

ОНТОГЕНЕЗ *GUULDENSTAEDTIA VERNA* (GEORGI) BORISS. (FABACEAE) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

И.Ю. Селютин¹, Д.В. Санданов²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: inessa1672@rambler.ru

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, e-mail: denis.sandanov@gmail.com

Изучен онтогенез и описана жизненная форма редкого восточно-азиатского вида *Gueldenstaedtia verna*. Выделены четыре периода и девять онтогенетических состояний. Продолжительность онтогенеза составляет более 35 лет. Наивысшие показатели жизнестойкости характерны для растений, обитающих в сообществах луговых степей.

Ключевые слова: *Gueldenstaedtia verna*, онтогенез, биоморфология, травянистый многолетник, моноцентрическая биоморфа, каудекс.

THE ONTOGENY OF *GUULDENSTAEDTIA VERNA* (GEORGI) BORISS. (FABACEAE) IN TRANSBAIKALIA

I.Yu. Selyutina¹, D.V. Sandanov²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: inessa1672@rambler.ru

²Institute of General and Experimental Biology, SB RAS,
670047, Ulan-Ude, Sakhyanovoi str., 6, e-mail: denis.sandanov@gmail.com

The ontogeny of *Gueldenstaedtia verna* (the rare species of Eastern Asia floristic region) was studied and the life-form of this species was described. The ontogeny duration is more than 35 years. Four periods and nine ontogenic stages are distinguished.

Key words: *Gueldenstaedtia verna*, ontogeny, biomorphology, perennial herb, monocentric biomorph, caudex.

ВВЕДЕНИЕ

Использование популяционно-онтогенетического подхода необходимо для оценки состояния видов в растительных сообществах. Именно поэтому тип онтогенеза рассматривается в качестве одного из признаков популяционной стратегии вида (Смирнова, 1980; Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова, 1994). Обязательным пунктом в исследовании состояния ценопопуляций редких видов растений является описание жизненной формы вида (Программа..., 1986). Вместе с тем глубокое изучение популяционной жизни растений и анализа гетерогенности их популяций невозможно без подробного описания полного онтогенеза особей или рамет (Онтогенетический атлас..., 1997).

Gueldenstaedtia verna (Georgi) Boriss. – вид с восточно-азиатским типом ареала. Распространен в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке

России, а также в Северной Монголии и Китае (Растения..., 1988). В пределах России расположен северо-западный кластер ареала *G. verna*, основная часть которого находится в Китае (Zhu, 2004). А.В. Положий (2001) относит *G. verna* к плиоценовым реликтам степной флоры.

Вид внесен в ряд региональных Красных книг (Красная книга Республики Хакасия, 2002; Красная книга Красноярского края, 2005; Красная книга Еврейской автономной области, 2006; Красная книга Республики Алтай, 2007; Красная книга Приморского края, 2008; Красная книга Амурской области, 2009). В Забайкалье *G. verna* встречается более часто и поэтому онтогенез данного вида был изучен в различных фитоценозах Западного и Восточного Забайкалья. Цель нашей работы – изучение онтогенеза *G. verna* в связи с жизненной формой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Онтогенез *G. verna* изучен в различных фитоценозах на территории Забайкальского края и Республи-

ки Бурятия в 2007–2010 гг. Онтогенетические состояния выделены согласно концепции дискретного опи-

сания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1988). Жизненная форма (биоморфа) определена по взрослым особям среднего генеративного онтогенетического состояния (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972). Для оценки состояния организма (жизненности) в каждой ценопопуляции (ЦП) нами изучены размерные показатели, определяющие мощность растения. Были определены морфологические параметры у 20–25 особей средневозрастного генеративного состояния. Все морфометрические данные обработаны статистически при по-

мощи пакета программ MS Excel. Возраст особей определяли путем подсчета листовых остатков, которые достаточно хорошо сохраняются на неразрушенных участках каудекса. Обработка геоботанических описаний проводилась с помощью пакета программ IBIS 6.0 (Зверев, 2007). Для вычисления положения каждого вида на экологических градиентах и для экологической оценки сообществ использовались стандартные экологические шкалы (Цаценкин и др., 1974). Ординация сообществ по экологическим шкалам проведена на основе 64 полных геоботанических описаний.

