

**МОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ALLIUM MACLEANII* (AMARYLLIDACEAE) В ТАДЖИКИСТАНЕ**

В.А. Черемушкина¹, Ш.Д. Куллаев², А.Ю. Асташенков¹, М.Т. Бобоев³

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: cher.51@mail.ru, astal@bk.ru

²Кулябский государственный университет им. А. Рудаки,
735360, Республика Таджикистан, Куляб, ул. С. Сафарова, 16, e-mail: kullaev_79sh@mail.ru

³Хатлонский научный центр АН Таджикистана,
735360, Республика Таджикистан, Куляб, ул. Гулбог, 1, e-mail: b_mario@mail.ru

В горных условиях Центрального Таджикистана изучен онтогенез особей *Allium macleanii* J.G. Baker. Описано строение луковицы в онтогенезе особи. Охарактеризована онтогенетическая структура четырех ценопопуляций. Установлено, что все ценопопуляции неполночленные, молодые. Резкое падение численности генеративных особей в большей мере связано с интенсивным антропогенным воздействием, а именно заготовкой луковиц местным населением.

Ключевые слова: *Amaryllidaceae*, *Allium macleanii*, морфогенез, онтогенез, онтогенетическая структура ценопопуляций, Таджикистан.

**MORPHOGENESIS AND ONTOGENETIC STRUCTURE
OF *ALLIUM MACLEANII* (AMARYLLIDACEAE) COENOPOPULATION IN TAJIKISTAN**

V.A. Cheryomushkina¹, Sh.D. Kullaev², A.Yu. Astashenkov¹, M.T. Boboev³

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: cher.51@mail.ru, astal@bk.ru

²Rudaki Kulob State University,
735360, Tajikistan, Kulob, Safarova str., 16, e-mail: kullaev_79sh@mail.ru

³Khatlon Sciential Centre AS Tajikistan,
735360, Tajikistan, Kulob, Gulbog str., 1, e-mail: b_mario@mail.ru

Ontomorphogenesis of *Allium macleanii* J.G. Baker individuals was studied in the mountains of Central Tajikistan. The structure of the bulbs was described in the ontogeny of the individual. Ontogenetic structure of four coenopopulations was characterized. It was found that all coenopopulations are not complete and the young. The sharp drop of the generative individuals number was connected with the intensive anthropogenic influence, namely the harvesting of bulbs of the local population.

Key words: *Amaryllidaceae*, *Allium macleanii*, morphogenesis, ontogenesis, ontogenetic structure of coenopopulations, Tajikistan.

ВВЕДЕНИЕ

Allium macleanii J.G. Baker (syn. *A. elatum* Regel) – лук Маклейна – эндемик Памиро-Алая. Его ареал простирается от Гиссарского хребта в Таджикистане до гор Гиндукуша в Восточном Афганистане (Fritsch et al., 2010). Этот вид лука (рис. 1) растет в поясе субальпийских кустарниковых и крупнотравных полусаванн и чернолесья на высоте 1900–3500 м над ур. м., предпочитая сухие щебнистые и каменистые склоны, реже скалы (Введенский, 1963).

Лук Маклейна относится к дикорастущим лукам-анзурам и издавна используется местным населением как пищевое растение. Весной в свежем

виде употребляются листья, луковицы консервируют. Он богат витаминами С, В1, В2, В6 и различными органическими кислотами (Breu, 1996). Биохимическое изучение *A. macleanii* и других видов рода показало, что луки можно рассматривать не только как пищевые и декоративные растения, но и как лекарственные (Keusgen et al., 2006). Как и многие дикорастущие луки (Keusgen et al., 2008), он содержит сульфоксиды цистеина, такие как метиин и изоаллин (Fritsch, Keusgen, 2006; Keusgen et al., 2006), флавоноиды, стероидные сапонины (Inoue et al., 1995). Установлено, что сульфоксиды цистеина могут быть полезными для снижения



Рис. 1. *Allium macleanii* в горах Памиро-Алая (а, б).

факторов риска развития атеросклероза (Han et al., 2002). Выделены стероидные гликозиды, которые подавляют размножение раковых клеток (Mimaki et al., 1999).

