

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИИ, БИОЛОГИИ, МОРФОЛОГИИ И ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ ВИДОВ *MERENDERA* И *BULBOCODIUM* (*COLCHICACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИМ СТАТУСОМ

Самостоятельность родов *Merendera* и *Bulbocodium*, их независимость от рода *Colchicum* оспаривается давно (Стефановъ, 1926). В последнее время под сомнением и родовой статус видов *Androcymbium*. Данные исследований этих таксонов молекулярно-генетическим методом не однозначны (Vinnersten, Manning, 2007; Manning & al., 2007; Hoya, Pedrolo-Monfort, 2006, 2008; Persson & al., 2011). В настоящей работе предлагается анализ коррелятивных связей географии, экологии, морфологии цветка (тычинок, стилодиев), чисел хромосом видов *Merendera* и *Bulbocodium*, сравнение полученных данных с результатами сходного анализа у видов *Colchicum* s. str. (Оганезова, 2011а) и сопоставление с имеющимися данными по роду *Androcymbium*.

В результате сравнения выявлены новые значимые отличия между спорными родами. Такие обнаружены в направлении эволюции системы опыления, а именно усиление тенденции к перекрестному опылению по всему ареалу спорных родов, с чем связано появление (сохранение?) раздельнолепестности цветка. Эта особенность прямо противоположна тому, что наблюдается у видов *Colchicum* s. str. Отмеченная тенденция в опылении во многом определила особенности расселения и видообразования представителей *Merendera* и *Bulbocodium*, их биологию и экологию, что позволяет автору настаивать на необходимости сохранения статуса самостоятельных родов для видов *Merendera* и *Bulbocodium*.

Colchicum, Merendera, Bulbocodium, Androcymbium, таксономия
Օգանեզովա Գ. Զ.: *Merendera* և *Bulbocodium* տեսակների աշխարհագրական, կենսաբանական, մորֆոլոգիական և քրոմոսոմների թվի որոշ առանձնահատկությունները. կապված իրենց տարածումի կարգավիճակի հետ: *Merendera* և *Bulbocodium* ցեղերի ինքնուրույնությունը՝ *Colchicum* ցեղից անկախ լինելը, վարուց վիճարկվում է (Стефановъ, 1926): Վերջերս կասկածվում է նաև *Androcymbium* ցեղի կարգավիճակը: Մոլեկուլյար-գենետիկ մեթոդով ստացված տվյալները միանշանակ չեն (Vinnersten, Manning, 2007; Manning, Forest, Vinnersten, 2007; Hoya, Pedrolo-Monfort, 2006, 2008; Persson et al., 2011): Առաջադրվող աշխատանքում վերլուծվում են աշխարհագրական, կենսաբանական, էկոլոգիական, մորֆոլոգիական և քրոմոսոմների թվի կորելյատիվ կապերը *Merendera* և *Bulbocodium* տեսակների մոտ: Ստացված տվյալները համեմատվել են *Colchicum* s. str. (Оганезова, 2011а) տեսակների նման վերլուծման տվյալների և *Androcymbium* ցեղի առկա տվյալների հետ: Վերլուծումը հայտնաբերել է նոր ծանրակշիռ տարբերություններ վիճելի ցեղերի միջև: Դրանք վերաբերվում են փոշոտման համակարգի էվոլյուցիայի ուղղությամբ և ընդգծում են վիճելի ցեղերի մոտ խաչաձև փոշոտման ձևի ուժեղացում ամբողջ արևալի տարածքում. ինչը բացատրում է սպակաթերթիկների չձուլման առաջացումը (կամ պահպանումը): Նշված հատկանիշը լրիվ հակասակ է *Colchicum* ցեղին բնորոշ փոշոտման ձևերի զարգացմանը: Հայտնաբերված փոշոտման հատկանիշները հիմնականում որոշել են *Merendera* և *Bulbocodium* տեսակների տարածման և առաջացման ձևեր, դրանց կենսաբանությունը և էկոլոգիան: Ստացված արդյունքները բույլ տվեցին հեղինակին պնդել *Merendera* և *Bulbocodium* տեսակների ինքնուրույն գեղեր մնալու անհրաժեշտության մասին:

Colchicum, Merendera, Bulbocodium, Androcymbium, փաբսունովիա:

Oganezova G. H. Some peculiarities of *Merendera* and *Bulbocodium* species (*Colchicaceae*) geography, biology, morphology and chromosome number connected with their taxonomic range. The genera *Merendera* and *Bulbocodium* independence from genus *Colchicum* was discussed for long time (Стефановъ, 1926). Recently raised some doubts about genus range for *Androcymbium* species. The DNA studies data of these genera are not unequivocal (Vinnersten, Manning, 2007; Manning & al., 2007; Hoya, Pedrolo-Monfort, 2006, 2008; Persson & al., 2011).

In the article the analyze of the *Merendera* and *Bulbocodium* species correlations between geography, ecology, flower morphology (anther and style), chromosome number and the resulting data compare with the same of *Colchicum* species (Оганезова, 2011а) and some features of the *Androcymbium* species are proposed.

As comparing results revealed important differences in direction of pollination system evolution between the disputable genera. Pollination system of *Merendera* and *Bulbocodium* are more adaptive for cross pollination on over whole their areas. That is why the petals became (or save this feature?) free. Such type of pollination tendency opposite to the same for *Colchicum* s. str. This pollination tendency mostly determined migration ways, new species origin, peculiarities of biology and ecology of *Merendera* and *Bulbocodium* representatives. The facts permit to insist on necessity to save the genus range for *Merendera* and *Bulbocodium* species.

Colchicum, Merendera, Bulbocodium, Androcymbium, taxonomy

Дискуссия о таксономическом статусе родов *Merendera* и *Bulbocodium* началась со времени опубликования работы Б. Стефановъ (1926), в которой автор объединил эти роды с родом *Colchicum*. В последнее время на основании данных молекулярно-генетического метода спорным стал вопрос и о самостоятельности близкого африканского рода *Androcymbium* (Vinnersten, Manning, 2007; Manning & al., 2007; Hoya, Pedrolo-Monfort, 2008).

Изучение некоторых особенностей морфолого-анатомической структуры видов этих родов (Oganezova, 2000; Oganezova, 2002, 2004, 2007, 2008, 2011б; Oganezova, 2004) имело целью как решение вопроса о статусе некоторых спорных видов, так и получение новых данных в связи с проблемой состава самого рода *Colchicum*.

В процессе поиска новых подходов к решению вопроса объема рода *Colchicum* был сделан анализ коррелятивных особенностей географии, экологии, морфологии тычинок, стилодиев и чисел хромосом у видов рода *Colchicum* s. str. (Оганезова, 2011а). Выбор перечисленных признаков объясняется тем, что при незначительной изменчивости макроморфологии, структурные особенности генеративной сферы у видов этого рода в определенных пределах варьируют, что, очевидно, связано с опылением. В разных частях ареала рода также меняются числа хромосом и уровень ploidy видов *Colchicum*. Вероятнее всего это эволюционно значимые признаки.

В настоящей работе представлены данные анализа родов *Merendera* и *Bulbocodium*, сравнение полученных результатов с таковыми у *Colchicum* s. str. и их сопоставление с имеющимися данными по роду *Androcymbium*.

Материал и методика

Так же, как в публикации по роду *Colchicum* s. str. (Оганезова, 2011а), материалом служили данные по географии, экологии, морфологии цветка и числам хромосом всех известных 20 видов рода *Merendera* и 2 видов рода *Bulbocodium*. Самостоятельность некоторых видов оспаривается, но они включены в анализ, так как по результатам цитированных выше морфолого-анатомических работ отнесение их в синонимы можно оспорить. *Colchicum ignescens* Perss.¹ (Persson, 2007), у которого, судя по авторскому описанию, не образуется цветочной трубки (венчик раздельнолепестный), то есть он обладает базовым признаком, отличающим виды *Colchicum* от видов *Merendera*, обсуждается как вид рода *Merendera*.

