ПЕТРОФИТНЫХ ГРУППИРОВКАХ ПАМИРО-АЛАЯ**

А.Ю. Асташенков¹, Д. Саидов²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,

630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: astal@bk.ru

²Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН РТ (Таджикистан),

734017, Республика Таджикистан, Душанбе, ул. Каримова, 27, e-mail: dovud_s83@mail.ru

Приведены результаты по изучению онтогенеза и оценке современного состояния ценопопуляций *Kudrjaschevia allotricha* Pojark в условиях Язгулемского хребта и Западного Памира. Установлено, что особи развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, для них характерны два варианта морфогенеза (первичный побег → главная ось → первичный куст и первичный побег → главная ось → первичный куст → клон). Изученные ценопопуляции стабильные, нормальные. В условиях Язгулемского хребта онтогенетический спектр ценопопуляций левосторонний, в условиях Западного Памира – центрированный.

Ключевые слова: *Kudrjaschevia allotricha*, морфогенез, онтогенетическая структура, ценопопуляции, Язгулемский хребет, Западный Памир.

**MORPHOGENESIS AND ONTOGENETIC STRUCTURE
COENOPULATION OF *KUDRJASCHEVIA ALLOTRICHA* (LAMIACEAE)
IN PETROPHIT GROUPING OF VEGETATION OF PAMIRO-ALAY**

A.Yu. Astashenkov¹, D. Saidov²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,

630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: astal@bk.ru

²Institute of Botany, Physiology and Genetics of Plants, Academy of Sciences of RT (Tajikistan),

734017, Republic of Tajikistan, Dushanbe, Karamova str., 27, e-mail: dovud_s83@mail.ru

The article covers results of research on characteristics of ontogenesis and ontogenetic structure of *Kudrjaschevia allotricha* of conditions of Ridge Yazgulemskiy and Western Pamirs. It was determined that individuals development sympodial long shoots model and morphogenesis of *Kudrjaschevia allotricha* individuals can follow some paths of development: primary shoot → sympodial axis → primary bush and primary shoot → sympodial axis → primary bush → clone. The coenopopulation studied is stable and normal. Ontogenetic spectrum is left side of conditions in the Ridge Yazgulemskiy and of conditions in the Western Pamirs – it is centered.

Key words: *Kudrjaschevia allotricha*, morphogenesis, ontogenetic structure, coenopopulation, Ridge Yazgulemskiy, Western Pamirs.

ВВЕДЕНИЕ

Растительность горных осыпей и виды, их составляющие, до сих пор слабо изучены. Описаны различные ассоциации каменистых осыпей Горного Алтая и Саян (Полякова, 2010; Ermakov et al., 2006), имеются сведения о растительности осыпей Гиссарского хребта (Памиро-Алай) и ее роли в их закреплении (Джураев, 1974). Однако публикаций, посвященных особенностям биологии видов, произрастающих в этих эдафических условиях, немного. Так, даны анализ и характеристика петрофитов Русского Алтая (Пяк, 2003), рассмотрены морфологические особенности некоторых растений каменистых осыпей Горного Алтая (Нухимов-

ский, 2002) и высокогорий Памира (Станюкович, 1949; Стешенко, 1965, 1974; и др.). Описан морфогенез и выявлены морфологические механизмы адаптации к подвижному субстрату у немногих видов Памиро-Алая (Асташенков, Бобоев, 2014; Черемушкина, 2014). Работы по структуре ценопопуляций видов осыпных склонов и осыпей практически отсутствуют (Черемушкина, Асташенков, 2014; Cheryomushkina, 2007).

