

УДК.582.579.2

Т.А. Фёдорова

Т.А. Feodorova

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ЮЖНОАФРИКАНСКИХ СОЛЯНОК
(СЕКЦИИ *CAROXYLON* И *TETRAGONAE* РОДА *CAROXYLON*, CHENOPODIACEAE)
ПО ДАННЫМ МОРФОЛОГИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ**

**PHYLOGENETIC RELATIONS OF THE SOUTH AFRICAN SPECIES OF *CAROXYLON*
SECT. *CAROXYLON* AND *TETRAGONAE* (CHENOPODIACEAE)
BASED ON THE MORPHOLOGY AND nrITS SEQUENCES**

Аннотация. Данные по морфологии опушения показывают, что изученные виды секций *Caroxylon* и *Tetragonae* имеют трихомы как одно- так и многоклеточные в верхней части, короткие или длинные, тогда извитые, с гладкой поверхностью. Такой же тип трихом имеют изученные виды секции *Belanthera*. Виды секций *Cardiandra*, *Malpigipila* и *Vermiculata*, относимых к роду *Caroxylon*, имеют трихомы других типов.

На основании молекулярно-филогенетического анализа участков ITS 1, 2 ярдНК проанализированы отношения девяти представителей секций *Tetragonae* и *Caroxylon* рода *Caroxylon*, из которых 4 распространены исключительно в Южной Африке. *Salsola calluna*, *S. columnaris*, *S. humifusa*, *S. tuberculata* образуют монофилетическую кладу поздней дивергенции. Таким образом, эти виды являются производными видов, произрастающих в юго-западной Африке и заселившие территории Южной Африки позднее. Виды ранней дивергенции распространены в Северной Африке, на западном побережье Северной Африки, Аравийском полуострове и в Малой Азии. *Caroxylon cyclophyllum*, ранее отнесенный к секции *Caroxylon*, оказался близок к *C. leptoclada* из секции *Cardiandra* из другой клады, которая включает секции *Malpigipila* и *Vermiculata*, что делает секцию *Caroxylon* полифилетической. Также впервые определено филогенетическое положение *S. azaurena*, которая объединилась с видами *C. canescens* и *C. carpathum* полифилетической секции *Belanthera*.

Ключевые слова: *Caroxylon*, секция *Caroxylon*, секция *Tetragonae*, морфология, трихомы, молекулярная филогения, внутренний транскрибируемый спейсер (ITS).

Summary. Species of *Caroxylon* sect. *Caroxylon* and *Tetragonae* have dense indumentums, the basis of trichomes is multicellular, the top of trichomes is multi- or one-celled, short or long, short trichomes appressed to surface, long trichomes are tortuous, surface of trichomes is smooth. Trichoms in sect. *Belanthera* are multi- or one-celled, short or long with smooth surface. Species of sect. *Cardiandra*, *Malpigipila* and *Vermiculata* have trichomes of other types.

Molecular phylogeny of tribes *Caroxyloneae* and *Salsoleae* is presented based on Maximum Parsimony and Neighbor joining (NJ) analyses of nuclear ribosomal internal transcribed spacer (nrITS1, 2) sequences. Some species of *Caroxylon* sect. *Caroxylon* and *Tetragonae* form well supported monophyletic clade. Four South African species (*Salsola calluna*, *S. columnaris*, *S. humifusa*, *S. tuberculata*) form monophyletic clade of late divergence. They originate from taxa of North African distribution and obviously colonized South Africa later. Species of early divergence of sect. *Caroxylon* and *Tetragonae* grow in North Africa, Arabian peninsula and South-West Asia. *Caroxylon cyclophyllum* formerly placed in the sect. *Caroxylon* is close to *C. leptoclada* (sect. *Cardiandra*) within the clade which also includes species of sect. *Malpigipila* and *Vermiculata*. Thus, sect. *Caroxylon* is found polyphyletic. Firstly analyzed *S. azaurena* grouped together with *C. canescens* and *C. carpathum* from the polyphyletic sect. *Belanthera*.

Key words: *Caroxylon*, *Caroxylon* section, *Tetragonae* section, morphology, trichomes, molecular phylogeny, ITS.

Из южной и юго-восточной Африки было описано более 80 видов рода *Caroxylon* и 30 близких к ним видов без указания таксономического положения. Первая группа видов была отнесена к секциям *Caroxylon* и *Tetragonae* Ulbrich. Виды, отнесенные к роду *Caroxylon*, но имеющие другое распространение, относятся к секциям *Caro-*

xylon, *Distichia* Botsch., *Irania* Botsch., *Tetragonae*, *Vermiculata* Botsch. (Бочанцев, 1971, 1972, 1974а, б, 1975а, б, 1986).