Почти все виды родов *Merendera* и *Bulbocodium* синантные – цветы и листья отрастают одновременно весной (или в конце зимы). Только два вида – *M. filifolia* и *M. montana* (syn. *M. pyrenaica*) цветут в конце лета или в начале осени, а их листья во время цветения только начинают отрастать. Стефановъ (1926) называет эти виды субсинантными (*M. filifolia*) или субгистерантными (*M. montana*).

Большая часть данных по анализируемым признакам взяты из литературных источников: F. Brotero (1804), H. Coste (1906), Стефановъ (1926), Е. Г. Черняховская (1935), А. А. Гроссгейм (1940), А. И. Введенский (1963), Д. А. Очиаури (1963), D. H. Valentine (1980), B. Valdés (1980), C. D. Brikell (1984), P. Wendelbo (1985), Э. Ц. Габриэлян (1985, 1986, 1999, 2001), Valdés & al. (1987), K. Persson (1992, 2007), Ö. Varol (2005), В. И. Мельник и др. (2007). Данные по числам хромосом есть в некоторых из цитированных работ, кроме них использованы: C. D. Darlington, A. P. Wilie (1955), О. И. Захарьева, Л. М. Макушенко (1969), Ан. А. Федоров (1969), R. J. Moore (1973), А. И. Погосян (1981, 1997), М. Р. Бокерия

1 Persson, следуя Стефановъ (1926), признает единый род *Colchicum*, включающий все виды *Merendera* и *Bulbocodium*.

(1988, 1999), А. Л. Тахтаджян (1990), Р. Goldblatt (1990), Goldblatt, D. E. Jonson (1991, 1996), А. Ю. Магулаев (1992), Э. А. Назарова, А. Г. Гукасян (2004), Persson (2009).

Анализируемые признаки сгруппированы в Таблицах 1 (род *Merendera*) и 2 (род *Bulbocodium*). В Таблице 1 виды сгруппированы по географическим особенностям: виды из Восточного Средиземноморья, Западного Средиземноморья, Центральной Азии, Армянского нагорья с сопредельными территориями. В последнем случае имеется ввиду территория Большого Кавказа, Закавказья, западной части Иранского нагорья, Северного Ирака и восточных районов Турции. Виды (1-2) *Bulbocodium* (самостоятельность вида *B. versicolor* иногда оспаривается) распространены только в восточной части Субсредиземноморья и частично доходят до Западного Средиземноморья (Persson, 2007).

Авторы видов, синонимика приведены в Таблицах 1, 2.

Результаты работы и обсуждение

Основные особенности видов *Merendera* следующие (Таблица 1).

Их ареал (Карта 1, 2) ограничен сравнительно узкой полосой, протянувшейся от Западных Гималаев до Пиренейского полуострова и Северо-Западной Африки через южные области республик Средней Азии, северный и северо-западный Иран, Армянское нагорье и граничащие с ним Кавказ, Северный Ирак, Северную Анатолию, далее – запад Турции, Балканы, а после небольшой дизъюнкции – Западные Альпы, юго-запад Франции, Пиренеи, Пиренейский полуостров, включая небольшую область в северо-западной Африке и Балеарские острова. Все виды рода приурочены к открытым типам растительных сообществ, расположенным, начиная от уровня моря вплоть верхнего горного пояса.

Большинство видов рода с вариабельной экологией, морфологией, с разным основным числом хромосом сконцентрированы на Армянском нагорье и сопредельных территориях. К этой области приурочены 11 диплоидных видов, из которых 6 с основным числом $x=9$ (10), по 2 вида с основными числами $x=11$ и 12. У большинства видов *Merendera* этого региона фиксация пыльников с тычиночной нитью дорзальная; лишь у *M. ghalgana* связник с базальной фиксацией, но он настолько короткий, что пыльники частично подвижны.

У всех видов *Merendera* этого региона стилодии прямые, иногда со слабо изогнутым апексом. Рыльца стилодиев точечные, изредка встречается слабо избегающий тип. Как и у видов *Colchicum*, у *Merendera* отношения длины стилодиев и тычинок варьируют. Они могут быть равной длины, более высокие или более короткие относительно друг друга. У некоторых видов в популяции можно наблюдать присутствие всех вариантов. Для *M. trigyna* и *M. mirzoevae* отмечено явление разной степени редукции стилодиев, то есть формирование мужских типов цветков.

Три вида рода, произрастающие в Восточном Средиземноморье, морфологически мало отличаются от видов Армянского нагорья и сопредельных территорий. Можно указать только на меньшую вариабельность в морфологии изучаемых признаков – у всех этих видов дорзальная фиксация сходных по размерам пыльников, точечные рыльца стилодиев. Это полиплоидные виды, с основным числом $x=9$ и преобладанием числа $2n=54$.

На востоке ареала в Центральной Азии (включая Среднюю Азию) также распространены только 3 вида, два из которых современный монограф рода Persson (1992, 2007, 2009) ставит под сомнение. Его оспаривается видовой статус *M. jolanthae* и определенное для этого вида Захарьевой и Макушенко (1969) хромосомное число $2n=36$.

По Persson (2009), собранные в Копет-Даре (откуда описан спорный вид) и культивируемые в Гетеборгском ботаническом саду образцы принадлежат к *M. robusta* и у всех $2n=54$. Вид *M. hissarica*, по ее мнению, также сомнителен и нуждается в специальном исследовании. Только статус *M. robusta* не вызывает сомнений. Решить вопрос о самостоятельности спорных видов *M. jolanthae*, *M. hissarica* в рамках настоящей работы невозможно – не позволяет ограниченность доступного материала. Поскольку при изучении структуры листьев, нектарников и связников (Оганезова, 2002, 2004; Oganезова, 2004) были обнаружены некоторые отличия между образцами этих видов и *M. robusta*, я анализировала их как самостоятельные виды.

У *M. robusta* и *M. hissarica* базальная фиксация крупных пыльников, у изученного образца *M. jolanthae* – дорзальная. Отмечена вариабельность высоты стилодиев относительно тычинок. Центральноазиатские виды рода являются полиплоидами – гекса- (и тетра-?)плоиды с единственным основным числом $x=9$.

В самой западной части ареала рода – в Западном Средиземноморье – наблюдается снижение уровня вариабельности по всем анализируемым признакам и абсолютное преобладание гексаплоидов с основным числом $x=9$, $2n=54$ у трех видов рода этого региона.

Интересно заметить, что автор вида *M. androcymbioides* Valdés (1978) в первоописании указывает на базальную фиксацию пыльников, что совпадает с моими данными (Оганезова, 2002). В первоописании есть фотография с гербарного листа, судя по которой можно сказать, что этот тип фиксации пыльников сходен с таковым у *M. ghalgana*. Во “Flora vasculare de Andalucia Occidentale” Valdés (1987) называет тип фиксации пыльника этого вида субдорзальным. Очевидно, автор таким образом хотел указать на короткий связник, который придает некоторую подвижность пыльнику.

Еще одной особенностью этой части ареала рода является тенденция к гистерантности, характерная для двух других видов региона – *Merendera filifolia* и *M. montana*.

