

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

**ПРОБЛЕМА КАТЕГОРИИ «РОД» В
СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМАТИКЕ В
СВЕТЕ УНИВЕРСАЛЬНЫХ ПОНЯТИЙ
«ПРЕРЫВНОСТЬ – НЕПРЕРЫВНОСТЬ»**

Считается, что кладистически интерпретированные данные молекулярно-генетического метода систематики обеспечивают наибольшую достоверность родственных связей таксонов. Толкование данных с ориентацией на монофилию не всегда дает адекватный ответ. Естественный отбор, как важная составляющая эволюционного процесса, действует на уровне фенотипа, коррелятивно связанного с генотипом. Фенотип, а не генотип является объектом эволюции и, соответственно, систематики, а не наоборот.

На примере родства *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* сделано сравнение данных фенотипа с данными молекулярно-генетического метода. По данным последнего их объединяют в единый род *Colchicum* s. l. У репрезентативного числа видов 4 таксонов сделан анализ морфолого-анатомических признаков вегетативной и генеративной сфер, особенностей кариологии, полиплоидии, географии, экологии. В результате выявлены признаки, демонстрирующие непрерывность эволюционного процесса при миграции предковой формы – видов *Androcymbium* – из юго-западной и южной Африки на север, в Средиземноморье. В дальнейшем происходила перестройка генеративной и вегетативной сфер, дивергенция с образованием групп с новым набором фенотипических признаков. Значимость этих изменений можно оценить как прерывность эволюционных преобразований с формированием средиземноморских таксонов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*. Последние обладают большей потенциальной адаптации в условиях нового региона. Это позволяет представить эволюционное развитие группы как взаимодополнение прерывности и непрерывности, следовательно не противоречит сохранению 3 средиземноморских таксонов в ранге самостоятельных родов, эволюировавших от общего анцестора – рода *Androcymbium*.

Классификация, молекулярно-генетический метод, монофилия, категория «род», Colchicum, Merendera, Bulbocodium, Androcymbium.

Օգանեզովա Գ. Հ. Ժանամակակից կարգաբանության “ցեղ” հասկացության խնդիրը “ընդհատվածություն” և “անընդհատվածություն” համընդհանուր գաղափարների լույսի ներքո: Ենթադրվում է, որ տաքսոնոմիայի մոլեկուլյար-գենետիկական մեթոդաբանության կլադիստիկորեն մեկնաբանված տվյալներն ապահովում են տաքսոնների ազգակցական կապերի առավելագույն հուսալիությունը: Բայց մոնոֆիլիայի վրա կենտրոնացած տվյալների մեկնաբանումը միշտ չէ, որ տալիս է ադեկվատ պատասխան: Բնական ընտրությունը, որպես էվոլյուցիոն գործընթացի կարևոր բաղադրիչ, գործում է ֆենոտիպի մակարդակով, որը հարաբերականորեն կապված է գենոտիպի հետ: Ֆենոտիպը, ոչ թե գենոտիպը, էվոլյուցիայի և, համապատասխանաբար, կարգաբանության օբյեկտ է, և ոչ թե հակառակը: *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* և *Androcymbium* ազգակից տաքսոնների օրինակով կատարվել է ֆենոտիպի տվյալների համեմատությունը մոլեկուլյար-գենետիկական մեթոդի տվյալների հետ: Ըստ վերջինի տվյալների համաձայն նրանց միավորում են մեկ *Colchicum* ցեղի մեջ: 4 տաքսոնների ներկայացված քանակի տեսակների մոտ կատարվել է վեգետատիվ և գեներատիվ ոլորտների մորֆոլոգիական, անատոմիական, կարիոլոգիական, աշխարհագրական, էկոլոգիական առանձնահատկությունների անալիզ: Արդյունքում բացահայտվել են նշաններ, որոնք ցույց են տալիս էվոլյուցիոն գործընթացի անընդհատվածությունը նախնիի ձևի՝ *Androcymbium* ցեղի տեսակների հարավարևմուտքից և հարավային Աֆրիկայից դեպի հյուսիս, Միջերկրական ծով միգրացիայի ժամանակ: Որպես էվոլյուցիոն գործընթացի շարունակություն գեներատիվ և վեգետատիվ ոլորտների վերակազմավորման արդյունքում տեղի է ունեցել դիվերգենցիա՝ *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* նոր ֆենոտիպով տաքսոնների ձևավորմամբ: Վերջիններս ավելի մեծ ներուժ ունեն հարմարվելու նոր տարածաշրջանում: Վերջին փոփոխությունները կարելի է գնահատել որպես էվոլյուցիոն ընդհատվածություն: Այս տաքսոնների օրինակներով այդ խմբի էվոլյուցիան արտահայտվել է որպես ընդհատվածության և անընդհատվածության փոխլրացում, ինչը թույլ

է տալիս պահպանել բոլոր 3 միջերկրածովյա տաքսոնները անկախ ցեղերի շարքում ընդգծելով իրենց զարգացումը ընդհանուր նախնիից՝ *Androcymbium* ցեղից:

Դասակարգում, մոլեկուլային-գենետիկական մեթոդաբանության, մոնոֆիլիա, “ցեղ” հասկացությունը, *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*.

Oganezova G. H. The problem of “genus” category in the modern systematics in the light of the universal “continuity and discontinuity” concept. The current idea of the level of reliability of connection between taxa established on the basis cladistically interpreted data of the molecular-genetic method is exaggerated. Monophily-oriented interpretation of data does not always provide an adequate answer. Natural selection as important component of the evolution process acts at the level of phenotype correlatively associated with the genotype. A phenotype, not a genotype, is an object of evolution and, accordingly, systematics, and not vice versa. On the example of the relationship of *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*, a comparison of the phenotype data with the same of molecular-genetic method was made. According to the latter, they are combined into a single genus *Colchicum* s. l. An analysis of the morphological and anatomical features of the vegetative and generative organs, the characteristics of karyology, polyploidy, geography, and ecology was made for a representative number of species of these taxa. As a result, signs were revealed that demonstrate the continuity of the evolutionary process during the migration of the ancestral form – *Androcymbium* species – from southwestern and southern Africa to the north, to the Mediterranean. This was accompanied by a restructuring of both the generative and vegetative spheres and formation of the groups with a new set of phenotypic characters. The significance of these changes can be estimated as the discontinuity of evolutionary transformations. In comparison with *Androcymbium*, the Mediterranean taxa *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* have a greater potential for adaptation in the new region. This allows us to present the evolutionary development of the group as a complementarity of discontinuity and continuity, which permit to maintain them

in the rank of 3 independent genera that evolved from a common ancestor – *Androcymbium*.