Позже в род *Caroxylon* были отнесены виды секций *Malpigipila* Botsch., *Cardiandra* Aellen, *Belanthera* Iljin (Akhani et al., 2007), которые ранее относились к роду *Salsola* s. l. Филогене-

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра высших растений, Ленинские Горы, д. 1, стр. 12; 119991, Москва, Россия; torreya@mail.ru
M.V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Higher Plants, Leninskie Gory 1/12; 119991, Moscow, Russia

тические отношения между секциями *Caroxylon* и *Tetragonae* рода *Caroxylon* и новыми секциями неясны, как и отношения между самими секциями *Malpigipila*, *Cardiandra* и *Belanthera*. Филогенетическое положение видов секций *Distichia* Botsch. (*C. verdoorniae* Tolken) и *Tetragonae* также не было выяснено.

В нашем анализе исследованы важнейшие для диагностики и таксономии морфологические признаки, такие как характер опушения и типы трихом. Типы трихом сопоставлены с молекулярной филогенией формальной группы *Caroxylon*, с помощью чего предложены возможные эволюционные пути их диверсификации в роде.

В молекулярно-филогенетическом анализе впервые исследуется положение южно-африканских видов секции *Tetragonae* и *Caroxylon* и других видов, относящихся к вышеназванным секциям.

Материалы и методы. 1. *Источники растений.* Были изучены образцы растений, хранящиеся в гербариях университета Кейптауна (BOL) (Южно-Африканская Республика) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), а также экземпляры из естественных популяций Нижнего Поволжья, Средней Азии, собранных автором, и Монголии.

2. *Морфологический анализ трихом.* Части побегов и листьев видов растений, относящихся к секции *Belanthera* рода *Salsola* и секциям *Caroxylon* и *Tetragonae*, напыляли золотом-палладием и платиной-палладием и анализировали на аналитическом сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6380 LA (JEOL Ltd., Токуо, Япон), оснащенном цифровой камерой, с напряжением 20 kV, в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ.

3. *Изученные виды:* Sect. *Caroxylon* – *S. albida* Botsch., *C. aphyllum* (L. f.) Tzvel., *S. apterygea* Botsch., *S. barbata* Aellen, *S. calluna* Fenzl ex Moq., *S. columnaris* Botsch., *C. cyclophyllum* (Baker) Akhani & E.H. Roalson, *S. dinteri* Botsch., *S. esterhuyseniae* Botsch., *S. gemmifera* Botsch., *C. glabrescens* (Burt Davy) Akhani & E.H. Roalson, *S. kalaharica* Botsch., *S. merxmulleri* Aellen, *S. namibica* Botsch., *S. nollothensis* Aellen, *S. rabieana* Verdoorn, *S. tuberculata* Fenzl ex Moq., *S. tuberculatiformis* Botsch., *C. zeyheri* Moq.

Sect. *Tetragonae* – *S. decussata* C.A. Sm. ex Botsch., *S. geminiflora* Fenzl ex C.H. Wright, *S. humifusa* C.A. Sm. ex A.E. Brueckner, *S. tetragona* Delile.

Sect. *Belanthera* – *C. canescens* (Moq.) Akhani & E.H. Roalson, *C. carpathum* (P.H. Davis) Akhani & E.H. Roalson и *S. azaurena* Mouterde.

Типы опушения были сопоставлены с филогенетическим деревом группы.

4. *Выделение ДНК, ПЦР, очистка ДНК, секвенирование ДНК.* Тотальная ДНК была изолирована с использованием Diatom DNA Prep 100 Kit для выделения ДНК (Лаборатория Изоген, Москва) из гербарного материала как указано в протоколе. Для получения большего числа копий нужного участка проводили амплификацию с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) (White et al., 1990), как указано в протоколе для Encyclo PCR Kit для амплификации ДНК (Евроген, Москва) с использованием праймеров ITS1: 5' -TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG-3'; ITS4 5' TCCTCCGCTTATTGATATGC 3' (White et al., 1990). Наличие ПЦР-продуктов проверяли электрофорезом в 1% агарозном геле, используя в качестве буфера 1*ТАЕ с добавлением бромистого этидия для подтверждения наличия единственного продукта. Очистку ПЦР-продукта производили с помощью набора для очистки ДНК (Цитокин, Санкт-Петербург), как указано в протоколе. Очищенный ПЦР-продукт (от 0,3 до 1 мкл) каждого вида и соответствующие праймеры (прямой или обратный) высушивались и использовались для приготовления реакционных смесей для секвенирования. При секвенировании ITS1 и ITS2 дополнительно использовали пару внутренних праймеров 2 и 3 (White et al., 1990): PrL: 5' TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG, Pr2: GCTGCGTTCATCGATGC, Pr3: GCATCGA TGAAGAACGCAGC, Pr4: TCCTCCGCTTATG ATATGC. Секвенирование участков ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready reaction Kit v. 3.1. (PE Biosystems) с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI Prism 3730 Genetic Analyzer в Межинститутском Центре коллективного пользования «Геном» (Институт молекулярной биологии РАН им. В.А. Энгельгардта).