Особо хочу отметить, что у видов западной и восточной частей ареала рода базальный тип фиксации пыльников коррелирует с резким возрастанием их размеров (Таблица 1). Так например, у *M. filifolia* и *M. montana* размеры пыльников варьируют в пределах 5,5-17,0 мм, у центральноазиатских видов – от 3 (4)-16(18) мм. У всех остальных видов размеры пыльников варьируют в пределах 2-3-4 мм при дорзальном типе фиксации. Вероятно, вертикально ориентированные, неподвижные, крупные пыльники увеличивают вероятность автогамии у видов крайних частей ареала рода.

Что же касается видов рода *Bulbocodium* (Таблица 2), то вне зависимости от состава рода (является ли он моно- или олиготипным), это эфемероиды открытых сообществ Восточного Субсредиземноморья (*B. versicolor*) и Западного Средиземноморья (*B. vernum*) (Карта 1, 2). Восточный вид встречается на равнинной местности, в степях, лесостепях, западный – *B. vernum*, характерен для среднего и верхнего горных поясов. По обсуждаемым признакам между видами особых отличий нет. У них дорзальная фиксация небольших пыльников (3-4 мм), тычинки короче столбика завязи, у которого точечное рыльце. Оба вида представлены только диплоидами с основным числом $x=11$, $2n=22$. Кроме некоторой специфики в экологии, виды отличаются друг от друга только шириной листьев. У *B. vernum* листья более широкие (15 см x 1,5 см), чем у *B. versicolor* (15 см x 0,5-0,8 см). Это может быть следствием разного режима влажности местообитаний этих видов, приуроченных к различным уровням поясности.

Если сравнить полученные данные у видов *Merendera*, *Bulbocodium* друг с другом и с таковыми у видов рода *Colchicum* (Оганезова, 2011а), то выявляется следующее.

Ареалы обоих спорных родов *Merendera* и *Bulbocodium* почти не выходят за пределы ареала видов *Colchicum*, но для них характерна определенная специфика (Карта 1, 2). У видов *Merendera* четко обозначается единственный очаг видового многообразия и, вероятно, происхождения – это Армянское нагорье с сопредельными территориями. Именно там сосредоточены диплоидные виды с разным основным числом $x=9$ (10), 11, 12. В остальной части ареала представлены только полиплоидные виды с основным числом $x=9$. В морфологии тычинок и стилодиев видов *Merendera* Армянского нагорья и сопредельных территорий представлены почти все варианты типов фиксации пыльников с тычиночной нитью, отношений длины стилодиев и тычинок, формы стилодиев. Для отдельных видов выявлена тенденция к формированию однополых мужских цветков. Многообразием отличаются характерные для видов типы местообитаний, приуроченность к высотным поясам также варьирует в широких пределах. Сроки цветения колеблются с января до апреля-мая, соответственно варьируют и сроки плодоношения.

Виды из Восточного Средиземноморья по морфологии и другим признакам близки в видам Армянского нагорья, отличаются только отсутствием вариальности признака, полиплоидностью – $x=9$, $2n=54$ (42).

В центрально-азиатской части ареала рода отмечается незначительная вариальность в морфологии цветка, наличие крупных пыльников с базальным типом фиксации. У всех трех видов рода прослеживаются параллели с видами *Colchicum* из этого же региона – *C. luteum*, *C. kesselringii* (Оганезова, 2011а). Для центрально-азиатских *Colchicum* также характерна базальная фиксация крупных пыльников (их размеры могут варьировать от 4,5 до 17-20 мм), сходная с видами *Merendera* отношение длины тычинок и стилодиев.

Особо выделяются виды *Merendera* Западного Средиземноморья. Это также полиплоиды ($x=9$, $2n=54$), с базальной фиксацией очень крупных пыльников, тычинки могут быть равными по высоте со стилодиями. Наиболее интересной особенностью является то, что два из трех видов региона – осенне-цветущие, с тенденцией к гистерантности.

Все виды *Colchicum* этого региона гистерантные, у многих из них крупные пыльники и другие признаки строения тычинок и стилодиев, способствующие автогамии, уровень плоидности достигает $24x$ (Оганезова, 2011а).

Анализ позволяет заключить следующее: если в центральной части ареала рода *Merendera* – на Армянском нагорье с сопредельными территориями и соседнем Восточном Средиземноморье – в морфологии цветков всех видов тенденция к перекрестному опылению является доминантой, то по краям ареала появляются незначительные структурные перестройки, в какой-то степени позволяющие предположить возможность автогамии, хотя для видов *Merendera*² этот способ опыления является более проблематичным, чем для *Colchicum*.

В отличие от *Merendera* у видов *Colchicum* два очага диплоидных видов – в Юго-Восточном Средиземноморье и на Армянском нагорье с сопредельными территориями (Оганезова, 2011а). У видов, произрастающих вне очагов диплоидных видов морфология цветка изменяется следующим образом – появляются тычинки, превышающие стилодии, у стилодиев может быть изогнута верхушка, а

рыльце – низбегающей формы. Широко распространенным явлением становится формирование очень крупных пыльников с базальным типом сочленения с тычиночной нитью (Оганезова, 2011а). Отмеченные перестройки структуры цветка у видов *Colchicum* резко повышают возможность автогамии.

Таким образом, несмотря на наличие явных параллелей в структуре и биологии видов *Merendera* и *Colchicum*, основное отличие, вероятно, связано с большими ограничениями автогамии для рода *Merendera*, что и определяет специфику этого рода. Интересно, что для анцестрального рода *Androcymbium* характерна вариальная система полового размножения. Она представлена разными вариантами сочетаний самосовместимости-самонесовместимости (Membrives & al., 2002). По N. Membrives & al. (2001) в определенный период эволюции этого рода вектором была система размножения, что, возможно, стало причиной отличий между его видами и причиной современной дискуссии о его составе.

1. Виды родов *Merendera* и *Colchicum* довольно четко разграничены по особенностям их географического распространения – у рода *Merendera* есть единственный очаг многообразия диплоидных видов на Армянском нагорье с сопредельными территориями, тогда как у рода *Colchicum*, кроме этого очага, есть второй очаг диплоидных видов в юго-восточном Средиземноморье (Оганезова, 2011а).

2. Между данными родами есть отличия в биологии цветения, вегетации и плодоношения – у *Merendera* практически отсутствуют гистерантные виды, у *Colchicum* число гистерантных видов превышает синантные почти в два раза.

3. Судя по числам хромосом видов *Merendera*, для этого рода характерны только 3 основных числа: $x=9$, 11, 12. Иногда среди диплоидных популяций видов с Армянского нагорья, кроме обычного числа $2n=18$, встречается экземпляр с $2n=20$. Характерная для них полиплоидия вероятнее всего является алло- или автополиплоидией на основе единственного основного числа $x=9$. Полиплоидов на основе иного основного числа нет. Для видов *Colchicum* полиплоидия осуществляется на основе нескольких основных чисел. Persson & al. (2011) приводят следующий ряд основных чисел: $x=7$, 8, 9, 10, 11, 12. Также отмечается наличие неясных чисел, возможно анеуплоидов.

4. У видов *Merendera* тенденция к автогамии в морфологии цветка для видов из крайних точек ареала рода отмечена также, как у видов *Colchicum*, но выражена очень слабо. В качестве макроморфологических признаков, способствующих автогамии, замечен только базальный тип фиксации крупных пыльников. Другие изменения в морфологии цветка отсутствуют. Более того, отсутствие цветочной трубки, легкость деления околоцветника на отдельные листочки резко снижают возможность контакта пыльников с рыльцем стилодия. Выявленные отличия в географии, биологии, морфологии и кариологии между видами *Merendera* и *Colchicum*, на мой взгляд, являются достаточным основанием для признания необходимости сохранения *Merendera* в качестве самостоятельного рода.