Краткая эколого-ценотическая характеристика мест обитания

ЦП 1 (Ниж. Цасучей) – Забайкальский край, Ононский р-н, окр. с. Нижний Цасучей, опушка Цасучеевского бора. Осоково-злаково-разнотравная степь; общее проективное покрытие травостоя (ОПП) 45 %, проективное покрытие вида (ПП) 1 %.

ЦП 2 (Единение) – Забайкальский край, Оловянинский р-н, 3,5 км на северо-восток от с. Единение, заброшенная пашня. Злаково-разнотравная степь с *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai ex. Mori; ОПП – 60 %, ПП – 1 %.

ЦП 3 (Степь) – Забайкальский край, Оловянинский р-н, окр. ж/д станции Степь, заброшенная пашня. Разнотравная степь с *Aconogonon divaricatum*; ОПП – 20 %, ПП – 2 %.

ЦП 4 (Карымское) – Забайкальский край, Карымский р-н, окр. ж/д станции Карымское. Хамеродово-полынная степь с *Lespedeza juncea* (L.f.) Pers.; ОПП – 55 %, ПП – 3 %.

ЦП 5 (Арзгун) – Республика Бурятия, Курумканский р-н, окр. с. Арзгун. Злаково-разнотравная степь с *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn.; ОПП – 70 %, ПП – 3 %.

ЦП 6 (Сахули) – Республика Бурятия, Курумканский р-н, 5 км на юг от с. Сахули. Сосняк разнотравный с *Potentilla acaulis* L.; ОПП – 15 %, ПП – 2 %.



Gueldenstaedtia verna – Гюльденштедтия весенняя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории Забайкалья *G. verna* большей частью встречается в составе степных фитоценозов, редко по опушкам разреженных сосновых лесов и на залежах. Проективное покрытие *G. verna* во всех местообитаниях не превышает 1–2 %, в некоторых фитоценозах отмечена крайне малая численность вида (3–5 экз.). Вид обладает слабой конкурентной способностью и вследствие этого возможна его элиминация в результате хозяйственного освоения территории, перевыпаса и увеличения рекреационной нагрузки.

Расчеты по шкалам увлажнения и богатства-засоленности почв (Цаценкин и др., 1974) показали, что *G. verna* произрастает на богатых почвах (ступени

11.5–13.5 по шкале богатства и засоленности почв) (рис. 1). По характеру увлажнения фитоценозы с участием *G. verna* занимают 10 ступеней (от 47 до 57), что соответствует сообществам с лугово-степным и сухолуговым режимами увлажнения. Крайне редко встречаются сообщества на опушках сухих сосняков (ступени 55–57 по шкале увлажнения). Таким образом, можно отметить, что изучаемый вид является мезоэуτροφом и мезоксерофитом. Выпас в изученных местообитаниях слабый (ступени 3.5–4.5 по шкале пастбищной дигрессии).

В большинстве случаев *G. verna* входит в состав степных фитоценозов, высота травяного покрова которых в среднем составляет 25–30 см и не превышает

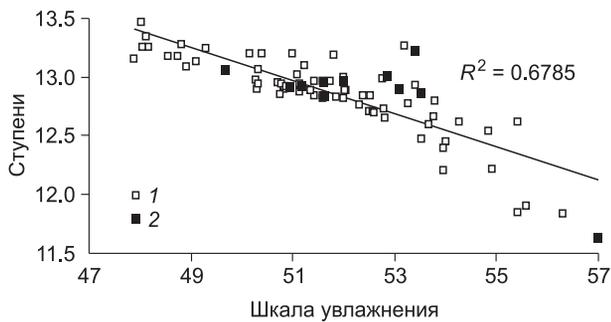


Рис. 1. Ординация сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna* по факторам увлажнения (ось абсцисс) и богатства-засоленности (ось ординат) почв:

1 – все описания с участием *G. verna*; 2 – изученные ценопопуляции. Обозначения ценопопуляций см. в тексте.

