БИОЛОГИЯ

УДК 575:8

DOI: 10.21779/2542-0321-2019-34-1-95-106

А.Г. Юсуфов

Эволюционная биология: достижения и перспективы развития в Дагестане

Дагестанский государственный университет; Россия, 367001, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а; yusufov-a.g.@mail.ru

Изучение живой природы в Дагестане началось с середины XX века и связано с анализом состава фауны и флоры, изменчивостью популяций и процессами морфогенеза и устойчивости растений и животных. Достижения в указанных направлениях в Дагестане неравноценны и они представлены ниже.

Ключевые слова: *Дагестан, эволюционная биология, популяция, морфогенез и устойчивость.*

Введение

Эволюционные направления в биологии получили широкое развитие после того, как были разработаны принципы историзма для оценки современного состояния живой природы исходя из прошлых закономерностей ее формирования. Это способствовало превращению указанного принципа в методологическую основу изучаемых явлений живой природы. Эволюционный подход опирается на анализ достижений в различных областях естественных наук (рис. 1). В этом и сложность его полного охвата.

Рис. 1. Взаимоотношения основных направлений изучения эволюции разных царств живого с другими науками [39]

Дальнейшее изложение характеризует состояние развития эволюционной биологии в Дагестане. На начальном этапе наиболее очевидны достижения фенологического описания встречаемости состава растений и животных с анализом их состояния. Так же организованы и ресурсоведческие исследования, которые успешно проводятся и в настоящее время (см. ниже). Результаты теоретических и экспериментальных исследований биологии в Дагестане частично уже подытожены со ссылками на источники [22].

Основные тенденции развития эволюционной биологии в Дагестане

1. В Горном ботаническом саду Дагестанского НЦ РАН проводятся исследования изменчивости популяций растений с анализом их адаптивных стратегий в разных условиях произрастания [21]. Это направление ранее привлекало внимание в основном зоологов, но без анализа его связи с уровнями организации жизни.

Авторы подчеркивают, что адаптивная стратегия является особенностью только популяционного уровня. К отдельным же популяциям термин применим условно, конкретизировать только если реализацию отдельных показателей элементарной единицы эволюции [24]. Однако генетические изменения популяций значимы для реализации процесса эволюции на всех уровнях организации живых существ.

Эволюционно-экологические подходы к изучению адаптивной стратегии связаны с познанием значимости организации генеративной сферы для оценки числа и форм соцветий, структуры цветков, развития зародышей, запасов эндосперма, систем размножения, продуктивности растений, преобразования морфогенеза, а также изменений особей и популяций, видов и их компонентов в ареале. Обращено внимание и на анализ репродуктивных и адаптивных стратегии растений при вегетативном и семенном размножении объектов. Отрицательная корреляция между числом семян и их размерами у индивидуумов и популяций является результатом конкуренции за вещества. С повышением высоты над уровнем моря происходит снижение размеров растений, а размеры и масса семян увеличиваются.

У многих растений семенное размножение дополняется вегетативным, что определяется условиями их произрастания. У клонов с бесполом и вегетативным воспроизведением наблюдается циклическое повторение стадий: молодость – старение индивидуума – омоложение дочерних особей. Старение особей и вырождение клона обусловлены разными механизмами [29].

Адаптивная стратегия многокомпонентных семейств растений (Ariaceae) определяется дифференциацией семенной продуктивности и изменчивостью разных признаков у жизненных форм. В изученном семействе к эндемикам Кавказа относятся 59 видов из 26 родов, тогда как во флоре Дагестана – соответственно 34 из 17. Для них характерно многообразие способов генеративного размножения на базе половых типов цветков: гермафродитные, функционально однополые, структурно-тычиночные или пестичные. Сходные же типы иногда встречаются даже у особей одного и того же вида. В классификацию типов цветков входят: гермафродитные, однодомные, двудомные и трехдомные, значимые для расширения ареала и повышения адаптивных стратегий.