Традиционное использование *A. macleanii* как пищевого растения привело к сокращению его ресурсов в Таджикистане. Характеристика ценопо-

пуляций и изучение особенностей развития особей *A. macleanii* дают возможность оценить современное состояние природных популяций и прогнозировать их дальнейшее развитие.

Цель настоящей работы – изучение биологии *A. macleanii* и оценка состояния его природных ценопопуляций.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наши исследования показали, что *Allium macleanii*, как и большинство видов подрода *Melanocrommyum* (Черемушкина, 2004), – многолетнее поликарпическое симподиальное нарастающее луковичное, непартикулирующее растение. Геофит. Монокарпический моноциклический побег розеточный с длинными влагалищами ассимилирую-

щих листьев, расположенными в субстрате. Единственное удлиненное междоузлие – генеративная стрелка, несущая соцветие – многоцветковый головчатый тирс, состоящий из многочисленных дихазиев, шаровидной или полушаровидной формы. У взрослых особей на розеточном генеративном побеге последовательно расположены 3 низовых и

3–7 ассимилирующих листьев. Листья плоские, обратнотолчанетные, от 8 до 15 см шириной. Новый побег формируется в пазухе верхнего ассимилирующего листа.

Чешуевидные листья низовой формации образуют яйцевидно-шаровидную одноосную, по терминологии В.К. Василевской (1939), туникатную луковицу до 3–5 см в диаметре. После отмирания надземной части монокарпического побега замещающая луковица покрывается темными чешуями – остатками листьев прошлых лет, а также сухими бумагообразными чешуями и влагалищами листьев побега текущего года. Под ними располагается запасная чешуя, определяющая в основном толщину луковицы, две влагалищные чешуи, зачаточные зеленые листья, зачаточная генеративная стрелка с неполностью сформированной генеративной сферой и замещающая почка побега ($n + 1$)-го порядка, состоящая из 2–3 зачатков. При описании строения луковицы мы придерживаемся терминологии Л.К. Манн (1960) и З.Н. Филимоновой (1966) и называем тонкий, иногда состоящий из нескольких слоев клеток, часто самый первый чешуевидный лист покровной чешуей (protective); низовой лист, основная функция которого запасание питательных веществ, – запасной чешуей (storage); низовой лист, расположенный выше на побеге возобновления, но не выполняющий функцию запасаения и часто появляющийся на поверхности почвы при прорастании луковицы, – влагалищной чешуей (sprout). Влагалище розеточного ассимилирующего листа (foliage), которое может выполнять функцию запасаения после отмирания пластинки или в период вегетации, названо запасным влагалищем срединного листа (Черемушкина, 2004).

Корневая система придаточная и состоит из тонких и небольшого числа толстых контрактильных ежегодно сменяющихся корней. После окончания вегетации корневая система отмирает.

Онторморфогенез и структура ценопопуляций *A. macleanii* изучены в Центральном Таджикистане на Сунгатском, Дарвазском и Петра I хребтах во второй половине мая во время бутонизации – начала цветения растений.

Изучено четыре ценопопуляции вида:

ЦП 1. Дарвазский хребет, бассейн р. Ванч, Першер. Координаты: N 38°40'35.0", E 72°00'58.2", $h = 2493$ м над ур. м. Полузакрепленная осыпь, крутизна склона 25°. Пояс субальпийских крупнотравных полусаванн. Общее проективное покрытие травостоя достигает 90 %. Основная доля приходится на *A. macleanii* (до 60 %). Видовая насыщенность незначительная – 9 видов. Преобладают *Rumex paulsenianus* Rech., *Rheum fedtschenkoi*

Maxim., *Phlomis cashmeriana* Royle ex. Benth. По периферии осыпи растет *Rosa beggeriana* Schrenk in Fisch. et Mey.

