

## АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ *GUULDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (FABACEAE) В ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ

И.Ю. Селютина, Е.С. Кониченко, Н.А. Карнаухова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: [selyutina.inessa@mail.ru](mailto:selyutina.inessa@mail.ru)

Изучено анатомическое строение листа *Gueldenstaedtia monophylla* в пяти природных популяциях Центрального Алтая. Установлено, что лист гюльденштедтии однолистной имеет изопалисадное строение, что отражает ее ксерофитную природу. Изученные анатомические признаки отличаются низким уровнем изменчивости (менее 20 %). Обнаружено значительное сходство в строении листа у растений из различных популяций.

**Ключевые слова:** *Fabaceae*, *Gueldenstaedtia monophylla*, анатомия, ксероморфные признаки, изопалисадный мезофилл, Центральный Алтай.

## THE ANATOMICAL FEATURES OF *GUULDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (FABACEAE) IN THE CENTRAL ALTAI

I.Yu. Selyutina, E.S. Konichenko, N.A. Karnauhova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaja str., 101, e-mail: [selyutina.inessa@mail.ru](mailto:selyutina.inessa@mail.ru)

The anatomy of the leaf *Gueldenstaedtia monophylla* in five natural populations of Central Altai has been studied. It is found that the *Gueldenstaedtia monophylla* leaf has izopalisade structure that reflects its xerophytic nature. Learned anatomical features have low levels of variability (less than 20 %). A considerable similarity in the structure of the leaves in plants from different populations was defined.

**Key words:** *Fabaceae*, *Gueldenstaedtia monophylla*, anatomy, xeromorphic feathers, palisade mesophyll, Central Altai.

### ВВЕДЕНИЕ

По последним данным (Zhu, 2004), род *Gueldenstaedtia* включает в себя четыре вида и один подвид, обитающих на территории Азии. В России произрастают только два представителя этого рода – *Gueldenstaedtia monophylla* и *G. verna* (Яковлев, 1980).

*Gueldenstaedtia monophylla* (гюльденштедтия однолистная) – весьма своеобразное растение семейства *Fabaceae*, обращает на себя внимание цельными пластинками листьев и произрастает в засушливых местобитаниях с каменистым, щебнистым или песчаным субстратом. Вид обитает в петрофитных вариантах степей, которые занимают в основном достаточно крутые склоны и участки со скелетными неразвитыми почвами в пределах Центрального Алтая, в Туве и Западной Монголии. Гюльденштедтия однолистная – центрально-азиатский эндемик, ареал ее представлен изолированными, значительно удаленными друг от друга участками (Артемов, 1993; Манеев, 1996; Пяк, 2003). *G. monophylla* является редким видом и занесена в Красную книгу Российской Федерации (2008).

По мнению Г.А. Пешковой (2001), *G. monophylla* относится к реликтовым растениям. Гюльденштедтия

однолистная была распространена на территории древней Ангариды, в настоящее же время вид произрастает лишь на западной ее границе.

Существуют две точки зрения на экологическую природу *G. monophylla*. Одни авторы относят *G. monophylla* к ксерофитам (Намзалов, 1986) или к эксерофитам (Улзийхутаг, 2003), другие считают ее гемимикротермным ксеромезофитом (Пяк, 2003). Предполагается, что *Gueldenstaedtia* произошла из восточно-азиатского мезофильного центра (Комаров, 1947). Позднее, распространяясь к западу и югу по горам Центральной и Средней Азии, в аридных условиях род *Gueldenstaedtia* приобрел ярко выраженный ксерофитный облик (Намзалов, 1986).

Анатомическое изучение вегетативных органов дает возможность глубже познать экологическую природу вида. Адаптация растений к экологическим условиям проявляется в формировании разных типов строения мезофилла листа, которые подробно описаны и классифицированы (Василевская, 1950; Гамалей, 1980; Горышина, 1989). Исследования структурных изменений листовой пластинки под дейст-

вием экологических факторов проводятся давно и в основном касаются изменений таких морфологических показателей листа, как толщина среза, толщина эпидермиса и толщина его клеточной стенки, число клеток эпидермиса на 1 мм<sup>2</sup>, число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> и размеры устьичных клеток, толщина палисадной

и губчатой паренхимы, число слоев и размеры ее клеток.

