

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

К ВОПРОСУ О КОМПЛЕКСЕ РОДОВ *ANDROCYMBIUM*, *COLCHICUM*, *BULBODIUM*, *MERENDERA*

Выявленные по данным сравнительного морфолого-анатомического анализа трех структур (листья, листочка околоцветника с тычиночным нектарником и связника) структурные отличия между родами *Androcymbium*, *Bulbodium*, *Merendera*, *Colchicum*, не только дополняют список макроморфологических признаков различия, но отражают несколько иную тактику эволюции средиземноморских родов по сравнению с африканскими по происхождению родом *Androcymbium*. Безусловно, средиземноморские роды *Bulbodium*, *Merendera*, *Colchicum* произошли от *Androcymbium*, что никем не оспаривается. Но, с другой стороны, явные структурные и функциональные отличия особенностей вегетативных (листья) и генеративных (листочка околоцветника, нектарник, связник) органов, являются результатом адаптивной эволюции средиземноморских родов в природных условиях именно этого региона. Приобретенные особенности противоречат их объединению с анцестральным родом *Androcymbium*.

Օգանեզովա Գ. Կ. *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbodium*, *Merendera* ցեղերի միակցության մասին: *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbodium*, *Merendera* ցեղերի միջև գերակի, ծաղկապարպանի թերթիկի, առջալիս ներկարանցի և կապիկի համեմատական մորֆոլոգո-անատոմիական կառուցվածքի ավանդի բացահայտումը ոչ միայն լրացնում է մակրոմորֆոլոգիական հարկանիշների փոքրերոտության ցուցակը, այլև արահայտում է միջերկրածովային ցեղերի էվոլյուցիական էվոլյուցիայի որոշակիորեն այլակերպ զարգացումը համեմատած աֆրիկյան ծագում ունեցող *Androcymbium* ցեղի հետ: Անկասկած, միջերկրածովյան *Colchicum*, *Bulbodium*, *Merendera* ցեղերը առաջացել են *Androcymbium* ցեղից, ինչը ոչ ոքի կողմից չի փնտրվում: Բայց մյուս կողմից վերահարկվ (դրել) և գնահատված (ծաղկապարպանի թերթիկ, առջալիս ներկարանց և կապիկ) օրգանների առանձնահարկությունների հարակ կառուցվածքային և ֆունկցիոնալ փոքրերոտությունները հանդիսանում են միջերկրածովյան ցեղերի այս մարզի բնական պայմաններին հարմարողական էվոլյուցիական էվոլյուցիայի արդյունք: Չնայած էվոլյուցիոն առանձնահարկությունները հակասում են նրանց միացմանը անցարդալ *Androcymbium* ցեղի հետ:

Oganezova G. H. To question about complex of the *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbodium*, *Merendera* genera. The comparative anatomical and morphological analysis of three structure – leaf, petal with staminal nectary and connective reveals not only structural differences between the genera *Androcymbium*, *Bulbodium*, *Merendera*, *Colchicum*, that supplement the list on macro-morphological distinctions of them, but reflects another evolutionary way of the Mediterranean genera in comparison with the African *Androcymbium*. The origin of the Mediterranean genera *Bulbodium*, *Merendera*, *Colchicum* from *Androcymbium* is doubtless. The strong structural and functional distinctions in the peculiarities of vegetative (leaf) and generative (petal with staminal nectary, connective) organs are the results of the Mediterranean genera adaptive evolution in the environmental conditions of this region. The obtained features contradict their association with ancestral genus *Androcymbium*.

Дискуссия о взаимоотношениях близких родов *Colchicum* L., *Bulbodium* L., *Merendera* Ramond, *Androcymbium* Willd. делится на несколько этапов. Признание самостоятельности первых трех родов относится к XVIII в., последний же род описан в XIX в. Ареал олиготипного (2 вида) рода *Bulbodium* ограничен европейским Средиземноморьем и субсредиземноморьем. В составе рода *Colchicum* признаны более 65 видов (Введенский, 1963; Цвелев, 1979; Wendelbo, 1985; Feinbrun-Dothan, 1986). Его ареал охватывает все Древнее Средиземноморье, вид *C. autumnale* L. встречается почти по всей Европе, достигает южной Скандинавии, Ленинградской области России. Род *Merendera* объединяет 19(20) видов, ареал рода дизъюнктивный, ограничен Древним Средиземноморьем – несколько видов распространены в западном, несколько – в восточном Средиземноморье (Болгария, Греция, Турция), 1 спорный вид – в Эфиопии и Йемене (*M. abyssinica* A. Rich.). Большая часть видов произрастает на Армянском нагорье с иррадиациями на севере до южных склонов Большого Кавказа, на юге – до Ирана и Ирака. Несколько видов рода характерны для Центральной Азии. Род *Androcymbium* насчитывает примерно 35 видов (Dyer, 1956; Heywood, 1980; Feinbrun-Dothan, 1986). Большая часть видов рода сосредоточена в Южной Африке, не-

сколько видов распространены в тропической Африке и 4 вида в Средиземноморье. Mateu-Andrés et al. (1996) приводят для Средиземноморья, Северной Африки и Канарских островов 7 видов *Androcymbium*.

Для родов характерна некоторая специфичность в экологии. Виды *Androcymbium* – растения исключительно аридных местообитаний (Heywood, 1980; Feinbrun-Dothan, 1986; Mateu-Andrés et al., 1996; Manning et al., 2002). Род *Colchicum* обладает наибольшей экологической амплитудой. Его виды встречаются в самых разных растительных сообществах – от леса до очень засушливых местообитаний, включая пустыни, от предгорий до высокогорий. Виды *Bulbodium* приурочены к открытым местообитаниям – сухим лугам, степям, зарослям кустарников, лесным полянам, высоко в горы не поднимаются. *Merendera* – это растение открытых местообитаний, которые могут быть переувлажненными и даже болотистыми или они достаточно увлажнены только в весенний период. Перепад высот в пределах ареала рода такой же как у безвременника – от предгорий до высокогорий. Все четыре рода – эфемероиды.

У всех четырех родов подземная часть представлена ежегодно сменяемой клубнелуковицей, которая покрыта кожистыми (консистенция чешуек у разных видов варьирует) чешуйками прошлых лет вегетации. У видов *Androcymbium* и *Bulbodium* эти чешуйки обычно прикрывают клубень, тогда как у большинства видов *Colchicum* и *Merendera* они вытянуты в шейку, которая охватывает листья и цветки. Есть виды *Merendera*, у которых на шейке сохраняются чешуйки нескольких лет вегетации.