5. *Филогенетический анализ.* Автоматизированные ДНКсеквенс-хроматограммы были вычитаны, отредактированы и выравнены с использованием программ Chromas 4.6 и Bioedit. Матрица для филогенетического анализа содержит 187 последовательностей для 170 видов триб *Salsoleae* и *Caroxyloneae* (для большинства родов

и клад согласно предыдущим исследованиям). Кроме секвенированных последовательностей, другие последовательности ITS1, 2, полученные в предыдущих исследованиях других авторов, были взяты из базы данных NCBI GenBank с указанием номера ваучера (рис. 4). Внешняя группа была выбрана из представителей основных линий *Chenopodiaceae* как сестринских линий к *Salsoleae* и *Caroxylonea* (Akhami et al., 2007). Из интересующих видов, пять новых последовательностей, добавленных в матрицу, принадлежат представителям пяти видов рода *Caroxylon*, из которых четыре относятся к секции *Caroxylon* – *S. albida*, *S. tuberculata*, *S. calluna*, *S. columnaris* и один к секции *Tetragonae* – *S. humifusa*.

Филогенетические деревья были построены методами максимальной экономии (Maximum Parsimony, далее MP) в филогенетической программе PAUP 4.0b8 (Swofford, 2003) и «объединения соседей» (neighbor joining, далее NJ). Для MP-анализов использовали эвристический поиск лучшей топологии с оптимизацией методом TBR, поиск проводился 100 раз со случайным порядком добавления видов, в каждом поиске сохраняли по 1000 наиболее экономных деревьев. Был выполнен анализ 10 млн. генераций, деревья из первых 6 млн. генераций из дальнейшего рассмотрения исключались. Для оценки устойчивости топологии полученных деревьев применяли метод бутстрепа (bootstrap) (Felsenstein, 1985; Hillis & Bull, 1993), при котором путем многократного взятия случайных выборок признаков производится набор псевдоданных. Для каждого такого набора строится свое дерево в соответствии с выбранным методом реконструкции филогении, а затем на основе всех полученных деревьев строится одно консенсусное. Частота, с которой та или иная группировка появляется в результатах обработки псевдоданных, показывает меру ее поддержки. При бутстреп-анализе проводили 1000 повторений, в каждой реплике проводили эвристический поиск оптимальной топологии со случайным порядком добавления таксонов и сохраняли по 1000 деревьев.

Названия таксонов даны согласно работе Akhami et al. (2007), кроме секций *Cardiandra*, *Malpigipila* и *Vermiculata*, для отнесения видов которых к роду *Caroxylon*, на наш взгляд, недостаточно морфологических и молекулярно-филогенетических оснований.

Результаты. *Морфологический анализ трихом.* Морфологическое разнообразие опуше-

ния и составляющих его типов трихом является важнейшим диагностическим и таксономическим признаком маревых. Важнейшими признаками трихом являются строение основания и самого волоска: одно- или многоклеточность, характер сочленения клеток и разветленность или неразветвленность верхней части трихомы, скульптура поверхности.

Секция *Caroxylon*. Опушение густое. Основание трихом многоклеточное.

Первая группа видов (*C. aphyllum*, *S. apterygea*, *S. barbata*, *S. calluna*, *S. kalaharica*, *S. merxmulleri*, *S. namibica*, *S. nollothensis*, *C. rabieana*, *S. tuberculata*) имеет короткие, гладкие, прижатые к поверхности, одноклеточные в верхней части трихомы. Цветки и стебли могут иметь более длинные, многоклеточные трихомы (Федорова, 2010) (рис. 1).

Вторая группа видов (*S. albida*, *S. dinteri*, *S. esterhuyseniae*, *S. gemmifera*, *C. glabrescens*, *C. zeyheri*) имеет длинные, курчавые, гладкие, многоклеточные трихомы. В целом, виды с длинными, курчавыми, гладкими и многоклеточными трихомами из секции *Caroxylon* относятся к видам ранней дивергенции, тогда как *S. columnaris* относится к группе видов поздней дивергенции. (Федорова, 2010) (рис. 1, 2).

Виды *S. decussata*, *S. geminiflora*, *S. humifusa* секции *Tetragonae* имеют густое опушение. Основание трихом многоклеточное, верхняя часть трихомы одноклеточная, короткая, широкая, гладкая. Трихомы прижатые к поверхности. *Salsola tetragona* имеет несколько иное опушение. Трихомы более длинные, узкие, верхняя часть трихом многоклеточная (рис. 2, 3).

Виды *C. canescens*, *C. carpathum* и *S. azaurana* секции *Belanthera* также имеют густое опушение из коротких и гладких трихом (рис. 3). Эти виды распространены на островах Средиземного моря, Ближнем Востоке и в Иране.