Classification, molecular-genetic method, monophily, “genus” category, Colchicum, Merendera, Bulbocodium, Androcymbium.

Классификация – важная составляющая научного познания. Без нее многообразие знаний о мире превращается в хаотический набор фактов. «Отец» естественно-научной классификации К. Линней свою книгу “Философия ботаники” (1989) начинает с определения окружающего мира, который делит на элементы и натуралии и дает им объяснения через их свойства: «элементы просты, натуралии сложны... Физика говорит о качествах элементов. Естествознание же о [качестве] натуралий» (Линней, 1989: 9). Натуралии по Линнею – камни, растения, животные. Он подбирает для них критерии, которые в настоящем неприменимы.

Проблема подбора критериев в процессе классификации сохраняет свою актуальность, иногда превращаясь в камень преткновения при построении современных систем живого. Фантастическое многообразие живых организмов делает практически невозможным установление единых критериев для одноуровневых таксонов, что объясняет постоянное обновление их состава, смену уровня и другие изменения.

Сравнительным успехом в этом вопросе можно считать относительную определенность категории «вид» эукариотных организмов. Здесь активно применимы типологическая и политипическая концепции. Известно, что в основе типологической концепции лежит понятие «типа», то есть типового экземпляра, который воспринимается в качестве некоего эталона конкретного вида, фиксирует его определенность, устойчивость, отличие от других близких видов. Политипическая концепция в определенном смысле менее категорична, так как учитывает сложную генетическую структуру вида, вероятность наличия внутривидовой вариабельности. В этом случае эталонное сходство между особями одного вида не является обязательным условием.

Генетическая основа политипической концепции вида не противоречит типологической концепции (Камелин, 2016). Эволюционная

история разных видов различна и это требует разного подхода. По Н. Н. Воронцову (1980), например, в ряде случаев результаты молекулярно-генетического метода подталкивают систематиков к более узкому пониманию вида. По В. Р. Камелину (2016), узкое понимание вида может отражать этапы его эволюционного преобразования. Можно утверждать, что эти концепции в определенном смысле дополняют друг друга.

Однако проблема критериев более высоких рангов, начиная с категории «род», остается дискуссионной.

По Линнею и вид и род – реально существуют в природе. Линней противопоставлял естественность видов и родов своей системы искусственности порядков и классов, считал, что роды обладают естественными границами. Основой для объединения видов в единый род Линней принял сходство по органам плодоношения. Существование сходства видов по генеративным органам было обнаружено еще J. S. L. Gesner (1759) и Линней считал это величайшим открытием. По Линнею не признаки образуют род, а род образует признаки; признаки происходят из рода и позволяют его узнавать (1989).

Для Ч. Дарвина (1937) обе категории – и вида и рода – были неопределенными. Он отрицал для них возможность существования объективных критериев. Среди более поздних авторов есть те, которые также считают, что категория вида условна (Bessey, 1908; Gilmour, 1940; Gilmour & Walters, 1963).

М. Г. Попов (1983, напечатано по рукописи, датированной 1940-1944 гг.) считал, что любые категории выше видовой всегда будут гораздо менее естественными.

В. Л. Комаров (1945) сравнивал определения категорий «вид» и «род» у разных авторов, начиная с Gesner (1759) и пришел к выводу, что только у Линнея (Linnaei, 1751) род становится более или менее определенным понятием и основой объединения видов. Комаров решал этот вопрос в свете эволюционной истории видов, а именно, основой для объединения видов в род является их монофилетическое происхождение.

А. К. Скворцов посвятил этому вопросу целую серию работ (2005 а-е). Он также опирается на Линнея и подробно разбирает его учение о виде и роде, критику вопроса. В понимании

самого Скворцова критерии для установления границ рода отсутствуют. Главный вывод автора: «основной механизм эволюции – естественный отбор – работает на уровне целых организмов и надорганизменных образований.... Соответственно и систематика ориентирована на организменный и надорганизменный уровни. Рассматривать эволюцию отдельных структур или функций как таковых, то есть отвлекаясь от целых организмов, конечно, можно, но при этом нельзя забывать, что самостоятельно эволюционировать отдельные части организма не могут.... Систематика представляет нам систему целых организмов, а не отдельных его частей и свойств» (Скворцов, 2005г: 233). Также как для Линнея, для Скворцова центральной категорией систематики остается категория вида. Для этого автора приемлема эколого-генетико-популяционная модель вида, которая сложилась в течение XX века, как результат трудов целой плеяды ученых, среди которых он выделяет Комарова, G. Turesson, Th. Dobzhansky, E. Mayr и некоторых других. Скворцов считает, что именно эта модель наиболее близка к линнеевскому пониманию этой категории. Но в отличие от Линнея, все ранги выше видовых он считает относительными, имеющими второстепенное значение. По Скворцову, обнаружение каких-либо универсально применимых критериев на надвидовом уровне вряд ли возможно (Скворцов, 2005 д: 272). Одновременно он цитирует других авторов, по мнению которых объективные критерии таксонов высоких рангов существуют, но пока не найдены.

Р. В. Камелин (2016) в своих рассуждениях об этих категориях также отталкивается от Линнея. Он настаивает на том, что род в понимании классика это скорее образ, отражающий родство, чем природное образование. Именно такое толкование этой категории принимает этот автор. Что же касается категории «вид», то по его словам: «Я принадлежу к той школе, для которой объекты систематики растений – это расы (виды и подвиды). Расы – природные, существующие как целое, объективно, независимо от нас, образования. Поскольку они состоят из множества индивидуумов – особей, их отражение возможно именно через обобщенные образы (хотя любой образ – это субъективное представление).

Но и иерархию родства мы строим по образам, отражающим родство, но не природных образований – таксонов» (2016: 23).

По W. D. Glayton (1983) существование родов – реальность. Виды образуют естественные скопления – роды, что служит основанием для создания надвидовой классификации.

