

В. Е. Аветисян (1966: 104), С. К. Черепанов (1973: 145) приводят *S. odontogera* в качестве синонима *S. odontophora*, и, наоборот, С. К. Черепанов (1995:286), В. И. Дорофеев (2012:384), D. A. German (2014: 36) рассматривают *S. odontophora* как синоним *S. odontogera*.

German (l. c.), предлагая новую комбинацию, *Isatis odontogera* (Bordz.) D. A. German, в синонимах приводит *S. odontophora* Bordz. nom. illeg., как излишнее название (nom. superfluum), обозначив [совместно с В. Е. Аветисян] гербарный образец ERE (barcode 0000788, arm 19867), тестированный Бордзиловским данным названием, неотипом, взамен утраченного автентичного материала *S. odontogera*.

Как это стало очевидным, о незаконном статусе названия *S. odontophora* свидетельствует также этимология его эпитета. Сложный эпитет “odontogera” (зубценосный) основан на элементах двух языков: греческого (от “odontos” – зубец) и латинского (от “gero” – нести). Согласно традиции, в сложных словах, для обозначения «несущий», при греческой основе следует использовать элемент “phor”, при латинской основе – элементы “ger” и “fer” (Кирпичников, Забинкова, 1977:11-12; 385). Это, собственно, и сделал Бордзиловский, заменив латинский элемент “ger” на греческий “phor”. Однако, Международный Кодекс Номенклатуры (McNeil et al., 2012), рекомендуя [совет 23. А. 3 (с)] не создавать эпитетов путем сочетания слов из разных языков, в то же время [статья 51.1, пример 2], вопреки данному совету, отвергает возможность исправления подобных гибридных сложных эпитетов. Следовательно, название *S. odontophora* Bordz., сочетаясь с гомотипным названием *S. odontogera* Bordz. как излишнее, является исконно

незаконным.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян В. Е. 1966. Род *Sameraria* Desv. // А. Л. Тахтаджян (ред.). Флора Армении, 5:101-104.
- Бордзиловский Е. И. 1935. Нові дани до флори Кавказу // Журн. Инст. бот. АН УССР, 3, 11: 69-84.
- Бордзиловский Е. И. 1938. О новых и редких растениях из Закавказья // Сборник памяти акад. А. В. Фомина: 58-65.
- Гроссгейм А. А. 1950. Род *Sameraria* Desv. // Флора Кавказа, IV: 130:132.
- Дорофеев В. И. 2012. Род *Sameraria* Desv. // А. Л. Тахтаджян (ред.). Конспект флоры Кавказа, 3 (2): 384- 385.
- Кирпичников М. Э., Забинкова Н. Н. 1977. Русско-латинский словарь для ботаников. Л., изд. «Наука». 855 стр.
- Черепанов С. К. 1973. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I-XXX). Л., изд. «Наука». 668 стр.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург, изд. «Мир и семья». 990 стр.
- German D. A. 2014. New synonyms and combinations in Eurasian *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // *Phytotaxa* 173 (1) : 31-40.
- McNeill et al. (eds.). 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melburne Code), XXX + 208 p.p.
- Институт ботаники НАН Республики Армения,  
0040, Ереван, Аван, ул. Ачаряна 1;  
botanyinst@sci.am*

## Г. Г. ОГАНЕЗОВА

### ОСОБЕННОСТИ РОДА *ANDROCYMBIUM* КАК САМОСТОЯТЕЛЬНОГО ТАКСОНА (ПО ДАНЫМ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА МОРФОЛОГИИ И АНАТОМИИ ЛИСТА, НЕКТАРНИКА И СВЯЗНИКА С ВИДАМИ РОДА *COLCHICUM*)

В дополнение к трем ранее изученным видам рода *Androcymbium* (Оганезова, 2007) исследованы систематически значимые признаки структуры листа, нектарника и связника у еще 7, как южно- так и северо-африканских и европейских видов рода. Установлено, что анатомическая структура листа у рода *Androcymbium*, в отличие от видов рода *Colchium*, слабо увязана со средой обитания его видов. С другой стороны, дифференциация на брактеи и обычные

листья, участие брактей у ряда видов в аттрактивной функции растения является особенностью рода *Androcymbium*. Выявлена также маловариабельная структура нектарников и связников у видов рода в отличие от таковых у видов *Colchium*, что указывает на незначительную морфологическую специализацию функции опыления у видов рода *Androcymbium*.

Отличительные особенности структуры листа, нектарников и связника у видов рода *Androcymbium* дают основание для утверждения о необходимости его сохранения как самостоятельного таксона – анцестора средиземноморского рода *Colchium*.

*Androcymbium, Colchicum, морфология, анатомия, разные роды*

**Oganezova G. H. The genus *Androcymbium* peculiarities as a separate taxon (according to a comparative analysis of morphology and anatomy of leaves, nectaries and connectives**

with the species of the genus *Colchicum*). Seven new species of the genus *Androcymbium* from South and North Africa and Europe were studied further to three species studied earlier (Оганезова, 2007). Leaf anatomical structure of this species has weak connection with their environmental conditions as opposed to the same structure of the genus *Colchicum*. On the other hand, the genus *Androcymbium* specialty is following. The leaves of *Androcymbium* are separated to leaves and bracts, and some species bracts are colored and perform attractive function. Small variability of nectary and connective structure of their species on opposite to species of *Colchicum* and *Merendera* was revealed. This means weak morphological specialization of the *Androcymbium* species pollination function. *Androcymbium* species leaf, nectary and connective structure revealed peculiarities to give rise for statement to save it as a separate genus – the ancestor of the genus *Colchicum*.

