

УДК 581.9

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-1-6-15

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПУЗЫРНИКА ЛОМКОГО (*CYSTOPTERIS FRAGILIS* (L.) BERNH.) НА ТЕРРИТОРИИ ИНДЕРСКОГО СОЛЯНОКУПОЛЬНОГО РАЙОНА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

© 2025 С.Г. Ахмеденова^{1,2,*}, И.В. Головачёв¹, А.П. Лактионов¹, К.М. Ахмеденов²

¹ Астраханский государственный университет имени В.Н. Татищева
пл. Шаумяна, 1, Астрахань, 414000, Россия

² Западно-Казахстанский университет имени М. Утемисова
пр. Назарбаева, 162, Уральск, 090000, Казахстан

*e-mail: s.akhmedenova@mail.ru

e-mail: bask_speleo@mail.ru

e-mail: alaktionov@list.ru

e-mail: kazhmurat78@mail.ru

Аннотация. Приводятся сведения о распространении папоротника *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. на территории Индерского солянокупольного района и прилегающих к нему территорий Прикаспийской низменности. Дается информация об особенностях экологии *C. fragilis* в его характерных местообитаниях в виде колодцеобразных карстовых воронок. Указывается, что *C. fragilis* в пределах Прикаспийской низменности предположительно является реликтом третичного периода, имеющим дизъюнктивный ареал и сохранившимся во времена Хвалынской трансгрессии на солянокупольных возвышенностях-рефугиумах Биш-чохо, Индер и Большое Богдо.

Ключевые слова: Индерский солянокупольный район, флора, *Cystopteris fragilis*, карстовые формы рельефа, возвышенность Биш-чохо, Устюрт, Богдинско-Баскунчакский солянокупольный район, Прикаспийская низменность, Северный Прикаспий, реликт, рефугиум, третичный период.

Поступила в редакцию: 09.02.2025. **Принято к публикации:** 05.03.2025.

Для цитирования: Ахмеденова С.Г., Головачёв И.В., Лактионов А.П., Ахмеденов К.М. 2025. Распространение пузырника ломкого (*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.) на территории Индерского солянокупольного района и прилегающих территорий Северного Прикаспия. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(2): 6–15. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-2-6-15

ВВЕДЕНИЕ

Индерский солянокупольный район располагается на левобережье реки Урал (N 48°36'10.14", E 051°59'14.34") в 350 км южнее г. Уральска на территории Западно-Казахстанской и Атырауской областей. Он представляет собой плато, возвышающееся над окружающей поверхностью на 20–25 м. Общая площадь купола 250 км². Карстовое поле Индерских гор является крупнейшим в Прикаспийской низменности. Общее число карстовых форм достигает более 5000. Среди карстовых воронок выделяются четыре вида – блюдцеобразные, конусообразные, понорообразные и колодцеобразные (Golovachev, 2010; Akhmedenov et al., 2018). Блюдцеобразные воронки, распространенные повсеместно, но наиболее часто по периферии Индерских гор, достигают в диаметре 10–15 м и глубины 2–3 м. Конусообразные воронки имеют глубину до 20 м и 30–40 м в поперечнике. Понорообразные воронки имеют конусовидную форму с узкой щелью (понором) в днище, служащей в качестве дренирующего канала. Изученные карстовые колодцы достигают в среднем 5 метров в диаметре и до 15–30 метров глубины (Golovachev, 2012). Во время исследования отрицательных форм рельефа нами были обнаружены и изучены 13 местонахождений пузырника ломкого (*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.) (рис. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во время комплексных экспедиций нами проводились исследования карстовых форм рельефа, флоры и растительного покрова на территории Индерского солянокупольного района. В общей сложности с 2015 по 2024 гг. в Индерском карстовом районе нами было обследовано более 300 карстовых воронок и котловин, а также выявлено и описано 18 пещер (Golovachev, 2012, 2018). В результате исследований были обнаружены и изучены (проведена топосъемка пещер, выявлен видовой состав флоры и особенности экологии) 13 местонахождений *C. fragilis*. Во всех случаях координаты произрастания *C. fragilis* фиксировались с помощью GPS-навигатора Garmin. Все номенклатурные комбинации упомянутых растений предлагаются в современном их представлении, согласно таксономическим базам International Plant Names index (IPNI, 2025), Plants of the World online: (POWO, 2025). Списки семейств представлены согласно последней версии Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG-IV.