Цель работы – изучить онтоморфогенез особей и онтогенетической структуры ценопопуляций *Kudrjaschevia allotricha* в петрофитных растительных группировках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ранее на основании морфологического строения цветка род *Kudrjaschevia* был выделен в самостоятельный таксон из рода *Nepeta* (Пояркова, 1954). Однако А.Л. Буданцев (1993) при детальном сравнительном анализе диагностических признаков не выявил сколько-нибудь значительных отличий видов этого рода от видов рода *Nepeta*. В связи с этим род *Nepeta* этим автором понимается в более широком объеме, включающем в себя и виды рода *Kudrjaschevia*. Спорный вопрос о таксономическом статусе этого рода – вопрос будущих исследований.

Kudrjaschevia allotricha Pojark. – кудряшевия разноволосая – стержнекорневое каудексовое многопобеговое поликарпическое травянистое растение с моноциклическими удлинненными монокарпическими побегами. Стебли сероватые или беловато-опушенные. Листья широкояйцевидные с зубчатым краем, опушенные простыми волосками. Каудекс темно-бурый, компактный, с хорошо выраженными 2–3 каудиклами.

Ареал *K. allotricha* сосредоточен на Памиро-Алае, в основном на Западном Памире и прилегающих к нему районах. Вид произрастает в поясе высокогорных степей и пустынь; в ковыльно-солянково-полянных группировках, на каменистых и щебнистых склонах (Кочкарева, 1986).

Онтогенез особей *K. allotricha* описан в условиях Язгулемского хребта в долине р. Язгулем (Ванчский район).

ЦП 1 исследовалась в ущелье Оудуи, верховье р. Мотраун-Дара на сероземном склоне (35°) борта временного водотока. ЦП находится на высоте 3100 м над ур. м. ОПП растительной группировки – 8 %, оно состоит преимущественно из особей *K. allotricha* (ПП 3 %) и *Poa angustifolia* L., *Stipa turkestanica* Hack.; **ЦП 2** – в низовье р. Мотраун-Дара, в нижней части крутого осыпного склона

(50°) с крупнообломочными камнями материнской породы. ЦП исследовали на склоне северо-восточной экспозиции на высоте 1900 м над ур. м. ОПП разреженной растительной группировки – 8 %. Из растительности доминируют злаки *Poa angustifolia*, *Stipa turkestanica*, ПП *K. allotricha* – 3 %. **ЦП 3** изучали на Западном Памире в ущелье Гарм-Чашма. Она расположена на зарастающей осыпи восточного склона (50°), на высоте 2800 м над ур. м. Осыпь сложена камнями разного размера осадочной породы. В разнотравной группировке преобладают *Artemisia porrecta* Ferula, *Ferula foetidissima* Regel et Schmailh, *Onobrychus darwasica* Vass. ПП *K. allotricha* – 5 %.

В работе использовали популяционно-онтогенетические подходы. За счетную единицу брали особь, клон. При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; и др.). Фазы морфогенеза описаны согласно представлениям Т.И. Серебряковой (1987), О.В. Смирновой с соавторами (1976). Онтогенетический спектр описывали на основе учета 40 площадок размером в 1 м² каждая, заложенных регулярным способом на трансектах шириной в 1 м² вдоль и поперек склона. Характеристика онтогенетической структуры ЦП дана по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Тип популяции определялся по классификациям А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). В качестве интегральных характеристик популяционной структуры использовали следующие демографические показатели: Δ – индекс возрастности (Уранов, 1975) и ω – индекс эффективности (Животовский, 2001). Экологическую плотность определяли исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечает А.И. Пояркова (1954), *K. allotricha* иногда образует полукустарниковую жизненную форму. Нами описан онтогенез особей травянистой биоморфы. На момент сбора материала проростков нами не обнаружено. Однако сохранившиеся остатки у ювенильных особей позволяют охарактеризовать проростки как однопобеговые невысокие растения с округлыми семядолями. Онтогенез особей и его поливариантность изображены на рис. 1.

