

К БИОЛОГИИ КАНДЫКА СИБИРСКОГО (*ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (LILIACEAE))

Представлены результаты изучения морфогенеза у *Erythronium sibiricum* монголо-сибирского ареала. Определен S биоморфа и тип нарастания побега в условиях интродукции. Проанализированы особенности жизненного цикла побегов и органогенез. Дана характеристика фенотипической изменчивости *E. sibiricum* в природе и культуре.

Ключевые слова: *Erythronium sibiricum*, эфемероид, онтогенез, биоморфология, интродукция, Западная Сибирь.

L.L. Sedelnikova

ABOUT SIBERIAN DOGTOOTH VIOLET (*ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (LILIACEAE)) BIOLOGY

The morphogenesis study results of the *Erythronium sibiricum* in the Mongolian-Siberian area are given. The biomorph S and the shoot growth type under introduction conditions are determined. The shoot life cycle peculiarities and organogenesis are analyzed. The characteristics of *E. sibiricum* phenotypical variability in the nature and culture are given.

Key words: *Erythronium sibiricum*, ephemeroide, ontogenesis, bio-morphology, introduction, Western Siberia.

Введение. Введение в культуру дикорастущих видов природной флоры Западной Сибири способствует выявлению биоморфологических признаков, необходимых для диагностики возрастных состояний. Одним из представителей природной флоры региона Сибири является кандык сибирский – *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov (*Liliaceae*), который издавна рекомендуется как декоративное растение и используется в культуре [Зубкус 1956, 1965]. Он морозоустойчив, обладает высокой адаптационной способностью. Имеются сведения об анатомо-биологических особенностях, фенотипической изменчивости, развитии зародышевого мешка этого вида [Скакунов 1974, 1977; Шорина, Куклина, 1976; Зубкус, Седельникова 1977; Седельникова 1995, 2002, 2008, 2010; Степанов, Стасова, 2011]. Однако морфологическая структура побеговой системы *E. sibiricum*, онтогенетические возрастные состояния и внутривидовая изменчивость требуют некоторых уточнений. Это послужило основанием для выполнения данной работы.

Цель исследований. Изучение особенностей морфогенеза *E. sibiricum* в условиях интродукции для возможностей использования возрастных признаков и отбора особей в естественных местообитаниях вида.

Материалы и методы исследований. Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск). Опытные растения выращивали на интродукционном участке лаборатории декоративных растений (2002–2012 гг.), в окрестностях березово-осинового леса, расположенного в юго-восточном районе лесостепной Приобской агроклиматической провинции. Ранее (1975–1980 гг.) кандык сибирский привезен луковичками и семенами из окрестностей с. Протопопово Томской области. В 2010–2012 гг. материал собран из разных популяций Кемеровской, Томской, Новосибирской областей и Горного Алтая. Онтогенетические состояния *E. sibiricum* изучали в соответствии с концепцией дискретного описания индивидуального развития, разработанной Т.А. Работновым (1950), и шкалой периодизации онтогенеза, разработанной А.А. Урановым (1975) и его последователями [Ценопопуляции ..., 1976]. Этапы органогенеза определяли по Ф.М. Куперману (1977). Морфологическое описание растений сделано согласно общепринятой терминологии [Жмылев и др., 1993]. Статистическая обработка проведена по [Доспехов, 1979], с помощью компьютерной программы Excel.

Результаты и их обсуждение. На основании типизации онтогенеза [Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976] у особей *E. sibiricum* нами выделено четыре периода – латентный (sm), прегенеративный (V), генеративный (G), постгенеративный, или сенильный (S). Определены диагнозы и описано двенадцать возрастных состояний: 1 – проростка (pl), 2 – ювенильное (j), 3 – имматурное (im), 4 – молодое виргинильное (v1), 5 – сравнительно молодое виргинильное (v2), 6 – средневозрастное виргинильное (v3), 7 – взрослое виргинильное (v4), 8 –

скрытогенеративное (g_0), 9 – молодое генеративное (g_1), 10 – средневозрастное генеративное (g_2), 11 – взрослое генеративное (g_3), 12 – субсенильное (ss). В условиях интродукции такие данные получены впервые.