Смысл противоречивых суждений о категориях «род» и «вид», определяющих отношение ко всем остальным таксономическим категориям, лежит в плоскости философии биологии. Положительный ответ, то есть признание реальности существования видов, как некоего единства, отделенного во времени и пространстве от других видов, одновременно объединяемых родством в более высокую категорию – в род – фиксирует наличие взаимодополняемых процессов – прерывности и непрерывности в эволюции живого. Отрицание же реальности этих категорий сводит все живое в эволюционную непрерывность. Научная дискуссия, посвященная этой проблеме длится более 300 лет, накопилось огромное количество литературы, посвященной этому вопросу (Оганезова, 2008, 2019). Каждый новый этап дискуссии связан с новыми идеями, как в области теории эволюции, так и в систематике как таковой. Однако появление и применение молекулярно-генетического метода, данные которого интерпретируются кладистически, то есть с ориентацией на монофилию, изменило ситуацию в том смысле, что уровень неопределенности категории «род» стал в несколько раз выше.

В настоящем достоверность данных молекулярно-генетического метода систематики воспринимается многими как безоговорочная, несмотря на то, что даже на заре его использования в его адрес была высказана критика. Причина безоговорочности прежде всего в том, что его данные интерпретируются математически. А математика, как известно еще со времен Платона, обеспечивает высшую степень достоверности. Среди тех, кто в прошлом сомневался в абсолютном приоритете молекулярного метода в решении вопросов эволюции живого можно назвать имена Th. Dobzhansky (1970; цит. по Я. М. Галл, 1973: 151), Ф. Айала (Ayala, 1981: 65), Э. Майр (1981: 26). Glayton (1983) считает, что количественная таксономия еще далека от соз-

дания ее математической модели, адекватно отражающей эволюцию растительного мира, но она проясняет сущность проблемы, а именно трудности выявления объективных критериев таксонов. К. Лоренц (1998) высказался особенно эмоционально, назвав такой подход нелепостью, модным подражанием физики. Некоторые современные авторы также указывают на неудовлетворительность такого подхода к систематике, концептуально сводящий классификацию к догме монофилии (Brummit, 2002). E. Hörandl называет результат такой классификации “unsatisfactory classification” (2007: 1). По А. С. Антонову (2002: 753) «ранги таксонов в системах, построенных на изучении фенотипов и генотипов могут быть несопоставимыми». Автор считает, что расхождения результатов классификаций только по генотипу или фенотипу «заключаются в том, что целый ряд закономерностей молекулярной и организменной эволюции весьма своеобразны... и вовсе не обязательно должны совпадать» (Антонов, 2002: 756). Р. К. Endress & al. (2000) указывают на значительно большую результативность совмещения данных молекулярного метода с данными фенотипа.

По результатам своей работы я также считаю, что данные этого метода, концептуально сводимые к монофилии, не могут считаться приоритетными, не нуждающимися в согласовании с остальными методами систематики. На примере дискуссии вокруг рода *Colchicum* L. предлагаю еще раз обсудить данные этого метода в современной интерпретации в системе классических методов систематики.

Родство рода *Colchicum* как модель для уточнения границ таксонов в ранге рода

Род *Colchicum* – один из средиземноморско-древнесредиземноморских таксонов семейства *Colchicaceae*. Кроме этого рода Линнеем был признан известный в Европе близкий род *Bulbocodium*. В 1801 году L. Ramond на европейском материале (Пиренеи) описал род *Merendera*. В 1808 на африканском материале С. L. Willdenow описал род *Androcymbium*, виды которого по своей морфологии, включая морфологию цветка, отличаются от видов вышеназванных средиземноморских родов. Именно эти

роды образуют ближний круг родства *Colchicum* (Фототабл. 1). Следует заметить, что наиболее заметное морфологическое сходство по цветкам и плодам характерно для *Colchicum* и *Merendera* – цветки видов обоих родов отличаются друг от друга в основном наличием (виды *Colchicum*) или отсутствием (виды *Merendera*) цветочной трубки. Завязь подземная с 3 стилодиями. У *Bulbocodium* только часть подземного основания листочков околоцветника сростается в трубку, вместо стилодиев развивается столбик пестика. В 1926 году Б. Стефановъ объединил эти три рода в единый род *Colchicum*. Такое решение было воспринято неоднозначно. Так, например, в изданиях «Флора СССР» (Черняховская, 1935), «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1940), «Флоре Европейской части СССР» (Цвелев, 1979), “Flora Europaea” (Brickell, 1980; Valdés, 1980; Valentine, 1980), “Flora of Turkey” (Brickell, 1984), “Flora Palaestina” (Feinbrun-Dothan, 1986) и ряде других эти роды признаны в качестве самостоятельных. Тогда как во “Flora of Iraq” (Wendelbo, 1985), “Flora Iranica” (Persson, 1992) принята точка зрения Стефановъ.

По данным молекулярно–генетического анализа возникла идея включить в состав *Colchicum* s. l. и виды рода *Androcymbium*, так как, с одной стороны, между видами этого рода особенно из Южной и Северной Африки есть заметные морфологические различия. С другой стороны, на кладограмме, составленной по данным молекулярно–генетического анализа видов *Androcymbium* и нескольких видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, последние вклинились между видами африканского рода (Hoyo, Pedrola-Monfort, 2006; Vinnersten, Manning, 2007, Manning et al., 2007; Nguyen et al., 2013).

Поскольку предлагаемые изменения систематического статуса этих таксонов противоречат их морфологии, включая морфологию цветка, я посчитала необходимым как можно подробнее их исследовать, с привлечением данных, способных внести определенность в поставленный вопрос. Почти за 20 лет работы удалось изучить 28 как синантных, так и гистерантных видов рода *Colchicum* из разных точек его обширного ареала (~1/3 видового состава), 18 видов рода *Merendera* (из ~20), 1 вид рода *Bulbocodium* (в составе рода спорных 1-2 вида), 10 видов рода

Androcymbium как с южной, так и северной частей его ареала (из ~50) (Oganезова, 2000-2019). По результатам этой работы получены следующие данные.