50–60 см, а проективное покрытие травостоя – 30–40 %. Наиболее встречаемыми видами в данных фитоценозах являются *Koeleria cristata* (L.) Pers, *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd., *Pulsatilla turczaninowii* Kryl. et Serg., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Poa botryoides* Trin. ex Griseb., *Carex pediformis* C.A. Mey, *Veronica incana* L., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) et Keng, *Potentilla acaulis*. В травостое часто доминируют *Poa botryoides*, *Lespedeza juncea*, *Carex pediformis*, *Cleistogenes squarrosa*. Изученные сообщества с участием *G. verna* относятся к сухостепному и лугово-степному экоценоэлементам, выделенным А.Ю. Королюком и Б.Б. Намзаловым (1999).

Из исследованных степных фитоценозов с участием *G. verna* фитоценотический оптимум отмечен на довольно богатых почвах (ступени 12.5–13 богатства и засоленности почвы), с лугово-степным увлажнением (ступени 50–53) (см. рис. 1). Изученные нами ЦП были представлены разными фитоценозами: сообщества луговых степей (шкала увлажнения 50–52 – ЦП Сахули, Нижний Цасучей, Арзгун) и сегетальные сообщества (шкала увлажнения 52–54, богатства-засоленности 13–13.5 – ЦП Степь, Карымское, Единение). Для сегетальных сообществ характерны более высокие показатели увлажнения и богатства-засоленности почв (см. рис. 1).

Gueldenstaedtia verna – стержнекорневой поликарпический травянистый гемикриптофит с маловетвистым погруженным каудексом.

Побеговая система представлена над- и подземными побегами. Надземные побеги у взрослых особей двух типов – розеточные вегетативные (главный и боковые) и пазушные – удлинённые генеративные. Вегетативные розеточные побеги полициклические с неопределенно долго функционирующей верхушечной почкой и моноподиальным нарастанием. Листья сложные, непарноперистые, с 3–8 парами листочков. Листочки продолговатые, 1.5–3.2 см дл. и 0.3–0.9 см шир., верхняя поверхность которых негусто опушена отстоящими белыми волосками, нижняя – густоопушенная. Генеративные побеги монокарпические, без-

листные, беловолосистые; пазушные – тонкие с пурпурово-фиолетовыми цветками, собранными по 2–4 в укороченные верхушечные кисти. Цветоносы сохраняются в течение некоторого времени после опадания цветков или плодов.

Подземная часть побеговой системы взрослых особей – простой или маловетвистый погруженный каудекс. На главах каудекса находятся спящие почки, а также остатки отмерших листьев. Корневая система представлена утолщенным, слабоветвистым главным корнем конусовидной формы с сильно развитой запасующей паренхимой. В базальной части корня видны поперечные складки поверхностных тканей, свидетельствующие о его контрактильной деятельности, в результате которой каудекс постоянно оказывается погруженным в почву.

Стержнекорневые многоглавые травянистые многолетники с поликарпическими побегами розеточного типа являются биоморфами моноцентрического типа, не способными к вегетативному размножению, возобновление осуществляется только семенным путем.

Для выделения онтогенетических состояний мы использовали следующие признаки: наличие семядолей, строение листьев и их число, утолщение корня и образование каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, число вегетативных и генеративных побегов.

Онтогенез *G. verna* включает в себя четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный и девять онтогенетических состояний (см. рис. 1).