Сходная ситуация характерна и для рода *Bulbocodium* (Таблица 2). Это моно- или олиготипный род, ареал которого, как в случае с *Merendera*, почти не выходит за границы ареалов видов *Colchicum*, но намного уже (Карта 2). Распространение рода в восточной части ареала ограничено субсредиземноморскими областями Восточной Европы, на западе – западным Средиземноморьем. На востоке ареала это растения открытых ксеромезофитных равнинных сообществ, в западной части ареала – средне- и высокогорных мезоксерофитных и мезофитных растительных сообществ. В морфологии цветка видов этого рода нет признаков, которые можно было бы считать приспособлениями в автогамии – листочки

2 Околоцветник *Merendera* легко распадается на отдельные лепестки, вследствие чего, прикрепленные к основанию ноготка тычинки значительно отдалены от стилодиев, что, на мой взгляд, делает почти невозможным контакт пыльников с точечным рыльцем в пределах одного цветка.

околоцветника сростаются лишь в основании, выше они остаются свободными, цветочная трубка не формируется, тычинки короче рыльца пестика, пыльники небольшие, стилодии отсутствуют – развивается единый столбик с точечным рыльцем. Для рода характерно основное число хромосом $x=11$, $2n=22$. Думаю, что существование этого таксона – результат усиления эволюционной тенденции к перекрестному типу опыления. Логично и его признать в качестве самостоятельного рода.

Возникает вопрос о происхождении этих таксонов. Как выше отмечено, эту проблему в настоящее время пытаются решить с помощью молекулярно-генетического метода и кладистического анализа. Данные молекулярно-генетического анализа комплекса родов *Androcymbium-Colchicum* s. l. (то есть включая виды *Merendera*, *Bulbocodium*) неоднозначны. В работах A. Vinnersten, G. Reeves (2003), Vinnersten, J. Manning (2007), посвященным филогенетическим связям в семействе *Colchicaceae*, проанализировано значительное число видов *Androcymbium*, 7 видов рода *Colchicum* s. str., *Bulbocodium vernum*. Кроме этих таксонов в работе Vinnersten, Reeves (2003) в качестве видов рода *Merendera* изучены *M. longifolia* Hutch., *M. schimperiana* Hochst., *M. montana*, а в другой (Vinnersten, Manning, 2007) – *M. schimperiana*, *M. montana*. В соответствии с последними данными виды *M. longifolia*, *M. schimperiana* являются синонимами *Androcymbium schimperianum* (Hochst.) Perss. & Del Hoyo (Persson, 2007). В этих работах сравнивались 3 интрона (отрезка) пластидной ДНК. В результате этих анализов и составления соответствующих кладограмм монофилия изученных видов *Androcymbium*, распространенных в западной и восточной частях Южной Африки и далее на север Африки (Карта 2), не подтвердилась. Виды рода оказались разделенными на 2 группы. В то же время объединение этих видов с комплексом *Colchicum* s. l., по мнению авторов, решало проблему монофилии этих таксонов. Сходные результаты получены в работах A. Hoyo, J. Pedrola-Monfort (2006), Manning, F. Forest, Vinnersten (2007), в которых число видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* также было очень ограниченным. Парафилию видов *Androcymbium* Hoyo, Pedrola-Monfort (2006) объясняют особенностью их распространения с Южной Африки на север континента в Средиземноморье через аридный тракт, сформированный в миоцене, и считают необходимым пересмотр таксономии и номенклатуры в трибе *Colchiceae*. Такая работа проделана в публикации Manning, Forest, Vinnersten (2007). Ее авторы предложили номенклатурные изменения видов *Androcymbium* в качестве видов рода *Colchicum*.

В более поздней работе Hoyo, Pedrola-Monfort (2008), в которой число сравниваемых интронов пластидной ДНК было увеличено и добавлен анализ признаков морфологии и биологии видов всего комплекса родов, авторы пришли к выводу, что объединение родов *Androcymbium* и *Colchicum* не обосновано, тогда как единый комплекс *Colchicum-Merendera-Bulbocodium* согласуется с полученными данными.

Исследование Persson & al. (2011) посвящено главным образом видам *Colchicum* s. l. (96 видов). Три вида *Androcymbium* и *Hexacyrtis dickiana* Dinter использованы авторами в качестве аутгруппы. Проведено сравнение 6 пластидных интронов ДНК, часть из которых использовалась в выше цитированных работах, часть – новые. Проанализированы также 33 морфологических признака, биология видов, числа хромосом. Построены отдельные кладограммы как по разным группам признаков, так и комбинированные. В последних учитываются разные комбинации признаков. Главной задачей исследования авторы считают выявление внутриродовой дифференциации, то есть установление подродов, секций для *Colchicum* s. l. В результате выяснилось, что подроды и секции *Colchicum*

s. l., предложенные Persson (2007), больше соответствуют полученным данным, чем таковые у Стефановъ (1926). Кладограмма, соответствующая только молекулярным признакам, разделила изученные виды *Colchicum* s. l. на большую группу видов, относящихся *Colchicum* s. str., и меньшую, в которой кроме видов *Merendera* и *Bulbocodium*, есть виды *C. luteum*, *C. kesselringii* в одной группе с *M. robusta*, а *C. schovitsii* в одной группе с *C. raddeanum* (= *M. raddeana*) и *C. kurdicum* (= *M. kurdica*). Интересно, что кладограмма морфологических признаков дает картину конвергентного развития не только в комплексе таксонов *Colchicum* s. l., но внутри самого рода *Colchicum* s. str. Комбинированные кладограммы – первая на основе морфологических и молекулярных признаков и вторая, в которую добавлены числа хромосом и уровень пloidности таксонов, в меньшей степени акцентировали дивергенцию таксонов. Авторы пришли к заключению, что нужны дальнейшие исследования, так как, хотя полученные данные свидетельствуют о парафилии *Colchicum* и *Androcymbium*, но незначительное число сравниваемых видов последнего, а также отсутствие данных по ядерным генам не может быть основанием для окончательного решения вопроса, как о статусе спорных родов, так и внутриродовой дифференциации видов *Colchicum*.

На мой взгляд, обзор этих работ, сделавших упор на данные молекулярно-генетического метода и кладистического анализа, еще раз доказывает, что эти методы имеют те же недостатки и достоинства, что остальные методы систематики (Оганезова, 2008) и не могут быть единственным основанием для ответа на спорные вопросы эволюции и таксономии. Считаю, что строить гипотезы эволюционного развития этого комплекса таксонов только на основании вышеприведенных работ не совсем оправдано. Вероятно, имеет смысл провести сравнительный анализ данных по морфологии, числам хромосом, экологическим особенностям исследуемых таксонов, с учетом структурно-функциональных связей, скоррелированности всех этих признаков с географией и биологией видов и затем сравнить, сопоставить полученные результаты с данными молекулярно-генетического метода с использованием кладистического анализа. Только после такого синтеза, вероятно, можно будет с большим основанием рассуждать о статусе и связях в этой группе спорных таксонов.

Такой базовый морфологический признак, как свободные листочки околоцветника, который четко отграничивают виды родов *Merendera*, *Bulbocodium* от *Colchicum*, считается примитивным. Persson & al. (2011) согласны с таким определением. Они считают свободный околоцветник плезиоморфным признаком. Раздельнолепестный венчик характерен для видов анцестрального рода *Androcymbium*. Наличие такой структуры у *Merendera* и *Bulbocodium*, считается унаследованным от этой предковой формы (Manning & al., 2007). Однако такой вывод противоречит географии, морфологии, цитологии и биологии видов *Merendera* и *Bulbocodium*. Ареалы видов этих родов отдалены от Юго-Восточного Средиземноморья, где распространены 2 вида *Androcymbium* (Карта 2) и сосредоточено многообразие как синантных, так и гистерантных видов *Colchicum* с наиболее варибельной морфологией цветка и числом хромосом. Этот регион вероятнее всего является очагом происхождения рода *Colchicum* (Оганезова, 2011а).