1. Жизненная форма видов этих таксонов почти одинаковая, подземная часть представлена клубнелуковицей, тогда как надземная часть у видов *Merendera*, *Bulbocodium* представлена розеткой листьев, в пазухах которых располагаются цветки, позже – плоды. Листья и цветы у них появляются одновременно, обычно этот приурочено к весне (синантность). Только у 2 видов *Merendera* из западного Средиземноморья этот процесс приурочен к осени и у них появление листьев по времени немного отстает от появления цветков. Стефановъ (1926) назвал это явление субсинантностью. У видов *Androcymbium* и *Colchicum* надземная часть обычно также представлена розеткой листьев, но у некоторых видов *Androcymbium* развивается надземный побег. Виды *Colchicum* могут быть как синантными, так и гистерантными (то есть фазы цветения и появление листьев и плодов разделены во времени, обычно, это осень – весна). У ряда гистерантных видов *Colchicum* также могут образовываться надземные приподнимающиеся над субстратом побеги с листьями и плодами (Оганезова, 2013, 2016 а, 2019).

2. Все листья у видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* одинаковые по своей форме и цвету. У видов *Androcymbium* прицветные листья по форме, размерам отличаются от остальных – это брактеи. У некоторых видов они окрашены и выполняют аттрактивную функцию (Оганезова, 2019).

3. Структура листа, особенности его проводящей системы у видов *Androcymbium* в сравнении с видами *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* отличаются отсутствием специализации, несмотря на огромный ареал рода, который включает местообитания со значительной амплитудой экологических условий (Оганезова, 2016 а, 2019).

4. Механические ткани в структуре листьев видов *Colchicum*, *Merendera* являются видоспецифическими признаками. У видов *Colchicum* они коррелируют с размерами листьев, которые у этого рода значительно варьируют, тогда как у видов *Merendera* размеры листьев мало ва-

риабельный признак и выраженной корреляции между размерами листа и механической тканью у них нет (Oganezova, 2000; Оганезова, 2002, 2004, 2011 б. 2019).

5. Очень информативным оказались морфологическая структура нектарников и связников изученных таксонов. У всех изученных таксонов нектарники тычиночные – развиваются в основании тычиночных нитей.

6. У видов *Androcymbium* форма нектарников наиболее вариабельная среди изученных таксонов. Она варьирует от подушковидных, распластанных на листочке околоцветника образований (некоторые юго-западноафриканские виды) до цилиндрических утолщений в основании тычиночной нити (некоторые из изученных южноафриканских видов и североафриканские виды). Нектарники почти на 2/3 срастаются с листочком околоцветника. Для всех изученных видов этого рода проводящая система нектарника представлена единственным проводящим пучком – ответвлением центральной жилки листочка околоцветника. Секреторная ткань сосредоточена на его абаксиальной поверхности. При такой морфологии нектарника его секрет – нектар – доступен практически для любых опылителей (Оганезова, 2007, 2014, 2016 а, б, 2019).

7. У видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* нектарники только цилиндрической формы. Их размеры у разных видов варьируют, вариабельна и даже видоспецифична проводящая система нектарников. Поскольку нектар – это видоизмененный флоэмный сок, то степень контакта проводящей системы с секреторной тканью во многом определяет продуктивность нектара. Объем секреторной ткани также имеет значение. Для видов *Colchicum*, *Merendera* установлено резкое снижение объема этих тканей у видов приуроченных к краям ареала родов и наоборот, их увеличение у видов из центральной части ареалов. Расположение основного массива секреторной ткани у всех трех родов адаксиальное, что снижает степень доступности нектара для некоторых опылителей. У отдельных видов обоих родов, произрастающих по краям ареалов, секреторная ткань может располагаться не на поверхности нектарника, а во внутренних слоях.

В отличие от видов *Androcymbium* органы и

ткани средиземноморских родов, ответственные за производство нектара, высоко специализированы. Для всех этих таксонов характерно сочетание полового и вегетативного размножения. Учитывая особенности нектарников *Colchicum*, *Merendera* можно заключить, что выявленная у них вариабельность структуры нектарников может указывать на преобладание одного из этих типов размножения в зависимости от ареала того или иного вида (Oganezova, 2000, 2004; Оганезова, 2002, 2007, 2016 а, б).

8. Тип сочленения связников с тычиночной нитью ответственен за степень подвижности пыльников. В сочетании с высотой тычиночной нити, особенностями рылец пестиков подвижность пыльников может способствовать самоопылению или перекрестному опылению. Все 4 таксона перекрестноопыляемые. На это с очевидностью указывает морфология цветков, их активное посещение насекомыми. У видов *Androcymbium* выявлен дорзальный и базальный типы сочленения. При этом размеры пыльников у видов этого рода очень небольшие, тычиночные нити короткие, рыльца пестиков обычно точечные. Отсутствие вариабельности по названным структурам указывает на отсутствие вариабельности по типам опыления, при явном преобладании перекрестного типа опыления (Оганезова, 2007, 2014, 2016 а, б, в, 2019).

9. У видов *Colchicum*, *Merendera* выявлены как дорзальный, так и базальный тип сочленения тычиночной нити с пыльниками. У видов этих родов из крайних точек ареала базальный тип сочетается с развитием очень крупных неподвижных пыльников (*Colchicum*, *Merendera*) и в разной степени избегающих рылец стилодиев (*Colchicum*), что указывает на высокую вероятность автогамии. У большинства остальных видов этих таксонов нет выраженных морфологических признаков, способствующих самоопылению. У *Bulbocodium* дорзальный тип сочленения, пыльники средних размеров, рыльце пестика точечное (Oganezova, 2000, 2004, 2014; Оганезова, 2002, 2004, 2011 а, б, 2013, 2019). Можно сделать заключение, что политипные, с обширным ареалом роды *Colchicum*, *Merendera* (последний в меньшей степени) демонстрируют вариабельность по типам опыления.

10. Данные по кариологии всех четырех так-

сонов также выявляют ряд отличий между ними. Виды *Androcymbium* – диплоиды, основные числа для видов из южной части Африки $x = 9, 10, 11$ (Montserrat et al., 2002). У североафриканских видов рода единственное основное число $x = 9$ (Margeli et al., 1995). Виды *Colchicum*, *Merendera* представлены как диплоидами, так и полиплоидами. Основные числа хромосом видов *Colchicum* $x = 7, 8, 9, 10, 11, 12?$ (Persson et al., 2011). Полиплоидия осуществляется на основе $x = 7, 9, 11$, большинство полиплоидов гексаплоиды – $2n=54$ с $x = 9$ (Persson, 2007). Среди гистерантных западно-средиземноморских видов рода есть полиплоиды с $36x$ – *C. corsicum* Baker $2n=198, 216$ (Оганезова, 2011 а, 2019).

