

УДК 575.8

Р.С. Магомадова, М.А. Тайсумов,  
А.С. Абдуракова, М.А. Астамирова, Б.А. Хасуева,  
Л.Л. Сатыева, Ф.С. Омархаджиева

### НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ АДАПТАЦИИ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ КСЕРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ПОЛУПУСТЫННЫХ РАЙОНОВ РОССИЙСКОГО КАВКАЗА

*В статье приводятся сведения о формировании ксерофильной флоры полупустынных районов Российского Кавказа, а также сведения о том, что адаптация шла в нескольких направлениях: уменьшение перегрева за счет транспирации; защита от тепловых повреждений (опушение листьев, толстая кутикула); стабилизация метаболических процессов (более жесткая структура мембран, низкое содержание воды в клетке); высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания.*

**Ключевые слова:** Российский Кавказ, ксерофиты, адаптация, эволюция, жизненные формы.

R. S. Magomadova, M.A. Taysumov,  
A.S. Abdurzakova, M.A. Astamirova, B.A. Hasuyeva,  
L.L. Satuyeva, F.S. Omarkhadzhiyeva

### SOME ISSUES OF XEROPHILOUS FLORA ADAPTATION AND ORIGIN IN THE RUSSIAN CAUCASUS SEMI-DESERT REGIONS

*The data on the xerophilous flora formation in the Russian Caucasus semi-desert areas, as well as information that the adaptation was developing in several ways: reducing overheating by transpiration; protection from heat damage (leaf downiness, thick cuticle); metabolic process stabilization (more rigid membrane structure, low water content in the cell); high rate of photosynthesis and respiration is given in the article.*

**Key words:** the Russian Caucasus, xerophytes, adaptation, evolution, life forms.

**Введение.** Российский Кавказ, занимая промежуточное положение между Евроазиатской степной областью и Большим Кавказом, является уникальным флористическим районом, привлекающим внимание многих исследователей. В этом районе пересекались пути ледниковых и межледниковых миграций флор с севера на юг и обратно, с запада на восток и с востока на запад. Территория региона богата разнообразными местами обитания растений, обусловленными климатическими особенностями различных районов Российского Кавказа – наличие аридных, субаридных и гумидных областей. Эта пестрота условий создает большое количество экологических ниш, являющихся убежищем для видов самого различного систематического и географического происхождения. В этих убежищах сохраняются виды европейского, азиатского, средиземноморского, дагестанского, бореального и кавказского происхождения. Все они являются носителями информации об истории данной территории и эволюционных процессах, участвовавших в трансформации видов флоры в целом. Вопросу изучения флоры Российского Кавказа посвящено немало работ. Среди авторов этих работ следует отметить А.И. Галушко, В.Н. Кононова, В.В. Скрипчинского, Ю.А. Дударя., А.Д. Михеева, А.Л. Иванова, Залетаева, Танфильева, Д.С. Дзыбова, Н.Ф. Реймерса и др. В их трудах рассматривались основные этапы развития флоры Российского Кавказа, пути и время проникновения аллахтонных таксонов, устанавливались причины, условия и масштабы регионального видообразования. В то же время остаются недостаточно изученными вопросы экологической приспособляемости различных представителей флоры Российского Кавказа к условиям обитания и изменчивости качественного состава флоры в этих условиях. В частности, это относится и к очень интересной в экологическом плане группе ксерофитов – растений сухих местообитаний, способных переносить значительный недостаток влаги, как почвенной, так и атмосферной. Ксерофиты Российского Кавказа разнообразны по историческому возрасту их видов, эколого-биоморфологическим свойствам, но все они устойчивы к климату региона, адаптированы к нему. В то же время проблемы адаптации ксерофитных видов Российского Кавказа изучены недостаточно. Исследования А.А. Горшковой и Н.А. Генкеля, Д.С. Дзыбова, Т.А. Снисаренко показали, что одной из причин неоднородности ксерофитов является эволюционное становление видов растений, слагающих этот тип или группу на

