



<https://doi.org/10.70728/a.series.tab.v08.i08.086>

UDK: УДК

581.524:581.14:582.671(575.1)

**ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКОГО
ЭНДЕМИКА АЛАЙСКОГО ХРЕБТА (УЗБЕКИСТАН) *FUMARIOLA*
TURKESTANICA (PAPAVERACEAE)**

Давидов Махмуджон Адхамович

Доцент кафедры ботаники и биотехнологии Ферганского государственного университета, кандидат биологических наук. ORCID ID 0000-0001-7444-3830

Годин Владимир Николаевич

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН ул. Золотодолинская, 101,
Новосибирск, 630090, Россия ORCID ID 0000-0002-2825-0437

Аннотация. Впервые описан онтогенез и онтогенетическая структура двух ценопопуляций *Fumariola turkestanica*, редкого эндемика Алайского хребта. Исследования проведены в естественных условиях бассейна р. Шахимардан Ферганский долины в 2020–2025 гг. Республики Узбекистан. Установлено, что это летне-зимне-зеленое двулетнее монокарпическое растение. В первый год жизни особи проходят прегенеративный период, в течение этого времени развивается один розеточный побег. На второй год, продолжая нарастать моноподиально, побег зацветает с образованием 5–8-цветковых открытых кистей, собранных в сильно разветвленную метелку кубковидной формы. Для *F. turkestanica* характерно формирование двух онтобиоморф: компактной (в засушливых условиях) и рыхлой (в увлажненных местообитаниях). Обе ценопопуляции полночленные, плотность особей варьирует от 0.05 до 0.5 особей/м².

Ключевые слова: *Fumariola turkestanica*, Papaveraceae, ценопопуляция, онтогенез.

Fumariola turkestanica Korsh. (дымняночка туркестанская) – единственный вид рода *Fumariola* Korsh., относящийся к трибе Fumarieae подсемейства Fumarioideae семейства Papaveraceae, распространённый в Средней Азии (Алайский хребет, Ферганская область, бассейн реки Шахимардан) (Пазий, 1955, 1974). За пределами Узбекистана вид встречается в окр. с. Исфайрам (Кыргызстан) (Пазий, 1974; Милько, 2006).

F. turkestanica – многолетнее или однолетнее травянистое растение высотой 9–13 см. Стебель одиночный, тонкий, нитевидный, ветвистый от основания. Листья длинночерешковые, дважды тройчаторассечённые, голые. Сегменты листа двух-трёхлопастные. Растёт по каменистым склонам в трещинах известняковых скал, по берегам горных ручьёв в среднем поясе гор, на высоте 1050–1500 м (Пазий, 1955, 1974). Вид занесён в Красную книгу Республики Узбекистан со статусом 2 – редчайший эндемик Алайского хребта (Белолипов, 2009; Лазьков, 2019), а также в Красную книгу Республики Кыргызстан в категории EN VI: находящийся под угрозой исчезновения вследствие узкого эндемизма на территории с возрастающей антропогенной нагрузкой (Милько, 2006).

Ареал вида охватывает Алайский хребет – бассейны рек Исфайрам и Шахимардан в Кыргызстане, распространяясь на территории предгорий и междуречья рек Шахимардан и Исфайрамсай (горы Арпалык, урочища Лянгар, Янги-Сай и Аушир, район озера Курбан-Кол) в западной части северного макросклона Алайского хребта (Милько, 2006; Лазьков, 2019). Из указанных литературных данных видно, что ареал вида в контексте ботанико-географических районов Ферганской долины относится к Фергано-Алайскому округу, который включает Восточный Алай (территория от бассейна реки Шахимардан до пересечения Ферганы и Алайских гор) и Западный Алай (бассейны рек Сох и Исфара), являясь важной трансграничной зоной для Узбекистана и Кыргызстана (Тожибаев и др., 2016).