Первый чешуевидный лист – катафилл – у *Androcymbium* обычно частично охватывает листья и цветы, тогда как у *Bulbodium*, *Merendera*, *Colchicum* – полностью прикрывает эти части растения. У *Androcymbium* много видов с надземным стеблем и листьями расположенными на разных уровнях (Mateu-Andrés et al., 1996). Кроме нормально развитых листьев у них есть брактей, которые у многих африканских видов окрашены и выполняют аттрактивную функцию при невзрачных мелких цветках (Muller-Dobbles, 1984; Manning et al., 2002). Листочки околоцветника свободные, их отгиб и ноготок сравнительно небольшие, завязь надземная с 3 стилодиями. Цветки одиночные или в зонтиковидных соцветиях.

У трех других родов стебель почти не развит, он подземный и только при плодах немного вытягивается, листья одинаково развиты, брактей нет, аттракция осуществляется только перигональными цветками. У *Merendera* листочки околоцветника свободные, с хорошо развитыми отгибом и очень длинным ноготком, у них 3 стилодия при подземной завязи. У *Bulbodium* листочки околоцветника, при большом сходстве с таковыми у *Merendera*, в основании – на небольшом расстоянии – сростаются, стилодий один. У *Colchicum* ноготки сростаются в длинную трубку, стилодиев 3. У видов этих трех родов цветки или одиночные, или собраны в пучки по 2–3 у *Merendera* и *Bulbodium*, до 5–8 – у *Colchicum*.

Б. Стефанов (1926) в своей монографии по родам *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbodium* предложил вернуться к долиннеевской трактовке и объединить их в единый род *Colchicum*. Он считал, что существующие между родами морфологические отличия недостаточны для признания их самостоятельными – их ареалы перекрываются, во всех трех родах есть параллельные виды. По его словам, сильно полиморфный вид *Merendera caucasica* sensu Boiss. (= *M. wendelboi* (Persson) Oganezova) может быть похожим то на *Colchicum czovitsii* Fisch. & C. A. Mey., то на *C. nivale* Boiss. & Huet. или на *C. tauri* Siehe. Описанный из Курдистана вид *Merendera kurdica* Bornp., по мнению Стефанова, является широколистной формой *C. nivale*. *Bulbodium vernum* L., по Стефанову,

вариант *M. caucasica* или *M. raddeana* Regel. Стефанов разделил *Colchicum* s. l. на 2 подрода – подрод *Archicolchicum*, куда кроме видов *Colchicum* вошли виды *Merendera* и *Bulbocodium* и подрод *Eucolchicum* – только виды *Colchicum*. Особенностью *Archicolchicum* является значительный полиморфизм, тогда как *Eucolchicum* характеризуется более стабильными признаками.

Точка зрения Стефанова была поддержана некоторыми авторами (Wendelbo, 1985; Heller, Heyn, 1991; Persson, 1992, etc.), но многие другие авторы ее не приняли (Черняховская, 1935; Гроссгейм, 1940; Введенский, 1963; Heywood, 1980; Valdés, 1980; Brickell, 1984; Цвелев, 1979; Габриэлян, 2001).

В последние годы на основании кладистического анализа данных молекулярно-генетического метода дискутируется идея объединения уже не трех, а всех четырех родов в единый род (Vinnersten, Reeves, 2003; Vinnersten, Reeves, Manning, 2003). По этим данным виды *Androcymbium* образуют единый клайд с видами *Colchicum* s. l. с уровнем совпадений 95 %, но есть и второй клайд, куда вошли только виды *Androcymbium* (уровень совпадений 100%). Характер деления на два клайда вызывает у авторов сомнения, неясно вызвано ли это морфологическими отличиями или экологической спецификой. Интересно то, что в смешанный клайд вошли виды *A. bellum* Schltr. и *A. dregei* Presl., которые анализируются в настоящей работе. Ими изучены также *M. montana* Lange (= *M. pyrenaica* P. Fourn.), *Bulbocodium vernalis* L. и 7 разных видов *Colchicum*. Некоторое недоумение у авторов вызвал тот факт, что *Merendera schimperiana* Hochst. (= *M. abyssinica* A. Rich.) образует единый клайд с европейским *Androcymbium europaeum* K. Richter. Они отметили, что Стефанов определял этот вид как *A. abyssinicum* Stef., но остальные относят его к роду *Merendera*. Авторы не отметили того, что ни один из изученных ими видов *Colchicum* s. l. (кроме сомнительного *Merendera schimperiana*) не образовал с видами *Androcymbium* единого клайда.

Популярный в настоящее время метод молекулярно-генетического анализа обладает теми же недостатками, что и остальные методы систематики и не может дать окончательного ответа на “трудные” вопросы. С другой стороны, морфологические отличия очень четко отграничивают эти четыре рода друг от друга, при том, что морфология однодольных в сравнении с двудольными гораздо скуднее. Учитывая также то, что спорные таксоны в настоящем изучены много лучше, чем во времена Стефанова (1926), я нашла целесообразным провести сравнительный морфолого-анатомический анализ некоторых видов этих родов и сравнить полученные данные с результатами кладистического анализа.

Материал и методика.

Изучены морфолого-анатомические структуры листа, листочка околоцветника, тычиночного нектарника и связника у следующих видов.

Androcymbium bellum Schltr. *Plantae Schlechterianae Austro-africanae. Iter secundum. Regio Namaquensis. Kennabies Little Buschmanland. Leg. N. Schlechter. 18. V. 1898. (LE).*

Androcymbium dregei Presl. *Herb. Fischer. 27.05. Melanthium denne (LE).*

Androcymbium palestinum Baker. Израиль, Иудейская пустыня, окр. Керар-Адумим, на сухих каменистых склонах. 12.2.97. Э. Габриэлян, О. Fragman (ERE 78433); Израиль, пустыня Негев к югу от Бээр-Шева, на лессовых склонах. 31.1.97. Э. Габриэлян. (ERE 78447).

Bulbocodium versicolor (Ker-Gawl.) Spreng. *Gub. Cherson, Birsula (близ ст. Бирсула). 22.3.1882. Leg. Schmalhansen (LE).*

Colchicum luteum Baker. Юж. Таджикистан, западный склон хр. Тадана-Ушти, в нижней трети. Полынные арчевники. 1947. 26.3. Е.А. Варивцева, Г.Н. Непли. (LE).

Merendera candidissima Miscz. ex Grossh. АрмССР, Мегринский р-он по дороге из Шванидзора в Гюмаранц. 11.3.1986. Г. Оганезова (ERE 130911).

Выбор видов *Androcymbium* был ограничен слабой представленностью материала в доступных гербариях. Все виды *Colchicum*, произрастающие в Армении, мною изучены (Oganeyeva, 2000). 20 видов из других частей ареала исследовано после этой публикации. Материал по ним пока не опубликован, но это позволило выбрать именно *C. luteum*, который имеет некоторое сходство с видами *Androcymbium* и *Bulbocodium*. Что же касается выбора *Merendera candidissima*, то изучение практически всех видов этого рода (Oganeyeva, 1986, 2002, 2004; Oganeyeva, 2004) показало, что это один из видов, обладающих наиболее типичными для рода признаками.

