

Биоморфологические особенности эндемика высокогорий Кавказа *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. (Boraginaceae Juss.).

Biomorphology of *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. (Boraginaceae Juss.) endemic of alpine zone of the Caucasus

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. У эндемика высокогорий западного и центрального Кавказа *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. (незабудочник кавказский) были исследованы онтогенез, морфологическое и анатомическое строение. Этот незабудочник всегда имеет одиночную розетку листьев и утратил способность к вегетативному разрастанию. Для вида характерно образование пучков придаточных корней. Такой тип корневой системы и билатеральная столбчатая паренхима листа свидетельствует о том, что вид сформировался в условиях полузакрепленных мелкозернистых осыпей светлого оттенка, с которых снег сдувается в зимний период. Осенняя генерация листьев с более густым опушением свидетельствует о зимнезелености и продолжении вегетации в осенне-весенний период. Срок жизни *E. caucasicum* составляет от 4 до 15 лет, часть растений монокарпики: зацветает на четвертом-пятом году жизни с мелкой розеткой, и отмирает после плодоношения. Остальные особи зацветают не ранее шестого года жизни и являются поликарпиками, причем цветут с перерывами. Таким образом, для вида характерна и поливариантность онтогенеза, а также низкая (для высокогорья) смертность ювенильных особей: 20–30 % в первый год и 5–7 % во второй.

Ключевые слова. Альпийский пояс, морфологическое и анатомическое строение, онтогенез, *Eritrichium caucasicum*.

Summary. *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. is the endemic of alpine zone of northwestern Caucasus. We investigated its anatomy and morphology. *E. caucasicum* always has a single rosette of leaves and has lost the ability for vegetative growth. The species is characterized by the formation of bundles of adventitious roots. This type of root system and bilateral columnar leaf parenchyma indicate that the species was formed in conditions of light shade semi-fixed fine-grained scree, from which snow is blown away in winter. The species has autumn generation of leaves with denser pubescence and the continuation of vegetation in the autumn-spring period. In the course of evolution the species was generated as a plant of the semi-fixed fine-grained taluses from which snow is blown off during the winter period. The lifespan of *E. caucasicum* is from 4 to 15 years, some plants are monocarpic: they bloom in the fourth or fifth year of life with a small rosette, and die after fruiting. The rest bloom no earlier than the sixth year of life and are polycarpic, and bloom intermittently. Thus, the species is characterized by polyvariant ontogenesis and low (for high mountains) mortality of juvenile plants: 20–30 % in the first year and 5–7 % in the second.

Key words. Anatomy, endemic of alpine belt, *Eritrichium caucasicum*, morphology, ontogeny.

Введение. Проблема изучения и сохранения биоразнообразия живых организмов на земном шаре приобрела особую актуальность в последнее время. В условиях, когда климат непредсказуемо меняется на планете, идет массовое вымирание животных и растений (Захаров, 2020) изучение их современного разнообразия приобретает особое значение. До сих пор остаются слабо исследованными в биоморфологическом отношении виды, которые произрастают в экстремальных условиях труднодоступных районов и имеют ограниченный ареал. К их числу принадлежит и *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. – эндемик высокогорий Кавказских гор. Он часто выступает как один из диагностирующих видов ассоциации альпийских лишайниковых пустошей (ассоциация *Pediculari comosae* – *Eritrichietum caucasici* Minaeva ex Onipchenko 2002 (Onipchenko, 2002)). Однако его биологоморфологические особенности до сих пор освещены крайне фрагментарно и порою приводятся противоречивые сведения. В частности, это касается характера жизненной формы и продолжительности жизни. Так,

М. Г. Попов (1953) и А. С. Зернов (2006) описывают его в качестве двулетника или малолетника, а А. А. Гроссгейм (1967) – травянистого многолетника. Из биологических особенностей отмечают невысокую семенную продуктивность (Логвиненко, Онищенко, 1999; Казанцева, 2011), наличие кистекорневой системы (Нахуцишвили, 1974). Дополнительная информация о закономерностях морфологии и онтогенеза растений позволит в известной мере разрешить спорные вопросы и расширить наше представление о структурных адаптационных возможностях вида.