Основные числа видов *Merendera* $x = 9, 11, 12$. Диплоиды – $2n = 18-20, 22, 24$; полиплоидия только на основе $x = 9, 2n=54$. *Bulbocodium* – только диплоид, $x = 11, 2n = 22$ (Оганезова, 2013).

11. География этих таксонов также отличается друг от друга. Ареал *Androcymbium* дизъюнктивный. Большая часть видов *Androcymbium* приурочена к юго-западной и южной Африке, несколько видов встречаются в восточной Африке, 5-6 видов в северной Африке, южной Испании и Канарских островах (Caujapé-Castells et al., 2002; Нoyo et al., 2009). Из ~50 видов 37 приходится на Намибию и Капскую провинцию.

Ареал видов *Colchicum* захватывает все Древнее Средиземноморье, Субсредиземноморье. За счет *C. autumnale* L., который широко культивируется и сбегает из культуры, ареал рода достигает Ленинградской области, юга Скандинавии, юга Великобритании. Гистерантные и синантные виды рода в этом пространстве распределились неравномерно. Большая часть гистерантных видов (по числу они почти вдвое превышают синантные виды) приурочены к Средиземноморью, большая часть синантных видов сосредоточена на востоке Древнего Средиземноморья, на Армянском нагорье с сопредельными странами. У рода *Colchicum* два выраженных центра диплоидных видов. Это Юго-Восточное Средиземноморье, где обитают диплоидные как гистерантные, так и синантные виды с самыми разными основными числами. Второй центр – Армянское нагорье с сопредельными территориями, где сосредоточены дипло-

идные виды с основными числами $x = 7, 9$ (Оганезова, 2011 а).

Ареалы видов *Merendera* и *Bulbocodium* – дизъюнктивные. Ареал видов *Merendera* Древнесредиземноморский. Наибольшая часть видов распространена в Восточном Средиземноморье (полиплоиды, $2n = 54$), на Армянском нагорье с сопредельными территориями (центр видового многообразия диплоидных видов ($2n = 18$)). В Центральной Азии 3 вида ($2n = 54$). На юго-востоке Франции встречается *M. filifolia* Camb., на Пиренейском полуострове с заходом с Северо-Западную Африку встречается этот же вид и еще 2 вида рода ($2n = 54$) (Оганезова, 2013).

Ареал *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. захватывает восточное, часть центрального Субсредиземноморья, *Bulbocodium vernum* L. встречается в Западных Альпах и Пиренеях.

Если сравнивать ареалы этих 3 родов, то следует заметить их перекрывание, но при этом ареалы *Merendera* и *Bulbocodium* имеют дизъюнкции в западной части Средиземноморья. Важно отметить отсутствие контактов ареалов диплоидных видов *Merendera* с видами *Androcymbium*, тогда как в Юго-Западном Средиземноморье очаг диплоидных видов *Colchicum* контактируют с двумя видами рода *Androcymbium*. Контакты видов *Colchicum* с видами *Androcymbium* не ограничены этим районом Средиземноморья. Некоторые виды рода *Colchicum* контактируют с видами *Androcymbium* на всем протяжении Северной Африки. Однако наиболее значимы для обозначенной мною проблемы именно контакты этих двух родов в Юго-Восточном Средиземноморье.

Caujapé-Castells et al. (2001), Нoyo, Pedrola-Monfort (2006) изучали миграцию видов *Androcymbium* с юга Африки на север в Средиземноморье. По их мнению, распространение в районе последнего шло, вероятнее всего, с востока Средиземноморья на запад с локальными угасаниями в связи с несколькими климатическими изменениями в плейстоцене. Основанием для подобной реконструкции путей миграции видов *Androcymbium* в Средиземноморье послужило следующее. По результатам молекулярного анализа североафриканские виды рода образуют монофилетическую группу, которая делится на 2 субклада. Первый образован ви-

дами *A. rechingeri* Greuter, *A. psammophilum* Sven-tenius, *A. hierrense* Santos, *A. wyssianum* Beauverd & Turrett. Второй – видами *A. palestinum* Baker и *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.

Основания для признания в качестве самостоятельных родов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*

Можно заключить, что выявлен целый ряд признаков в морфологии, включая микроморфологию (особенности жизненных форм, побегов, листьев, нектарников, связников), биологии (синантность и гистерантность, тенденция к автогамии или ее отсутствие), кариологии (разница в основных хромосомных числах, наличие или отсутствие полиплоидии, разница в уровнях плоидности, гибридизация), географии (особенности ареалов этих таксонов, география центров видового многообразия диплоидных видов, скоррелированность признаков специализации с особенностями географии), которые с одной стороны, фиксируют значительную разницу между ними (прерывность), с другой стороны, указывают на существующую родственную связь (непрерывность). Задачей является оценка соотношения этих двух составляющих с точки зрения систематики, то есть, в каком случае в отношениях между исследуемыми таксонами непрерывность превалирует над прерывностью и наоборот.

По морфологии надземных побегов отличия видов *Androcymbium* от средиземноморских таксонов значимое, в то же время есть некоторые параллели с рядом видов *Colchicum* – развитие надземного побега у некоторых южноафриканских видов у первого и у гистерантных видов второго.

По морфологии цветка разница опять-таки значимая в том смысле, что у видов *Androcymbium* размеры, внешние признаки цвет-

ка не всегда играют роль аттрактантов, тогда как у средиземноморских таксонов размеры венчика, его окраска – обязательные атрибуты аттракции.

Морфология и микроморфология нектарников *Androcymbium* демонстрирует процесс эволюирования формы от почти не отделенной от листочка околоцветника до выраженного утолщения основания тычинки (сращение с листочком околоцветника на 2/3 высоты сохраняется). Расположение секреторной ткани при этом остается абаксиальным – секрет нектарников доступен для любых опылителей (Manning et al., 2002; Rampho, 2008). Проводящая ткань нектарника ограничена единственным проводящим пучком.

