

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

ДОПОЛНЕНИЯ К АНАТОМО- МОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ИССЛЕДОВАНИЮ ВИДОВ РОДА *MERENDERA* (*COLCHICACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

Статья продолжает серию публикаций по систематике рода *Merendera* на основании ранее установленных диагностических признаков анатомической структуры листа, тычиночного нектарника и связника (Оганезова, 1986, 1988, 2002, Оганезова, 2004). Изучены виды: *M. hissarica*, *M. jolanthae*, *M. kurdica*, *M. wendelboi* (= *C. wendelboi*). У вида *M. ghalgana* исследовались ранее неизученные части цветка – нектарник и связник. Неизученным остался единственный вид рода – *M. abyssinica*. Для каждого из этих видов установлен комплекс специфических признаков структуры листа, нектарника и связника, что свидетельствует об их видовой самостоятельности. Спорные виды *M. hissarica* и, особенно, *M. jolanthae* характеризуются выраженным своеобразием признаков. То же относится к *M. ghalgana* – специфика признаков структуры листа у этого вида дополняется очень своеобразными анатомо-морфологическими признаками нектарника и, особенно, связника. Вид *C. wendelboi* без всяких сомнений является одним из видов рода *Merendera*. Предложена новая комбинация *M. wendelboi* (Persson) Oganetzova comb. nov.

В составе рода *Merendera* рассматриваются следующие 19 (20) видов – *M. trigyna* (Steven ex Adams) Stapf., *M. raddeana* Regel, (вид *M. manissadjanii* Aznav. требует дополнительного изучения, возможно, является синонимом вида *M. raddeana*), *M. candidissima* Misch. ex Grossh., *M. eichleri* (Regel) Boiss., *M. ghalgana* Otchauri, *M. greuteri* Gabriellian, *M. attica* (Spruner ex Tommasini) Boiss. et Spruner, *M. pyrenaica* (Pourret) P. Fourn., *M. filifolia* Camb., *M. androcymbioides* Valdés, *M. kurdica* Bornm., *M. wendelboi* (Persson) Oganetzova, *M. robusta* Bunge, *M. hissarica* Regel, *M. jolanthae* Cherniak., *M. sobolifera* Fisch. et C. A. Mey., *M. mirzoevae* Gabriellian и, вероятно, *M. abyssinica* A. Rich.

Օգանեզովա Գ. Գ. Անատոմիա-մորֆոլոգիական ուսումնասիրության լրացում *Merendera* (*Colchicaceae*) ցեղի տեսակների կարգաբանության հետ կապով: Հոդվածը շարունակում է *Merendera* ցեղի կարգաբանությանը նվիրված շարքը ըստ տերմինների, առջի, նեկտարանոցի և կապի անատոմիական կառուցվածքի նախորդ հասարակածային և արևելաօղակների (Օրանեզովա, 1986, 1988, 2002, Оганезова, 2004): Ուսումնասիրվել են *M. hissarica*, *M. jolanthae*, *M. kurdica*, *M. wendelboi* (= *Colchicum wendelboi*) տեսակները: Ուսումնասիրվել է *M. ghalgana* տեսակի անցյալում չուսումնասիրված ծաղկի մասերը՝ նեկտարանոցը և կապը (զոդակ): Հասարակվել է *C. wendelboi* պարզանկությունը *Merendera* ցեղին: Առաջարկվել է նոր համակցություն *Merendera wendelboi* (Persson) Oganetzova comb. nov.

Այսպիսով չուսումնասիրված է մնացել ցեղի միակ *M. abyssinica* տեսակը: Այս տեսակներից յուրաքանչյուրի համար հասարակվել են տերմիններ, նեկտարանոցի և կապի կառուցվածքի ամբողջական յուրահատուկ հարկանիշներ, որը վկայում է նրանց տեսակային ինքնուրույնության մասին:

Վիճելի *M. hissarica* և *M. jolanthae* տեսակները բնութագրվում են հարկանիշների արտահայտված ինքնատիպությամբ: Նույնը վերաբերում է *M. ghalgana* տեսակին, որի տերմին կառուցվածքի հարկանիշների յուրահատկությունը լրացվում է նեկտարանոցի և հարկապատ կապի շարք ինքնատիպ անատոմիա-մեթաբանական հարկանիշներով:

Merendera ցեղի կազմում դիտարկվում են հետևյալ 19(20) տեսակները՝ *M. trigyna* (Steven ex Adams) Stapf., *M. raddeana* Regel, (*M. manissadjanii* Aznav. տեսակը պահանջում է լրացուցիչ ուսումնասիրություն, հնարավոր է, որ այն *M. raddeana* տեսակի հոմանիշն է), *M. candidissima* Misch. ex Grossh., *M. eichleri* (Regel) Boiss., *M. ghalgana* Otchauri, *M. greuteri* Gabriellian, *M. attica* (Spruner ex Tommasini) Boiss. et Spruner, *M. pyrenaica* (Pourret) P. Fourn., *M. filifolia* Camb., *M. androcymbioides* Valdés, *M. kurdica* Bornm., *M. wendelboi* (Persson) Oganetzova, *M. robusta* Bunge, *M. hissarica* Regel, *M. jolanthae* Cherniak., *M. sobolifera* Fisch. et C. A. Mey., *M. mirzoevae* Gabriellian և *M. abyssinica* A. Rich.