Материалы и методы. Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения нами были проведены в 2003, 2004 и 2008 гг. на альпийских лишайниковых пустошах и мелкокаменистых осыпях хр. Малая Хатипара в альпийском поясе на высоте 2800 м над ур. м. Альпийские лишайниковые пустоши северо-западного Кавказа занимают наветренные гребни и крутые склоны. В зимнее время, согласно преобладающей розе ветров, снежный покров с них сдувается, почвы подвергаются глубокому промораживанию (Гришина и др., 1986). Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Основными доминантами растительного покрова являются кустистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из-за бедности почв растительный покров не сомкнут, среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты. На мелкокаменистых осыпях южной экспозиции разреженность растительного покрова выражена еще более сильно. Благодаря большой крутизне склона, снежного покрова на них не бывает вообще. Граниты и сланцы, которыми сложен хребет Малая Хатипара, светлого цвета, в связи с этим в солнечные дни доля отраженной инсоляции достаточно велика. Нами также были собраны зрелые эремы для дальнейшего, более тщательного изучения ранних фаз онтогенеза в лабораторных условиях МГУ. Эремы проращивали в чашках Петри после трехмесячной стратификации при температуре +2 °С. Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этиловый спирт, глицерин и вода (1:1:1). Морфологическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС – 1. Анатомические срезы делали от руки; временные препараты изучали под микроскопами Биолам-70 и на световом микроскопе Axioptan 2 imaging с программами Axovision 3.1 и 15.0. Для выявления липидов использовали реакцию с суданом III, крахмала – раствор йода в йодистом калии, лигнина – флороглюцина с концентрированной соляной кислотой. Наблюдения за развитием *E. caucasicum* проводили в течение пяти лет с 2004 по 2008 гг. на 16 постоянных площадках, каждая площадью 0,5 м². На них картографировали точное местоположение каждой особи, отмечалось ее возрастное состояние и число генеративных побегов. Всего за годы проведенных исследований было зарегистрировано 443 особи *E. caucasicum*, на общей площади 4 м², большинство из них пребывало в вегетативном состоянии.

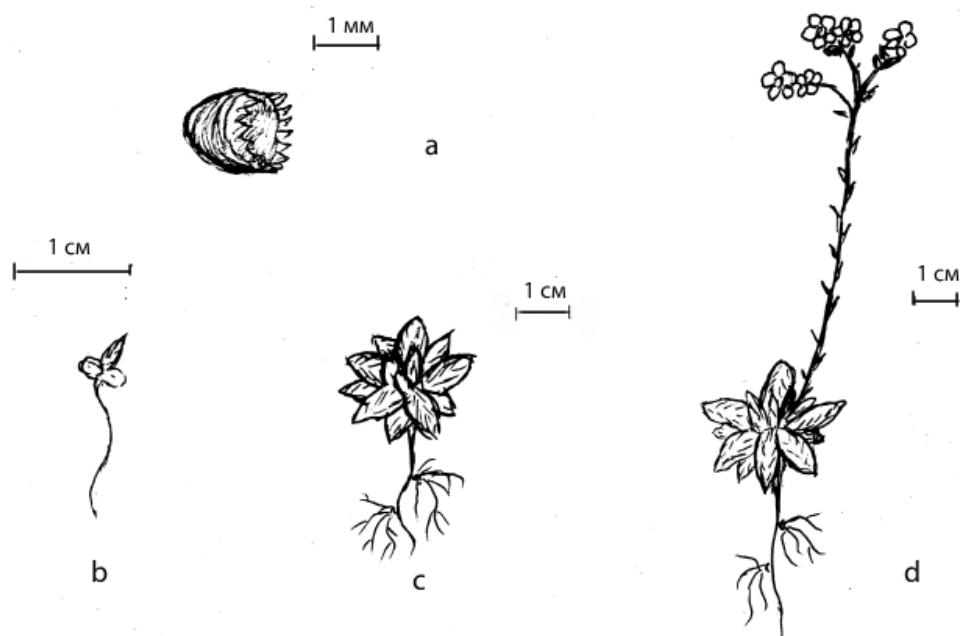


Рис. 1. Возрастные состояния *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. Условные обозначения: а – эрем, б – проросток с первым настоящим листом, в – розетка в вегетативном возрастном состоянии, г – особь в генеративном возрастном состоянии.

