

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *COLCHICUM* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ НЕКОТОРЫХ СПОРНЫХ ТАКСОНОВ

Целый ряд видов рода, описанных из Южного Закавказья и Восточной Европы, считаются или сомнительными (Brickell, 1980) или же их самостоятельность отрицается (Brickell, 1984; Persson, 2007). Для решения вопроса предпринято сравнительное анатомо-морфологическое изучение структуры листа, тычиночного нектарника и связника 21 вида рода. Кроме них в сравнение включены произрастающие в Армении и ранее изученные 5 видов рода и также изученный *C. freynii* (Оганезова, 2000) с некоторыми новыми данными. По результатам работы подтвержден видовой статус *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. goharae*, *C. zangezorum*, *C. ancyrense* (включая *C. biebersteinii*), *C. fominii*, *C. laetum*. Вероятнее всего *C. pannonicum* следует рассматривать как разновидность *C. autumnale* var. *pannonicum*, а *C. luzitanum* достаточно отграничен от *C. autumnale* и нет оснований для включения его в группу родства последнего.

Выявлены морфологическая разнотипность в связнике и нектарнике видов *Colchicum*. Они нуждаются в отдельном специальном исследовании. Но их наличие выявляет характерные для рода эволюционные перестройки генеративной сферы, связанные с процессом опыления. Это дополняет полученные данные о возможной перестройке в стратегии системы генеративного размножения рода в разных частях его ареала (Оганезова, 2011).

Colchicum, спорные виды, Южное Закавказье, Восточная Европа, эволюция опыления.

Օգանեզովա Գ. Կ. *Colchicum* ցեղի անսպասելի-մորֆոլոգիական տեսակների հարկանիչները կապված վիճելի փաթսոնների կարգաբանության հետ: Հարավային Անդրկովկասից և Արևելյան Եվրոպայից նկարագրված *Colchicum* ցեղի մի շարք տեսակներ համարվում են կասկածելի (Brickell, 1980) կամ նույնիսկ ոչ ինքնուրույն (Brickell, 1984; Persson, 2007): Հարցը պարզելու համար կատարվել է *Colchicum* ցեղի 21 տեսակի տերևի, ամէջային նեկտարանոցի, կապիչի անսպասելի-մորֆոլոգիական ուսումնասիրում: Համեմատություն է կատարվել նաև Հայաստանում աճող, նախկինում ուսումնասիրված 5 տեսակների և *C. freynii* հետ (Оганезова, 2000), ներառելով մի շարք նոր տվյալներ: Արդյունքում հաստատվել է *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. goharae*, *C. zangezorum*, *C. ancyrense* (ներառյալ *C. biebersteinii*), *C. fominii*, *C. laetum* տեսակների ինքնուրույնությունը: *C. pannonicum* հավանական է պետք է դասվի որպես *C. autumnale* var. *pannonicum*, իսկ *C. luzitanum* բավականին տարբերվում է *C. autumnale* տեսակից և նրանք միասին խմբավորելու համար չկան հիմքեր:

Տարբեր տեսակների մոտ հայտնաբերված ամէջային նեկտարանոցի և կապիչի կառուցվածքներում մորֆոլոգիական տարբերակները պահանջում են առանձին ուսումնասիրում, բայց արդեն այդ երևույթի առկայությունը հուշում է, որ ցեղին բնորոշ է փոշոտման հետ կապված գեներատիվ ոլորտի փոփոխություններ: Այդ փաստերը հավանաբար կարելի է համարել լրացուցիչ ապացույցներ արևելյան տարբեր հատվածներում ցեղին բնորոշ գեներատիվ բազմացման ռազմավարության վերակառուցման մասին (Оганезова, 2011):

Colchicum, վիճելի տեսակներ, Հարավային Անդրկովկաս, Արևելյան Եվրոպա, փոշոտման էվոլյուցիա

Oganezova G. H. Peculiarities of *Colchicum* Species Connected with the Systematics of Disputable Taxa. Some species of genus *Colchicum* described from Southern Transcaucasia and East Europe are either considered their independence is arguable or negated (Brickell, 1984; Persson, 2007). To solve this problem a comparative anatomo-morphological study of the leaf, nectary and stamen connective structures of 21 species of the genus was carried out. In addition to it, the comparison includes some new data on 5 species from Armenia as well as on *C. freynii* that were investigated earlier (Oganezova, 2000). As a result the species status for *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. goharae*, *C. zangezorum*, *C. ancyrense* (including *C. biebersteinii*), *C. fominii*, *C. laetum* was confirmed. *C. pannonicum* must apparently be considered as a variety of *C. autumnale*, whereas *C. luzitanum* distinguishes considerably from *C. autumnale* and there are not any reasons to include it in the affinity group of the latter.

Morphological varieties of the nectary and stamen connective structures characteristic for the *Colchicum* species were revealed, which needs an additional special investigation. In the nectary structure there were found different types of the vascular system and secretory tissue with a probably different nectar productivity. In the connectives there were revealed variations of the vascular system and of the stamen filament structure that allows the anthers of different species to be differently arranged in a flower. Nevertheless, the presence of the above-mentioned varieties reveals the characteristic for *Colchicum* evolutionary transformations of the generative organs that are connected with pollination. This complements the obtained data on the potential changes in the strategy of the generative reproduction system of the genus in the different parts of its area (Oganezova, 2011).

Colchicum, disputable species, Southern Transcaucasia, East Europe, evolution of pollination

Проблема рода *Colchicum* — его систематика, связи с близкими таксонами остается дискуссионной. Современный монограф рода К. Persson (1992, 2007) придерживается концепции его объема, следуя Б. Стефанову (1926) и включает в его состав 99 видов (вместе с 14 видами *Merendera* и *Bulbocodium*). Еще 2 вида *Colchicum* × *agrippinum* hort. Angl. ex Baker и *C. × byzantinum* Ker Gawl. рассматривает в качестве гибридов. Не считая исключенных видов из родов *Lloydia*, *Iris*, *Androcymbium*, Persson переводит в синонимы целый ряд видов. В их числе *C. fominii* Bordz. (syn. *C. arenarium* Waldst. & Kit); *C. pannonicum* Griseb. & Schenk (syn. *C. autumnale* L. — во «Флора СР Србији» этот таксон приведен как *C. autumnale* L. var. *pannonicum* (Griseb. & Schenk) Zahariadi (Диклић, 1975). Исключен также *C. biebersteinii* Rouy — это незаконное название, что признано и другими авторами, но в его интерпретации есть разночтения. Этот вид Persson (2007) включает в состав *C. triphyllum* Kunze, а Н. Н. Цвелев (1979) — в *C. ancyrense* Burt. По мнению Цвелева *C. triphyllum* является западно-средиземноморским видом (ареал — юг Франции, Испания), а образцы из Восточной Европы, включая *C. biebersteinii*, принадлежат к *C. zangezorum*. Persson исключает также вид *C. zangezorum* Grossh., который относит в синонимы *C. freynii* Bornm. и виды *C. ninae* Sosn., *C. bifolium* Freyn. & Sint., *C. goharae* Gabr. в синонимы *C. szovitsii* Fisch. & C. A. Mey.

Во «Flora of Europeae» С. D. Brickell (1980) выражает сомнение по поводу самостоятельности *C. fominii* и *C. laetum* Steven; выделяет группу *C. autumnale* в составе собственно *C. autumnale*, *C. neapolitanum* (Ten.) Ten., *C. luzitanum* Brot, *C. lingulatum* Boiss. & Spuner, *C. pannonicum* Sart., Orph. & Heldr. Persson (2007) это не комментирует. Во «Flora of Turkey» Brickell (1984) приводит *C. ancyrense* B. L. Burt как синоним *C. triphyllum*, а *C. serpentinum* Woronow считает синонимом *C. falcifolium* Stapf. Persson (2007) в своем списке сохраняет *C. serpentinum* и приводит целый ряд новых, описанных ею видов рода с территориями Турции и Греции (Persson, 1988, 1999a, b, c, 2001, 2005, 2007). Именно эта область, по ее мнению, является очагом видового многообразия *Colchicum*.

Изучение особенностей географического распределения очагов диплоидных синантных и гистерантных видов рода, сопоставление этих данных с особенностями морфологии цветка показало, что в отмеченном Persson (2007) регионе встречаются два потока видообразования как синантных, так и гистерантных видов рода. Синантные виды мигрируют с Армянского нагорья и сопредельных территорий, гистерантные — с Юго-Восточного Средиземноморья (Оганезова, 2011). Наличие очага видообразования синантных видов на Армянском нагорье является достоверным фактом. В связи с этим необъяснимы сомнения по поводу самостоятельности целого ряда видов рода *Colchicum*, описанных разными авторами и признанных на основе тщательного изучения их южнокавказских популяций (Бокерия, 1999; Gabrielian, 2000, Габриэлян, 2001). Не ясна ситуация с некоторыми восточноевропейскими видами, которые, по мнению Brickell (1980), нуждаются в изучении. Задачей настоящего исследования является уточнение таксономического статуса спорных видов из Восточной Европы и Кавказа.

Материал и методика

В основе методики работы — сравнительный анатомо-морфологический метод. В более ранних работах была установлена видоспецифичность структурных особенностей листа (особенности центральной жилки и края

листа), тычиночных нектарников и связников видов *Colchicum* и близкого рода *Merendera*. В работе проводится сравнение этих структур как у ранее изученных видов рода *Colchicum* (Oganetzova, 2000), так и новых видов из разных точек ареала, среди которых есть как спорные, так и неоспариваемые виды. По результатам сравнения сделаны соответствующие выводы. Применялась обычная методика микрофотографирования для сравнительно-анатомического изучения (микроскоп МБИ-6). В работе представлены схематические рисунки строения листьев, нектарников и связников, основанные на оригинальных рисунках всех изученных видов.

Сложности работы с материалом заключались в его неоднородности. Изучался как гербарный материал с большим разбросом дат сборов, так и свежезафиксированный (фиксаж FAA). Для препаратов, сделанных с образцов с очень старыми датами сборов применялась обработка молочной кислотой, что позволяло частично восстановить смятые ткани. К сожалению, не для всех видов (особенно гистерантных) удалось собрать образцы всех нужных тканей, для ряда видов отсутствовали или части цветка или, чаще, листа. Названия видов для всех гербарных образцов приведены в соответствии с названиями на этикетках.

В дополнение к ранее изученным видам рода (Oganetzova, 2000) исследовались образцы следующих видов.

1. *C. autumnale* L.: Россия, Ленинградская обл., Тосненский р-он. 6 км на восток от железнодорожной ст. Трубниково, луг на опушке у края поля. 4.VI. 1992. А. О. Хааре; Россия, Псковская обл. Себежский р-он, деревня Мостице, луг у ручья. 29.09.2003. Г. Ю. Конечная; Bohemia centralis, distr. Praha: in pratis subhumidis in valle apud pagi Rodotin. V. 1933. Leg. J. Dostál. ERE 69547; Bohemia borealis, distr. Trutnov: in pratis situ meridionali ab oppido Hostinné. 10.1930. A. Z. Hnízdo. ERE 69546; Украина, Закарпатская обл. окр. г. Мукачэво на лугу. 31.VIII 1957. Leg., det. Э. Габриэлян. ERE 30270; Madrid: cercedilla, en la Dehesa de Navacerrada. 14-IX-1926. Lect. J. Hernández. Det. J. Borja. ERE 62185; экземпляры этого вида культивируются в Ереванском бот. саду Института ботаники НАН РА, они выращены из клубнелуковиц, привезенных А. Н. Гнатюк из Бот.сада имени Гришка (Украина, Киев) в 2008 г.