В ювенильное состояние растения переходят в год прорастания семян и находятся в фазе первичного побега. Ювенильные особи – это однопобеговые моноподиально нарастающие растения высотой 1.4–5.0 см. Ось первичного побега состоит из 2–3 укороченных метамеров с чешуевидными

и 4–6 удлиненными метамерами с ассимилирующими листьями. Зеленые листья черешковые с широкояйцевидной с зубчатым краем пластинкой 0.6–0.9 см длиной и 0.4–0.5 см шириной, опушенные простыми волосками. В пазухах всех листьев закладываются почки: в базальной части побега – они закрытые, верхние по положению – открытые. За счет контрактильной деятельности главного корня базальная часть побега втягивается в почву, а надземная часть к концу вегетации отмирает.

Находящийся в почве резид становится первым звеном каудекса. Главный корень по всей длине слабо ветвится, образуя тонкие боковые корни II–III порядков. Длительность состояния – 1 год.

Начиная со второго года жизни, особи нарастают симподиально и переходят в следующую

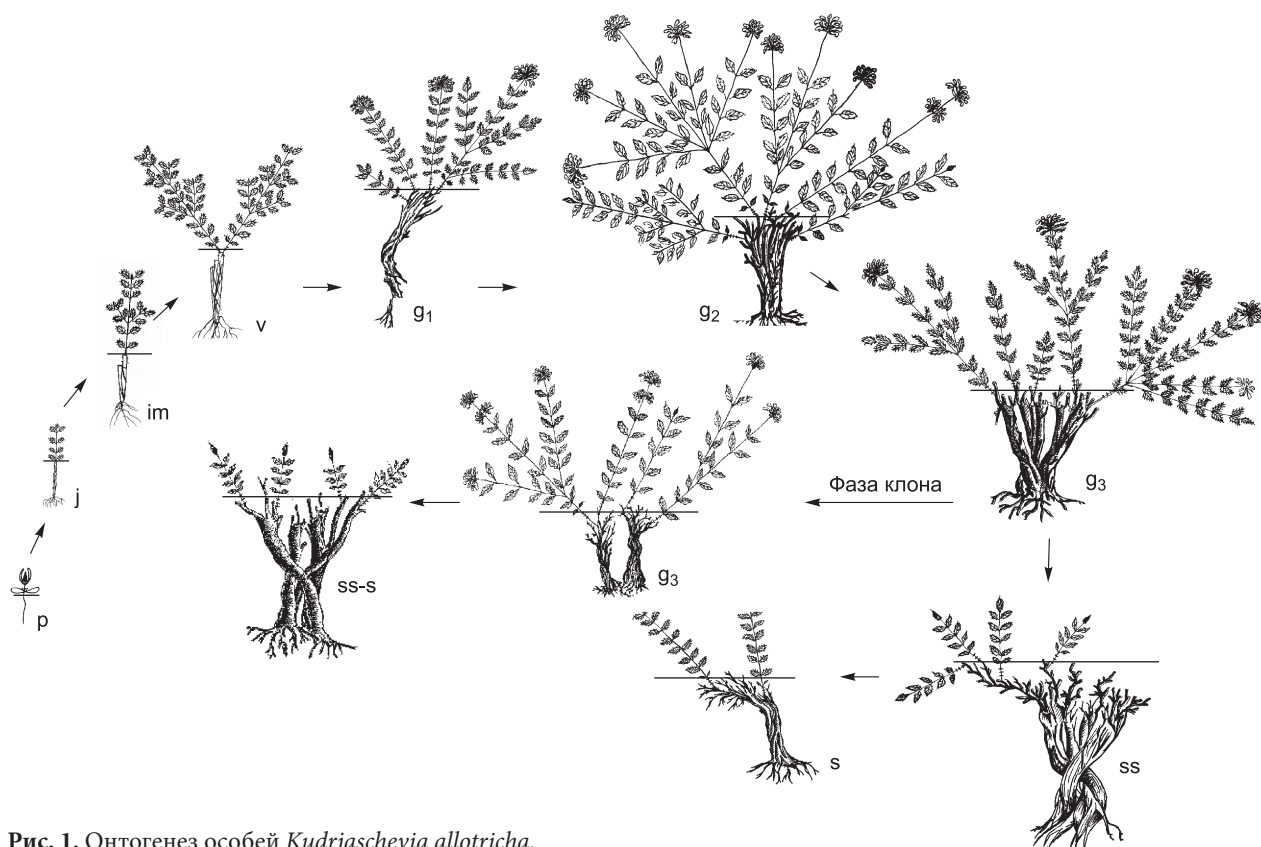


Рис. 1. Онтогенез особей *Kudrjaschevia allotricha*.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; стрелки – переход из одного онтогенетического состояния в другое и его варианты.

фазу развития – “главная ось”. В **имматурном** состоянии побег замещения образуется из почки второго, реже третьего метамера на сохранившейся базальной части побега прошлого года. Побег возобновления ортотропный, удлинённый, его структура подобна побегу ювенильных особей (2–3 коротких метамера с чешуевидными и 4–6 удлинённых метамеров с зелеными листьями). Форма ассимилирующих листьев широкояйцевидная, их длина (с учетом черешка) не превышает 1.3–1.4 см, ширина – 0.5–0.6 см. Нередко годичный побег ветвится. На его оси разворачиваются 1–4 боковых силлептических побега II порядка. Побеги обогащения удлинённые, состоят из 2–5 пар зеленых листьев. Иногда в результате механического повреждения или усыхания верхушечной почки материнского побега лидирующее положение занимает один, реже два боковых побега, развившихся из одного