Результаты. Онтогенез и морфологическое строение разновозрастных растений. Эремы *E. caucasicum* пирамидальной формы (рис. 1а), длиной 2 мм, шириной 2 мм, высотой 1,5 мм, с косо срезанной спинной площадкой, которая окаймлена прямостоячими треугольными шипиками. Поверхность гладкая, циатрикс базальный, квадратный в поперечном сечении, кольцо прикрепления не выражено. Твердый перикарпий темно-коричневого цвета. У зародыша сформированы две семядоли, гипокотиль, зародышевый корешок; почка не дифференцирована, представлена группой меристематических клеток. Семядоли крупные, в три раза длиннее осевой части зародыша (1,5 и 0,5 мм соответственно), округлые. Паренхима семядолей и осевой части зародыша содержит много жировых капель, крахмал отсутствует.

Проростки в природе появляются в июне, через 2–3 недели после схода снега. В лабораторных условиях семена, подвергавшиеся стратификации при температуре +2 °С прорастали через 5–10 дней. Прорастание гипокотилярное. Первым появляется корешок, вслед за ним разрастается гипокотиль (до 10 мм длиной), вынося на поверхность овальные семядоли (длина 2 мм, ширина 1,5 мм). Их широкие короткие черешки, срастаются краями, формируя небольшую семядольную трубку, под защитой которой формируются зародыши листьев. Пластины семядолей опущены с обеих сторон мягкими белыми одноклеточными волосками, жилкование перистое. У всходов (рис. 1б) уже через 2–3 дня развивается первый лист (длина 2 мм, ширина 1 мм), более густо опущенный, чем семядоли. Через 3 дня появляется второй лист. Все листья сидячие, продолговато-треугольные. Эпикотель не растягивается, формируя укороченный розеточный побег. Главный корень всходов заметно удлиняется, достигая в длину 4,5–5 см. Он густо покрыт почты на всем протяжении корневыми волосками, боковые корни отсутствуют. В начале августа розеточный побег включает 5–7 сближенных листьев. У ювенильных растений длина их колеблется от 1,5 до 2,5 мм. На главном корне появляются пучки ветвящихся боковых корней (рис. 2а).

Во взрослое вегетативное состояние растения обычно вступают не раньше второго года, но в более влажных условиях часть особей достигают состояния взрослых вегетативных уже в середине августа первого сезона (рис. 1с); их листья успевают достигнуть в длину 5–7 мм. Число вновь образующихся особей варьировала от 50 в 2005 и 2007 гг. до 100 в 2006 и 2008 гг. В 2005 г. в августе из 50 вновь проросших особей примерно половина уже находились в вегетативном возрастном состоянии, а в 2008 г. из 100–76. Общее число особей за время наблюдений возрастало, прирост численности наблюдался в 2006 и 2008 гг. Смертность особей после первой зимовки обычно довольно низкая для альпийских лишайниковых пустошей (Любезнова, 2009), причем она не была связана с размером растения и его возрастным состоянием. В разные годы смертность сильно варьировала и составляла от 20 до 30 %. Смертность выживших в первый год особей в последующие годы жизни редко превышала 5–7 %. Во взрослом вегетативном состоянии растения пребывают от 3 до 5 и более лет. Длина листьев постепенно возрастает до 1,5–2 см. Более крупные из них чаще наблюдались у особей, произрастающих в небольших западинах. Ежегодно развивается две генерации листьев, общее число которых варьирует от 10 до 15. Относительно длинные листья летней генерации формируются в начале июня и отмирают в конце августа, когда на смену им появляются зимующие листья, характеризующиеся более густым опушением, особенно по краю пластинки (11 волосков на 1 мм² поверхности против 6 у первых), небольшими размерами. Самые верхние из них в зимний период образуют своеобразный колпачок, прикрывающий верхушечную почку возобновления, и разворачиваются весной. Зимующие листья постепенно отмирают в начале лета. У взрослых вегетативных растений слабо сформированные пазушные почки обычно не раскрываются. Базальная часть главного корня имеет отчетливо выраженные следы контрактильности, в результате которой розеточный побег плотно прижимается к субстрату. Локальное ветвление главного корня сопровождается образованием боковых корней 2–4 порядков (рис. 2а). При этом корни первого порядка, достигнув длины 2–3 мм, прекращают свой рост и формируют пучки из 4–8 ростовых корней второго порядка, ветвящихся, и горизонтально удлиняющихся до десяти и более сантиметров.