В пределах Ферганской области вид представлен единичными экземплярами или малочисленными ценопопуляциями. Были известны небольшие популяции в пяти достоверных местонахождениях на скалах между селами Вуадил, Шахимардан и Ярдан (Лазьков, 2019). По нашим сведениям, в настоящее время в окр. села Вуадил вид исчез из-за возрастающей антропогенной нагрузки. Для флоры Узбекистана вид был описан как многолетнее растение (Пазий, 1955, 1974; Лазьков, 2019), в то время как для флоры Кыргызстана он упоминается как однолетнее растение (Попов, 1937; Милько, 2006; Лазьков, Умралина, 2015). Исследования, касающиеся современного состояния ценопопуляций и их онтогенетического состава, в естественных условиях у изучаемого вида ранее никем не проводились. В связи с этим цель нашей работы заключалась в описании онтогенеза и выявлении онтогенетической структуры ценопопуляций *F. turkestanica* в естественных условиях Алайского хребта.

Материалы и методика

Исследования проводились в 2020–2025 гг. Описания растительных сообществ сделаны по общепринятым геоботаническим методикам (Корчагин, 1964). Изучены две ценопопуляции *F. turkestanica*.

Ценопопуляция 1 входит в состав скальных сообществ и находится на северо-западе с. Ярдан, 39°57'42" с.ш., 71°44'27" в.д., 1550–1600 м над ур. м., годовое количество осадков в районе исследования по среднемноголетним данным составляет 200–345 мм (по данным сайта gismeteo.ru). *F. turkestanica* селится на скалах среднего пояса в трещинах отвесных скал, на склонах южной экспозиции. Эти трещины обеспечивают необходимый минимум для накопления и сохранения влаги.

Растительный покров не сформирован. По трещинам скал вместе с *F. turkestanica* встречаются *Scutellaria immaculata* Nevski ex Juz., *Prunus spinosissima* (Bunge) Franch, *Salvia scrophulariifolia* (Bunge) B.T. Drew, изредка на уступах – *Ephedra equisetina* Bunge. Общее проективное покрытие травостоя составляет не более 1–3%, на долю *F. turkestanica* приходится 0.1–0.5%.

Ценопопуляция 2 расположена юго-западнее с. Ярдон, на правом берегу р. Дугоба, на склонах северной экспозиции крутизной до 75–80°, на высоте 1900–2100 м над ур. м. Почвы на данной территории – супесчаные бурые лесные, широко распространенные на Алайском хребте (Арифханова, 1965). Среднегодовое количество осадков варьирует от 400 до 600 мм (по данным сайта gismeteo.ru). Древесный ярус представлен *Juniperus seravschanica* Ком., *J. semiglobosa* Regel, *J. pseudosabina* Fisch. & С.А.Мей. с проективным покрытием 15–25%. Кроме того, в древесном ярусе встречаются высокорослые кустарники из родов *Rosa kokanica* (Regel) Regel ex Juz., *Lonicera nummulariifolia* Jaub. & Spach, *Berberis oblonga* (Regel) C.K. Schneid., *Spiraea hypericifolia* L. Высота кустарникового яруса 150–220 см, проективное покрытие 25–35%. Травяной покров богат в видовом отношении и представлен: *Artemisia tenuisecta* Nevski, *A. glanduligera* Krasch. ex Poljakov, *Ziziphora clinopodioides* subsp. *bungeana* (Juz.) Rech.f., *Centaurea virgata* subsp. *squarrosa* (Boiss.) Gugler, *Achillea millefolium* L., *Codonopsis clematidea* (Schrenk) C.B. Clarke, *Geranium collinum* Stephan ex Willd., *Galium verum* L., *Eremurus altaicus* (Pall.) Steven, *Poa nemoralis* L., *P. pratensis* L., *P. bulbosa* L., *Phleum phleoides* (L.) H.Karst., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Carex turkestanica* Regel, *Festuca rupicola* Heuff. Проективное покрытие травостоя 45–60%. На долю *F. turkestanica* приходится не более 1–2%.

При описании хода развития *F. turkestanica* принята концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная Т. А. Работновым (1950), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Тип онтогенеза определен по классификации, предложенной Л.А. Жуковой (1995). При выделении онтогенетических состояний учитывали изменения количественных и качественных показателей особей в ходе развития. Для биометрической характеристики особей разных онтогенетических состояний использовали по 5 экземпляров.