Caroxylon cyclophyllum имеет короткие и гладкие трихомы (рис. 3), но на дереве занимает положение в кладе секций *Cardiandra*+*Malpigipila*+*Vermiculata* как сестринский вид к *S. leptoclada*, тогда как *C. cyclophyllum*, по данным Akhami и др. (2007), занимает сестринскую позицию (BP 100%) к *S. baryosma* (Северная Африка, Аравийский полуостров, Сирия).

Предварительный анализ опушения представителей секций *Cardiandra*, *Malpigipila* и *Vermiculata* показал высокое морфологическое разнообразие составляющих его трихом, которые

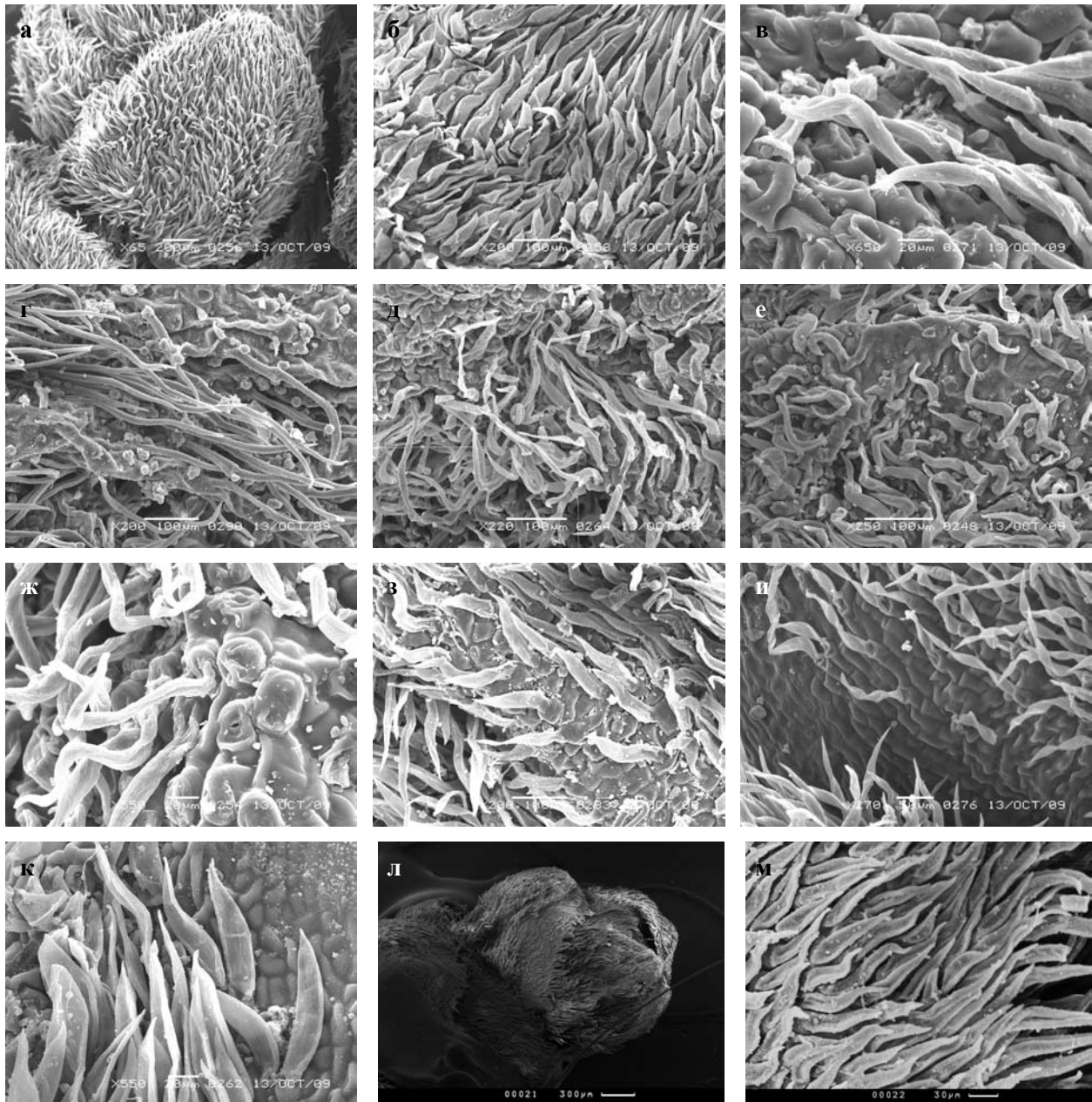


Рис. 1. Трихомы видов: а, б – *Caroxylon aphyllum*; в – *Salsola apterygea*; г – *S. barbata*; д – *S. kalaharica*; е – *S. merxmuelleri*; ж – *S. namibica*; з – *S. nollothensis*; и – *C. rabieana*; к – *C. tuberculata*; л, м – *S. albida*.