2. *C. pannonicum* Griseb. & Schenk: Banat. — VIII. 1901. Leg./Teste Sagorsky. ERE 6871.

3. *C. parnassicum* Sart., Orph. & Heldr.: Греция, горы Парнассос, скалы над горнолыжным центром Фтеролакка. 1700—2100 м. 13.09.1989. Е. Gabrielian. ERE 70985.

4. *C. luzitanum* Brot.: Italy, Toscana, Pisa province, Monterfoli-Caselli reserve. In lecina valley marshy place. 13. 09. 2007. Е. Gabrielian. ERE 80032.

5. *C. speciosum* Steven Россия, Ставропольский край, Карачаево-Черкесская АО, Теберда. Недалеко от Клухорского перевала, высота 6000—7000 футов. 1906. VI.1. А. А. Атаманских. ERE 73807; Россия, Краснодарский край, пос. Чвежиже между Адлером и Красной поляной, пойма р. Чвежиже. 1987. 7. IV. 2328/244. Е. Мордак, Д. Дорофеев, Т. Попова; ERE 30705. Россия, Дагестан, Рушувский р-он, с. Курдул, р. Хуран — у самых источников, горн. перевал Ах-Бунахан-ял. Нижние альпийские полосы. В понижениях. 23.09.39. А. А. Ахвердов. Опр. Д. И. Соновский. ТБИ; Грузия, Кахетия, Лагодехи, г. Хочал-даг. В лесу (верхняя граница). Образует заросли. 14.05.1939. О. Капеллер. ТБИ; Грузия, Джавахетия. По дороге на озеро Мабашури, за перевалом 2100 м. 13.09.1957. Leg. А. Кутателадзе, И. Манденова, А. Шхиян. Det. А. Кутателадзе. ТБИ.

6. *C. serpentinum* Woronow ex Miscz.: J. Bornmüller, Fl. Exs. Anatoliae orientalis 1889. *Colchicum montanum* (?) N 6, Amasia in regionis montanae pascuis aprius alt. 800"

s. m. Legi 18. III 1889. *C. serpentinum*. Det. K. Persson 10.5.1990. LE.

7. *C. ritchii* R. Br.: Израиль, пустыня Негев, в окрестностях мемориала Бээр Шевы, на песках. 31.1.1997. Е. Gabrielian, О. Fragman, А. Danin. ERE 78571; Израиль, к югу от Бээр Шева, на лесовых склонах. 31.1.1997. Э. Габриэлян. ERE 78569.

8. *C. bivonae* Guss.: Греция, Сев. Пелопоннес, близ небольшой церкви над селом Ано Кастрити, вечнозеленый скраб (маквис в перемешку с фриганой), 800 м н.у.м. 12.9.1989. Э. Габриэлян. ERE 70986.

9. *C. decaisnea* Boiss.: Fl. Palaestinae exiccata. Fl. Or., V (1884), p. 157. A showy mountain plant, appearing in early winter, only in the mediterranean part of Palestine. A. Eig. Jerusalem; tilled fields and olive groves 28. X. 1927. Leg. M. Zohary & N. Feinbrun. ERE 6869.

10. *C. stevenii* Kunth: Flora Palaestinae exiccata. Pl. Enum., V, p. 144. Herzlia, near Tel-Aviv, sandstone hills. 4. XI.1927. M. Zohary, N. Feinbrun. ERE 6874; Израиль, Верхняя Галилея, плато Дальтон, близ смотровой вышки. 29.1.1997. Е. Gabrielian, О. Fragman. ERE 78468; Израиль, Иерусалим, Катамон, февраль, 1995. Э. Габриэлян. ERE 77390; Израиль, Иерусалим, р-он Вост. Тальниот, открытый склон, ~700 м. Растет вместе с *Ungernia maritime* Baker, 2.01.2011. Т. Д. Шиммель.

11. *C. laetum* Steven: Россия, Грозненская обл. Ногайские степи. Волнистая равнина. 20 км к востоку от с. Ачикулак. Разнотравно-мятликово-тырсовая на вершине плоского песчаного бугра. 17.IV. 1954. Г. Н. Непли. LE; Россия, Калмыцкая авт. обл. Ергени Манычский улус. По дороге от ст. Елиста к с. Коргольту. 1929. IX.12. Козакевич. LE.

12. *C. arenarium* Waldst. & Kit.: Ungarn: Budapest. 1899. Magocsy et Pollak. ERE 32727.

13. *C. ancyrense* B. L. Burt: Flora Odessana. Herb Snedinsky, на полях и дачах Одессы. Цветы 6—26 марта 1868 г. LE; Украина, Киев, собран в культуре 25. 03. 2008 в НБС им. Гришко, куда привезен из Крыма, окр. Шebetовка в 2002 г. А. Н. Гнатюк.

14. *C. fominii* Bordz. Flora Romaniae exiccata. In coll. apricis, m. Alah-Bair (г. Hirsova) R?R, 9.IV. 54. Zahariadi. ERE 35337; Украина, Киев, собран А. Н. Гнатюк в культуре. 1.10.2008 в НБС им. Гришко, куда привезен из окр. с. Кардамичево, Одесской обл. в 2007 г. *C. fominii* Bordz. an *C. arenarium* W. et K.: Flora Romaniae exiccata. Coaste pietroase aride Gura Dobrogei, г. Medgidia, reg. Constana. In collibus apricis. 7. X.1962. D. Cuşmir, C. Zahariadi. ERE 35338.

15. *C. triphyllum* G. Kunze: Manissadjian: Plantae Orientales N 1094. *Colchicum bulbocodioides* M. B. Amassia, Galata. Deter. J. Freyn. *C. triphyllum* G. Kunze. Det./conf. K. Persson. 3/5 1990. LE.

16. *C. biebersteinii* Rouy: Flora Romaniae exiccata. In collibus stepposis Value Traian (regiunea Constana), Dobrogea. 23. III 1953. C. Zahariadi. ERE 35340.

17. *C. kesselringii* Regel: Таджикская ССР, Гиссарский хребет, перевал Анзоб. 3371 м над ур. м. 26.6.1968 г. В. Аветисян, А. Барсегян, С. Наринян, В. Восканян. ERE 49401; Западный Тянь-Шань, бассейн р. Ангрэм, Ср.-Чирчикский р-он, адыры. В р-оне стационарного участка в котловине на суглинках. 12. III. 57. Верник, Камалов. ERE 36230; Chitral relief expedition, 1895. N 16702. *Merendera robusta* Bunge. Lo wári Pan, 8 300—10 000 ft. 19.5.95. Coll. Surg. — Dt. Harris I. M. S. Botanical Department, Northern India. *Colchicum kesselringii* Regel. Det. Per Wendelbo, 1979. Seen for "Flora Iranica". *Colchicum kesselringii* Regel. Det./conf. K. Persson 3/5 1990. LE; Культивировался в Бот. саду Ин-та ботаники АН АрмССР в 1980—83 годах, материал зафиксирован Г. Г. Оганезовой в 1981 г. При-

везен из Узбекистана, Ургутский р-он, отроги Зеравшанского хребта, 04.1980. Э. Габриэлян.

18. *C. regelii* Stef.: Turkestan. Андж. у. По р. Урангсу, бл. перев. Кенколь. 10000—9000" 1899. V. 29. D. Litvinow. LE.

19. *C. luteum* Baker: Южный Таджикистан, зап. склоны хр. Гадани-Ушти, в нижней трети. Полынные арчевники. 1947.26.III. Е.А. Варивцева, Г. Н. Непли. LE; Б. А. Федченко: Самаркандско-Бухарская экспедиция 1913 г. Бухарское ханство, Бальджуанское бекство. К перевалу Зар-Долу. 29.III. Собр. А. Михельсон. ERE 31934.

20. *C. byzantinum* Ker Gawl.: Санкт-Петербург, коллекция Бот.сада БИН РАН, 1.X.2001. Г. Ю. Конечная.

21. *C. woronowii* Bokeria: культивар из Тбилисского бот. сада, собран 4. IV. 2011; Собран М. Бокерия в Западной Грузии (Рача-Лечхуми), в окр. с. Хведи в 2006 г.

В дополнение к ранее изученным образцам (Oganezova, 2000; были изучены *C. szovitsii* Fisch. & С. А. Mey., *C. bifolium* Freyn & Sint., *C. ninae* Sosn., *C. zangezorum* Grossh., *C. umbrosum* Steven, *C. goharae* Gabrielian, *C. freynii* Bornm.) и с целью повышения уровня достоверности сравниваемых признаков исследованы новые образцы *C. umbrosum*: РФ, окр. Новороссийска, мыс Утриш, Утришский заказник, в лесу. 7.V.08. К. Таманян; Культивар из НБС им. Гришко (Киев, Украина), собран 22.06.2001 г. А. Н. Гнатюк. Привезен из Крыма. Для ранее изученных видов приведены некоторые новые параметры, которые использованы в настоящей работе и все данные по этим видам сравнивались с таковыми по вновь изученным.

Образцы видов *C. parnassicum*, *C. bivonae*, *C. decaisnea*, *C. luzitanum*, *C. byzantinum* представлены только цветками — изучались тычиночные нектарники и связники; *C. freynii*, *C. woronowii* — только листьями. Параметры листьев большинства видов приведены из соотвествующих «Флор...», по Стефанову (1926) и образцам изученного материала. Размеры нектарников, тычинок, относительная длина связника и пыльников измерялась на оригинальном материале с презентабельной повторностью. При описании структуры жилок листа использовалась терминология М. С. Гзырян (1959).

Результаты исследования.

Структура листа. Общим для структуры листа всех изученных видов, включая ранее изученные *Colchicum* (Oganezova, 2000), являются: тонкая кутикула, развитое утолщение наружной клеточной стенки обеих эпидерм, особенно в области центральной жилки, амфистоматный и, обычно, изопалисадный тип листа, с разной степенью развития механической ткани в области центральной жилки (редко — латеральных жилок) и края листа. Особенности структуры механической ткани листа в области центральной жилки являются основными видоспецифическими признаками. По этим признакам выделено 6 основных структурных типов (и 3 подтипа). Типы: 1) гиподерма развита под верхней эпидермой и образует односторонне-секущую центральную жилку (*C. triphyllum*, *C. zangezorum*); 2) гиподерма развита под обеими эпидермами, центральная жилка односторонне-секущая со стороны верхней эпидермы (*C. freynii*, *C. speciosum*, *C. ancycense*, *C. biebersteinii*, *C. arenarium*, *C. fominii*, *C. serpentinum*, *C. kesselringii*, *C. regelii*, *C. luteum*); 3) гиподерма под обеими эпидермами формирует двусторонне-секущую центральную жилку (*C. goharae*); 4) гиподерма развита под обеими эпидермами, малослойная, центральная жилка без механической обкладки (*C. laetum*, *C. ritcii*, *C. pannonicum*, *C. woronowii*); 5) гиподерма развита под верхней эпидермой, малослойная, центральная жилка без механической обкладки

(*C. autumnale*, *C. szovitsii*, *C. bifolium*); 6) гиподерма в области центральной жилки отсутствует (*C. stevenii*, *C. ninae*, *C. umbrosum*). Гиподерма центральной жилки и механическая ткань края листа составлены уголкового или пластинчатой колленхимой.

Виды отличаются друг от друга также размерами листа, его ориентацией в пространстве при плодах, когда они достигают своей максимальной величины, размерами клеток, числом слоев разных тканей листа, количеством механических клеток края листа. Все эти признаки в совокупности позволяют считать структуру листа видоспецифическим признаком.