Контакты видов *Colchicum* с видами *Androcymbium* не ограничены этим районом Средиземноморья. Некоторые виды рода *Colchicum* контактируют с видами *Androcymbium* на всем протяжении Северной Африки.

Ареалы видов *Merendera* с видами *Androcymbium* соприкасаются только в Западном Средиземноморье, где распространены три вида *Merendera*, с явными признаками

Таблица 1. Виды рода *Merendera Ramond*

Виды	Распространение	Экология	Тип фиксации, размеры пыльника (мм)	Стилодии	Рыльце	Цвет./ Плод.	Числа хромосом	
							х	2n
I. 3 Средиземноморье								
<i>Merendera androcymbioides</i> B. Valdés	Испания — Андалузия, (эндемик)	Нижний пояс, сухие места	Базальная 3—4 (5)	=/ <	Точеч.	III / VI?	х=9	2n=54
<i>M. filifolia</i> Cambess	СЗ Африка, Ю Португ., Испания, Балейские о-ва, ЮВ Франция	Нижний пояс, песчаные почвы, сухие места	Базальная (5,5) 8-12 (17)	>/ =	Точеч.	IX-XI / II-IV?	х=9	2n=54
<i>M. montana</i> (L.) Lange	Пастбища в Ц Пиренеях (Фр., Исп.), С Португ.	Сухие места, известковые холмы, от н. до ср. пояса	Базальная (5,5) 8 -12 (17)	>	Точеч.	VIII-X / V-VI	х=9	2n=54/60 (54+0+6B)
II. В Средиземноморье								
<i>M. attica</i> (Spruner) Boiss. et Spruner (<i>M. rhodopea</i> Velen.)	Болгария, Греция, В Эгейские о-ва, 3 Турция	Открытые сухие, каменистые места, 200-2000 м	Дорзальн. 1,5—3	>/ = 1	Точеч.	XII-III / V?	х=9	2n=54
<i>M. sobolifera</i> Fish. & C. A. Mey.	От Балканского п-ова через ЮЗ Азию, Кавказ до Ц Азии	От сухих или болотистых мест в нижнем поясе до снежников; 800-2400 м	Дорзальн. 1,5 (2) -3,5 (4)	>/ =	Точеч.	III-IV / VI	х=9	2n=42. 54
<i>M. figlalii</i> Varol.	ЮЗ Турция (эндемик)	Открытые каменистые места, серпентинитовые скалы. 1900-2100 м	Дорзальн. ?	> 1	Точеч.	V / ?	х=9	2n=54
III. Армянское нагорье и сопредельные территории								
<i>M. manissadjanii</i> Azn.	С Анатолия, Армения.	На лугах, влажных местах, 1000-3000 м	Дорзальн. 4	=/ >	Слабо низбег.	IV-VI / VIII	х=11	2n=22
<i>M. mirzoevae</i> Gabr.	Армения (эндемик)	Сухие каменистые склоны, шибляк, (луг), 700-1000 (2300) м	Дорзальн. 4—6	> / ↓	Точеч.	I-II / IV-V	х=9	2n=18
<i>M. greuteri</i> Gabr.	Армения (эндемик)	Тракакантовая степь. 1500-1700 м	Дорзальн. 2-2,5	> / 1	Точеч.	IV-V / V-VI	?	?
<i>M. candidissima</i> Miscz. ex Grossh.	Ю Закавказье, Талыш	Тракакантники, можжевеловое редколесье, сухие каменистые места. 400-1800 м	Дорзальн. 4	>/ =	Точеч.	I-IV / IV-V	х=9	2n=18
<i>M. eichleri</i> (Regel) Boiss.	Предкавказье, Дагестан, В Закавказье	Сухие места, пески, травянистые склоны. До 1200 м	Дорзальн. 3-4	> 1	Точеч.	II-IV / IV-V	х=9	2n=18
<i>M. ghalgana</i> Ochiauri	Ц и В Кавказ (эндемик)	Субальпийские, альпийские луга, у снежников. 2400 м	Базальная 3 (3,5)	=	Точеч.	V / VII?	х=12	2n=24
<i>M. raddeana</i> Regel	Ц, ЮЗ Кавказ, ЮЗ, Ю Закавказье, Карабах, Талыш, В Турция, СЗ Иран	Субальпийские, альпийские задерненные луга, близ снежников. 2100-3400 м	Дорзальн. 2	>/ = / < 1	Точеч.	IV-V / VI-VII	х=9	2n=18, 20

<i>M. trigyna</i> (Steven ex Adam) Stapf	В Предкавказье, Кавказ, Закавказье, В Турция, СЗ Иран	Сухие каменистые места, горные степи. 800-2200 м	Дорзальн. 2—3	>/<↓ / 1	Точеч.	II-IV / V-VII	х=9	2n=18, 20
<i>M. wendelboi</i> (K. Perss.) Oganetzova	З Иран (эндемик)	На скальных или аллювиальных почвах близ снежников. 2000-3000 м	Дорзальн. (2,5) 3—4	> =	Точеч.	II-V / ?	х=12	2n=24
<i>Colchicum ignescens</i> K. Perss. (free tepals)	ЮВ Турция (Урфа, эндемик)	Горные склоны, вулканические почвы. 1500—1700 м	Дорзальн. (2,5) 3—3,8	=/<?	Точеч.	III-IV / V	х=11	2n=22
<i>M. kurdica</i> Bornm.	ЮВ Турция, З Иран, СВ Ирак	Лука, субальпийские луга, среди подушковидных колючек. От 1650 (Иран) до 3000 м	Дорзальн. 3—5	=/>	Точеч.	V-III / VII-...	х=9	2x=18, 20