Адаптивные стратегии видов связаны с семенным и вегетативным способами воспроизведения популяций как элементарных единиц онто- и филогенетических дифференцировок. Популяция становится основным объектом познания в популяционной биологии и в процессах и явлениях эволюции таксонов с дивергенцией видов и сукцессии при флорогенезе. Указанные выводы и идеи являются результатом изучения количественной морфогенетики [20].

Сотрудники Горного ботанического сада ДНЦ РАН в последние годы продолжают изучение изменчивости разных показателей популяции Дагестана. Однако большинство публикаций не отвечает эволюционным требованиям, в них только констатируются факты изменчивости популяций.

2. Создание кафедры физиологии растений и теории эволюции в ДГУ (1970 г.) способствовало развитию эволюционной биологии с помощью изучения процессов регенерации и морфогенеза растений. Разрабатывались вопросы классификации явлений регенерации, индивидуумов и органов растений с выбором их показателей [29, 31]. Для этих целей на кафедре была сформирована научная школа.

Выявлена важность изучения процессов регенерации, старения, морфогенеза и устойчивости *in vivo* и *in vitro* ряда видов трав, деревьев и кустарников. На явления регенерации у животных и растений обращали внимание с древнейших времен. Однако теоретический их анализ стал возможен лишь позже в связи с оценкой их роли в развитии индивидуума сторонниками преформизма и эпигенеза [36].

Сторонники витализма и преформизма рассматривали процессы регенерации как первичные свойства живых существ, отрицая вообще возможность их эволюции. Для обсуждения этого вопроса важны представления об эволюции индивидуумов растений как сложных систем с взаимодействием разных структур [28], различающихся продолжительностью жизни и меристематической активностью в онтогенезе. Для одноклеточных характерно исправление ошибок при синтезе биополимеров («молекулярная репарация»); у многоклеточных дополняется к тому же еще делением клеток и дифференциацией тканей и органов, этим объясняется сложная природа процессов их регенерации и морфогенеза.

Представления о тотипотентности клеток как основы реализации указанных процессов у растений также имеют широкое распространение. В связи с этим задача сводится якобы только к подбору условий для реализации тотипотентности, процессов регенерации и морфогенеза.

Потенции к регенерации и морфогенезу у растений в принципе носят универсальный характер, различаясь только способами и темпами у видов и их органов [30–33]. Без проявления морфогенетических процессов трудно представить онтогенез растений в условиях постоянного повреждения в онто- и филогенезе. По этой причине и не удастся построить филогенетические ряды их реализации у растений.

От определения границ индивидуума зависит также и оценка последствий процессов регенерации и морфогенеза при вегетативном размножении. Индивидуумы растений отличаются метамерной динамичностью морфогенеза, разобщенностью во времени и местом закладки органов и структур, что определяет специфику их реакции на воздействия. Еще И.В. Гете обращал внимание на то, что у растений один и тот же орган может существовать в различных формах, хотя они являются потомками перво-

растения. Он подчеркивал, что только в виде семян растение остается самим собой [37].

Семена составляют этап реализации морфогенеза в онтогенезе. В индивидуум они постепенно превращаются только после прорастания и циклического формирования и обновления структур. Для многих, даже цветковых растений, в онтогенезе характерно сочетание вегетативного и семенного размножения. При вегетативном размножении увеличивается численность генетически сходного потомства (клона), тогда как при семенном происходят изменения качественного характера у потомства. Продолжительность жизни и морфогенез клона и индивидуума принципиально отличаются друг от друга [29].

Семена, зачатки естественного (клубни, луковицы, детки и усики) и искусственного (черенки, почки, отводки) размножения отличаются от формирующихся из них индивидуумов реакцией на воздействия. По разным показателям устойчивость таких моделей (зачатков) превосходит потенции формирующихся из них индивидуумов. К тому же значительны и различия дифференцирующихся структур индивидуума.

Достигнутые результаты изучения процессов морфогенеза, старения и устойчивости не позволяют судить об их эволюции у растений в целом. Нельзя также ожидать решения этого вопроса даже в перспективе ввиду трудности охвата сравнением многочисленных видов растений.