Переход растения к репродукции происходит не раньше 4-летнего возраста. Моноподиальная система нарастания сменяется симподиальной, апикальная меристема формирует полурозеточный генеративный побег, заканчивающийся соцветием. Укороченная часть его состоит из 5–6 листьев осенней генерации, на удлиненной части, включающей 12–14 метамеров, находятся мелкие (до 5 мм длиной и до 1 мм в ширину) линейные листья, их величина уменьшается вверх по побегу (рис. 1д). Из пазушных почек верхних 1–2 листьев формируются паракладии соцветия. Закладка вегетативной части полу-

зеточного побега происходит обычно в августе-сентябре предыдущего года. У средневозрастных генеративных особей полуурозеточные побеги также формируются в нескольких почках возобновления, расположенных в пазухах верхних розеточных листьев, функционирующих летом предыдущего года. Они дают начало генеративным побегам, повторяющим морфогенез монокарпического главного побега, и также полностью отмирающие после диссеминации. Иногда один генеративный побег не развивается, оставаясь скрытогенеративным, но он также отмирает со временем диссеминации остальных. В отличие от некоторых близких видов (*Eritrichium nanum* (L.) Gaud., *E. villosum* (Ledeb.) Bunge), образующих подушковидную жизненную форму, у изученного нами вида мы не наблюдали образования ветвящихся розеточных вегетативных побегов. Нижний розеточный побег всегда остается вегетативным и продолжает жизнь растения. Интересно, что замещающий вегетативный розеточный побег во время цветения может занимать как апикальное положение, так и боковое (рис. 1d). Вероятно, при благоприятных условиях развития вегетативный розеточный побег к августу становится мощным и оттесняет генеративные в боковое положение. При активном цветении вегетативный розеточный побег остается в боковом положении. Иногда при активном цветении и маленьких размерах замещающего вегетативного побега растение погибает. Наличие одного или двух цветоносов, при крупном замещающем вегетативном побеге в центре может не препятствовать цветению и на следующий год. Если замещающий вегетативный розеточный побег слишком маленький, то возникает перерыв в цветении. По нашим наблюдениям этот перерыв составлял год или два, в единичном случае – три года. Если особь, перейдя в генеративное возрастное состояние, цветет два или три года подряд, то она обычно отмирает. Если особь цветет с перерывами, то срок ее жизни возрастает. Из всех особей, вновь появившихся за годы наблюдений, в генеративное возрастное состояние перешла в 2008 г. только одна четырехлетняя из проросших в 2005 г., остальные продолжали оставаться в вегетативном возрастном состоянии. Особи, зацветшие на 4 год жизни, обычно имеют розеточный побег с листьями немногим более 0,7 см. У них формируется одно терминальное соцветие, мелкий замещающий розеточный побег и они отмирают после созревания плодов. Фактически, особи, зацветающие на 4–5 год жизни, являются монокарпиками. По нашим морфологическим наблюдениям средний возраст перехода в генеративное состояние составляет 6 лет. Наиболее ранние – 4 года, поздние – 7–9 и более лет. Число цветущих особей в популяции было обычно невелико и варьировало от 2 % в 2007 и 2008 гг. до 14 % в 2004 г. и 20 % в 2005 г. Данные других наблюдений дают сходную картину (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Сенильное возрастное состояние у *E. caucasicum* наблюдалось редко. Из общего количества растений, за которыми велись наблюдение на постоянных площадках, только дважды мы наблюдали уменьшение вегетативного розеточного побега до размеров ювенильного и последующее отмирание его на следующий год. Таким образом, сенильное возрастное состояние длится один год. Кроме того, часто наблюдалось квазисенильное возрастное состояние, когда после активного цветения или неблагоприятных погодных условий размер розетки уменьшался и становился менее 5 мм. Однако на следующий год у большинства он снова возрастал до размеров, характерных для вегетативного возрастного состояния. Сбор особей в природе в вегетативном и ювенильном возрасте состояний и последующий их анализ в лабораторных условиях показал, что большинство из них оказалось в генеративном возрастном состоянии, но временно не цветущие. Этот факт показывает, что изучение популяций этого вида в природных условиях требует очень длительных 10–15 летних наблюдений за точно фиксированными особями. Также можно предполагать, что у *E. caucasicum* как и у европейского *E. nanum* (L.) Gaud. (Zoller, Lenzin, 2006) большинство особей в популяции находится в генеративном возрастном состоянии, но временно не цветет.