Выделение жизненной формы проведено в рамках эколого-морфологической концепции Варминга–Серебрякова (Warming, 1884; Серебряков, 1962).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций осуществлено по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Для выявления онтогенетического состава ценопопуляций закладывали трансекты 50 × 1 м². Подсчет особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях проводили три раза за вегетационный сезон: в апреле, июле и сентябре. Плотность рассчитывалась, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986).

Результат исследования и их обсуждение

Сезонное развитие *F. turkestanica*. Сезонный цикл развития *F. turkestanica* (рис. 1) в естественных условиях проходит за 7–8 месяцев. Две изученные ценопопуляции

различаются по условиям произрастания и развития особей этого вида.



Рис. 1. *Fumariola turkestanica* (фото М.А. Давидова).

Местообитание, где расположена ценопопуляция 1, быстро прогревается, хорошо освещается, не защищена от воздействия ветров, быстро освобождается от снега. Летом средняя месячная температура достигает 36°C. Влажность воздуха до полудня снижается до 45–55%. На скалах южной экспозиции с середины лета до осени постоянно наблюдается недостаток влаги. В летний период места произрастания *F. turkestanica* не насыщаются кратковременными дождями. Всё это является лимитирующими факторами для нормального развития *F. turkestanica*, так как недостаток воздушной и поверхностной влаги, а также интенсивное освещение создают экстремальные условия для обитания вида. Растения находятся в угнетённом состоянии: после летнего периода уменьшается длина черешков и пластинок вновь образуемых листьев, цвет листьев и побегов изменяется с сине-зелёного до желто-зелёного. В конце ноября начинается снегопад и в декабре формируется постоянный снежный покров. На этом участке снежный покров зимой быстро тает в течение через 3–4 дней. Заметный рост растений зимой не наблюдается.

Снег в сообществе с ценопопуляцией 2 сходит в середине марта, вегетационный период начинается с установления среднесуточной температуры +8–+12°C в конце марта. Достаточная влажность и благоприятная температура окружающей среды способствуют росту растений. В весенний период выпадает много осадков, летом часто возможны кратковременные дожди. Температура летом может достигать +25–+30°C. *F. turkestanica* произрастает в затенённых местах с высокой влажностью, что создает специфические условия для ее роста. Растения поселяются в глубоких трещинах известняковых скал, местами покрытых мхами рода *Bryum* Hedw. Нами отмечено, что генеративные особи после плодоношения к началу декабря полегают и усыхают, плотно прикрывая трещины, что способствует более активному прорастанию семян, попавших в трещины известняковых пород. В этом случае высохшие и отмершие части растения способствуют задержанию влаги и активному прорастанию семян на следующий год, создавая оптимальные условия для развития проростков. В

конце зимы повреждений растений не наблюдается.

Высотный диапазон произрастания. В Красной книге Республики Узбекистан приводятся сведения о встречаемости данного вида в пределах 1050–1500 м над ур. м., в Красной книге Республики Кыргызстан высотные пределы составляют 750–1500 м над ур. м. Нами были найдены новые ценопопуляции на высоте 1938–2100 м над ур. м., что отличается от вышеуказанных на 438–600 метров. Это свидетельствует о более широком высотном диапазоне мест произрастания этого вида.

Онтогенез *F. turkestanica* в природных условиях ранее никем не изучался. В развитии особей выделено 3 периода и 8 онтогенетических состояний (рис. 2).

Латентный период. Семена (se) мелкие, цилиндрической формы, черно-коричневые, длиной 0.50–0.54 мм и шириной 0.20–0.25 мм. Поверхность семян продольно-гребенчатая. После созревания семена находятся в непосредственной близости от материнского растения, на расстоянии 5–10 см, и начинают прорастать после зимнего периода покоя в конце марта – начале апреля следующего года. Средняя масса 1000 семян варьирует от 0.96 до 1.00 г. Плод – паракарпный односемянной орех. Прорастание семян надземное. Семена прорастают одновременно.