ЦП 2. Дарвазский хребет, бассейн р. Ванч, ущелье р. Дараимургутга. Координаты: N 38°38'22.0", E 71°52'22.9", $h = 2862$ м над ур. м. Пояс субальпийских крупнотравных полусаванн. Верхняя часть полужакрепленной осыпи в распадке с крутизной склона 45°. Феруло-прангосовое сообщество, закустаренное *Rosa beggeriana*. Общее проективное (ОПП) травостоя 60 %, проективное покрытие (ПП) *A. macleanii* 15 %. Видовая насыщенность – 11 видов. Преобладают *Prangos pabularia* Lindl., *Ferula koso-poljanskyi* Korov., *Rheum fedtschenkoi*.

ЦП 3. Сунгатский хребет, ущелье р. Дарасунгат. Координаты: N 38°38'01.0", E 71°56'13.4", $h = 2420$ м над ур. м. Пояс чернолесья. Прангосово-ферулово-розариевый миндальник (*Amygdalis bucharica* Korsh., *Rosa ovczinnikovii* Kocz.) на склоне крутизной 20°. Видовая насыщенность – 17 видов. В травяном покрове (ОПП 50 %, ПП *A. macleanii* 10 %) преобладают *Prangos pabularia*, *Ferula koso-poljanskyi*, *Eremurus korshinskyi* O. Fedtsch., *Poa bulbosa* L., *Hypericum scabrum* L.

ЦП 4. Хребет Петра I, ниже оз. Кызылкуль. Координаты N 39°02'13.9", E 70°51'23.2", $h = 2885$ м над ур. м. Пояс субальпийских крупнотравных полусаванн. Мелкоземистый склон крутизной 35°. Проективное покрытие травостоя 70 %, из них на *A. macleanii* приходится 5 %. Видовая насыщенность – 17 видов. Преобладают *Prangos pabularia*, *Ferula foetidissima* Regel et Schmalh., *Hypericum elongatum* Ledeb., *Aconogonon coriarium* Grig.

В работе использованы популяционно-онтогенетические подходы. При исследовании морфогенеза опирались на представления о его фазах растений разных жизненных форм (Смирнова и др., 1976; Серебрякова, 1980; Черемушкина, 2004). Исследование структуры взрослых особей и побегов основано на подходах И.Г. Серебрякова (1962). При изображении структуры побега и луковицы на разных этапах развития использован подход Л. Ekberg (1969). При изучении развития особей принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975). Онтогенетическая структура ценопопуляций исследована по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Онтогенетический спектр описывался на основе учета 10–40 площадок размером в 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной в 1 м² вдоль и поперек склона. Тип ЦП дан по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). В качестве интегральных характеристик популяционной структу-

ры использованы следующие демографические показатели: Δ – индекс возрастности (Уранов, 1975) и ω – индекс эффективности (Животовский,

2001). Экологическая плотность рассчитывалась исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проращение семян надземное и приходится на весенний период. Проросток имеет один шиловидный семядольный лист до 8 см длиной и главный толстый корень, втягивающий формирующуюся луковицу в почву на глубину до 5–7 см. Луко-

вица достигает 6 мм в диаметре и 3 мм в высоту. Снаружи она покрыта влагалищем семядольного листа. Под ним последовательно располагаются фитомеры розеточного побега следующего года: покровная чешуя, запасочная чешуя и зачаток ассимилирующего листа.

После отмирания семядоли и главного корня растения переходят в ювенильное состояние и находятся в состоянии покоя в виде луковицы до осени. Уже в первый год жизни осенью образуются 2–3 придаточных корня, и начинает дифференцироваться конус нарастания: отчленяется 1, реже 2 фитомера нового годичного побега. Растения переходят в фазу первичного побега, которая продолжается до генеративного периода (рис. 2). На второй и последующие годы у ювенильных особей разворачивается один плоский лист с линейной пластинкой. Размеры листа, луковицы и число придаточных корней постепенно увеличиваются (табл. 1). После вегетации годичный побег вместе с корневой системой отмирает. Особь зимует в виде продолговатой луковицы, у которой развиваются придаточные корни. Меняется структура луковицы. Она имеет покровы из истонченной запасочной чешуи, влагалищных чешуй и влагалища листа срединной формации побега текущего года. Под покровами располагаются последовательно покровная, запасочная, 2 влагалищные чешуи и 1 зачаток зеленого листа. Кроме того, в луковице уже заложено 2–3 фитомера низовых листьев следующего годичного побега. Ежегодно луковица обновляется, но моноподиальное нарастание особи сохраняется. Внутрипочечная фаза развития годичного побега длится не менее 2 лет, и только на третий год разворачивается ассимилирующий лист.