Oganetzova G. H. Supplement to anatomical and morphological study of the *Merendera* (*Colchicaceae*) species in connection with their systematics. The article continues the series of publications on the systematics of the genus *Merendera* on the basis of defined earlier anatomical and morphological features of leaf, nectary and connecture (Oganetzova, 1986, 1988, 2002, Oganetzova, 2004). The species *M. hissarica*, *M. jolanthae*, *M. kurdica*, *M. wendelboi* (= *Colchicum wendelboi*) are studied. For *M. ghalgana* the parts of flower – nectary and connecture – have not been studied earlier. *M. abyssinica* remains the only unstudied species. For each species is revealed the complex of specific features of leaf, nectary and connecture anatomical structure – demonstrating their self-dependency as separate species. The disputed species – *M. hissarica* and, especially, *M. jolanthae* have a set of very strongly expressed specific features. The same refers to *M. ghalgana* – peculiar features of leaf structure completed by peculiar

features of nectary and connecture. *Colchicum wendelboi* is placed in *Merendera* genus and a new combination is offered – *Merendera wendelboi* (Persson) Oganetzova comb. nov.

The genus of *Merendera* involves the following 19 (20) species – *M. trigyna* (Steven ex Adams) Stapf., *M. raddeana* Regel, (the species *M. manissadjanii* Aznav. needs additional studying, possibly it is the synonym of *M. raddeana*), *M. candidissima* Misch. ex Grossh., *M. eichleri* (Regel) Boiss., *M. ghalgana* Otchauri, *M. greuteri* Gabriellian, *M. attica* (Spruner ex Tommasini) Boiss. et Spruner, *M. pyrenaica* (Pourret) P. Fourn., *M. filifolia* Camb., *M. androcymbioides* Valdés, *M. kurdica* Bornm., *M. wendelboi* (Persson) Oganetzova, *M. robusta* Bunge, *M. hissarica* Regel, *M. jolanthae* Cherniak., *M. sobolifera* Fisch. et C. A. Mey., *M. mirzoevae* Gabriellian and, probably, *M. abyssinica* A. Rich.

Систематика олиготипного рода *Merendera* Ramond, несмотря на кажущуюся его изученность, остается спорной. Монографическое исследование комплекса *Colchicum* L., *Bulbocodium* L., *Merendera*, предпринятое Б. Стефановым (1926), не внесло ясности в систематику, а лишь изменило таксономический статус родов *Bulbocodium*, *Merendera* – они вошли в состав рода *Colchicum* L. s. l. Во “Флорах...”, существующих по всему ареалу рода, его статус и объем комментируются по разному. В настоящей работе я не касаюсь проблемы статуса рода – сохранения его самостоятельности или включения в объем рода *Colchicum* (Стефанов, 1926), так как не считаю ее актуальной. Три рода *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium* очень хорошо отличаются не только по морфологии цветков, но и ареалу и экологии, что редко характеризует таксоны, которые называют спорными. Безусловно, они близкородственны, но четко разграничены. В такой ситуации принимать их за единый род не имеет смысла, так как это еще больше запутывает их достаточно сложную синонимику. Тем более неприемлемо, на мой взгляд, объединение комплекса *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium* с родом *Androcymbium* Willd. На этом по данным молекулярно-генетического анализа настаивают А. Vinstersten et al. (2003). Если в комплексе *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* действительно есть значительное сходство по морфологии, то в случае с родом *Androcymbium* – этого нет. Последнее, вероятнее всего, подтверждает нелогичность принятия комплексных таксонов для этой группы родов.

В настоящей работе, на основе ранее выявленных видоспецифических признаках структуры листа, тычиночного нектарника и связника, я продолжаю попытки уточнения видового состава рода, который также является дискуссионным. В последних публикациях, посвященной мерендере (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004), я изложила подробности этой дискуссии, но из-за неполноты материала по всему объему рода имела возможность сравнить данные только по 15 из 20 его видов. Неизученными оставались среднеазиатские эндемичные виды *M. hissarica* Regel, *M. jolanthae* Czerniak. (Черняховская, 1935), которые К. Persson (1992), следуя Стефанову (1926), приводит в составе рода *Colchicum* – *C. robustum* (Bunge) Stefanov (= *Merendera robusta* Bunge). Также не изучены были эндемичный вид из Ирана (Загросса), описанный К. Persson как *Colchicum wendelboi*, но по морфологии цветка – главному отличию между спорными родами – не отличающийся от видов *Merendera*, и *M. kurdica* Bornm. (= *C. kurdicum* (Bornm.) Stefanov), распространенный на юго-востоке Анатолии (Brickell, 1984), северо-восточном Ираке (Wendelbo, 1985) и северном Иране (Persson, 1992). В настоящей работе этот пробел заполнен. Среди новых поступлений были цветки вида *M. ghalgana* Otchauri, который также является спорным (Persson (1992) объединяет его с видом *M. trigyna*), и фиксированный материал живых растений *M. attica* Boiss. et Spruner. Это позволило дополнить данные по некоторым признакам этих ранее изученных видов. Неисследованным ос-

тается только вид *M. abyssinica*¹, что, на мой взгляд, дает мне право сделать общие выводы по систематике рода.