Ареал *Androcymbium dregei* приурочен к западу Южной Африки (Muller-Dobbes, 1984), *A. bellum* распространен, главным образом, в Намакваленде, *A. palestinum* произрастает в Палестине и Египте (Feinbrun-Dothan, 1986; Heller, Heyn, 1991). *Bulbocodium versicolor* характерен для юга России и Украины, на западе достигает восточной Венгрии и центральной Италии (Цвелев, 1979; Valentine, 1980). *Colchicum luteum* – это центрально-азиатский вид – Восточный Афганистан, горная Центральная Азия до Гималаев северо-западной Индии и Пакистана (Persson, 1992). Ареал *Merendera candidissima* ограничен Южным Закавказьем и Талышом (Габриэлян, 2001). Применялись обычные сравнительно-морфологическая и сравнительно-анатомическая методики изучения гербарного материала. Диагностическая значимость признаков структуры листа, нектарника и связника установлена в предшествующих работах (Oganeyeva, 1986; Oganeyeva, 2000).

Результаты исследования.

Лист. Лист у всех изученных таксонов, также как и у ранее изученных видов *Colchicum* и *Merendera* (Oganeyeva, 1986, 2002, 2004; Oganeyeva, 2000), за очень редким исключением амфистоматный и изопалисадный. У *Androcymbium bellum* лист малослойный, составлен 5 слоями клеток. Обе эпидермы из крупных, тангенциально ориентированных, прямоугольных клеток с развитым утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой (Рис. 1, А). Субэпидермально развиваются по 1 слою плотно расположенных изодиаметрических клеток, которые палисадно разрастаются только в контакте с немногочисленными крупными проводящими пучками. Между этими слоями еще 2 слоя крупных клеток хлоренхимы с небольшими межклетниками. Центральная жилка по объему незначительно отличается от других крупных жилок и выделяется только за счет большего разрастания контактирующих со стороны нижней эпидермы клеток палисадной ткани и большего утолщения клеточных стенок нижней эпидермы. Верхняя эпидерма почти не меняется, но субэпидермальная палисадная ткань на этом участке замещается мелкоклеточной хлоренхимой. Лист, как и у большинства видов, с ложбинкой со стороны верхней эпидермы. Край листа формируется только за счет утолщения клеточных стенок эпидермы (Рис. 1, Б). У *A. dregei* лист более многослойный и крупноклеточный, 2-слойная изопалисадная ткань хорошо развита, губчатая ткань из 3–4 слоев, межклетники небольшие. В тканях листа отмечены идиобласты с оранжево-коричневым содержанием*. Структура центральной жилки такая же, как у *A. bellum*, но по краю листа у этого вида развиваются 1–3 колленхимные клетки с незначительным утолщением стенок (Рис. 1, В, Г). Структура листа *A. palestinum* очень

* По данным Mateu-Andrés et al. (1996) у средиземноморских видов рода в идиобластах содержится сульфур-мукополисахаридный секрет. Вероятно, тот же секрет характерен для других видов *Androcymbium*.

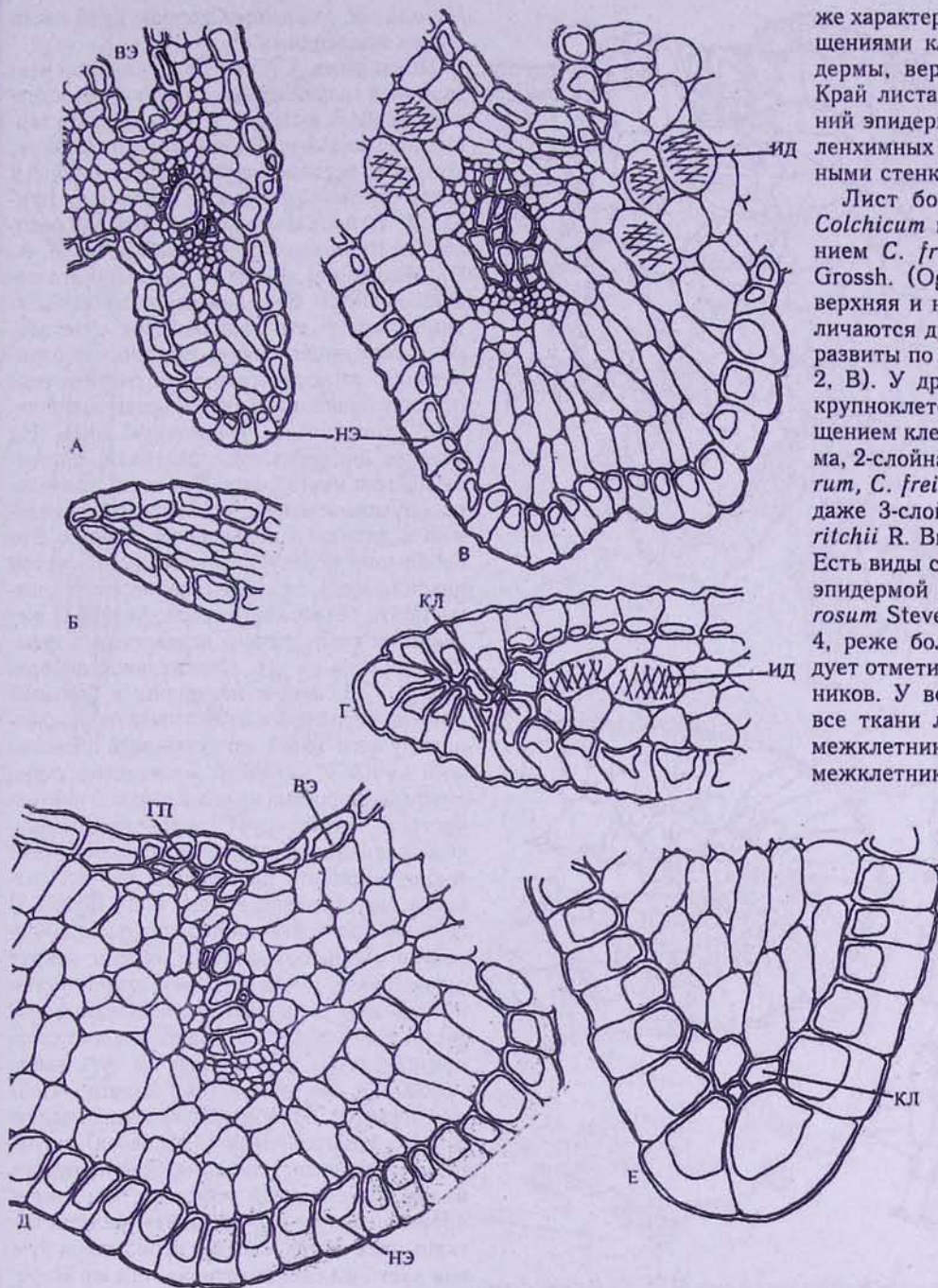


Рис. 1. Структура центральной жилки (А, В, Д) и края листа (Б, Г, Е) *Androcymbium bellum* (А, Б), *A. dregei* (В, Г), *A. palestinum* (Д, Е); $\times 187$; НЭ – нижняя эпидерма, ВЭ – верхняя эпидерма, ИД – идиобласты, ГП – гиподерма, КЛ – колленхима.