могут значительно отличаются по строению от трихом описываемых здесь секций.

Филогенетический анализ. Для 48 видов, относящихся к трибам *Salsoleae* и *Caroxyloneae*, были получены новые последовательности ITS. В комбинации с секвенсами видов этих триб из GenBank, 187 последовательностей, из которых последовательности 5 видов, не относящиеся к этим трибам, были взяты как внешняя группа, была получена матрица данных ITS длиной 760 пар оснований (bp) с 605 переменными сайтами, из которых 365 информативны. МР анализ ITS-матрицы представлен тремя наиболее эко-

номными деревьями (length = 2990 steps, CI = 0.3070, RI = 0.8013, RC = 0.2460; HI = 0.6930). МР-дерево включает впервые полученные и анализируемые последовательности 5 видов, относящихся к секциям *Caroxylon* и *Tetragonae*, 1 вида секции *Belanthera*, 4 видов секции *Vermiculata*, 1 вида секции *Cardiandra*. В этой работе мы приводим фрагмент МР-дерева, отображающий филогению видов изучаемых секций (рис. 4).

Клада, включающая представителей *Caroxylon* и *Tetragonae*, выявляется как монофилетическая с высокими уровнями поддержки независимо от метода (МР или NJ) построения дере-

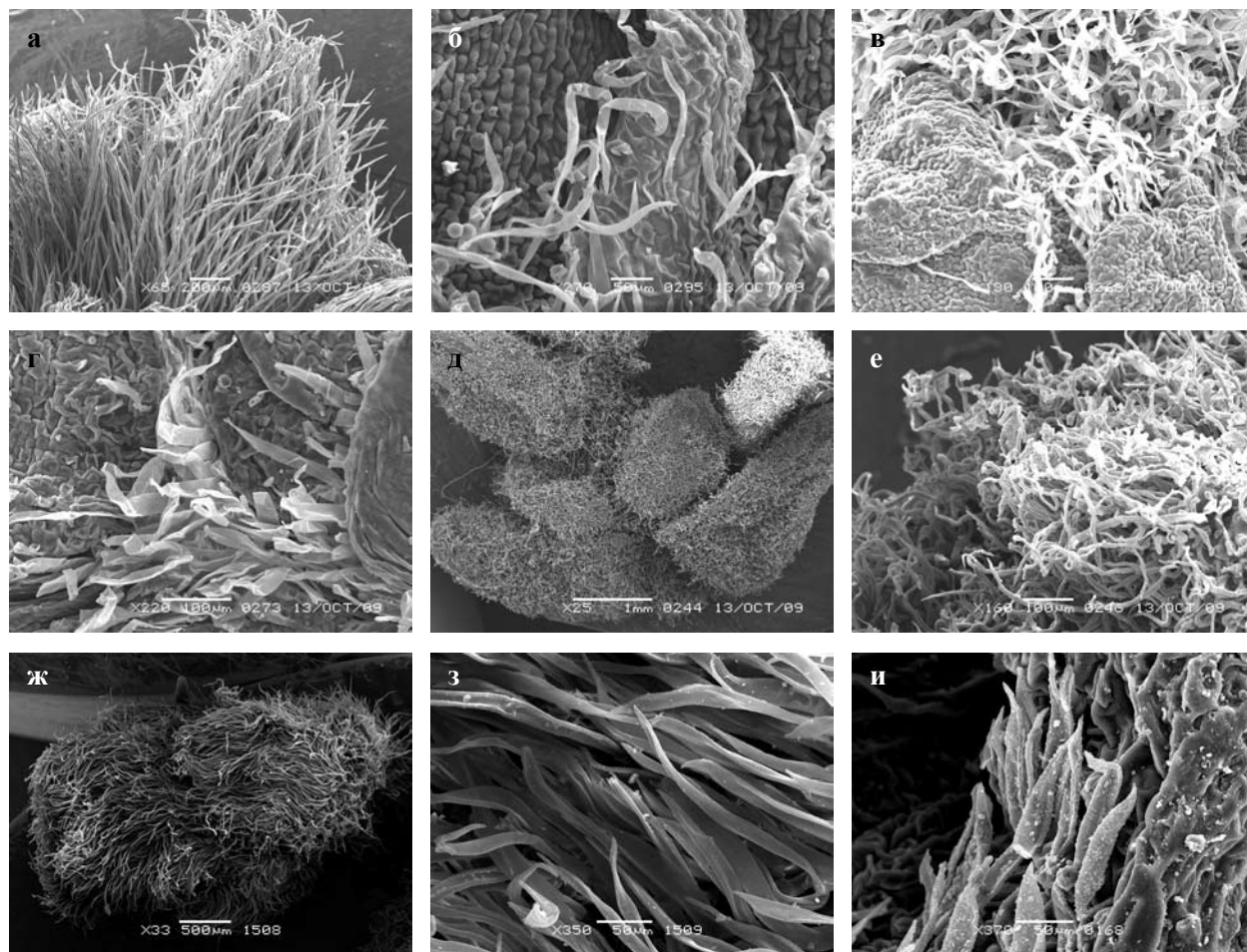


Рис. 2. Трихомы видов: а – *Salsola dinteri*; б – *S. esterhuyseniae*; в – *S. gemmifera*; г – *Caroxylon glabrescens*; д, е – *C. zeyheri*; ж, з – *S. columnaris*; и – *S. geminiflora*.

