

- 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
- 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

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

տաքսոնները որպես առանձին ջեներ պահպանելու անհրաժեշտության մասին:

Colchicum, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*,
նեկտարանցների էվոլյուցիա

Изучение комплекса спорных родов *Colchicum* L. – *Merendera* Ramond – *Bulbocodium* L. – *Androcymbium* Willd., выявило наличие ряда отличий в их макро- и микроморфологии, кариологии, экологии, географии. Особенно интересны отличительные признаки структуры цветка, связанные с его аттрактивной функцией – особенности нектарников.

Нектарники в настоящее время привлекают внимание многих исследователей. На примере разных таксонов активно изучается их природа, особенности функционирования, эволюция структуры и другие признаки.

Сладкий секрет не является привилегией цветковых растений. Его наличие обнаружено на листьях видов *Polypodium* и *Pteridium* (Kortur & al., 1995). Эти выделения привлекают муравьев, которые защищают папоротники от поедания гусеницами и другими насекомыми. Авторы проводят аналогию с экстрафлоральными нектарниками многих цветковых растений и считают, что они выполняют сходную функцию и у *Angiospermae*. Опылительная капля семязачатков *Gnetum* также считается функциональным аналогом нектара и примером неспециализированной энтомофилии (Smets & al., 2000).

Дискутируется вопрос первенства среди таких аттрактантов как пыльца и нектар. E. Endress (1994, цитируется по Smets & al., 2000) считает, что наградой для насекомых-опылителей ранних цветковых была не пыльца, а сладкий секрет цветка. Другие авторы (Фегри, Пэйл, 1982; Richards, 1986) склонны считать первичной аттракцию с помощью запаха и пыльцы. В их интерпретации нектарники более позднее приобретение, которое могло быть использовано и как источник воды.

Считается, что эволюция расположения и функционирования нектарников в разных таксонах шла независимо в направлении от внешних частей цветка к внутренним, от базальных частей гинецея – к апикальным, от диффузного типа секреции – к «фиксированному» типу (Smets & al., 2000). Но есть пример другой оценки направления эволюционного смещения нектарников от центра к периферии. По мнению P. J. Rudall & al. (2003) перигониальные нектарники ирисовых развились из септалных.

Еще одно отличие нектарников отмечают E. F. Smets (1986, 1988, 1989) и Smets & E. M. Cresens (1988). Они выделяют два типа нектарников: постоянные и опадающие.

Состав нектара варьирует не только у разных рас-

тений, он может варьировать и у одного цветка. Установлено (Davis, 1997), что у 95% растений в популяции *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. нектар доступен с латеральной стороны коротких тычинок. В этом нектаре соотношение фруктозы и глюкозы примерно одинаковое. В нектаре, выделяемом снаруж от основания длинных тычинок, это соотношение меняется. В нектаре может меняться не только содержание разных типов сахаров, но и общее количество самого нектара, как в течение суток, так и у разных цветков одного растения. Так у *Cerinth major* L. (*Boraginaceae*) 73% цветков были обманными – не производили или производили очень мало нектара (Gilbert, & al., 1991). У *Alstroemeria aurea* Graham. больше нектара с большим содержанием сахара продуцируется в мужской фазе цветения, когда созревает пыльца. Это способствует рациональному минимуму посещений цветков опылителями-шмелями. Порция нектара, выделяемого в женской фазе (готовность к опылению рыльца пестика), немного меньше таковой в мужской фазе цветения (Aizen, Basilio, 1998). Продуцирование нектара может быть различным на популяционном уровне. В популяции *Prosopis glandulosa* var. *toreyana* (L.D. Benson) M. C. Johnst. (*Mimosoideae*) из биосферного заповедника Marini (Мексика) часть популяции производит нектар, другая – нет. Последние производят больше пыльцы. Уровень гетерозиготности в обеих группах растений значителен. Производящие нектар особи 21 раз чаще посещались опылителями, у них было значительно больше плодов, но по массе семян и по их способности к прорастанию между группами отличий не было (Golubov, 1999).

P. G. L. Klinkhamer, T. J. Long (1993) считают, что для растений, производящих нектар, существует дилемма: увеличение количества нектара и цветков в соцветии привлекает больше опылителей и увеличивает время посещения одного цветка, но, одновременно, увеличивает вероятность гейтоногамии и уменьшает перенос пыльцы, что отрицательно для самонесовместимых видов. То есть растения должны решать проблему оптимального количества нектара в цветке и цветков в соцветии. Механизмы преодоления гейтоногамии известны: гетеростилия, временное разделение мужской и женской фазы, уменьшения площади рыльца и другие. Оптимальное соотношение числа открытых цветков в соцветии также способствует преодолению гейтоногамии. Авторы считают, что у самосовместимых видов должно продуцироваться меньше нектара, чем у самонесовместимых, у двудомных – больше, чем у однодомных.

Обнаружена также корреляция функционирования нектара некоторых цветковых растений с микро- и мегаспорогенезом – полная гистологическая диф-

ференцировка нектарников у смородины и некоторых других растений совпадает с развитием мужского и женского гаметофитов. После оплодотворения секрета нектара прекращается, он впитывается частями цветка (Карташова, Цитленок, 1972).

Существует довольно обширная литература, посвященная исследованиям анатомической структуры нектарников. На световом микроскопе секреторная ткань нектарников внешне сходна с меристемой – представлена небольшими, по сравнению с паренхимой, клетками, заполненными плотным содержимым. Но на ультраструктурном уровне она резко отличается от меристемы – эти клетки насыщены органеллами – митохондриями, эндоплазматической сетью и другими (Васильев, 1969, 1973; Smets & al., 2000; Sawidis & al., 2006 a, b).