сходна с таковой у *A. dregei* (Рис. 1, Д, Е) с небольшими отличиями. Палисадная ткань местами 3-слойная, в области центральной жилки под верхней эпидермой появляются несколько клеток гиподермы.

Лист *Bulbocodium* составлен небольшими клетками. В листе *B. versicolor* отмечена разница в размерах более крупных, прямоугольных, с большими полостями, с более утолщенными стенками клеток нижней эпидермы по сравнению с более мелкими, почти изодиаметрическими клетками верхней эпидермы. Палисадная ткань невысокая, 2-слойная со стороны нижней эпидермы и 1–2-слойная со стороны верхней эпидермы (второй слой развивается только в месте контакта с проводящими пучками). Губчатая ткань 2–3-слойная. Центральная жилка выделяется за счет большего утолщения клеточных стенок нижней эпидермы и нескольких клеток гиподермы (Рис. 2, А). Несколько крупных латеральных жилок так-

же характеризуются более развитыми утолщениями клеточных стенок нижней эпидермы, верхняя эпидерма не меняется. Край листа формируется за счет утолщенных эпидермальных клеток и 3 (4–5) колленхимных клеток с утолщенными клеточными стенками (Рис. 2, Б).

Лист большинства изученных видов *Colchicum* крупноклеточный, за исключением *C. freinii* Bornm., *C. zangezurum* Grossh. (Oganezova, 2000). У *C. luteum* верхняя и нижняя эпидермы почти не отличаются друг от друга, субэпидермально развиты по 2 слоя палисадной ткани (Рис. 2, В). У других видов отмечаются более крупноклеточная, с более развитым утолщением клеточных стенок нижняя эпидерма, 2-слойная (*C. ninae* Sosn., *C. zangezurum*, *C. freinii*, *C. goharae* Gabrielian) или даже 3-слойная изопалисадная ткань (*C. ritchii* R. Br., неопубликованные данные). Есть виды с 1-слойной только под верхней эпидермой палисадной тканью (*C. umbrosum* Steven). Губчатая ткань обычно 3–4, реже более многослойная. Особо следует отметить характер развития межклетников. У всех видов в начале вегетации все ткани листа плотные, с небольшими межклетниками, ближе к концу вегетации межклетники разрастаются, у некоторых видов это особенно выражено. У *C. ninae* вся губчатая ткань в промежутке между проводящими пучками разрушается с образованием лизигенных полостей.

Центральная жилка *C. luteum* выделяется большим утолщением клеточных стенок нижней эпидермы, под ней развивается 1 слой очень небольших, незначительно утолщенных клеток гиподермы, верхняя эпидерма мало меняется, лишь несколько ее клеток приобретают изодиаметрическую форму или немного радиально вытягиваются. Субэпидермально развиваются группа клеток с утолщением клеточных стенок, которые контактируют с проводящим

пучком – центральная жилка этого вида односторонне-секущая (Рис. 2, В). Для вида характерно также радиальное разрастание клеток нижней эпидермы под несколькими крупными латеральными пучками. Но у видов *Colchicum* много вариантов структуры центральной жилки: гиподерма может быть значительно развита под обеими эпидермами и контактировать с проводящим пучком, то есть развиваться в двусторонне-секущую жилку (*C. goharae*) или группы гиподермальных клеток отделяются от проводящего пучка хлоренхимой и не контактируют с ней (*C. szovitsii*). У некоторых видов центральная жилка выделяется только за счет большего утолщения эпидермальных клеток (*C. ninae*) или вообще структурно не выделяется (*C. umbrosum*). У *C. kesselringii* Regel кроме гиподермы центральной жилки развивается 1-слойная гиподерма и в области нескольких крупных латеральных жилок (Oganezova, 2000). Край листа у *C. luteum* также