Материал и методика

Изучены образцы следующих видов:

M. ghalgana D. Otchauri — Грузия, Казберский район, ущелье Хдискали, на лугу. 14. 03.1966. Соб. Е. Хуцишвили, опр. Д. Очаури, TBI.

M. jolanthae Czerniak. — Центральный Копет-Даг, окр. метеорологической станции Хайрабад. 2027 м н. у. м. 25.03.1931. (№ 2) Пашинский З. А. (переопределено Persson как *Colchicum robustum*, LE; Туркмения, западный Копет-Даг, пестроцветное низкорослое к Ю. от г. Кызы-Арват. 11.05.1979. (№ 704). Аверьянов Л., Андреева М., Бочанцев В., Кожевников Ю., LE.

M. hissarica Regel — Бухара, Гиссар, ущелье Заргоб, 9–10000. 30.06.1896. В. Липский, LE.

Colchicum wendelboi Persson — Bakhtiari country: Cheshme e Kuh Rang, close to snow. 2500 m alt. 31.05.1959 (Flora of Iran № 960). Per Wendelbo, det. K. Persson 3.05.1990, LE.

M. kurdica Bornm. (= *C. kurdicum* (Bornm.) Stefanov) — Turkey, prov. Hakkari: first pass East of Uludere, alt. 2200. 3.07.1985. № 927. O. Sönderhousen, GU. Was in cultivation at GU earlier.

M. attica Boiss. et Spruner — Turkey, prov. Bardur: foothills of Esler Dag above Salda Gölü, in rock detritus on exposed slopes (igneous). 800 m alt. 27.04.1985. № 5999. J. et J. Archibald. Herbarium and cultivated material at GU.

Применялась обычная методика сравнительно-анатомического исследования свежего фиксированного и гербарного материалов для светового микроскопа.

Результаты исследований

Лист. Основными видоспецифическим признаком листа видов мерендер является структура центральной жилки в комплексе со структурой края листа (Оганезова, 1986, 1988, 2002). Ранее изученные 15 видов рода (Оганезова, 2002, Oganезова, 2004) по этому признаку делились на две основные группы. У видов, вошедших в первую группу, центральная жилка выделялась за счет структурных особенностей нижней (адаксиальной) поверхности, тогда как ко второй группе относились виды, у которых структурно выделялась вся область центральной жилки. Из видов, изученных в настоящей работе к первой группе относятся виды *M. hissarica*, *M. kurdica*, *Colchicum wendelboi* (Рис. 1, А–Е). Установленная ранее принадлежность вида *M. attica* (Рис. 2, А, Б) к этой группе, подтвердилась на свежем фиксированном материале.

Виды этой группы, также как это было у ранее изученных видов, делятся на подгруппы, определяемые структурными особенностями адаксиальной поверхности листа в области центральной жилки. У видов *M. hissarica*, *M. kurdica*, *M. attica* (Рис. 1, А, В; Рис. 2, А) эта область выделяется за счет утолщения наружной клеточной стенки эпидермальных клеток, тогда как у *C. wendelboi* (Рис. 1, Д) клеточные стенки эпидермальных клеток одинаково утолщены по всей поверхности листа, но над нижней

эпидермой в области центральной жилки отмечена небольшая группа клеток гиподермы без выраженных утолщений клеточных стенок. Есть отличия и по краю листа — у *M. hissarica* край листа лишен тяжа механической ткани, тогда как у остальных видов он в большей или меньшей степени выражен (Рис. 1, Б, Г, Е). У новых образцов *M. attica* по краю листа развивалось всего несколько клеток механической ткани, тогда как у ранее исследованных образцов эта группа клеток была более многочисленной (Рис. 2, Б). Вариативность количества клеток по краю листа — обычна для видов рода (Оганезова, 2002). Стоит также отметить практически не выраженную палисадность и малочисленность клеток мезофилла (около 4 слоев) у *M. kurdica*, а также развитие у образцов этого вида небольшой группы механических клеток в области флоэмы центрального проводящего пучка.

M. jolanthae (Рис. 2, В–Д) по структуре центральной жилки относится ко второй из выделенных групп, но в этой группе она выделяется в новую, отдельную подгруппу — в области центральной жилки утолщаются не только клеточные стенки эпидермальных клеток, но под верхней эпидермой развивается особенно мощная группа клеток гиподермы и менее мощная — над нижней эпидермой. В дополнение к этой структуре под некоторыми латеральными пучками разрастаются и утолщаются клетки нижней эпидермы. Край листа без особенностей, то есть с развитым тяжом клеток механической ткани. В описанной структуре есть параллели со структурой центральной жилки *M. robusta* (Оганезова, 2002, Oganезова, 2004), но отличия — значительные.