Карстовые колодцеобразные воронки исследовались в полевых условиях натурными измерениями, для которых использовались рулетка (10 м) и угломер. Рулеткой измерялся диаметр колодцев в верхней, средней и нижней частях, а также высота уровня произрастания папоротника. Глубина воронок замерялась при помощи рулетки и угломера, затем пересчитывалась по таблицам Брадиса с точностью до второго знака после запятой. Фотосъемка производилась цифровым фотоаппаратами Olympus Tough и Canon EOS 70D.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Первое упоминание о *Cystopteris fragilis* в Индерском солянокупольном районе мы находим в работе ботаника Казанского государственного университета С.М. Смирнова (Smirnov, 1870: 15): «На дне большого овражистого провала - запутанная расщелина. Это - целое сборище разнообразных трущоб. Они не широки, - идут прямо вглубь, - и сверху, местами, закрыты грудой гипса, или же сплетением шиповника. На глубине их и в полдень сумерки. Здесь стены бывают убраны темной зеленью мхов; и среди их, как гигант из толпы пигмеев, поднимается папоротник; наклонив свои изящные вайи, он словно дремлет в мягком полумраке, укрытый от зноя и ветра». Таким образом, мы продолжили изучение популяции *Cystopteris fragilis* на территории как Индерского солянокупольного района, так и всей Прикаспийской низменности.

Ранее на территории Прикаспийской низменности нами были обнаружены ещё 3 местонахождения *C. fragilis* (рис. 1).

Первое расположено на территории Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района, где *C. fragilis* произрастает по обнажениям закарстованного гипса на стенках входного 15-метрового карстового колодца пещеры Кристальная (северо-восточный берег оз. Баскунчак), обнаруженного и обследованного в 1986 году астраханскими спелеологами, а в 1998 году было изучено астраханскими ботаниками (Golovachev, Golovacheva, 2014; Laktionov et al., 2008, 2022, 2024) (Рис. 1). Второе место произрастания *C. fragilis* также было обнаружено астраханскими спелеологами и изучено А.П. Лактионовым в ходе экспедиционных работ в мае 1998 года на гипсовой стенке колодцеобразной карстовой воронки глубиной 5 м, расположенной в центральной части возвышенности Биш-чохо (Golovachev, 2010). Третье местонахождение *C. fragilis* расположено на склонах чинка горы Жельтау, относящейся к Северному Устурту (Smelyansky et al., 2018).

Вне Прикаспийской низменности *C. fragilis* известен с Южного Урала и Средней Волги (Vasjukov, Saksonov, 2007; Mochalov et al., 2010). Плюрирегиональный, тенелюбивый, литофильный *C. fragilis* встречается обычно в трещинах затененных скал, по выходам горных пород различного происхождения (Askerov, 2001). Не исключением являются и пещеры, так как повышенная влажность создаёт оптимальные для произрастания условия (Abdullin et al., 2012).

На солянокупольных возвышенностях Северного Прикаспия *C. fragilis* произрастает в колодцеобразных воронках, где необходимая влажность в трубе колодца обеспечивается вертикальной нисходящей циркуляцией карстовых вод с поверхности вглубь гипсового массива и восходящим влажным воздухом из глубины пещеры (Golovachev, Golovacheva, 2014). Зона произрастания папоротника в колодце находится на глубинах 5–10 м. На возвышенности Биш-

чохо папоротник произрастает на глубине всего 3 м от поверхности, занимая полосу шириной 1 м. Но при этом ширина колодца в основании всего около 1 м при длине 2 м.



Рис. 1. Очертания Каспийского бассейна во время Раннехвалынской трансгрессии. Острова: 1. Джаныбек; 2. Улаган; 3. Б. Богдо; 4. Биш-чохо; 5. Сасай; 6. Индерские горы; 7. Северный Устюрт (возвышенность Жельтау).

Fig. 1. Outlines of the Caspian Basin during the Early Khvalynian Transgression. Islands: 1. Zhanybek; 2. Ulagan; 3. Bolshoye Bogdo; 4. Bish-choho; 5. Sasai; 6. Inder Mountains; 7. Northern Ustyurt (Zheltau Uplift).

