

УДК 581.41

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-329-335

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА АСТРАГАЛОВ (*ASTRAGALUS*, FABACEAE) УМЕРЕННОЙ ОБЛАСТИ СТАРОГО СВЕТА

© 2025 А.К. Сытин

Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия
*e-mail: andrey.sytyin.bin@gmail.com

Аннотация. Эволюцию жизненных форм, как вектор развития от древесных предков к травам, весьма проблематично исследовать у астрагалов. В разных секциях этого крупного рода преобладают разные тенденции. В подроде *Astragalus* спектр жизненных форм типологически разнообразнее, чем в *Cercidothrix*. Степень одревеснения осевых побегов у видов подрода *Cercidothrix* становится тенденцией адаптивной специализации к возрастанию аридизации климата.

Ключевые слова: *Astragalus*, морфогенез, жизненная форма, адаптация, эволюция

Поступила в редакцию: 01.07.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Сытин А.К. 2025. Особенности морфогенеза астрагалов (*Astragalus*, Fabaceae) умеренной области Старого Света. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 329–335. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-329-335

Мая Тимофеевна Мазуренко в исследованиях последних лет интересовалась индивидуальными особенностями структуры побегов и морфогенеза кустарников, развивая темы, изложенные в монографии, написанной в соавторстве с А.П. Хохряковым (Mazurenko, Khokhryakov, 1977). Оригинальные мысли, высказанные А.П. Хохряковым в книге «Закономерности эволюции растений» (Khokhryakov, 1975), отражают его внимание к процессам соматической эволюции растений, связанным с концепцией целостности организма и поливариантности его развития в онтогенезе. Автор имел возможность обсуждать некоторые вопросы морфологии с этими исследователями непосредственно в Батумском ботаническом саду, где культивируются редкие термофильные экзоты, демонстрирующие поразительную пластичность и разнообразие биоморф. Эти представления менялись в ходе наблюдений, касающихся пластичности побегообразования у астрагалов в разных условиях географической среды.

Возникали следующие вопросы: 1. насколько жестко онтогенез регулируется эпигенетическими механизмами, кодированными в геноме; 2. каковы формы канализованности проявления признака, определяемые внешними условиями среды. Оба вопроса были направлены, главным образом, на вегетативную сферу растений как объект таксономического исследования.

Степень варьирования (или постоянства) признаков жизненных форм астрагалов, определяющих таксономическую значимость, принципиально неравноценна в разных таксонах. Одна из удивительных черт полиморфизма астрагалов состоит в том, что их разнообразие реализовано в ограниченном секторе пространства возможных состояний биоморфологических форм. Так, например, в этом роде нет ни деревьев, ни лиан, несмотря на обилие таковых в близкородственных трибах семейства бобовых. Общей тенденцией соматической эволюции семейства бобовых является редукция формообразования от деревьев к травянистым гемикриптофитам, однако у астрагалов имеет место и возникновение вторично древесных растений. Мы приводим соотношения жизненных форм астрагалов района исследования в таблице, где интегрируются подходы К. Раункиера и И.Г. Серебрякова.

Таблица. Жизненные формы (ЖФ) восточноевропейских и кавказских видов рода *Astragalus* (по классификации К. Раункиера и И.Г. Серебрякова)

Table. Life forms (LF) of Eastern European and Caucasian species of the genus *Astragalus* (according to the classification of K. Raunkiaer and I.G. Serebryakov)

ЖФ по К. Раункиеру / Life forms according to K. Raunkiaer	А) Подрод <i>Astragalus</i> Subgenus <i>Astragalus</i>					В) Подрод <i>Cercidothrix</i> Subgenus <i>Cercidothrix</i>					
	N	Ch	HK	K	Th	N	Ch	HK	K	Th	
ЖФ по И.Г. Серебрякову / Life forms according to I.G. Serebryakov											
Древесные (30) Arboreal	1					29					
Кустарники Shrubs	–	–	–	–	–	8	–	–	–	–	
Кустарнички Prostrate shrubs	–	–	–	–	–	–	21	–	–	–	
Трагакантовые кустарники Tragacant shrubs	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Полудревесные 29 (+1) Semiarboreal	22					7 (+1)					
Полукустарники Subshrubs	–	1	–	–	–	–	6	–	–	–	
Полукустарнички Prostrate subshrubs	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	
Трагакантовые полукустарники Tragacant subshrubs	–	17	–	–	–	–	–	–	–	–	
Трагакантовые полукустарнички Tragacant prostrate subshrubs	–	–	4	–	–	–	–	–	–	–	
Травянистые 179(+5) Herbaceous	91(+5)					88					
А. 1. Поликарпические травянистые длительновегетирующие Polycarpic herbaceous long-vegetating											
1. Стержнекорневые Main-rooted											
Безрозеточные Non-rosette	–	–	22	–	–	–	–	26	–	–	
Полурозеточные Semirosette	–	–	6	–	–	–	–	21	–	–	
Розеточные Rosette	–	–	21	–	–	–	–	8	–	–	
Безрозеточные с одревесневающим каудексом Non-rosette with a lignifying caudex	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	
Полурозеточные с одревесневающим Каудексом Semirosette with a lignifying caudex	–	–	6	–	–	–	–	3	–	–	
Розеточные с одревесневающим каудексом (резид) Rosette with a lignifying caudex (resid)	–	–	5	–	–	–	–	25	–	–	