метамера. Побег(и) замещения формируется в пазухах листьев ниже места гибели терминальной почки. Высота такого побега зависит от времени его появления в вегетационном периоде. Его длина колеблется от 5 до 10 см. После вегетации надземная часть побега текущего года отмирает до базальной части. Почками регулярно возобновления оказываются почки второго,

реже третьего метамера. Нереализованные почки становятся спящими.

Каудекс представляет собой главную ось, состоящую из резидов ($n + 1$)-го порядка. Каудекс и главный корень утолщаются. Главный корень достигает в диаметре 0.1–0.2 мм, в длину увеличивается до 9.5–11.0 см. Длительность состояния не более двух лет.

На 3–4 год растения переходят в **виргинильное** онтогенетическое состояние. Особи, как правило, ветвятся и находятся в фазе *первичного куста*, который состоит из 2–3 анизотропных побегов, развернувшихся из почек регулярного возобновления. На побеге увеличивается число метамеров с зелеными листьями до 8, число метамеров с чешуевидными листьями остается прежним (3 метамера). Форма листьев такая же, как в предыдущем онтогенетическом состоянии, и остается неизменной в течение всего онтогенеза. Длина листа достигает 1.4–1.6 см, ширина – 0.8–1.0 см. Годичный побег в надземной части ветвится, образуя побеги II порядка (от 1 до 3 побегов) разной длины (от 0.9 до 3.0 см). В редких случаях развиваются побеги III порядка. Очень часто, в случае травматического повреждения верхушечной почки материнского побега, из нижележащих почек

развиваются 1–2 боковых побега замещения. В этом состоянии, помимо основной боковой почки, в пазухе зеленого листа формируется одна сериальная почка. Она закладывается только в пазухе того листа, в котором разворачивается боковой побег. Функционально сериальная почка остается всегда нереализованной.

В подземной сфере каудекс представлен симподиальной разветвленной системой укороченных резидов. Его длина не превышает 0.5–0.6 см, диаметр – 0.2–0.3 см. Главный корень достигает 10–17 см в длину и утолщается в базальной части до 0.2–0.3 см. Длительность состояния не превышает двух лет.