IV. Центральная Азия

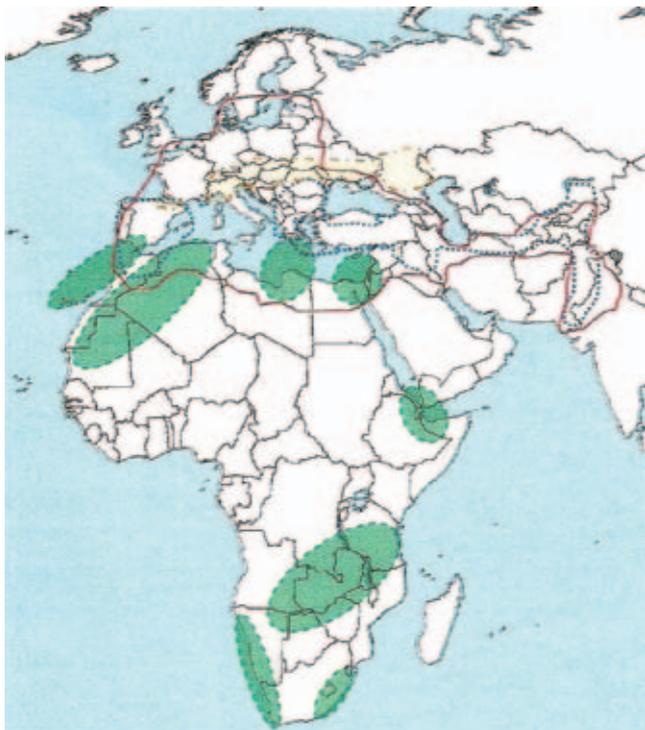
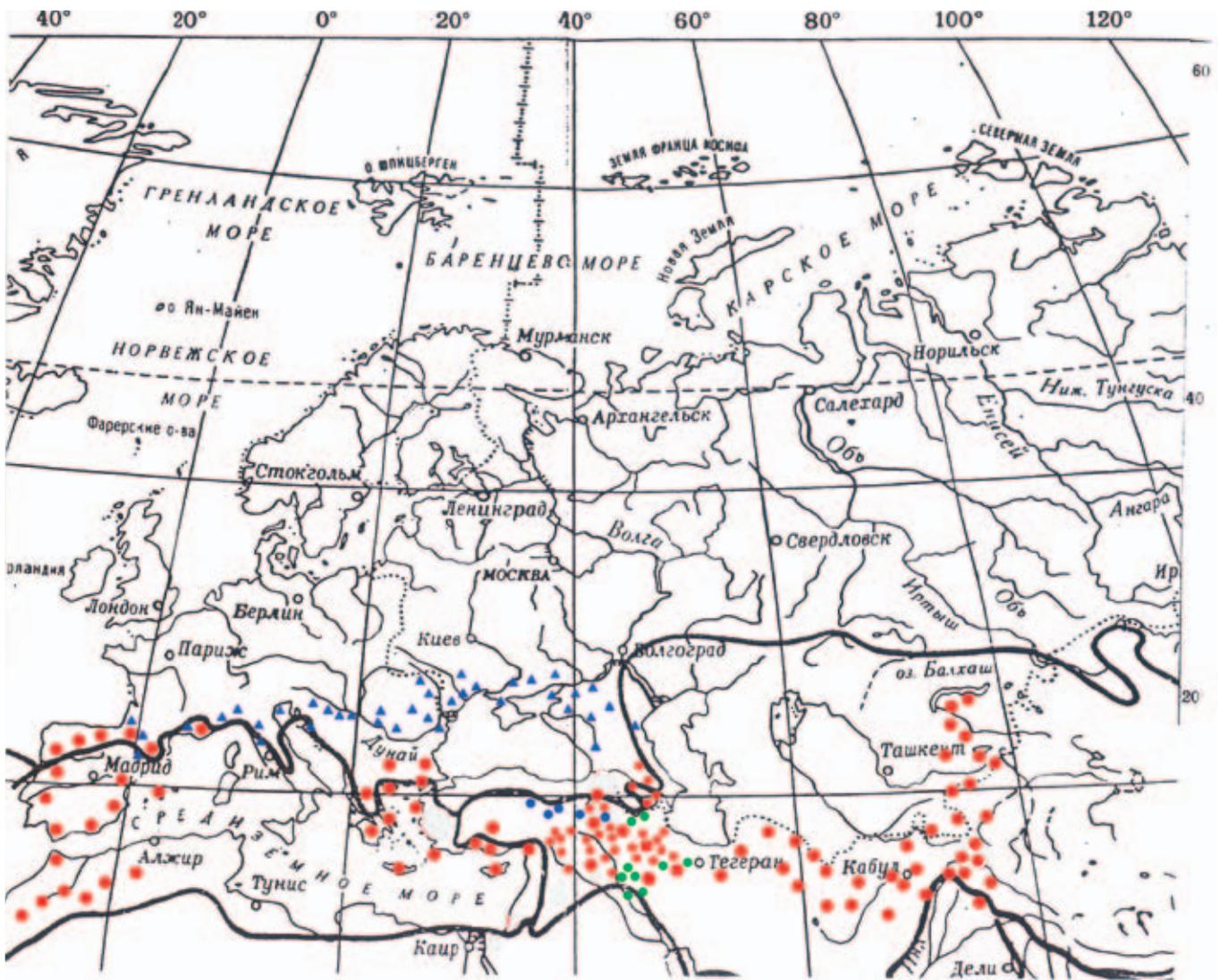
<i>M. robusta</i> Bunge	С, СВ Иран, Ц Азия до З Гималаев	От пустыни до высокогорных степей. 200-4500 м	Базальная (3) 4—16 (-18)	=/<? / 1	Точеч.	II-III / VI	х=9	2n=54
<i>M. hissarica</i> Regel	Памиро-Алай (эндемик)	Альпийская зона, у пятен снега. 2000-4000 м	Базальная 5—6 (8)	</>	Точеч.	VI/VII-VIII?	х=9	2n=54
<i>M. jolanthae</i> E. Czerniak.	ЮЗ, Ц Колетдаг (эндемик)	Глинистые склоны, гипсоносные холмы. Ср., верх. пояс	Дорзальн. 8-9 (13)	>	Точеч.	III-IV / ?	х=9	2n=36

Сокращения и условные обозначения: С – север, В – восток, З – запад, Ю – юг, Ц – центр; Фр. – Франция, Исп. – Испания, Португ. – Португалия; низбег. – низбегающее рыльце, точеч. – точечное рыльце; > — стилодии длиннее тычинок, < — стилодии короче тычинок, = — стилодии равны тычинкам, / — или, || — стилодии прямые, 1 — верхушки стилодиев слегка изогнуты, н. — нижний, ср. — средний, верх. — верхний горные пояса, дорзальн. — дорзальная.

Таблица 2. Виды рода *Vibocodium* L.

Виды	Распространение	Местообитания	Тип фиксации, размеры пыльника	Столбик	Рыльце	Цвет./ плод.	Число хромосом	
							х	2n
<i>Vibocodium vernalis</i> L.	Пиренеи, З Альпы (Фр., Швейц., Ит., Авст.)	Лука. 500—2000 м	Дорзальн. 3-4	>	Точеч.	III-V / ?	х=11	2n=22
<i>V. versicolor</i> Ker Gawl.	ЮВ, Ц Европа	Степи, лесостепи	Дорзальн. 3-3,8	>	Точеч.	III-IV / ?	х=11	2n=22

Сокращения те же, что в Таблице 1.: Швейц. — Швейцария, Ит. — Италия, Авст. — Австрия.



Карта 2. Ареалы родов: ■ *Androcymbium* (по Caujapé-Castells, & al., 2001); ○ *Colchicum*; ○ *Merendera*; ○ *Vulbocodium*

специализации (гексаплоиды с основным числом $x=9$, с базальной фиксацией пыльников, два вида этого региона обладают некоторой тенденцией к гистерантности и очень крупными пыльниками).

Мои сомнения по поводу эволюционной значимости контакта ареалов видов *Merendera* и *Androcymbium* в Западном Средиземноморье основаны на следующем. Авторы, изучавшие миграцию видов *Androcymbium* с юга Африки на север в Средиземноморье (Caujapé-Castells & al., 2001; Hoyó, Pedrola-Monfort, 2006) считают, что их распространение в районе последнего шло, вероятнее всего, с востока Средиземноморья на запад с локальными угасаниями в связи с несколькими климатическими изменениями в плиоцен-плейстоцене. Основанием для реконструкции путей миграции видов *Androcymbium* в Средиземноморье с востока на запад послужили следующие данные. По результатам молекулярного анализа североафриканские виды рода образуют монофилетическую группу, которая делится на 2 субклайда. Первый образован видами *A. rechingeri* Greuter / *A. psammophilum* Sventenius / *A. hierrense* Santos / *A. wyssianum* Beauverd & Turrett. Второй – видами *A. palestinum* Baker / *A. gramineum* (Cav.) McBride. Базальная позиция восточносредиземноморских видов *A. rechingeri* с острова Крит и *A. palestinum* из Израиля в этих субклайдах, а также факт слабой связи *A. rechingeri* с *A. wyssianum* из Алжира и канарскими видами рода – *A. psammophilum*, *A. hierrense*, позволили

предположить, что виды *Androcymbium*, распространенные в Восточном Средиземноморье, более древние.