Продолжение таблицы

ЖФ по К. Раункиеру / Life forms according to K. Raunkiær	А) Подрод <i>Astragalus</i> Subgenus <i>Astragalus</i>					В) Подрод <i>Cercidothrix</i> Subgenus <i>Cercidothrix</i>				
	N	Ch	НК	К	Th	N	Ch	НК	К	Th
ЖФ по И.Г. Серебрякову / Life forms according to I.G. Serebryakov										
2. Стержнекорневые с гипогеегенными корневищами Main-rooted with hypogeeogenic rhizomes										
Безрозеточные Non-rosette	–	–	13	–	–	–	–	–	–	–
Полурозеточные Semirosette	–	–	4	–	–	–	–	2	–	–
Розеточные Rosette	–	–	4	–	–	–	–	–	–	–
А. 2. Поликарпическое травянистые коротковетвистые Polycarpic herbaceous short-vegetating										
1. Стержнекорневое Main-rooted										
Эфемероиды Ephemerooids	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Б. Монокарпические травянистые однолетники и малолетники Monocarpic herbaceous annuals and minors										
Однолетники и малолетники длительноветвистые Annuals and minors long-vegetating	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Эфемеры Ephemera	–	–	–	–	14	–	–	–	–	1
ЖФ по К. Раункиеру Life forms according to K. Raunkiær	1	18	81	–	15	8	29	86	1	1

Сравнение ЖФ по классификации К. Раункиера выявило только 1 вид-нанофанерофит в подроде *Astragalus*, тогда как в подроде *Cercidothrix* – 8 видов; хамефитов 18 и 29 видов соответственно, гемикриптофитов почти поровну – 81 и 86; терофиты абсолютно преобладают в *Astragalus*. В этом подроде спектр жизненных форм типологически разнообразнее, чем в *Cercidothrix*. Значительное число гемикриптофитов в обоих под родах соответствует норме распределения биоморф в умеренном и холодном климате.

Сравнение двух под родов – *Astragalus* и *Cercidothrix* по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964) выявило общее преобладание в них травянистых форм – 91 и 88 видов соответственно, но в *Astragalus* шире спектр биоморфологического разнообразия – 15 видов однолетников-монокарпиков, тогда как в *Cercidothrix* они отсутствуют (единственный *A. hamosus*, включен условно). Стержнекорневые многолетники, образующие гипогеегенные корневища, также характерны для *Astragalus* – 21 вид, тогда как в *Cercidothrix* их всего 2 вида. Одревеснение тканей, наоборот, характерно в большей степени для *Cercidothrix*. Среди розеточных трав, с одревесневающим каудексом (резидом), в подроде *Cercidothrix* известно 25 видов, тогда как для *Astragalus* – только 2 вида. Полудревесные растения в *Astragalus* представлены исключительно трагакантоидными полукустарничками (4), полукустарниками (17) и кустарником (1). Эта классификация основана на положении почек возобновления по отношению к поверхности субстрата, наличию или отсутствию ствола или превращением подушки в дерновину, при наличии втягивающей деятельности корней.

В подроде *Cercidothrix* трагакантоидная форма отмечена лишь в Средиземноморье, но обильнее представлены полукустарнички (2), полукустарники (6) и настоящие кустарники (8), таким образом, общее число древесных растений – 29 видов, тогда как в подроде *Astragalus* – только 1 вид.