На 5–6 год растения зацветают. **Молодые генеративные особи** представлены кустом, состоящим из 1–3 моноциклических анизотропных генеративных и 1–2 удлинённых вегетативных (или скрытогенеративных) побегов. Побег возобновления разворачиваются из почек второго метамера, сохранившихся на резиде. Нередко из почек первого метамера разворачиваются вегетативные или скрытогенеративные побеги. Нереализованные почки становятся спящими и со временем могут полностью отмирать. В структуре генеративного побега (в базальной части) четко выделяется зона возобновления, состоящая из 2–3 укороченных метамеров с чешуевидными листьями. Выше по оси формируются 5–7 удлинённых метамеров с зелеными листьями, заканчивает ось открытый головчатый фрондозный тирс, состоящий из 5–6 супротивно расположенных двойных дихазиев, редуцированных до монохазия. Высота монокарпических побегов достигает 15–35 см. Размеры листовой пластинки зеленых листьев остаются практически неизменными и не отличаются от размеров предыдущего состояния. В зоне удлинённых метамеров в пазухах зеленых листьев разворачиваются от 2 до 6 боковых побегов II порядка. Часть из них становится паракладиями, а остальные вегетативными. Как правило, паракладиями оказываются нижние боковые побеги. Вегетативные побеги разной длины (от 1.0 до 5.5 см), в свою очередь, могут ветвиться до III порядка. Побег III порядка слабо развиты, их длина не превышает 0.4–0.5 см.

Отмирание монокарпических побегов происходит до базальной части, на которой сохраняются закрытые почки возобновления.

Каудекс компактный, состоит из системы сильно сближенных укороченных резидов. За счет накопления в каудексе питательных веществ он радиально разрастается и увеличивается в размерах. Его диаметр достигает 0.9–1.5 см. Главный корень увеличивается в длину до 35–40 см. Он переключенный, его ветвление не превышает II поряд-

ка. В этом онтогенетическом состоянии растения находятся 4–5 лет.

Куст **зрелого генеративного состояния** в наземной части состоит из разветвленных монокарпических побегов, в подземной сфере – из компактного каудекса и разветвленного главного корня. В кусте насчитывается 7–13 генеративных и 2–4 вегетативных (или скрытогенеративных) побега. Высота генеративных побегов достигает 30–55 см, вегетативных – 15–30 см. Побегообразование осуществляется за счет разворачивания почек в зоне возобновления. Монокарпический побег состоит из 3–4 укороченных метамеров с чешуевидными листьями, 1–3 раздвинутоузловых метамеров с переходными листьями и 5–7 удлинённых метамеров с зелеными листьями. Длина зеленых листьев составляет 1.3–1.5 см, ширина – 0.3–0.5 см. Заканчивается побег соцветием, состоящим из 7–9 пар дихазиев. Генеративный побег по всей длине ветвится. В этом состоянии, помимо разворачивания основных боковых почек, реализуются сериальные почки. Боковые побеги формируются в узлах переходных и зеленых листьев. Как правило, из основных почек образуются паракладии, из сериальных – слабо развитые вегетативные, реже генеративные побеги. У некоторых особей паракладии ветвятся до II порядка.

За счет ежегодного прироста укороченными резидами каудекс ветвится. Каудикулы (2–3 шт.) близко расположены друг к другу, что приводит к формированию компактного каудекса. Последний разрастается до 2–5 см в диаметре. В этом состоянии начинается отслаивание покровных и разрушение внутренних тканей каудекса и главного корня с образованием глубоких трещин. Длина главного корня достигает 45–50 см.

Из-за разрушения целостности особи подсчитать продолжительность данного состояния не представляется возможным. Однако по сохранившимся многочисленным резидам можно предположить, что продолжительность этого состояния не превышает 10 лет.

Начиная со **старого генеративного состояния**, у особей *K. allotricha* отмечена морфологическая поливариантность развития, которая проявляется в образовании клона или сохранении целостности особей (непартикулирующие особи).