В ходе обследования поверхности Индерского закарстованного плато были выявлены и нанесены на космический снимок места произрастания *Cystopteris fragilis* (таблица, рис. 2).

Это позволило обратить внимание на проявившуюся закономерность в их расположении. Так, например, точки 7–13 (рис. 2) располагаются линейно вдоль оси серповидно изогнутого активно закарстованного участка, южной оконечностью выходящего к чаше озера Индер. Можно предположить, что эти места произрастания размещаются над каким-то карстовым каналом, дренирующим карстовые воды, собранные с поверхностного рельефа в сторону озера Индер. Точки 3–6 (рис. 2) также располагаются линейно. Севернее них находится овраг Кызылжыра, который во время высоких половодий (более 11 м!) на реке Урал принимал и отводил в карстовый массив речные воды (Golovachev, Bukhariytsin, 2024). Вероятно, точки 3–6 также располагаются над дренирующим карстовым каналом, откуда получают дополнительную восходящую влагу (рис. 3–6). Для подтверждения или опровержения подобного предположения требуются дальнейшие исследования.

Если «папоротниковый пояс» расположен неглубоко, не более 5–7 м от поверхности, то в сообществе с *Cystopteris fragilis* произрастают *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Minuartia regeliana* (Trautv.) Mattf., *Adonis aestivalis* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Pseudosedum lievenii* (Ledeb.) A. Berger, *Nepeta cataria* L., *Verbascum phoeniceum* L., *Galium spurium* L., *Rubia tatarica* (Trev.) Fr. Schmidt, *Artemisia vulgaris* L., *Rubus caesius* L., *Spiraea hypericifolia* L., *Ballota nigra* L. и другие степные, пустынно-степные и степные виды (рис. 7). При более глубоком

залегании «папоротникового пояса» в нем кроме самого папоротника и мхов более ничего не растет. Всего в карстовых колодеобразных воронках в Индерском карстовом районе нами отмечено произрастание 32 видов сосудистых растений. Видовой состав мхов карстовых воронок требует дополнительного изучения специалистами.

Таблица. Географические координаты местонахождений *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh в карстовых формах рельефа, расположенных на территории Индерского солянокупольного района

Table. Geographical coordinates of *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh localities in karst landforms located in the Inder salt dome area

Точка наблюдения (т.н.)	Широта	Долгота	Карстовая форма рельефа
078	48°34'22.74"	051°55'48.12"	воронка
079	48°35'18.90"	051°50'51.66"	колодец
082	48°35'23.28"	051°48'03.72"	колодец
083	48°35'22.92"	051°48'04.26"	колодец.
084	48°34'23.82"	051°47'47.28"	колодец
085	48°34'23.46"	051°47'47.58"	колодец
087	48°33'52.26"	052°02'37.98"	колодец
088	48°33'56.16"	052°02'32.52"	колодец
089	48°33'58.98"	052°02'29.82"	колодец
090	48°34'01.56"	052°02'32.16"	колодец
092	48°33'41.70"	052°02'48.24"	колодец
093	48°33'42.06"	052°02'48.36"	колодец
096	48°35'04.50"	052°01'23.22"	колодец



Рис. 2. Индерская денудационно-карстовая возвышенность с указанием местообитаний *Cystopteris fragilis* на ее территории.

Fig. 2. Inder Denudation-Karst Upland with Indication of *Cystopteris fragilis* Habitats on Its Territory.



Рис.3. Вид колодеобразной карстовой воронки (т.н. 082). Фото Е.А. Лисицы

Fig. 3. View of a Well-Like Karst Sinkhole (o.p. 082). Photo by E.A. Lisitsa.