Форма нектарников, расположение секреторной ткани у изученных видов средиземноморских таксонов сходные – это утолщение основания тычиночной нити и адаксиальное расположение секреторной ткани. Межвидовые отличия заключаются в разной степени развития секреторной ткани и проводящей системы нектарников у многочисленных видов *Colchicum* и *Merendera*. Снижение уровня функционирования нектарников у этих таксонов отмечено для видов удаленных от очагов видового многообразия этих родов. Степень вариабельности по признакам нектарника значительно выше у более многочисленных видов *Colchicum*.

У видов *Androcymbium* отмечены оба типа фиксации связника. Но так как размеры пыльников у изученных видов и у других видов рода, изученных по фотографиям в интернете (Фототаблица 1), очень небольшие, то уровень их подвижности будет мало меняться вне зависимости от типа фиксации. Стилодии у видов *Androcymbium* с точечным рыльцем. Такое сочетание признаков, ответственных за опыление, свидетельствует о безусловном превалировании его перекрестного типа.

У моно-(олиготипного) *Bulbocodium* сходная ситуация – тип фиксации связника дорзальный, пыльники средних размеров, рыльце пестика точечное.

Иная ситуация у видов *Colchicum*. Базальная фиксация крупных неподвижных пыльников обычно сочетается с низбегающими или сильно низбегающими рыльцами стилодиев, что значительно увеличивает вероятность автогамии и

характеризует виды, произрастающие по краям ареала рода.

У видов *Merendera* базальная фиксация крупных пыльников также сочетается с соответствующей географией вида, но рыльца стилодиев здесь практически всегда точечные, то есть вероятность автогамии даже для видов по краям ареала таксона здесь ниже, чем у видов *Colchicum*.

Кариологически *Androcymbium* характеризуется отсутствием полиплоидии, наличием нескольких основных чисел (9,10, 11) только у видов Юго-Западной и Южной Африки.

У *Bulbocodium* $x=11$, полиплоидия не характерна.

У видов *Colchicum* серия основных чисел (7, 8, 9, 10, 11, 12?), полиплоидия осуществляется на основе 7, 9, 11, большинство полиплоидов – гексаплоиды $2n=54$ ($x=9$), наивысший уровень плоидности $32x$.

У видов *Merendera* $x = 9, 11, 12$, полиплоидия только на основе $x=9$, наивысший уровень плоидности – гексаплоиды.

Географические особенности таксонов сочетаются с выявленными морфологическими, кариологическими особенностями и отражают их эволюцию. На примере видов *Androcymbium*, если рассматривать их по всему ареалу с юго-запада, юга Африки до севера континента, то даже на примере ограниченного количества изученных видов хорошо прослеживаются эволюционные преобразования в их жизненной форме, морфологии листьев, цветков. Преобразования в морфологии нектарников практически не затрагивают их внутреннюю структуру. Особенности связника, пыльников и рылец стилодиев остаются без изменений по всему ареалу рода. Диплоидия видов сохраняется по всему ареалу рода, притом, что в северной его части сохраняются виды с единственным основным числом $x=9$. Таким образом, по мере приближения к северному краю ареала у видов *Androcymbium* наблюдается процесс незначительной специализации в вегетативной и генеративной сферах, что в определенной степени сближает их с видами средиземноморских таксонов. Средиземноморские таксоны отмечены более значимыми эволюционными преобразованиями особенно в генеративной сфере, результатом чего произошло разветвление на отдельные группы, каждая из кото-

рых характеризуется своей эволюционной историей – своей морфологией цветка, определяющей типы опыления; кариологией – основным числом, отсутствием или наличие полиплоидов разного уровня, синантным или гистерантным жизненным циклом. Уровень специализации в каждой из этих групп объективно на несколько порядков выше, чем у видов *Androcymbium*, хотя их связь с африканским таксоном очевидна. На мой взгляд, отношения анцестор (для *Androcymbium*) и его производные (для средиземноморских таксонов) объективно отражает степень их прерывности-непрерывности, что следует рассматривать как взаимодополняемые процессы. Немного иная ситуация характеризует средиземноморские роды. Непосредственным производным от *Androcymbium*, вероятнее всего является *Colchicum*. Это следует не только по выявленным мною сходных с *Androcymbium* признакам и наличию контактов его ареала с северо-африканскими видами *Androcymbium*, но и по данным исследований других авторов. Например, есть работы по реконструкции пути миграции видов последнего с запада и юга Африки на север с учетом периодических изменений климата, ставших причиной дизъюнкций его ареала (Нуюо et al., 2009). Эти авторы допускают возможность считать анцесторами *Colchicum* виды *Androcymbium*, проникшие в Средиземноморье через аридный тракт восточного побережья Африки и которые морфологически ближе к видам *Colchicum* (Оганезова, 2019). Для *Colchicum* характерно самое значительное видовое многообразие. Вариабельность биологии, экологии, общей морфологии, кариологии, полиплоидии, способов опыления определили его колоссальный непрерывный древнесредиземноморский ареал, захватывающий и некоторые пограничные области. Две другие группы обладают явными признаками узкой специализации относительно видов *Colchicum*. Прежде всего это экологическая специализация – приуроченность к аридным открытым местообитаниям, цветение в конце зимы – в самом начале весны, то есть в холодное время года, особенно характерное для очага многообразия видов *Merendera* на Армянском нагорье с прилегающими территориями. Это определило главный отличительный признак его цветков от цветков *Colchicum* – отсут-

ствии цветочной трубки. До посещения насекомыми цветки *Merendera* имитируют цветочную трубку за счет особых выростов. После посещения листочки околоцветника распадаются, оттягивая прикрепленные к ним тычинки от стилодиев и, таким образом, исключая возможность автогамии. Перекрестное опыление – важное отличие не только видов *Merendera*, но и видов *Bulbocodium*. Вероятно именно это, с одной стороны, позволило им занять более сложную экологическую нишу, с другой, ограничило их эволюционный потенциал.

Результатом проделанной работы является установление системы доказательств наличия сходства и различия, то есть прерывности-непрерывности, в морфологии, биологии, экологии, географии сравниваемых таксонов. Она логически укладываются в эволюционный процесс, происшедший в результате миграции предковой формы – *Androcymbium* – из юго-запада и юга Африки в область Средиземноморья и последующей эволюцией и распространением новых форм по всему Древнему Средиземноморью. Прерывность-непрерывность эволюционных процессов в группе исследованных таксонов, на мой взгляд, является очевидностью. Это позволяет использовать для них систематическую категорию «род», не отрицая родственную связь между ними.