У непартикулирующих особей в кусте насчитывается 4–6 разветвленных генеративных побегов. Центральная часть куста заполнена остатками побегов прошлых лет. Каудекс компактный и состоит из 2–3 прижатых друг к другу каудикул.

В случае полной партикуляции образуется клон, таким образом растения переходят в последующую фазу морфогенеза – “клон”, который состоит из материнской особи и 2–4 близкорасполо-

женных партикул. Дочерние партикулы не омоложены, имеют возраст материнской особи, каждая состоит из 1–4 генеративных, 1–4 вегетативных (или скрытогенеративных) побегов, живой части каудекса и части главного корня. Высота генеративных побегов не превышает 20–30 см, вегетативных – 15–20 см. Побегообразование происходит за счет разворачивания почек возобновления и сохранившихся спящих почек.

Клон особей в постгенеративном периоде состоит из 1–2 близкорасположенных кустящихся или некустящихся партикул, имеющих облик растений имматурного или виргинильного состояния. В этом состоянии материнская особь, как правило, не жизнеспособна. Она не ветвится и сохраняется в структуре клона в виде многолетней отмершей части. Участки главного корня сохраняются в течение всего онтогенеза партикул.

У непартикулирующих растений у особи субсенильного и сенильного состояний, как правило, разворачиваются 1–2 побега. Побегообразование происходит за счет спящих почек, сохранившихся на периферии каудекса. Главный корень сохраняется в течение всего онтогенеза особи.

Исходя из особенностей биологии вида, характерный онтогенетический спектр *K. allotricha* (за счет длительного развития в зрелом генеративном состоянии) должен быть центрированным. Анализ ценопопуляций показал, что онтогенетический спектр конкретных ЦП в большинстве случаев отклоняется от характерного спектра.

Все изученные ЦП нормальные, полночленные и неполночленные (отсутствуют особи субсенильного и сенильного состояний).

Плотность особей в ЦП 1 составляла 11 экз./м². В основном они произрастали небольшими скоплениями в широтном направлении склона. Онтогенетический спектр ЦП одновершинный, левосторонний, с пиком на молодых генеративных растениях – 40 % (рис. 2). Низкое содержание прегенеративной группы связано с нерегулярным семенным возобновлением и высокой элиминацией проростков в ЦП, находящейся на высоте 3100 м над ур. м. Ускоренный переход особей к цветению также приводит к снижению численности вегетативных растений. Быстрое развитие растений в прегенеративном периоде способствует накоплению молодых генеративных особей,