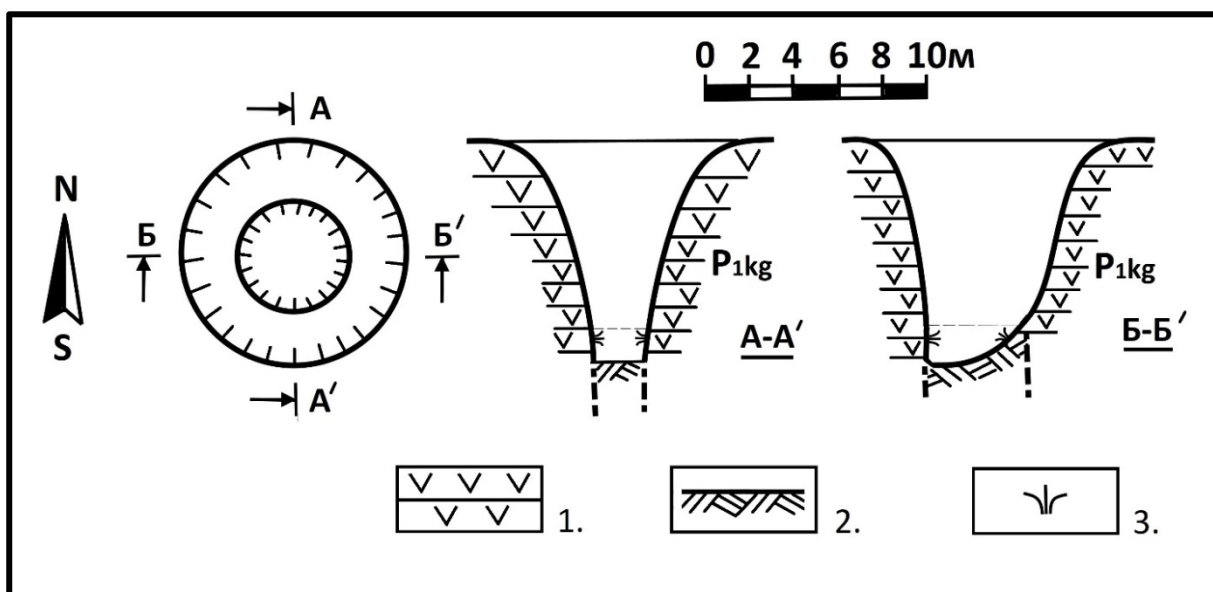


Рис. 4. Схема колодеобразной карстовой воронки (т.н. 082).

Условные обозначения: 1 – гипс (P_1kg); 2 – делювиальные отложения; 3 – зона роста *Cystopteris fragilis*

Fig. 4. Diagram of a Well-Like Karst Sinkhole (o.p. 082).

Legend: 1 – Gypsum (P_1kg); 2 – Deluvial deposits; 3 – *Cystopteris fragilis* growth zone