1 тип (Рис. 1, Б). *C. triphyllum*. Длина листовых пластинок 15—35 см, ширина 2—5(7) см. Клетки эпидермы изодиаметрические, ближе к центральной жилке (**цж**) и краю листа (**кл**) слегка радиально вытянутые. Палисадная ткань 2-слойная под верхней эпидермой, 1-слойная под нижней эпидермой, в области **цж** сохраняется только под нижней эпидермой. Губчатая ткань из 2—3 слоев клеток с небольшими межклетниками развита между многочисленными жилками листа. Гиподерма **цж** под верхней эпидермой 1-слойная, с очень развитым утолщением стенок, под нижней эпидермой обнаружена 1 клетка гиподермы с развитым утолщением стенок. На образцах других видов выяснено, что формирование гиподермы несколько запаздывает по сравнению с другими тканями, возможно, здесь именно такой случай. **Кл** составлен 5—6 клетками с утолщенными клеточными стенками.

Изученный ранее *C. zangezorum* с листьями длиной 10—16 см, ширина которых 0,3—1,6 (1,8) см отличается от предыдущего вида не только меньшими размерами листа, но и меньшими размерами клеток мезофилла, группой (а не слоем) клеток, формирующих односторонне-секущую **цж**.

2 тип (Рис. 1, В). *C. ancycense*. Длина листьев неизвестна, ширина 0,4—1 см. Клетки эпидермы прямоугольные, тангентально ориентированные, в области **цж** и **кл** — радиально разрастаются, утолщение наружной клеточной стенки больше развито у нижней эпидермы. Палисадная ткань 2-слойная, ее форма лучше выражена близ **цж** и крупных латеральных пучков. Губчатая ткань 2—3-слойная, с развитыми межклетниками. Гиподерма под обеими эпидермами 1-слойная, из небольших клеток, под верхней эпидермой она смыкается с центральным проводящим пучком. Утолщения группы клеток по **кл** значительные.

Образец под названием *C. biebersteinii* по структуре листа очень близок к *C. ancycense*, отличается только более крупными клетками всех тканей листа.

C. arenarium. Длина листовых пластинок 8—20 см, ширина 0,4—1,7 см. Клетки обеих эпидерм по форме прямоугольные, тангентально ориентированные, радиально вытягиваются в области **цж** и **кл**. Палисадная ткань 1-слойная, губчатая 2—3-слойная, с небольшими межклетниками. Гиподерма **цж** образует небольшую группу мелких клеток колленхимы под нижней эпидермой, такая же группа под верхней эпидермой примыкает к **цж**. Группа колленхимных клеток **кл** более крупноклеточная с большим утолщением клеточных стенок.

C. fominii. По структуре листа очень близок к *C. arenarium*. Отличается более крупными размерами клеток мезофилла, 2-слойной палисадной тканью; клетки колленхимы **кл** располагаются в ряд, а не группируются, потому край листа резко сужается.

C. serpentinum. Длина листовых пластинок 8 (18) 20 см, ширина — 0,1—0,8 (1) см. Ткани листа мелкоклеточные. Относительно более крупные клетки эпидермы с прямоугольной формой. В области **цж** и **кл** радиально вытягиваются клетки нижней эпидермы. Утолщение наружных клеточных стенок больше развито у нижней

эпидермы. Палисадная ткань 2-слойная, близ **цж** — 1-слойная, почти без межклетников. Губчатая ткань из 3 слоев овальных с небольшими межклетниками клеток. Значительный массив коллехимы из довольно крупных клеток образует односторонне секущую **цж**. Коллехима края листа из нескольких клеток.

C. speciosum. Длина листовых пластинок 14—30 см, ширина — 2—4,5 (7) см. Клетки эпидермы очень крупные, слегка радиально вытянутые, с незначительным утолщением наружной клеточной стенки. Отличительной особенностью вида является развитие утолщений эпидермальных клеток не только в области **цж** и **кл**. Немного больше, чем у остальных клеток, развиты утолщения клеточных стенок нижней эпидермы над несколькими крупными латеральными пучками. Структура мезофилла почти теневая — палисадная форма 2 субэпидермальных слоев под обеими эпидермами лучше выражена в области латеральных и маргинальных пучков, ближе к **цж** форма клеток почти изодиаметрическая, межклетники очень маленькие¹. Губчатая паренхима из 5—6 (ближе к **кл** — из 3) слоев клеток с более развитыми межклетниками. Структура механических тканей **цж** типичная для этого структурного типа. Коллехима, формирующая односторонне секущую составлена из довольно крупных клеток. По **кл** развита группа из 1—3 клеток коллехимы.

C. kesselringii. Длина листовых пластинок 3—5,7 см, ширина — 0,3—1,5 (3) см. Клетки эпидермы изодиаметрические или почти изодиаметрические, утолщение наружной клеточной стенки больше развито у нижней эпидермы. Палисадная ткань из 2 слоев крупных клеток, 2-ой слой — собирательный. Губчатая ткань 2-слойная с небольшими межклетниками. **Цж** формируется за счет 3—4 клеток гиподермы под обеими эпидермами, со стороны верхней эпидермы формируется как односторонне секущая. Следует отметить запаздывание утолщения клеточных стенок гиподермы под верхней эпидермой. Для вида характерно формирование 2—3 клеток гиподермы под нижней эпидермой и увеличение утолщений ее клеточных стенок в области нескольких крупных латеральных жилок. По **кл** всего несколько клеток коллехимы с развитыми утолщениями стенок. Вместе с *C. speciosum* структуру листа *C. kesselringii* можно выделить в 2/1 подтип (Рис. 1, Г).

У *C. regelii*, который считается синонимом *C. kesselringii*, структура листа практически идентичная с таковой у образцов предыдущего вида.

C. luteum. Длина листовых пластинок 4,5—9 см, ширина — 0,3—1,5 (3) см. Структура листа очень близка к таковой у *C. kesselringii*, отличается отсутствием дополнительных механических структур у латеральных жилок, 1-слойной палисадной тканью.

Ранее изученный *C. freynii* (длина листовых пластинок 8—16 см, ширина — 0,2—0,6 (1,3) см) также из этого типа. У него эпидерма из крупных клеток, особенно, в области **цж**. Палисадная ткань 2-слойная, губчатая ткань из 3—4 слоев небольших клеток почти без межклетников. Крупноклеточная коллехимная ткань со стороны нижней эпидермы формирует односторонне секущую **цж**, там же под нижней эпидермой развита многослойная, мелкоклеточная гиподерма. Коллехима **кл** довольно крупноклеточная, из нескольких клеток.

3 тип (Рис. 1, Д). *C. goharae*. Длина листовых пластинок 16—20 (30) см, ширина — 0,8—1,7 см. Отличается развитием толстостенных клеток обеих эпидерм, 2-слойной палисадной тканью, 5 слоями губчатой ткани, формированием очень значительного и толстостенного

массива коллехимных клеток как по **кл**, так и в области **цж**.

4 тип (Рис. 1, Е). *C. laetum*. Длина листовой пластинки неизвестна, ширина — 0,6—0,7 (1) см. Клетки эпидермы довольно крупные, изодиаметрические, в области **цж** и **кл** — немного радиально вытянутые, со значительным утолщением клеточной стенки. Палисадная ткань 2-слойная. Ее клетки выше со стороны нижней эпидермы и в контакте с проводящими пучками. Губчатая ткань 2—3-слойная из крупных клеток. Есть схизогенные полости. В области **цж** гиподерма под нижней эпидермой составлена из небольшой группы клеток, под верхней эпидермой — это 1, иногда 2 слоя более мелких клеток коллехимы с незначительным утолщением стенок. Механическая ткань **кл** — 2—3 коллехимные клетки, **кл** — резко коротко сужен.

C. ritchii. Длина листьев 13—15 см, ширина — 1—3 (4) см. Клетки эпидермы тангентальной формы, немного радиально вытягиваются в области **цж**, резко разрастаются по **кл**. Утолщение наружной клеточной стенки значительное, клеточная полость очень маленькая. Палисадная ткань 2-слойная, в области **цж** — 3-слойная. Палисадная форма лучше выражена со стороны нижней эпидермы. Губчатая ткань 3—4-слойная, в области **цж** — 1—2-слойная, межклетники небольшие. Гиподерма нижней эпидермы составлена 1 слоем мелких клеток с утолщенными стенками, со стороны верхней эпидермы это 2—3-слойная группа таких же клеток. Коллехима **кл** составлена довольно большой группой клеток с очень развитыми утолщениями клеточных стенок.

C. woronowii. Длина листовых пластинок 14—23 см, ширина — 4,2—5,5 см. Эпидерма составлена немного радиально вытянутыми клетками с развитыми утолщениями периклинальных стенок, с очень тонкой кутикулой. Утолщения нижней эпидермы становятся немного более развитыми в области **цж**. Палисадная ткань из очень крупных клеток, 2(3)-слойная с развитыми межклетниками. Ее 3-ий слой выделяется в контакте с проводящими пучками, отличается еще более развитыми межклетниками. Губчатая ткань из 7—8 слоев крупных почти изодиаметрических или немного тангентально вытянутых клеток с большими межклетниками. Многочисленные проводящие пучки отличаются незначительным количеством и заметно малым диаметром ксилемных элементов. Гиподерма **цж** составлена 1 слоем клеток под верхней эпидермой, под нижней отмечены отдельные клетки с утолщенными стенками во 2 и 3 слоях хлоренхимы. Несколько клеток гиподермы отмечены под верхней эпидермой латеральных пучков, тогда как нижняя эпидерма в этих участках еще больше разрастается, ближе к **кл** гиподерма появляется и под нижней эпидермой. Коллехима края листа составлена 1—2 клетками. Структура листа *C. woronowii* выделяется в 4/2 подтип (Рис. 1, Ж).

C. pannonicum. Размеры листьев близки к таковым у *C. autumnale*. Клетки нижней эпидермы крупнее и с большим утолщением клеточных стенок, чем у верхней эпидермы. Палисадная ткань 3-слойная со стороны нижней эпидермы и 1—2-слойная со стороны верхней эпидермы. Палисадная форма ее клеток особенно выражена в области **цж** и нескольких латеральных жилок. В остальной части листа это почти изодиаметрические клетки, в контакте с проводящими пучками они незначительно радиально вытянуты. Губчатая ткань 2(3)-слойная из крупных клеток мезофилла. Гиподерма **цж** из многослойной коллехимы. Коллехима **кл** из довольно крупных клеток.

5 тип (Рис. 1, З). *C. autumnale*. Длина листовых пластинок — 15—35 см, ширина — 2—5(7) см, при плодах листья вертикально-ориентированы. Клетки эпидермы, особенно нижней, крупные, с незначительным утолщением наружной клеточной стенки, почти изодиаметрические.

¹ У образцов из Кахетии — Лагодехи (верхняя граница леса), палисадная ткань была более типичная.

По **кл** клетки уменьшаются в размерах. Палисадная ткань 1-слоенная, невысокая, под нижней эпидермой близ центральной и некоторых латеральных жилок отмечен 2-ой, собирательный слой палисадной ткани. Среди изученных образцов были такие, у которых палисадный слой был почти не выражен. Губчатая ткань из 4—5 слоев клеток со значительно развитыми межклетниками. Близ крупных пучков межклетники менее развиты. Гиподерма **цж** составлена группой довольно крупных клеток типа угловатой колленхимы под верхней эпидермой, по **кл** механическая ткань из небольших клеток пластинчатой колленхимы.

Ранее изученные *C. szovitsii* и *C. bifolium* (размеры их листьев — длина 16—25 см, ширина — 2,5—3,5 см; длина — 17—23 см, ширина 0,4—1,4 см соответственно) обладают сходным структурным типом, отличаются более развитыми утолщениями клеток эпидермы и колленхимы, более высокими клетками палисадной ткани, особенно у *C. bifolium*.