За истекшее время отмечена смена подходов к решению таких вопросов. На ранних этапах исследований больше интересовались поиском возможностей для размножения растений укоренением и прививкой черенков, а также отводками. Позднее привлек внимание анализ анатомо-физиологических изменений в ходе реализации процессов регенерации, морфогенеза, старения и устойчивости растений. Вторая половина XX в. характеризуется разработкой и использованием методов биотехнологии для воспроизведения растений *in vitro* из изолированных протопластов, клеток и тканей.

Процессы регенерации, морфогенеза, старения и устойчивости к стрессам у растений генетически взаимосвязаны, что поддерживает гомеостаз индивидуального развития. Их реализация определяется состоянием развития индивидуума и его органов. У старых растений и органов после регенерации наблюдаются омоложение, повышение активности роста и синтеза биополимеров. Этому же способствует формирование индивидуума партикуляцией, развитием корней у стеблевых и листовых черенков; глубокая обрезка кроны у деревьев и кустарников, а также декапитация соцветий у трав. Устойчивость индивидуума и органов снижается по мере их старения, тогда как в покоящемся состоянии она выражена [31–33].

Уровень организации индивидуума и органов значим для их реакции на стрессы. Результаты культивирования проростков и изолированных органов томатов и фасоли в растворах солей демонстрируют роль организации в жизнеспособности сравниваемых моделей [5–7]. Так, культивирование проростков, укорененных листьев с черешком, эпикотилей с листьями, гипокотилей с семядолями, а также удаление корней, листьев и семядолей в растворах разных концентраций NaCl, Na₂SO₄, CuSO₄ свидетельствуют о различиях в жизнеспособности и содержании анионов и катионов в тканях моделей [4–7]. Каждая предыдущая структура организации у индивидуума растений выполняет барьерную функцию для защиты последующих метамеров, депонируя в

тканях отрицательный стимул. Благодаря этому обеспечивается жизнедеятельность чувствительных к стрессам (даже генеративных) структур растений, ограничивая транспорт стрессовых факторов к ним. Уровень организации играет роль в жизнеспособности даже у эксплантов разных структур *in vitro* [4, 5, 7, 35, 37].

Продолжительность жизни и темпы старения индивидуума, его органов и структур – эндогенно контролируемые показатели приспособления, порог изменчивости которых зависит от нормы реакции генотипа на воздействия стрессов как в интактном состоянии, так и *in vitro*. Изменение указанных параметров у интактных семядолей и листьев регулируется нормой реакции генотипа. Изменения отмечены у растений и после декапитации цветущего побега и обработки листьев раствором кинетина. Мозаичная организация индивидуума и изолированных структур значима для устойчивости целостной системы [32, 33, 37].

Активность к регенерации всех изученных видов растений свидетельствует о том, что в этом отношении голосеменные несколько уступают цветковым. Побеги и листья в изолированной культуре у однодольных уступают двудольным в активности реализации процессов регенерации. У двудольных преобладают травы над древесными. Филогенетические (травы) и онтогенетические ювенильные состояния (проростки и зеленые побеги трав и древесных) характеризуются выраженной активностью к регенерации по сравнению с адультивным состоянием.

С узкой специализацией индивидуума и органов также снижаются потенции к регенерации. Однако в природе встречаются примеры формирования почек и их роста на пластинке даже интактного старого листа. В то же время нередки исключения из указанной тенденции в реализации потенции к регенерации, нуждающиеся еще в объяснении.

В природе каждый вид растений входит в состав устойчивых фито- и биогеоценозов. Для оценки динамики продуктивности таких целостных сообществ применяют разные методы, что усложняется в случае их широкой реализации. Поэтому необходимо выбрать оптимальную модель и показатели для сравнения состояния сообществ. Индивидуум же признан наиболее характерной и реальной единицей жизни [18], представлен разными формами у растений [4, 5, 7]. Разносторонний анализ фитоценозов больших территорий с множеством видов требует длительного учета их продуктивности и состава. Поэтому приходится только ограничиваться экспериментальной оценкой состояния устойчивости отдельных доминирующих и средообразующих в них индивидуумов, проведенной сотрудниками кафедры на примере более 20 видов и форм одно- и многолетних растений.