*Androcymbium, Colchicum, morphology, anatomy, separate genera*

Օգանեզովա Գ. Հ. ***Androcymbium* ցեղի յուրահատկությունը որպես ինքնուրույն տաքսոն (*Colchicum* ցեղի տեսակների տերևի, նեկտարանոցի և կապիչի մորֆոլոգիայի և անատոմիայի համեմատական վերլուծության հիման վրա)**: Ուսումնասիրվել են Հարավային և Հյուսիսային Աֆրիկայից և Եվրոպայից *Androcymbium* ցեղի յոթ նոր տեսակներ: Երեք տեսակ ուսումնասիրվել էին ավելի վաղ (Оганезова, 2007): Ի տարբերություն *Colchicum* ցեղի տերևների անատոմիական կառուցվածքի, *Androcymbium* ցեղի տեսակների մոտ հայտնաբերվել է, որ տերևի անատոմիական կառուցվածքը ավելի թույլ կախվածություն ունի միջավայրից: Մյուս կողմից, երևան են եկել *Androcymbium* ցեղի հետևյալ առանձնահատկությունները՝ տերևները բաժանվում են իսկական տերևի և բրակտեաների: Վերջիններս կարող են տարբերվել ոչ միայն ձևով և չափով, այլ նաև կարող են լինել գունավոր ու աննկատ և փոքր ծաղիկներ ունեցող տեսակների մոտ կատարել ատրակտիվ ֆունկցիա: Ի տարբերություն *Colchicum* ցեղի տեսակների, *Androcymbium* ցեղի տեսակների մոտ նեկտարանոցի և կապիչի կառուցվածքը քիչ է տարբերվում, ինչը նշանակում է, որ *Androcymbium* ցեղի տեսակների մոտ փոշոտման ֆունկցիայի մորֆոլոգիական թույլ մասնագիտացում կա: Ուսումնասիրված է հատկությունները առանձնացնում են *Androcymbium* ցեղը որպես ինքնուրույն տաքսոն, որից առաջացել է *Colchicum* ցեղը:

*Androcymbium, Colchicum, մորֆոլոգիա, անատոմիա, առանձին ցեղեր*

В составе рода *Androcymbium* около 50-57 видов (Саужаре–Castells & al., 2002; Нoyo & al., 2009), с дизъюнктивным ареалом, охватывающим территории Южной и Восточной Африки (в Капской провинции и Намибии 37 видов), с заходом на Аравийский полуостров (1 вид в Йемене), Восточное Средиземноморье (о. Крит, Израиль), Северную Африку, Южную Испанию и Канарские острова (~ 5-6 видов; есть спорные).

Самостоятельность рода *Androcymbium* ставится под сомнение в связи с тем, что между южноафриканскими и североафриканскими видами рода есть зна-

чимые отличия, особенно по данным молекулярного анализа (Vinnersten, Manning, 2007; Manning & al., 2007). Для первых характерно значительное многообразие, высокий эндемизм, который объясняется, прежде всего, сложными и многообразными условиями региона: на юге Африки области с умеренным климатом близко соседствуют с аридными местообитаниями пустынь, с их суккулентной, склерофильной растительностью (Goldblatt, Manning, 2002). Южноафриканские виды *Androcymbium* являются пионерами в обоих типах местообитаний. Их отличает высокая морфологическая и молекулярная вариабельность. Тогда как североафриканские виды обитают в сходных типах местообитаний и морфологически, цитологически и молекулярно мало вариабельны (Саужаре–Castells & al., 2002; Monserrat & al., 2002; Membrives & al., 2003c). Vinnersten, Manning (2007), Manning & al. (2007) по данным молекулярного анализа считают необходимым разрешить эту проблему включением видов *Androcymbium* в состав рода *Colchicum* s. l., с чем не согласны Persson (2007), Persson & al. (2011), Нoyo, Pedrollo-Monfort (2008). Изучение анатомо-морфологических, географических, экологических особенностей большого числа видов родов *Colchicum* s.str., *Merendera*, *Bulbocodium* не позволяет и мне согласиться с этой точкой зрения (Оганезова, 2002, 2004, 2007, 2011а, б, 2013; Оганезова, 2000, 2004, 2014).

Все это делает необходимым изучать и сравнивать виды из обоих регионов, что очень сложно в смысле доступности материала. Мною ранее были изучены только 3 вида этого рода. Это южноафриканские виды *A. bellum* Schltr. & K. Krause, *A. dregei* C. Presl, и один средиземноморский вид *A. palaestinum* Baker (Оганезова, 2007).

### Материал и методика

Благодаря любезности сотрудников Берлинского (В) гербария недавно получены образцы (листья и цветки) ранее не изученных видов *Androcymbium*.

*Androcymbium gramineum* (Cav.) J. F. Macbr. – Museum Botanicum Berlinense. Adrar de Mauritanic, Sahara atlantique suboceanique, leg. A. Naegeli. 8. VII. 1958. Deter. Olneeyels. (B 100167627) – лист и цветок.

*A. rechingeri* Greuter – Mus. Bot. Berol. Flora Hellenica, Kreta, Nomus Chanion, Eparchia Kissamon Falasama, 353026 N, 233428 E, 5 m ü NN; Ruderalflur (Park- u Lagerplatz) auf lehmigen Flugsanden über Konglomerat-Fels in Nischezw Felsen u. Pistacia-Ceratonia-Gebüsch. 12.03.1998, leg. et det. N. Böhling. (B 100138889) – лист, цветок.

*A. aff. longipes* Bak. – E. Cape, Barkly East distr., 3027 DB. Ben McDhui 8400 p N 16463 5.II 1983. O. M.

Hillard, B.L. Burt (B 100167656) – лист.

*A. melanthioides* Willd. var. *striatum* Bak. – С. E. Moss Herbarium (S). South Africa, Transvaal 25° 30' BA. Lydenburg District, Lisabon State Forest. Alt.: 001800°. Habitat: seasonally burnt montane (*Londetia simplex*) grassland. Flower: green-white. Coll. J. Burrows 20/01/1985. Det. J. E. Burrows. (B 10-0167663) – лист.

*A. hierrensis* A. Santos – Mus. Bot. Berol. Kanarische Inseln: El Hierro, Westküste. N Montana Colorada, 425 m; *Cistus-Asphodelus aestivus* - *Juniperus phoenicea* - Gesellschaft, 8.3.1992, leg. Rovl 464. 026-09-92-20. Det. Th. Ronis 24.2. 1993 (B 100167646) – лист.

*A. roseum* Engler – Herbarium H. u. E. Walter. Südwestafrika, leg. H. u. E. Walter N 4363. Datum 1952/53. Det. Sölch Nov. 1954. (B 100167677) – лист, цветок.

*A. europaeum* (Lange) Richter (confirm W. Grewter, 1968) – Plantes d'Espagne. *Erythrostichus europaeus* Bge. – Almeria, berro de f. Cristobal. 1932, 21, II. F. Sennen. (B 100167617) – лист.