6 тип (Рис. 1, И). *C. stevenii*. Длина листьев 8—15 (18) см, ширина — 0,1—0,3 (0,5) см. Клетки верхней эпидермы крупные, тангентально вытянутые. Клетки нижней эпидермы меньшего размера, изодиаметрические, в области **цж** утолщение их клеточных стенок увеличивается, по **кл** — клетки радиально разрастаются. Палисадная ткань 2-слоенная, губчатая 3—4-слоенная с развитыми межклетниками. **Цж** выделяется за счет развития 3-го слоя палисадной ткани со стороны нижней эпидермы и ее полного отсутствия со стороны верхней эпидермы. Колленхима **кл** составлена 2—3 клетками с равномерным утолщением стенок.

У ранее изученного *C. ninae* (размеры листа: длина — 35—40 см, ширина — 3,5—4 см) **цж** выделяется за счет очень значительного разрастания и утолщения клеточных стенок клеток нижней эпидермы, он выделяется в 6/3 подтип (Рис. 1, К). У *C. umbrosum* (размеры листа: длина — 8(12)-17 см, ширина — 1—2(4) см) утолщение эпидермальных клеток по сравнению с другими видами менее развито, в том числе по **кл** и в области **цж** — **цж** структурно не выделяется. Колленхима **кл** составлена 1—2 клетками.

Нектарники. Нектарники изученных видов *Colchicum* обладают рядом общих признаков при наличии специфических видовых отличий. Будучи результатом разрастания основания тычиночной нити, нектарники обычно не срастаются с листочком околоцветника, но для нескольких видов — *C. speciosum*, *C. bivonae*, *C. luteum* — такое срастание отмечено. Форма нектарников в основании чаще бывает овальной или трапециевидной с секреторной тканью (**ст**) на адаксиальной поверхности. Есть также треугольные в контуре нектарники, у которых вершина треугольника обычно адаксиально ориентирована и **ст** сосредоточена чаще близ его основания и/или на ребрах. От формы основания нектарника зависит система его проводящих тканей. У овальных и трапециевидных нектарников много проводящих пучков (**прп**), среди которых по размерам обычно выделяется один, который занимает более или менее центральное положение. Остальные — более мелкие, с разной степенью дифференциации ксилемных элементов, иногда они составлены только флоэмой. Они располагаются или в один ряд с крупным пучком, или в несколько полукругов вокруг него или произвольно. Вокруг **прп** отмечено развитие **ст**. В основании нектарника **ст** пучков может контактировать с ее основным массивом, занимающим адаксиальную поверхность или такой контакт может появиться выше. У нектарников с треугольным основанием **прп** единственный, или, если их несколько, то они располагаются в один ряд. У некоторых видов отмечена разная степень развития нектарников у тычинок наружного (меньшего размера) и

внутреннего (более крупные) кругов. В направлении от основания к вершине нектарника (к тому месту, где начинается собственно тычиночная нить) меняется число слоев и плотность содержимого **ст**, число **прп**. Ближе к тычиночной нити постепенно исчезает **ст**, число **прп** обычно сокращается до 1 за счет слияния друг с другом или постепенного иссыхания в основной паренхиме. Но есть исключения, когда несколько **прп** продолжают в тычиночной нити.

Нектарники трапециевидной или овальной формы, не срастающиеся в основании с листочком околоцветника — наиболее распространенный тип (Рис. 2, А—Д). Видовые отличия в этой группе следующего порядка.

C. ancyrense. Высота нектарника ~2 мм. В основании нектарника **ст** развита почти по всей поверхности, с адаксиальной стороны она 1—2-слоенная, с адаксиальной — 2—3-слоенная. Центральная часть кроме **прп** заполнена паренхимой с большими межклетниками, есть схизогенные полости. В средней части число **прп** резко увеличивается до ~17, они располагаются в 2(3) полукруга. Число слоев **ст** с адаксиальной поверхности увеличивается до 8, с адаксиальной — до 4—5, еще выше сохраняется только **ст** адаксиальной поверхности, ее эпидерма приобретает сосочковидную форму. Ближе к тычиночной нити количество **прп** уменьшается до 6 (только ближе к пыльникам их число сводится к одному пучку), **ст** сохраняется только вокруг самого крупного, полости сливаются. У образца *C. biebersteinii* высота нектарника такая же, его структура очень сходная с таковой у *C. ancyrense*, но здесь **ст** сохраняется по всей поверхности нектарника почти до основания тычиночной нити и очень много схизогенных полостей.

C. ritcii. Высота нектарника ~3—4 мм. Отмечены два морфологических типа — более крупный — овальный, меньшего размера — трапециевидный, но со сходными структурными особенностями. Эпидерма с простыми волосками, число которых увеличивается в средней части нектарника. На адаксиальной поверхности в основании нектарника развиты 4—5 слоев **ст**, которая контактирует со множеством мелких **прп**, более крупный пучок окружен отдельной группой **ст**. В основной паренхиме отмечены небольшие схизогенные полости. Остальные структурные изменения стандартного типа, также как у *C. ancyrense*, в тычиночную нить входит несколько **прп**, число которых сводится к 1 только близ пыльников.

C. arenarium. Высота нектарника ~2 мм, контур — трапециевидный. Эпидерма со слегка сосочковидно вытянутой наружной стенкой. Число слоев **ст** развитой только на адаксиальной поверхности в средней части нектарника увеличивается с 1—2 в основании до 7—8. Уже в этом участке из 1 крупного и 2—3 более мелких **прп** основания сохраняется только крупный. Многочисленные небольшие схизогенные полости основания нектарника исчезают в средней части и вновь появляются близ тычиночной нити.

C. autumnale. Высота нектарника ~2—3 мм, у него типичная структура. Эпидерма у некоторых образцов с простыми однорядными волосками. В основании нектарника на адаксиальной поверхности развиты 7—8 слоев **ст**, которая контактирует с многочисленными (~6) **прп**, расположенными полукругом вокруг самого крупного. Паренхима основания нектарника с небольшими межклетниками. Эта структура мало меняется, но в средней части нектарника число слоев **ст** увеличивается до ~16. Близ тычиночной нити сохраняется только 1 **прп** с **ст** вокруг него и над ним, межклетники паренхимы значительно разрастаются.

У образца *C. pannonicum* в отличие от *C. autumnale*, кроме простых волосков, в основании и апикальной части

нектарника развиты 2—3-клеточные железистые волоски. **Ст** развита почти по всей поверхности нектарника. Она постепенно исчезает, начиная с абаксиальной ее части, только ближе к тычиночной нити.

C. luzitanum. Высота нектарника ~3—4 мм. В основании **ст** развита по всей поверхности. 6—7 ее слоев с адаксиальной стороны контактируют с 5—6 **прп**, расположенными в одну линию. С абаксиальной стороны всего 1—2 слоя **ст**. Выше между массивом **ст** и **прп** появляется паренхима. В направлении к тычиночной нити отмечены стандартные изменения структуры нектарника. Близ тычиночной нити появляются схизогенные полости.

C. kesselringii. Типичная структура нектарника с овальным контуром основания. Его высота ~2 мм. В основании отмечены 5—6 слоев **ст** на адаксиальной поверхности. Изменения структуры стандартного типа происходят по мере приближения к тычиночной нити. У образца *C. regelii* в средней части нектарника появляется большая схизогенная полость, которая сохраняется до основания тычиночной нити, чего нет у *C. kesselringii*.

Из ранее изученных видов к этой группе относятся виды *C. szovitsii*, *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. zangezorum*. Высота нектарников у них немного варьирует. У *C. ninae* ~2 мм, у *C. bifolium* ~1,5—2 мм, у *C. szovitsii* ~3 мм, у *C. zangezorum* ~3,5—4 мм. Наибольший диаметр нектарника и самое большое число **прп** характерно для высокогорного вида *C. bifolium*. У этого вида, кроме множества мелких **прп**, не 1, а 2 крупных **прп**, и 9—10 слоев адаксиально расположенной **ст**. У *C. ninae* стандартный тип нектарника, **ст** чуть меньше — 8—9 слоев. У *C. zangezorum* 6—7 слоев **ст**, но она расположена по всей поверхности нектарника и сохраняется вплоть до тычиночной нити. Других особенностей нет.

C. byzanthinum. Высота нектарника ~7 мм. Структурно он принадлежит к этому же типу, что и предыдущие виды, но есть отличия. Среди клеток эпидермы адаксиальной поверхности отмечены редкие простые волоски. Субэпидермально располагаются 6—7 слоев **ст**, в основной паренхиме развиты 8—9 **прп**. В средней части нектарника резко увеличивается число слоев **ст** до 15—20. Цвет содержимого клеток этой ткани становится ярко-коричневым. Число **прп** сокращается до 2—3. В основании тычиночной нити 1 **прп**, нет **ст**, но по обе стороны от пучка развиты 2—3-слойные полоски веретеновидной ткани, отличной от остальной паренхимы, волосков на поверхности нет. Полоски веретеновидных клеток сохраняются вплоть до связника.

Тип нектарника, сросшегося с листочком околоцветника (Рис. 2, 3—И, О—Р).

C. serpentinum. Высота нектарника ~2 мм. Контур основания трапециевидный, срастается с листочком околоцветника. Основной массив **ст** развит в основании нектарника, там же отмечено около 7 **прп** примерно одинакового размера, расположенных произвольно. В средней части отмечено уменьшение числа **прп**, **ст** сохраняется только вокруг них. В основной паренхиме множество схизогенных полостей. Ближе к тычиночной нити контур нектарника меняется от трапециевидного в основании через овальный в средней части на сильно дорзвивентрально уплощенный, количество полостей резко сокращается.

C. speciosum. Высота нектарников наружного круга ~2 мм, внутреннего ~5 мм. Эпидерма по всей поверхности нектарника с сосочковидными выростами. Более длинный нектарник отличается от короткого только большим количеством **прп**. **Ст** вокруг **прп** появляется рано, еще когда нектарник сращен в листочком околоцветника. Число слоев **ст** на адаксиальной поверхности достигает максимума в 5—6 слоев в средней части нектарника. По мере приближения к тычиночной нити число слоев **ст** сначала уменьшается, затем она фрагментируется и со-

храняется только вокруг единственного **прп** — результата слияния всех **прп**.

C. luteum. Контур основания нектарника трапециевидный, он почти по всей длине (~1—2 мм) сращен с листочком околоцветника. **Ст** (2—3 слоя) сосредоточена в основном на адаксиальной поверхности, но 1—2 ее слоя отмечены и с абаксиальной стороны. Мелкие маргинальные пучки уже в средней части нектарника иссыкают, а число слоев **ст** увеличивается и она контактирует с единственным **прп**. Появляются схизогенные полости. Ближе к тычиночной нити нектарник отделяется от листочка околоцветника, **ст** сохраняется вокруг **прп** и еще один слой субэпидермально. Число полостей увеличивается.

C. bivonae. Высота нектарника ~5 мм, сращен с листочком околоцветника в самом основании, где его контур ближе к трапециевидному. 3 слоя **ст** расположены на адаксиальной поверхности. Наиболее крупный **прп** занимает центральное положение, латерально и под ним еще 4—5 более мелких **прп** окружены **ст**. Остальная часть заполнена паренхимой и схизогенными полостями. В средней части контур приближается к овальному, здесь отмечено увеличение слоев **ст** до 10, все **прп** занимают центральное положение, по обе стороны от них формируются две большие схизогенные полости. Ближе к тычиночной нити число пучков сокращается до 1(2), окруженных **ст**. Полости резко уменьшаются в размерах и диффузно располагаются между клетками паренхимы.