Анатомическое строение. Свообразие экологических условий существования нашло отражение в ряде адаптивных признаков микроструктуры осевых вегетативных органов взрослых растений. Главный корень *E. caucasicum* диархный, рано претерпевающий вторичное утолщение центрального цилиндра (рис. 2e). Вторичная ксилема рассеянносудного типа. В ней, наряду с лестничными толстостенными трахеальными элементами, обильны мелкие клетки со слабо утолщенными оболочками. Волокна в древесине и во флоэме отсутствуют. Элементы флоэмы корня, корневища тангенциально удлинены. Возможно, в ее оболочках откладывается гемицеллюлоза в качестве запасного вещества. Флоэма на периферии защищена толстым слоем темно-коричневой перидермы, клетки которой прямоугольные на поперечном срезе, расположены ровными слоями. При вторичном утолщении старая кора лопается и сходит целиком большими участками. Боковые корни первого порядка завершают

свой рост, достигнув длины 1–2 мм. На этом очень коротком участке формируется 5–8 шт. боковых корней второго порядка (рис. 2а). Короткое вертикальное эпигеогенное корневище, как и корень, с почти сплошным цилиндром вторичных проводящих тканей, местами прерываемыми листовыми и веточными следами (рис. 2б). Широкая сердцевина состоит из крупных клеток с большими межклетниками. Наряду с толстым слоем перицермы защищают функцию выполняют сохраняющиеся основания отмирающих розеточных листьев.