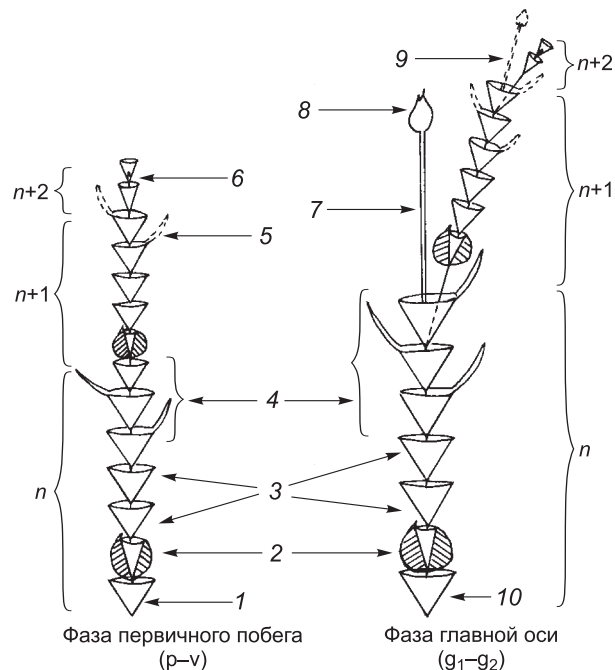


Рис. 2. Фазы морфогенеза и структура луковицы *Allium macleanii* в фазу цветения.

Чешуя: 1 – покровная, 2 – запасочная, 3 – влагалищная; 4 – ассимилирующие листья; 5 – зачаточный лист; 6 – конус нарастания; 7 – генеративная стрелка; 8 – соцветие (в фазе бутонизации); 9 – зачаточный цветонос; 10 – мертвые покровы луковицы; n – структура луковицы текущего года, где $n + 1$, $n + 2$ – зачаточные структуры луковицы следующих лет.

Таблица 1

Биометрическая характеристика *A. macleanii*

Признак	Онтогенетическое состояние					
	p	j	im	v	g ₁	g ₂
Число листьев	1	1	2	3	3–4	4–7
Длина первого листа, см	5.5 ± 0.3	15.1 ± 0.8	18.3 ± 0.8	24.9 ± 1.4	2.2 ± 1.4	44.9 ± 2.4
Ширина первого листа, см	0.1 ± 0	0.9 ± 0.1	2.5 ± 0.1	4.3 ± 0.4	5.2 ± 0.4	8.0 ± 0.7
Длина влагалища листа, см	4.3 ± 0.3	8.5 ± 0.4	7.7 ± 0.3	5.2 ± 0.3	4.6 ± 0.1	6.4 ± 0.2
Высота цветоноса, см	–	–	–	–	56 ± 1.5	69.6 ± 1.9
Число придаточных корней, см	–	1.4 ± 0.1	17.0 ± 1	49.5 ± 2.1	169.5 ± 14.3	238 ± 12.0
Диаметр луковицы, см	0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.1	1.4 ± 0.1	2.6 ± 0.2	3.9 ± 0.2	4.3 ± 0.2
Высота луковицы, см	0.1 ± 0.1	1.6 ± 0.1	2.4 ± 0.1	3 ± 0.2	3.7 ± 0.1	5.4 ± 0.3

Примечание. Онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – иммагурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное.

У имматурных особей также разворачивается один ассимилирующий лист, но с продолговато-ланцетной пластинкой. Длина пластинки листа увеличивается до 10–15 см, ширина – до 1.5–3 см. Луковица становится более округлой, ее диаметр достигает 0.8 см, и она заглубляется в почве на 7–10 см. Структура луковицы остается неизменной. В виргинильном состоянии на розеточном побеге разворачивается три листа с продолговато-эллиптической пластинкой до 7 см шириной и 28–31 см длиной. Луковица широкояйцевидная, 2–3(4) см диаметром и 2.5–4 см высотой и расположена в почве на глубине 5–7 см.