Тип нектарника с треугольным контуром в основании (Рис. 2, Е—Ж, Л—Н)

C. parnassicum. Нектарник наружного круга малозаметный, ~2 мм в высоту, внутреннего круга более выраженный, ~3 мм в высоту. Контур основания треугольный, обращен основанием к листочку околоцветника. Клетки эпидермы могут быть сосочковидно вытянутыми, основной массив **ст** — 5—6 слоев — сосредоточен в основании нектарника с адаксиальной стороны, 1—2 ее слоя покрывают всю поверхность нектарника. С массивом **ст** контактируют 2 небольших **прп**. Над ними 2 более крупных **прп** окружены группой клеток **ст**. Остальное пространство заполнено крупноклеточной паренхимой. Нектарник меньшего размера в направлении к тычиночной нити мало меняется, только постепенно уменьшается в размерах, иссыкают **прп**, сохраняется только 1, исчезает **ст**. У более крупного нектарника 2 сравнительно больших **прп** сливаются в один, а мелкие — исчезают. В средней части по обе стороны от единственного **прп** формируются 2 схизогенные полости, которые близ тычиночной нити сливаются в одну и отделяют **прп** от остатков **ст**.

C. stevenii. Высота нектарника ~1,5 мм. Форма основания в контуре близка к треугольной. Клетки эпидермы очень крупные. **Прп** 3 — один более крупный ближе к широкой части и над ним 2 более мелких. **Ст** развита субэпидермально, но в основном вокруг **прп**. Остальное пространство заполнено паренхимой. По мере приближения к тычиночной нити сохраняется 1 **прп**, окруженный небольшим количеством **ст**, развиваются небольшие схизогенные полости.

C. decaisnea. Высота нектарника ~2—3 мм, контур основания треугольный. 3 **прп** расположены в одной плоскости. 5—6 слоев **ст** развиты почти по всей поверхности и почти заполняют пространство нектарника. С абаксиальной поверхности **ст** замещается паренхимой, почти лишенной межклетников. Содержимое клеток паренхимы менее плотное, чем у клеток **ст**. Ближе к тычиночной нити сохраняется 1 **прп**, **ст** фрагментируется и сохраняется вокруг него и островками в центральной части нектарника. Развиваются небольшие схизогенные полости.

C. fominii. Нектарник малозаметный, контур его основания узко-треугольный. Можно различить 1—2 слоя **ст** в его основании и вокруг **прп**, из которых один довольно

крупный, дифференцированный на проводящие ткани, а два представлены скоплениями меристемы, среди клеток которой есть 1—2 сосудистых элемента. В средней части число **прп** увеличивается до 5, мелкие пучки полукругом располагаются вокруг крупного. **Ст** контактирует с **ст** части пучков. Ближе к тычиночной нити сохраняются 1 **прп** и **ст** вокруг него.

C. triphyllum. Высота нектарника ~2 мм, контур — треугольный. **Ст** (2 слоя) развивается субэпидермально практически по всей его поверхности и вокруг 3 **прп**, расположенных в центральной части. Ближе к тычиночной нити сохраняется 1 **прп** с **ст** вокруг него и в основании треугольного контура нектарника.

C. laetum. Нектарник внешне слабо различим, его высота — 4 мм, контур — треугольный. Структура мало меняется и представлена 1 **прп**, расположенным ближе к основанию треугольного контура, **ст** развита в центральной части нектарника главным образом вокруг **прп**, ближе к тычиночной нити сохраняется только там. Изученный ранее *C. umbrosum* (высота нектарника 1,5—2 мм) структурно довольно близок к *C. laetum*.

Связник. Вариабельность признаков связника у видов *Colchicum* определяется типом его причленения к тычиночной нити, степенью развития между теками пыльника и степенью и формой развития его проводящей ткани. В случае базальной фиксации обычно связник развит по всей длине пыльников и единственный **прп** переходит из тычиночной нити и продолжается до апекса связника. В этом случае пыльники остаются неподвижными. Такой тип характерен для *C. kesselringii* (длина тек ~8 мм), включая *C. regelii* (длина тек ~5 мм), *C. luteum* (длина тек ~8—11 мм). Пыльники *C. luteum* в базальной части свободные на расстоянии ~1 мм. (Рис. 3, А).

У ранее изученных видов (Oganetzova, 2000) базальный тип сочленения с единственным **прп** отмечен у *C. ninae*, *C. bifolium*, *C. zangezorum*. У этих видов связник соединял только верхнюю половину пыльников, потому они оставались более или менее подвижными. Их отличали только различия в размерах самих пыльников: у *C. ninae* они составляли ~5 мм, у *C. bifolium* ~3 мм, у *C. zangezorum* ~3,5—4,2 мм.

У части изученных видов обнаружено дорзальное причленение (примерно в средней части пыльников), с единственным **прп**, который продолжается от тычиночной нити до апекса связника. В этом случае пыльники сохраняют подвижность. Такой тип отмечен только у *C. luzitanum*. В ряде случаев от места сочленения есть ответвление от **прп** и к базальной части связника, но на очень короткое расстояние (*C. serpentinum*, *C. stevenii*). У перечисленных видов есть морфологические особенности. У *C. luzitanum* теки пыльников длиной до ~7 мм, свободны в базальной части на расстоянии ~4 мм, связник очень широкий в сравнении с другими видами. У *C. serpentinum* теки длиной ~4 мм, свободны в базальной части ~1,2 мм, **прп** от места сочленения не доходит до апекса связника, иссыкает в паренхиме. У *C. stevenii* связник развит по всей длине тек, размеры которых ~2 мм, **прп** от места сочленения также не доходит до апекса связника (Рис. 3, Б, В).

Для рода обнаружены еще несколько вариантов дорзального сочленения, когда проводящая система связника развивается по обе стороны от этого участка. Этот тип характеризует виды *C. bivonae* (пыльник 7,5—8 мм), *C. parnassicum* (6 мм), *C. arenarium* (3 мм), *C. ancyrense* (4,5—5 мм), образец *C. bibersteinii* (5 мм), *C. ritcii* (5—6 мм), *C. fominii* (6 мм), *C. laetum* (2—4 мм), *C. pannonicum* (6—7 мм), *C. autumnale* (6—6,5—8 мм), *C. decaisnea* (7—8 мм), *C. szovitsii* (3—4,5 мм), *C. umbrosum* (4 мм). В этих случаях вверх от места сочленения развивается 1 **прп**, вниз — 2. Отличия между видами по этой структуре

закключаются в разной форме и ориентации относительно друг друга пары **прп** нижней половины связника, разницей в количестве механической и паренхимной тканей, из которых составлены эти пучки (центральная часть пучков из компактной без межклетников ткани с утолщенными стенками и примерно одинаковым диаметром клеток, наружные слои из также сходных по размерам и форме тонкостенных клеток, которые не имеют сходства с флоэмой).

Происхождение пары пучков, которые проходят в нижнюю половину связника, осталось неясным. Имеют ли они разное происхождение, то есть один из них относится собственно к связнику, а другой — к тычиночной нити или же это результат слияния проводящих систем этих структур с последующим разветвлением? В случае с *C. ritcii* и образцом *C. biebersteinii* один этих двух пучков был заметно больше другого. На сериальных срезах было видно, что в месте сочленения **прп** тычиночной нити и связника лишь сближаются, при этом их паренхимные участки объединялись, но участки механической ткани у *C. ritcii* сначала сближались, ниже разделялись и **прп** слепо заканчивались в паренхиме связника. У образца *C. biebersteinii* оба **прп** нижней части связника объединялись на некотором отдалении от места сочленения. У *C. ancyrense* наблюдалось следующее. В месте сочленения **прп** верхней части связника кажется разветвлялся на два, затем эти пучки сливались с **прп** тычиночной нити и единым пучком направлялись в базальную часть связника и лишь на некотором расстоянии **прп** вновь разветвлялся на 2 пучка, которые слепо заканчивались в паренхиме. В принципе это очень близко к тому, что наблюдалось у *C. biebersteinii*. Хотя у образцов *C. ancyrense* в пучках механическая ткань намного превышала паренхиму, что не так заметно было у *C. biebersteinii*.

У образцов *C. pannonicum*, *C. autumnale* (Рис. 3, Г-Е) те же особенности проводящей системы связника, то есть **прп** в месте сочленения сливаются не полностью, уже в базальной части они отделялись друг от друга и иссыкали в паренхиме. Но у них обнаружен интересный признак — контур тычиночной нити близ места сочленения не овальный или округлый, как у большинства видов, а за счет формирования ребер — треугольный. При этом у образца *C. pannonicum* ребра очень вытянутые, тогда как у *C. autumnale* они менее удлиненные. У некоторых образцов этого вида отмечено утолщение клеточных стенок эпидермальных клеток в ребрах тычиночной нити близ места сочленения.

У *C. laetum* сходный тип сочленения и проводящей системы связника, **прп** заметно крупных размеров. У *C. fominii* **прп** тычиночной нити и связника сливаются в единый пучок на некотором расстоянии от места сочленения к базальной части связника. Сходный тип у *C. bivonae* и *C. parnassicum*, виды отличаются друг от друга только своеобразием контуров и количеством механической и паренхимной тканей в **прп**. У *C. arenarium* пучки только сближаются, не сливаясь. Сходный тип у *C. decaisnea*.

У *C. triphyllum* связник по всей длине тек широкий, в базальной части пленчатый — составлен только 2 слоями эпидермальной ткани. Единственный **прп** с особо обильной механической тканью направлен только вверх от места сочленения.

У *C. speciosum* (пыльник 9—10 мм) вниз от места сочленения направлены 3 пучка, которые еще ниже объединяются в 2. Количество механической ткани в них меньше, чем в крупном пучке, который направлен вверх от места сочленения (Рис. 3, Ж-К).

У *C. byzanthinum* (пыльник 10—11 мм) контур тычиночной нити в месте сочленения двулопастной, в его паренхиме по обе стороны от **прп** сохраняется ткань с веретеновидными клетками, которая образовалась на

самом верху нектарника. Эта ткань переходит и в место сочленения и обнаруживается вплоть до апикальной части связника. Тип соединения **прп** сходен с таковым у *C. speciosum* — ближе к месту сочленения **прп** верхней части связника разветвляется на 2 и в месте сочленения отмечены все 3 пучка, чуть ниже заметны уже 2 крупных пучка, которые еще ниже сливаются в единый пучок и постепенно иссыкают в паренхиме (Рис. 3, Л-Н).

У ранее изученных *C. szovitsii*, *C. umbrosum* особых признаков нет, вверх от места сочленения у них 1 **прп**, вниз — 2 одинаковых, расположенных на определенном расстоянии друг от друга. Но у *C. umbrosum* паренхима пучков почти не развита, тогда как у *C. szovitsii* она довольно обильна.

Обсуждение результатов

Лист. Основные отличия по структуре листа связаны с особенностями механических тканей листовых пластинок. Можно предположить, что степень их развития связана как с размерами листьев, так и особенностями экологического типа растения. По размерам листьев у изученных видов рода выделяются три группы.

Виды с крупными листьями: длина листовой пластинки у них варьирует от 15 см до 35(40) см, ширина от 2—4 см до 7 см. (Рис. 1, А'). Это виды: *C. speciosum*, *C. autumnale*, *C. pannonicum*, *C. woronowii*, *C. ninae*. Все эти виды предпочитают мезофитные типы местообитаний, при плодах, когда листья достигают своей максимальной величины, они вертикально ориентированы или немного отогнуты.