Рис. 5. Вид колодеобразной карстовой воронки (т.н. 083). Фото Е.А. Лисицы

Fig. 5. View of a Well-Like Karst Sinkhole (o.p. 083). Photo by E.A. Lisitsa

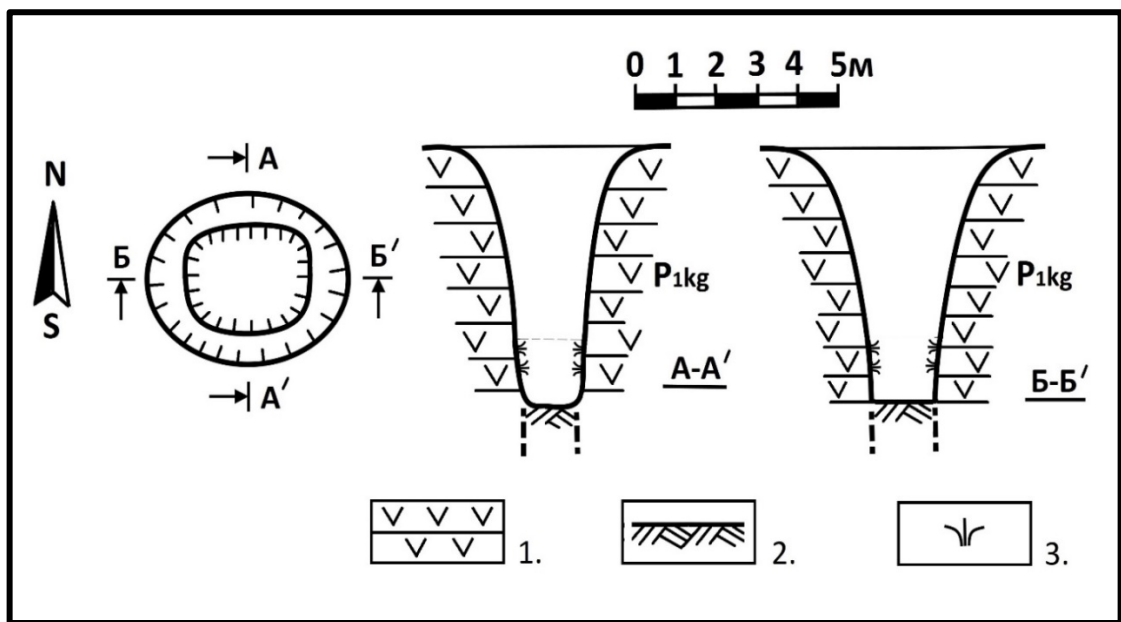


Рис. 6. Схема колодеобразной карстовой воронки (т.н. 083). Условные обозначения: 1 – гипс (P_{1kg}); 2 – делювиальные отложения; 3 – зона роста *Cystopteris fragilis*

Fig. 6. Diagram of a Well-Like Karst Sinkhole (o.p. 083). Legend: 1 – Gypsum (P_{1kg}); 2 – Deluvial deposits; 3 – *Cystopteris fragilis* growth zone

Исходя из того, что на территории Прикаспийской низменности все местонахождения *C. fragilis* приурочены к солянокупольным возвышенностям, то можно предположить, что до наступления Хвалынской трансгрессии *C. fragilis* встречался и на других формах карстового рельефа, чья высота не превышала 45 м (максимальный уровень Хвалынской трансгрессии) над уровнем Мирового океана, таких как М. Богдо, Чапчачи и т.д. (Yanina et al., 2018).

Таким образом *C. fragilis*, по-видимому, является реликтовым видом, имеющим дизъюнктивный (разорванный) ареал на территории Прикаспийской низменности. Его

немногочисленные популяции сохранились на солянокупольных возвышенностях (Индер, Биш-чохо, Б. Богдо), которые были островами-рефугиумами в Хвалынском море около 24–25 тысяч лет назад (Yanina et al., 2018).

К группе реликтов с *C. fragilis* мы также относим и такие виды солянокупольных возвышенностей как *Diarthron vesiculosum* (Fisch. et C.A. Mey. ex Kar. et Kir.) C.A. Mey., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B. Fedtsch., *Thymus eltonicus* Klokov et Des.-Shost., *Allium inderiense* Fisch. ex Bunge, *Artemisia semiarida* (Krasch. et Lavrenko) Filatova, *Poa cynum kazakevichii* Mavrodiev, Laktionov et Yu.E. Alexeev, *Tragopogon marginifolius* Pavlov и др. (Laktionov et al., 2021; Akhmedenova et al., 2022).

Во время трансгрессий *C. fragilis* мог вполне сохраниться по обнажениям горных пород и многочисленным балкам, нисходящим с горы Б. Богдо и других положительных карстовых форм рельефа.



Рис. 7. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh на стенках колодцеобразной карстовой воронки (т.н. 089). Фото И.В. Головачёва

Fig. 7. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh on the Walls of a Well-Like Karst Sinkhole (o.p.089). Photo by I.V. Golovachev.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из проведенных с 1998 по 2024 годы исследований солянокупольных возвышенностей на территории Северного Прикаспия, можно предположить, что *C. fragilis* встречался до Хвалынской трансгрессии гораздо шире. С большой вероятностью он произрастал не только на Индерской и Богдинско-Баскунчакской солянокупольных возвышенностях и возвышенности Биш-чохо, но и на других положительных карстовых формах рельефа, таких как возвышенности Чапчачи, Малое Богдо и т.д., чья высота превышала максимальный уровень Хвалынской трансгрессии и не позволила им её пережить. Мы считаем, что *C. fragilis* является третичным реликтом, пережившим Хвалынскую трансгрессию на наиболее высоких солянокупольных возвышенностях Северного Прикаспия, таких как Биш-чохо, Индерские горы и гора Б. Богдо.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данное исследование финансировалось Комитетом науки Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан (грант № BR21882122). Авторы благодарят к.б.н., доцента кафедры прикладной биологии и микробиологии Астраханского государственного технического университета В.Е. Афанасьева за помощь в оформлении материалов статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abdullin et al.] Абдуллин Ш.Р., Капралов С.А., Кузьмина Л.Ю., Рысс А.Ю., Снитко В.П., Червяцова О.Я., Чертопруд Е.С. 2012. Биота пещеры Шульган-Таш (Каповой). ФГБУ «Государственный природный заповедник «Шульган-Таш». 26 с.