*A. palaestinum* Bak. – клубни присланы Ori Fragman-Sapir из Израиля (Mishog Aduna) в мае 2014 г., высажены 5. 09. 2014 в условия закрытого грунта Ереванского ботанического сада. Лист зафиксирован 20.02.2015.

Анатомическая структура образцов изучалась с применением обычной методики для светового микроскопа Olimpus. Гербарные образцы предварительно обрабатывались тройным раствором (равные части чистого глицерина, воды и 70° этилового спирта).

## Результаты работы

### Лист.

Структура листа южноафриканских видов *A. aff. longipes*, *A. melanthioides*, *A. roseum* довольно однообразна. Лист амфистоматный, изопалисадный: обе эпидермы с развитым утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой; по 1 слою палисадной ткани развиваются под обеими эпидермами. Палисадная форма клеток хорошо выражена только у *A. melanthioides*, у двух других видов палисадность отмечена только в местах контакта с проводящими пучками (**пп**). У *A. melanthioides* (Рис. 1А) ближе к краю листа местами отмечена 2-слойная палисадная ткань. Губчатая ткань составлена 6-7 (у *A. roseum* – 3-4 – Рис. 1Б) слоями клеток, почти лишенных межклетников. **Пп** с хлоренхимной обкладкой. Клетки обкладки проводящих пучков *A. melanthioides* немного отличаются от остальной паренхимы. По форме они овальные или почти округлые, крупные, лишены содержимого. Кроме хлоренхимы в листе видов *A. roseum*, *A. aff. longipes* (Рис. 1В) отмечены идиобласты пигментированные специфическими для рода сульфур-

мукополисахаридными включениями (Mateu-Andrés & al., 1996).

Край листа (**кл**) *A. roseum*, *A. melanthioides* (Рис. 1а,б) мало отличается от остальных его участков, только немного более развитыми утолщениями стенок эпидермы. У *A. aff. longipes* (Рис. 1в) и *A. melanthioides* (Рис. 1а) в этой части листа отмечены также 2-3 клетки колленхимы.

В области центральной жилки (**цж**) у *A. aff. longipes* под обеими эпидермами развиты по 1-2(3) слоя клеток пластинчатой колленхимы. У *A. roseum* – под нижней эпидермой отмечены несколько тонкостенных клеток колленхимы. Для *A. melanthioides* в этом участке листа радиально разрастаются клетки нижней эпидермы, слой колленхимы только со стороны более крупноклеточной верхней эпидермы.

Среди средиземноморских видов *A. rechingeri*, *A. hierrensis*, *A. europaeum*, *A. gramineum* структура листа несколько выделяется у *A. rechingeri* (Рис. 1 Г, г). У этого вида клетки обеих эпидерм с более развитым, чем у других видов, утолщением клеточных стенок, наружная стенка местами сосочковидно-вытянута. В области **цж** клеточные стенки эпидермы еще более утолщены, особенно, у нижней. Субэпидермальный слой палисадных клеток под обеими эпидермами хорошо развит, губчатая паренхима 3-4-слойная, крупноклеточная. Есть множество идиобластов с сульфурмукополисахаридными включениями. Обкладка проводящих пучков из крупных, овальных в контуре клеток. Край листа без особенностей. Описание в целом близко к тому, что приведено в работе Mateu-Andrés & al. (1996).

У *A. hierrensis*, также как у большинства изученных видов этого рода утолщения наружной стенки эпидермальных клеток более развиты в области **цж** и по **кл** (Рис. 1 Д, д). По **кл** они образуют сосочковидные выпячивания, как у *A. rechingeri*. Палисадная форма субэпидермальных слоев хорошо выражена в участках их контакта с **пп**, в области **цж** эту форму сохраняют только клетки, располагающиеся под нижней эпидермой, под верхней этого слоя нет. Идиобласты со специфическими для рода включениями присутствуют.

Структура листа *A. gramineum* очень сходна с таковой у *A. hierrensis*, но у образца этого вида не было идиобластов, которые отмечены Mateu-Andrés & al. (1996). В **цж** под обеими эпидермами есть группа (2-3-4) клеток колленхимы с незначительным утолщением клеточных стенок, сохраняется 1 слой палисадных клеток.

Образец листа *A. europaeum* отличается от предыдущего вида отсутствием слоя палисадно вытянутых клеток, общее число слоев хлоренхимы