Нектарник. У видов *M. ghalgana*, *M. hissarica*, *C. wendelboi*, *M. kurdica* тычиночный нектарник представлен односторонне (абаксиально) расширенным основанием тычинки, с развитием многослойной железистой ткани с его абаксиальной стороны, многочисленными проводящими пучками, которые расположены ближе к адаксиальной поверхности и которые в основании нектарника обычно многочисленны, но их число сокращается в направлении к тычиночной нити. Если активная железистая ткань, расположенная абаксиально, отличается очень небольшими межклетниками, то паренхимная ткань, окружающая проводящие пучки, отличается рыхлостью, большими межклетниками, напоминает аэренхиму. Эта структура — довольно распространенный тип среди видов мерендер, но и здесь есть специфические межвидовые отличия. У *M. hissarica* активная железистая ткань контактирует с проводящими пучками, которые в средней части нектарника располагаются в одну линию (Рис. 3, Г). В массе ее клеток есть редкие, небольшие схизогенные полости — вместилища нектара. У *M. ghalgana* (Рис. 3, А–В) активная железистая ткань очень многослойная, также контактирует с проводящими пучками, особенно, в основании нектарника, которое плотно сращено с листочком околоцветника. Рыхлая паренхима центральной части в большей степени также развита в основании нектарника — вероятно именно в этой его части накапливается нектар. Мелкие проводящие пучки располагаются полукругом над более крупным центральным пучком. У *C. wendelboi* (Рис. 3, Д, Е) активная железистая ткань покрывает всю поверхность основания нектарника, мелкие проводящие пучки почти полностью окружают более крупный центральный пучок, в этой же части нектарника отмечено развитие редких схизогенных полостей. В более верхних отделах нектарника отмечено как уменьшение числа слоев активной железистой ткани, так и ее концентрация только на абаксиальной его поверхности, объем мелких пучков еще больше уменьшается, большая их часть или сливаются с крупным центральным пучком или иссякают в паренхиме нектарника. Это свидетельство автономности их функции, ограниченной именно обслуживанием нектарника. У *M. kur-*

¹ D. Heller, C. C. Heyn (1991) в списке видов рода приводят также *Merendera nivalis* Stapf. (= *Colchicum zovitsii*, Persson, 1992) и *M. quadrifolia* Stapf. (= *C. kotschy*, Persson, 1992). В действительности это виды рода *Colchicum*. В целом, издание "Conspectus Florae Orientalis" (Zohary et al., 1980, etc.), основанное на обобщении опубликованных материалов за период после изданий "Florae Orientalis" и "Supplementum" E. Boissier (1884, 1888), содержит некоторые неточности. В сравнении с изданиями Буассье неудачно выбраны границы региона, в частности, из региона исключен весь Кавказ.

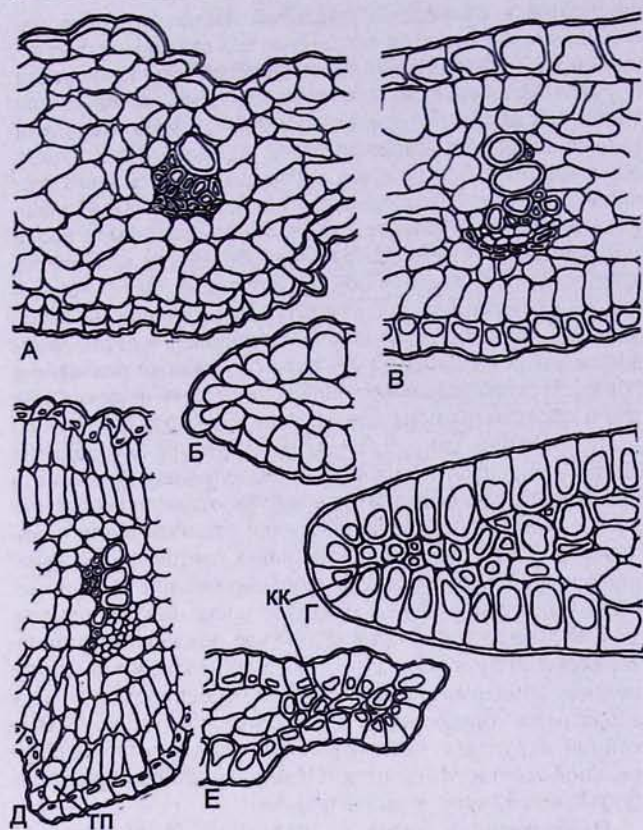


Рис. 1 – Строение листа на поперечном срезе центральной жилки (А, В, Д) и края листа (Б, Г, Е). $\times 130$. А, Б – *Merendera hissarica*; В, Г – *M. kurdica*; Д, Е – *C. wendelboi*. Условные обозначения: кк – колленхима, гп – гиподерма.