Разнообразие структурно-морфологических адаптаций побеговых систем подземной сферы позволяет различать следующие группы: 1) вегетативно неподвижные растения; 2) вегетативно

подвижные растения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией (партикуляция побега): 3) вегетативно подвижные растения, имеющие специализированную морфологическую дезинтеграцию (клонирование).

Длиннокорневищные растения. Образование корневищ – важный адаптивный признак криптофитов в областях холодного климата – высокогорьях и тундре, где короткое лето и нередкие внезапные заморозки не всегда дают возможность созреть семенам. При этом вегетативное размножение (клонирование) компенсирует недостаточность семенного возобновления для сохранения популяции.

Вопрос об эволюции жизненных форм, теоретически понимаемый как вектор развития от древесных предков к травам для большинства крупных филумов покрытосеменных, весьма проблематичен для астрагалов. По М.Г. Попову (Popov, 1954), ряд модусов жизненных форм имеет однонаправленный редуциционный характер в соответствии с принципом необратимости эволюции (закон Л. Долло): дерево → (кустарник) → многолетняя трава → (двулетник) → однолетник. Однонаправленность хода соматической эволюции растений отстаивали А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1975) и Т.И. Серебрякова (Serebryakova, 1971, 1973). Противоположную точку зрения – о первичности травянистого типа и большей специализированности древесных форм обосновал Н.Н. Цвелев (Tzvelev, 1969, 1970). До Цвелева предположение о возможности трансформации от трав к полукустарничкам и к кустарникам в аридном климате высказали Е.И. Рачковская (Rachkovskaya, 1957), В.Н. Голубев (Golubev, 1965, 1973, 1973a), Я.И. Проханов (Prokhanov, 1965), А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1966). Г.П. Яковлев (Yakovlev, 1991) допускает, что кустарниковые астрагалы производны от травянистых форм. На основании сравнительного анализа анатомии древесины А.А. Яценко-Хмелевский (Yatsenko-Khmelevskiy, 1954) считал трагакантоидные астрагалы вторично древесными. В дискуссии о содержании понятия «травы» Л.Е. Гатцук (Gatsuk, 1976) признает объективной позицию Я.И. Проханова, полагавшего, что оба пути происхождения возможны и решаемы для каждой таксономической группы индивидуально. Сходную точку зрения высказывал и И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1962, 1964).

В подроде *Astragalus* процесс дифференциации от гемикриптофитов прослеживается, с одной стороны, в виде редуциционного ряда, завершающегося образованием терофитов (однолетники), и эта специализация имеет необратимый характер. Приспособительная стратегия эфемеров и терофитов определяется сокращением жизненного цикла и ускорением темпов репродуктивного процесса. Оба вектора составляют адаптивный модус, позволяющий организму эффективно использовать краткий период благоприятных экологических условий в засушливом аридном климате. Локальная географическая область Горной Средней Азии и Афганистана рождает удивительное разнообразие форм не только астрагалов, но и однолетних растений относящихся к другим родам и семействам, составляющих автохтонное ядро древнесредиземноморской флоры. Если усыхание древнего Тетиса было все же постепенным, то Мессинский кризис Средиземного моря (5.6–5.55 млн лет назад) был катастрофическим, что привело к появлению однолетних астрагалов с гротескными формами плода (*Astragalus scorpioides* Willd., *A. sesameus* L. *A. peregrinus* Vahl. и др.) распространение которых ограничено Средиземноморским бассейном.

Отметим, что с другой стороны, многолетние травы трансформируются в направлении от гемикриптофитов к хамефитам. В крио-аридном климате высокогорий этот ход эволюции обусловил появление кустарников вторичного происхождения (трагакантоидные астрагалы), где тенденция одревеснения осевых органов распространяется не только на стебли, но и на листья (черешки – колючки) и даже на соцветия – центральная жилка брактеей превращается в ость.

И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1962) характеризуя морфотип подушковидных растений, выделил 1) общую ассимилирующую поверхность, образованную верхушками боковых, многократно ветвящихся побегов; и 2) редуцицию годовичных приростов. Он наметил эволюционный ряд: дерево – стланцы – подушки. А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1994) подчеркивал пластичность подушковидной биоморфы, особенности ее флоральной зоны, разнообразие колючек листового происхождения «колючелистники» – редуцицию цветка и соцветия.