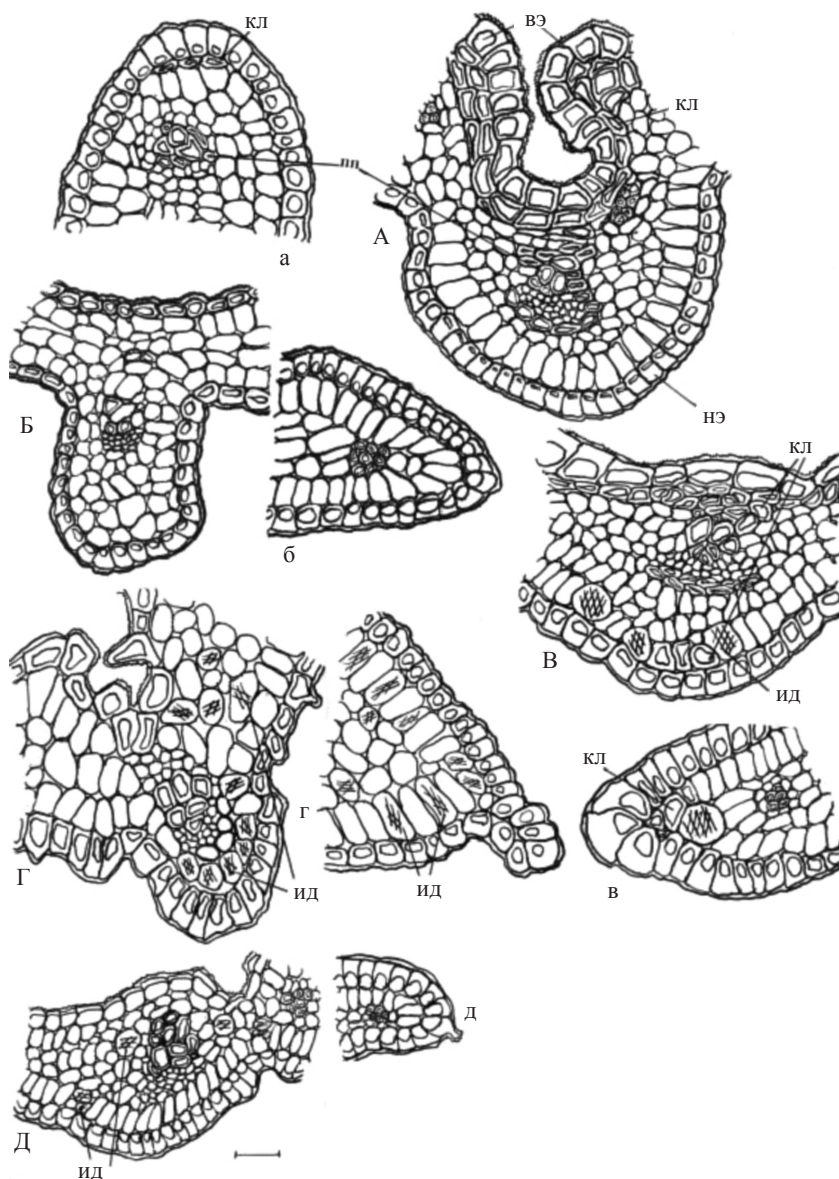


Рис. 1. Анатомическая структура листа в области центральной жилки (А, Б, В, Г, Д) и края листа (а, б, в, г, д) у видов *Androcymbium melanthioides* (А, а), *A. roseum* (Б, б), *A. aff. longipes* (В, в), *A. rechingeri* (Г, г), *A. hierrensis* (Д, д).

Условные обозначения: ВЭ – верхняя эпидерма, НЭ – нижняя эпидерма, кл – колленхима, пп – проводящие пучки, ид – идиобласты. Масштабная линейка = 0,15 мм.

здесь равно 6-7 (в отличие от 4-5 *A. gramineum*), есть идиобласты с включениями.

Новый образец *A. palaestinum* отличается от ранее изученного (Оганезова, 2007) полным отсутствием колленхимы, сильно разросшимися клетками верхней эпидермы в области цж, как это описано у Mateu-Andrés & al. (1996)<sup>1</sup>. Утолщение клеточных стенок эпидермальных клеток и идиобласты также отсутствуют. У образца Mateu-Andrés & al. (1996) идиобласты описаны. Они не были отмечены и на ранее изученном

<sup>1</sup> Поскольку сбор материала в обоих случаях – для ранее изученного и настоящего образцов сделан в Израиле О. Fragman, нет сомнения в его достоверности.

образце этого вида (Оганезова, 2007), возможно это варьирующий признак.

### Нектарник.

У многих африканских видов рода *Androcymbium* нектар скапливается в чашеобразных по форме углублениях листочков околоцветника и потому специализации по опылителям у них нет. В качестве опылителей могут быть мелкие мухи, осы, жуки, бабочки, и возможно, грызуны (Rampho, 2008).

У *A. roseum* (Рис. 2 А, а) нектарник по форме – цилиндрическое разрастание основания тычинки. С адаксиальной стороны в половину своей высоты он срастается с листочком околоцветника. В тканях листочка околоцветника и нектарника во множестве присутствуют идиобласты с включениями сульфурмукополисахаридов. Единственный пп окружен несколькими клетками секреторной ткани (ст), 1-2 слоя субэпидермальных слоев которой покрывают абаксиальную поверхность нектарника.

У *A. rechingeri* (Рис. 2 Б, б) высота нектарника не превышает ~ 1 мм, он также в половину высоты срастается с листочком околоцветника. Свободна абаксиальная поверхность. На ней под клетками эпидермы с сосочковидно вытянутыми наружными клеточными стенками развиты 4-5 слоев ст, которые контактируют с 3 пп. Остальная ткань нектарника – крупноклеточная паренхима, есть схиногенные полости. В свободной части нектарника клетки эпидермы лишены сосочков, ст сохраняется только вокруг единственного пп – субэпидермально представлены только идиобласты с характерным пигментом, паренхима теряет содержимое.

У *A. gramineum* (Рис. 2 В, в) основание нектарника также срастается с листочком околоцветника. На этом участке под эпидермой абаксиальной поверхности нектарника, расположены 5-6, местами 7-8 слоев ст, такие же клетки расположены вокруг единственного пп, остальная ткань составлена паренхимными клетками. В месте отделения нектарника от листочка околоцветника и на адаксиальной его поверхности субэпи-

ветника и на адаксиальной его поверхности субэпидермально появляются 5-6 слоев клеток ст. Немного выше этого участка пп разветвляется на 2, число слоев ст уменьшается до 2-3 и она сохраняется только на абаксиальной поверхности. В месте перехода нектарника в тычиночную нить сохраняется 1 пп, а число слоев ст сокращается до 2.

#### Связник.

У *A. roseum* длина связника ~ 2,7 мм. Сочленение связника с тычиночной нитью дорзальное. Пп, состоящий из механической ткани и паренхимы, развивается как вверх, так и вниз от места сочленения, но не доходит до маргинальных его участков (Рис. 3 А, а). Паренхима проводящего пучка более мелкоклеточная и почти лишена межклетников, чем и отличается от остальной паренхимы связника.

У *A. rechingeri* длина связника ~ 2 мм, дорзальное сочленение, единственный пп со сходным составом тканей развивается вверх от места сочленения, вниз отмечено только скопление паренхимной ткани, которая прилегает к эпидермальному слою связника (Рис. 3Б, б).

У *A. gramineum* при общем сходстве с особенностями связника двух других видов рода есть отличия. Вверх от места дорзального сочленения объем проводящего пучка резко уменьшается, а вниз от этого участка продолжается только группа паренхимных клеток (Рис. 3 В, в, в<sup>1</sup>).

Структура листа новых видов *Androcymbium* близка к структуре листьев ранее изученных видов (Mateu-Andrés & al., 1996; Membrives & al., 2003; Оганезова, 2007).