Для выявления специфических особенностей структурной адаптации данного вида к экологическим условиям нами изучено анатомическое строение листа и корня *Gueldenstaedtia monophylla*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в Онгудайском районе Республики Алтай в течение лета 2005 г. Климат здесь резко континентальный. Годовая сумма осадков 240–260 мм. Зима суровая (средняя температура января –23 °С) и длительная (6–7 месяцев); лето короткое, но достаточно жаркое (средняя температура июля +20 °С) и солнечное, с длинным световым днем (до 17 ч); вегетационный период короткий (160 дней); поздние весенние и ранние осенние заморозки; резкие колебания температуры в течение суток и по сезонам; четко выраженная температурная инверсия в межгорных депрессиях – характерные черты климата Центрального Алтая (Модина, 1997; Пяк, 2003).

Все ценопопуляции описаны в петрофитных вариантах степей, расположенных в лесостепном и лесном поясах (750–850 м над ур. м.) на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций крутизной до 30°.

**Ценопопуляция (ЦП) № 1.** Окрестности ПХП “Чуй-Оозы”, в 3 км от устья р. Чуя. Закустаренная ковыльно-ирисово-осочковая степь со скальными выходами на юго-восточном склоне крутизной до 30° на высоте 840 м над ур. м.

**ЦП № 2.** Устье р. Чуя, ее правый берег. Закустаренная осочково-злаково-разнотравная степь на склоне юго-западной экспозиции крутизной 30°, 800 м над ур. м.

**ЦП № 3.** Устье р. Аргут, ее правый берег, в 7 км от с. Инегень. Разнотравная степь на каменистом склоне со скальными выходами южной экспозиции крутизной до 15–20°, 820 м над ур. м.

**ЦП № 4.** Окрестности с. Малый Яломан, левый берег р. Малый Яломан, 5 км от устья. Разнотравная степь с *Caragana pugnata* на каменистом склоне южной экспозиции крутизной до 15–20°, 840 м над ур. м.

**ЦП № 5.** Левый берег р. Большой Ильгумень, близ устья. Сильнозакустаренная разнотравно-злаковая степь с выходами камней на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 20–25°, 750 м над ур. м.

Изучали полностью сформированные листья растений в фазе цветения (по 1 розеточному листу с 10–15 цветущих растений в каждой популяции). Для

исследования анатомического строения листьев и корней их фиксировали в смеси этанол–глицерин–вода (1:1:1) (Наумов, Козлов, 1954). Для изучения корня использовали фиксированный материал, для проведения гистохимических реакций воздушно-сухие корни размачивали в теплой дистиллированной воде.

Анатомическое строение вегетативных органов (листа и корня) изучали на поперечных срезах при 20- и 50-кратном увеличении. Временные препараты готовили по стандартной методике с проведением гистохимических реакций (Барыкина и др., 2004). Для приготовления срезов из каждой популяции брали по 10–15 образцов. С фиксированных листьев также снимали эпидермальную ткань и просматривали ее при 20- и 50-кратном увеличении.

Работа проводилась в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Просмотр и фотографирование препаратов осуществляли с помощью микроскопа Carl Zeiss Axioskop-40 с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений.

Определяли следующие параметры отдельно для нижней и верхней эпидермы и палисадной паренхимы листьев: толщину среза, толщину эпидермиса и толщину его клеточной стенки, число клеток эпидермиса на 1 мм<sup>2</sup>, число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> и размеры устьичных клеток, толщину палисадной паренхимы, число слоев и размеры ее клеток. Полученные данные обрабатывали методами вариационной статистики. Значения критерия Стьюдента (*t*) вычисляли при 99%-м доверительном уровне (Шмидт, 1984).