Моделями для таких сравнений служили разные структуры растений, различающиеся между собой уровнем организации, ростом и тенденциями морфогенеза. Жизнеспособность любой изолированной структуры при культивировании в условиях стрессов позволяет диагностировать устойчивость индивидуума в сообществах [4]. Реакция проростков, гипо- и эпикотильных черенков, индивидуума на стрессы в общих чертах соответствует друг другу из-за совпадения их организации. Устойчивость индивидуума к стрессам можно диагностировать темпами и мощностью реализации процессов регенерации и морфогенеза даже у черенков и каллусов.

Изучение устойчивости отдельных доминирующих индивидуумов в сообществах не исключает значимости использования стандартных полевых методов для

анализа состояния фитоценозов. Оно выявляет взаимодействие структур в мозаичной организации у доминирующих индивидуумов и популяций в фитоценозе.

Накопленный материал о реализации процессов регенерации, морфогенеза и старения растений свидетельствует о значимости системной организации, дифференциации и эмбрионизации онтогенеза [28–30, 38] для устойчивости индивидуума и органов к стрессам. Для решения агроэкологических задач важно использование методов популяционного анализа [4, 5, 7] с оценкой роли соотношения в формировании особенностей онтогенеза, которые в отдельности не могли служить объектами.

Виды растений неравноценны по мозаичности организации и продолжительности жизни индивидуума, срокам закладки и старения, специфике полярности и функции метамерных органов и структур. При оценке явлений эволюции и устойчивости растений приходится учитывать роль комплекса факторов в реализации их жизнедеятельности. Повреждения индивидуума и его органов – постоянные факторы в онто- и филогенезе всех растений, что исключает возможности построения филогенетически последовательных рядов состояния таксонов реализацией процессов регенерации, морфогенеза, старения и устойчивости.

3. Кафедра биохимии и биофизики ДГУ занимается решением проблем биохимических изменений в органах животных (крысы, суслики, змеи, ящерицы и лягушки) в связи с гипотермией, аноксией, гипоксией. Собран большой материал, значимый для характеристики приспособлений в онтогенезе животных исследуемых объектов.

Молекулярно-биохимический подход познания явлений эволюции перспективен, хотя редко пока используется. Исследования кафедры позволяют в какой-то степени восполнить имеющийся пробел в этом направлении при соблюдении определенных требований. В природе живые существа подвержены разным воздействиям крайне отрицательного характера, что сопровождается необходимостью защиты организма (покой и анабиоз). Такие явления по-разному меняются на разных этапах эволюции жизни. Однако всегда требуется преодоление их отрицательных последствий для воспроизведения потомства.

Изучение последствий анабиоза в широком смысле связано с необходимостью анализа биохимических изменений в одних и тех же органах у разных существ, а также целостным сопоставлением приспособления органов объекта при покое и после выхода из него в онтогенезе.

4. Идеи эволюционной биологии развиваются и при изучении географического распределения и изменчивости биоресурсов Дагестана, что позволяет выявить связь между разными областями в их формировании. Кавказ, в том числе и Дагестан, из-за разнообразия ландшафтов и условий давно привлекали внимание оригинальностью состава флоры и фауны [9].

Карта растительности Дагестана, составленная на основе ранних исследований, значительно устарела и представляет теперь интерес только с исторической точки зрения для анализа последующих изменений. По биогеографии имеется обобщающая сводка, характеризующая современное состояние распределения и состава животных и растений [1]. В этом же отношении интерес представляют и сведения о лекарственных растениях [10], трансформации горных ландшафтов, продуктивности и структуре

растительности пастбищных экосистем [19], причинах разнообразия фитоценозов, состава лишенофлоры Дагестана [15, 17].