Латентный период представлен состоянием первичного покоя в виде семени (sm). Физиологический покой семени составляет 12–13 мес. Семена имеют недифференцированный зародыш, для прорастания которого необходима длительная холодная стратификация ($+3-6^0$ С) в течение 4–5 месяцев сразу после сбора. Масса свежесобранных 100 шт. семян 1,78–1,97 г. При подзимнем посеве стратифицированных семян (последняя декада сентября) их всхожесть отмечена в первой–второй декадах мая. Наличие недифференцированного зародыша у *E. sibiricum* – один из адаптивных признаков семян этого вида к летнему вынужденному периоду покоя.

Прегенеративный период довольно длительный и составляет пять лет. Длительность надземного развития побега 25–40 дней. Проросток (pl) первого года имеет главный корень. Тип прорастания семян – надземный. Семядоли – примитивного типа, так как задерживают свой кончик в семенной кожуре. Выявлены начальные стадии превращения кончика семядоли в гаусторию. Средняя часть семядоли зародыша и проростка, расположенная между влагалищем и гаусторием, является в первый год жизни особи ассимилирующей. Влагалище семядоли разрастается вертикально вниз. При этом главный (первичный) корень занимает боковое положение и образуется вырост в виде “шпоры”, в который углубляется терминальная почка, что характерно для особей этого возрастного состояния. Ювенильные (j) особи имеют один ассимилирующий нитевидный лист длиной от 3,0–4,5 см, без черешка. В период летнего покоя формируется молодая луковича ($0,75$ см \pm $0,3$ см), которая состоит из запасующей и покровной (остатки нижней части семядольного листа) чешуй и терминальной почки в вегетативном состоянии. К осени в области донца закладываются корни.

На второй год у особи развитие идет довольно быстро. За 20–30 дней она проходит два возрастных состояния: имматурное (im) и молодое виргинильное ($v1$). У имматурных особей формируется срединный ассимилирующий лист овально-продолговатой формы, и его длина в 1,5–2 больше раза по сравнению с ювенильными особями. Луковича – с двумя чешуями и хорошо выраженной шпорой, которая образована сросшимся влагалищем ассимилирующего листа. У луковичи один–два пучка придаточных корней, ориентированных по одной вертикальной линии. К концу надземного периода особи второго года жизни имеют листовую пластинку овальной формы от 3,0 до 4,0 см длины и от 2,0 до 3,5 ширины. Это состояние выделено нами как молодое виргинильное ($v1$).

Для сравнительно молодых особей третьего года жизни ($v2$) характерно развитие листовой пластинки от 4,5 до 5,0 см и ее черешка 8–10 см. Форма листа овальная, с 5–7 жилками. Надземная вегетация составляет около 25–30 дней. Луковича удлиняется в размере 2–2,5 см. Она имеет покровную чешую бледно-желтого цвета, которая охватывает ее полностью только в нижней части. Под ней расположена тонкая прозрачная белая чешуя, оставшаяся от предыдущей луковичи. Внутренняя чешуя – запасующая. Чешуи в нижней части сросшиеся в одну и имеют туникатный тип. Придаточные корни длиной 1,5–2,0 см расположены в области донца луковичи и средней ее части. У отдельных особей формируется в базальной части донца членик корневища.

На четвертый год особи среднего виргинильного состояния ($v3$) имели площадь надземной листовой пластинки в два раза больше по сравнению с особями второго года жизни. Лист овально-продолговатой формы до яйцевидной, длина черешка листа составляла 9,7–11,0 см. Рост и развитие луковичи выражено сильнее, питательная чешуя толстая и мясистая, внутри ее формируется терминальный вегетативный побег будущего года. Луковича от 2,5 до 3,5 см длины и 0,7–1,0 см ширины, с двумя–тремя корневищами.

Морфологические отличия особей пятого года жизни ($v4$) визуальными значительно отличаются от предыдущих лет. Листовая пластинка крупная: 10–15 см длины, 5–6 см ширины, с 11–12 параллельными жилками. Лист от овально-эллиптической до округлой формы. Длина черешка от 10,5 до 15,0 см. Луковича состоит из трех чешуй: запасующей, тонкой прозрачной пленчатой и покровной светло-коричневого цвета. Сформировано два–три коротких корневища разных лет генераций. Продолжительность надземной жизни пятилетней особи в 2–2,5 раза больше по сравнению с особями предыдущих возрастных состояний. К концу июня фотосинтетическая активность листовой пластинки слабеет и она прекращает функционировать. Наступает ежегодный летний вынужденный покой. В период летнего покоя (июль) у главного верхушечного побега материнской луковичи впервые закладываются первый–второй лист и генеративный побег. Особь пе-

переходит в скрытое генеративное состояние (g₀). Нарастание материнского побега в течение пяти лет моноподиальное (рис. 1).