Нектар – это преобразованный флоэмный сок, то есть участие проводящей ткани в структуре нектарника является необходимым условием. Вопросы контакта железистой ткани нектарников с проводящими тканями и механизм выделения нектара также являются предметами обсуждения. А. Е. Васильев (2003 а,б; Vasilyev, 2002) считает, что флоэмный сок транспортируется по симпласту, а готовый нектар – по апопласту за счет разницы в концентрации осмотически активных веществ. Проводящая ткань нектарников может быть погруженной в секреторную ткань (например, у *Salix caprea* L.) или не быть с ней в непосредственном контакте (например, у *Convolvulus arvensis* L.). В первом случае плазмодесмы между клетками флоэмы и секреторными клетками встречаются редко, во втором случае от полного проводящего пучка в секреторную ткань ответвляется тяж флоэмы, в которой в основном присутствует флоэмная паренхима и частота плазмодесм между ее клетками и секреторными также небольшая (Васильев, 2003 а,б). Роль флоэмной паренхимы заключается в симпластическом транспорте ассимилянтов из ситовидных трубок в секреторные клетки и участия в преобразовании флоэмного сока в нектар (Васильев, Котева, 2004).

Таким образом, функционирование нектарников во многом зависит от объема его железистой ткани, развитости и типа контактов с проводящей системой, расположения и ориентации нектарника внутри цветка.

Материал и методика

Настоящая работа является попыткой обобщения и сравнения данных по макро- и микроморфологии нектарников, полученные при изучении родов *Merendera* Ramond, *Colchicum* L., *Bulbocodium* L., *Androcymbium* Willd. в свете современных представлений

об эволюции этих структур. Поскольку диагностическая значимость структуры нектарников мною установлена (Оганезова, 1986) и есть данные об их систематической значимости других авторов (Харитоновна, 1997), считаю, что такого рода сравнительный анализ позволит дополнить данные об эволюционном развитии и степени родства этих таксонов.

Из примерно 20 видов рода *Merendera* изучены (Оганезова, 2002, 2004; Oganезova 2004) нектарники 18 видов: *M. trigyna* (Steven ex Adam) Stapf., *M. sobolifera* Fisch. & C.A. Mey., *M. raddeana* Regel, *M. manisadjanii* Aznav., *M. mirzoevae* Gabrielian, *M. candidissima* Misch. ex Grossh., *M. greuteri* Gabrielian, *M. eichleri* (Regel) Boiss., *M. ghalgana* Otshiauri, *M. attica* (Spruner ex Tommasin) Boiss. & Spruner ex Boiss., *M. montana* (L.) Lange, *M. androcymbioides* Valdés, *M. filifolia* Camb., *M. robusta* Bunge, *M. jolanthae* Čzerniak., *M. hissarica* Regel, *M. wendelboi* (Perss.) Oganезova, *M. kurdica* Bornm¹.

В роде *Colchicum* около 80 видов. Нектарники изучены у 23 видов (гистерантных, синантных), распространенных по всему ареалу рода (Оганезова, 2000; 2011б, 2015): *C. szovitsii* Fisch. & C. A. Mey., *C. bifolium* Freyn & Sint., *C. ninae* Sosn., *C. zangezorum* Grossh., *C. freynii* Bornm., *C. umbrosum* Steven, *C. goharae* Gabrielian, *C. autumnale* L. (including *C. pannonicum* Griseb. & Schenk), *C. parnassicum* Sart., Orph. & Heldr., *C. luzitanum* Brot., *C. speciosum* Steven, *C. serpentinum* Woronow ex Misch., *C. ritchii* R. Br., *C. bivonae* Guss., *C. decaisnea* Boiss., *C. stevenii* Kunth, *C. laetum* Steven, *C. arenarium* Waldst. & Kit., *C. triphyl-lum* G. Kunze, *C. ancyrense* B. L. Burt (including *C. biebersteinii* Rouy), *C. kesselringii* Regel (including *C. regelii* Stef.), *C. luteum* Baker, *C. byzantinum* Ker Gawl.

Из 2 видов рода *Bulbocodium* нектарник изучен у *B. versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Оганезова, 2007).

В роде *Androcymbium* примерно 40 видов. Изучены (Оганезова, 2007, 2016) нектарники 6 видов из крайних точек ареала рода: южноафриканские *A. bel-lum* Schltr., *A. dregei* Presl., *A. roseum* Engl., восточно-средиземноморские *A. palestinum* Baker, *A. rechingeri* Greuter, западно-средиземноморский *A. gramineum* (Cav.) Macbr.

В работе проведены сравнения структуры нектарников по признакам, которые связаны с их функцией. У видов этих родов сравнивались: форма и расположение нектарников относительно частей цветка, отличия в расположении и степени развития секреторной ткани и проводящей системы нектарников.

¹ Этикетки для всего ранее изученного материала приведены в цитируемых работах. Изучались как гербарные, так и живые образцы видов *Merendera*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*.