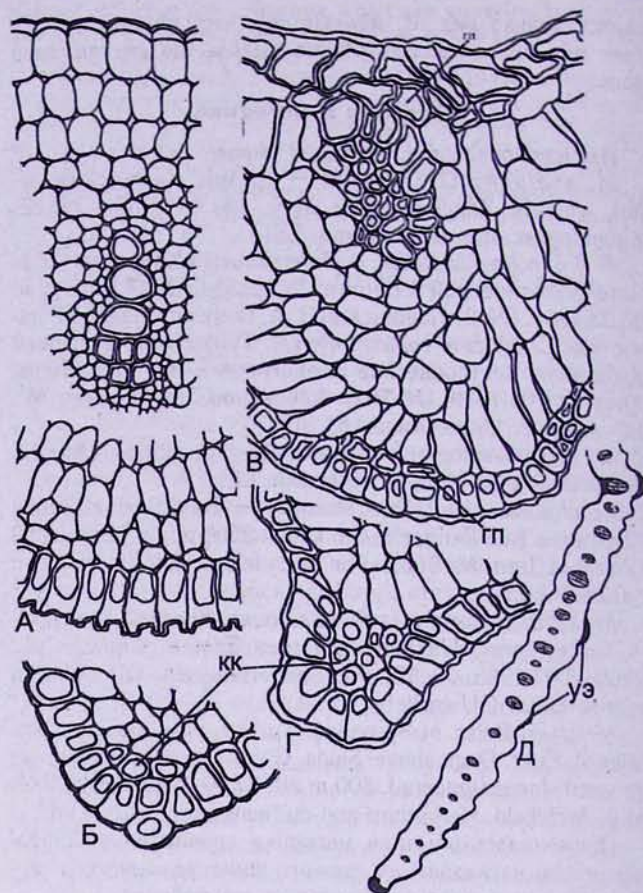


Рис. 2 – Строение листа на поперечном срезе центральной жилки (А, В), края листа (Б, Г) и контура листа (Д). $\times 125$. А, Б – *M. attica*; В–Д – *M. jolanthae*. Дополнение к условным обозначениям: уз – утолщения клеточных стенок эпидермы.

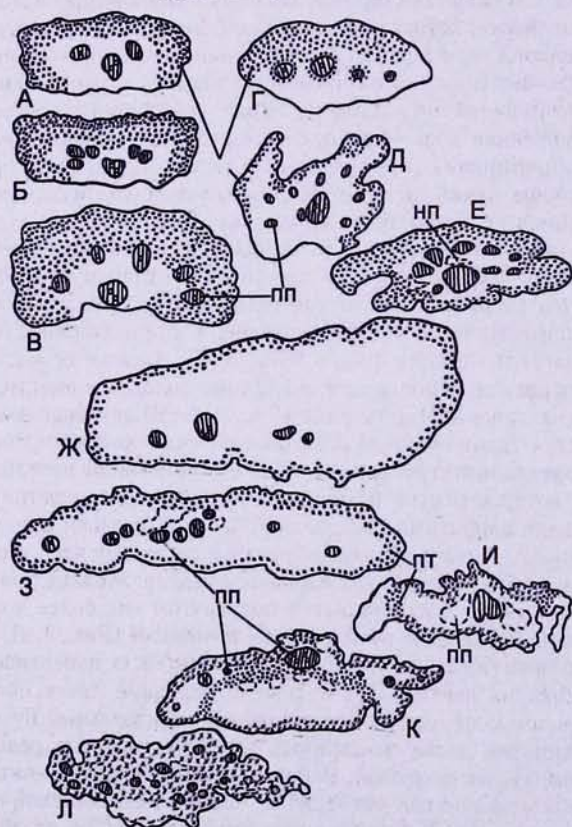


Рис. 3 – Строение тычиночного нектарника на поперечном срезе в основании (В, Е, Ж, Л), средней (Б, Г, Д, Ж, К) и верхней (А, И) части. $\times 20$. А–В – *M. ghalgana*; Г – *M. hissarica*; Д, Е – *C. wendelboi*; Ж, З – *M. kurdica*; И–Л – *M. jolanthae*. Условные обозначения: нп – нектар запасаящие полости, пп – проводящие пучки, пт – плотная железистая ткань.

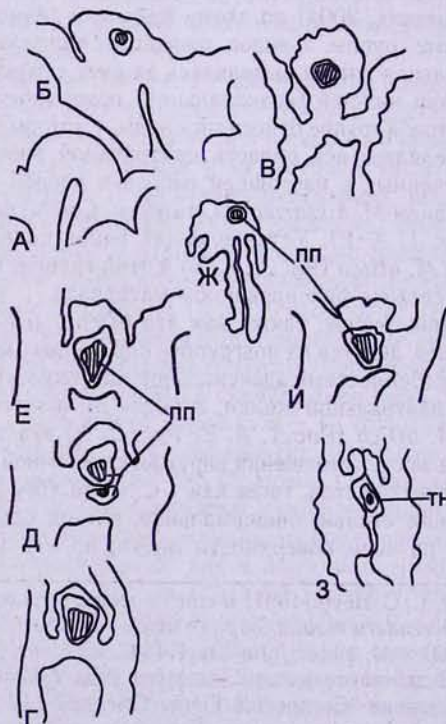


Рис. 4 – Строение связника на участке до места сочленения с тычиночной нитью (А, Г, З), в месте сочленения (Д) и выше места сочленения (Б, Е, Ж, И). $\times 20$. А, Б – *C. wendelboi*; В – *M. jolanthae*; Г–Е – *M. kurdica*; Ж – *M. hissarica*; З, И – *M. ghalgana*. Условные обозначения: пп – проводящие пучки, тн – тычиночная нить.