Виды со средним размером листьев: длина листовой пластинки у них варьирует в пределах 16—25 (редко — 30) см, ширина 0,8—3,5 см (Рис. 1, А"). Это виды: *C. goharae*, *C. szovitsii*, *C. bifolium*, *C. fominii*, *C. arenarium*, *C. umbrosum*. Они встречаются как в мезофитных, так и в мезоксерофитных типах местообитаний. При плодах листья могут быть горизонтально отклоненными или даже распростертыми на почве.

Виды с небольшими листьями: длина листовой пластинки у них 6—20 см, ширина — 0,1—1,5 см. (Рис. 1, А'''). Самая большая группа видов: *C. ritchii*, *C. stevenii*, *C. zangezorum*, *C. freynii*, *C. triphyllum*, *C. ancyrense*, *C. serpentinum*, *C. luteum*, *C. kesselringii*, *C. regelii*. Среди них есть ксерофиты, ксеромезофиты, мезоксерофиты. Листья у них при плодах обычно распростертые.

Очевидно, что уменьшение размеров листа коррелирует с характером местообитаний — их уменьшение связано с увеличением сухости биотопов. Группы по размерам листьев не совпадают с группами структурных типов листа. У наиболее распространенного структурного типа гиподерма развита под обеими эпидермами в области односторонне секущей **цж**. В этой группе оказались виды с большими листьями (*C. speciosum*, *C. fominii*), со средними листьями (*C. arenarium*) и небольшими листьями (остальные виды). При этом виды *C. speciosum* с крупными листьями и *C. kesselringii* с небольшими листьями из абсолютно разных типов местообитаний имеют дополнительные опорные элементы в области латеральных жилок. Отсутствие очевидной корреляции между опорными тканями листа и их размерами отмечается и в остальных структурных группах. Это означает, что признанные в качестве видоспецифических структурные особенности листа *Colchicum*, если и связаны с адаптивными свойствами растений, то опосредовано. Следовательно, еще раз подтверждается возможность использования этих признаков для целей систематики.

Следует обратить внимание на то, что образцы *C. pannonicum* и *C. autumnale* оказались в разных структурных группах, отличающихся наличием или отсутстви-

ем гиподермы под нижней эпидермой **цж**. Образец *C. biebersteinii* попал в одну группу с *C. ancyrense*, более того, структура его листьев практически идентична с таковой у последнего, и отличается главным образом размерами клеток всех тканей. От *C. triphyllum*, кроме структурного типа, лист *C. biebersteinii* отличается также числом слоев палисадной ткани.

C. fominii оказался в одной структурной группе с *C. arenarium*. Между ними есть отличия, у *C. fominii* 2-слойная палисадная ткань, более крупные клетки мезофилла и край листа резко сужается, гиподерма в **цж** представлена одним слоем колленхимы. У *C. arenarium* несколько иные признаки структуры листа.

Структурный тип листа *C. laetum* отличен от таковых у *C. autumnale* и *C. umbrosum*.

C. ninae, *C. bifolium*, *C. goharae* относятся к трем разным структурным группам, при этом *C. bifolium* в одной группе с *C. szovitsii*.

C. kesselringii и *C. regelii* по структуре листа очень близки.

C. freynii отличается от *C. zangezorum* не только принадлежностью к разным структурным группам, но и разной степенью развития тканей мезофилла. У *C. freynii* эпидерма более толстостенная, гиподерма в **цж** более многоклеточная и многослойная, палисадная ткань более высокая.

Следует заметить, что соотношение палисадной и губчатой тканей, высота клеток палисадной ткани, размеры межклетников безусловно являются адаптивными признаками, что общеизвестно (Василевская, 1954; Гамалей, 1984, 1988; Мирославов, Кравкина, 1990), и на примере видов *Colchicum* это также очевидно.

Нектарник. Нектар, как известно, это флоэмный сок, модифицированный секреторной тканью нектарников (Васильев, 1969, 2003 а, б; Richards, 1986). Его роль в репродуктивной функции цветковых безусловна, но не однозначна. Есть много вопросов, требующих специальных исследований. Ясно одно, что их функция зависима и связана как с проводящей системой нектарников, так и особенностями секреторной ткани. Цветки *Colchicum* относятся к морфологическому типу циклических, привлекательных, открытых, колокольчатых (воронковидных, колесовидных). Стаминальные нектарники приурочены к месту отгиба листочков околоцветника или на несколько миллиметров выше. По морфологии их можно отнести к генерализованным цветкам (Ollerton, Killick et al., 2007), хотя для периода их цветения (позднезимний-ранневесенний или осенне-зимний) вряд ли характерно значительное многообразие насекомых-опылителей. У изученных видов самый большой массив секреторной ткани сосредоточен с адаксиальной поверхности. У *C. luteum* доступ к нектару может быть несколько осложнен из-за срастания большей части нектарника с листочком околоцветника, из-за чего пространство между ними сильно сужено. У других видов такой проблемы нет, так как или нет срастания нектарника и околоцветника, или же срастание захватывает небольшой участок нектарника и не совпадает с участком с максимально развитой секреторной тканью.

Если учитывать указанную выше корреляцию между проводящей системой и секреторной тканью, как одно из условий успешного функционирования нектарника, то виды с наибольшим развитием этих структур должны быть самыми активными в продуцировании нектара. Логично предположить, что размеры нектарника также имеют значение. То есть виды *C. autumnale*, *C. pannonicum*, *C. ancyrense*, образец *C. biebersteinii*, *C. speciosum*, *C. luzitanum*, *C. bivonae*, *C. szovitsii*, *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. zangezorum* являются наиболее успешными в продуцировании нектара. В этой группе все виды имеют тра-

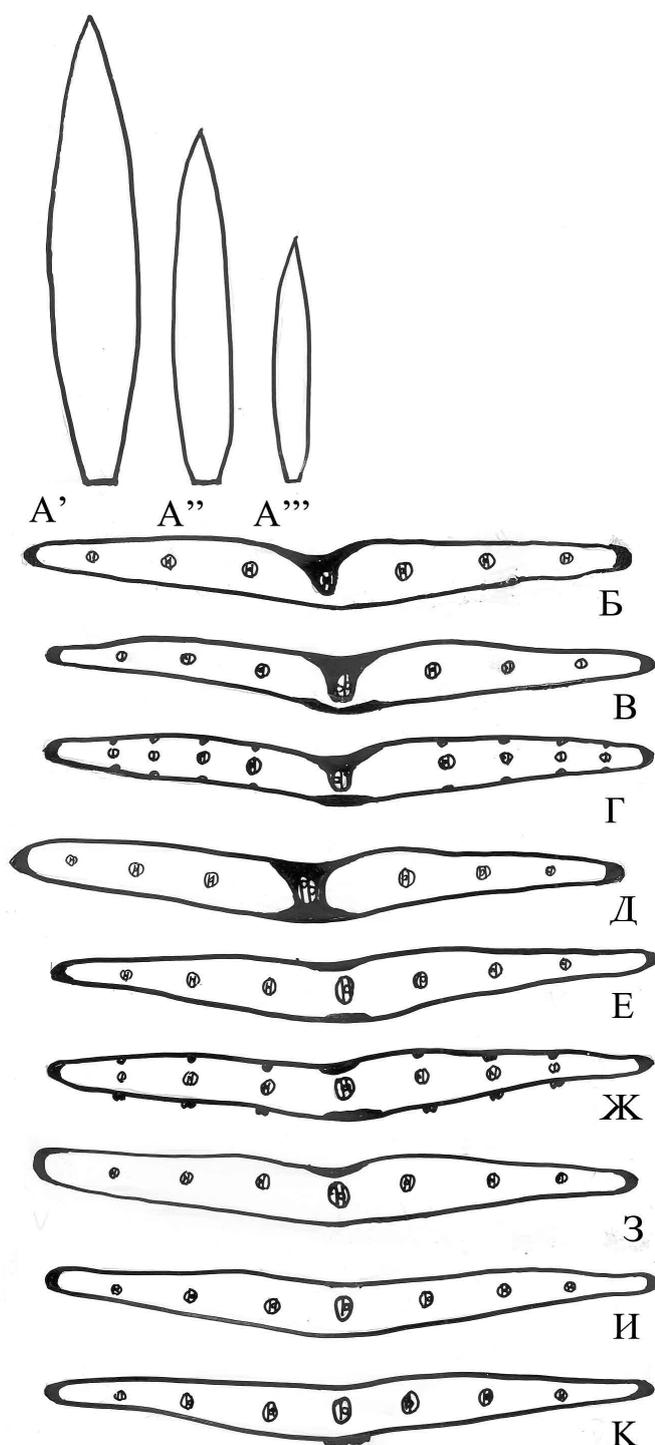


Рис. 1. Схематическое изображение размеров (А: масштаб 1:5) и структуры (Б—К) листа видов *Colchicum*. Б: 1 структурный тип — гиподерма развита под верхней эпидермой и образует односторонне-секущую центральную жилку (*C. triphyllum*, *C. zangezorum*); В: гиподерма развита под обеими эпидермами, центральная жилка односторонне-секущая со стороны верхней эпидермы (*C. freynii*, *C. ancyrense*, *C. biebersteinii*, *C. arenarium*, *C. fominii*, *C. serpentinum*, *C. regelii*, *C. luteum*); Г: 2/1 подтип (*C. speciosum*, *C. kesselringii*); Д: 3-й структурный тип — гиподерма под обеими эпидермами формирует двусторонне-секущую центральную жилку (*C. goharae*); Е: 4-й тип — гиподерма развита под обеими эпидермами, малослойная, центральная жилка без механической обкладки (*C. laetum*, *C. ritcheii*, *C. pannonicum*); Ж: 4/2 подтип (*C. woronovii*); З: 5-й тип — гиподерма развита под верхней эпидермой, малослойная, центральная жилка без механической обкладки (*C. autumnale*, *C. szovitsii*, *C. bifolium*); И: 6-й тип гиподерма в области центральной жилки отсутствует (*C. stevenii*, *C. umbrosum*); К: 6/3 подтип (*C. ninae*).

пещевидный или близкий к овальному контур. Немного уступают им виды с меньшими по размерам нектарниками, у которых менее развита проводящая система и секре-

торная ткань: *C. fominii*, *C. triphyllum*, *C. arenarium*, *C. pannonicum*, *C. kesselringii* (вместе с образцом *C. regelii*), *C. decaisnea*, *C. serpentinum*. В этой группе большая часть видов с треугольным контуром основания нектарника, и только *C. arenarium*, *C. kesselringii*, *C. serpentinum* — с трапециевидным контуром основания. Минимальный уровень относительного развития размеров нектарника, проводящей и секреторной тканей характеризует виды *C. luteum*, *C. laetum*, *C. steveni*, *C. umbrosum*. В этой группе только нектарник *C. luteum* с трапециевидным контуром основания, но сросшийся почти на всю высоту с листочком околоцветника. Для видов *C. richii*, *C. speciosum*, *C. pannonicum* отмечено развитие морфологически немного отличных нектарников внешнего и внутреннего круга. Известно, что у некоторых растений наряду с нормально продуцирующими нектар цветками есть так называемые «обманные» или «пустые» цветки (Gibbert, Haines, Dikson, 1991). Известно также явление секретиции разного по качеству нектара у растений со стаминальными нектарниками внутреннего и наружного кругов (Davis, 1997). Эти явления интерпретируются как попытка со стороны растений снижения затрат на секрецию не в убыток опылению. Имеет ли это отношение к видам *Colchicum* — неизвестно, необходимо специальное исследование. Очевидно одно — генеративная сфера рода *Colchicum* подвержена активным морфологическим эволюционным трансформациям именно в связи с процессами опыления (Оганезова, 2011).