Обсуждение сравнительных данных

Цветок у всех четырех родов открытого типа. У *Androcymbium*, *Merendera*, *Bulbocodium* листочки околоцветника не сросшиеся (у последнего только основание листочков срастается в трубку), у видов *Colchicum* листочки околоцветника срастаются в длинную трубку, есть развитый отгиб. По мнению ряда авторов (Ollerton & al., 2007; Weberling, 2004) тип цветков характерный для изучаемых родов относится к генерализованным, то есть не специализированным к определенным опылителям. Существует и альтернативное мнение (Olesen & al., 2007), согласно которому как среди открытых, так и закрытых типов цветов есть генерализованные и специализированные к опылителям. По данным J. Manning & al. (2002) южноафриканские виды *Androcymbium* посещаются различными опылителями с длинным язычком. По наблюдениям E. T. Rampho (2008) у многих африканских видов рода нектар скапливается в чашеобразных углублениях листочка околоцветника, потому необходимость в специализированных опылителях отпадает. N. Membrives & al. (2002) изучали репродуктивную биологию видов *Androcymbium* с запада Южной Африки и сравнивали ее со средиземноморскими видами рода. У южноафриканских видов ими отмечены 3 стратегии размножения: 1. преимущественная самонесовместимость, ассоциированная с аттрактивной морфологией; 2. преимущественная самонесовместимость с высоким уровнем вегетативного размножения; самосовместимость с высоким уровнем семенной продуктивности. Североафриканские виды при искусственном опылении оказались самосовместимыми. Процент прорастания семян уже в первый год у них довольно высокий. Самый низкий процент прорастания семян в первый год среди североафриканских видов отличает виды *A. gramineum* и *A. rechingeri*. У них не вскрывающиеся коробочки плодов, покой луковицы с низким уровнем флуктуации. У всех североафриканских видов цветки белые, часто с пурпурной полоской, брактеей не дифференцированы. В отличие от южноафриканских видов цветков в соцветии мало, а нектара больше. Отношение числа пыльцы к семяпочкам у них ниже, чем у южноафриканских видов, что типично для облигатной ксеногамии. То есть морфологически они ближе к самонесовместимым видам. Но опыт по искусственному опылению показал их самосовместимость с высокой семенной продуктивностью, что характерно для 3 стратегии южноафриканских видов. Для древнесредиземноморских синантных видов *Colchicum* и *Merendera*, сроки цветения которых приходится на конец зимы – раннюю весну, в качестве опылителей мною отмечены только пчелы. Североаф-

риканские виды *Androcymbium* тоже синантные, цветут в конце зимы, в начале весны, главный опылитель – пчелы. Трудно сказать, это связано со специализацией или с тем, что в это время года число видов активных насекомых ограничено. Что же касается гистерантных видов *Colchicum* и видов *Bulbocodium*, то данных нет.

Нектарники родов *Colchicum* – *Merendera* – *Bulbocodium* – *Androcymbium* стаминальные – разросшееся основание тычиночной нити, прикрепленной к листочку околоцветника примерно в месте отгиба язычка. Они – опадающие. Если следовать центростремительной теории эволюции расположения нектарников, то они примитивнее тех, что связаны с гинецеем.

У видов *Androcymbium* форма нектарников варьирует от подушковидно распластанных на листочке околоцветника (*A. bellum*; Рис. 1, I, А) к перпендикулярно разросшейся относительно листочка цилиндрической форме (*A. dregei*, *A. roseum*, *A. rechingeri* (Рис. 1, III, В-В²)). Есть виды с переходной формой нектарника – от распластанного основания тычиночной нити к его цилиндрическому разрастанию (*A. palestinum*; Рис. 1, II, Б). У изученных видов этого рода нектарники почти в половину своей высоты срастаются с листочком околоцветника. У них наиболее развитый массив секреторной ткани расположен ближе к центральной оси цветка – абаксиально (Manning & al., 2002; Оганезова, 2007, 2016). Особенностью нектарников большинства изученных видов *Androcymbium* является развитие единственного проводящего пучка, который обычно контактирует с массивом секреторной ткани, расположенным на его абаксиальной поверхности (Рис. 1). У вида *A. roseum* между проводящим пучком и секреторной тканью расположен слой идиобластов со специфическим для рода содержанием из сульфур-мукополисахаридов (Рис. 1. В¹). Некоторые особенности отмечены у средиземноморских видов рода. У *A. rechingeri* в основании нектарника, еще не отделенном от листочка околоцветника, три проводящих пучка, которые контактируют с 4-5 слоями железистой ткани. К моменту отделения нектарника от листочка околоцветника сохраняется только центральный проводящий пучок (продолжение центрального пучка листочка околоцветника). У нектарника *A. gramineum* в месте его отделения от листочка околоцветника железистая ткань разрастается по всей его поверхности. Там же отмечено разветвление единственного проводящего пучка на 2. Но в апикальной части нектарника сохраняется только 1 проводящий пучок.

Можно прийти к выводу, что единственный проводящий пучок, абаксиальное расположение железистой ткани на поверхности нектарника – исходные, и