Различны сведения о биоразнообразии локальных территорий с оценкой их значения и формирования. Среди них история формирования петрофитов Самурского хребта и Джуфудага, флоры аридных редколесий Предгорного Дагестана [5], инвазий ксерофитной флоры Пятигорья, ксерофитов и галофитов предгорий и приморской низменности [19], растительного покрова Андийского хребта в связи с геолого-географическими условиями Дагестана [9]. Описаны новые для лишенофлоры России виды, частью из которых являются краснокнижные, новые для Дагестана и Кавказа [16, 17, 26].

Для характеристики эволюции важны и данные о составе растений и животных по зонам и локальным территориям Дагестана в связи с естественными и антропогенными воздействиями. В их числе сведения об эндемичных и реликтовых видах, редких популяциях эндемичной флоры субнивальных высот [2], адаптации побегов древесных растений [8], генетическом потенциале локальных и охраняемых видов предгорий, экологической характеристике условий произрастания и структуры популяций *Artemisia Salsoloides*, эндемичных видах кавказского происхождения, флоре и растительности аридных поясов в предгорьях [40], локальной флоре, уникальном мире флоры и фауны Дагестана [41]. Исследована изменчивость побегов у популяций разных условий произрастания и интродукции, ценопопуляций с возрастом, количественным признаком структур, продуктивности ценопопуляций массива Сарыкум и продуктивности биомассы.

Информация о редких видах растений и животных содержится в Красной книге Дагестана (2009), Красной книге РФ, в материалах конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (2013). Хочется надеяться, что будут обобщены разнообразные сведения для выявления общих закономерностей. В этом отношении заслуживает внимания книга о биогеографии Кавказа и Дагестана [1]. Автор подчеркивает существование ряда гипотез по истории отдельных биот и Палеарктики. Однако все еще остаются неясными общие вопросы из истории животного и растительного мира Кавказа. Рассмотрены только гипотезы, связанные с пустынным поясом Палеарктики. Флора и фауна ее территорий отличаются друг от друга по составу, хотя все еще неясны причины их возникновения.

Кавказ характеризуется уникальным биоразнообразием, изменчивостью своего состава из-за расчлененности территорий и наличия аридных экосистем, географического положения, сложности формирования берегов Каспийского моря. Фауна же его речных сетей многократно менялась в результате контакта с фаунами соседних регионов, сохраняя автохтонность в формировании многих видов растений и животных.

Степные элементы флоры Кавказа разнообразны. Степи Дагестана образовались от нагорно-закавказских элементов в результате параллельного развития из общей основы. Биоразнообразие животных Кавказа близко к «25 горячим точкам» планеты с высокой оригинальностью и угрозой уничтожения. Число родов разных семейств жесткокрылых Кавказа колеблется в пределах от 112 до 378, число видов – соответственно 1431–7213, моллюски составляют 429 родов и 2614 видов, почвенные клещи – 381 родов и 1506 видов. Горные территории и пустынно-степная зона Палеарктики характеризуются высоким уровнем числа родов с автохтонными видами.

В заключение автор указывает, что на Кавказе процессы флоро- и фауногенеза реализовались своеобразно в результате тектогенеза. Для многих его районов характерны непрерывное существование биоты и формирование специфических структурных сообществ, видов и надвидовых таксонов. Отсюда биоту Кавказа нельзя рассматривать как сумму мигрантов, она формировалась позже как самобытная и молодая. Из сказанного вытекает необходимость дальнейшего анализа истории формирования биоты Кавказа и Дагестана для выяснения причин ее специфики, оригинальности и эндемичности.

5. Эволюционный подход, получивший дальнейшее развитие в трудах В.И. Вернадского и В.Н. Сукачева, составляет основу учения В.В. Докучаева о зонах формирования почв.