Прегенеративный период. Проростки (р) представляют собой растения высотой до 1 см с тонким главным корнем длиной до 1 см (рис. 2). Надземная часть особей представлена моноподиально нарастающим розеточным побегом. Имеются две семядоли линейной формы, длина их пластинок составляет 12–15 мм, ширина – 0.1–0.2 мм. Длина гипокотилия зависит от глубины трещин и варьирует от 10 до 30 мм. Через 15–19 дней после прорастания образуется первый настоящий тройчаторассеченный лист, трехраздельные сегменты которого сидят на очень коротких черешках. Листовые пластинки сегментов обратосердцевидной формы, зелёные, неопушённые, цельнокрайние. В пазухе первого настоящего листа закладываются пазушная почка. Длина первого настоящего листа составляет 20–30 мм, ширина – 4–8 мм. Главный корень светлый, веретеновидный, длиной 10–15 мм, на котором появляются боковые корни II порядка. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается высокая элиминация особей, достигающая 90%. Продолжительность этого онтогенетического состояния не превышает 2–3 недели.

Ювенильные растения (j). После подсыхания и отмирания семядольных листьев растения переходят в **ювенильное состояние**. На 20–26-й день жизни, когда длина черешка первого листа достигает 15–23 мм, начинает формироваться следующий настоящий лист. Второй настоящий лист тройчаторассеченный, верхний и боковые сегменты тройчатораздельные. Листорасположение очередное. В пазухе второго настоящего листа закладываются пазушная почка. Главный корень веретенообразный, длиной 20–25 мм, имеет боковые корни II и III порядка длиной до 3–6 мм. Продолжительность этого состояния примерно 1 месяц.

Имматурные растения (im) имеют моноподиально нарастающий розеточный побег длиной 0.3–0.5 мм, с диаметром стебля 0.2–0.3 мм. Верхушечная почка формирует 3–4 длинночерешковых ассимилирующих дваждыперисторассеченных листа, длиной 25–35 мм, шириной – 5–8 мм. Верхний и боковые сегменты

тройчатораздельные. В пазухах ассимилирующих листьев закладываются пазушные почки. Главный корень утолщается, достигая диаметра 1.0–1.5 мм и длины 30–35 мм. На главном корне интенсивно формируются боковые корни IV порядка. Продолжительность этого состояния не превышает 1 месяца.

У виргинильных растений (v) один моноподиально нарастающий розеточный побег I порядка, достигающий длины 6–17 мм, с 9–12 триждыперисторассеченными листьями на черешках разной длины. Первые образовавшиеся листья (летом) имеют длинные черешки, листья, формирующиеся в сентябре, сидят на более коротких, слегка мясистых, расширенных черешках. В пазухах ассимилирующих листьев закладываются боковые почки. Главный корень к концу вегетационного сезона темнеет, покрывается перидермой, утолщается, достигая диаметра 1.2–1.6 мм и длины 35–40 мм. Наши наблюдения показали, что в зимний период растения сохраняют листья, не высыхают и выдерживают отрицательные температуры на заснеженных скалах. Зимой листья становятся окрашенными антоцианами в красноватый цвет. Короткие и уплощенные черешки листьев и расширенные основания листьев располагаются компактно, защищая верхушечную почку при наступлении неблагоприятных температурных условий. Видимых повреждений надземной сферы особей в зимний период не наблюдается. Следовательно, *F. turkestanica* – летне-зимне-зелёное травянистое растение. Особи перезимовывают в виде розетки листьев. Продолжительность этого состояния составляет примерно 8 месяцев.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1). На второй год жизни растения переходят в генеративное состояние. Начиная с этого онтогенетического состояния у особей *F. turkestanica* из-за разной степени водообеспеченности местообитаний, особенностей субстрата и экспозиции склона проявляется морфологическая поливариантность развития, которая проявляется в формировании двух онтобиоморф: компактной (ценопопуляция 1) и рыхлой (ценопопуляция 2).