[Akhmedenov et al.] Ахмеденов К.М., Петрищев В.П., Головачёв И.В., Бакиев А.Г., Горелов Р.А., Калмыкова О.Г., Майканов Н.С., Норейка С.Ю., Барбазюк Е.В., Ефимов В.М., Лактионов А.П. и др. 2018. Индер – перспективный геопарк Приуралья. Уральск. Зап. Казахст. аграр.-техн. ун.-т им. Жангир хана. 280 с.

[Akhmedenova et al.] Ахмеденова С.Г., Афанасьев В.Е., Лактионов А.П. 2022. Редкие растения Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района рекомендуемые для включения в Красные книги Российской Федерации и Астраханской области. — Естественные науки. 3(8): 64–81.

Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG-IV (электронный ресурс).

[Askerov] Аскеров А.М. 2001. Папоротники Кавказа. Баку: Элм. С.105.

[Golovachev, Bukhariytsin] Головачёв И.В., Бухарицын П.И. 2024. О возможности дренажа паводковых вод реки Урал в Индерский карстовый массив — Астраханский вестник экологического образования. 2(80): 83–91.

[Golovachev, Golovacheva] Головачёв И.В., Головачёва Е.И. 2014. Пещера Кристальная Прибаскунчакского карстового округа — Геология, география и глобальная энергия. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет». 2(53): 153–166.

[Golovachev] Головачёв И.В. 2010. Карст и пещеры Северного Прикаспия. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет». 215 с.

[Golovachev] Головачёв И.В. 2012. Карст окрестностей озера Индер — Геология, география и глобальная энергия. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет». 2(45): 7–16.

[Golovachev] Головачёв И.В. 2018. Характеристика пещер Индерского карстового района — Вопросы географии. Сборник 147 «Спелеология и карстоведение». М.: Издательский дом «Кодекс». С. 175–200.

IPNI: International Plant Names index. 2025. <http://www.ipni.org> (Дата обращения: 25.01.2025).

[Laktionov et al.] Лактионов А.П., Афанасьев В.Е., Павленко А.В., Ахмеденова С.Г., Волобоева О.В. 2024. Флора солянокупольных образований Северного Прикаспия: Сообщение I. Анализ флоры Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района — Фиторазнообразие Восточной Европы. 18(3): 62–95. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-3-62-95

[Laktionov et al.] Лактионов А.П., Павленко А.В., Волобоева О.В. 2022. Конспект флоры Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района — Естественные науки. 1(6): 71–113.

[Laktionov et al.] Лактионов А.П., Пилипенко В.Н., Глаголев С.Б., Лактионова Н.А. 2008. Сосудистые растения заповедника «Богдинско-Баскунчакский» (Аннотированный список видов). Москва: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия. ИПЭЭ РАН. 66 с.

[Laktionov, Voloboeva] Лактионов А.П., Волобоева О.В. 2021. Реликтовые виды флоры Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района — Естественные науки. 1(2): 54–62.

[Mochalov et al.] Мочалов А.С., Гуреева И.И., Науменко Н.И. 2010. Птеридофлора Урала. I. Аннотированный список папоротников Урала и прилегающих территорий — Вестник Томского государственного университета. Биология. 3(11): 18–30.

Plants of the World online: POWO. 2025. powo.science.kew.org (Дата обращения: 25.01.2025).

[Smelyansky et al.] Смелянский И.Э., Пестов М.В., Лактионов А.П., Сараев Ф.А., Романова Л.А., Барашкова А.Н. и др. 2018. Отчет по результатам комплексной экспедиции для изучения территории предлагаемого природного парка "Северный Устюрт" в Жылыойском районе

Атырауской области. РОО Казахская ассоциация сохранения биоразнообразия (АСБК) MSF/203/17 "Инициатива по пустыням Центральной Азии". Астана. 197 с.

[Smirnov] Смирнов С.М. 1870. Отчет о ботанической экскурсии на Индерские горы. — Приложение к протоколу девятнадцатого заседания Общества естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете 30 декабря 1870 г. 56 с.

[Vasjukov, Saksonov] Васюков В.М., Саксонов С.В. 2007. Сосудистые споровые растения Среднего и Нижнего Поволжья и сопредельных территорий — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 9(4): 880–900.