Факторами почвообразования в Дагестане служили как естественные условия, так и хозяйственная деятельность человека [13, 14]. В современных же условиях наибольшую значимость приобретает процесс воздействия хозяйственной деятельности на формирование и развитие почвенного покрова в регионах Дагестана с новыми свойствами. Анализ почв посвящены материалы антропогенного почвоведения, где учение В.В. Докучаева дополнено сведениями по Дагестану [14].

Для Дагестана характерны новые типы и категории почв гомидно-предгорного, аридно-предгорного, барьерно-высотного вариантов горизонтальной и вертикальной зональности. Результатом эволюции являются такие формации почв, как каштаново-солонцовые с содержанием ряда ионов, переход темно-каштановых и каштановых в светло-каштановые с уменьшением гумуса, а также изменчивостью средне- и сильно-засоленных почв сухих лесов и кустарников – лугостепей.

Основные функции почв, обеспечивающие эволюцию живых существ, конкретизированы на примере категорий и уровней как биогеоценотический, глобальный, биосферно-экосистемный по равнинной, предгорной и горной зонам Дагестана. Данные свидетельствуют, что площадь антропогенных почв в Дагестане составляет 36,8 тыс. га, или 1,8 %, территорий горного Дагестана. Из них на функционировавшую площадь приходится 34,5 тыс. га, т. е. 96,7 %. Горные антропогенные почвы практически отчуждены для размещения технических объектов, где агротехническое значение имеет площадь 1,6 тыс. га, или 3,3 %. Большая часть горной зоны площадью 2 тыс. га (19,6 %) испытывает меньше воздействий техногенного характера.

Изменения почв в низменной и предгорной части Дагестана за короткое время масштабны. Многогранная деятельность человека влияет на разнообразие изменений всех элементов почвенного покрова. Равнинная зона занимает 2,18 млн га, или 44,3 %, территории республики. Здесь на душу населения приходится 0,4 га пашни и 2,1 га сельскохозяйственных угодий. Применение орошения ведет к отрицательным последствиям – затоплению и засолению почв. Многие мероприятия способствуют изменению функционирующей структуры почвы в отношении к общему техногенному покрову величиной 5:1.

В предгорной зоне с расчленением местности, эрозионно-гидрографической сетью, крутизной склонов и низкой техногенной деятельностью значимы изменения в содержании гумуса и плотности состава почв [14].

Последствия подобного рода могут быть еще большими в будущем. Их оценка и составляет главную проблему антропогенного почвоведения. В связи с этим возникает необходимость принятия мер для защиты почв от хозяйственной деятельности.

Заключение

Основная информация о развитии биологии в Дагестане связана с анализом состояния биоразнообразия по зонам без эволюционного подхода. Характеристика биоразнообразия с выделением эндемичных форм в разных условиях обитания не отвечает решению вопросов, связанных с эволюцией. Но она представляет интерес для ресурсоведения.

Эволюционный подход связан с использованием сравнительного метода для определения причин общности и степени различий разных территорий в биоразнообразии. Этому требованию отвечают результаты изучения популяций растений с целью оценки адаптивной стратегии их репродуктивных потенций, роли системной организации и дифференциации живых существ в реализации процессов регенерации, морфогенеза, старения, устойчивости индивидуумов и органов растений, а также условий формирования почв в регионах Дагестана под влиянием природных и антропогенных воздействий, явлений покоя и бодрствования животных. Различны тенденции изменения структуры фауны и флоры Дагестана и Кавказа. Однако по указанным вопросам все еще имеется много спорных гипотез.

Даже достигнутые скромные результаты развития эволюционной биологии в Дагестане могут служить предпосылкой для целенаправленного изучения истории формирования его биоразнообразия. Кавказ и Дагестан с учетом расчлененности рельефа и разнообразия климатических условий и дифференциации биоразнообразия могут служить удобной моделью для решения многих вопросов происхождения и охраны оригинального биоразнообразия.

Итоги развития эволюционной биологии в Дагестане свидетельствуют о перспективах использования ее классических положений для познания приспособительных реакций живых существ в онто- и филогенезе. Подобные данные расширяют представления о реализации механизмов отбора для формирования природы сложной организации живых существ.