dica (Рис. 3, Ж, З) нектарник выделяется своими значительно более крупными размерами, он уплощен в адаксиально-абаксиальном направлении и в контуре приближается к эллипсу. Интересно, что при этом активная железистая ткань развивается по всей его поверхности, но очень немногослойная. В основании нектарника проводящих пучков несколько больше, чем в более верхних отделах, но разница незначительная. Кроме рыхлой паренхимы, занимающей большую часть объема нектарника отмечены и небольшие схизогенные полости.

Нектарник *M. jolanthae* структурно очень отличается от остальных (Рис. И–Л). В основании нектарника нет дифференциации на активную, почти лишенную межклетников, поверхностно расположенную железистую ткань и более рыхлую паренхиму, которая заполняет остальную часть нектарника и обычно окружает проводящие пучки. Вместо этого все его основание составлено активными клетками железистой ткани, но ее межклетники немного больше развиты, чем это обычно характеризует такую ткань. В массе ее клеток есть схизогенные полости. Проводящие пучки очень мелкие, располагаются вдоль средней линии без выраженного порядка.

В средней части нектарника уже отмечается различие между железистыми тканями по степени развития межклетников. Более или менее плотная ткань сохраняется по всей поверхности нектарника. Под ней, с абаксиальной стороны, сосредотачиваются проводящие пучки, располагающиеся полукругом. Среди них выделяется более крупный пучок, занимающий центральное положение, и более мелкие, латеральные. Под пучками, также полукругом располагаются 2–3 слоя плотной, почти лишенной межклетников железистой ткани. Аэренхима занимает центральное пространство нектарника, а также – небольшие маргинальные участки, имеющие форму лопастей. В центральной части нектарника развивается множество схизогенных полостей.

В самой верхних участках нектарника отмечено общее уменьшение его поверхности с сохранением боковых лопастей, в которых сохраняется только аэренхима. Плотная железистая ткань отмечена только в месте перехода от лопасти к центральной части нектарника, в которой как с абаксиальной, так и с адаксиальной стороны сохраняет свое поверхностное положение железистая ткань с более или менее развитыми межклетниками, аэренхима сохраняет срединное положение. Сохраняется единственный крупный проводящий пучок.

Этот тип нектарника – не имеет аналогов среди ранее изученных видов, хотя отсутствие четкой дифференциации между наиболее активными и менее активными участками железистой ткани отмечено у *M. robusta*, а внутреннее, а не поверхностное расположение активной железистой ткани характерно также для западносредиземноморского вида *M. androcymbioides* Valdès (Оганезова, 2002, Oganезова, 2004).

Связник. Уже известно, что у видов рода *Merendera* есть несколько способов соединения тычиночной нити и связника (Оганезова, 2002, 2004). Есть примеры, когда связник является прямым продолжением тычиночной нити, тогда тычинка имеет всегда вертикальное положение, она неподвижна. Известны случаи базального или медианного приращения тычиночной нити, в этом случае тычинка обладает большей или меньшей подвижностью, степень которой, возможно, зависит не только от места соединения этих структур цветка, но и от степени развития проводящей системы связника. Для уточнения этого необходимы наблюдения на живых растениях в полевых условиях. У *C. wendelboi*, *M. kurdica*, *M. jolanthae* отмечен второй тип сочленения тычиночной нити и связника, потому у тычинок этих видов, обычно, горизонтальное положение. Место сочленения у первых

двух видов приходится на нижнюю треть связника, а у последнего – на нижнюю четверть. У *C. wendelboi* и *M. jolanthae* (Рис. 4, А–В) проводящий пучок развивается только вверх от места сочленения. На изученном образце *C. wendelboi* отмечены очень небольшие размеры проводящего пучка и, что, особенно, важно чрезвычайная малочисленность в проводящем пучке клеток механической ткани. У *M. kurdica* (Рис. 4, Г–Е) проводящий пучок с хорошо развитой механической тканью развивается по обе стороны от места сочленения.

У *M. hissarica* (Рис. 4, Ж) и *M. ghalgana* (Рис. 4, З, И) связник является продолжением тычиночной нити, но по этому признаку между видами есть важное отличие – у *M. ghalgana* связник развивается не по всей длине пыльников, потому их нижние доли остаются свободными, а пыльники – частично подвижными, тогда как *M. hissarica*, также как у *M. robusta*, связник плотно соединяет оба пыльника по всей их длине, они неподвижные. Проводящий пучок в обоих случаях один, продолжение проводящего пучка тычиночной нити.