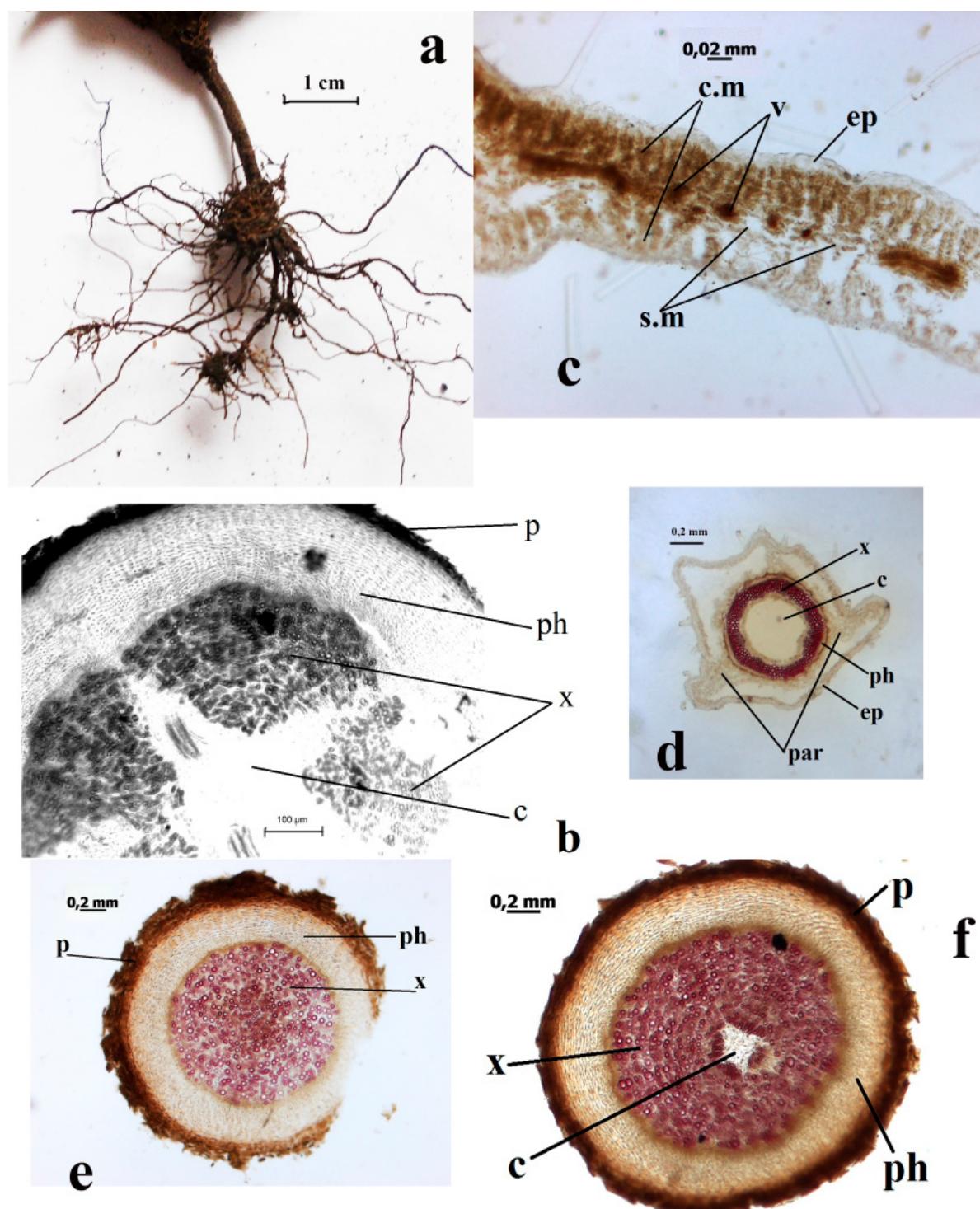


Рис. 2. Ветвление главного корня а и анатомическое строение органов *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grosssh. По-перечный срез: б – корневища, с – листа, д – удлиненного побега, е – главного корня, ф – гипоподия. Условные обозначения: р – перицерма, ph – флоэма, х – ксилема, с – сердцевина, ер – эпидермис, в – проводящий пучок, с.м – столбчатый мезофилл, с.м – губчатый мезофилл, пар – паренхима.

Розеточные листья летней и осеннеї генерации имеют одинаковое анатомическое строение: билатеральные, амфистоматичные, густо опущенные длинными, значительно превосходящими толщину пластинки, простыми волосками. Эпидермальные клетки толстостенные, антиклинальные стенки их слабоволнистые (с адаксиальной стороны) или слегка извилистые (абаксиальная сторона). Устьица мелкие, плотность их составляет в среднем 210 на верхней эпидерме и 320 на нижней на 1 мм². Мезофилл изопалисадный (рис. 2c), на каждой стороне дифференцируется по 2 (реже 3) слоя столбчатой паренхимы из относительно коротких палисад. Развитию палисадной ткани, видимо, способствует интенсивная инсолиация. Палисады более рыхло соединены на нижней поверхности листа. Узкий слой губчатой паренхимы расположен между многочисленными пучками, число которых на поперечном срезе может достигать 30. Средняя жилка однопучковая, несколько выступает снизу, но полностью погружена в мезофилл. Стеблевые листья полуствеблеобъемлющие, прижатые к стеблевой части генеративного побега. Пластина примерно в два раза тоньше, чем у розеточных листьев, с вогнутой адаксиальной стороной, амфистоматичная, сильно опущенная. Столбчатый мезофилл более четко выражен на абаксиальной стороне, адаксиальная сторона с многочисленными воздухоносными межклеточными полостями. Жилкование густое. Наряду с медиальным более крупным проводящим пучком на поперечном срезе наблюдается много (28–30) мелких пучков, часто перерезанных вдоль. Все клетки относительно небольших размеров. Антиклинальные стенки эпидермальных клеток более прямые, число устьиц на обеих поверхностях в среднем достигает 300–320 на 1 мм². Стеблевая часть удлиненного цветоносного побега на поперечном срезе округло-волнистых очертаний (рис. 2d). Толстостенный эпидермис, напоминающий колленхиму, несет многочисленные очень длинные простые волоски, превосходящие диаметр стебля. Паренхимная первичная кора 6–7-слойная с несколькими рексигенными воздухоносными полостями. Отчетливо выражена эндодерма, отличающаяся более крупными размерами клеток. Центральный цилиндр с кольцом проводящих пучков в числе 18–20, объединенных сильно лигнифицированной склеренхимной тканью (рис. 3d). Широкая сердцевина в центре с большой рексилизированной полостью. В основании розеточного побега, несущего боковой цветонос, наблюдается гипоподий длиной 1,5–2 мм. Его анатомия сходна с анатомией корневища, и он испытывает вторичное утолщение и имеет пробку на поверхности, но не имеет листовых следов (рис. 3f).