Некоторые спорные виды оказались в одной группе с видами, с которыми их идентифицируют, но, с другой стороны, полной структурной идентификации практически нет. Так например, отличия между образцами *C. autumnale* и *C. pannonicum* следующие — у *C. pannonicum* секреторная ткань развита по всей поверхности нектарника и почти по всей его высоте, что не характерно для *C. autumnale* с более ограниченными размерами секреторной ткани. *C. luzitanum* по этим признакам больше сходен *C. autumnale*. Отличия есть и между видами *C. szovitsii*, *C. bifolium*, *C. ninae*. Судя по степени развития проводящей и секреторной тканей наибольшей продуктивностью нектара отличается *C. bifolium*. *C. fominii* в разных структурных группах с *C. arenarium*, но по предполагаемой степени продуктивности нектарника оказались в одной группе Их также отличает отсутствие схизогенных полостей у первого. В чем функция этих полостей — не очень ясно. Можно предположить, что они служат резервуаром накопленного нектара, тогда их наличие свидетельствует или о большей производительности нектара или о наличии регуляторного механизма его расходования, то есть некоторой специализации структуры.

Образец *C. biebersteinii* и по признакам нектарника оказывается очень сходным с *C. ancyrense*, но не с *C. triphyllum*. С *C. ancyrense* у него совпадение по структурной группе и по предполагаемой степени продуктивности нектарника. *C. laetum* по признакам нектарника сближается с *C. umbrosum* — сходные структурные признаки со сходными показателями продуктивности, но есть некоторые отличия в местоположении секреторной ткани. *C. kesselringii* и *C. regelii* по признакам нектарника более или менее подобны, хотя нет полной идентичности. Возможно это связано с отсутствием презентабельного материала по *C. regelii*.

Остальные изученные виды, самостоятельность которых не обсуждается, при том, что имеют некоторую общность в зависимости от принадлежности к той или иной структурной группе или группируются по признакам продуктивности нектарника, обладают комплексом видоспецифических признаков, что подчеркивает диагностическую значимость структурных особенностей нектарника у видов рода *Colchicum*.

Связник. Структура связника менее информативна по сравнению с листом и нектарником. Но здесь важным является то, что изученные виды по типам сочленения и особенностям проводящей системы связника образовали группы не совпадающие с теми, которые получились по структуре листа и нектарника. Группа с базальной фиксацией составлена видами *C. kesselringii* (включая *C. regelii*), *C. luteum*, *C. ninae*, *C. bifolium*, *C. zangezorum*. Она функционально неоднородная. У среднеазиатских видов *C. kesselringii*, *C. luteum* пыльники неподвижные, у южнокавказских — подвижные. Неподвижные пыльники считаются более примитивными (D'Arcy, 1996; Hufford, 1996), малоподвижный тип очень характерен для анцестрального рода *Androcymbium* (Оганезова, 2007). Но в данном случае, как мне кажется, это проявление тенденции к преодолению самонесовместимости, которая более выражена у *C. luteum* (Оганезова, 2011). У этого вида стилодии могут как превышать тычинки, так и быть равной с ними высоты, могут быть ровными, так и слабо изогнутыми. В этом случае неподвижный пыльник имеет шанс соприкоснуться с точечным рыльцем стилодия. Интересно, что у высокогорного *C. bifolium* сходные признаки у тычинок и стилодиев, но к ним добавляется избегающее рыльце, которое, очевидно, может способствовать увеличению шансов самоопыления при более или менее подвижном пыльнике; то же отмечено для *C. ninae* — очень редкого, образующего небольшие популяции эндемичного вида флоры Армении, характерного для избыточно увлажненных мест высокогорий.

Стоит обратить внимание на то, в этой группе нет *C. szovitsii*, в синонимы которого Persson (1992, 2007) включает виды *C. ninae*, *C. bifolium*, но есть *C. zangezorum*, который ей же отнесен в синонимы *C. freynii*.

Что же касается *C. pannonicum*, то сходство с *C. autumnale* есть, и есть небольшие отличия в форме тычиночной нити близ места сочленения. Изменение контура тычиночной нити близ места сочленения у этих видов и *C. byzanthinum*, также как и разный тип развития проводящей системы в связнике могут быть связаны с тем, какое положение занимают пыльники в готовом к опылению цветке. Безусловно, что треугольный контур тычиночной нити может обеспечить более устойчивое по-

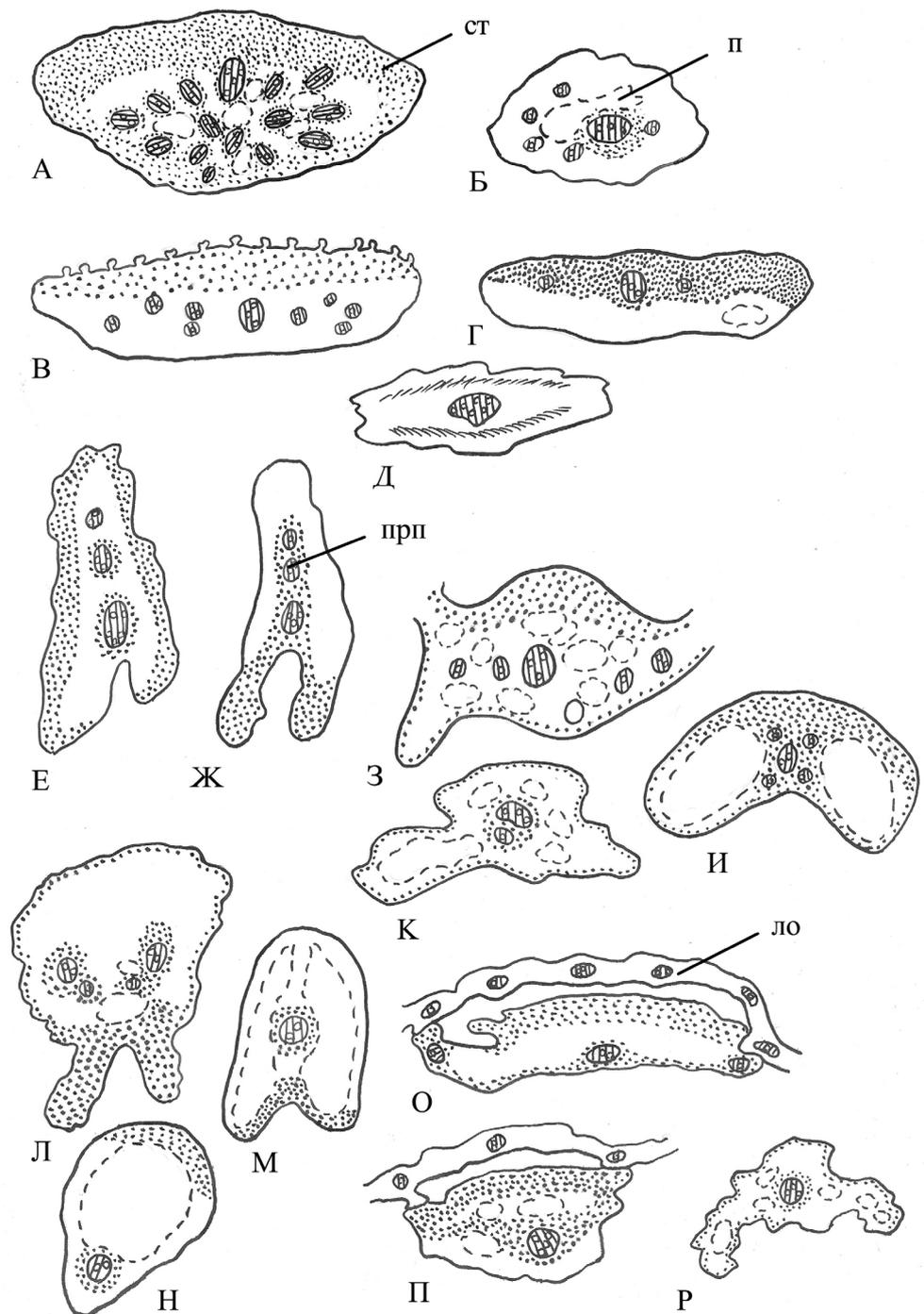


Рис. 2. Схематическое изображение основных структурных типов нектарников видов *Colchicum*. А, В, Е, З, Л, О — основания; Г, Ж, И, М, П — средняя часть; Б, Д, К, Н, Р — верхушки нектарников. А—Б: *C. ancycense*; В—Д: *C. byzanthinum*; Е—Ж: *C. triphyllum*; З—И: *C. bivonae*; Л—Н: *C. parnassicum*; О—Р: *C. luteum*.

Сокращения: ст — секреторная ткань; п — полость; прп — проводящий пучок; ло — листочек околоцветника.

ложение пыльникам. Развитие проводящей ткани только в апикальной части связника может быть обеспечивает некий перевес этой его части, а ее развитие в обе стороны от места сочленения — равновесное состояние пыльников. Каждое из этих положений, вероятно, имеет функциональное значение, что тоже требует специальных полевых наблюдений.

В структуре связника *C. luzitanum* нет сходства с таковой у *C. autumnale*.

C. ancycense и образец *C. biebersteinii* и по структуре связника подобны, отличаются незначительными признаками, которые вероятнее всего являются проявлением внутривидовой вариабельности, тогда как связник *C. triphyllum* имеет совершенно иную структуру.