данной территории. Изучению роли ксерофитов в историческом становлении флоры Российского Кавказа и механизмов их адаптаций к жизни в районах с недостаточным увлажнением посвящена данная работа. На основе анализа доступных литературных источников и собственных исследований приводится конспект флоры ксерофитов Российского Кавказа, дается характеристика анатомо-морфологических, физиологических, биохимических особенностей ксерофитов различных систематических групп растений, рассматриваются некоторые вопросы флорогенеза, выделены редкие и исчезающие виды. Такие сведения необходимы для решения задач практического характера, поскольку ксерофиты в Российского Кавказа по численности преобладают над другими экологическими группами растений. Они широко используются в сельском хозяйстве как зерновые, кормовые, технические, лекарственные, эфиромасличные, декоративные растения.

**Цель исследования.** Изучение морфо-физиологических механизмов адаптации ксерофитов Российского Кавказа в связи с эволюцией данной экологической группы и общих тенденций адаптогенеза ксерофитов, обитающих в различных экологических условиях.

Ксерофильность – одна из эволюционных ветвей развития. Многими исследователями это явление признается древним, а ксерофиты – древним типом растительности, возраст которого датируется верхним меловым или даже юрскими периодами (Ф.Engler, В.Л. Комаров, М.Г. Попов, М.М. Ильин, Е.Г. Вульф, Е.М. Лавренко, С.Н. Ковалевский, С.А. Шостаковский и др.). Первичная ксерофильная флора, по мнению вышеназванных исследователей, образовалась в виде солончаков в меловое или нижнетретичное время на материке Гондвана, где и произошло «бурное видообразование» и ранняя миграция из первичных центров в северные районы Африки и южные районы Азии. С.Н. Ковалевский преобладающим типом растительности в миоцене считал ксерофильные ценозы, на фоне которых, особенно в горной части, пятнами вкрапливались леса. С.А. Шостаковский еще в 1937 году развивал наиболее крайние взгляды, считая основным фактором видообразования – ксерофилию. Несколько иначе ставит вопрос Р.В. Камелин, который признает древнейшей покрытосеменной флорой тропическую, возникающую на территории Юго-Восточной Азии и, возможно, в северных районах Австралии. О самобытности пустынных флор Средней Азии имеются высказывания в работах: И.М. Крашеникова, М.Г. Попова, А.Н. Криштофовича, Н.В. Павлова и С.Ю.Липшица, Е.П. Сорокина, С.А. Невского, М.М. Ильина, Е.М. Лавренко. Другие, как например И.Г. Борщов, А.Н. Краснов, Н.Ф. Гончаров и П.Н. Овчинников, М.В. Культиасов, высказывали мнение о сравнительно недавнем происхождении флоры пустынь Средней Азии. Из вышеперечисленных авторов М.В. Культиасов хотя и считал растительность пустынь Средней Азии сравнительно молодого происхождения, но не отрицал древность отдельных группировок и видов, связанных своим генезисом с гондванским происхождением. П.Н. Овчинников происхождение ксерофитов относил к послеледниковому периоду, а возраст одного из типов ксерофильной растительности (трагакантников Памиро-Алтая) к голоцену. А.А. Колаковский, ограничивая область Древнего Средиземноморья преимущественно литоралями и равнинами на бывшем дне Тетиса, считал ее областью развития ксерофильных флор. Таким образом, происхождение ксерофитов он связывал с высыханием Тетиса. Многие исследователи отводили процессу ксерофилизации, как одному из направлений адаптивной эволюции, решающую роль в становлении современного растительного покрова (К.А.Тимирязев, А.М. Шахов, Н.В. Григорьев, М.Г. Попов, С.Р. Тимофеев-Ресовский, А.Л. Тахтаджян), хотя существовало мнение о доминантной роли мезофитогенеза в процессе эволюции (А.А. Гроссгейм, Е. Варминг, С.Н. Заленский, Е.Н. Максимов, Е.А. Радкевич). Мы согласны со всеми перечисленными исследователями, что ксерофилизация является чрезвычайно сложной проблемой и, несмотря на общность конечной цели – выживание и воспроизводство вида в аридных условиях, решается она разными способами, морфолого-анатомические критерии типа ксерофитов неопределенны. До наших исследований отсутствовали современные сведения о инвентаризации ксерофильной флоры региона, не был осуществлен ее всесторонний анализ; нами получены сведения о физиологических, биохимических адаптациях, в результате которых и возникла такая экологическая группа на территории Российского Кавказа. На наш взгляд, ксерофилизация – эволюционный процесс, приводящий к адаптации растений в аридных условиях обитания, сопровождающийся разнообразными качественными изменениями структуры.