вьев. Консенсусные деревья МР и МР+bootstrap существенно топологией не отличаются. Монофилия секций *Caroxylon* и *Tetragonae* представлена на обоих деревьях и хорошо поддержана (BP 96%).

Азиатские, североафриканские, западноафриканские и южноафриканские виды секций *Caroxylon* и *Tetragonae* формируют монофилетическую кладу. *Caroxylon abarghuense* (секция *Irania*, Иран) занимает базальное положение в этой кладе. Далее ответвляются виды *S. albida*, *C. glabrescens*, *C. araneosum*, *C. zeyheri*, произрастающие в юго-западной и южной Африке. Виды самой поздней дивергенции – *S. calluna*, *S. humifusa* и *S. tuberculata* – встречаются только в Южной Африке. По отношению к южноафриканским видам базальное положение занимает *Salsola columnaris*. *S. humifusa* (секция *Tetragonae*) включается между видами поздней дивергенции секции *Caroxylon*. Таким образом, южноафриканские виды возникли от видов, распространенных в Юго-Западной Африке, т. е., вопреки мнению В.П. Бочанцева, солян-

ки проникли в южную Африку, а не наоборот (Бочанцев, 1969; Федорова, 2009).

Caroxylon cyclophyllum (Hafarat al Nisah, Саудовская Аравия), относимая ранее к секции *Caroxylon*, группируется с *S. leptoclada* (BP 100%) из секции *Cardiandra*, тогда как последовательность *C. cyclophyllum*, полученная Akhani и др. (2007) из растения, собранного в Иране, группируется с *S. baryosma* (BP 100%) из секции *Vermiculata*, естественно произрастающей на побережье Персидского залива.

Обсуждение и выводы. Южноафриканские виды рода *Caroxylon* образуют монофилетическую кладу, которая включает как представителей секций *Caroxylon*, так и *Tetragonae*. *Salsola humifusa*, относящаяся к секции *Tetragonae*, включается между видами поздней дивергенции, относящимися к секции *Caroxylon*. Типовой вид секции *Tetragonae* – *S. tetragona*, произрастает в Марокко, Алжире, Тунисе, Ливии, Египте, Палестине и относится к базальной группе видов секции *Caroxylon*. *Caroxylon cyclophyllum*