Литература

1. *Абдурахманов Г.М.* Биogeография Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий. КМК, 2017. – 718 с.
2. *Аджиева А.И., Дадашов Н.В.* Анализ эндемичной флоры субнивальных высот Дагестана // Современные проблемы адаптации и биоразнообразия. – Махачкала, 2006. – С. 195–196.
3. *Алиева З.М.* К вопросу об оценке устойчивости к стрессам редких растений Дагестана // *Phlorology and phytosozology*. – 2014. – V. 3–4. – P. 309–313.

4. Алиева З.М. Эколого-физиологические аспекты воспроизведения и устойчивости к абиотическим стрессорам ресурсных видов растений Дагестана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Владикавказ, 2017. – 56 с.
5. Алиева З.М., Магомедова М.А., Юсуфов А.Г. Индивидуальность и онтогенез растений (эколого-эволюционный анализ). – Махачкала: Алеф, 2015. – 152 с.
6. Алиева З.М., Юсуфов А.Г. Солеустойчивость изолированных вегетативных органов культурных растений при действии хлорида и сульфата меди // Агрохимия. – 2014. – № 3. – С. 69–74.
7. Алиева З.М., Юсуфов А.Г. Индивидуальность и устойчивость растений и органов (экологические аспекты). – Махачкала: Изд-во ДГУ, 2013. – 196 с.
8. Asadulaev Z.M., Anatov D.M., Geariev M.A. Genetic resources of *Prunus ameniaca* L. natural populations in mountainous Dagestan // Acta Hort (JSHS). – 2014. – V. 1032. – P. 183–190.
9. Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России // Мат-лы Межд. конф. – (Махачкала, 4–7 ноября 2017). – Махачкала, 2017. – Т. 1, 2. – С. 676.
10. Гусейнов Ш.А. Лекарственные растения Дагестана. – Махачкала, 2004. – 206 с.
11. Гусейнова З.А., Курамагомедов М.К. Морфологическая изменчивость генеративного побега *Nerata granelifolora* M. Bieb. в природных условиях и при интродукции // Вестник Самарского ГУ. Сер.: Биология. – 2015. – № 3 (125). – С. 81–87.
12. Джамалдинова М.А., Теймуров А.А. Роль геолого-геоморфологических и климатических условий Андийского хребта в формировании растительного покрова // Известия ДГПУ. Естественные и точные науки. – 2011. – № 4. – С. 39–44.
13. Залибеков З.Г. Почвы Дагестана. – Махачкала: Наука, 2010. – 244 с.
14. Залибеков З.Г. Антропогенное почвоведение: учебное пособие. – Махачкала: Наука–Дагестан, 2014. – 154 с.
15. Исмаилов А.Б., Урбанавичюс Г.П. Лихенофлора Гунибского плато. – Махачкала, 2014. – 270 с.
16. Исмаилов А.Б. Лихенофлора Дагестана: разнообразие и перспективы ее изучения // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100, № 12. – С. 1324–1327.
17. Исмаилов А.Б., Урбанавичюс Г.П. Лишайники и лихенофильные грибы новые для Дагестана и Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. Биология. – 2015. – Т. 120, вып. 6. – С. 83–84.
18. Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – 277 с.
19. Магомедов М.-Р.Д. и др. Антропогенная трансформация горных ландшафтов Восточного Кавказа // Вестник Дагестанского НЦ РАН. – 2001. – № 10. – С. 55–66.
20. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику растений. – М.: Наука, 1990. – 299 с.
21. Магомедмирзаев М.М. и др. Проблема адаптивных стратегий растений. – Махачкала: Наука–Дагестан, 2013. – 300 с.
22. Магомедмирзаев М.М., Юсуфов А.Г. Вклад дагестанских исследователей в формирование и развитие теоретических и экспериментальных направлений ботаники. Достижения и современные проблемы развития науки в Дагестане // Вестник ДГУ. Сер.: Естественные науки. – Махачкала, 2002. – С. 470–483.