Универсальность и необходимость применения понятий «прерывность – непрерывность» в системати- ке живого

Взаимодополнение понятий «прерывность – непрерывность, симметрия – асимметрия» впервые были предложены Н. Бором и В. Гейзенбергом в начале прошлого века для объяснения дуалистичной природы субатомных частиц. Такой подход позволил снять противоречия между этими понятиями, которые до этого времени безоговорочно считались альтернативными. Позже в сборнике статей, написанных в разные годы, Бор (1961) развил эту идею, показал, что этим феноменом объясняются многие явления в биологии и других областях знания.

Считаю (Оганезова, 2006, 2018), что в живой материи есть аналогии с микромиром, есть множество примеров взаимодополнения состоя-

ний прерывность – непрерывность, симметрия-асимметрия. Например, молекула ДНК, которая химически непрерывна, но функционально прерывна – разделена на гены, функционирующие как отдельные единицы. Ее периферические участки абсолютно симметричны, тогда как центральная часть асимметрична благодаря системе биологического кода. При этом морфологическая симметрия молекулы ДНК не нарушается.

Естественная система живого – это отражение прерывности – непрерывности эволюционного процесса. Цель систематики – обнаружить и оценить границы прерывности живого, связанные в непрерывность эволюции и адекватно отразить это. Можно ли в этом случае основываться только на сравнении части молекулярного состава наследственного вещества живого, которое подсчитано по числу совпадений и несовпадений, изменения и не изменения этого состава, даже с учетом значимости этой части? Известно, что фенотип, то есть форма, функция, структура живого не является абсолютным отражением его генотипа, а коррелятивно обусловлена им. Именно фенотип является объектом эволюционного процесса, объектом естественного отбора.

Считаю, что ориентация на фенотип при решении систематических вопросов, акцент на который был сделан еще Линнеем, это не вчерашний день ботанической науки. Молекулярно-генетические данные, безусловно, важны, но их интерпретация в категориях монофилии достаточно уязвима. Они должны стать частью системы остальных методов систематики, а не восприниматься как однозначный ответ на ее сложные вопросы.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов А. С. 2002. Геномика и геносистематика // Генетика, 38, 6: 751-757.
- Айала Ф. Р. 1981. Механизмы эволюции. Эволюция: 33-66. М.
- Бор Н. 1961. Атомная физика и человеческое познание. М. 153 с.
- Воронцов Н. Н. 1980. Синтетическая теория эволюции: ее источники. Основные постулаты и нерешенные вопросы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. Менделеева, 25, 3: 293-312.
- Галл М. Я. 1973. Рецензия на кн.: Th. Dobzhan-

- sky 1970. Genetics of the evolutionary process. N-Y & L. 500. История и теория эволюционного учения. 1: 150-158.
- Гроссгейм А. А. 1940. Флора Кавказа. 2. Баку. 284 с.
- Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов. М.-Л. 595 с.
- Камелин Р. В. 2016. Систематика как искусство // *Turczaninovia*, 19, 4: 18–24.
- Комаров В. Л. 1945. Учение о виде у растений // В. Л. Комаров. Избранные сочинения. 1:123–373. М.-Л.
- Линней К. 1989. Философия ботаники. М. 456 с.
- Лоренц К. З. 1998. Обратная сторона зеркала. М. 393. https://platona.net/load/knigi_po_filosofii/psikhologija/lorenc_k_oborotnaja_storona_zerkala.1998/22-1-0-4046
- Майр Э. 1981. Эволюция // Эволюция: 11-31. М.
- 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*) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 15: 50–54.
- Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* // Фл., растит., раст. рес. Армении, 16: 39–47.
- Оганезова Г. Г. 2008. О проблеме таксономической категории род (на примере комплекса родов *Androcymbium* – *Colchicum* s. l., *Colchicaceae*) // «Актуальные проблемы ботаники в Армении». Мат. межд. конф.: 149–152. Ереван.
- Оганезова Г. Г. 2011 а. Особенности географии и направлений эволюции гистерантных и синантных видов рода *Colchicum* s. str. (*Colchicaceae*) // *Takhtajania*, 1: 87–97.
- Оганезова Г. Г. 2011 б. Анатомо-морфологические особенности видов рода *Colchicum* в связи с систематикой некоторых спорных таксонов // *Takhtajania*, 1: 98-109.
- Оганезова Г. Г. 2013. Некоторые особенности географии, биологии, морфологии и чисел хромосом видов *Merendera* and *Bulbocodium* (*Colchicaceae*) в связи с их таксономическим статусом // *Takhtajania*, 2: 60-68.
- Оганезова Г. Г. 2014. Особенности структуры цветков родов *Merendera*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* (*Colchicaceae*) как аргумент в дискуссии об их таксономическом статусе // «Карпология и репродуктивная биология». Мат. II научн. конф. памяти проф. А. П. Меликяна: 112-116. М.
- Оганезова Г. Г. 2015. Дополнительные данные по систематически значимым признакам структуры цветка и листа некоторых видов рода *Colchicum* // «Ботаническая наука в современном мире». Мат. междун. конф.: 130-134. Ереван.
- Оганезова Г. Г. 2016 а. Особенности рода *Androcymbium* как самостоятельного таксона (по данным сравнительного анализа морфологии и анатомии листа, нектарника и связника с видами рода *Colchicum* // *Takhtajania*, 3: 39–48.
- Оганезова Г. Г. 2016 б. Сравнительный анализ макро- и микроморфологии нектарников спорных родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* // *Takhtajania*, 3: 39–48.
- Оганезова Г. Г. 2016 в. Критерии таксономической категории «род» на примере *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* // «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа». Мат. юбилейной научн. конф.: 346–351. Сухум.
- Оганезова Г. Г. 2018. О категориях симметрии-асимметрии, прерывности-непрерывности в биологии // Мат. ежегодной 12 научн. конф. РАУ: 647-652. Ереван.
- Оганезова Г. Г. 2019. Проблемы рода *Colchicum* L. *Colchicum* sensu lato или *Colchicum* sensu stricto в свете категорий прерывности и непрерывности. Ереван. 176 с.
- Попов М. Г. 1983. Теория систематических единиц // М. Г. Попов. Филогения, флорогенетика, систематика. 2. Киев: 291–360.
- Скворцов А. К. 2005 а. Основные этапы развития представлений о виде. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 12–146.
- Скворцов А. К. 2005 б. В. Л. Комаров и проблема вида. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 147–184.
- Скворцов А. К. 2005 в. Проблема объективности таксонов и измерение таксономических расстояний. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 211–214.
- Скворцов А. К. 2005 г. Вид в систематике сегодня