Тенденция одревеснения побегов в подроде *Cercidothrix*, рассматривается как адаптивная специализация к нарастающей аридизации климата. Наиболее пластично степень одревеснения проявляется у многочисленных видов секции *Dissitiflori*, лишенной травянистых форм, при этом степень одревеснения возрастает с усилением аридности климата. Максимально она сказывается у видов секции *Ammodendron* – крупных кустарников, облигатных псаммофитов

пустыни. Однако в условиях пустыни встречается совершенно особый и редкий тип адаптации: оставаясь травой *Astragalus ammodytes* Pall. (монотипная секция *Ammodytes*) и *A. teskhemicus* Sytin et Shaulo, секция *Trachycercis*), являясь облигатными псаммофитами, растения приобрели форму погруженной в песок подушки, при этом созревание плода происходит погруженным в субстрат (по типу арахиса). Эта трансформация в экстремальной среде демонстрирует пример конвергенции ЖФ в разных группах астрагалов в подроде *Cercidothrix*.

Степень морфологического редуционизма, позволяющая выявить архитектурные модели, убедительнее работает на материале однолетних астрагалов (Sytin et al., 2020; Sytin, 2023).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания БИН РАН «История, сохранение, изучение, пополнение гербарных фондов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, № 124020100148-3».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Golubev] Голубев В.Н. 1965. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. 287 с.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1973. К проблеме эволюции жизненных форм растений. — Бот. журн. 57(1): 3–10.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1973а. К определению понятий жизненных форм: полукустарничек, полукустарник, кустарничков и кустарников. — Бюл. ГНБС. 1/20: 9–12.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1975. Закономерности эволюции растений. Новосибирск. 204 с.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1976. Циклы развития побегов в связи с проблемой травянистости. — В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М. С. 141–155.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1994. Активная, а не пассивная жизненная форма. — Природа. 6: 36–41.
- [Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. 160 с.
- [Pоров] Попов М.Г. 1950. О применении ботанико-географического метода в систематике растений. — Вопросы бот. 1–2: 70–108.
- [Prokhanov] Проханов Я. И. 1956. Эволюция листа деревянистых двудольных растений. — В кн.: Проблемы филогении растений. Тр. МОИП. 3: 71–100.
- [Rachkovskaya] Рачковская Е.И. 1957. К биологии пустынных полукустарничков. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 15: 159–173.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 390 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. 3: 146–205.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1971. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 76(1): 105–119.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. М. 1: 84–169.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1973. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 78(3): 76–88.
- [Sytin] Сытин А.К. 2023. О взаимосвязи эволюции жизненных форм и таксонов у однолетних астрагалов (*Astragalus*, Fabaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 128(5): 40–51. <https://doi.org/10.55959/MSU0027-1403-BB-2023-128-5-40-51>
- [Sytin et al.] Сытин А. К., Рязанова Л. В., Сластунов Д.Д. 2020. Об архитектурных моделях однолетних астрагалов (*Astragalus* L., Fabaceae). — Сиб. экол. журн. 3: 310–321 <https://doi.org/10.15372/SEJ20200305>
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1983. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира. — Бот. журн. 68(12): 1593–1603.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1970. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 75(2): 76–86.

[Yakovlev] Яковлев Г.П. 1991. Бобовые земного шара. Л. 144 с.

[Yatsenko-Khmelevskiy] Яценко-Хмелевский А.А. 1954. Древесины Кавказа. Ереван. Т. 1. 675 с.

FEATURES OF MORPHOGENESIS OF *ASTRAGALUS* (FABACEAE) OF THE TEMPERATE REGION OF THE OLD WORLD

© 2025 A.K. Sytin

*Komarov Botanical Institute of RAS
2, Prof. Popova Str., St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: andrey.sytin.bin@gmail.com*

Abstract. The evolution of life forms, as a vector of development from arboreal ancestors to grasses, is very problematic for species of genus *Astragalus*. Different trends prevail in different sections of this large genus. In the subgenus *Astragalus*. The range of life forms is typologically more diverse than in *Cercidothrix*. The degree of lignification of axial shoots in species of the subgenus *Cercidothrix* is becoming a trend of adaptive specialization towards increasing climate aridization.

Key words: *Astragalus*, morphogenesis, life form, adaptation, evolution.

Submitted: 01.07.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Sytin A.K. 2025. Features of morphogenesis of *Astragalus* (Fabaceae) of the temperate region of the Old World. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(3): 329–335. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-329-335

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment of the Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “History, preservation, study, replenishment of the herbarium funds of the V.L. Komarov Botanical Institute of RAS”, No. 124020100148-3.