Обсуждение результатов

Попытаюсь свести воедино данные настоящего исследования и сравнить с результатами предшествующего анатомо-морфологического изучения видов рода (Оганезова, 2002, Oganезова, 2004).

Изучение структуры листа, тычиночного нектарника и связника у видов *C. wendelboi*, *M. kurdica*, *M. jolanthae*, *M. ghalgana*, *M. hissarica* еще раз доказало, что эти признаки являются видоспецифичными – в комплексе они характеризуют каждый из этих видов. Так например, у видов *M. kurdica*, *M. ghalgana*, *M. hissarica* область центральной жилки выделяется, главным образом, за счет утолщения клеточных стенок и разрастания клеток обеих эпидерм, причем размеры клеток верхней эпидермы у этих видов крупнее таковых у нижней эпидермы, а утолщения клеточных стенок, наоборот, более развиты в клетках нижней эпидермы. На фоне общих признаков у каждого из этих видов четко выражены специфические признаки – у *M. hissarica* механическая ткань по краю листа отсутствует, *M. kurdica* мезофилл очень малослойный, палисадный слой практически не выделяется, в области флоэмы центрального проводящего пучка развивается небольшая группа клеток механической ткани. Ранее изученная структура листа *M. ghalgana* характеризуется многослойным мезофилом, хорошо выраженной палисадной тканью, развитием небольшой группы клеток гиподермы над нижней эпидермой в области центральной жилки и хорошо развитой группой колленхимных клеток по краю листа (Оганезова, 2002, Oganезова, 2004). Эпидермальные клетки в области центральной жилки не разрастаются и не утолщаются. У *C. wendelboi* нет различий в размерах и степени утолщения эпидермальной ткани листа – по всей поверхности она отличается значительным утолщением клеточных стенок и сравнительно небольшими размерами клеток. Особенностью листа является развитие в области центрального проводящего пучка, над нижней эпидермой нескольких, почти тонкостенных клеток гиподермы.

Структура листа *M. jolanthae* не только относится к другому структурному типу, но образует в нем отдельную подгруппу. Уже только эти признаки указывают на невозможность объединения видов *M. jolanthae*, *M. hissarica* с широкоареальным видом *M. robusta* и, на мой взгляд, полностью снимают этот вопрос.

Тот же результат получен по данным структуры нектарников – нектарник *M. jolanthae* опять-таки выделяется в отдельный структурный тип, аналогов которому, по моим данным, нет. Что же касается остальных видов, то у них есть четко отграничивающие их признаки: у *M. kurdica*

нектарник сравнительно с таковым у других видов довольно крупный, его форма и размеры по всей длине практически не меняются, активная железистая ткань малослойная и покрывает всю поверхность нектарника. Структура нектарника *M. ghalgana* довольно близка к таковой у таких кавказских видов *M. trigyna*, *M. mirzoevae*, *M. raddeana* (Оганезова, 2002) и потому никак не может быть использована как аргумент в пользу объединения этого очень специфического большекавказского вида с более широкоареальным видом *M. trigyna* (Persson, 1992). Интересно отметить, что структура нектарника *C. wendelboi*, в меньшей степени, но имеет черты сходства с таковой у других кавказских видов — *M. greuteri* Gabriellian., *M. candidissima* Misch. ex Grossh. (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004).

На примере *M. kurdica*, как мне кажется, выявился любопытный компенсаторный механизм функционирования нектарников. Малослойность его активной железистой ткани компенсируется ее развитием по всей поверхности нектарника — обычным является ее концентрация на абаксальной части нектарника, ориентированной на зев цветка — на место проникновения насекомых-опылителей. Еще одно — вероятно, нектар у некоторых видов скапливается в основании нектарника, у других же, например, *M. greuteri* и некоторых других видов, он более равномерно распределен по длине нектарника благодаря очень развитой системе схизогенных полостей, которая сочетается с особенностями рыхлой аэренхимной ткани, занимающей центральной положение в структуре нектарников (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004).

Очень интересные данные получены по морфологии и анатомической структуре связника. По этому признаку резко выделяются *M. ghalgana* и *M. hissarica*, у них тычиночная нить продолжается в связник. Но у первого вида связник очень короткий, развит не по всей длине пыльников и потому их базальные фрагменты остаются свободными, а тычинка — довольно подвижной. Такой тип не отмечен ни у одного из изученных видов. У *M. hissarica* — обычный базальный тип сочленения тычиночной нити и связника, такой же встречается у *M. robusta*, *M. androcymbioides*. У остальных видов — различные варианты медианного сочленения и в зависимости от места прикрепления — ближе к базальной части (*M. wendelboi*, *M. jolanthae*) или к средней части связника (*M. kurdica*) проводящий пучок связника или развивается ниже места сочленения (*M. kurdica*) или не развивается (первые два вида). Есть еще некоторые небольшие отличия в структуре проводящих пучков.