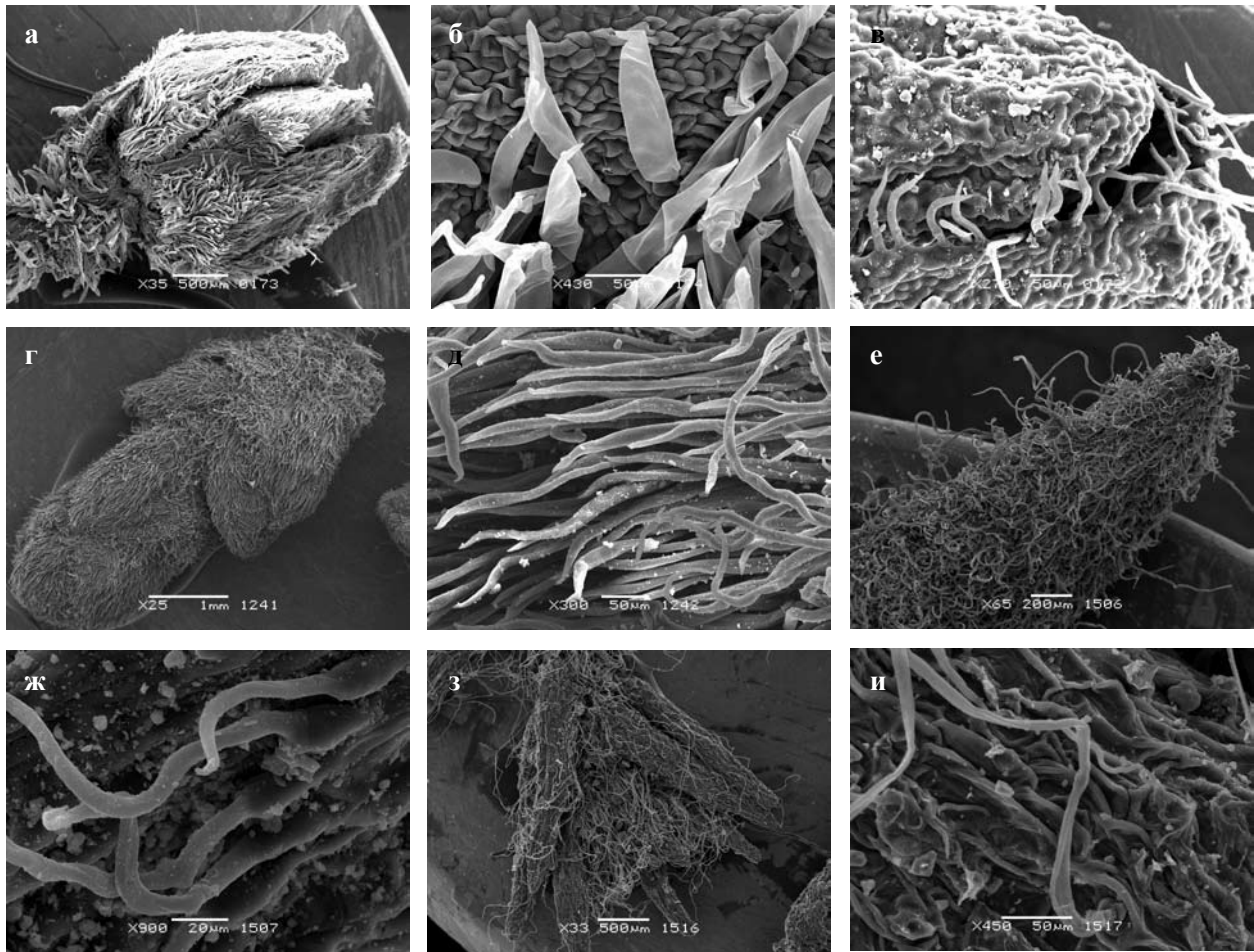


Рис. 3. Трихомы видов: а, б – *Salsola decussata*; в – *S. humifusa*; г, д – *S. tetragona*; е, ж – *S. azurea*; з, и – *S. leptoclada*.

(как по данным, полученным ранее, так и по данным автора) относится к группе секций *Cardiandra* + *Malpigipila* + *Vermiculata*. *Salsola nitraria*, отнесенная В.П. Бочанцевым к однолетним видам секции *Caroxylon*, в действительности относится к секции *Vermiculata*, что подтверждается как морфологическими признаками опушения, так и данными молекулярной филогении. Таким образом, секции *Caroxylon* и *Tetragonae* – полифилетичные, а южноафриканские виды секции *Tetragonae* следует относить к секции *Caroxylon*.

Филогенетическое положение секций *Caroxylon*, *Tetragonae* и *Vermiculata*, с одной стороны, противоречит точке зрения В.П. Бочанцева о структуре рода *Caroxylon*, т. к. секция *Vermiculata* объединяется с секциями *Cardiandra* и *Malpigipila* из рода *Salsola*, правда, с низкой статистической поддержкой. С другой стороны, исследование подтверждает его точку зрения о понимании рода *Caroxylon* в узком смысле, т. е. с секциями *Caroxylon*, *Tetragonae*, *Vermiculata* (без секций *Belanthera*, *Cardiandra*, *Malpigipila*).

Виды секций *Caroxylon*, *Tetragonae* и *Belanthera*, образующие самостоятельную базальную кладу с высокой поддержкой, сближаются по признакам опушения: волоски короткие, и тогда верхняя часть волоска – одноклеточная, или длинные и извитые, и тогда верхняя часть волоска – многоклеточная; базальная часть волосков многоклеточная; поверхность волосков гладкая. Диагностические признаки секций *Caroxylon* и *Tetragonae* совпадают. Основной признак, положенный в основу разделения этих секций – характер ветвления стебля – также не является надёжным.

Напротив, опушение видов секций *Cardiandra*, *Malpigipila* и *Vermiculata* характеризуется большим морфологическим разнообразием и совершенно отличается от опушения видов секций *Caroxylon*, *Tetragonae* и *Belanthera*.

Новые комбинации

Caroxylon albidum (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. – *Salsola albida* Botsch., 1973, Bot. Zhurn. 58 (6) : 816.