По сравнению с видами *Colchicum* основным отличием структуры листа видов *Androcymbium* является: 1. наличие идиобластов со специфическим содержимым; 2. сравнительно менее развитая система механической ткани как в области обкладки цж, так и по кл; 3. менее развитая система палисадной ткани, особенно у африканских видов. При том, что все

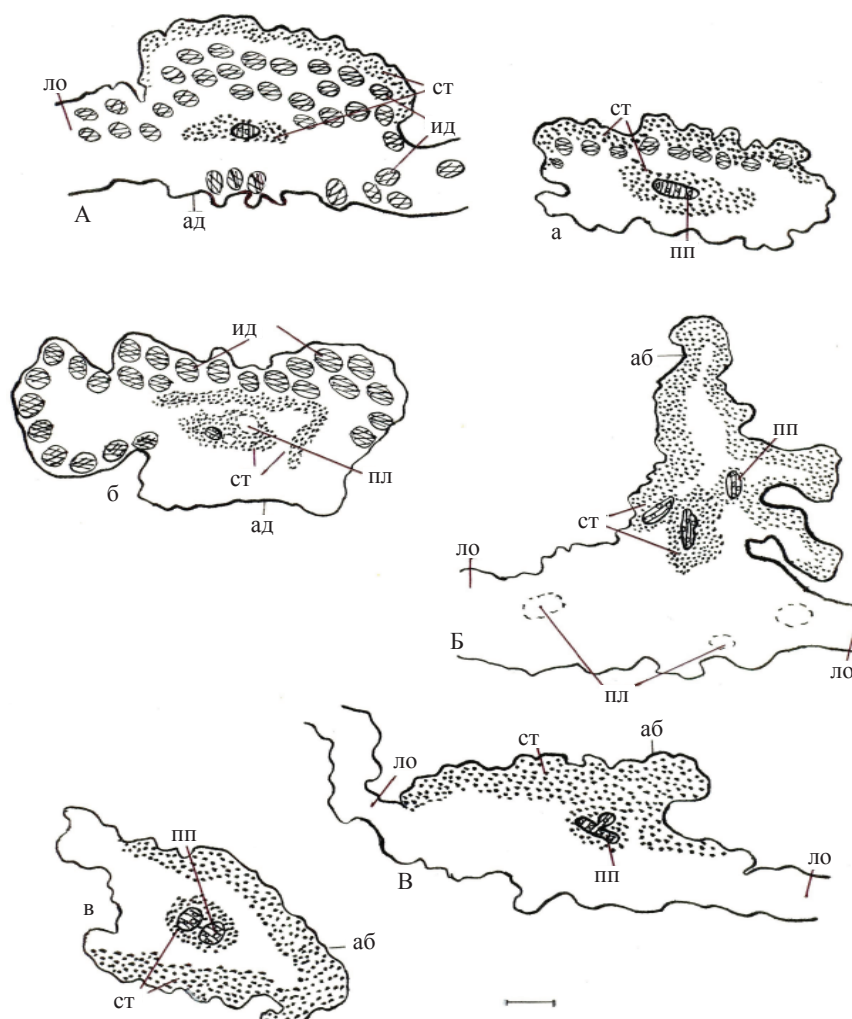


Рис. 2. Схематическое изображение структуры нектарника в его основании (А, Б, В) и в свободном верхнем участке (а, б, в) у видов *A. roseum* (А, а), *A. rechingeri* (Б, б), *A. gramineum* (В, в).

Условные обозначения: ло – листочек околоцветника, ст – секреторная ткань, пл – полости, аб – абаксиальная поверхность нектарника, ад – адаксиальная поверхность нектарника. Остальные – как на Рис. 1. Масштабная линейка = 0,25 мм.

изученные африканские виды являются обитателями аридных и полуаридных местообитаний. Следует отметить, что среди изученных видов *Androcymbium* есть как виды с узкими листьями (*A. dregei* – 0,1 см.) так и виды с довольно крупными, широкими листьями (*A. longipes* ~ 2 см.).

В связи с дискуссией о видовом составе средиземноморских видов рода (Pedrola-Monfort, Caujape-Castells, 1998; Caujape-Castells, 2004; Hoyo, Pedrolo-Monfort, 2010) следует отметить отличие этой структуры между видами *A. gramineum* и *A. europaeum*, что согласуется с мнением Hoyo, Pedrolo-Monfort (2010) о необходимости восстановления вида *A. europaeum*.

Ранее были выявлены следующие особенности нектарника видов *Androcymbium* (Оганезова, 2007): нектарник структурно и функционально связан с листочком околоцветника, что проявляется как в фор-