**Материалы и методы исследования.** Материалом для исследований служили ксерофиты Российского Кавказа. Полевые исследования проводились в сезоны 2007–2012 годов в разное время: ранней и поздней весной, летом, поздним летом и в некоторых пунктах – осенью. Исследуемая территория была покрыта сетью заранее предусмотренных маршрутов. Сбор материала осуществлялся как маршрутным методом, так и на стационарах, с использованием различных методик. Выбор маршрутов и заложение базовых

участков проводились с учетом полноты охвата различных экологических условий и разнообразия растительных ассоциаций, в формировании которых принимали участие ксерофиты.

**Обсуждение проблемы.** Анализируя основные теории адаптации и происхождения ксерофильных элементов флоры, нужно рассматривать вопросы эволюции ксерофитов в условиях засушливых районов Российского Кавказа. Основными и наиболее ранними работами по вопросу происхождения флоры и растительности ксерофитов являются работы М.Г. Попова (1927). Согласно его взглядам, образование современных ксерофитов связано с Иранской флористической провинцией. Е.В. Вульф (1936) считает, что некоторые виды, являющиеся ксерофитными, имеют несомненно восточномедиземноморский характер. К таким видам автор относит *Paraver orientale*, *P. desertorum*. Е.П. Коровин (1934), приняв исходные положения М.Г. Попова, дополнил их своими соображениями, наметив особые пути флорогенеза, связанные с ксерофильными видами. Для южных пустынь средиземноморского типа он признает заселение растениями из средиземноморских стран. Но для северных пустынь с их центральноазиатским типом климата Е.П. Коровин считал современную флору не средиземноморской, а монгольской, явившейся вследствие инвазии флористических элементов, состоящих из ксерофильных видов Центральной Азии и Монголии. Эта мысль необходима была для выделения им «северных пустынь центральноазиатского типа». Однако она, на наш взгляд, не была подкреплена надежными флористическими данными и построениями. Мы согласны с мнением М.М. Ильина (1946, 1947), который стоял на иных позициях. Он утверждал, что современные ксерофильные флоры являются самобытными, автохтонными, не связаны ни с южноафриканской, ни с центральноазиатской инвазией. Она указывала на большую роль литоральных, прибрежных элементов в сложении ксерофильной флоры. Т.А. Снисаренко (2007) является, на наш взгляд, одним из основных оппонентов М.Г. Попова. В связи с анализом южной горной системы Кугитанга он ревизовал положения М.Г. Попова о миграциях древней пустынной флоры из Африки и особенно остро он возражал против гибридогенных процессов между флорами вельвичии и гинкго, которые, по М.Г. Попову, дали начало древнесредиземноморским элементам. Возражая против миграционного происхождения ксерофильной флоры, С.А. Невский, подобно М.М. Ильину, утверждает самобытность, автохтонность среднеазиатских пустынь и, в противовес флорам вельвичии и гинкго М.Г. Попова, предлагает специальный термин "флора эфедры" для совокупности видов этой флоры, желая подчеркнуть самобытность пустынной флоры, в которой значительный вес принадлежит ксерофитам. На наш взгляд, П.Н. Овчинников (1947) высказал интересную мысль о том, что в палеогене территория Средней Азии была страной развития крупнотравяных ландшафтов типа саванн. Саванны в четвертичном периоде были уничтожены под напором листопадной флоры, которая мигрировала из Ангарского материка. Эта флора и положила начало формированию в предгорьях так называемых «низкотравных полусаванн», в которых преобладали ксерофиты. Так П.Н. Овчинников назвал южные пустыни, причем эти «полусаванны» сохранили и некоторые черты саванн, в частности особый «саванный» тип. Мы не согласны с мнением А.Н. Краснова, который рассматривал флору ксерофитов как производное флоры олиготермов, т.е. флоры широколиственных лесов с опадающей листвой. По его мнению, флора ксерофитов очень молода, не старше послеледникового периода.