23. *Омарова С.О.* Флора локальных платообразных поднятий Внутреннегорного Дагестана. – Махачкала, 2013. – 96 с.
24. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 277 с.
25. *Теймуров А.А., Азимов В.А.* Флора аридных редколесий Предгорного Дагестана. – Махачкала, 2010. – 96 с.
26. *Urbanavichus G., Ismailov A.* The lichens flora of Gunib plateau of the inner-mountain Dagestan (NE Caucasusu, Russia) // *Turkish Jour. of Botany.* – 2013. – V. 37, № 4. – P. 753–768.
27. *Хабибов А.Д. и др.* Анализ структуры изменчивости размерных признаков генеративного побега *Trifolium ambignum* из Внутреннегорного Дагестана по высотному экоклину // *Проблемы экологии горных территорий.* – М., 2016. – С. 114–131.
28. *Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии // Избр. тр. – Л., 1782. – 338 с.
29. *Юсуфов А.Г.* К вопросу о значении регенерации и вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // *Журн. общ. биол.* – 1971. – Т. 32, № 5. – С. 584–592.
30. *Юсуфов А.Г.* Гомеостаз и регуляции у растений (к вопросу об эволюции онтогенеза растений) // *Журн. общ. биол.* – 1978. – Т. 39, № 5. – С. 657–670.
31. *Юсуфов А.Г.* Происхождение и эволюция процессов регенерации у растений (к проблеме эволюции онтогенеза) // *Успехи совр. биол.* – 1982. – Т. 93, вып. 1. – С. 89–104.
32. *Юсуфов А.Г.* Культура изолированных листьев. – М.: Наука, 1988. – 103 с.
33. *Юсуфов А.Г.* Биология старения цветковых растений. – Махачкала: Изд-во ДГУ, 1993. – 203 с.
34. *Юсуфов А.Г.* Лекции по эволюционной физиологии растений: учебник. – М.: Высшая школа, 2009. – 295 с.
35. *Юсуфов А.Г., Агаларова А.Г., Алиева З.М.* Культура in vitro и фитохимический анализ полыни эстрогена // *Изв. вузов Северо-Кавказского региона. Сер.: Естественные науки.* – 2005. – № 4. – С. 44–46.
36. *Юсуфов А.Г., Магомедова М.А.* История и методология биологии. – М.: Высшая школа, 2003. – 238 с.
37. *Юсуфов А.Г., Мамедова К.К.* Специфика связи процессов морфогенеза винограда // *Изв. вузов Северо-Кавказского региона. Сер.: Естественные науки.* – 2013. – № 4. – С. 58–61.
38. *Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Проблема соотношения онто-филогенеза как проблема взаимосвязи организации и развития живого // *Проблема взаимосвязи организации и эволюции в биологии.* – М., 1979. – С. 243–268.
39. *Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение: учебник для университетов. – М.: Высшая школа, 2004. – 310 с.
40. *Яровенко Е.В., Магомедова М.А., Аджиева А.И.* Анализ некоторых локальных флор Центрального Предгорного Дагестана. – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2013. – 130 с.
41. *Яровенко Ю.А., Муртазалиев Р.А.* Уникальный мир флоры и фауны Дагестана. – Махачкала: Эпоха, 2009. – 280 с.

Поступила в редакцию 13 марта 2018 г.

UDC 575:8

DOI: 10.21779/2542-0321-2019-34-1-95-106

**Evolutionary biology: achievements and prospects of the
development in Dagestan**

A. G. Yusufov

*Dagestan State University; Russia, 367001, Makhachkala, M. Gadzhiev st., 43a;
yusufov-a.g.@mail.ru*

The study of wildlife in Dagestan began in the mid-twentieth century and is associated with the analysis of the composition of fauna and flora, population variability and processes of morphogenesis and stability of plants and animals. Achievements in these areas in Dagestan are unequal and are presented below.

Keywords: *Dagestan, evolutionary biology, population, morphogenesis and stability.*

Received 13 March, 2018