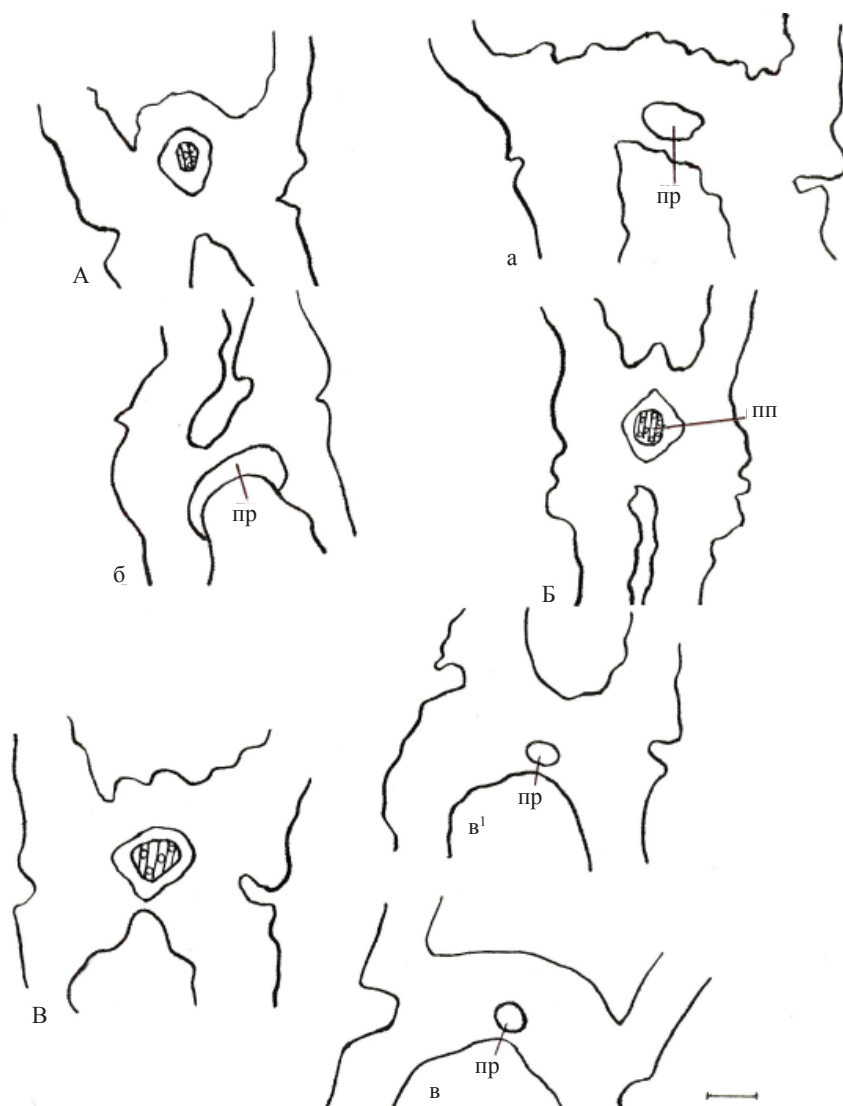


Рис. 3. Схематическое изображение структуры связника выше (А, Б, В), ниже (а, б, в) места сочленения с тычиночной нитью и близ апекса связника (в<sup>1</sup>) у видов *A. roseum* (А, а), *A. rechingeri* (Б, б), *A. gramineum* (В, в, в<sup>1</sup>).

Условные обозначения: пр – паренхимная ткань. Остальные обозначения и масштабная линейка те же, что на Рис. 2.

ме нектарника и в наличие секреторной ткани, как у нектарника, так и в тканях листочка околоцветника. Судя по изученным видам, автономия нектарника у них частичная. В нектарнике развит единственный проводящий пучок, секреторная ткань дифференцируется на его абаксиальной поверхности.

У трех изученных в настоящей работе по этому признаку видов сходная структура нектарника, хотя его форма иная – цилиндрическая, как и у видов *Colchicum*. Она также, как у ранее изученных видов, тесно связана с листочком околоцветника – срастается с ним вполовину своей высоты. У двух видов единственный, а у *A. rechingeri* – центральный пп на этом отрезке общий с центральным пучком листочка околоцветника. Следует заметить наметившуюся тенденцию к большей дифференциации этой структуры

у североафриканских видов. У *A. rechingeri* в нектарнике 3 пп; у *A. gramineum* отмечено его разветвление, появление ст и на адаксиальной поверхности после отделения нектарника от листочка околоцветника.

У изученных в настоящей работе видов тип сочленения связника с тычиночной нитью только дорзальный. У ранее изученных видов были оба варианта – базальное и дорзальное (Оганезова, 2007). Особенности структуры связника этих видов является неполнота проводящего пучка, продолжающегося в дорзальном направлении. Общим является также сравнительно небольшой объем пучка, стоит также отметить особенность связника у *A. gramineum* – вверх от места сочленения объем проводящего пучка резко уменьшается.

#### Обсуждение данных

Все виды *Androcymbium*, также как родственные им виды *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* – геофиты. Среди изученных южноафриканских видов рода наиболее узкий ареал характерен для видов *A. bellum* (Намибия и север Капской провинции), *A. dregei* и *A. longipes* (Капская провинция) (Germishuizen, Meyer, 2003).

Ареал остальных видов шире. *A. melanthioides* var. *striatum* распространен от Эфиопии до Капской провинции. *A. roseum* встречается на севере Капской провинции, Намибии, Ботсване, Анголе, Зимбабве (Manning & al., 2002). Типы местообитаний этих видов довольно различны. *A. melanthioides* var. *striatum* встречается на высотах от 600 до 1700 м, в лесах, на влажных лугах. *A. roseum* встречается в сезонно заболоченных ложбинках, на глинистой почве, на высотах от 850 до 1310 м н. у. м. Обитатели пустынь *A. bellum*, *A. dregei* и *A. longipes* выбирают выходы скальных пород, сравнительно увлажненные местообитания на разных высотах – *A. bellum* встречается до 1000 м н. у. м., *A. dregei* от 500-1100 м н. у. м., *A. longipes* отмечен от 5 до 3140 м н. у. м. У этих видов листья разной ширины, плоские, линейные.

Но есть виды из сугубо пустынных местообитаний юго-западной Африки, у которых отмечены разного рода изменения формы листьев, наличие у них особых приспособлений, способствующих оседанию воздушной влаги на их поверхности и ее стеканию к корням растения (Vogel, Müller-Doblies, 2011). Авторы считают такие виды мезофитами, которые в пустынных условиях образуют особые биотопы и представляют иную адаптивную стратегию против той, что характерна для суккулентов и других ксерофитов. Листья *A. capense* (L.) Krause, *A. circinatum* Baker, *A. hantamense* Schinz, *A. villosum* U. Müll.-Doblies & D. Müll.-Doblies из этой группы видов анатомически изучены Membrives & al. (2003). В этой же работе приведены данные по видам *A. dregei*, *A. bellum*. Авторы акцентировали внимание на форму и, особенно, размеры эпидермальных клеток, устьичный индекс, дифференциацию мезофилла на палисадную и губчатую ткань, наличие идиобластов, наличие выростов (волосков) у клеток края листа. Оказалось, что у видов *A. bellum*, *A. circinatum* край листа гладкий, у *A. dregei* – с сосочками, у *A. capense*, *A. hantamense*, *A. villosum* по краю листа развиты волоски. У видов *A. bellum*, *A. dregei* эпидермальные клетки верхней эпидермы в области центральной жилки по размерам подобны остальной эпидерме, у всех остальных – отличаются значительным разрастанием. Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую ткань у видов *A. bellum*, *A. circinatum*, *A. villosum*, у остальных – дифференцирован. Идиобласты присутствуют в незначительном количестве в листьях *A. bellum* и *A. dregei*, у остальных представлены в обилии.

Хочу обратить внимание на то, что вариabельность структуры листьев этих видов связана с различной комбинацией признаков, которые считаются характерными как для ксеро- так и для мезофилии. Вероятно, можно констатировать, что у видов рода этого региона адаптивный комплекс анатомической структуры листа нельзя оценивать как высокоспециализированный.