Устьичный показатель (*I<sub>a</sub>*) определяли по формуле, предложенной L. Natherowa et al. (1959):

$$I_a = \frac{S}{S+E} \cdot 100 \%,$$

где *S* – число устьиц на единицу площади; *E* – число эпидермальных клеток.

Устьичный индекс рассчитывали как отношение числа устьиц на верхнем эпидермисе к числу устьиц на нижнем на 1 мм<sup>2</sup> площади листа (Пленник, Попова, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Листья *Gueldenstaedtia monophylla* простые, сердцевидной формы (рис. 1). Площадь листовой пластинки около 3 см<sup>2</sup>. Толщина ее в среднем составляет 470 мкм

(табл. 1). Мезофилл умеренной слойности (5–7 слоев), изопалисадного типа (рис. 2), т. е. состоит только из палисадных клеток, расположенных с обеих сторон листа.

**Морфометрические параметры мезофилла листа генеративных растений *Gueldenstaedtia monophylla***

Номер ЦП	Толщина среза, мкм		Число слоев палисадной паренхимы	
	$M \pm m$	C, %	верхней	нижней
1	526.9 ± 6.8	5.45	3.1	2.2 ± 0.22
2	454.2 ± 15.1	10.26	3.3	3
3	479.8 ± 9.9	10.51	3	2.8 ± 0.22
4	424.4 ± 9.9	9.04	3.1 ± 0.12	2.5 ± 0.29
5	455.7 ± 8.6	8.81	3.3 ± 0.18	2.4 ± 0.21
	Верхняя палисадная паренхима		Нижняя палисадная паренхима	
	Толщина, мкм			
	$M \pm m$	C, %	$M \pm m$	C, %
1	252.8 ± 6.15	13.55	162.8 ± 3.13	10.55
2	208.8 ± 5.82	14.22	136.1 ± 4.33	17.46
3	200.3 ± 4.1	12.46	147.6 ± 3.98	15.98
4	168.7 ± 4.54	10.42	103.3 ± 4.65	15.59
5	203.5 ± 6.94	17.02	146.6 ± 5.85	19.68
	Размеры клеток палисадной паренхимы, мкм			
	верхней		нижней	
	Длина	Ширина	Длина	Ширина
1	79.77 ± 2.16	31.49 ± 0.76	56.56 ± 1.18	35.25 ± 0.85
2	68.77 ± 2.04	24.8 ± 0.6	55.29 ± 1.46	27.44 ± 0.67
3	71.2 ± 1.76	27.37 ± 0.69	55.85 ± 1.46	31.56 ± 0.79
4	52.28 ± 2.82	22.17 ± 0.56	48.34 ± 1.93	24.13 ± 0.71
5	82.88 ± 2.96	26.34 ± 0.57	48.92 ± 1.29	30.25 ± 0.83

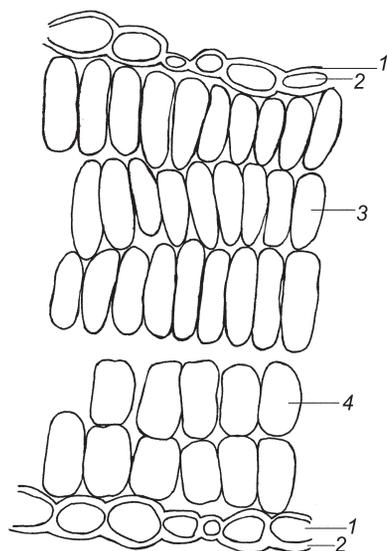

**Рис. 1.** Общий вид *G. monophylla*.

Палисадные клетки в верхней части листа прямоугольной формы (от  $22.17 \times 52.28$  мкм до  $26.34 \times 82.88$  мкм), их длина значительно превышает длину клеток с абаксиальной стороны. Длиннопалисадная паренхима, прилегающая к верхнему эпидермису, состоит из трех-четырех слоев клеток (см. табл. 1). В нижней части листа мезофилл представлен более округлыми клетками ( $30.25 \times 48.34$  мкм– $35.25 \times 56.56$  мкм), расположенными в два, реже в три слоя.