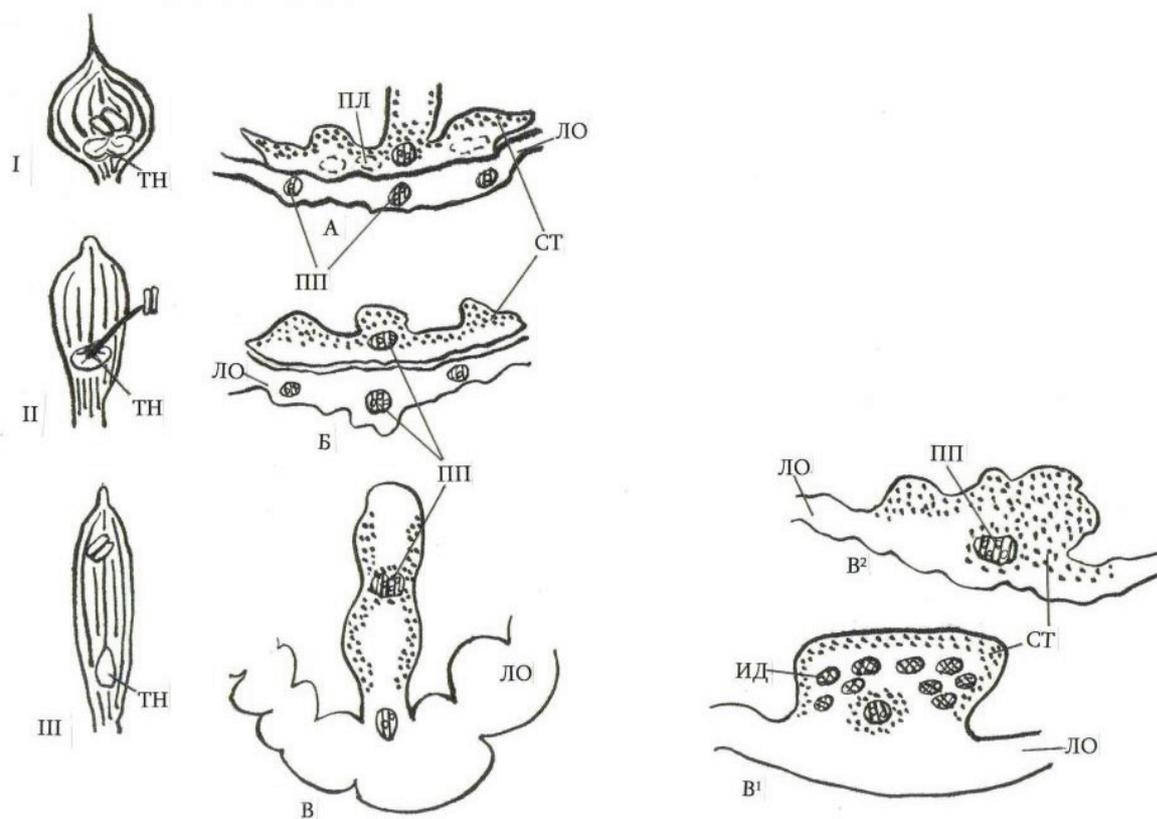


Рис. 1. Схематическое обозначение морфологии базальной части тычиночных нектарников относительно листочка околоцветника (I-III) и их анатомической структуры (А-Б²) у видов *Androcymbium*.

I. А – *A. bellum*, II. Б – *A. palestinum*, III. В – *A. dregei*, В¹ – *A. roseum*, В² – *A. gramineum*.

Условные обозначения: ТН – тычиночный нектарник, СТ – секреторная ткань, ПП – проводящие пучки, ПЛ – полости, ЛО – листочек околоцветника, ИД – идиобласты с сульфур-мукополисахаридными включениями

в процессе эволюции мало изменившиеся структурные признаки видов этого рода.

У видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* нектарники представлены более или менее цилиндрическими разрастаниями основания тычиночной нити, которые у *Merendera*, *Bulbocodium*, иногда у *Colchicum* располагаются в кармашке, образуемом за счет складок листочка околоцветника (Рис. 2, I, II). У некоторых видов отмечена разная степень сращения этих складок с нектарником (*Colchicum bivonae*, *C. luteum*, *C. speciosum*, *C. serpentinum*, *Merendera robusta*, *M. ghalgana*). Основной массив секреторной ткани расположен (Рис. 2 I, А-И, II, К) со стороны листочка околоцветника – адаксиально² (Оганезова, 2002, 2004, 2011б; Oganезova, 2004). Только у *C. triphylulum* в основании нектарника секреторная ткань расположена абаксиально, но уже в средней части (Рис. 2, Ж) она полностью перемещается на адаксиальную поверхность. У некоторых из изученных видов рода

Colchicum (*C. speciosum*, *C. ritchii*, *C. parnassicum*) и у *Bulbocodium versicolor* отмечена разная степень развития нектарников у тычинок наружного и внутреннего кругов. Выявленные структурные особенности нектарников у видов этих родов – свидетельство сравнительной сложности доступа к их секрету. С другой стороны, стоит отметить развитие более многослойной по сравнению с видами *Androcymbium* секреторной ткани нектарников. Это особенно выражено у *C. bifolium* (9-10 слоев), *Colchicum ninae* (8-9 слоев), *C. autumnale* (7-8 слоев), *C. zangezorum* и *C. arenarium* (6-7 слоев), *C. decaisnea*, *C. parnassicum*, *C. speciosum*, *C. luzitanum* и *C. szovitsii* (5-6 слоев), *Merendera trigyna*, *M. raddeana*, *M. sobolifera*, *M. ghalgana*, *M. hissarica* (от 6 до 10 слоев), *M. manissadjanii*, *M. eichleri*, *M. candidissima*, *M. wendelboi*, *M. kurdica*, *Bulbocodium versicolor* (3-4-5 слоев).

Особо следует отметить развитие секреторной ткани не во внешних слоях нектарника, а в более внутренних. Это характерно для *M. androcymbioides* (Рис. 2, Д) – сравнительно небольшой участок секреторной ткани располагается на адаксиальной поверхности

² В работе Г. Г. Оганезовой (2004) из-за опечатки неверно указано на абаксиальное расположение секреторной ткани нектарников у видов рода *Merendera*.