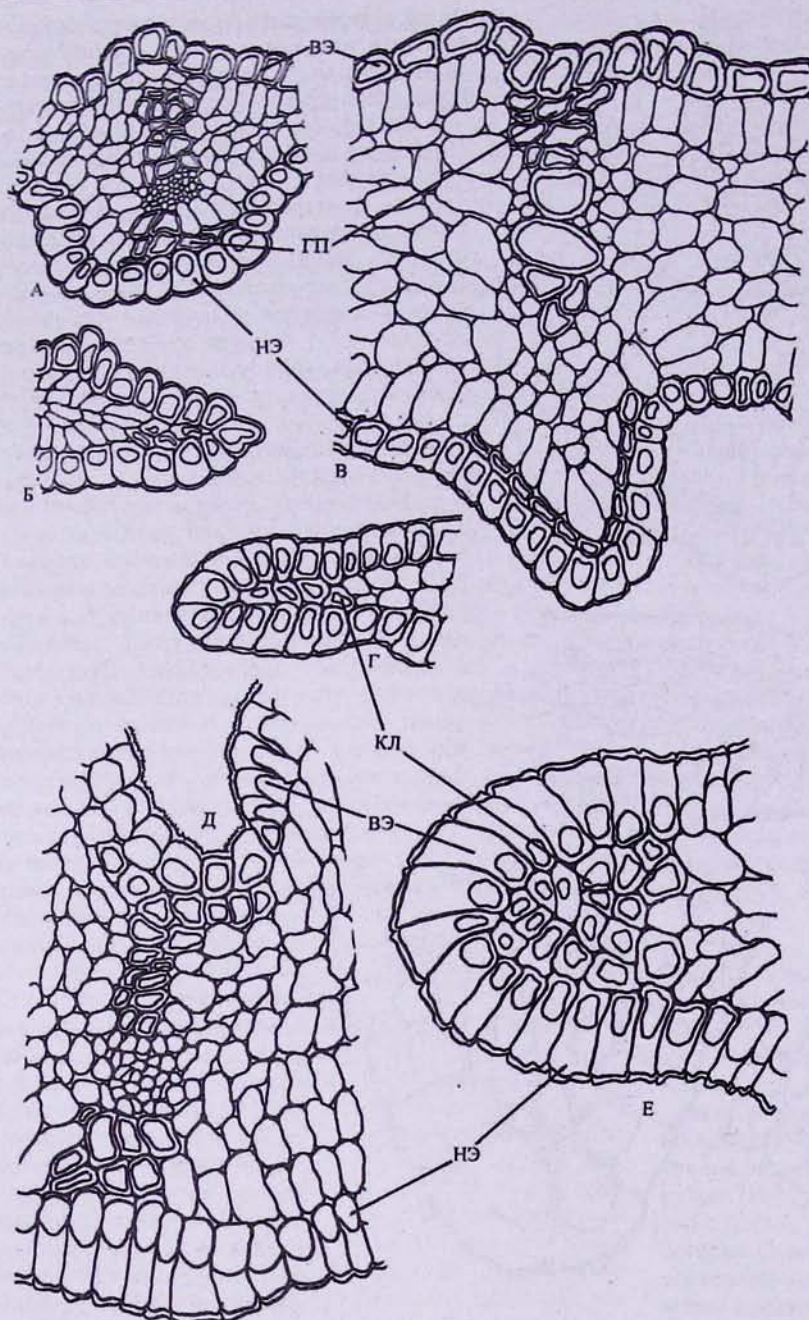


Рис. 2. Структура центральной жилки (А, В, Д) и края листа (Б, Г, Е) *Bulbocodium versicolor* (А, Б), *Colchicum luteum* (В, Г), *Merendera candidissima* (Д, Е); $\times 187$; Обозначения те же, что на рис. 1.

как у видов *Androcymbium*, *Bulbocodium* малослойный, составлен значительно утолщенными клетками эпидермы и 1-слойной колленхимой (Рис. 2, Г). Такой тип очень распространен у видов *Colchicum*, но есть виды, у которых массив колленхимы по краю листа очень значительный (*C. goharae*).

Структура листа у видов *Merendera* во многом повторяет таковую у видов *Colchicum* (Оганезова, 1986, 2002, 2004; Oganezova, 2004). Структура листа *M. candidissima* — это наиболее распространенный тип листа в роде — амфистоматный, изопалисадный лист, со структурно выделяющейся центральной жилкой и мощным массивом колленхимы по краю листа (Рис. 2, Д, Е). Но есть отклоняющиеся структурные типы. У *M. hissarica* Regel, *M. kurdica*, *M. attica* Boiss. & Spruner центральная жилка структурно не выделяется, у *M. filifolia* Camb., *M. wendelboi*, *M. ghalgana* D. Otchiauri в этой области развивается несколько неутолщенных клеток гиподермы, у *M.*

filifolia, *M. jolanthae* Czerniak. край листа лишен колленхимы.

Нектарник. Структура флоральных нектарников сравнимых таксонов представляет особый интерес. У всех них нектарники развиваются в основании тычинок, которые, в свою очередь прикреплены к листочку околоцветника в основании отгиба. У *A. bellum* нектарник как бы распластан на поверхности отгиба (Рис. 3, А, Б). Manning et al. (2002) называют его подушковидным. Его единственный проводящий пучок — это параллельное ответвление проводящего пучка листочка околоцветника, от которого в свою очередь перпендикулярно ответвляется проводящий пучок, входящий в тычиночную нить. На участке листочка околоцветника, примыкающего к нектарнику, в области проводящих пучков отмечена ткань структурно схожая с активной железистой тканью. Это небольшие, невакуолизированные (с густой цитоплазмой), сходные с меристемой клетки, почти без межклетников. Активная железистая ткань самого нектарника дифференцируется на его абаксиальной поверхности. У *A. dregei* нектарник в большей степени отграничен от листочка околоцветника, у него также единственный проводящий пучок и активная железистая ткань дифференцирована на абаксиальной поверхности и контактирует с проводящим пучком. Активная железистая ткань отмечена также в области проводящих пучков листочка околоцветника (Рис. 3, Г, Д, Ж). В верхней части нектарника активная железистая ткань сохраняется только вокруг проводящего пучка, в паренхимной ткани нектарника развиваются лизигенные полости. У *A. palestinum* принципиально сходная структура нектарника, но чуть выше основания нектарник (его высота ~1 мм) разрастается, приобретает трапециевидную форму. Многослойная (4–5 слоев) активная железистая ткань дифференцируется на его абаксиальной поверхности и вокруг проводящего пучка. Активная железистая ткань отмечается и вокруг проводящих пучков листочка околоцветника, там же встречаются идиобласты с коричневатым содержимым. Ближе к тычиночной нити число слоев активной железистой ткани умень-

шается, паренхимная ткань нектарника разрастается, межклетники увеличиваются, появляются небольшие полости. Тычиночная нить у этого вида развивается под углом 45° к поверхности отгиба листочка околоцветника (Рис. 3, Ж–З²).

У *B. versicolor* ткани нектарника также тесно связаны с тканями листочка околоцветника, основание нектарника постепенно отграничивается от него. Активная железистая ткань в основании нектарника (его высота ~2–3 мм) развивается асимметрично — 3–4 слоя на его боковой поверхности и несколько ее островков среди паренхимы в остальной части нектарника (Рис. 4, А, Б). Она развивается и вокруг проводящих пучков листочка околоцветника. Несколько выше основания (Рис. 4, В) нектарник отделяется от последнего, асимметрия сохраняется в расположении проводящего пучка — он сдвинут к одной из боковых поверхностей, активная железистая ткань сконцентрирована на его адаксиальной поверхности. Еще выше форма нектар-