С момента заложения генеративной стрелки особи переходят в генеративное состояние. Поскольку генеративные органы закладываются не менее чем за 2 года, то разделить виргинильные особи и особи, у которых началась дифференциация генеративной части побега, без анализа структуры луковицы не представляется возможным. Как и у всех луков, моноподиальное нарастание после первого цветения сменяется на симподиальное (Irmisch, 1850; и др.). Растения вступают в фазу “главная ось” (см. рис. 2). Морфологическая структура особи *A. macleanii* в этой фазе представлена побегом текущего года и замещающими его двумя зачаточными побегами ($n + 1$)-го и ($n + 2$)-го порядков, принимающими участие в формировании луковицы. У особей в генеративном состоянии в луковице, в отличие от молодых особей, не закладывается покровная чешуя, первый низовой лист на побеге – толстый, запасающий, чешуевидный. Исчезновение покровной чешуи у ряда видов подрода *Melanocrotium*, к которому относится и *A. macleanii*, ранее было описано З.Н. Филимоновой (1970) и показано для *A. tulipifolium* В.А. Черемушкиной (2004).

Для молодых генеративных растений характерно развитие трех листьев, длина пластинки которых варьирует от 20 до 33 см, а ширина – от 3 до 7 см. Высота надземной части генеративного побега составляет в среднем 56.0 ± 1.5 см. Луковица округлой формы, практически не увеличивается в размерах и находится на глубине до 6 см. У средне-

возрастных генеративных особей на побеге разворачивается 4–7 листьев. Ширина пластинки листа наиболее мощно развитых растений колеблется от 6 до 15 см, а длина пластинки – от 31 до 42(58) см, высота растения достигает 75 см. Луковица крупная, до 5 см в диаметре, располагается в почве на глубине 7–10 см. В этом онтогенетическом состоянии возможны перерывы в цветении. Причем соцветие закладывается, но не развивается. Старые генеративные особи в ценопопуляциях встречаются крайне редко. Их высота не превышает 40–50 см, на розеточном побеге разворачивается 2–3 листа. Луковица покрыта большим числом отмерших влагалищ листьев.

С потерей способности образовывать генеративные органы особи переходят в субсенильное состояние. Симподиальное нарастание особи сменяется на моноподиальное. Особь заканчивает свою жизнь в фазе одноосного побега, выделенной ранее у ряда видов рода *Allium* (Черемушкина, 2004). Субсенильные особи имеют два небольших листа, по форме сходных с листьями имматурных особей. Луковица с большим числом отмерших покровов. В ней снова появляется покровная чешуя. До сенильного состояния особи этого вида не доживают.

Таким образом, онтогенез этого вида неполный, у большинства особей развитие заканчивается в зрелом генеративном состоянии. Из-за ежегодного обновления луковицы определить длительность онтогенеза невозможно.

В изученных ценопопуляциях плотность особей значительно варьирует, в среднем от 15.6 до 102.0 экз./1 м² (табл. 2). Высокая плотность обеспечивается большим числом ювенильных особей, что определяется хорошей всхожестью семян. Так, в ЦП 1 на полузакрепленной осыпи было зарегистрировано от 130 до 180 проростков на 0.25 м². Однако при высокой видовой насыщенности фитоценоза и высоком проективном покрытии травостоя, как это наблюдалось в ЦП 4 на хр. Петра I, значительная часть проростков гибнет, что сказывается на численности ювенильных особей и плотности ценопопуляции в целом.