Мы считаем, что эволюция ксерофильной флоры Российского Кавказа проходила на фоне изменения и трансформации флор соседних территорий: с одной стороны – Большого Кавказа, с другой – Южнорусской равнины. Наряду с мезофильными чертами флора Российского Кавказа конца миоцена носила и склерофильные черты. В нижних поясах Кавказа развивались в зависимости от экспозиции или только мезофитные, или только ксерофильные экосистемы (и типы растительности), или единые экосистемы, в которых сочетались мезофильные и ксерофильные элементы. Мезофильное ядро флоры было представлено лесными и гидрофильными флороценоэлементами. Вместе с тем была заложена основа ксерофильного ядра из кальцепетрофильных элементов. О древности ксерофильного ядра флоры свидетельствует и тот факт, что в ее составе имеются систематически обособленные таксоны ранга рода – это роды *Psephellus*, *Caspia*, *Die-dropetala*, *Xanthobrychis* [Бакташева, 2000; Иванов, 2001; Снисаренко, 2008]. Плиоцен следует считать временем начала формирования эндемичного ядра флоры полупустынь Российского Кавказа. Климатические события плиоцена, характеризующиеся неоднократной сменой сухих и теплых периодов на холодные и влажные, приводившие к глобальным миграциям флор Палеарктики, заложили ту флористическую основу, которая в общих чертах присуща региону и сегодня. К концу плиоцена явно обозначилась гетерогенность флоры исследуемой территории Российского Кавказа. Время начала обособления эндемичного ядра флоры имеет значение для определения темпов эволюции и условий флорогенеза. Субэндемичные и эндемичные виды флоры засушливых районов Российского Кавказа сформировались к концу плиоцена. Начало плиоцена характеризовалось семиаридным климатом. Эти преобразования определяли лесостепной характер расти-

тельности с участием дубрав, их производных в нижнем поясе гор. В это время начинают «функционировать» обособившиеся в конце плиоцена центры видообразования Российского Кавказа – Ставропольский, Центральнопредкавказский, Майкопский и Восточнопредкавказский, в которых происходила переработка как мезофильной основы, изолированной в соответствующих рефугиумах, так и ксерофильной, которая могла расширять свои ареалы и осуществлять миграцию элементов в соседние центры [Гроссгейм, 1936]. Ставропольский центр охватывает территорию Ставропольской возвышенности, с которой связано происхождение следующих видов: *Erodium stevenii*, *Euphorbia aristata*, *E.normanii*, *Vincetoxicum stauropolitanum*, *Hieracium stauropolitanum*. Ареалы перечисленных видов в настоящее время не выходят за границу этого центра, за исключением *Erodium stevenii*. Большинство этих видов относится к пустынному флороценоэлементу. Но происхождение некоторых субэндемичных видов из-за обширных дизъюнкций не удается связать с каким-либо центром видообразования. Это такие виды, как *Crambe steveniana*, *Gypsophila globulosa*, *Astragalus interpositus*, *Hedysarum beibersteinii*. Перечисленные виды составляют ксерофильное ядро флоры эндемиков. В течение плейстоцена флора полупустынь Российского Кавказа приобрела свою оригинальность, которая присуща ей и сейчас. Из реликтов кавказской флоры остались *Asperula caucasica*, *Anemonoides caucasica*, *Astragalus galegiformis*, *Scrophularia lateriflora*, *Lorydalis angustifolia*, *Amoria tumens*, *Solenanthis beibersteinii*. В плейстоцене произошли важнейшие изменения исследуемой флоры Российского Кавказа. Из смешанной гетерогенной, образованной мигрантами разных эпох и самого различного происхождения, флора начинает приобретать черты оригинальности, вполне сложившиеся к концу плейстоцена. В голоцене происходили неоднократные переустройства растительного покрова, связанные с изменением климата, но наибольшее значение для изменений полупустынной флоры Российского Кавказа имела аридизация, происходившая в раннем голоцене. Она вызвала волну миграций ксерофитов, причем довольно мощную, судя по многочисленным ксеротермическим реликтам, оставшимся на территории полупустынь Российского Кавказа. К этому времени проявление находят горизонтальные миграции, преимущественно из центрально-азиатских элементов флоры. Анализ ареалов ксеротермических реликтов показывает, что существовало минимум 3 пути проникновения [Галушко, 1980].