REFERENCES

Golubev V.N. 1965. Ekologo-biologicheskie osobennosti travyanistykh rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv lesostepi [Ecological and biological characteristics of herbaceous plants and plant communities of the forest-steppe]. Moscow. 287 p. (In Russ.).

Golubev V.N. 1973. K probleme evolyutsii zhiznennykh form rasteniy [On the problem of evolution of plant life forms]. — Bot. Zhurn. 57(1): 3–10. (In Russ.).

Golubev V.N. 1973a. K opredeleniyu ponyatiy zhiznennykh form: polukustarnichkek, polukustarnik, kustarnichkov i kustarnikov [To the definition of the concepts of life forms: subshrub, subshrub, shrubs and bushes]. — Byul. GNBS. 1/20: 9–12. (In Russ.).

Khokhryakov A.P. 1975. Zakonomernosti evolyutsii rasteniy [Patterns of plant evolution]. Novosibirsk. 204 p. (In Russ.).

Khokhryakov A.P. 1976. Tsikly razvitiya pobegov v svyazi s problemoy travyanistosti [Shoot development cycles in relation to the grassiness problem]. — In: Problemy ekologicheskoy morfologii rasteniy. Moscow. P. 141–155. (In Russ.).

Khokhryakov A.P. 1994. Aktivnaya, a ne passivnaya zhiznennaya forma [An active rather than a passive life form]. — Priroda. 6: 36–41. (In Russ.).

Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 1977. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow. 160 p. (In Russ.).

Popov M.G. Попов М.Г. 1950. O primeneniі botaniko-geograficheskogo metoda v sistematike rasteniy [On the application of the botanical-geographical method in plant taxonomy]. — *Voprosy bot.* 1–2: 70–108. (In Russ.).

Prokhanov Ya.I. 1956. Evolyutsiya lista derevyanistykh dvudol'nykh rasteniy [Leaf evolution in woody dicotyledons]. — In: *Problemy filogenii rasteniy*. Tr. Mosk. Ob-va Ispytat. Prirody. 3: 71–100. (In Russ.).

Rachkovskaya E.I. 1957. K biologii pustynnykh polukustarnichkov [On the biology of desert prostrate subshrubs]. — *Tr. Bot. In-ta AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika*. 15: 159–173. (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow. 390 p. (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1964. Zhiznennye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study]. — In: *Polevaya geobotanika*. 3: 146–205. (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1971. Types of major life cycle and structure of aerial shoots in flowering plants. — *Byul. Mosk. Ob-va Ispytat. Prirody. Otd. biol.* 76(1): 105–119. (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1972. Ucheniye o zhiznennykh formakh rasteniy na sovremennom etape [The doctrine of plant life forms at the present stage]. — In: *Itogi nauki i tekhniki. Botanika*. Moscow. 1: 84–169. (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1973. K voprosu ob evolyutsionnykh vzaimootnosheniyakh drevesnykh i travyanistykh zhiznennykh form tsvetkovykh rasteniy [On the evolutionary relationships between woody and herbaceous life forms of flowering plants]. — *Byul. Mosk. Ob-va Ispytat. Prirody. Otd. biol.* 78(3): 76–88. (In Russ.).

Sytin A.K. 2023. On the relationship between biomorphs and taxa of annual astragali (*Astragalus* L., Fabaceae). — *Byul. Mosk. Ob-va Ispytat. Prirody. Otd. biol.* 128(5): 40–51. <https://doi.org/10.55959/MSU0027-1403-BB-2023-128-5-40-51> (In Russ.).

Sytin A.K., Ryazanova L.V., Slastunov D.D. 2020. On architecture models of annual astragali (*Astragalus* L., Fabaceae). — *Sib. ekol. zhurn.* 3: 310–321 <https://doi.org/10.15372/SEJ20200305> (In Russ.).

Takhtajan A.L. 1983. Macroevolutionary processes in the history of plant world. — *Bot. Zhurn.* 68(12): 1593–1603. (In Russ.).

Tzvelev N.N. 1970. To the question of the trends of somatic evolution in angiosperms. — *Byul. Mosk. Ob-va Ispytat. Prirody. Otd. biol.* 75(2): 76–86. (In Russ.).

Yakovlev G.P. 1991. *Bobovyye zemnogo shara* [Legumes of the globe]. Leningrad. 144 p. (In Russ.).

Yatsenko-Khmelevskiy A.A. 1954. *Drevesiny Kavkaza* [Timbers of the Caucasus]. Erevan. Vol. 1. 675 p. (In Russ.).