Лист амфистоматический. В нижней эпидерме сосредоточено около 40 % всех устьиц листа. Устьица преимущественно анизокитного типа (рис. 3). Околоустьичных клеток – 3, они имеют многоугольную форму. На единице поверхности покровных тканей

сосредоточено достаточно много устьиц (~200 и 300 на  $1 \text{ мм}^2$ ).

Устьица погружены на глубину 18.85–26.25 мкм. Их число на  $1 \text{ мм}^2$  колеблется в различных местообитаниях на верхнем эпидермисе от 169.2 до 282.6 шт.,


**Рис. 2.** Схематическое строение листа *Gueldenstaedtia monophylla* (поперечный срез):

1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – палисадная и 4 – губчатая паренхимы.

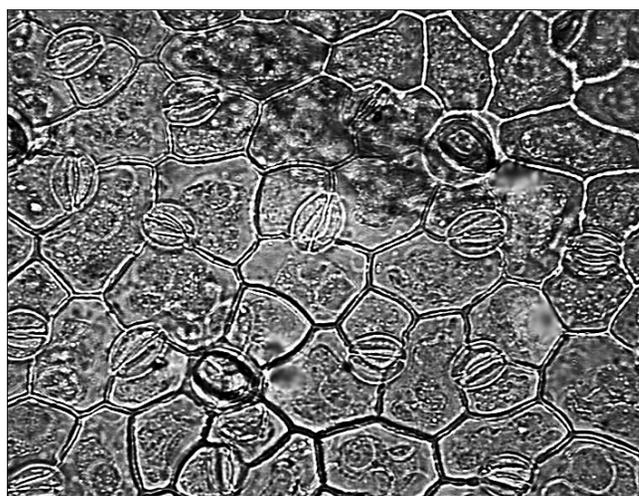

**Рис. 3.** Устьичный аппарат *G. monophylla*.

Таблица 2

**Морфометрические параметры устьичного аппарата  
*Gueldenstaedtia monophylla***

Номер ЦП	Адаксиальный эпидермис		Абаксиальный эпидермис	
	Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup>			
	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>
1	180.18 ± 4.60	6.33	209.41 ± 7.36	16.30
2	132.23 ± 3.79	17.15	212.10 ± 3.80	14.53
3	142.28 ± 4.21	23.00	169.17 ± 3.23	11.34
4	116.83 ± 5.30	17.14	282.64 ± 3.19	12.20
5	284.80 ± 4.17	13.81	202.91 ± 4.01	14.33
	Размеры устьичных клеток, мкм			
	Длина	Ширина	Длина	Ширина
1	29.37 ± 0.28	10.96 ± 0.16	25.66 ± 0.25	9.88 ± 0.14
2	30.94 ± 0.28	10.58 ± 0.16	27.04 ± 0.23	10.11 ± 0.12
3	31.24 ± 0.56	9.90 ± 0.25	26.43 ± 0.57	9.08 ± 0.26
4	28.80 ± 0.32	9.69 ± 0.25	24.47 ± 0.28	7.73 ± 0.15
5	–	–	–	–
	Глубина залегания устьиц, мкм			
1	24.07 ± 1.01		24.75 ± 0.95	
2	23.97 ± 1.57		19.96 ± 0.59	
3	23.97 ± 1.56		19.95 ± 0.59	
4	23.77 ± 1.28		26.25 ± 1.88	
5	25.63 ± 0.83		18.85 ± 0.61	

на нижнем – 116.8–184.8 шт. (табл. 2). Устьичный показатель для нижней и верхней поверхности листа практически одинаков – 20.8–25.8 и 20.5–25.5 соответственно.

Устьичный индекс у растений из разных популяций варьирует от 0.7 до 2.4.