Латентный период. Размножение у *G. verna* исключительно семенное. Плод – одногнездный узкоовальный боб 15–28 мм дл. и 3 мм шир., содержит до 25 семян и более. Бобы растрескиваются после полного созревания семян в конце июня–начале июля. Семена округло-почковидные, оливково-зеленого цвета, с ямчатой поверхностью, длина семени – 1.5–1.7 мм; ширина – 1.4–1.5 мм. Семена осыпаются в непосредственной близости от материнского растения (10–20 см) и начинают прорастать после зимнего периода покоя на следующий год в конце мая–июне. В лабораторных условиях после 2 лет хранения при комнатной температуре семена проросли на 5-й день. Всхожесть стратифицированных семян составила 65.5 %, нестратифицированных – 10.3 %.

Прегенеративный период. Проростки – небольшие растения до 2 см выс. с гипокотилем до 1 см и главным корнем до 5 см дл. (рис. 2). Семядоли 2–3 мм дл. и 0.5–1.2 мм шир., продолговатой формы, сросшиеся при основании. В процессе роста семядоли становятся тоньше и достигают размеров: длина – 5–6 мм, ширина – 2–3 мм. Первичный побег ортотропный, розеточный. Первые настоящие листья простые (от одного до трех), растут вертикально или косо вверх, длинночерешковые, 1.2–3.3 см длиной. Листовые

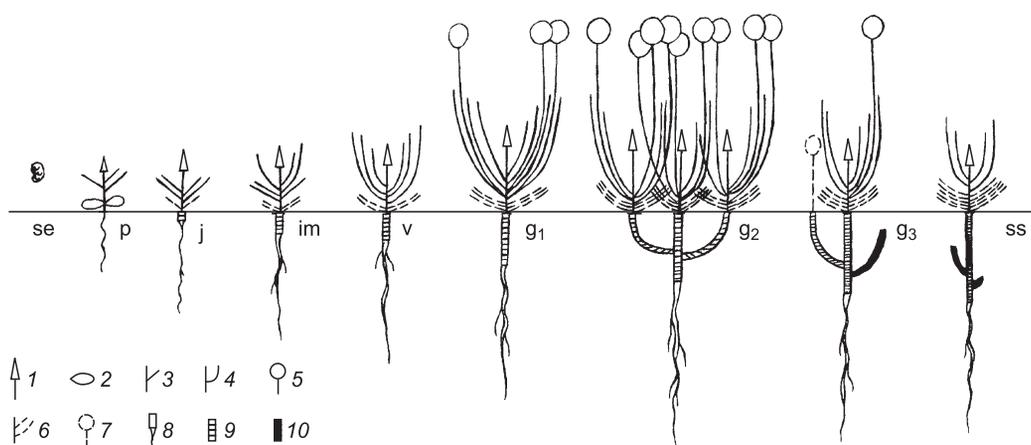


Рис. 2. Схема онтогенеза *Geuldenstaedtia verna*:

se – семя, p – проросток, j – ювенильная особь, im – имматурная, v – виргинильная, g₁ – молодая генеративная, g₂ – средневозрастная генеративная, g₃ – стареющая генеративная, ss – субсенильная.

1 – верхушечная почка; 2 – семядольный лист; 3 – простой лист; 4 – непарно-перистосложный лист; 5 – соцветие; 6 – отмершие листья; 7 – отмерший вегетативно-генеративный побег; 8 – корень живой; 9 – приросты годичные; 10 – отмершая глава каудекса.

пластинки их продолговато-ланцетные, с острой верхушкой и ровным краем на длинном черешке (0.8–2.6 см). Терминальная почка прикрыта основаниями листьев и прилистниками.

В ювенильное состояние растения переходят в год прорастания семян после отмирания семядольных листьев и находятся в нем 1–3 года (табл. 1). Ювенильные особи представляют собой моноподиально-розеточно-стержнекорневые растения. Они имеют один розеточный побег с 1–3 (4) длинночерешковыми простыми листьями с листовой пластинкой продолговато-ланцетной формы. Длина листа 4–9.7 см, длина листовой пластинки в 4–5 раз превышает ее ширину. Нижняя сторона листовой пластинки, прилистники и черешок опушены. К концу вегетационного периода листовые пластинки обламываются (оппадают), а опушенные черешки листьев с прилистниками, налегающие друг на друга, предохраняют почки от высыхания летом и вымерзания зимой. Осевая часть побега за счет контрактильной деятельности корня вытягивается в почву. Главный корень углубляется в почву до 10–15 см, слабо ветвится, образуются тонкие боковые корни I порядка. Диаметр главного корня у основания составляет около 0.1 см.