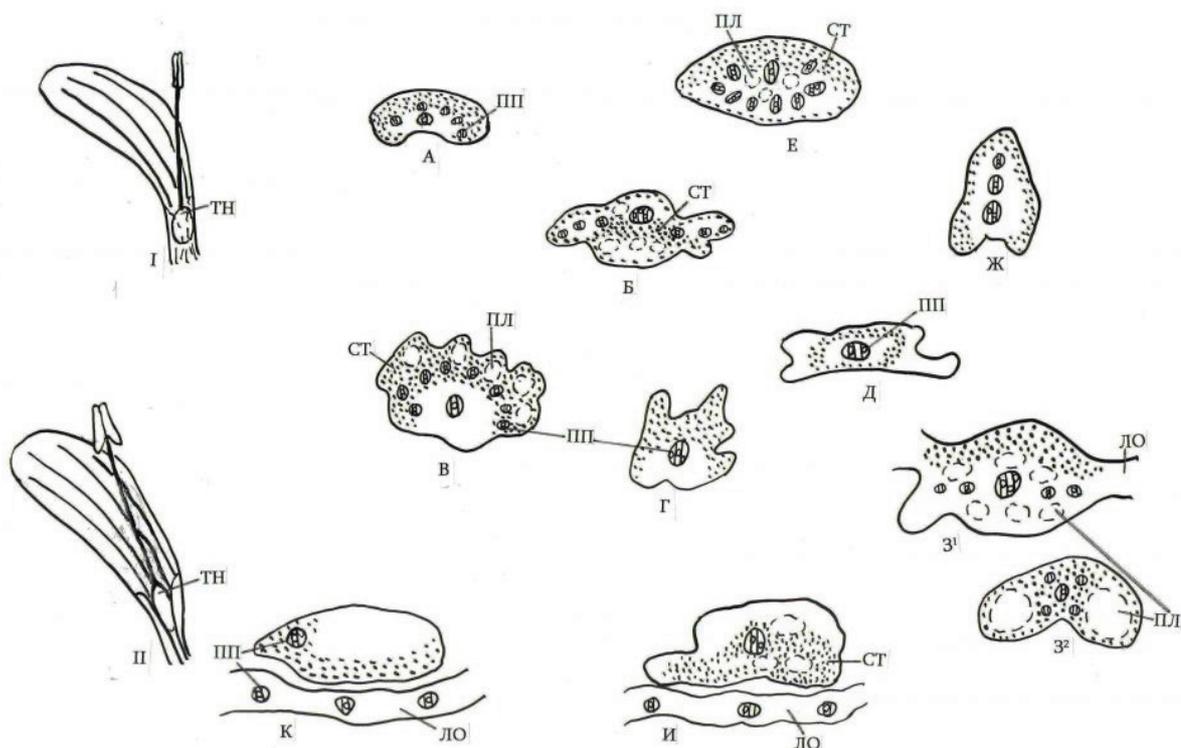


Рис. 2. Схематическое изображение морфологии тычиночных нектарников (I, II) и анатомической структуры их базальной (А-3¹), средней (Ж) и апикальной (3²) частей у видов *Merendera* (I, А-Д), *Colchicum* (I, Е-И), *Bulbocodium* (II, К).

Прерывной линией (Рис.2, I) обозначено отсутствие у ряда видов *Colchicum* (в отличие от видов *Merendera*) складок листочка околоцветника, прикрывающих нектарник

А – *M. ghalgana*, Б – *M. iolanthae*, В – *M. greuteri*, Г – *M. pyrenaica*, Д – *M. androcymbioides*, Е – *C. ancyrense*, Ж – *C. triphyllum*, 3¹ (в основании нектарника) и 3² (ближе к апикальной части нектарника) – *C. bivonae*, И – *C. luteum*, К – *Bulbocodium versicolor*.

Условные обозначения: остальные обозначения те же, что на Рис. 1.

нектарника, в его латеральных участках она расположена во внутренних слоях. У *M. iolanthae* (Рис. 2, Б) наиболее мелкоклеточные и сходные с меристемой секреторные ткани нектарника также располагаются ко внутри от более крупноклеточной, но также с плотным содержимым, с более или менее развитыми межклетниками слоев клеток, занимающих поверхностное положение. Между этими участками секреторной ткани располагается паренхима и проводящие пучки. Внутреннее расположение мелкоклеточной, без межклетников секреторной ткани характерно для базального участка нектарника *M. robusta*. Ближе к апикальной части нектарника эта ткань перемещается к его адаксиальной поверхности. Есть виды, у которых секреторная ткань развита по всей поверхности по всему нектарнику или только в его основании (*M. greuteri*, Рис. 2, В; *M. attica*, *M. wendelboi*, *M. kurdica*, *C. zangezorum*, *C. ninae*, *C. bifolium*, *C. luteum*, *C. ancyrense*, *C. bivonae*). Число ее слоев у этих видов на иных, кроме адаксиальной поверхности, обычно намного меньше. Необходимо также отметить, что у всех изученных видов основной массив секреторной

ткани обычно развит, или в основании или в средней части нектарника. Ближе к апикальной части число ее слоев резко сокращается и только небольшое количество сохраняется вокруг проводящего пучка, переходящего в тычиночную нить.

Кроме секреторной ткани в нектарниках всех изученных видов развита паренхима с большими межклетниками, у некоторых видов отмечено развитие схизогенных полостей. Возможно, это вместилища секрета. Система таких полостей непосредственно в секреторной ткани развита у видов *C. bifolium*, *C. luteum*, *M. robusta*, *M. iolanthae*, *M. greuteri*, *M. manissadjanii*, *M. eichleri*, *M. attica* (Рис. 2, Б, В, И). Полости среди паренхимной ткани нектарников отмечены у *B. versicolor*, *C. ancyrense*, *C. byzanthinum*, *C. bivonae*, *C. parnassicum* (Рис. 2, Е, 3). У двух последних видов полости имеют совершенно особый характер. У абсолютного большинства изученных видов – это небольшие лакуны в большем или меньшем количестве. У *C. bivonae* (Рис. 2, 3¹, 3²) в основании нектарников полости представлены множеством лакун в паренхимной ткани, которые в средней части нектарника образуют

две большие полости, между которыми располагаются проводящие пучки и адаксиально расположенная секреторная ткань. В апикальной части нектарника обе полости вновь дробятся на небольшие лакуны. У *C. parnassicum* в основании нектарника развита небольшая полость между слоями секреторной ткани и четырьмя проводящими пучками. В средней части нектарника это уже две большие полости, между которыми сохраняется только 1 проводящий пучок с секреторной тканью вокруг него. Основной массив секреторной ткани сохраняет адаксиальное расположение. В апикальной части нектарника обе полости сливаются в одну большую полость.

Что же касается проводящей системы, то она у абсолютного большинства изученных видов очень развитая, многопучковая. У них обычно выделяется один более крупный пучок, занимающий более или менее центральное расположение, вокруг которого располагаются проводящие пучки меньшего объема. В сравнительно крупных пучках отмечены как элементы ксилемы, так и флоэмы, в мелких обычно отмечена только флоэма или даже только флоэмная паренхима. Наибольшее количество пучков характерно для основания нектарника, в средней его части это число может уменьшаться, и ближе к тычиночной нити обычно сохраняется только единственный проводящий пучок, который и достигает связника пыльников. Часть пучков сливаются друг с другом с образованием синтетических пучков, а часть – слепо заканчиваются в паренхиме нектарника или в секреторной ткани. Больше всего пучков отмечено у видов *C. bifolium* (~24), *C. ancycense*, *C. ninae*, *M. jolanthae* (~15), *C. szovitsii*, *M. greuteri* (~11), *C. zangezorum*, *C. byzanthinum*, *M. wendelboi*, *M. kurdica*, *M. raddeana*, *M. mirzoevae*, *M. manissadjanii*, *M. candidissima* (~8-9).