Как верхний, так и нижний слой эпидермы сложены достаточно крупными клетками неправильной формы (соответственно в среднем 700 и 500 на 1 мм<sup>2</sup>),

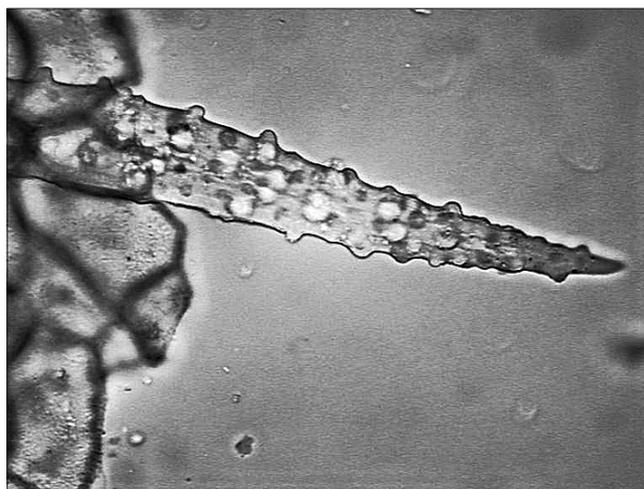


Рис. 4. Простой волосок *G. monophylla*.

Таблица 3

**Морфометрические параметры эпидермиса листа  
*Gueldenstaedtia monophylla***

Номер ЦП	Адаксиальный эпидермис		Абаксиальный эпидермис	
	Толщина покровного эпидермиса, мкм			
	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>
1	50.84 ± 1.03	7.32	43.49 ± 1.19	8.42
2	43.15 ± 1.57	6.21	35.56 ± 0.97	6.54
3	39.20 ± 0.98	5.13	38.89 ± 0.94	7.13
4	44.57 ± 2.2	9.03	41.58 ± 1.71	10.21
5	40.50 ± 0.92	7.21	31.72 ± 0.96	9.23
	Толщина клеточной стенки покровного эпидермиса, мкм			
	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>
1	7.37 ± 0.22	10.32	6.84 ± 0.14	13.80
2	5.36 ± 0.20	12.36	3.04 ± 0.22	10.21
3	6.94 ± 0.19	36.03	6.39 ± 0.15	17.23
4	6.83 ± 0.34	23.10	6.38 ± 0.18	21.10
5	6.85 ± 0.21	19.71	6.24 ± 0.15	26.30
	Размеры клеток покровного эпидермиса, мкм			
	Длина	Ширина	Длина	Ширина
1	57.93 ± 1.78	51.14 ± 1.15	53.93 ± 1.47	41.68 ± 1.05
2	53.63 ± 2.03	41.19 ± 1.46	49.49 ± 2.25	34.61 ± 1.30
3	49.35 ± 2.17	39.03 ± 0.78	54.29 ± 2.37	36.70 ± 1.25
4	48.10 ± 5.08	42.74 ± 2.36	41.55 ± 2.06	38.67 ± 2.75
5	49.21 ± 2.15	39.85 ± 0.89	43.85 ± 1.48	31.21 ± 1.07
	Число клеток эпидермиса на 1 мм <sup>2</sup>			
	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>	<i>M ± m</i>	<i>C, %</i>
1	592.60 ± 10.31	11.22	668.12 ± 7.42	15.71
2	380.50 ± 12.37	15.20	657.29 ± 6.35	7.68
3	451.10 ± 6.32	15.76	602.50 ± 5.32	12.82
4	443.20 ± 4.70	8.70	824.40 ± 4.60	7.46
5	668.10 ± 4.36	11.36	787.50 ± 5.20	8.42
	Число волосков на 1 мм <sup>2</sup>			
1	77.8 ± 2.53	26.40	26.63 ± 2.50	16.80
2	46.21 ± 3.41	24.10	33.32 ± 2.27	12.57
3	22.73 ± 1.34	17.80	23.30 ± 1.15	11.30
4	27.24 ± 2.56	16.31	30.10 ± 2.13	21.24
5	46.72 ± 2.93	18.34	16.20 ± 1.43	10.96

которые имеют прямолинейные или слегка извилистые стенки (табл. 3). Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы (более 3 мкм). Толщина клеточной стенки эпидермиса составляет от 3.04 до 7.37 мкм.