В марте (ценопопуляция 1) или в апреле (ценопопуляция 2) после схода небольшого снежного покрова начинают интенсивно формироваться новые листья. Через две недели в розеточной части побега диаметром 3–6 мм расположены до 6–21 ассимиляционных листьев, 3–6 желтоватых потерявших тургор листьев и 6–12 отмерших листьев прошлого года. Листья, отмирая, не опадают и сохраняются на побеге. Розеточный побег увеличивается в длину до 1.5–2.0 см. Из верхушечной почки развертывается генеративная олиственная часть побега – фрондозная кисть, отделенная от розеточной части главным междоузлием. Число цветков в кисти варьирует от 5 до 6. В ценопопуляции 1 нижние розеточные листья имеют длину до 5 см и ширину до 1 см, средние – длиной 4.5 см и шириной 0.7 см, верхние – длиной 3 см и шириной 0.5 см. В ценопопуляции 2 развиваются листья с более длинными черешками. Главный корень продолжает расти, достигая длины 40–50 мм (ценопопуляция 1) или 80–120 мм (ценопопуляция 2). Наряду со старыми корнями образуются многочисленные молодые боковые корни. Продолжительность этого состояния составляет около двух–трех недель.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) характеризуются наибольшим развитием побеговой и корневой систем. Листья средневозрастных генеративных особей по строению и размерам такие же, как у молодых генеративных растений. В пазухах розеточных ассимилирующих листьев текущего прироста боковая почка разворачивается в годичный безрозеточный моноциклический генеративный побег, представляющий собой побег обогащения I порядка. Он состоит из двух удлинённых метамеров, несущих ассимилирующие листья, главного междоузлия и соцветия – фрондозная открытая кисть. В пазухах листьев таких побегов обогащения закладываются почки, которые трогаются в рост значительно позже и образуют удлинённые побеги обогащения II порядка, несущие 1–2 ассимилирующих листа и соцветие кисть. Аналогично происходит образование побегов более высоких порядков ветвления.

На главной оси однотипные по структуре побеги обогащения I порядка формируются в базипетальной последовательности, имеют удлинённые междоузлия. Число цветков в одной кисти увеличивается и варьирует от 7 до 8. Побеги обогащения всех порядков до плодоношения расположены ортотропно. На побегах обогащения I и следующих порядков развиваются листья, схожие с листьями вегетативных розеточных побегов. Длина этих листьев составляет 0.5–1 см (ценопопуляция 1) или 1.5–2.5 см (ценопопуляция 2), ширина – 0.1–0.3 см. Общее число кистей на одном растении может достигать 50–100 (ценопопуляция 1) или 30–50 (ценопопуляция 2).

Главный корень продолжает расти, достигая длины 50–70 мм (в ценопопуляции 1) и 20–25 см (в ценопопуляции 2). В ценопопуляции 1 побеги обогащения разных порядков короткие (1.5–2.0 см длиной), ортотропные или анизотропные до плодоношения, формирующиеся особи представляют собой компактные образования подушковидной формы. В ценопопуляции 2 развиваются более длинные (3.5–4.0 см в длину), но в меньшем числе, преимущественно плагиотропные побеги обогащения разных порядков, что способствует образованию распластанных или повисающих со скал особей. *Из-за геокарпического изгибания длинных цветоножек формирующиеся плоды погружены в субстрат и незаметны.*

Со временем листья в нижней части материнского розеточного побега начинают желтеть, подсыхать и отмирать. Продолжительность этого состояния достигает 4 месяцев.

Старые генеративные растения (g_3) характеризуются активным отмиранием листьев на побегах обогащения разных порядков, уменьшением общего числа цветущих кистей до 10–15, уменьшением числа цветков в кистях до 3–4, массовым плодоношением. Главный корень приобретает коричневый цвет и начинает отмирать. Продолжительность этого состояния составляет 1–2 месяца.

Постгенеративный период у особей данного вида не выявлен. После окончания генеративного периода происходит полное отмирание всех тканей и органов, что приводит к естественной гибели особей. Общая продолжительность онтогенеза составляет 2 года.

Анализ развития особей *F. turkestanica* показывает, что данный вид представляет собой летне-зимне-зеленое двулетнее монокарпическое растение, у которого отсутствует вегетативное размножение и постгенеративный период, а вся программа онтогенеза реализуется в жизни одной особи семенного происхождения. По классификации Л.А. Жуковой (1995) онтогенез этого вида соответствует подтипу А1.