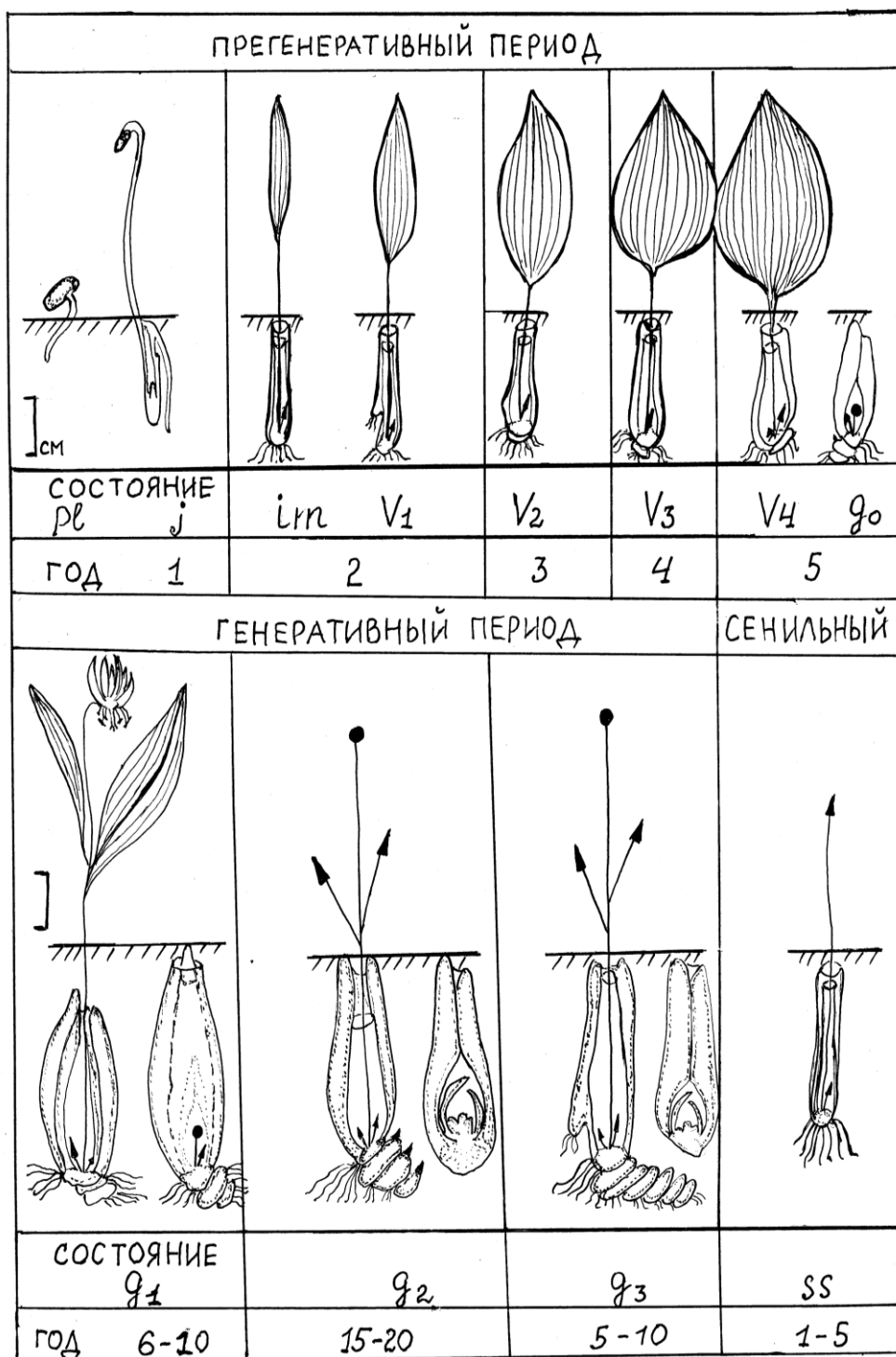


Рис. 1. Возрастные состояния *Erythronium sibiricum*

Генеративный период наступает на шестой год. У материнской особи впервые сформирован надземный удлинённый генеративный побег с двумя листовыми пластинками. Это визуальный диагностический признак для этого возрастного (g₁) молодого генеративного состояния. Моноподиальное нарастание годового побега, которое продолжалось в течение всего прегенеративного периода, сменяется на симподиальное. Первый и последующие монокарпические побеги возобновления формируются в базальной части луко-