В имматурное онтогенетическое состояние растения переходят на 2–4 год жизни. Имматурные особи имеют один розеточный побег с 2–6 простыми и(или) непарно-перистосложными (двух-, трех- и четырехпарными) листьями до 10.5 см дл. Побег нарастает моноподиально. Основание побега окружено остатками листьев прежних лет. Верхняя часть гипокотилия утолщается и вместе с базальной частью побега, где находятся почки возобновления, формирующиеся в пазухах листьев, входят в состав молодого каудекса, диаметр которого 0.2–0.3 см. Корень заметно утолщается, его диаметр составляет 0.2–0.3 см.

На 3–5 год жизни растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние. Виргинильные растения имеют один розеточный моноподиально нарастающий побег с хорошо развитой многолетней стеблевой частью – каудексом с запасом почек. Каудекс постепенно втягивается в почву и утолщается до 0.8 см. Корень также утолщается и достигает диаметра 0.6 см, следы контрактильности на нем заметны по наличию поперечных складок. На побеге формируются 2–6 непарно-перистосложных листьев взрослого типа с 3–7 парами листочков ланцетной формы на длинных черешках. Растения виргинильного онтогенетического состояния представляют собой моноподиально-розеточно-стержнекорневые растения с одноглавым простым каудексом.

Общая продолжительность прегенеративного периода составляет 3–8 лет.

Генеративный период. На 4-й–9-й год большинство растений переходят в репродуктивное состояние. Надземная часть молодых генеративных растений представлена одним ортотропным розеточным вегетативно-генеративным побегом. Пазушные почки средних и нижних метамеров побега трогаются в рост и образуют безлистные генеративные побеги, которые заканчиваются зонтиковидными соцветиями с 2–3 цветками. На растении образуется 1–3 генеративных побега. Вегетативная часть побега несет 3–7 непарно-перистосложных листьев взрослого типа с 4–8 парами листочков. Молодые генеративные растения имеют хорошо развитый одноглавый каудекс. Диаметр каудекса составляет 0.4–0.7 см, он погружается в почву на 2–3 см за счет контрактильной деятельности корня. Абсолютный возраст молодых генеративных растений от 4 до 15 лет.

Средневозрастные генеративные растения достигают наибольшего развития. В начале этого состояния

Таблица 1

Морфологическая характеристика особенностей разных возрастных состояний *Gueldenstaedtia verna*

Возрастное состояние	Высота растения, см	Диаметр каудекса, см	Число генеративных побегов	Число вегетативных побегов	Число листьев на побег	Длина листа с черешком, см	Длина листочка, см	Ширина листочка, см	Число пар листочков	Число цветков на побег	Число бобов на побег
j*	7.01 ± 0.71	0.13 ± 0.03	-	1	2.75 ± 0.25	5.78 ± 0.44	1.26 ± 0.14	0.34 ± 0.03	Простые листья	-	-
im	8.42 ± 0.55	0.23 ± 0.02	-	1	3.62 ± 0.27	7.43 ± 0.34	1.18 ± 0.06	0.30 ± 0.01	Тройчатые	-	-
v	14.64 ± 0.60	0.41 ± 0.05	-	1.17 ± 0.17	4.33 ± 0.31	12.58 ± 0.51	1.65 ± 0.05	0.37 ± 0.1	5.00 ± 0.23	-	-
<i>Генеративный период</i>											
g ₁	16.21 ± 0.8	0.52 ± 0.03	1.78 ± 0.22	1.78 ± 0.22	4.89 ± 0.39	13.49 ± 0.5	1.81 ± 0.11	0.39 ± 0.02	5.44 ± 0.23	2.11 ± 0.11	1.89 ± 0.11
g ₂	17.65 ± 0.64	1.48 ± 0.10	3.39 ± 0.23	1.98 ± 0.16	6.86 ± 0.32	14.95 ± 0.47	1.95 ± 0.06	0.48 ± 0.02	6.19 ± 0.11	2.53 ± 0.08	1.74 ± 0.12
g ₃	15.29 ± 1.05	0.94 ± 0.11	1.25 ± 0.25	1.57 ± 0.20	3.64 ± 0.49	13.76 ± 0.81	1.78 ± 0.13	0.43 ± 0.03	5.15 ± 0.36	2.4 ± 0.24	2
<i>Постгенеративный период</i>											
ss	12.33 ± 0.33	1.08 ± 0.08	-	1	4.2 ± 0.49	11.36 ± 0.69	1.58 ± 0.07	0.32 ± 0.02	5.25 ± 0.75	-	-