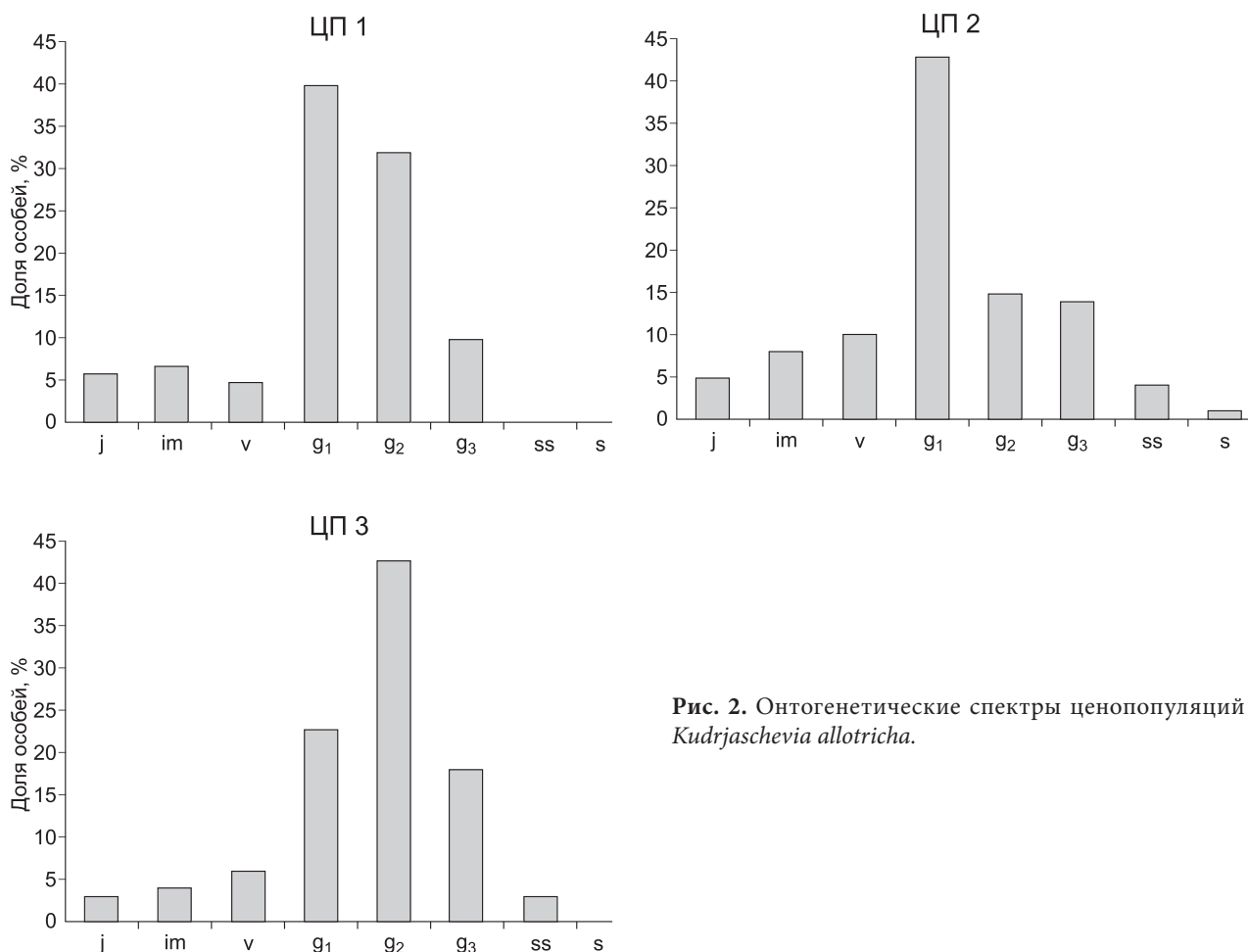


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Kudrjaschevia allotricha*.

что отражается в пике спектра. Несколько ниже (32 %) приходится на долю средневозрастных растений, что определяется особенностью онтогенеза. Резкий спад в спектре на старых генеративных растениях и отсутствие особей постгенеративного периода, вероятно, связаны с высокогорными условиями района исследования. В таких условиях темпы старения и элиминация особей ускоренные и высокие. По классификации “дельта-омега” ЦП зрелая ($\Delta - 0.35$; $\omega - 0.75$).

В ЦП 2 абсолютный (с высокими значениями) максимум приходится на молодые генеративные растения (43 %). Низкое содержание особей прегенеративной группы свидетельствует о плохом возобновлении, однако плавный их подъем в спектре на виргинильных особях можно рассматривать как успешный переход растений из одного состояния в другое. Защищенный большими камнями подрост успешно переходит к цветению, и особи продолжительное время находятся в молодом генеративном состоянии. Одновременно, произрастая на крутом обрывистом склоне, молодые генеративные особи скатываются во время весенних дождевых потоков вниз, что приводит к резкому снижению особей зрелого генеративного состо-

яния. Зрелые и старые генеративные особи сосредоточены в основном у подножия склона. Низкое содержание в спектре особей постгенеративного периода определяется быстрым их старением и отмиранием. По классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001) ЦП 3 переходная, приближающаяся к зрелой ($\Delta - 0.35$; $\omega - 0.67$). Плотность особей составляет 5.7 экз./м².