Нами выявлено наличие двух онтобиоморф у *F. turkestanica*, произрастающей в разных поясах гор. Климатические условия и разная высота над уровнем моря сказываются на интенсивности побегообразования и формировании разных онтобиоморф. В местообитании с ценопопуляцией 1 на высоте 1550–1600 м над ур. м. максимум осадков выпадает зимой и весной. В разгар вегетации в летний период количество осадков резко уменьшается, и вследствие сильной инсоляции, частых ветров и высокого прогрева каменистых почв создаются условия значительной сухости. Это приводит к формированию довольно коротких ортотропных или анизотропных многочисленных побегов обогащения разных порядков. В результате формируются компактные особи.

В ценопопуляции 2 на высоте 2000–2100 м особи развиваются на 20–25 дней позже, чем в ценопопуляции 1. На склонах, где находится ценопопуляция 2, в зимний и весенний период выпадает больше осадков (400–600 мм), летом часто идут кратковременные дожди. Древостой и травяной покров богат в видовом отношении и последний представлен в основном разнотравьем и злаками. Летом особи умеренно затенены деревьями арчи, в результате создается своеобразный благоприятный микроклимат для роста и развития *F. turkestanica*. В летнее время утром и вечером влажность воздуха достигает 70–80%, днем снижается до 60–70% (личные наблюдения). В таких условиях формируется рыхлая онтобиоморфа за счет образования более длинных, но немногочисленных плагиотропных паракладиев разных порядков.

Типы побегов. У *F. turkestanica* выделяется один тип побега: дициклический розеточный. Розеточная часть такого побега развивается в первый год жизни особи, состоит из оси (длиной 1–2 см) со сближенными узлами, несет ассимилирующие листья, заканчивается терминальной почкой. На второй год из почки в пазухах ассимилирующих листьев развиваются побеги обогащения разных порядков. Генеративная олиственная часть главного побега развивается на второй год жизни особи, состоит из оси (длиной 3–4 см) с расставленными узлами, представляющая собой фрондозную кисть.

Структура ценопопуляций. Обе ценопопуляции полночленные. Не выявлено статистически значимых различий по соотношению особей разных онтогенетических состояний в двух изученных ценопопуляциях ($\chi^2=0.983$, $p=0.952$). Одновременно в ценопопуляциях встречаются особи только двух онтогенетических состояний. Например, в апреле ценопопуляции представлены ювенильными и молодыми генеративными особями (рис. 3), а в сентябре – виргинильными и старыми генеративными особями.