вицы. С возрастом скелетная ось побега нарастает путем перевершинивания и представляет собой уже симподий, состоящий из многолетних частей нескольких побегов замещения. Нарастание акросимподиальное. Междоузлия у многолетних побегов, которые ежегодно возобновляются, очень короткие и представляют собой членики донца – остатки луковицы предыдущих лет генераций, которые с возрастом накапливаются и представляют собой короткое корневище. Генеративный период довольно длительный и в условиях интродукции при хорошем агрофоне может длиться 30–35 лет. При снижении агрофона этот период сокращается на 10–15 лет. Молодое генеративное (g_1) состояние в условиях интродукции, по нашим данным, продолжается 6–10 лет. В этот период происходит медленное нарастание биомассы надземных и подземных органов. Причем на почвах богатых гумусом луковица нарастает весом 25–30 г и ее размер составляет в высоту 5–6 см, ширину 1,5–2,0 см. Среднее генеративное (g_2) состояние длится 15–20 лет. Особи только визуально отличаются от молодых генеративных растений. Листовая пластинка у двух листьев более мощная. Первый лист эллиптический по форме, второй продолговатый. Листья супротивные, сформированы на стебле. Цветок 3–4 см, с толстой цветоножкой. Взрослые особи генеративного (g_3) состояния наблюдали в условиях природных местообитаний *E. sibiricum* в популяциях Кемеровской области в районе КАЗа и Шерегеш. Причем в природных условиях обнаружены особи с тремя листовыми пластинками, что практически не наблюдали в условиях культуры. Луковица у таких особей имела 1–3 детки, плотно прилегающих к материнской, у которой визуально хорошо выражено короткое корневище 2–3 см, с 5–7 члениками и более. Луковица имеет ассиметричное строение. Побег возобновления ежегодно проходит малый жизненный цикл развития.

Субсенильное (ss) состояние в условиях природы при массовом проективном покрытии *E. sibiricum* нами не отмечено. Интродукционное испытание показало, что при сильном задержании почвы со слабовыраженной структурой состояние посадок *E. sibiricum* постепенно становится удовлетворительным. Посадка луковиц (1973–1975 гг.) вдоль еловых аллей у главного корпуса ЦСБС существовала до середины 90-х годов. На интродукционном участке в местах естественного массива отмечены в 2010–2012 гг. отдельные цветущие экземпляры. В сенильном состоянии особи не цветут, семенное размножение отсутствует, вегетативное возобновление практически слабо выражено. Сенильные особи *E. sibiricum* постепенно вырождаются, происходит доминирование естественного травостоя, луковицы поражаются грызунами, так как в них содержатся крахмал и сахара. Большой жизненный цикл материнской особи кандыка сибирского в среднем продолжается 35–40 лет.

Фазы морфогенеза: 1 – фаза одноосного первичного моноподиальной системы розеточного побега с замещающейся луковицей (pl, j); 2 – фаза одноосного первичного моноподиальной системы розеточного побега с замещающейся луковицей и члениками корневищ (im, V1–V4); 3 – фаза симподиальной системы полурозеточных генеративных побегов с замещающимися луковицами и члениками корневищ (go-g1-g2-g3); 4 – вторично одиночный вегетативный побег с одиночной луковицей (ss).

Органогенез. Органообразовательный процесс у *E. sibiricum* нами изучен впервые. Установлено, что конус нарастания главного (материнского) побега от прорастания семени (I этап органогенеза) по вегетацию пятого года жизни находится на II этапе органогенеза (59–60 мес.). Нарастание вегетативного верхушечного главного побега моноподиальное. Особи этого возраста формируют один ассимилирующий лист.