Первый путь – из крымско-новороссийского региона. Через него проникло наибольшее количество средиземноморских ксерофитов. Основные районы локализации этих реликтов – Ставропольская возвышенность (*Cephalaria coriacea*, *Alyssum obtusifolium*, *A.rostratum*, *Scabiosa micrantha*) и т.д.

Второй путь – из мест локализации ксерофильных комплексов Евразии. Мог осуществляться широким фронтом через Кумо-Манычскую впадину из Южнорусской равнины и Северного Прикаспия.

Третий путь – из Дагестана и аридных областей Закавказья. На Ставропольской возвышенности остались реликты дагестанского происхождения – *Thymus daghestanicus*, *Polygala mariamae*, переднеазиатские виды – *Euphorbia szovitsii*, *Eremurus spectabilis*.

Таким образом, в начале голоцена флора Российского Кавказа значительно пополнилась ксерофитами, часть из которых в виде реликтов этой флоры входит в состав современной. Последующие изменения климата голоцена не внесли существенных изменений в состав флоры, но в изолированных популяциях реликтовых видов продолжался процесс накопления изменений, т.е. формирование географических рас.

Итак, в процессе эволюции формировались, апробировались и закреплялись различные механизмы адаптации, делающие растение более устойчивым к конкретным экологическим условиям Российского Кавказа. Выработка таких механизмов шла в нескольких направлениях: уменьшение перегрева за счет транспирации; защита от тепловых повреждений (опушение листьев, толстая кутикула); стабилизация метаболических процессов (более жесткая структура мембран, низкое содержание воды в клетке); высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания.

Согласно современным воззрениям [Яблоков, Юсуфов, 2006, Гамалей, 1994], процесс эволюции есть «адаптациогенез», т.е. эволюция любой стадии онтогенеза – следствие приспособлений в ответ на изменение экологической обстановки путем изменения образа жизни, поведения, а затем и каких-то конструктивных модификаций в строении, физиологии и биохимии организма. Таким образом, понять причины тех или иных эволюционных преобразований, в том числе как отдельных категорий жизненных форм (ЖФ), так и всего жизненного цикла, можно только лишь с учетом экологического фактора, изменения образа жизни. Такое объяснение должно быть дано для факта прогрессивной эволюции основной категории в сторону полимеризации. По мнению А.П. Хохрякова (1981), эволюция биоморф проходила, когда могли создаваться такие условия, когда ведущее значение приобретали те условия, которые окружали растения. В аридных условиях на территории Предкавказья адаптивные модификации стали наследственными. Некоторые исследователи рассматривают это как «замещение модифи-