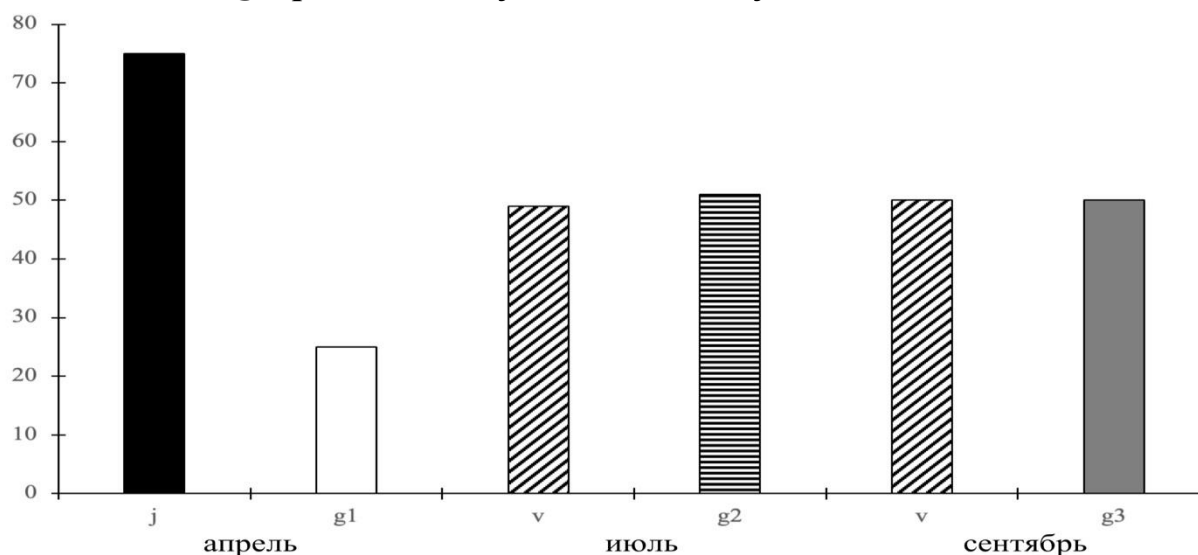


Рис. 3. Онтогенетический спектр ценопопуляций *Fumariola turkestanica*.

Условные обозначения: j – ювенильные особи, v – виргинильные особи, g1, g2 и g3 – молодые, средние и старые генеративные особи.

По оси X – месяцы, по оси Y – доля (в %) особей разных онтогенетических состояний.

Численность и плотность ценопопуляций. Обе ценопопуляции существенно различаются по численности особей и их плотности. Общее число особей в ценопопуляции 1 составляет примерно 300 шт., в ценопопуляции 2 – 500 шт. Плотность особей в ценопопуляции 1 в три раза ниже, чем в ценопопуляции 2: 0.05 и 0.5 особей/м² соответственно.

Заключение

Впервые показано, что редкий эндемик Алайского хребта *Fumariola turkestanica* – летне-зимне-зеленое двулетнее монокарпическое растение. В развитии особей выделяется 3 периода и 8 онтогенетических состояний. Прегенеративный период особи проходят в первый год, развивая единственный розеточный побег. На второй год жизни сохраняется моноподиальное нарастание главной оси, которая заканчивается образованием 5–8-цветковой открытой кисти. Выявлено формирование двух онтобиоморф у *F. turkestanica*: компактной (в засушливых условиях) и рыхлой (в увлажненных местообитаниях). Обе изученные ценопопуляции полночленные, плотность особей в разных ценопопуляциях варьирует от 0.05 до 0.5 особей/м².

Список литературы

1. Арифханова М.М. Растительность ферганской долины. Издательство «ФАН» Узбекской ССР. Ташкент, 1967. 293 с.
2. Белоплипов И.В. 2009. *Fumariola turkestanica* Korsh. – В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Ташкент. С. 244-245.
3. Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 223 с.
4. Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. – В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 39–62.

5. Лазьков Г.А. 2019. *Fumariola turkestanica* Korsh. – В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Растения. Т. 1. Ташкент. С. 232.
6. Лазьков Г.А., Умралина А.Р. Эндемики и редкие виды Кыргызстана (Атлас). Анкара. 2015. С. 86-87.
7. Милько Д.А. 2006. *Fumariola turkestanica* Korsh. – В кн.: Красная книга Кыргызской Республики. Бишкек. С. 118-119.
8. Одум Ю. 1986. Основы экологии. М. 325 с.
9. Пазий В.К. 1955. Сем. Papaveraceae – Маковые. – В кн.: Флора Узбекистана. Т. 3. Ташкент. С. 33-58.
10. Пазий В.К. 1974. Сем. Papaveraceae – Маковые. – В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 4. Ташкент. С. 6-30.
11. Попов М.Г. Род Дымяночка – *Fumariola* Korsh. – В кн.: Флора СССР. Издательство АН СССР, 1937. Т. 7. С. 716-792.
12. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1950. Сер. 3. С. 7–204. Rabotnov T.A. Zhiznennyyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Geobotanika. M.; L., 1950a. Vyp. 6. Ser. 3. S. 7–204].
13. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 1962. 378 с.
14. Тожибаев К.Ш., Бешко Н.Ю., Попов В.А. Ботанико-географическое районирование Узбекистана // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 10. С. 1105-1132.
15. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. №2. С. 7–34.
16. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 182 с.
17. Ценопопуляция растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
18. Warming, E. Über perenne gewachse // Botanisches Centralblatt. 1884. Bd. 18. S. 16–22.