Североафриканские виды рода делятся на восточно-средиземноморские (*A. palaestinum*, *A. rechingeri*) и западно-средиземноморские (*A. gramineum*, *A. wyssianum* Beauverd & Turrett., *A. hierrense*, *A. europaeum*, *A. psammophillum* Svent.). Если видовая самостоятельность первых двух не оспаривается, то вокруг западных видов развернута дискуссия. V. H. Heywood (1980) для флоры Европы (юго-восток Испании) приводит только *A. europaeum*, который встречается в сухих местах, выходах скал, на известняках. Автор указывает, что этот вид нельзя смешивать с *A. gramineum*, который распространен в Магрибе. J. Caujape-Castells (2004), считает, что на территории Марокко распро-

странен вид *A. wyssianum*, который вероятнее всего является предковой формой канарских видов *A. hierrense* и *A. psammophillum*. A. Hoyo, J. Pedrola-Monfort (2010) на основании молекулярного анализа и морфологии плодов пришли к выводу, что марокканская популяция рода – это *A. europaeum*. Вид *A. wyssianum* переведен ими в синонимы *A. gramineum*, который распространен в Алжире и Тунисе.

Дискуссия по проблемам самостоятельности ряда средиземноморских видов рода свидетельствует о сложностях их идентификации, что является одним из аргументов их близости, однообразности.

Листья средиземноморских видов *Androcymbium* всегда линейные. Брактеи морфологически мало отличаются от листьев. Анатомически структура листьев этих видов друг от друга отличается незначительно. С другой стороны, анатомическая структура листа видов этого региона, также как таковая у листьев южноафриканских видов, не имеет выраженной адаптивности. Для них характерно такое же смешение признаков ксеро- и мезоморфности, как и у обитателей Южной Африки.

Основным отличием структуры нектарников у видов *Androcymbium* юга и севера Африки является отсутствие морфологической вариabельности у северных видов, так характерной для видов из Южной Африки. У изученных североафриканских видов нектарник всегда представлен цилиндрическим по форме разрастанием основания тычиночной нити, как и у видов *Colchicum*. Секреторная ткань также как у остальных видов рода *Androcymbium* расположена на абаксиальной поверхности. У отдельных видов (*A. gramineum*) отмечается слабо выраженная тенденция к специализации – разветвление единственного проводящего пучка, развитие секреторной ткани по всей поверхности нектарника. В структуре связника также можно отметить незначительную вариabельность по сравнению с южноафриканскими видами рода.

## Выводы

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. У большинства *Androcymbium* в отличие от родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, кроме обычных листьев есть брактеи, часто они окрашены (Rampho, 2008). Брактеи окружают соцветие, у ряда видов со слабо развитыми листочками околоцветника они служат аттрактантами вместо малозаметных цветков.
2. Структура листа всех изученных видов рода отличается от листа видов *Colchicum* менее развитой

- системой механических тканей как в обкладке **пш**, так и в области **цж** и **кл**. Следует также отметить менее развитую систему палисадной ткани по сравнению с большинством видов *Colchicum*, даже у видов из сугубо аридных местообитаний. То есть уровень анатомической специализации листа у видов рода *Androcymbium* ниже, чем у видов *Colchicum*.
3. Еще одним отличительным признаком является наличие идиобластов с окрашенным содержимым, которые встречаются практически во всех тканях, в том числе и в листе многих видов рода *Androcymbium*.
  4. Выявленные отличия указывают на сравнительно более низкий уровень специализации анатомической структуры листа рода *Androcymbium* по сравнению с видами *Colchicum*, несмотря на огромный ареал первого. С другой стороны, более дифференцированная морфология листьев (наличие брактей) и их участие в аттрактивной функции растения также являются отличительной особенностью рода *Androcymbium*.
  5. Уровень специализации морфологической и анатомической структуры нектарника всех изученных видов *Androcymbium* ниже, чем у видов средиземноморского рода *Colchicum*.
  6. То же относится к анатомической структуре связника, которая довольно однотипна для всех изученных видов рода.
  7. Выявленные особенности позволяют прийти к выводу, что для видов рода *Androcymbium*, в отличие от видов *Colchicum*, не характерна специализация по признакам, связанным с опылением.
  8. Выявленные отличия подчеркивают анцестральное положение рода *Androcymbium* относительно рода *Colchicum*, одновременно являясь аргументами в пользу необходимости сохранения его самостоятельности.
- Оганезова Г. Г. 2008. О проблеме таксономической категории род (на примере комплекса родов *Androcymbium-Colchicum* s. l., сем. *Colchicaceae*) // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Матер. межд. конф., Ереван: 149-152.
- Оганезова Г. Г. 2011а. Особенности географии и направлений эволюции гистерантных и синантных видов рода *Colchicum* s. str. (*Colchicaceae*) // Takhtajania, 1: 87-97.
- Оганезова Г. Г. 2011б. Анатомо-морфологические особенности видов рода *Colchicum* в связи с систематикой некоторых спорных таксонов // Takhtajania, 1: 98-109.
- Оганезова Г. Г. 2013. Некоторые особенности географии, биологии, морфологии и чисел хромосом видов *Merendera* и *Bulbocodium* (*Colchicaceae*) в связи с их таксономическим статусом // Takhtajania, 2: 60-68.
- Caujape-Castells J. 2004. Boomerangs of biodiversity?: the interchange of biodiversity between mainland North Africa and Canary Island as interred from cpDNA RFLPs in genus *Androcymbium* // Botánica Macaronésia, 25: 53-69.
- 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.
- Germishuizen G. & Meyer N. D. (eds.) 2003. Plants of Southern Africa: an annotated checklist. *Androcymbium* // Strelitzia, 14: 1013-1014.
- Goldblatt P., Manning J. 2002. Plant diversity of the Cape region of Southern Africa // Ann. Missou. Bot. Gard., 89, 2: 281-302.
- Heywood V. H. 1980. *Androcymbium* Willd. // In: Flora Europaea, 5: 21. Cambridge.
- Hoyo A., Pedrola-Monfort J. 2008. Phylogeny of *Androcymbium* (*Colchicaceae*) based morphology and DNA sequences // Plant Syst. Evol., 273: 151-167.
- Hoyo A., Garcia-Marin J. L., Pedrola-Monfort J. 2009. Temporal and spatial diversification of the African disjunct genus *Androcymbium* (*Colchicaceae*) // Molecul. Phylogen. Evolut., 53: 848-861.
- Hoyo A., Pedrola-Monfort J. 2010. Taxonomic clarification in West Mediterranean *Androcymbium* (*Colchicaceae*): *A. wyssianum* sunk in the synonymy of *A. gramineum* and *A. europaeum* restored // Willdenowia, 40, 1: 47-53.
- Manning J., Goldblatt P., Snijman D. 2002. The color Encyclopedia of Cape bulbs. Portland-Cambridge. 486 p.
- Manning J., Forest F., Vinnersten A. 2007. The genus *Colchicum* L. redefined to include *Androcymbium*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Оганезова Г. Г. 2002. Анатомия кавказских видов рода *Merendera* (*Colchicaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн., 87,2: 19-33.
- Оганезова Г. Г. 2004. Дополнения к анатомо-морфологическому исследованию видов *Merendera* (*Colchicaceae*) // Флора, растит., раст. рес. Армении, 15: 50-54.
- Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* // Флора, растит., раст. рес. Армении, 16: 39-47.