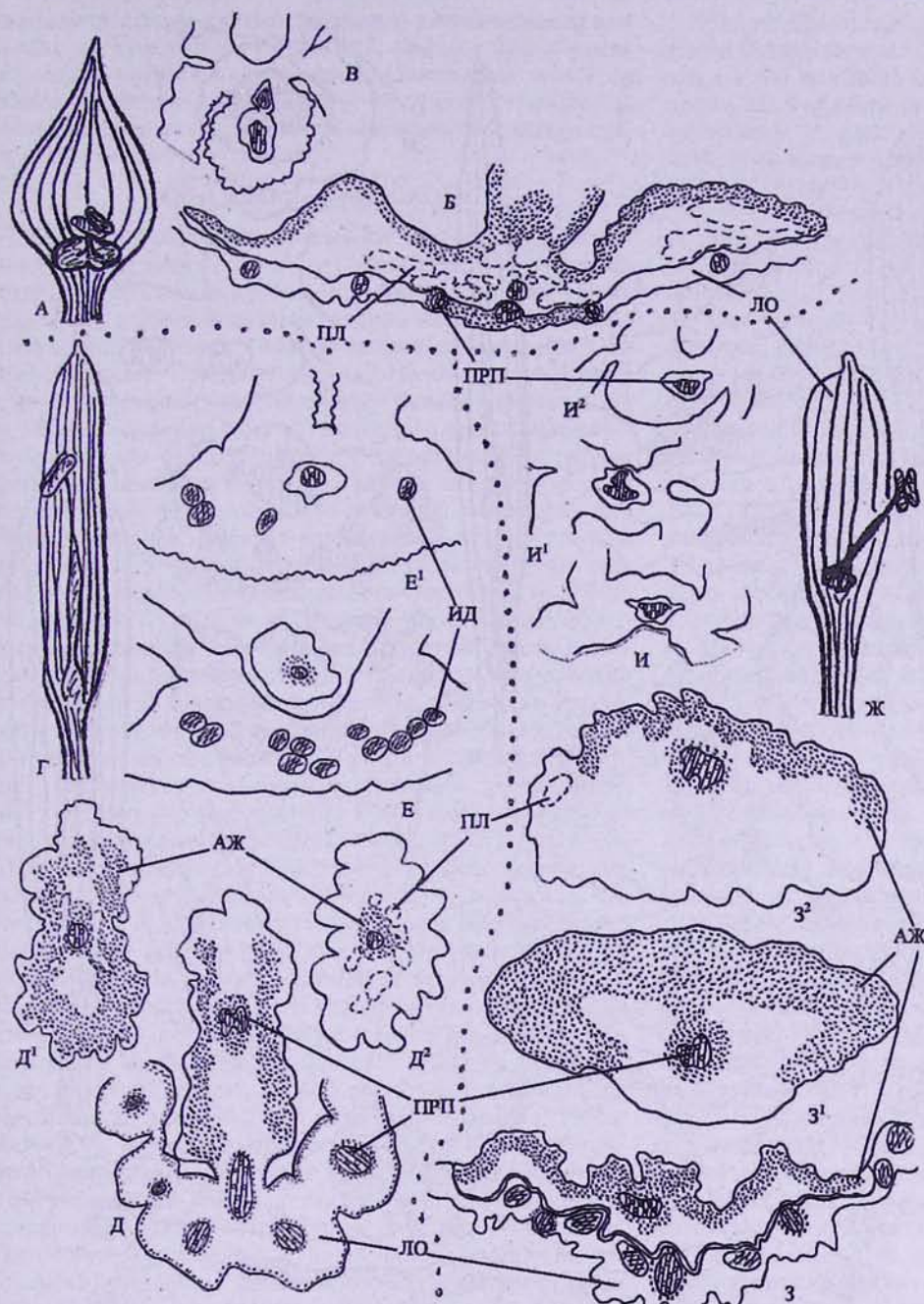


Рис. 3. Листочки околоцветника с тычинкой (А, Г, Ж), тычиночный нектарник (Б, Д-Д², З-З³) и связник (В, Е-Е¹, И-И²) *Androcymbium bellum* (А-В), *A. dregei* (Г-Е¹), *A. palestinum* (Ж-И²); в степень выносе обозначены стадии изменения структуры нектарника в базипетально-акропетальном направлении; Е, И - связник до места сочленения с филламентом, В, И¹ - в месте сочленения, Е¹, И² - выше места сочленения. Б, В, З ×47; Д, И ×33; Е ×133. ЛО - листочек околоцветника, АЖ - активная железистая ткань, ПЛ - полости, ПРП - проводящие пучки.

ника меняется — он радиально вытягивается, проводящий пучок занимает симметричное положение ближе к абаксиальной поверхности, активная железистая ткань располагается субэпидермально на адаксиальной поверхности, вокруг проводящего пучка и островком близ проводящего пучка, число ее слоев уменьшается. Остальные участки нектарника заняты рыхлой паренхимой. В верхней части нектарника активная железистая ткань сохраняется только вокруг проводящего пучка, в паренхиме появляются многочисленные полости. У изученного образца были 2 типа нектарников. Первый тип — морфологически хорошо заметные в виде утолщений основания тычиночной нити, у второго типа утолщение было почти неразвитым. Вероятно, это связано с различиями в развитие тычинок. У нектарников второго типа активная железистая ткань более малослойная — 2 слоя вместо 4–5.

синтетических пучков или слепо заканчиваются в паренхиме. Есть несколько видов с единственным проводящим пучком (*M. filifolia*, *M. pyrenaica*, *M. androcymbioides* Valdés). У большинства видов в том числе и у *M. candidissima* (Рис. 4) активная железистая ткань дифференцируется на адаксиальной поверхности, хотя есть виды, у которых этой тканью покрыта вся поверхность нектарника (*M. greuteri* Gabrielian, *M. attica*, *M. kurdica*) или она расположена не субэпидермально, как у большинства видов, а во внутренних слоях (*M. androcymbioides*, *M. jolanthae*). Полости в паренхиме нектарника в обилии отмечены для видов *M. manissadjanii* Aznav., *M. eichleri* Boiss., *M. greuteri*. Особо выделяется нектарник *M. robusta* Bunge. У этого вида основание нектарника погружено в складки листочка околоцветника и сращено с ним, но там четко выявляется дифференциация активной железистой

Для видов *Colchicum* характерно несколько структурных типов нектарников. Обычно они морфологически четко выделяются в виде утолщения основания тычиночной нити, часто окрашенных в более яркий цвет, чем тычиночная нить, связаны с листочком околоцветника только основанием и легко отделяются. Количество проводящих пучков в основании нектарника варьирует от 1 (*C. umbrosum*) до множества (*C. ninae*, *C. bifolium* Freyn & Sint.). *C. luteum* интересен тем, что среди 21 исследованного вида (Oganezova, 2000, неопubl. данные) он был единственным, у которого маргинальные участки основания нектарника срастались с листочком околоцветника (Рис. 4). Активная железистая ткань у видов *Colchicum* может дифференцироваться по всей его поверхности (*C. luteum*, *C. zangezorum*), или только на адаксиальной поверхности (*C. szovitsii*), иногда в процессе перехода от основания к верхним отделам нектарника происходит постепенная смена ее расположения — от всей поверхности в основании переходит к фиксации на адаксиальной стороне (*C. speciosum* Steven), у некоторых видов в рыхлой паренхиме, заполняющей центральные отделы нектарника образуются полости (*C. luteum*).

По структуре нектарников виды *Merendera* обнаруживают внешний параллелизм с видами *Colchicum*, но изучение выявило некоторые отличия. У всех видов *Merendera* (Оганезова, 1986, 2002, 2004; Oganезova, 2004) также, как у видов *Colchicum*, нектарники выделяются в основании тычиночной нити в виде утолщения с несколько иной окраской. У большинства видов в основании нектарника много проводящих пучков, которые по мере приближения к тычиночной нити сливаются с образованием

ткани на его адаксиальной поверхности. В средней части нектарник сращен с листочком околоцветника только маргинальными участками, его абаксиальная часть свободна, но здесь нет четкой зоны активной железистой ткани, она располагается диффузно — мелкие, с густой цитоплазмой характерные для нее клетки перемежаются с более крупными, вакуолизированными клетками. Проводящих пучков несколько и они входят в тычиночную нить и уже там образуют синтетические пучки.