Верхний и нижний эпидермис покрыт более или менее густым покровом волосков, на нижней стороне листа их больше, чем на верхней почти в два раза (44.14 шт. и 25.91 шт. на 1 мм<sup>2</sup> соответственно). Волоски простые, одноклеточные, с толстыми стенками и крупнобородавчатой поверхностью (рис. 4).

Вокруг места прикрепления волоска находятся клетки эпидермиса с почти прямолинейными стенка-

ми, они расположены лучисто, образуя шести-десяти-лучевую розетку. При отпадении волоска в центре розетки остается круглый валик.

Число клеток на 1 мм<sup>2</sup> верхнего эпидермиса составляет 602.5–824.4 шт., нижнего – 380.5–668.1 шт. (см. табл. 3). В среднем верхний эпидермис более мелкоячеистый, чем нижний. Толщина нижнего эпидермиса немного больше (43.66 мкм), чем верхнего (38.25 мкм).

Более толстый и опушенный эпидермис на нижней стороне листа предохраняет растения *G. monophylla* в дневные часы от перегрева – от сильно нагревающегося каменистого или песчаного грунта.

Среди признаков покровных тканей средний и повышенный уровни изменчивости характерны для толщины клеточной стенки верхнего ( $C_v = 17.7\%$ ) и нижнего ( $C_v = 20.30\%$ ) эпидермиса; числа клеток верхнего ( $C_v = 10.4\%$ ) и нижнего ( $C_v = 12.4\%$ ) эпидермиса на 1 мм<sup>2</sup>, числа волосков на верхнем ( $C_v = 14.5\%$ ) и нижнем ( $C_v = 20.6\%$ ) эпидермисе на 1 мм<sup>2</sup> (см. табл. 3), а также для длины и ширины клеток верхнего (13.6, 14.7%) и нижнего (15.5, 17.7%) эпидермиса (см. табл. 1). Менее вариабельны размеры устьичных клеток верхнего (10.2, 8.5%) и нижнего (7.2, 8.4%) эпидермиса, толщина адаксиального (7%) и абаксиального (8.3%) эпидермиса (см. табл. 2, 3).

Коэффициенты вариации признаков мезофилла демонстрируют средний уровень изменчивости –  $13.4\% < C_v < 15.9\%$ , наименее вариабельный признак среди них – толщина поперечного среза листа – 8.8% (см. табл. 1).

*G. monophylla* обитает в фитоценозах, формирующихся в очень близких экологических условиях, тем не менее, ряд анатомических признаков ее листа изменяется в зависимости от условий обитания. Так, при определении достоверности различий по критерию Стьюдента ( $t$ ) установлено, что число устьиц на нижнем ( $t = 3.61–27.1$ ) и верхнем ( $t = 5–24.99$ ) эпидермисе, число клеток эпидермиса на нижней ( $t = 4.7–35.1$ ) и верхней ( $t = 3.61–31.56$ ) поверхности листа, число волосков на нижнем эпидермисе ( $t = 3.9–19.26$ ) достоверно различаются в различных местообитаниях ( $t_{st} = 2.85$  при 99%-м доверительном уровне).

Таким образом, реакция на действие засухи у листьев *G. monophylla*, как и других ксерофитов, связана в основном с количественными изменениями анатомических структур.

В целом по ряду таких признаков, как толщина среза, толщина эпидермиса и его клеточной стенки; число волосков, число эпидермальных клеток и устьиц на 1 мм<sup>2</sup>, наиболее ксероморфны растения 1 и 5 ЦП (см. табл. 1–3).

*G. monophylla* – факультативный петрофит, хотя может произрастать и на песчаном субстрате. Эколо-

гические особенности каменистых экотопов обуславливают определенные морфологические адаптации петрофитов, в частности, мощное развитие многолетних подземных органов растения (Пяк, 2003).