Интересно то, что кавказские виды (включая *M. ghalgana*) и соседних с Армянским нагорьем областей (*M. kurdica*, *C. wendelboi*, *M. attica*) сравнимы друг с другом. Очевидно, их морфологическая эволюция развивается параллельными путями, что и, вероятно, дает основание для оспаривания видового статуса некоторых из них. Среднеазиатские и средиземноморские (особенно, западносредиземноморские) виды развиваются по другим модулям эволюции, но, хотя ареалы этих видов разорваны дизъюнкцией, в структуре их связников и нектарников отмечается некоторый параллелизм. С другой стороны, именно кавказские виды и виды сопредельных территорий характеризуются диплоидным набором хромосом, тогда как вне этой территории, судя по имеющимся данным, встречаются только полиплоидные виды (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004), чем, возможно и объясняется отмеченное различие в модулях эволюции.

Таким образом, спорность видовой самостоятельности *M. hissarica* и *M. jolanthae* — не обоснована. Эти виды хорошо очерчены не только географически, но и структурно, потому их объединение с *M. robusta* не имеет никаких оснований. Интересно отметить, что более вы-

раженную обособленность *M. jolanthae*. В структурных особенностях *M. hissarica* отмечается некоторое сходство с таковыми у *M. robusta*.

Полностью подтверждается видовая самостоятельность кавказского вида *M. ghalgana*. Видовые признаки структуры листа *M. attica*, установленные в предыдущем исследовании (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004), подтвердились на новом материале.

C. wendelboi безусловно является одним из видов рода *Merendera*, что подтверждается морфологией цветка, а также параллелями в анатомической структуре листа, нектарника и связника с другими, особенно, кавказскими видами рода.

Основываясь на этих данных предлагаю новую комбинацию:

Merendera wendelboi (Persson) Oganezova comb. nov. (= *Colchicum wendelboi* Persson 1992, Fl. Iranica 170: 19).

Результаты предшествующего (Оганезова, 2002, Оганезова, 2004) и настоящего исследования позволяют рассматривать в составе рода *Merendera* следующие 19 (20) видов — *M. trigyna* (Steven ex Adams) Stapf., *M. raddeana* Regel (вид *M. manissadjanii* Aznav. требует дополнительного изучения, возможно, является, синонимом вида *M. raddeana*), *M. candidissima* Misch. ex Grossh., *M. eichleri* (Regel) Boiss., *M. ghalgana* Otchiarri, *M. greuteri* Gabriellian, *M. attica* (Spruner ex Tommasini) Bolss. et Spruner, *M. pyrenaica* (Pourret) P. Fourn., *M. filifolia* Camb., *M. androcymbioides* Valdés, *M. kurdica* Bornm., *M. wendelboi* (Persson) Oganezova, *M. robusta* Bunge, *M. hissarica* Regel, *M. jolanthae* Cherniak., *M. sobolifera* Fisch. et C. A. Mey., *M. mirzoevae* Gabriellian и, вероятно, *M. abyssinica* A. Rich.

Выражаю свою глубокую благодарность и признательность коллегам Г. Ю. Конечной, К. Persson и М. Э. Оганезову за помощь в поисках материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Оганезова Г. Г. 1986. Род *Merendera* (Liliaceae). Некоторые данные анатомии, биологии, экологии // Бот. журн., 71, 7: 860–870.
- Оганезова Г. Г. 1988. О возможностях использования структуры листа при уточнении происхождения родов на примере представителей семейства Liliaceae // Бот. журн., 73, 4: 530–540.
- Оганезова Г. Г. 2002. Анатомия кавказских видов рода *Merendera* (Colchicaceae) в связи с систематикой // Бот. журн., 87, 2: 19–33.
- Стефанов Б. 1926. Монография на роды *Colchicum*. София.
- Черняховская Е. Г. 1935. Роды *Colchicum*, *Merendera* // Флора СССР, 4: 15–30. Москва-Ленинград.
- Brickell C. D. 1984. *Colchicum*, *Merendera* // Flora of Turkey, 8: 329–354. Edinburgh.
- Boissier P. E. 1867–1884. *Flora Orientalis*. 1–5. Basel, Geneva.
- Boissier P. E. 1888. *Supplementum*. Basel, Geneva.
- Heller D., Heyn C. C. 1991. *Conspectus Florae Orientalis*. An Annotated Catalogue of the Flora of the Middle East. Liliiflorae. 6: 7–64. Jerusalem.
- Oganezova G. H. 2004. The genus *Merendera* (Colchicaceae) systematics on the anatomical data // Flora, Veget. Pl. Resources of Armenia. 15: 43–49.
- Persson K. 1992. *Colchicum* // Flora Iranica, 170: 24–37. Graz.
- Vinnersten A., Reivers S. G., Manning G. J. 2003. Intrafamilial relationships within Colchicaceae // Monocots III, Abstracts: 92. Santa-Ana, (Calif, USA).
- Valdés B. 1987. *Merendera* // Flora of Europe, 6: 25. Cambridge.
- Wendelbo P. G. 1985. *Colchicum* // Flora of Iraq, 8: 44–53. Baghdad.
- Zohary M., Heyn C. C., Heller D., 1980. *Conspectus Florae Orientalis*. An Annotated Catalogue of the Flora of the Middle East. 1: 107. Jerusalem.