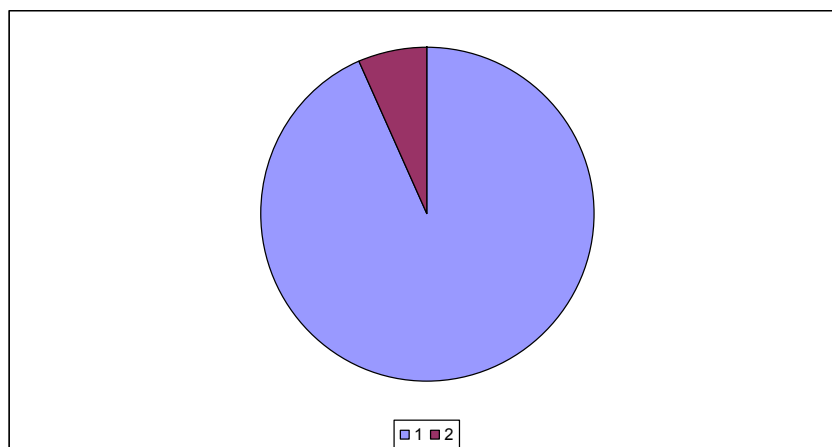
каций мутациями» [Яблоков, Юсуфов, 1989] или как «генетическая ассимиляция». Существуют и другие, как более простые [Шмальгаузен, 1895, 1897], так и весьма сложные объяснения данного явления. Однако мы не рассматриваем генетический механизм наследования, так как для нашего исследования важно другое, а именно: видообразование на биоморфологической основе имеет самое широкое распространение. Оно вызывается изменением всей экологической и климатической обстановки, имея ярко выраженный экологический и адаптивный характер. Ведущая роль именно биоморфологической изменчивости (адаптивных модификаций) заключается в том, что именно жизненные формы прежде всего реагируют на изменение условий существования. При биоморфологическом видообразовании особенно ярко выступает адаптивный характер эволюционного процесса. С точки зрения положений эволюционной теории [Шмальгаузен, 1895, 1897, Яблоков, Юсуфов, 1989, 2006], всякое видообразование адаптивно и связано с освоением каких-то новых условий существования или с их дифференциацией. Учитывая то, что понятие «жизненная форма» кроме морфологической имеет и физиологическую, биохимическую классификацию каждого вида, можно утверждать, что любое видообразование протекает с изменением жизненной формы и начинается именно с нее. Однако биоморфологическое видообразование осуществляется на базе определенной ненаследственной, модификационной изменчивости, а затем медленным замещением модификаций мутациями, с участием отбора происходит образование новых видов. Примером таких пластичных видов могут служить сем. *Chenopodiaceae* – маревые на территории Предкавказья [Снисаренко, 2007]. Можно предполагать, что формирование таксонов с хорошо выраженным биоморфологическим радикалом происходило под влиянием каких-то резких экологических и климатических сдвигов путем более или менее резкого изменения жизненных форм. Формирование же таксонов с менее выраженным биоморфологическим радикалом происходило при менее резкой смене условий существования и на основе мутационной изменчивости. Можно утверждать, что видообразование ксерофитов возможно на биоморфологической, модификационной основе и, более того, имеет широкое распространение. Мы разделяем мнение ряда авторов, что оно ведет к возникновению таксонов более высокого, чем вид, ранга [Попов, 1963; E. Meusel, 1951]. Адаптации у ксерофитов Российского Кавказа являются примером дивергенции, которая, очевидно, сыграла свою роль в процессе видообразования данной экологической группы. В то же время у ксерофитов, относящихся к различным семействам, наблюдаются сходные приспособления к условиям обитания, которые также явились результатом адаптации, т.е. в данном случае мы наблюдаем пример конвергенции ряда семейств, относящихся к ксерофитам.

В результате полевых наблюдений была проведена инвентаризация ксерофитов Российского Кавказа и сделана попытка проанализировать различные приспособления, связанные с проявлениями типов эколого-ценотических стратегий. У видов с разными типами стратегий выделяются различные способы адаптации: показано, что тип адаптивной стратегии может реализоваться через подавляющее большинство проявлений жизнедеятельности популяций (структуру популяции, жизненный цикл, дифференциацию ниш и конкурентоспособность, репродуктивные процессы, реакцию на экологический стресс и т.д.). На основании составленного нами конспекта ксерофитов Российского Кавказа (486 видов) были выделены 2 основные экологические группы, характеризующиеся различными адаптивными стратегиями: пациенты и эксплеренты (таб.).

#### Соотношение различных экологических групп флоры ксерофитов Российского Кавказа

Экологическая группа	Кол-во видов	Процент участия
Пациенты	454	93,4
Эксплеренты	32	6,6

Нами установлено, что пациентов во флоре ксерофитов Российского Кавказа 454 вида, тогда как эксплерентов 32 вида. Следовательно, процент участия пациентов во флоре Российского Кавказа составляет 93,4 %, а эксплерентов 6,6 % .



пациентов 93,4 %  
эксплерентов 6,6 %

*Процентное соотношение пациентов и эксплерентов флоры ксерофитов Российского Кавказа*

**Выводы.** На основании полученных результатов мы можем сделать вывод, что пациенты являются преобладающей экологической группой вследствие более высокой экологической пластичности. Под влиянием внешних условий устойчивость растений может меняться и происходит смещение точек максимума и минимума, изменение ширины интервала, в пределах которого развитие растений происходит без повреждений.