Связник. Проводящая система связника определяется типом сочленения пыльников с тычиночной нитью. У *A. bellum* теки тычинок очень короткие (~1 мм), связник развит только в их верхней половине, то есть основания тек свободные. В связнике развит 1, очень маленький по объему проводящий пучок. Тычиночная нить прищипывается к базальной части связника (Рис. 3). У *A. dregei* связник прищипывается к тычиночной нити в нижней трети своей длины, вверх от места сочленения развивается 1, малого объема проводящий пучок. Ниже места сочленения пучка нет. В тканях связника есть идиобласты с оранжево-красным содержимым. У *A. palestinum* теки тычинок такие же короткие, как у *A. bellum*, но связник соединяет их почти по всей длине и сочленяется с тычиночной нитью в средней части. У этого вида 1 проводящий пучок связника развивается вверх и вниз от места сочленения, но базипетальный — очень короткий и слепо заканчивается в паренхиме.

У *B. versicolor* теки тычинок равны ~4 мм, связник треугольный (широкий в базальной и узкий в апикальной области), нижняя четверть тек свободная. Сочленение — в средней части, вверх от места сочленения развит 1, довольно большой по объему проводящий пучок, ниже сочленения — 2 сближенных, которые через очень короткое расстояние слепо заканчиваются в паренхиме.

У *C. luteum* связник с базипетальным сочленением и единственным проводящим пучком, который акропетально уменьшается в объеме (Рис. 4). У этого вида очень крупные пыльники — 8–11 мм, на их стенках развиты од-

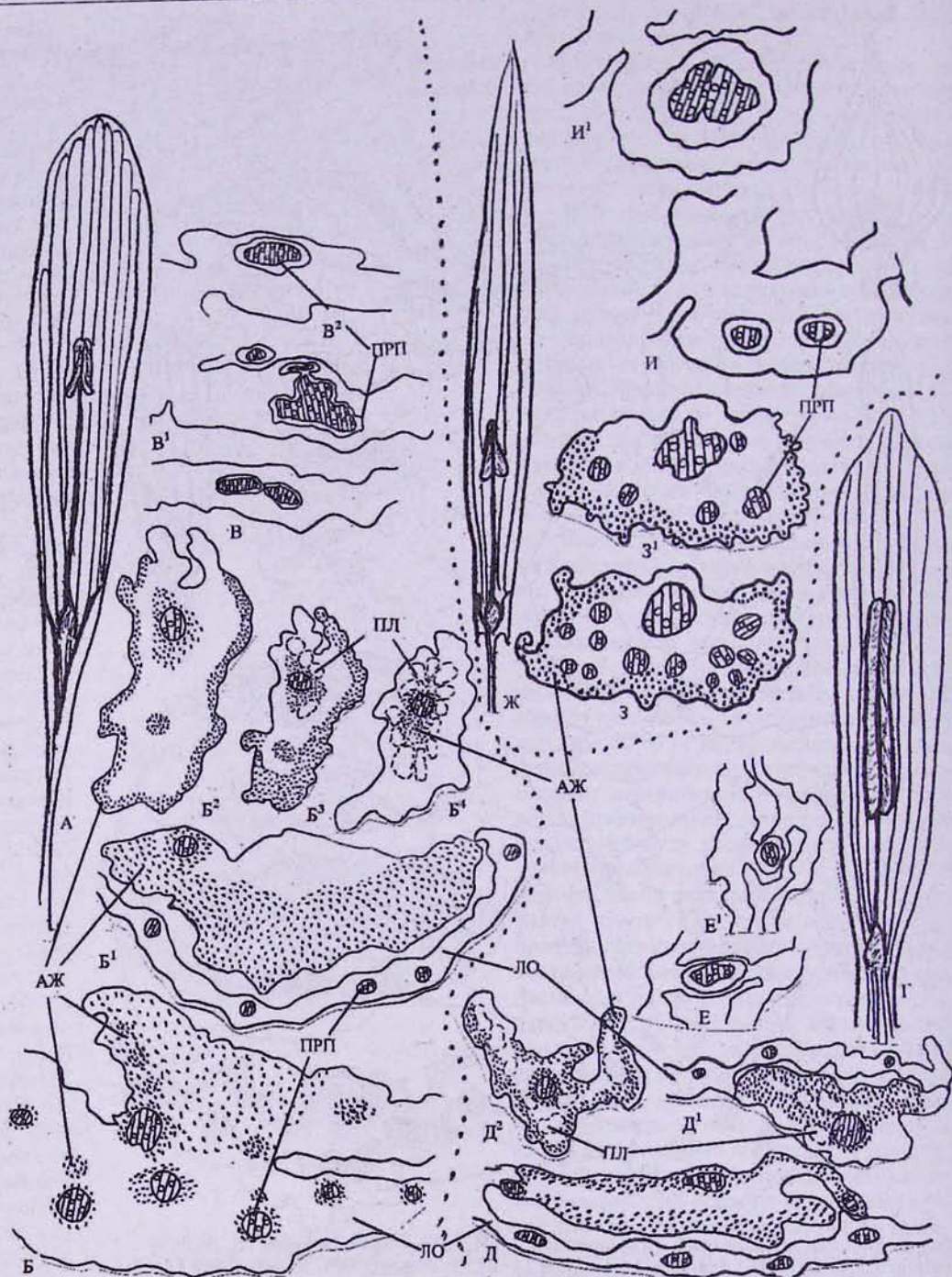


Рис. 4. Листочек околоцветника с тычинкой (А, Г, Ж), тычиночный нектарник (Б–Б⁴, Д–Д², 3–3¹), связник (В–В², Е, Е¹, И, И¹) *Bulbocodium versicolor* (А–В²), *Colchicum luteum* (Г–Е¹), *Merendera candidissima* (Ж–И¹). В, И — связник ниже места сочленения, В¹, Е — в месте сочленения, В², Е¹, И¹ — выше места сочленения. Б–Б⁴, В–В², Е, Е¹ ×47; Д–Д², 3–И¹ ×33. Обозначения те же, что на рис. 3.

норядные многоклеточные волоски, которые особенно обильны в средней части пыльников. Сходный структурный тип наблюдается у многих видов, в их числе *C. bifolium*, *C. ninae*, *C. zangezorum* (Oganezova, 2000). Но есть виды, у которых связник прищипывается по спинке связника (в средней части). Для них установлены следующие варианты развития проводящей системы: вверх от сочленения 1 пучок, а вниз — 2 (*C. umbrosum*, *C. szovitsii*) или 1 акропетальный проводящий пучок (*C. stevenii* — неопубликованные данные).