Обсуждение. Согласно нашим наблюдениям срок жизни *E. caucasicum* составляет 10–15 лет, что больше, чем указывается в некоторых литературных источниках (Попов, 1953; Zernov, 2006). Средняя продолжительность жизненного цикла оказалось близкой к той, что указывают H. Zoller и H. Lenzin (Zoller, Lenzin, 2006) для особей европейского вида *E. paput*. *E. caucasicum* распространен в сообществах с незначительным снеговым покровом или с его отсутствием в зимнее время, где почва промораживается (Гришина и др., 1986). При этом при положительных температурах в осенний и весенний периоды и в солнечные теплые дни в зимнее время у растений появляется возможность продолжать вегетацию, что было доказано для лишайников (Гришина и др., 1986). У *E. caucasicum* прослеживаются приспособления к таким условиям. Мелкие размеры розетки листьев, которые позволяют оставаться в наиболее теплом приземном слое воздуха, прогреваемом в солнечные дни. Появление листьев двух генераций летней и зимне-осеннеї является приспособлением к условиям обоих периодов, возможностью фотосинтезировать в осенний и ранневесенний период при положительных температурах. Более длинное и густое опушение, частично сомкнутые края листьев позволяют сохранять тепло в солнечные дни в холодный период. Семена для успешного прорастания нуждаются в стратификации при низких температурах, что обеспечивает их прорастание в начале лета следующего года после созревания.

Вторая группа приспособлений свидетельствует о том, что в отличие от других видов рода *Eritrichium*, которые являются скальными видами, *E. caucasicum* формировался как вид с полузакрепленных мелкокаменистых осипей. Об этом свидетельствует одиночная розетка и относительно быстрый онтогенез. Поливариантность онтогенеза позволяет получать семена в короткий срок у монокарпических особей, что выгодно на подвижных грунтах. На более закрепленных местах особи с длительным онтогенезом дают семена в большем количестве в течение нескольких лет. Свообразное строение корневой системы компенсирует невысокое число боковых корней и позволяет лучше закрепляться на подвижных грунтах. В анатомическом строении листовых пластинок появилась билатеральная симметрия столбчатой паренхимы, что позволяет фотосинтезировать в отраженном от светлого грунта свете. Такое становиться возможным при сильно разреженной растительности, что характерно для полузакрепленных мелкокаменистых осипей.

Заключение. *E. caucasicum* – хионофобный вид, сформировавшийся на мелкокаменистых полузакрепленных осыпях. Для вида характерна поливариантность онтогенеза, когда часть особей монокарпична и зацветает на 4–5 год. Жизненный цикл *E. caucasicum* продолжается 10–15 лет, за исключением монокарпичных особей. У *E. caucasicum* утрачена способность к вегетативному разрастанию.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М. В. Ломоносова номер ЦИТИС 121032500082-2.

ЛИТЕРАТУРА

- Гришина Л. А., Онипченко В. Г., Макаров М. И.** Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М: Из-во МГУ, 1986. – 88 с.
- Гроссгейм А. А.** Флора Кавказа. – Л.: Наука, 1967. – Т. 7. – 263 с.
- Захаров И. А.** Экологическая генетика и современные проблемы биосферы // Успехи современной биологии. 2020. – Т. 140, № 2. – С. 107–115.
- Зернов А. С.** Флора северо-западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Казанцева Е. С.** Семенная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа // Ломоносов – 2011: 18 Междунар. конф. студ., аспир. и молодых ученых, секция биология. – М.: Из-во МГУ, 2011. – С. 326–327.
- Логвиненко О. А., Онипченко В. Г.** Семенная продуктивность альпийских растений // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. Труды Тебердинского гос. биосферного заповедника. – Вып. 15. – М.: Из-во МГУ, 1999. – С. 51–63.
- Любезнова Н. В.** Динамика развития ювенильных растений на альпийских лишайниковых пустошах // Почвы и растительный мир горных территорий: Матер. III Междунар. конф. «Горные экосистемы и их компоненты» 24–29 августа 2009 г. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – С. 217–221.
- Нахуцишвили Г. Ш.** Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Ритмика развития, фотосинтез, экобиология. – Тбилиси: Мецниереба, 1974. – 193 с.
- Попов М. Г.** Род *Eritrichium* Schrader ex Gaudin // Флора СССР. Т. 19. – М.; Л.: Наука, 1953. – С. 482–521.
- Onipchenko V. G.** Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. – Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, 2002. – Н. 130. – Р. 67–107.
- Zoller H., Lenzin H.** Composed cushions and coexistence with neighbouring species promoting the persistence of *Eritrichium nanum* in high alpine vegetation // Bot. Helv., 2006. – Vol. 116. – P. 31–40. <https://doi.org/10.1007/s00035-006-0734-2>