[Yanina et al.] Янина Т.А., Безродных Ю.П., Сорокин В.М., Романюк Б.Ф. 2018. Строение осадочной толщи голоцена Северного Каспия как отражение изменений климата и уровня моря — Вестник Московского университета. Серия 5: География. 5: 52–60.

DISTRIBUTION OF *CYSTOPTERIS FRAGILIS* (L.) BERNH. IN THE INDER SALT-DOME REGION AND ADJACENT TERRITORIES OF THE NORTHERN CASPIAN

© 2025 S.G. Akhmedenova^{1,2,*}, I.V. Golovachev¹, A.P. Laktionov¹, K.M. Akhmedenov²

¹ Tatishchev Astrakhan State University
Shaumyana Sq., 1, Astrakhan, 414000, Russia

² M. Utemisov West Kazakhstan University
N. Nazarbayeva Pr., 162, Uralsk, 090000, Kazakhstan

*e-mail: s.akhmedenova@mail.ru;

e-mail: bask_speleo@mail.ru

e-mail: alaktionov@list.ru;

e-mail: kazhmurat78@mail.ru

Abstract. The article presents information on the distribution of the fern *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. in the Inder salt-dome region and adjacent territories of the Caspian lowland. The ecological features of *C. fragilis* in its characteristic habitats, represented by well-like karst sinkholes, are provided. It is suggested that *C. fragilis* in the Caspian lowland is a relic from the Tertiary period, with a disjunctive range, preserved during the Khvalynian transgression on the salt-dome uplands-refugia of Bish-choho, Inder, and Bolshoye Bogdo.

Key words: Inder salt-dome region, flora, *Cystopteris fragilis*, karst landforms, Bish-choho upland, Ustyurt, Bogdinsko-Baskunchak salt-dome region, Caspian lowland, Northern Caspian, relict, refugium, Tertiary period.

Submitted: 09.02.2025. **Accepted for publication:** 05.03.2025.

For citation: Akhmedenova S.G., Golovachev I.V., Laktionov A.P., Akhmedenov K.M. 2025. Distribution of *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. in the Inder Salt-Dome Region and Adjacent Territories of the Northern Caspian. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(1): 6–15. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-1-6-15

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the Committee of Science of the Ministry of Science and Higher Education of the Republic of Kazakhstan (Grant No. BR21882122). The authors would like to thank V.E. Afanasyev for his help in designing the materials of the article.

REFERENCES

Abdullin S.R., Kapralov S.A., Kuzmina L.Yu., Ryss A. u., Snitko V.P., Chervyatsova O.Ya., Chertoprud E.S. 2012. Biota of the Shulgan-Tash cave (Kapovoy). FSBI "State Nature Reserve "Shulgan-Tash". 26 p. (In Russ.).

Akhmedenov K.M., Petrishchev V.P., Golovachev I.V., Bakiev A.G., Gorelov R.A., Kalmykova O.G., Maikanov N.S., Noreika S. u., Barbazyuk E.V., Efimov V.M., Laktionov A.P. et al. 2018. Inder – perspektivnyj geopark Priural'ya. [Inder is a promising geopark of the Urals]. Uralsk. The West Kazakh. Agrarian and Technical University named after Zhangir khan. 280 p. (In Russ.).

Akhmedenova S.G., Afanasiev V.E., Laktionov A.P. 2022. Rare plants of the Bogdinsko-Baskunchak salt-dome region recommended for inclusion in the Red Books of the Russian Federation and the Astrakhan region. — *Yestestvennye nauki = Natural Sciences*. 3(8): 64–81. (In Russ.).

Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG-IV. 2025. <https://www.gbif.org/> (Accessed 20.01.2025).

Askerov A.M. 2001. *Paporotniki Kavkaza*. [Ferns of the Caucasus]. Baku: Elm. 105 p. (In Russ.).

Golovachev I.V. 2010. *Karst i peshchery Severnogo Prikaspiya* [Karst and Caves of the Northern Caspian]. Astrakhan: Publishing House “Astrakhan University”. 215 p. (In Russ.).