На мой взгляд, отсутствие контактов диплоидных видов *Merendera* с наиболее древними в Средиземноморье видами *Androcymbium* позволяет предположить следующее: раздельнолепестность *Merendera* и *Bulbocodium* имеет вторичное происхождение. Она возникла в условиях развития тенденции к усилению перекрестного опыления, которая довольно четко характеризует эти два рода. Цветки их видов на начальных стадиях цветения имитируют цветочную трубку – у многих из них в основании ноготка есть специальные выросты и кармашки, которые поддерживают листочки околоцветника вместе. После посещения насекомыми эта целостность нарушается и тогда собственная пыльца теряет вероятность попасть на рыльце и составить конкуренцию с чужеродной пылью.

Persson & al. (2011) указывают на то, что в этой группе таксонов «обратная» эволюция наблюдается в хромосомных перестройках – у ряда видов отмечено сокращение числа хромосом от гексаплоидных рас к тетраплоидным. Может быть раздельнолепестность – проявление такой же «обратной» эволюции в морфологии цветка?

Что же касается формирования столбика у рода *Bulbocodium* – еще одного отличительного признака этого рода от видов рода *Colchicum*, то Persson & al. (2011) считают возможным пренебрегать этим признаком, иначе роды *Colchicum* и *Merendera*, в соответствии с кладистическим древом, построенным на основе молекулярно-генетических признаков, становятся парафилетиками. Трудно сказать насколько корректна такая аргументация.

Вероятно анцестральные формы для видов *Merendera*, *Bulbocodium* следует искать среди синантных видов *Colchicum*. Можно предположить, что предковые формы видов *Merendera* это, вероятнее всего, диплоидные расы *Colchicum* с $x=9$, происходящие с Армянского нагорья. Оттуда они мигрировали на восток и запад, что сопровождалось активным видообразованием. Что же касается рода *Bulbocodium*, то его предковые формы следует искать среди синантных видов *Colchicum* с $x=11$, распространенных в Субсредиземноморье или даже в Восточном Средиземноморье.

Заключение

По результатам проведенного исследования и сравнения полученных данных с таковыми по кладистическому анализу молекулярно-генетических и других признаков (Hoyo, Pedrola-Monfort, 2006, 2008; Vinnersten, Manning, 2007; Manning & al. 2007; Persson & al., 2011) я пришла к заключению, что основания для объединения родов *Colchicum-Merendera-Bulbocodium* в единый род *Colchicum* не убедительны и их можно оспорить.

Противоречат такому объединению не только известные морфологические отличия в строении листочков околоцветника, но также особенности географии, отличия в системе опыления и другие признаки.

У видов *Merendera* в отличие от *Colchicum* есть единственный очаг многообразия диплоидных видов, который находится в районе Армянского нагорья и сопредельных территорий. У синантных видов *Colchicum* таких очагов два. Один – на Армянском нагорье, второй совмещается с единственным очагом многообразия диплоидных гистерантных видов рода и находится в Юго-Восточном Средиземноморье.

Ареалы видов *Merendera* и *Bulbocodium* не достигают Юго-Восточного Средиземноморья, где распространены 2 вида анцестрального рода *Androcymbium*. Этот регион, будучи очагом многообразия как синантных, так и гистерантных диплоидных видов рода *Colchicum*, является местом их контакта с наиболее примитивными из средиземноморских видов рода *Androcymbium*.

Отличия есть в особенностях биологии сравниваемых таксонов. Отсутствие явления гистерантности, несмотря на распространение видов *Merendera* и *Bulbocodium* в Средиземноморье, приуроченность только к открытым типам растительных сообществ отличает их от видов *Colchicum*. Выявлены отличия видов *Colchicum* от видов *Merendera* в стратегии формирования механической ткани листа (Оганезова, 2007).

Такие значимые для этих таксонов признаки цветка, как раздельнолепестность (*Merendera*, *Bulbocodium*) и формирование единого столбика (*Bulbocodium*), при исключительно точечном типе рыльца считаю возможным интерпретировать как вторично развитую структурную особенность цветка, направленную на снижение (исключение) вероятности автогамии. Это еще одна отличительная особенность этих таксонов от видов *Colchicum*.

Интересно также то, что у видов *Merendera* основные числа хромосом ограничены вариантами $x=9$, (10), 11, 12, у *Bulbocodium* – $x=11$, в отличие от гораздо большей вариабельности этого признака у видов *Colchicum* (Persson, 2007; Persson & al., 2011).

У *Androcymbium* вариабельность по основным числам хромосом характерна только для очага наибольшего многообразия – Юго-Западной Африки, где произрастают около 35 видов, с основными числами $x=9$, 10, 11, все диплоиды. Все средиземноморские виды *Androcymbium* также диплоиды с основным числом $x=9$, $2n=18$ (Montserrat & al., 2002).

Полиплоидия у видов *Merendera* отмечается только на основе числа $x=9$. Это можно считать аргументом в пользу происхождения видов этого рода из синантных видов *Colchicum*, для которых это основное число также является основой полиплоидии.

Синантность абсолютного большинства видов *Merendera* и *Bulbocodium* и некоторые из вышеотмеченных их особенностей – еще одно основание считать их производными от синантных видов *Colchicum*. Видовое многообразие *Merendera* в восточной части ареала, более северное распространение видов *Bulbocodium* объясняет параллелизм их свойств с синантными видами *Colchicum* s. str. и является косвенным свидетельством их вероятной эволюционной близости. Предковые формы этих родов, вероятно, следует искать на Армянском нагорье для *Merendera* и Восточном Средиземноморье (может быть шире, включая восточное Средиземноморье) для видов (или вида) *Bulbocodium*.

Противоречивость результатов, полученных в цитированных выше кладистических работах, анализирующих молекулярно-генетические признаки, вероятно, преодолима. Имеет смысл попытка нового кладистического анализа, в котором будут учтены данные настоящей работы для этого спорного комплекса таксонов, и в который будут вовлечены новые интроны (включая ядерные, как это предлагают Persson & al., 2011). Результаты могли бы дать новый материал для обсуждения.

Адаптивный и эволюционный смысл «обратной» эволюции видов *Merendera* и *Bulbocodium*, вероятнее всего, связан с приуроченностью их абсолютного большинства к весеннему цветению и вегетации, к освоению относительно холодных, экологически сложных биотопов, требующих большей лабильности, что обеспечивается активным смещением генов, то есть перекрестным опылением. Характерный для них тип вегетации совпадает с периодом наиболее высокой активности насекомых-опылителей. Популяции многих видов *Merendera* и *Bulbocodium* характеризуются обилием и устойчивостью.