Корень у *G. monophylla* в иммаатурном возрастном состоянии заметно утолщается и у взрослых растений может достигать 2 см в диаметре, при этом выполняя запасающую функцию. Как правило, запасающие корни сильно утолщены и паренхиматизированы по сравнению с обычными корнями. При этом запасающая паренхима может быть сильно развита в различных тканях – в первичной или вторичной коре, в древесине или в сердцевине (Васильев и др., 1978). Гистохимические реакции показали, что утолщение корня у *G. monophylla* связано с накоплением значительного количества крахмала в качестве питательного вещества. Для анатомического строения корня *G. monophylla* характерна мощная многослойная пробка, запасающую паренхиму формируют паренхимные клетки флоэмы и частично ксилемы. Корень имеет хорошо развитые вторичные флоэмные волокна – вторичные паренхимные 1–2-рядные лучи с лигнифицированными клеточными оболочками.

Результаты проведенной работы показали, что лист *G. monophylla* демонстрирует пикноморфный тип адаптации к аридным условиям. Пикнофильные виды имеют более или менее развитую пластинку и различного рода приспособления защитного типа, снижающие транспирацию (Бутник и др., 1991). К числу таких приспособлений у разных видов относят сокращение транспирационной поверхности, увеличение плотности мезофилла, развитие опушения, погруженность устьиц и др. (Паутов и др., 2002).

Можно заключить, что изопалисадный тип строения мезофилла, мелкоячеистость эпидермиса, толстые клеточные стенки эпидермальных клеток, преобладание устьиц на верхней стороне листа, погруженные устьица и наличие опушения являются ксероморфными признаками, позволяющими отнести *G. monophylla* к ксерофитам с пикноморфным типом адаптации.

Корень *G. monophylla* мощный, с многослойной пробкой, запасающую паренхиму в нем в основном формируют клетки флоэмы, частично – ксилемы, запасным питательным веществом служит крахмал. Большая длина главного корня (более 2 м) и значительное число волокон с лигнифицированной оболочкой в нем позволяют растению надежно закрепляться на подвижных каменистых или песчаных субстратах.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность руководителю Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за помощь в проведенных исследованиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Артемов И.А.** Флора Катунского хребта (Центральный Алтай). Новосибирск, 1993. 112 с.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др.** Справочник по ботанической микротехнике. М., 2004. 312 с.
- Бутник А.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А., Саидов Д.К.** Экологическая анатомия растений Средней Азии. Ташкент, 1991. Т. 1. 148 с.
- Василевская В.К.** Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 264–281.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И.** Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., 1978. 480 с.
- Гамалей Ю.В.** Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 97–127.
- Горышина Т.К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 203 с.
- Комаров В.Л.** Избранные сочинения. 1947. Т. 2. 376 с.
- Красная книга Российской Федерации.** Растения и грибы. М., 2008. 854 с.
- Манеев А.Г.** Гюльденштедтия однолистная – *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. // Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. С. 22.
- Модина Т.Д.** Климаты Республики Алтай. Новосибирск, 1997. 178 с.
- Намзалов Б.Б.** Гюльденштедтия однолистная – *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 77–83.
- Наумов Н.А., Козлов В.Е.** Основы ботанической микротехники. М., 1954. 312 с.
- Паутов А.А., Мельникова А.Н., Степанова А.В., Яковлева О.В.** Значение метаморфоза для преодоления структурных ограничений в эволюции цветковых растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 304–305.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 191 с.
- Пленник Р.Я., Попова Н.А.** Особенности анатомического строения листа видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в связи с их адаптацией // Экология. 1990. № 5. С. 3–10.
- Пяк А.И.** Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 200 с.
- Улзийхутаг Н.** Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар, 2003. 588 с.
- Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Яковлев Г.П.** О роде *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 104–108.
- Natherowa L., Lindanerova T., Kresanek J.** Rozslisenie folium convallarie od folium polygonati na zaklade stanovienia indexu prieduchow // Farmatia. 1959. Т. 28. S. 9.
- Zhu X.-Y.** A revision of the genus *Gueldenstaedtia* (*Fabaceae*) // Ann. Bot. Fennici. 2004. Т. 41. P. 283–291.