Golovachev I.V. 2012. *Karst okrestnostej ozera Inder* [Karst of the Vicinity of Lake Inder] — *Geologiya, geografiya i global'naya energiya = Geology, Geography, and Global Energy*. Astrakhan: Publishing House “Astrakhan University”. 2 (45): 7–16. (In Russ.).

Golovachev I.V. 2018. *Harakteristika peshcher Inderskogo karstovogo rajona*. [Characteristics of the Caves of the Inder Karst Region] — *Voprosy geografii. Sbornik 147 «Speleologiya i karstovedenie» = Issues in Geography. Collection 147 "Speleology and Karst Studies."* Moscow: Publishing House “Kodex”. P. 175–200. (In Russ.).

Golovachev I.V., Bukhariytsin P.I. 2024. On the Possibility of Floodwater Drainage from the Ural River into the Inder Karst Massif. — *Astrakhan Bulletin of Environmental Education*. 2 (80). P. 83–91. (In Russ.).

Golovachev I.V., Golovacheva E.I. 2014. *Peshchera Kristal'naya Pribaskunchakskogo karstovogo okruga*. [Kristalnaya Cave of the Pribaskunchak Karst Region] — *Geologiya, geografiya i global'naya energiya = Geology, Geography, and Global Energy*. Astrakhan: Publishing House “Astrakhan University”. 2(53): 53–166. (In Russ.).

IPNI: The International Plant Names index. 2025. <http://www.ipni.org> (Accessed 25.01.2025).

Laktionov A.P., Afanasyev V.E., Pavlenko A.V., Akhmedenova S.G., Voloboeva O.V. 2024. *Flora of Salt-Dome Formations of the Northern Caspian: Report I. Analysis of the Flora of the Bogdinsko-Baskunchak Salt-Dome Region*. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 18 (3). P. 62–95. (In Russ.).

Laktionov A.P., Pavlenko A.V., Voloboeva O.V. 2022. *Flora Synopsis of the Bogdinsko-Baskunchak Salt-Dome Region*. — *Yestestvennye nauki = Natural Sciences*. 1(6). P. 71–113. (In Russ.).

Laktionov A.P., Pilipenko V.N., Glagolev S.B., Laktionova N.A. 2008. *Sosudistye rasteniya zapovednika «Bogdinsko-Baskunchakskij» (Annotirovannyj spisok vidov)*. [Vascular Plants of the Bogdinsko-Baskunchak Nature Reserve (Annotated Species List)]. Moscow: Publishing House of the RAS Commission for the Conservation of Biological Diversity, IPEE RAS. 66 p. (In Russ.).

Laktionov A.P., Voloboeva O. V. 2021. *Relict Species of the Flora of the Bogdinsko-Baskunchak Salt-Dome Region* — *Yestestvennye nauki = Natural Sciences*. 1(02). P. 54–62. (In Russ.).

Mochalov A.S., Gureeva I.I., Naumenko N.I. 2010. *Pteridoflora of the Ural. I. Annotated List of Ferns of the Ural and Adjacent Territories* — *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 3(11): 18–30. (In Russ.).

POWO: Plants of the World online. 2025. powo.science.kew.org (Accessed 25.01.2025).

Smelyansky I.E., Pestov M.V., Laktionov A.P., Saraev F.A., Romanova L.A., Barashkova A.N. et al. 2018. *Report on the Results of a Comprehensive Expedition to Study the Proposed Northern Ustyurt Natural Park in the Zhylyoi District of Atyrau Region*. Kazakhstan Association for the Conservation of Biodiversity (ACBK), MSF/203/17 "Central Asian Deserts Initiative." Astana. 197 p. (In Russ.).

Smirnov S.M. 1870. *Report on the Botanical Excursion to the Inder Mountains* — Appendix to the protocol of the nineteenth meeting of the Society of Naturalists at the Imperial Kazan University, December 30, 1870. 56 p. (In Russ.).

Vasjukov V.M., Saksonov S.V. 2007. *High spores plants of Middle and Under Povolzh'e and near layers territories* — *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk = Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 9 (4): 880–900. (In Russ.).

Yanina T.A., Bezrodnykh Yu.P., Sorokin V.M., Romanyuk B.F. 2018. *The Structure of the Holocene Sedimentary Sequence of the Northern Caspian as a Reflection of Climate and Sea Level Changes* — *Bulletin of Moscow University. Series 5: Geography*. 5. P. 52–60. (In Russ.).