* Пояснения см. рис. 2.

Таблица 2

Морфологические параметры средневозрастных генеративных (g₂) растений в разных ценопопуляциях

Морфологические признаки	Ценопопуляции					
	Ниж. Пасучей	Единение	Степь	Карымское	Арагун	Сахули
Высота растения, см	18.61 ± 1.45	17.67 ± 0.70	13.06 ± 0.80	16.8 ± 0.84	21.12 ± 0.59	19.89 ± 0.46
Диаметр каудекса, см	1.00 ± 0.15	1.06 ± 0.12	1.23 ± 0.42	1.38 ± 0.13	1.7 ± 0.11	1.44 ± 0.11
Число генеративных побегов	2.00 ± 0.37	2.38 ± 0.27	2.64 ± 0.29	4.60 ± 0.31	3.86 ± 0.43	4.33 ± 0.45
Число вегетативных побегов	1.67 ± 0.33	2.87 ± 0.55	1.50 ± 0.22	1.90 ± 0.41	2.36 ± 0.17	2.53 ± 0.27
Число листьев	6.23 ± 0.53	3.90 ± 0.34	5.79 ± 0.53	9.10 ± 0.62	6.71 ± 0.34	6.00 ± 0.42
Длина листа, см	14.72 ± 1.42	15.38 ± 0.71	12.07 ± 0.53	13.26 ± 0.91	18.14 ± 0.53	15.54 ± 0.44
Длина листочка, см	1.89 ± 0.20	1.65 ± 0.09	1.85 ± 0.11	1.78 ± 0.12	2.14 ± 0.08	2.08 ± 0.07
Ширина листочка, см	0.45 ± 0.04	0.44 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.46 ± 0.02	0.58 ± 0.03	0.61 ± 0.02
Число цветков в соцветии	2.83 ± 0.31	2.97 ± 0.14	1.95 ± 0.15	2.45 ± 0.11	2.85 ± 0.11	2.97 ± 0.08
Число бобов	1.25 ± 0.48	2.41 ± 0.18	1.35 ± 0.13	2.25 ± 0.16	1.6 ± 0.24	-

трогаются в рост пазушные почки, формирующие боковые розеточные побеги (от 2 до 8), нарастающие также моноподиально. Генеративных побегов – 3–7. Листья взрослого типа (от 3–5 на годичном побеге) непарно-перистосложные, с 4–8 парами листочков. Каудекс маловетвистый (2–3 главы, редко 4). Диаметр каудекса – 0.7–2.5 см. Главный корень достигает максимального развития, его диаметр составляет 0.8–1.2 см. Абсолютный возраст – 15–30 лет.

В возрасте 25–30 лет растения переходят в старое генеративное состояние. Каудекс обычно представлен 1–2 каудиклами (остальные каудиклы отмирают), его диаметр составляет 0.6–1.3 см. На каудексе появляются мертвые участки и полости, полной партикуляции нет. Вегетативных розеточных моноподиально нарастающих побегов – 1–2. Как правило, формируется один генеративный побег, очень редко два. Листья непарно-перистосложные взрослого типа с 3–7 парами листочков. Абсолютный возраст примерно от 25 до 32 лет.