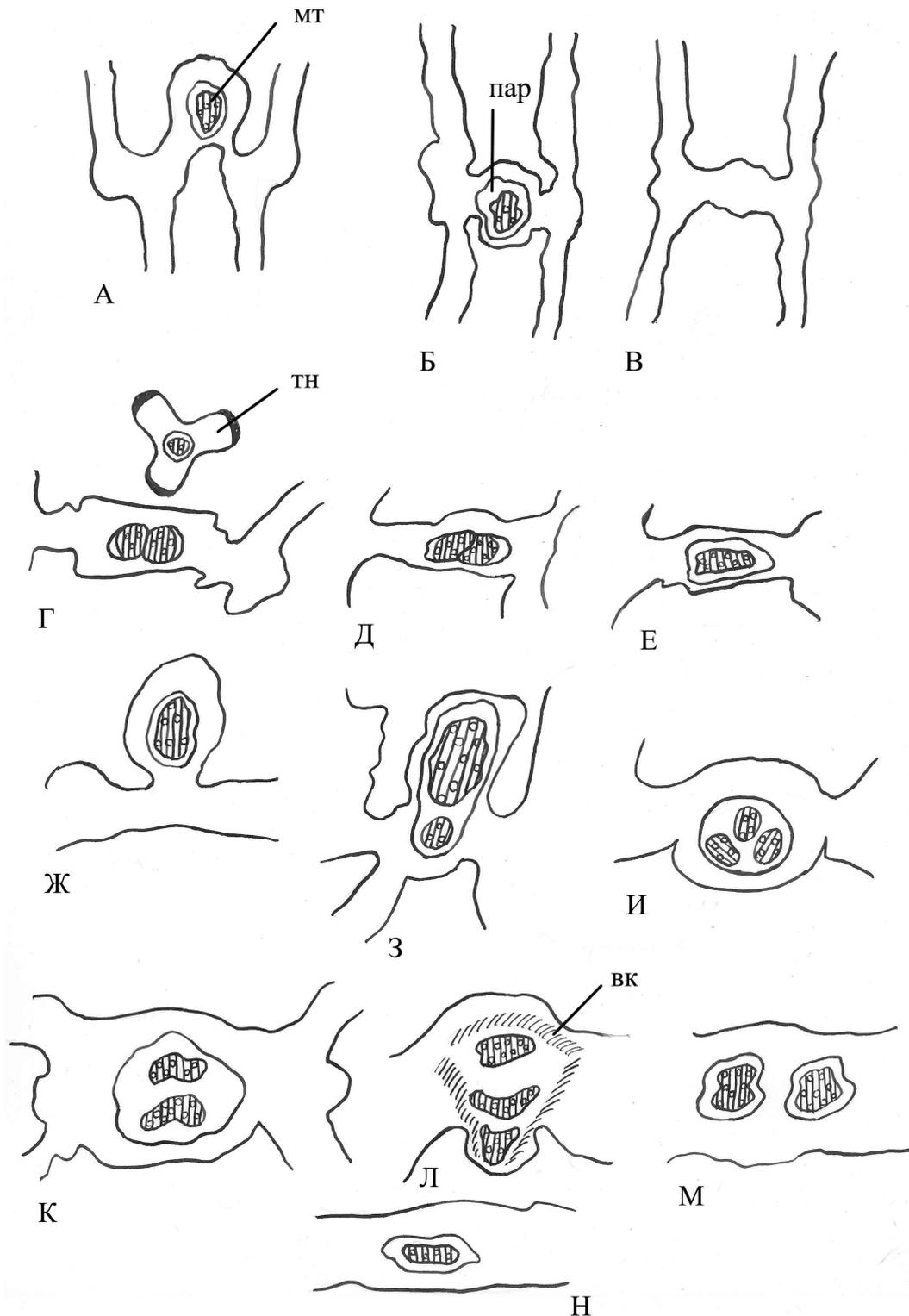


Рис. 3. Схематическое изображение основных структурных типов связников видов *Colchicum*. А, Б, Е, Ж — вверх от места сочленения тычиночной нити и связника; Г, З, Л — место сочленения; В, Д, И, К, М, Н — вниз от места сочленения. А: *C. kesselringii*; Б, В: *C. stevenii*; Г—Е: *C. autumnale*; Ж—К: *C. speciosum*; Л—Н: *C. byzanthinum*.

Сокращения: мт — механическая ткань; пар — паренхима; тн — тычиночная нить близ места сочленения со связником; вк — веретеновидные клетки.

Структурные отличия в связнике *C. fominii* и *C. arenarium* вероятнее всего можно считать межвидовыми.

Что же касается сравнения структур связника у видов *C. laetum*, *C. umbrosum* и *C. autumnale*, то если есть определенное сходство между связниками *C. laetum* и *C. autumnale*, то *C. umbrosum* больше отличается от них, хотя также принадлежит к группе, в которой 2 проводящих пучка направлены от места сочленения к базальной части связника.

Что же касается остальных видов, статус которых не оспаривается, то их изучение помогло понять, насколько незначительными могут быть межвидовые отличия в структуре связника и какие именно признаки могут иметь диагностическое значение.

Заключение

Сравнение по признакам структуры листа, нектарника и связника видов рода *Colchicum* позволяет заключить следующее.

Образец *C. biebersteinii* из Юго-Восточной Европы (Румыния) почти идентичен изученному образцу *C. ancyrense*, но не *C. triphyllum*. Это подтверждает мнение Цвелева (1979), считающего *C. biebersteinii* синонимом *C. ancyrense*, и настаивающего на видовой самостоятельности последнего. Отличия *C. ancyrense* от *C. triphyllum* подтверждаются настоящим исследованием — по всем сравниваемым признакам эти виды отличаются друг от друга.

Сравнение *C. pannonicum* и *C. autumnale* показало, что по структуре листа и связника эти виды очень близки. Нектарник *C. pannonicum* немного иного, чем у *C. autumnale* типа. Ограниченность материала по *C. pannonicum* не позволяет прийти к окончательному выводу, но вероятнее всего следует признать правоту Н. Диклић (1975), признающего *C. pannonicum* в качестве разновидности *C. autumnale*. Последний имеет такой широкий ареал, что его внутривидовая дифференциация

очень вероятна.

Что касается *C. fominii*, который Brickell (1980) и Persson (2007) переводят в синонимы *C. arenarium*, то сравнение показало близость структуры листьев этих видов при наличии количественных отличий, абсолютно разный тип их нектарников, некоторое сходство по структуре связника, при наличии видоспецифических признаков. Учитывая также их морфологические (Цвелев, 1979) и экологические отличия (*C. fominii* по типам местообита-

ний относится к ксеромезофитным видам, тогда как *C. arenarium* типичный псаммофильный ксерофит; Гнатюк, 2008), считаю необходимым сохранить самостоятельность вида *C. fominii*.

Сравнение *C. laetum* с *C. autumnale* показало, что по структуре листа у этих видов нет никакого сходства, по структуре нектарника есть подобие между *C. laetum* и *C. umbrosum*, но не с *C. autumnale*. По структуре связника все они оказались очень близки с небольшой разницей в количественных признаках. Думаю, что выявленные отличия вместе с особенностями географического распространения видов (ареал *C. laetum* расположен на юго-востоке европейской части России, тогда как ареал двух других видов более западный), отличиями в морфологии и экологии² (Цвелев, 1979) не дают основания сомневаться в его видовом статусе, не отрицая возможности его гибридного происхождения.

C. luzitanum по структуре нектарника близок к *C. autumnale*, в группу родства с которым его включает Brickell (1980), но очень отличается по признакам связника. Учитывая колоссальную разницу в числах хромосом этих видов (*C. luzitanum* 2n=106,108,162; *C. autumnale* 2n=34, 36, 38; см. Оганезова, 2011), специфику ареала и экологии этого вида, не думаю, что есть необходимость его сближения с *C. autumnale*.

Интересная ситуация сложилась в группе *C. kesselringii* (с образцом *C. regelii*), *C. luteum*. Эти таксоны очень близки по структуре листа и связника, причем *C. kesselringii* и *C. regelii* практически идентичны, но по структуре нектарника больше сходства между *C. luteum* и образцом *C. regelii*. Может быть между видами *C. kesselringii* и *C. luteum* есть возможность гибридизации и образец *C. regelii* является таким гибридом?

Проведенное сравнение с использованием некоторых новых данных подтверждает ранее сделанный вывод о видовом статусе безвременников армянской флоры — *C. ninae*, *C. bifolium*, *C. goharae*, *C. zangezorum* (Oganezova, 2000).

Выявленные морфологические трансформации в нектарнике и связнике видов *Colchicum* нуждаются в специальном исследовании. Но наличие такого рода явлений — свидетельство активных эволюционных процессов в генеративной сфере, связанных с процессом опыления. Это дополняет полученные ранее данные о возможных перестройках в стратегической системе генеративного размножения рода в различных частях его ареала (Oganezova, 2011).

ЛИТЕРАТУРА

Бокерия М. Р. 1999. Карисистематика представителей семейства *Colchicaceae* DC. на Кавказе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 36 с.
 Василевская В. К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. С. 182.
 Васильев А. Е. 1969. Субмикроскопическая морфология клеток нектарников // Бот. журн., 54, 7: 1015—1031.
 Васильев А. Е. 2003а. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн., 88, 10: 1—8.
 Васильев А. Е. 2003б. Структура проводящей системы нектарников некоторых двудольных // Ботанические исследования в Азиатской России. 2: 23—24. Барнаул.
 Габриэлян Э. Ц. 2001. Род *Colchicum* L. // Флора Армении, 10: 42—52. А. R. G. Gaentner Verlag K. G. Ruggel.

² *C. autumnale* типичный мезофит, характерный для открытых местообитаний. *C. umbrosum*, как подсказывает его название и структура листа (Oganezova, 2000), связан в основном с лесными сообществами, тогда как *C. laetum* встречается в степях, на сухих лугах, солонцах (Цвелев, 1980), что объясняет развитие крупных схизогенных полостей в структуре его мезофилла.

Гамалей Ю. В. 1984. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн., 69, 5: 569—584.
 Гамалей Ю. В. 1988. Структурно-функциональная эволюция пустынных растений // «Пустыни Заалтайской Гоби»: 104—106. Ленинград.
 Гзырян С. С. 1959. К методике анатомического изучения листьев двудольных растений // Труды ин-та ботаники АН АзССР, 21: 159—165
 Гнатюк А. Н. 2008. Род *Colchicum* L. в Украине (систематика, хорология, морфология, интродукция, фитосозология). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев. 20 с.
 Диклић Н. 1975. Род *Colchicum* L. // Флора СР Србији, 8: 492—568. Белград.
 Мирославов Е. А., Кравкина И. М. 1990. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн., 75, 3: 368—375.
 Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Androsymbium*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* // Флора, растит., раст. рес. Армении, 16: 39—47.
 Оганезова Г. Г. 2011. Особенности географии и направлений эволюции гистерантных и синантных видов рода *Colchicum* s. str. (семейство *Colchicaceae*) // Takhtajania, 1: 87—97
 Стефановъ Б. 1926. Монография на роды *Colchicum* // Sborn. Blg. Akad. Nauk, 22: 1—100.
 Цвелев Н. Н. 1979. Род *Colchicum* L. // Флора Европейской части СССР. 6: 218—220. Ленинград.
 Brickell C. D. 1980. Genus *Colchicum* L. // Flora Europaea. 5: 21—25. Cambridge.
 Brickell C. D. 1984. Genus *Colchicum* L. // Flora of Turkey. 8: 329—360. Edinburgh.
 D'Arcy W.G. 1996. Anthers and stamens and what they do // D'Arcy W. G. & Keating R. C. (eds.) The anther: forms, function and phylogeny: 1—24. Cambridge.
 Davis A. 1997. And the nectarines make two more... eight sets of floral parts in the wild type flower of *Arabidopsis thaliana* // Suppl. Amer. Jour. Bot., 84, 6: 40.
 Gabrielian E. 2000. The genus *Colchicum* in Southern Transcaucasia // Bot. Chronica, 13: 229—239.
 Gibbert F. S., Haines N., Dikson K. 1991. Empty flowers // Funct. Ecol., 5, 1: 29—39.
 Hufford L. 1996. The origin and early evolution of Angiosperm stamens // D'Arcy W.G. & Keating R. C. (eds.) The anther: forms, function and phylogeny: 58—91. Cambridge.
 Oganezova G. 2000. Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // Bot. Chron., 13: 217—227.
 Ollerton J., Killick A., Lamborn E., Watts S., Whiston M. 2007. Multiple meanings and modes: of the many ways to be a generalist flower // Taxon, 56, 3: 717—728.
 Persson K. 1988. New species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) from the Greek mountains // Willdenowia, 18, 1: 29—46.
 Persson K. 1992. *Colchicum* L. // Flora Iranica, 170: 24—37. Graz.
 Persson K. 1999a. New and revised species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) from the Balkan peninsula // Plant Syst. Evol., 217: 55—80.
 Persson K. 1999b. The genus *Colchicum* in Turkey. I. New species // Edinb. Journ. Bot., 56, 1: 85—102.
 Persson K. 1999c. The genus *Colchicum* in Turkey. II. Revision of the large-leaved autumnal species // Edinb. Journ. Bot., 56, 1: 103—142.
 Persson K. 2001. A new soboliferous species of *Colchicum* in Turkey // Bot. Journ. Linn. Soc., 135: 85—88.
 Persson K. 2005. A new Turkish species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) related to *C. boissieri* // Edinb. Journ. Bot., 62, 3: 181—192.
 Persson K. 2007. Nomenclature synopsis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) with some new species and combinations // Bot. Jahrb. Syst., 127, 2: 166—242.
 Richards A. J. 1986. Plant breeding systems. London, Boston, Sydney. 529 p.