Таким образом, на примере синантных видов рода *Colchicum* (Оганезова, 2011 а) и видов рода *Merendera* еще раз подтверждается феномен Армянского нагорья, как одного из активных центров эволюции растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бокерия М. Р. 1988. Числа хромосом некоторых представителей родов *Colchicum* и *Merendera* (*Melanthiaceae*) с Кавказа // Бот. журн., 73, 3: 453-454.
- Бокерия М. Р. 1999. Карисистематика представителей семейства *Colchicaceae* DC. на Кавказе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 36 с.
- Введенский А. И. 1963. *Merendera* Ramond // Флора Таджикистана ССР, 2: 181-184. Москва-Ленинград.
- Габриэлян Э. Ц. 1985. *Merendera sobolifera* С. А. Мей. в Армении // Биолог. журн. Армении, 38,10: 905-906.
- Габриэлян Э. Ц. 1986. Новый эндемичный вид *Merendera mirzoevae* (*Liliaceae*) из Армении // Биолог. журн. Армении, 39, 7: 581-585.
- Габриэлян Э. Ц. 2001. Род *Merendera* Ramond // Флора Армении, 10: 31-40. А. R. G. Gantner Verlag K. G. Ruggel.
- Гроссгейм А. А. 1940. Род *Merendera* Ramond // Флора Кавказа, 2: 92-93. Баку.
- Захарьева О. И., Макушенко Л. М. 1969. Хромосомные числа однодольных растений из семейств *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Araceae* // Бот. журн., 54, 8: 1213-1227.
- Магулаев А. Ю. 1992. Числа хромосом некоторых сосудистых растений флоры Северного Кавказа // Бот. журн., 77, 10: 88-90.
- Мельник В. И., Гриценко В. В., Шевченко Д. Ю. 2006. *Bulbocodium versicolor* (*Melanthiaceae*) в Украине // Бот. журн., 91, 10: 1528-1537.
- Мельник В. И., Гриценко В. В., Шевченко Д. Ю., Диденко С. Я. 2007. *Bulbocodium versicolor* (*Melanthiaceae*) – редкий вид флоры Европы. Киев. 43 с.
- Назарова Э. А., Гукасян А. Г. 2004. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван: 171.
- Оганезова Г. Г. 2002. Анатомия кавказских видов рода *Merendera* (*Colchicaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн., 87,2: 19-33.
- Оганезова Г. Г. 2004. Дополнения к анатомо-морфологическому исследованию видов *Merendera* (*Colchicaceae*) // Флора, растит., раст. рес. Армении, 15: 50-54.
- Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* // Флора, растит., раст. рес. Армении, 16: 39-47.
- Оганезова Г. Г. 2008. О проблеме таксономической категории род (на примере комплекса родов *Androcymbium-Colchicum* s. l., сем. *Colchicaceae*) // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Матер. междунар. конф., Ереван: 149-152.
- Оганезова Г. Г. 2011а. Особенности географии и направлений эволюции гистерантных и синантных видов рода *Colchicum* s. str. (*Colchicaceae*) // Takhtajania, 1: 87-97.
- Оганезова Г. Г. 2011б. Анатомо-морфологические особенности видов рода *Colchicum* в связи с систематикой некоторых спорных таксонов // Takhtajania, 1: 98-109.
- Очиаури Д. А., 1963. Новый вид рода *Merendera* с Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23: 63-65.
- Погосян А. И., 1981. Числа хромосом некоторых цветковых растений флоры Армении (*Iridaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*) // Флора, растит., раст. рес. АрмССР, 8: 5-23.
- Погосян А. И. 1997. Числа хромосом видов однодольных из Закавказья // Бот. журн., 82, 6:117-118.
- Стефановъ Б. 1926. Монография на роды *Colchicum*. София. 100 с.
- Тахтаджян А. Л. (ред.) 1990. Числа хромосом цветковых растений СССР. Москва. 508 с.
- Федоров Ан. А. (ред.) 1969. Хромосомные числа цветковых растений. Ленинград. 927 с.
- Цвелев Н. Н. 1979. Род *Bulbocodium* L. // Флора Европейской части СССР, 4: 218. Ленинград.
- Черняховская Е. Г. 1935. Роды *Merendera* и *Bulbocodium* // Флора СССР, 4: 16-23. Москва-Ленинград.
- Brickell C. D. 1984. *Merendera* Ramond // Flora of Turkey, 8: 351-354. Edinburgh.
- Brotero F. M. A. 1804. *Colchicum multiflorum* // Flora Lusitana, 1: 597. Olissipone.
- Caujapé-Castells J., Jansen R. K., Membrives N., Pedrola-Monfort J., Montserrat J. P., Ardanuy A., 2001. Historical biogeography of *Androcymbium* Willd. (*Colchicaceae*) in Africa: evidence from DNA RFLPs // Bot. Journ. Linn. Soc., 136, 4: 379-392.
- Coste H. 1906. *Merendera* Ramond, *Bulbocodium* L. // Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes: 297-298. Paris.
- Darlington C. D., Wilie A. P. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. London. 519 p.
- Gabrielián E. C. 1999. *Merendera greuteri* (*Colchicaceae*), a new endemic species from Armenia // Флора, растит., раст. рес. Армении, 12: 15-16.
- Goldblatt P. (ed.) 1990. Index to plant chromosome numbers. 1986-1987. 243 p.
- Goldblatt P., Johnson D. E. (eds.) 1991. Index to plant chromosome numbers. 1988-1989. 238 p.
- Goldblatt P., Johnson D. E. (eds.) 1996. Index to plant chromosome numbers. 1992-1993. 276 p.
- Hoyo A. D., Pedrola-Monfort J. 2006. Missing links between disjunct population of *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in Africa using chloroplast DNA noncoding sequence // Aliso, 22: 606-618.
- Hoyo A. D., Pedrola-Monfort J. 2008. Phylogeny of *Androcymbium* (*Colchicaceae*) based morphology and DNA sequences // Plant Syst. Evol., 273: 151-167.
- Manning J., Forest F., Vinnersten A. 2007. The genus *Colchicum* L. redefined to include *Androcymbium* Willd. based on molecular evidence // Taxon, 56, 3: 872-882.
- Membrives N., Pedrola-Monfort J., Caujapé-Castells J. 2001. Relative influence of biological versus historical factors on isozyme variation of the *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in Africa // Plant Syst. Evol., 229: 237-260.
- Membrives N., Caujapé-Castells J., Ardanuy A. 2002. Reproductive biology of the genus *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in western Africa // Orsis, 17: 37-59.
- Montserrat J. M., Membrives N., Caujapé-Castells J., Pedrola-Monfort J. 2002. Números cromosómicos de algunas especies surafricanas del género *Androcymbium* Willd. (*Colchicaceae*) // Lagasalia, 22, 2: 145-151.
- Moore R. J. 1973. Index to plant chromosome numbers. 1967-1971. *Merendera* Ramond: 120. Utrecht.
- Oganезова G. H. 2004. The genus *Merendera* (*Colchicaceae*) systematics on the anatomical data // Flora, vegetation and plant resources of Armenia, 15: 43-49.
- Persson K. 1992. *Colchicum* L. // Flora Iranica, 170: 24-37. Graz.
- Persson K. 2007. Nomenclature synopsis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) with some new species and combinations // Bot. Jahrb. Syst., 127, 2: 166-242.
- Persson K. 2009. *Colchicaceae*. *Colchicum* // Marhold K. (ed.) IAPT/IOPB chromosome data 7. Taxon, 58,1: 181-183.
- Persson K., Petersen G., Hoyo A., Seberg O., Jørgensen T. 2001. A phylogenetic analysis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) based on sequence from six plastid region // Taxon, 60, 5: 1349-1365.
- Valdés B. 1978. *Merendera androcymbioides* Valdés. sp.nov. // Lagasalia, 7, 2: 159-162.
- Valdés B. 1980 Genus *Merendera* Ramond // Flora Europea, 5: 25. Cambridge.
- Valdés B. 1987. *Merendera* Ramond // Flora vasculare de Andalucía Occidentale. 3: 429-430. Barcelona.
- Valentine D. H., 1980. Genus *Bulbocodium* L. // Flora Europea, 5: 25. Cambridge.
- Varol Ö., 2005. *Merendera figlalii* (*Colchicaceae*), a new species from southern Anatolia, Turkey // Belgian Journ. Bot., 138, 1: 89-92.
- Vinnersten A., Manning J. 2007. A new classification of *Colchicaceae* // Taxon, 56, 1: 171-178.
- Wendelbo P. 1985. Genus *Colchicum* L. // Townsend C.C., Guest & al. (eds.) Flora of Iraq, 8: 44-53. Baghdad.