- няшнего дня. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 229–234.
- Скворцов А. К. 2005 д. Систематика на пороге XXI века, традиционные принципы и основы с точки зрения сегодняшнего дня. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 235–258.
- Скворцов А. К. 2005 е. Некоторые логико-семантические предпосылки к теории систематики. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: 259–275.
- Цвелев Н. Н. 1979. Род Брандушка – *Bulbocodium* L., род Безвременник – *Colchicum* L. // Флора Европейской части СССР: 217–220. Л.
- Черняховская Е. Г. 1935. Роды *Merendera*, *Colchicum*, *Bulbocodium* // Флора СССР. IV: 16–30. М.-Л.
- Bessey C. E. 1908. The taxonomic aspect of the species question // Amer. Naturalist. 42: 218–224.
- Brickell C. D. 1980. Genus *Colchicum* L. // Florae Europaea. 5: 2–25.
- Brickell C. D. 1984. Genus *Colchicum* L., genus *Merendera* Ramond. // Flora Turkey and the East Aegean Island. 8: 329–360. Edinburgh.
- Brummit R. K. 2002. How to chop up a tree // Taxon, 51,1: 31–41.
- Caujapé–Castells J., Jansen R. K., Pedrola–Monfort J., Membrives N. 2002. Space-time diversification of *Androcymbium* Willd. (*Colchicaceae*) in western South Africa // Plant Syst. Evol., 232: 73 – 88.
- Endress P.K., Baas P., Gregory M. 2000. Systematic plant morphology and anatomy – 50 years of progress // Taxon, 49, jubilee ser.: 401–434.
- Feinbrun-Dothan N. 1986. *Colchicum*, *Androcymbium* // Flora Palaestina. 4: 26–32 Jerusalem.
- Hörandl E. 2007. Neglecting evolution is bad taxonomy // Taxon, 56, 1: 1–3.
- Hoyo A., Garcia–Martin J. L., Pedrola–Monfort J. 2009. Temporal and spatial diversification of the African disjunct genus *Androcymbium* Willd. (*Colchicaceae*) // Molecul. Phylogen. Evol., 53: 848–861.
- Gesner C. 1759. Opera botanica. 2. Nürnberg. 60 s.
- Gilmour J. S. L. 1940. Taxonomy and philosophy // The New Systematics: 461–474. Oxford.
- Gilmour J. S. L. and Walters S. M. 1963. Philosophy and classification // Vistas in Botany, 4: 1–22. London.
- Glayton W. D. 1983. The genus concept in practice // Kew Bull., 38, 2: 149–153.
- Linnaei C. 1751. Philosophia botanica. Stockholmiae. 362 p.
- Manning J., Goldblatt P., Snijman D. 2002. The color Encyclopedia of Cape bulbs. Portland – Cambridge. 486 p.
- Margeli M., Montserrat J., Pedrola-Monfort J., Val-lis J. 1995. Mediterranean chromosome number reports (518–523) // Flora Mediterranea, 5: 334–337.
- 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.
- Oganezova G. H. 2000. Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // Bot. Chronica, 13: 217–227.
- Oganezova G. H. 2004. The genus *Merendera* (*Colchicaceae*) systematics on the anatomical data // Flora, vegetation and plant resources of Armenia, 15: 43–49.
- Oganezova G. H. 2014. On the treatment of *Merendera* and *Bulbocodium* (*Colchicaceae*) as separate genera // Fl. Mediterranea, 24: 79–92.
- Persson K. 1992. *Colchicum* L. // Flora Iranica. 170. Graz. 40 p.
- Persson K. 2007. Nomenclature synopsis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) with some new species and combinations // Bot. Jahrb. Syst. 127, 2: 16–242.
- Persson K., Petersen G., Hoyo A., Seberg O., Jørgensen T. 2011. A phylogenetic analysis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) based on sequence from six plastid region // Taxon. 60, 5: 1349–1365.
- Ramho E. T. 2008. *Colchicum* L. = *Androcymbium* Willd. www.plantzafrica.com/planted/colchicum.htm
- Valdés B. 1980. Genus *Merendera* Ramond. // Flora Europaea. V: 25. Cambridge.
- Valentine D. H. 1980. Genus *Bulbocodium* L. // Flora Europaea. V: 25. Cambridge.
- Wendelbo P. 1985. Genus *Colchicum* // Flora of Iraq. 8: 44–53. Baghdad.

Институт ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА,
0040 Ереван, Ачаряна, 1
marina-oganezova@rambler.ru



Подпись к статье Г. Г. Оганезовой
“ПРОБЛЕМА КАТЕГОРИИ “РОД” В СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМАТИКЕ...”

Фототаблица I. Родственные таксоны рода *Colchicum*.

1. *Colchicum szovitsii* Fisch. & С. А. Меу. – синантный вид с розеткой листьев; весна, Армения, Бот. сад Института ботаники НАН РА. Фото автора.
2. *C. autumnale* L. – гистерантный вид, весенний побег с плодами и листьями; приподнимается над субстратом. Интернет: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Colchicum_autumnale_050505.jpg
3. *Merendera trigyna* Stapf. – Армения, весна, Бот. сад Института ботаники НАН РА. Фото автора.
4. *Bulbocodium vernum* L. – URL: <http://www.florets.ru/sad-rasteniya/podsnedjniki/brandushka.html>
5. *Androcymbium melanthioides* Willd. – южноафриканский вид с приподнимающимся над субстратом побегом и аттрактивными брактейми белого цвета, окружающими соцветье. Интернет: <https://www.google.com/search?q=androcymbium+melanthioides&rlz>
6. *Androcymbium rechingeri* Greuter – средиземноморский вид. Брактей в сравнении с обычными листьями выделяются более узкими размерами. Интернет: <https://int.search.myway.com/search/AJimage.jhtml>