У видов *Colchicum umbrosum*, *C. luteum*, *Merendera filifolia*, *M. montana*, *M. androcymbioides*, *Bulbocodium versicolor* – единственный проводящий пучок. Более того, у гистерантного вида *C. umbrosum* и у осеннецветущих (субгистерантных) *M. filifolia*, *M. montana*, а также синантного *M. androcymbioides* единственный проводящий пучок сочетается всего несколькими (2-3) слоями секреторной ткани (Рис. 2, Г, Д, И).

Промежуточное число проводящих пучков нектарника характерно для видов *M. ghalgana*, *M. eichleri*, *M. attica* (~6), *C. bivonae*, *M. trigyna* (~5), *C. parnassicum*, *M. hissarica* (~4), *C. triphyllum*, *M. jolanthae* (~3).

У абсолютного большинства изученных видов проводящие пучки располагаются параллельно линии расположения секреторной ткани, что, безусловно, связано с необходимостью транспорта флоэм-

ного сока от пучков к секреторной ткани. У видов *Colchicum szovitsii*, *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. zangezorum*, *C. ancycense*, *C. ritchii*, *C. arenarium*, *C. autumnale*, *C. luzitanum*, *C. Kesselringi*, *C. serpentinum*, *C. speciosum*, *C. luteum*, *C. bivonae*, *Merendera trigyna*, *M. mirzoevae*, *M. attica*, *M. raddeana*, *M. greuteri*, *M. manisagjanii*, *M. candidissima*, *M. eichleri*, *M. ghalgana*, *M. wendelboi* периферические пучки контактируют с секреторной тканью. У видов *C. byzanthinum*, *C. bivonae*, *C. triphyllum*, *C. luteum*, *M. robusta*, *M. greuteri* они практически погружены в массив секреторной ткани. Непосредственный контакт всех проводящих пучков и секреторной ткани, по сравнению с более опосредованными типами контакта, вероятно, способствует увеличению продуктивности нектара.

У *C. triphyllum* расположение проводящих пучков иное, чем у других изученных видов – 3 пучка развиваются вдоль латеральной поверхности нектарника, друг над другом и сохраняют это расположение вплоть до его апикальной части (Рис. 2, Ж).

Адаксиальное расположение секреторной ткани или даже ее расположение во внутренних слоях нектарника, окружение нектарника складками листочка околоцветника или даже их сращение, развитая проводящая система, ее варианты – явное свидетельство большей специализации структуры нектарников у родов *Colchicum*, *Merendera* по сравнению с нектарниками видов *Androcymbium*. Более того – виды *Colchicum*, *Merendera* с единственным проводящим пучком или относятся к гистерантным полиплоидным видам с большой вероятностью способными к самоопылению (*C. umbrosum*; Оганезова, 2011а) или же также полиплоидам, распространенным по краю ареала рода (западномедиземноморские – *M. filifolia*, *M. montana*, *M. androcymbioides*; центральноазиатский – *C. luteum*, Оганезова, 2013, Оганезова, 2014), что также способствует самоопылению, а значит – снижению аттрактивной функции. Последнее также указывает на адаптивный характер изменений в структуре нектарников, их специализацию.

Поскольку род *Bulbocodium* олиго- или даже монотипен, наличие у него единственного проводящего пучка, при наличии остальных признаков специализации нектарника следует рассматривать как его специфику.

Заключение. Учитывая приведенные данные можно прийти к заключению, что разница между родом *Androcymbium* и остальными родами спорного комплекса по сравниваемой структуре нектарников связана как с их морфологией, так и с расположением секреторной ткани.

Для видов этого рода очень характерно слабое

отграничение основания стаминального нектарника от листочка околоцветника. Для видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* основание стаминального нектарника обычно хорошо отграничено от листочка околоцветника и прикрыто складками листочков околоцветника, которые образуют своеобразный кармашек. У некоторых видов этих родов латеральные участки нектарника срастаются с этими складками, степень срастания у разных видов различная.

Форма нектарников у видов *Androcymbium* варьирует от распластанного на листочке околоцветника до более или менее цилиндрического. Форма нектарников у видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* цилиндрическая, но у ряда видов отмечена разная степень (большая или меньшая) их развития в одном цветке. Обычно есть небольшие отличия между нектарниками внешнего и внутреннего круга тычинок.

Для видов *Androcymbium* характерно развитие секреторной ткани на абаксиальной поверхности нектарника, тогда как у видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* секреторная ткань развивается на адаксиальной поверхности и доступ к нектару усложнен также наличием кармашка, образуемого складками листочка околоцветника. Только у *C. triphyllum* в самом основании нектарника секреторная ткань расположена абаксиально, но уже в средней части она полностью перемещается на адаксиальную поверхность.

Проводящая система нектарников видов *Androcymbium* составлена единственным проводящим пучком. Проводящая система нектарников видов *Colchicum*, *Merendera*, варьирует от многопучкового до однопучкового. Следует заметить, что развитие однопучковых нектарников у видов *Colchicum*, *Merendera* довольно четко коррелирует с потенциальной возможностью к самоопылению этих видов.

У *Bulbocodium versicolor* нектарник также снабжен единственным проводящим пучком, что следует рассматривать, как специфику рода.