Таблица 2

Распределение особей по онтогенетическим группам и некоторые демографические характеристики ценопопуляций *A. macleanii*

Номер ценопопуляции	Онтогенетическое состояние, %							Демографические показатели			Классификация “дельта–омега”
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	P _{экол}	Δ	ω	
1	69.0	15.7	3.6	2.6	8.4	0	0.7	102.0	0.08	0.23	Молодая
2	42.5	22.5	25.8	7.5	1.3	0.4	0	34.3	0.08	0.25	»
3	34.3	34.3	22.9	4.6	3.9	0	0	40.4	0.09	0.26	»
4	21.4	27.3	31.5	12.3	7.5	0	0	15.6	0.12	0.37	»

Примечание. P_{экол} – экологическая плотность; Δ – показатель возрастности ценопопуляции, ω – показатель эффективности ценопопуляции; онтогенетическое состояние см. табл. 1.

Все исследованные ценопопуляции нормальные, молодые. Их онтогенетическая структура соответствует структуре популяций ряда луковичных видов (Попова, 1965; Шорина, Смирнова, 1976; Черемушкина, 2004; и др.) и характеризуется преобладанием особей прегенеративной фракции. Пик в левостороннем типе спектра в ценопопуляциях *A. macleanii* приходится на разные онтогенетические группы: в ЦП 1–3 на ювенильные, в ЦП 4 на виргинильные. Для левостороннего спектра ЦП 1 и 2 характерно резкое падение численности иматурных особей (в 2–3 раза). При перемещении крупного и мелкого щебня на полужакрепленных осыпях ювенильные особи массово гибнут из-за обнажения покоящихся неукоренившихся луковиц. В ЦП 3 доля ювенильных особей, по сравнению с ЦП 1 и 2, намного меньше, значительная часть их гибнет во время летнего засушливого периода из-за небольшого запаса питательных веществ в луковице и отсутствия корневой системы. В этой ценопопуляции молодые особи сохраняются в основном рядом с крупными камнями, покрывающими мелкоземистый субстрат. Доля иматурных растений сопоставима с долей ювенильных (см. табл. 2), которые также произрастают в

более защищенных микроусловиях. В ЦП 4 преобладают виргинильные особи. Причины смещения пика – постепенное увеличение численности иматурных и виргинильных особей за счет их большей продолжительности жизни. Вероятно, отмирания ювенильных и иматурных особей в ЦП 4 не происходит вследствие более благоприятных условий произрастания под пологом крупных растений, таких как *Prangos pabularia*, *Ferula foetidissima*, *Aconogonon coriarium*. Как и у большинства луковичных видов, в ценопопуляциях *A. macleanii* доля генеративных особей незначительна и колеблется от 2.6 до 12.3 % для молодых генеративных и от 1.3 до 8.4 % для зрелых генеративных особей. Несмотря на то что во всех ценопопуляциях происходит резкое падение численности генеративных особей, их доля в ЦП 4 в 2 раза выше и составляет 19.8 %. Такие различия связаны с труднодоступностью ЦП 4 и отдаленностью от населенных пунктов. Вблизи населенных пунктов (ЦП 1–3) особи с крупной луковицей изымаются из ценопопуляции, в связи с этим они находятся в сукцессивном состоянии. Старые генеративные и субсенильные особи встречаются крайне редко в ценопопуляциях и составляют от 0.4 до 0.7 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенез среднеазиатского луковичного вида *A. macleanii* неполный, часто заканчивается в средневозрастном генеративном состоянии. Смена моноподиального нарастания особи на симподиальное происходит после первого цветения. Возобновление осуществляется за счет почки, формирующейся в пазухе самого верхнего ассимилирующего листа. Туникатная луковица одноосная, ежегодно замещается новой, ее диаметр определяется единственной запасующей чешуей. В онтогенезе особи последовательно сменяются следующие фазы морфогенеза: первичный побег – главная ось – одноосный побег.

Исследованные популяции молодые, их самоподдержание осуществляется только семенным путем. Онтогенетический спектр левосторонний со значительным преобладанием особей прегенеративного периода (80–90 %), что связано с хорошим семенным возобновлением и приживанием

проростков. Ценопопуляции неполночленные, что определяется особенностями онтогенеза особей вида, а именно, их естественным отмиранием в постгенеративном периоде. На соотношение прегенеративных фракций в левой части онтогенетического спектра влияют условия произрастания: на полужакрепленных осыпях и на обнаженных мелкоземистых склонах молодые особи массово гибнут. Низкая доля генеративных особей связана не столько с биологическими особенностями вида, сколько с интенсивностью антропогенного воздействия. Неконтролируемое изъятие луковиц генеративных особей *A. macleanii* из ценопопуляций приводит их к сукцессивному состоянию, а в дальнейшем и к полному исчезновению.