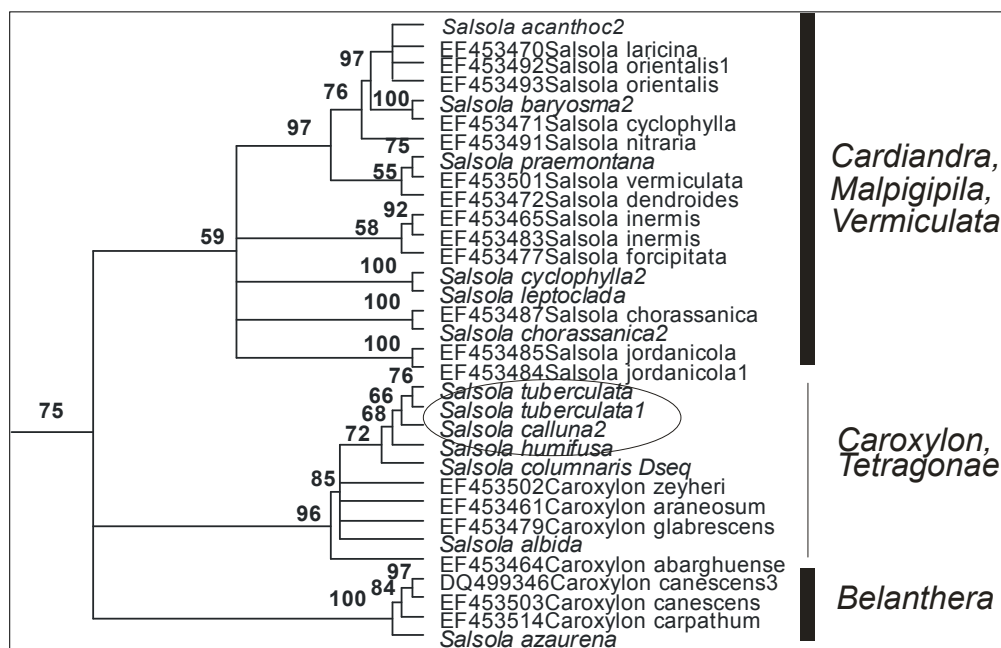


Рис. 4. Фрагмент МР-дерева, отражающего филогенетические отношения представителей рода *Caroxylon* и секций *Cardiandra*, *Malpigipila* и *Vermiculata* рода *Salsola*. Числа над ветвями показывают значение bootstrap-поддержки. Курсивом указаны виды, для которых последовательности анализируются впервые. Овалом выделены южноафриканские виды.

***Caroxylon azaurenium* (Mouterde) T.A. Theodorova, comb. nov.** – *Salsola azaurena* Mouterde, 1966, *Nouv. Fl. Liban & Syrie*. 1 : 433.

***Caroxylon callunum* (Fenzl ex Moq.) T.A. Theodorova, comb. nov.** *Salsola calluna* Fenzl ex Moq., 1849, in DC., *Prodr.* 13(2) : 191.

***Caroxylon columnaris* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov.** *Salsola columnaris* Botsch., 1973, *Bot. Zhurn.* 58 (6) : 820.

***Caroxylon humifusum* (C.A. Sm. ex A.E. Brueckner) T.A. Theodorova, comb. nov.** *Salsola hu-*

mifusa C.A. Sm. ex A.E. Brueckner, 1951, *Bothalia*, 6 : 215.

***Caroxylon tuberculatum* (Fenzl ex Moq.) T.A. Theodorova, comb. nov.** *Salsola tuberculata* Fenzl ex Moq., 1849, in DC., *Prodr.* 13(2) : 178.

Благодарности. Автор благодарит Dr. Terry H. Hedde-Smith (BOL Herbarium, Cape-Town University) и д-ра Тагира Самигуллина (Институт физико-химической биологии им. Н.А. Белозерского МГУ).

ЛИТЕРАТУРА

- Бочанцев В.П.** Однолетние виды секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1971. – Т. 7. – С. 142–145.
- Бочанцев В.П.** Виды подсекции *Tetragona* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1972. – Т. 9. – С. 140–154.
- Бочанцев В.П.** Дополнение к «Видам подсекции *Tetragonae* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L.» // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1974. – Т. 11. – С. 171–172.
- Бочанцев В.П.** Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1974. – Т. 11. – С. 110–171.
- Бочанцев В.П.** Виды подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1975. – Т. 12. – С. 160–194.
- Бочанцев В.П.** Подсекция *Distichae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – СПб., 1975. – Т. 12. – С. 194–196.
- Бочанцев В.П.** *Irania* – новая секция рода *Salsola* L. // *Бот. журн.*, 1986. – Т. 71, № 10. – С. 1400–1401.
- Бочанцев В.П.** Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // *Бот. журн.*, 1969. – Т. 54, № 7. – С. 989–1001.
- Федорова Т.А.** Триба *Salsoleae*: возможная история возникновения и расселения на основании молекулярной филогении и морфологических данных // *Труды VIII междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии»* (Барнаул, 19–22 октября, 2009 г.) – Барнаул: АРТИКА, 2009. – С. 54–64.

Фёдорова Т.А. Таксономическое положение южноафриканских солянок (*Caroxylon* Thunb., секции *Caroxylon* и *Tetragonae*) по данным морфологии и молекулярной филогении // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М.: КМК, 2010. – С. 185–187.

Akhani H., Edwards G.H., Roalson E.H. Diversification of the old world *Salsoleae* s. l. (Chenopodiaceae): molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Int. J. Plant Sci., 2007. – Vol. 168, № 6. – P. 931–956.