Особо следует отметить расположение проводящих пучков у *C. triphyllum*, ареал которого охватывает практически все Средиземноморье, а на юге доходит до Западного Ирана, то есть его контакты с ареалами средиземноморских видов *Androcymbium* очевидны. В отличие от характерного для остальных видов родов *Colchicum* и *Merendera* параллельного расположения относительно секреторной ткани, 3 проводящих пучка нектарников этого вида развиваются перпендикулярно к ней. Сходное расположение проводящих пучков отмечено у вида *A. gramineum*. Более того, абаксиальное расположение секреторной ткани в основании нектарника также сближает этот вид с видами *Androcymbium*.

Система организации структуры нектарников у

видов *Colchicum* и *Merendera* коррелирует с их ареалами, сроками цветения и преобладающими способами опыления. В центральной части ареалов этих родов отмечены структурные признаки, ответственные за большую активность нектарников. Наоборот, по краям их ареалов, особенно, в Западном Средиземноморье, отмечено явное структурное снижение активности нектарников. Это подтверждает ранее обнаруженную тенденцию к самоопылению для видов этих родов из крайних точек ареалов (Оганезова 2011а, 2013; Oganезова, 2014), тем более, что цветение видов этих родов приурочено к сезонам сниженной активности насекомых (Беннет, 1869; Schemske & al., 1978; Dafni, Bernhardt, 1990). То есть стратегии опыления у видов этих родов коррелируют с их географией, экологией.

По результатам исследования Membrives & al. (2002) можно сделать вывод, что североафриканские виды рода *Androcymbium* сохранили практически те же стратегии опыления, что и южноафриканские виды, несмотря на значительную дизъюнкцию ареалов между южно- и североафриканскими видами и меньшую дифференциацию местообитаний в Средиземноморье. Несмотря на то, что исследовались виды рода *Androcymbium* из крайних точек его ареала, выявленная для видов *Colchicum* и *Merendera* корреляция между способами опыления и структурой нектарников у видов этого рода слабо выражена.

Выводы

- Сравнение структуры нектарников у видов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* показало функциональную значимую разницу между таковой у видов *Androcymbium*, с одной стороны, и видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, с другой стороны.
- Отличие заключается прежде всего в расположении секреторной ткани – на абаксиальной поверхности у видов *Androcymbium* и адаксиальной – у видов остальных трех родов. Эти отличия меняют степень доступности к нектару и означают повышение уровня специализации этой структуры относительно опылителей, несмотря на то, что цветение видов этих родов приходится на периоды сравнительно незначительного многообразия опылителей.
- Особенности структуры нектарников видов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, несмотря на параллели, имеют свою специфику.
- У *Bulbocodium versicolor* отмечена значительная степень развития секреторной ткани в самом основании нектарника, прикрытом складками

листочка околоцветника. Это может означать большую, по сравнению с изученными видами близких родов *Colchicum*, *Merendera*, степень его специализации к определенным опылителям. Последнее нуждается в особом изучении. Это дополнительный признак в пользу признания самостоятельности этого рода.

- Для рода *Merendera* очень четко выражена тенденция к коррелированности уровня развития секреторной и проводящей тканей с числом хромосом, географией, экологией видов. Наибольшее развитие этих тканей отмечено у диплоидных видов, приуроченных к Армянскому нагорью и сопредельным странам, для которых перекрестное опыление является явно преобладающим. Армянское нагорье выделяется как единственный значимый очаг видовой многообразия диплоидных видов и, вероятнее всего, очаг происхождения рода *Merendera* (Оганезова, 2013, Oganезова, 2014).
- Особенности структуры нектарников, ареал диплоидного вида *Colchicum triphyllum* можно считать еще одним фактом в пользу выдвинутого мною предположения о большей близости рода *Colchicum* с анцестральным родом *Androcymbium* (2011a). Для этого вида характерны признаки: сходство по проводящим пучкам с *Androcymbium gramineum*, абаксиальное расположение секреторной ткани в основании нектарника, которое в его средней части меняется на адаксиальное, пансредиземноморский ареал вида с захватом части древнесредиземноморских территорий, контакт со средиземноморскими видами *Androcymbium* и видами *Merendera* Армянского нагорья на юге ареала и с видами *Bulbocodium* из Субсредиземноморья, на севере.
- К сожалению, из-за отсутствия материала настоящим исследованием охвачены только 6 видов *Androcymbium* и треть видов *Colchicum*. Возможно, структурные особенности и другие признаки оставшихся не изученными видов позволили бы иначе интерпретировать эволюционное развитие родов этого комплекса. Но на данном этапе изучения есть все основания для предположения, что эволюционное развитие этого родства шло в направлении специализации от рода *Androcymbium* через род *Colchicum* к родам *Merendera* и *Bulbocodium*.
- Все четыре рода имеют основание считаться самостоятельными таксонами, со спецификой как в морфологии, географии, экологии, кариологии, так и в поведении, связанном с процессами аттракции опылителей и опыления в целом.

Литература

- Беннет А. У. 1869. Опыление у растений цветущих зимой // Дарвин Ч. 1950. Сочинения, 6: 644-645. Москва-Ленинград.
- Васильев А. Е. 1969. Субмикроскопическая морфология клеток нектарников // Бот. журн., 54. 7: 1015-1031.
- Васильев А. Е. 1973. Структурные основы секреции у растений. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. Л.: 37 с.
- Васильев А. Е. 2003 а. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн. 88, 10: 1-8.
- Васильев А. Е. 2003 б. Структура проводящей системы нектарников некоторых двудольных // Бот. исследования в Азиатской России, 2: 23-25. Барнаул.
- Васильев А. Е., Котева Н. К. 2004. Сравнительный анализ структуры проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев. 1. Апоплазматические виды // Бот. журн. 89, 10: 1537-1553.
- Карташова Н. Н., Цитленок С. И. 1972. Цитоэмбриологическое исследование цветка некоторых видов в связи с развитием нектарника и его функцией // Цитология и генетика культурных растений: 140-149. Новосибирск.
- Оганезова Г. Г. 1986. Род *Merendera* (*Liliaceae*). Некоторые данные по анатомии, биологии и экологии // Бот. журн. 71, 7: 860-870.
- 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 рода *Merendera* (*Colchicaceae*) в связи с их систематикой // Флора, раст., раст. ресурсы Армении. 15: 50-54.
- Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* // Флора, раст., раст. ресурсы Армении. 16: 39-47.
- 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. 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* и *Bulbocodium* (*Colchicaceae*) в связи с их таксономическим статусом // Takhtajania. 2: 60-68.
- Оганезова Г. Г. 2015. Дополнительные данные по систематически значимым признакам структуры