Внутрипочечное изменение в побеге материнской особи происходит в период летнего покоя луковицы (июль) пятого года жизни. У побега формируется два зачаточных листа. Далее апикальная часть конуса нарастания материнского побега удлиняется, дифференцирует генеративные органы и переходит на III этап органогенеза (продолжительность 20–25 дней). Для IV этапа органогенеза характерно формирование на оси соцветия долей околоцветника первого круга (10–15 дней). На V–VI этапах органогенеза закладываются лепестки второго круга (16–20 дней). Перед зимним покоем (сентябрь) в луковице сформированы все органы цветка, женский и мужской гаметофит (VII–VIII этапы). Особь зимует в скрытогенеративном состоянии (go) и переходит на шестой год жизни, его продолжительность составляет 233–284 дня. Весной развивается надземный генеративный побег, наступает цветение (IX этап), отцветание (X этап) и плодоношение (XII этап органогенеза), продолжительность – 30–45 дней.

Схема малых циклов развития побегов возобновления (1, 2, 3 ...n) представлена на рисунке 2. Побег возобновления закладывается в базальной части замещающейся луковицы (май – начало июня) у основания предшествующего монокарпического побега еще за два года до надземного развития. В течение малого жизненного цикла он развивается подземно 21–24 месяца, из них одна половина этого периода идет на формирование вегетативных, вторая – генеративных органов. В целом продолжительность малого жизненного цикла побега возобновления составляет три года и более, так как после надземного отмирания базаль-

ная часть побега существует еще некоторое время подземно в виде членика корневища. Установлено, что внутривеичное и вневеичное развитие главного (материнского) вегетативного побега составляет пять-шесть лет, а последующих вегетативно-генеративных побегов возобновления в 2,5 раза меньше. Причем продолжительность этапов органогенеза (с III по XII) в главном и побеге возобновления у взрослой особи одинакова.

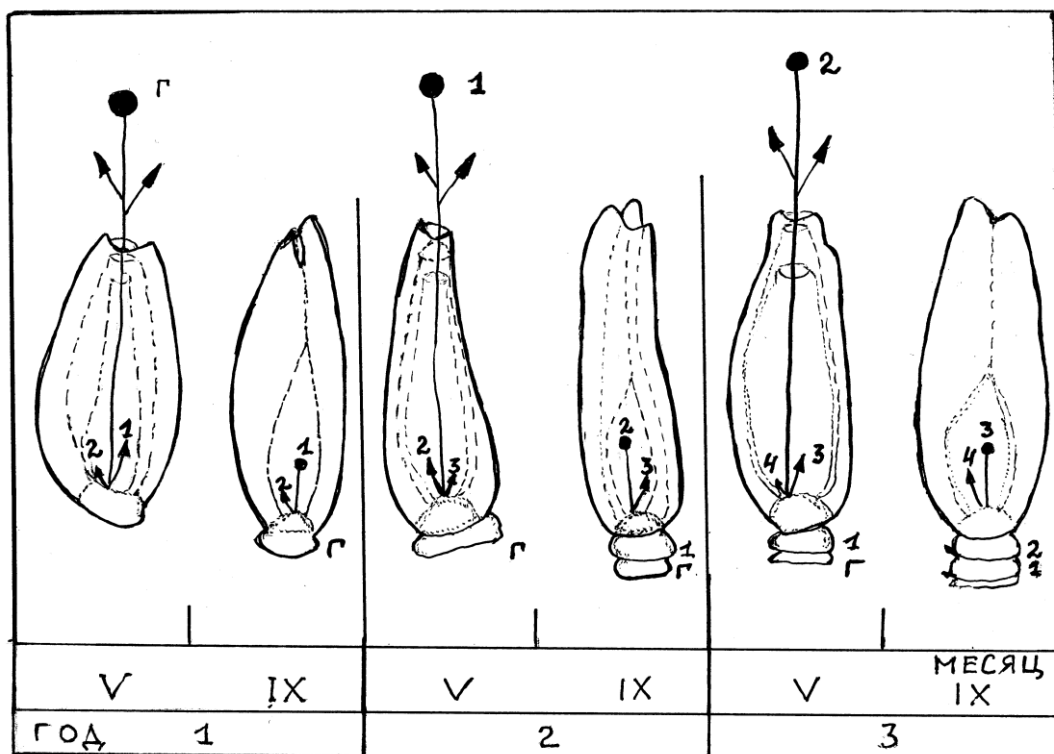


Рис. 2. Схема малых циклов побега возобновления *Erythronium sibiricum*: Г – главный побег; 1–4 – последовательные побеги возобновления