В постгенеративном периоде *G. verna* быстро стареет. Субсенильные особи не имеют генеративных побегов. Они формируют один вегетативный розеточный побег с 3–6-парными листьями взрослого и(или) сенильного типа. Особи этого онтогенетического состояния представляют собой растения с одноглавым моноподиально нарастающим каудексом. Каудекс и главный корень имеют мертвые участки и полости, отмершие главы каудекса частично сохраняются. В течение 1–3 лет растения полностью отмирают, абсолютный возраст субсенильных особей состав-

ляет 26–35 лет. В большинстве ценопопуляций субсенильные особи отсутствуют.

Сенильные растения не обнаружены. Отсутствие особей сенильного состояния, по-видимому, связано с быстрой элиминацией растений в постгенеративном периоде, о чем свидетельствует малая доля особей субсенильного состояния в ценопопуляциях.

Таким образом, онтогенез *G. verna* простой, неполный (p-ss), в различных местообитаниях остается неизменным, но вместе с тем наблюдается размерная поливариантность особей различных онтогенетических состояний. Наиболее заметно различаются особи среднего возраста генеративного состояния (табл. 2). Анализ морфометрических данных в шести ЦП показал, что максимальной мощностью обладают среднегенеративные растения в злаково-разнотравной степи с *Thymus mongolicus* (ЦП Арзгун) и в сосняке разнотравном с *Potentilla acaulis* (ЦП Сахули). Растения минимального размера и мощности росли в осоково-злаково-разнотравной степи (ЦП Нижний Цасучей) и в разнотравной степи с *Aconogonon divaricatum* (ЦП Степь). Средние значения изученных признаков наблюдались у растений из хамеродосово-полынной степи с *Lespedeza juncea* (ЦП Карымское) и злаково-разнотравной степи с *Aconogonon divaricatum* (ЦП Единение).

Морфологические параметры, характеризующие мощность растений, достигают максимальных значений в сообществах луговых степей с меньшим оптимумом увлажнения. Для особей *G. verna* в сеgetальных сообществах свойственны средние и низкие показатели мощности растений.

ВЫВОДЫ

Вид *G. verna* относится к типу моноцентрических каудексообразующих биоморф. Онтогенез изученного вида – простой, неполный, включает четыре периода и девять онтогенетических состояний. Средняя продолжительность онтогенеза вида около

35 лет. Размерные показатели, характеризующие мощность растений, зависят от эколого-ценотических условий обитания. Так, наибольшей мощностью обладают растения, обитающие в сообществах луговых степей.

ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Зверев А.А. Информационные технологии в исследовании растительного покрова. Томск, 2007. 304 с.
- Королюк А.Ю., Намзалов Б.Б. Эколого-ценотические элементы степной флоры гор Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 1999. № 5. С. 495–500.
- Красная книга Амурской области. Благовещенск, 2009. 444 с.
- Красная книга Еврейской автономной области. Новосибирск, 2006. 247 с.
- Красная книга Красноярского края. Растения и грибы. Красноярск, 2005. 368 с.
- Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2007. 271 с.
- Красная книга Республика Хакасия. Новосибирск, 2002. 264 с.
- Красная книга Приморского края. Владивосток, 2008. 688 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. Т. 1. 239 с.
- Положий А.В. К познанию генезиса степной флоры на юге Приенисейской Сибири // Krylovia. 2001. № 2. С. 58–62.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. С. 176.

- Растения** Центральной Азии / Отв. ред. В.И. Грубов. Л., 1988. Вып. 8а. С. 44–45.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. Л., 1964. С. 146–208.
- Серебрякова Т.И.** Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. ВИНТИ. М., 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Смирнова О.В.** Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 5. С. 53–67.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В.** Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 247 с.
- Ценопопуляции** растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 84 с.
- Zhu X.-Y.** A revision of the genus *Gueldenstaedtia* (Fabaceae) // Ann. Bot. Fennici. 2004. V. 41. P. 283–291.