- цветка и листа некоторых видов *Colchicum* // В сб. «Ботаническая наука в современном мире» Мат. междунар. конф. Ереван, 5-9 окт. 2015: 130-134.
- Оганезова Г. Г. 2016. Особенности рода *Androcymbium* как самостоятельного таксона (по данным сравнительного анализа морфологии и анатомии листа, нектарника и связника с видами рода *Colchicum* // Takhtajania. 3: 31-39.
- Фегри К., ван дер Пейл Л. 1982. Основы экологии опыления. Москва. 379 с.
- Харитоновна Л. Ф. 1997. Значение структуры флоральных нектарников для систематики растений // Труды междунар. конф. по анатомии и морфологии растений: 139-140. Санкт-Петербург.
- Aizen M. A., Basilio A. 1998. Sex differential nectar secretion in protandrous *Alstroemeria aurea* (*Alstroemeriaceae*): is production altered by pollen removal and receipt? // Amer. Jour. Bot. 85, 2: 245-252.
- Davis A. 1997. And the nectaries make two more... eight sets of floral parts in the wild type flower of *Arabidopsis thaliana* // Amer. Jour. Bot. Suppl., Abstracts. 84, 6: 40.
- Dafni A., Bernhardt P. 1990. Pollination of terrestrial orchids of southern Australia and the Mediterranean region: systematic, ecological and evolutionary implications // Hecht M.K., Wallace B., Macintyre R. J. (eds.) Evolutionary Biology. 24: 193-252. New York.
- Gilbert F. S., Haines N., Dikson K. 1991. Empty flowers // Funct. Ecol. 5, 1: 19-39.
- Golubov J., Equiarte L. E., Mandujano M. C., López-Portillo J., Montaña C. 1999. Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals // Amer. Jour. Bot. 86.7: 955-963.
- Klinkhamer P. G. L., de Long T. J. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma // Oikos. 66, 1: 180-184.
- Kortur S., Rico-Gray V., Palacios-Rios M. 1995. Ant protection in neotropical ferns bearing foliar nectaries // Amer. Jour. Bot. Suppl., Abstracts. 82, 6: 52.
- Manning J., Goldblatt P., Snijman D. 2002. The color encyclopedia of Cape bulbs. Portland-Cambridge. 486 p.
- Membrives N., Caujapé-Castells J., Ardanuy A. 2002. Reproductive biology of the genus *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in Western Africa // Orsis. 17: 37-59.
- Oganезова G. H. 2000. Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // Botanica Chronica. 13: 217-227.
- Oganезова G. H. 2004. The genus *Merendera* (*Colchicaceae*) systematics on the anatomical data // Flora, vegetation and plant resources of Armenia. 15: 43-49.
- Oganезова G. H. 2014. On the treatment of *Merendera* and *Bulbocodium* (*Colchicaceae*) as separate genera // Fl. Medit., 24: 79-92.
- Olesen J. M., Dupont Y. L., Ehlers B. K. & Hansen D. M. 2007. The openness of flowers and its number of flower-visitor species // Taxon. 56, 3: 729-736.
- Ollerton J., Killick A., Lamborn E., Watts S., Whiston M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower // Taxon. 56, 3: 717-728.
- Rampho E. T. 2008. *Colchicum* L. = *Androcymbium* Willd. // www.plantzafrica.com/planted/
- Richards A. J. 1986. Plant breeding system. London, Boston, Sydney. 529 p.
- Rudall P. J., Manning J. C. & Goldblatt P. 2003. Evolution of floral nectaries in *Iridaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 90, 4: 613-631.
- Sawidis T., Theodoridon T., Weryszko-Chmielecka E., Bosabalidis A. 2006. The *Rhododendron luteum* nectaries // IV Balkan Bot. Congress. Book of Abstracts. Sofia: 141-142.
- Sawidis T., Weryszko-Chmielecka E., Anastacion V., Bosabalidis A. 2006. The septal nectaries of *Asphodelus aestivus* // IV Balkan Bot. Congress. Book of Abstracts. Sofia: 142.
- Schemske D. W., Wilson M., Melampy M. N., Littler L. L., Werner L., Best L. B. 1978. Flowering ecology of some spring woodlands herbs // Ecology. 59: 351-366.
- Smets E. F. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the *Magnoliatae* (Dicotyledons) // Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique. 56: 51-76.
- Smets E. F. 1988. La presence des "nectaria persistencia" chez les *Magnoliophyta* (Angiospermes) // Candollea. 43: 709-716.
- Smets E. F. 1989. The distribution and systematic relevance of caducous nectaries and persistent nectaries in the *Magnoliophyta* (Angiosperms) // Acta Bot. Neerlandica. 38: 100.
- Smets E. F., Cresens E. M. 1988. Types of floral nectarines and the concept "character" and "character state" – a reconsideration // Acta Bot. Neerlandica. 37:121-128.
- Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution // Wilson K. L. & Morrison D. A. (eds.) Monocots. Systematics and Evolution. Collingwood, Australia: 230-240.
- Vassilyev A. E. 2002. Structural bases of nectary functioning // Procced. II Inter. Conf. Plant Anatomy and Morphology. St.-Petersburg: 353-354.
- Weberling F. 2004. The problem of generalized flowers: morphological aspects // Taxon. 56, 3: 707-716.

Институт ботаники НАН Республики Армения,
0040, Ереван, Аван, ул. Ачаряна 1;
marina-oganezova@rambler.ru