Сезонный ритм *E. sibiricum*, по классификации И.В. Борисовой (1965), относится к весеннецветущим коротковегетирующим эфемероидам. По многолетним данным, в условиях Новосибирска бутонизация наступает в III декаде апреля, цветение в I–II декадах мая. Продолжительность вегетации короткая (1,5–2 мес.), за этот период он проходит все фенологические фазы развития, присущие для цветковых растений, и уходит в летний относительный покой. Вид относится к рангу холодовыносливых растений, так как устойчив к непродолжительным ранневесенним заморозкам, которые часто бывают в Сибири (минус 10–15° С). Смена фенологических фаз происходит очень быстро. Отрастание и начало цветения наблюдали при переходе среднесуточных температур через плюс 5° С и сумме устойчивых положительных температур при 21–249° С. По-видимому, исторически сложившийся феноритмотип у мезофита *E. sibiricum*, для развития которого присуща мезотермность, в процессе эволюции сформировал адаптивные признаки уже с ранних этапов онтогенеза и органогенеза, т.е. с начала формирования женского и мужского гаметофита до плодоношения. Биологический потенциал и приспособление к крайне специфическим условиям практически выражены в течение всего жизненного цикла, что особенно выражено в наличии двух периодов относительного покоя (летнем и зимнем), при длительном периоде внутривеичного формирования вегетативных и генеративных органов.

Нарастание побега в генеративном периоде – акросимподиальное. Монокарпический побег безрозеточный, облиственный, короткий, закрытый. У *E. sibiricum* – симподиальная полурозеточная, с безрозеточным генеративным побегом модель побегообразования.

Биоморфа *E. sibiricum* еще в середине 70-х годов прошлого века отнесена Г.В. Скакуновым (1974, 1976) к корневищно-луковичным геофитам, на что многие ботаники ранее не обратили внимание. Позднее нами [Седельникова, 1995, 2002, 2010] было установлено, что у *E. sibiricum* корневище закладывается путем вычленения из годичной замещающейся луковички нижней ее части-донца, которое не отмирает, а функцио-

нирует с новой луковицей. Корневище состоит из 3–6 разновозрастных члеников междоузлий, которые особенно выражены у особой генеративного периода (рис. 3). Таким образом, у взрослой особи происходит ежегодное нарастание одного членика междоузлия со стороны новой луковицы и отмирание с противоположной стороны. Годичный членик корневища – это укороченная часть побега. Таким образом, формируется короткое утолщенное корневище. На членике корневища закладывается спящая (пазушная) почка, которая продолжительный период может находиться в состоянии относительного покоя, но при благоприятном агрофоне из нее развивается виргинильная особь. Эта жизненная форма достаточно редкая и молодая в филогенетическом отношении среди луковичных растений.



Рис. 3. Биоморфа *Erythronium sibiricum* с луковицами и коротким корневищем

Размножение у *E. sibiricum* вегетативное и семенное. Семенная продуктивность изменяется в зависимости от погодных условий периода вегетации, а также возрастной изменчивости. Число семязачатков от 10 до 45 шт. В условиях интродукции семена завязываются во все вегетационные периоды, но в сухие (2012 г.) их формируется в два раза меньше. Коэффициент биологической продуктивности 0,70–0,95. Отмечено, что в природных популяциях Кемеровской области, где *E. sibiricum* ведет себя как ранневесенний эдификатор, семенная продуктивность в 2–3 раза выше.

Луковица многолетняя, относится к типу ежегодно возобновляемых, от яйцевидно-продолговатой до конической формы, которая зависит от условий питания, глубины залегания, возраста. Апикальная часть луковицы всегда имеет остроконечную верхушку, с верхним и нижним зубчиком запасующих чешуй и засохшим остатком генеративного побега. Базальная часть несимметрично утолщена и образует донце. Коэффициент вегетативного размножения очень низкий, так как в ежегодно возобновляемой луковице практически не закладывается придаточная почка, а если и закладывается, то продолжительный период находится в спящем состоянии. Дочерние луковицы чаще формируются путем развития адвентивных почек на членниках корневищ. С возрастом развивается вегетативный клон из 3–5 луковиц и корневищ (см. рис. 3), что наблюдали в природных популяциях в Кемеровской области в районе Каз и Шерегеш.