Адаптация к разнообразным ксерофильным условиям среды привела к такой физиолого-структурной перестройке растений, которая способствовала повышению: с одной стороны, трансформации необходимых для жизнедеятельности внешних факторов, с другой – уровня их гомеостаза для обеспечения нормального хода процессов жизнедеятельности и устойчивости к указанным неблагоприятным условиям. Газообмен у исследованных нами ксероморфных злаков, обитающих в условиях оптимального увлажнения, находится на более высоком уровне, чем у мезофитов; ксерофиты, обитающие в условиях низкой влажности почвы, также показали более высокую интенсивность фотосинтеза и дыхания по сравнению с соответствующими мезофитами; на уменьшение влажности почвы различные типы ксерофитов и мезофитов реагируют по-разному. Данные по хлорофиллу подтверждают наши предположения о том, что у растений, находящихся в восходящем периоде онтогенеза, адаптивные реакции к неблагоприятным условиям направлены к повышению трансформационной способности.

Мы считаем, что формирование таксонов с хорошо выраженным биоморфологическим радикалом происходило под влиянием каких-то резких экологических и климатических сдвигов путем более или менее резкого изменения жизненных форм. Формирование же таксонов с менее выраженным биоморфологическим радикалом происходило при менее резкой смене условий существования и на основе мутационной изменчивости. Можно утверждать, что видообразование ксерофитов возможно на биоморфологической, модификационной основе и, более того, оно имеет широкое распространение. Мы разделяем мнение ряда авторов, что оно ведет к возникновению таксонов более высокого, чем вид, ранга. В ходе эволюции наряду с основными признаками у близко родственных видов появляются узко направленные адаптации, которые позволили им занять определенные экологические ниши и в результате расширить ареал распространения.

### Литература

1. *Полов М.Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. – 1927. – Вып.15. – С. 239–292.
2. *Вульф Е.В.* Историческая география растений. – М.; Л., 1936. – 322 с.
3. *Коровин Е.П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. – Ташкент: Саогиз, 1934. – 480 с.
4. *Ильин М.М.* Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. – М., 1946. – Вып. 2. – С. 197–256.

5. Ильин М.М. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. – 1958. – №3. – С. 129–229.
6. Овчинников П.Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. ФАН ССР. – 1947. – Вып 2. – С. 18–23.
7. Бакташова И.М. Флора Калмыкии и ее анализ. – Элиста, 2000. – 134 с.
8. Иванов А.Л. Конспект флоры Ставрополя. – Ставрополь, 2001. – 155 с.
9. Снисаренко Т.А. Поливариантность адаптаций ксерофитов Предкавказья // Вестн. Москов. гос. обл. ун-та. – 2008. – № 3. – С. 26–29.
10. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та Азерб. ФАН СССР. – Баку, 1936. – Вып. 1. – 260 с.
11. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: определитель. – Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 1980. – Т.2. – 350 с.; – Т.3. – 327 с.
12. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 31 с.
13. Гамалей Ю.В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции. – СПб., 1994. – 456 с.
14. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1981. – 168 с.
15. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М., 1989. – 456 с.
16. Шмальгаузен И.Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. – Киев, 1895. – Т. 1. – 468 с.
17. Шмальгаузен И.Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. – Киев, 1897. – Т. 2. – 750 с.
18. Снисаренко Т.А. Адаптационные особенности ксерофитов Предкавказья // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Астрахан. гос. ун-та (20–25 августа 2007 г.). – Астрахань, 2007. – Ч.2. – С.55–61.
19. Снисаренко Т.А. О некоторых адаптационных стратегиях ксерофитов Предкавказья // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 120 летию рождения Вавилова. – Саратов, 2007. – С.14–16.
20. Снисаренко Т.А. Адаптационные стратегии ксерофитов Предкавказья // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. – Сумгаит, 2007. – С.34–36.
21. Попов М.Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 134 с.
22. Meusel G., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. – Jena: Fischer, 1965. – Bd. 1. – 258 s.