- Willd. based on molecular evidence // *Taxon*, 56, 3: 872-882.
- Mateu-Andrés I., Pedrola J., Güemes J. 1996. Morfología y anatomía foliar del complejo *Androcymbium gramineum* (sec. *Erythrostictus* Bent., *Colchicaceae*) // *Candollea*, 51, 1: 202-214.
- Membrives N., Pedrola-Monfort J., Caujapé-Castells J. 2003. Leaf morphology and anatomy of the genus *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in Southwest Africa // *Collect. Bot. (Barcelona)*, 23: 83-99.
- Monserrat J. M., Membrives N., Caujapé-Castells J., Pedrola-Monfort J. 2002. Números cromosómicos de algunas especies surafricanas del género *Androcymbium* Willd. (*Colchicaceae*) // *Lagascalia*, 22, 2: 145-151.
- Oganezova G. H. 2000. Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // *Bot. Chron.*, 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. Medit.*, 24: 79-92.
- Pedrola-Monfort J., Caujapé-Castells J. 1998. The *Androcymbium* species of the Canary Islands // *Curtis's Bot. Mag.* 15, 1: 67-77.
- Persson K. 2007. Nomenclature synopsis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) with some new species and combinations // *Bot. Jahrb. Syst.*, 127, 2: 166-242.
- Persson K., 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*, 5: 1349-1365.
- Rampho E. T. 2008. *Colchicum* L.=*Androcymbium* Willd. // [www.plantzafrica.com/planted/colchicum.htm](http://www.plantzafrica.com/planted/colchicum.htm)
- Vinnersten A., Manning J. 2007. A new classification of *Colchicaceae* // *Taxon*, 56,1: 171-178.
- Vogel S., Müller-Doblies U. 2011. Desert geophytes under dew and fog: the “curly-whirlies” of Namaqualand (South Africa) // *Flora*, 206: 3-31.

Институт ботаники НАН Республики Армения,  
0040, Ереван, Аван, ул. Ачаряна 1;  
[marina-oganezova@rambler.ru](mailto:marina-oganezova@rambler.ru)

### Г. Г. ОГАНЕЗОВА

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИИ НЕКТАРНИКОВ СПОРНЫХ РОДОВ *COLCHICUM*, *MERENDERA*, *BULBOCODIUM*, *ANDROCYMBIUM* (*COLCHICACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ И ЭВОЛЮЦИЕЙ

Сделан сравнительный анализ макро- и микроморфологических особенностей тычиночных нектарников у видов родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* (*Colchicaceae*). Между родами выявлены отличия по форме, расположению относительно листочка околоцветника, месту и степени развития секреторной ткани, особенностям проводящей системы нектарников. Можно проследить эволюционное развитие морфологии и структуры нектарников от рода *Androcymbium* через *Colchicum* к родам *Merendera*, *Bulbocodium*. Эти данные дополняют ранее выявленную специфику этих родов по морфологии, географии, экологии, кариологии. Сделан вывод о необходимости сохранения этих таксонов в качестве самостоятельных родов.

*Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*, эволюция нектарников

**Oganezova G. H. Disputable genera *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* (*Colchicaceae*) nectaries comparative analyses connected with their systematics and evolution. *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbi-***

*um* taxa macro- and micro morphological structure of staminal nectaries are analysed. Differ on nectaries form, their distribution on tepals, place and level of secretory tissue development, vascular system specify between genera was revealed. Evolution development traces the nectaries structure and morphology from *Androcymbium* to *Colchicum* and then to *Merendera* and *Bulbocodium* is objective. The data increasing specify of this genera on morphology, geography, ecology and kariology revealed earlier. The conclusion on necessity save this taxa as separate genera are doing.

*Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*, evolution of nectaries

**Օգանեզովա Գ.Գ. Վիճելի՝ *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* ցեղերի (*Colchicaceae*) նեկտարանոցների համեմատական վերլուծությունը, կապված իրենց կարգաբանության և էվոլյուցիայի հետ:** Կատարվել է *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* և *Androcymbium* տաքսոնների առէջային նեկտարանոցների կառուցվածքի մակրո- և միկրոմորֆոլոգիական վերլուծությունը: Բացահայտվել են այս ցեղերի նեկտարանոցների ձևի, ծաղկաթերթիկի վրա դրանց դիրքի, սեկրետոր հյուսվածքի տեղի և ծավալի զարգացման, փոխադրող հյուսվածքի առանձնահատկությունները: Ստացված արդյունքները թույլ են տալիս ընդգծել *Androcymbium* ցեղից դեպի *Colchicum*, վերջինից էլ դեպի *Merendera* և *Bulbocodium* էվոլյուցիոն շղթան: Ստացված տվյալները լրացնում են այս ցեղերի միջև գոյություն ունեցող մորֆոլոգիական, աշխարհագրական, էվոլյուցիական, կարիոլոգիական տարբերությունների մասին ավելի վաղ ունեցած տեղեկությունները: Արվել է եզրակացություն՝ վերոհիշյալ