Фенотипическая изменчивость. В условиях лесостепной зоны Западной Сибири исследованы особи естественных местообитаний из: 1 – Томской (окрестности с. Протопопово, Аникино, Заварзино), 2 – Кемеровской (п. Листвяги, Осинники, Тайжино, Каз, Шерегеш), 3 – Новосибирской (с. Верх-Ики) областей, 4 – Горного Алтая (п. Турочак, Камлак). Образцы из Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск) в условиях Новосибирска цветут на 8–12 дней позднее по сравнению с особями из Томской, Новосибирской и Новокузнецкой популяций. В природных местообитаниях у кандыка сибирского ранее отмечен широкий спектр фенотипической изменчивости морфологических признаков и сделаны прогнозы [Скакунов, 1977]. Нами описаны формы рыльца: от трех – до шестираздельного с короткими и длинными лопастями (рис. 4, а).

Форма долей околоцветника с заостренной и овальной верхушкой: овально-продолговатая по всей длине, с расширением в средней либо нижней части; продолговато-коническая; узкоконическая (рис. 4, б). Форма пятна: зубчатая, линейная, копьевидно-зубчатая, копьевидно-дугообразная, серповидная, ромбовидная. Пятно расположено в 1/3 части от основания лепестка, разной тональности – от светло-вишневого до темно-вишневого, со светло-зеленой, белой, желтой штриховкой. Форма цветка: цикламеновидная с широкими, средними и узкими лепестками и долями околоцветника, расположенными поочередно вверх и вниз; чашевидная и лилиевидная с лепестками, направленными у одних цветков вверх, у других вниз; поникающая и непоникающая (рис. 4, в). Окраска цветка малиновая, светло-малиновая, темно-малиновая, бордовая, розовая, лилово-розовая, светло-розовая, фиолетово-розовая с различными оттенками, в природе встречаются белоцветковые формы (Каз). Цветок – поникающей или непоникающей формы.