Отличной от всех ценопопуляций оказалась ЦП 3, изученная в условиях Западного Памира на зарастающей неподвижной осыпи. Спектр ЦП имеет распределение особей, характерное для этого вида, – центрированный, с пиком на зрелых генеративных растениях (43 %). Низкое содержание в ЦП подроста, как и во всех случаях, связано с плохим возобновлением и приживаемостью особей. Накопление в ЦП особей зрелого генеративного состояния зависит от продолжительного развития их в онтогенезе. По классификации “дельта-омега” ЦП – зрелая ($\Delta - 0.44$; $\omega - 0.79$). Распределение особей по склону равномерное, плотность их составляет 5 экз./м². Таким образом, для особей конкретной ЦП в условиях Западного Памира складываются наиболее благоприятные экологические условия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, онтогенез особей *K. allotricha* может осуществляться по двум вариантам развития: первичный побег → главная ось → первичный куст и первичный побег → главная ось → первичный куст → клон. Изученные ЦП нормальные, устойчивые, неполноценные (в некоторых ЦП отсутствуют особи субсенильного и сенильного состояний). Характер распределения особей в спектре отражает биологические особенности вида (быстрые темпы развития в прегенеративном периоде и продолжительные – в генера-

тивном) и влияние экологических условий. В ЦП 1, 2 онтогенетический спектр левосторонний, с преобладанием особей молодых генеративных растений, в ЦП 3 – центрированный, с пиком на зрелых генеративных особях. Распределение особей и их плотность зависят от крутизны склона и микро-рельефа.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научных проектов № 12-04-00104-а, 15-04-02857-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А.Ю., Бобоев И.А. Особенности побегообразования *Nepeta longibracteata* Benth. (Lamiaceae) на Памире // Изв. АН Респ. Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. Душанбе, 2014. № 1 (185). С. 18–26.
- Буданцев А.Л. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae) // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 1. С. 93–107.
- Джураев А.Д. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., 1974. С. 142–159.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Кочкарева Т.Ф. Семейство *Lamiaceae* // Флора Таджикской ССР. Л., 1986. Т. 8. С. 104–142.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии растений. Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 859 с.
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Полякова М.А. Ассоциация каменистых осыпей *Artemisia argyrophyllae-Elytrigetum geniculatae* долины р. Чулышман (Юго-Восточный Алтай) // Вестн. НГУ. Сер. Биология, клиническая медицина. 2010. Т. 8, вып. 3. С. 160–165.
- Пояркова А.И. Семейство *Lamiaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 20. С. 286–360.
- Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая: Дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2003. 308 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. 176 с.

- Серебрякова Т.И.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1987. С. 3–19.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А. и др.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–43.
- Станюкович К.В.** Растительный покров Восточного Памира // Зап. ВГО. М., 1949. 158 с.
- Стещенко А.П.** Ритм развития растений Памира в связи с различиями условий среды // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 111–115.
- Стещенко А.П.** О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., 1974. С. 213–219.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. М., 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).** М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии).** М., 1988. 182 с.
- Черемушкина В.А.** Развитие *Scutellaria phyllostachya* Jiz. на каменистых осыпях // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отд-ния Русского ботан. о-ва). Киров, 2014. С. 76–80.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю.** Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляции *Nepeta podostachys* (Lamiaceae) в условиях Таджикистана // Раст. мир Азиатской России. 2014. № 3 (15). С. 32–38.
- Cheryomushkina V.A.** Assessment of the status of rare species coenopopulations (using the example of *Allium altaicum* Pall.) // Monographs of Botanical Gardens. Poland. Warsaw, 2007. V. 1. P. 113–116.
- Ermakov N., Chytry M., Valachovic M.** Vegetation of the rock outcrops and screes in the foreststeppe and steppe belts of the Altai and Western Sayan Mts., Southern Siberia // Phytocoenologia. 2006. No. 36 (4). P. 509–545.