Исследования выполнены в рамках государственного задания по проекту № 0312-2016-0003.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В.К.** Систематические признаки в строении луковицы у видов рода *Allium* L. // Президенту Академии наук академику В.Л. Комарову. М., 1939. С. 174–190.
- Введенский А.И.** *Allium* L. – Лук // Флора Таджикистана. Душанбе, 1963. Т. 2. С. 292–361.
- Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Одум Ю.** Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Попова Т.А.** Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1965. Вып. 17. С. 7–63.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.

- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И.** Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
- 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.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 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.
- Филимонова З.Н.** К вопросу о морфологии луковичцы видов рода *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1966. Вып. 4. С. 91–99.
- Филимонова З.Н.** Изменения в строении луковичцы в онтогенезе у видов рода *Allium* L. секции *Molium* Don. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1970. Вып. 6. С. 158–163.
- Ценопопуляции** растений: основные понятия и структура. М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции** растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.
- Черемушкина В.А.** Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 277 с.
- Шорина Н.И., Смирнова О.В.** Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 166–200.
- Breu W.** *Allium cepa* L. (Onion). P 1: Chemistry and Analysis // Phytomedicine. 1996. No. 3. P. 293–306.
- Ekberg L.** Studies in the genus *Allium*. II: A new subgenus and new sections from Asia // Bot. Notiser. 1969. V. 122, No. 1. P. 25–37.
- Fritsch R.M., Keusgen M.** Occurrence and Taxonomic Significance of Cysteine Sulfoxides in the Genus *Allium* L. (*Alliaceae*) // Phytochemistry. 2006. V. 67. P. 1127–1135.
- Fritsch R.M., Blattner F.R., Gurushidze M.** New classification of *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb et Berthel.) Rouy (*Alliaceae*) based on molecular and morphological characters // Phytotaxa. 2010. V. 49. Fasc. 2. P. 145–220.
- Han S.Y., Wang Y.M., Fukuda N., Nagao K., Yanagita T.** S-Propyl-Cysteine Sulfoxide and DL-Methionine Sulfoxide Inhibit the Secretion of Apolipoprotein B100 and Lipids in HepG2 Cells // J. Oleo Sci. 2002. V. 51, No. 4. P. 243–250.
- Inoue T., Mimaki Y., Sashida Y., Nishino A., Satomi Y., Nishino H.** Steroidal Glycoside from *Allium macleanii* and *A. senescens* and their Inhibitory Activity on Tumour Promoter-Induced Phospholipid Metabolism of HELA Cells. // Phytochemistry. 1995. V. 40. P. 521–525.
- Irmisch T.** Zur Morphologie der monocotylyschen und Zwiebelgewachse: *Allium* L. Berlin, 1850. S. 14–20.
- Keusgen V., Jedelska J., Fritsch R.M.** Phytochemical analysis of *Allium* species from Central Asia // First Kazbegi workshop on “Botany, taxonomy and phytochemistry of wild *Allium* L. species of the Caucasus and Central Asia”: Proceedings, June 4–8, 2007. Marburg; Gatersleben, 2008. P. 103–131.
- Keusgen V., Fritsch R.M., Hisoriev H., Kurbonova P.A., Khassanov F.O.** Wild *Allium* species (*Alliaceae*) used in folk medicine of Tajikistan and Uzbekistan // J. Ethnobiol. Ethnomedicine. 2006. V. 2. P. 1–9.
- Mann L.K.** Bulb organization in *Allium*: some species of the section *Molium* // Amer. Journ. Bot. 1960. V. 47, No. 9. P. 765–771.
- Mimaki Y., Kuroda M., Fukasawa T., Sashida Y.** Steroidal glycosides from the Bulbs of *Allium jesdianum* // Journ. Natural Products. 1999. V. 62. P. 194–197.