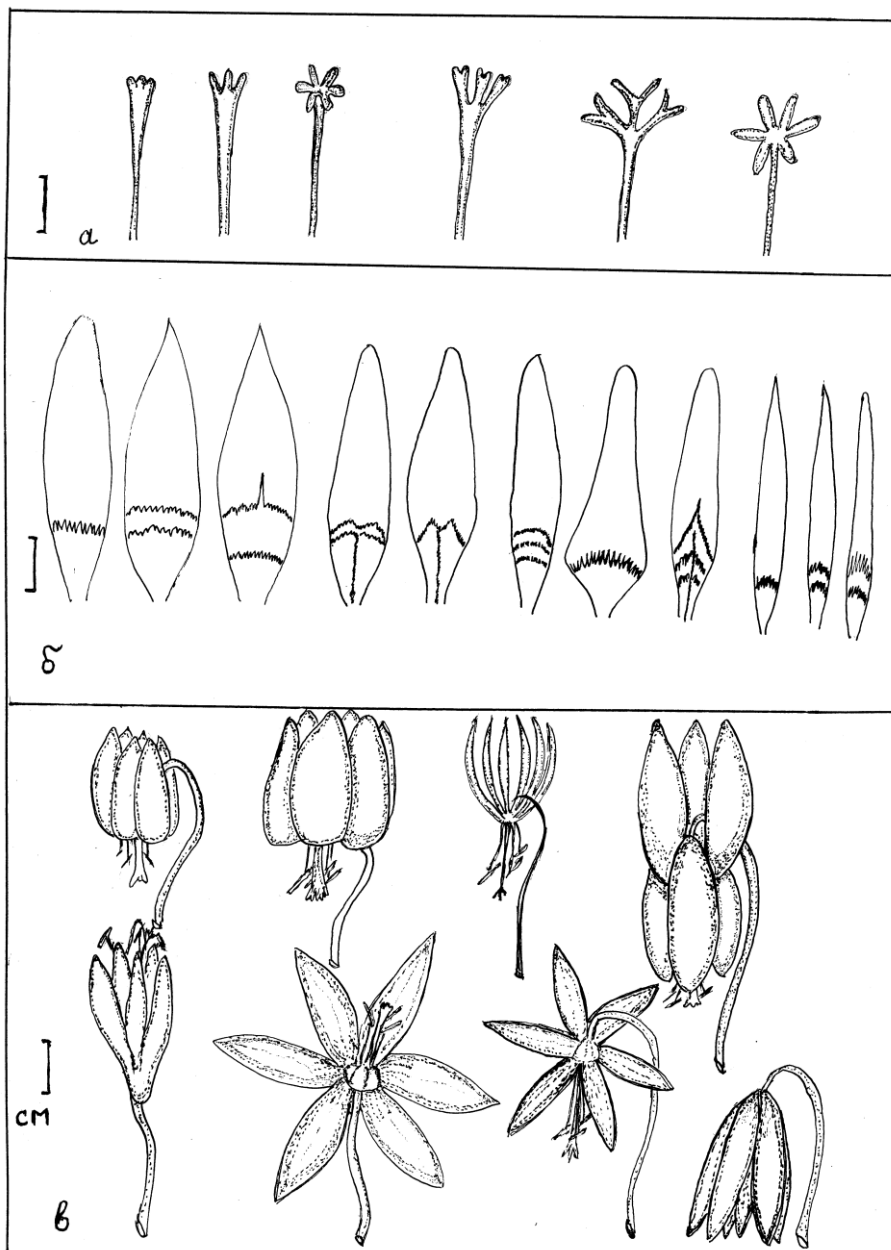


Рис. 4. Фенотипическая изменчивость *Erythronium sibiricum*

Кандык сибирский имеет первичное мезофитное происхождение, для которого ксерофитность представляет вторичное явление. Признак однолетней, ежегодно замещающейся луковицы, которая одновременно служит как запасующий и вегетативный орган, с сочетанием многолетнего корневища в эволюцион-

ном плане является молодым по происхождению. Такие геофиты, на наш взгляд, имеют высокую адаптационную способность и выживаемость не только во влажных, но и аридных условиях местообитания. Сохранение этого вида при введении в культуру дает возможности для селекционных исследований.

Выводы

1. *E. sibiricum* – коротко корневищно-луковичный геофит, с ежегодно замещающейся луковицей.
2. В онтогенезе *E. sibiricum* выделено 4 периода и 12 возрастных состояний. Продолжительность жизни материнского побега от семени до цветения составляет 69–72 месяца, побега возобновления – 30–36 месяцев, включая внутривидовое и надземное развитие.
3. Внутривидовая изменчивость фенотипических признаков *E. sibiricum* расширяет их гомологические ряды.

Литература

1. Борисова И.В. Ритмы развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Биология и экология целинных растений районов Казахстана: тр. БИН АН СССР. Геоботаника. – М.; Л., 1965. – Сер. 3, Вып. 17. – С. 64–99.
2. Доспехов В.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
3. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карлухина Е.А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 147 с.
4. Зубкус Л.П. Некоторые особенности роста и развития кандыка сибирского – *Erythronium sibiricum* (Fischer et Mey. Kryl.) в природе. // Тр. Бот.сада Западно-Сибирского филиала АН СССР. – 1956. – Вып. 1. – С. 33–38.
5. Зубкус Л.П. Дикорастущие травянистые растения Западной Сибири, пути их изучения и введения в культуру // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 359–364.
6. Зубкус Л.П., Седельникова Л.Л. Анатомо-морфологические особенности ювенильно-виргинильных растений кандыка сибирского // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 55–72.
7. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Высш. шк., 1977. – 288 с.
8. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. – М.; Л., 1950. – Сер. 3, Вып. 6. – С. 71–111.
9. Скакунов Г.В. К познанию запасующих подземных органов кандыка сибирского // Экология. – 1974. – №1. – С. 34–40.
10. Скакунов Г.В. Изменчивость кандыка сибирского в природе // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука. – 1977. – С. 76–87.
11. Седельникова Л.Л. Кандык сибирский в природе и культуре // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 1995. – С. 122–123.
12. Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
13. Седельникова Л.Л. Развитие зародышевого мешка у кандыка сибирского // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2008. – № 7. – С. 35–41.
14. Седельникова Л.Л. Морфогенез кандыка сибирского в условиях интродукции // Ботанические сады. Проблемы интродукции: тр. ТГУ. – 2010. – Сер. Биол. – Т. 274. – С. 338–341.
15. Степанов Н.В., Стасова В.В. О новом таксоне рода Кандык (*Erythronium* – *Liliaceae*) из Западного Саяна // Вестн. КрасГАУ. – 2011. – № 8. – С. 58–63.
16. Шорина Н.И., Куклина А.Г. К биологии кандыка // Бюл. ГБС. – 1976. – Вып. 102. – С. 88–95.
17. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.
18. Уранов А.А. Возрастной спектр фитопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. наука. – 1975. – №2. – С. 7–34.