Один из характерных типов связника р. *Merendera* демонстрирует *M. candidissima*: 1 акропетальный проводящий пучок и 2 — базипетальных (Рис. 4). Но есть виды с базальной фиксацией пыльников и единственным проводящим пучком (*M. ghalgana* и др.), или же с прищип-

нением по спинке связника и только акропетальным проводящим пучком (*M. wendelboi*), или же пучки развиваются и вверх и вниз от места сочленения, при этом может разветвляться акропетальный пучок (*M. raddeana*), или и вверх и вниз развиты по одному проводящему пучку (*M. kurdica*).

Обсуждение результатов

Структуру листа сравниваемых таксонов можно отнести к ксероморфному типу (амфистоматный, изопалисадный, с особой организацией эпидермы), что указывает на их происхождение в аридном климате (Василевская, 1965; Оганезова, 1988). В данном случае — это Южная Африка и Средиземноморье. Но этот структурный тип является приспособлением не только к высоким, но и низким температурам, что позволило средиземноморским таксонам распространиться по вертикали в горных регионах, начинать вегетацию ранней весной в период резкой смены температур, что особенно характерно для горных регионов. Высокая адаптивность этой структуры заключается в следующем. В ранневесенний (или позднелетний) период, когда ткани листа уже полностью сформировались, но пока не разрослись, плотно расположенные ткани мезофилла обеспечивают устойчивость растений к перепадам температуры, в том числе к ее резкому понижению. В более поздний период, когда уже нет угрозы заморозков, листья начинают разрастаться, межклетники становятся большими, аэрация листа усиливается, что является необходимым условием приспособления к повышению температуры. Более того, для видов из сильно увлажненных местообитаний (*C. ninae*, *M. sobolifera*) этот процесс сопровождается разрушением части губчатой ткани с образованием лизигенных полостей, что увеличивает адаптационные возможности растений к специфике этой среды. Особо следует отметить структуру эпидермы сравниваемых таксонов. У всех изученных видов она крупноклеточная, с развитым утолщением клеточных стенок и тонкой кутикулой, не погруженные устьица развиты на обеих поверхностях. Такой тип клеток обладает водоудерживающей способностью и является экраном для ассимилирующей ткани (Василевская, 1965). Интересно, что у видов *Bulbocodium*, *Colchicum*, *Merendera* нижняя эпидерма более крупноклеточная и с большим утолщением стенок, тогда как у *Androcymbium* обе эпидермы со сходной структурой. Это, вероятно, объясняется тем, что изученные виды *Androcymbium* имеют надземный стебель и ориентация листьев относительно света обычная — дорсовентральная, тогда как у не имеющих надземного стебля видов *Bulbocodium*, *Colchicum*, *Merendera* листья весной ориентированы вертикально, их нижняя эпидерма оказывается в большей степени освещенной и контактирующей со средой. Таким образом, по характеру мезофилла можно заключить, что все эти таксоны в достаточной степени приспособлены к среде своего обитания.

Но тип дифференциации механической ткани листа довольно четко их разграничивает. У всех изученных видов *Androcymbium* механическая ткань развита слабо. У *A. bellum* длинный узкий (2 см в основании) лист вообще лишен этой ткани. У *A. dregei* лист со сходной морфологией, но у него отмечены несколько почти не утолщенных клеток гиподермы в области центральной жилки. У *A. palestinum* разросшийся лист также узкий (0,6–1,8 см), кроме клеток гиподермы, по краю листа у него развиваются несколько клеток колленхимы.

Для *B. versicolor* характерна развитая гиподерма центральной жилки, колленхима с утолщенными клеточными стенками по краю листа и усиление утолщения клеточной стенки нижней эпидермы в районе нескольких крупных латеральных жилок.

У видов *Colchicum* выявлены несколько вариантов развития механической ткани листа. По краям листа колленхима в той или иной степени развита у всех изученных видов, но в области центральной жилки 2 вида лишены гиподермы (*C. umbrosum*, *C. ninae*), у остальных видов гиподерма может быть развита над нижней и под верхней или только под одной из них и в разной степени. Есть виды, у которых гиподерма развивается и в области нескольких латеральных жилок (*C. kesselringii*).

У видов *Merendera* сходная ситуация, но с некоторыми отличиями. Края листа у всех видов, за исключением *M. filifolia* и *M. hissarica*, с мощным скоплением колленхимы, гиподерма в районе центральной жилки характеризует большинство видов за исключением *M. kurdica* и *M. hissarica*.

У видов *Colchicum* степень развития или наоборот отсутствия механической ткани четко скоррелированы не столько с размерами и структурными особенностями листьев, сколько с экологией видов. У лесного вида *C. umbrosum* листовая пластинка достигает 17–22 см в длину и 1–3 см в ширину, изопалисадность мезофилла практически не выражена, листья почти лежащие на поверхности почвы. У обитателя избыточно увлажненных мест *C. ninae* листья разрастаются до 35–40 см в длину, 3,5–4 см в ширину, они вверх вытянутые, но с более развитым утолщением эпидермальных клеток, кроме того, зрелый лист заполнен воздушными полостями за счет разрушения губчатой ткани. С другой стороны, у обитателя аридных местообитаний (каменистые песчаные склоны, сухие холмы нижнего горного пояса) *C. freynii* (зрелый лист небольшой — в длину достигает 20 см, ширину 0,2–0,6, редко 1,3 см) механическая ткань и по краю листа и в области центральной жилки значительно развиты.

У видов *Merendera* корреляция степени развития механической ткани с размерами листа четко выражена. У *M. filifolia* лист в длину равен примерно 10 см, в ширину 0,1–0,3 см, у *M. hissarica* листья короче цветков (Черняховская, 1935; Введенский, 1963), в ширину — 0,8–1 см, они серповидно отклоненные или лежащие. У *M. kurdica* зрелый лист 1,5 до 6 см в ширину и 11–21 см в длину — полулежащий или распластанный (Persson, 1992). У этих видов с небольшими или распластанными листьями механическая ткань мало развивается, тогда как у остальных видов, особенно у которых зрелые листья очень разрастаются или приподнимаются над поверхностью почвы (*M. sobolifera*, *M. greuteri* и другие), механическая ткань хорошо развита.

Можно заключить, что у средиземноморских родов *Colchicum* и *Merendera* (о *Bulbocodium* затруднительно делать выводы, так как изучен 1 вид) разная стратегия развития механической ткани — у *Colchicum* она коррелирует с экологией вида, у *Merendera* — с размерами листовой пластинки. Возможно, это объясняется тем, что для *Merendera* — таксона из исключительно открытых местообитаний — ориентация и сохранность сравнительно небольших листьев особенно актуальна. Большая значимость функции механической ткани для средиземноморских родов, вероятно, связана с отсутствием у них надземного стебля.

Особый интерес вызывает структура нектарников. На примере этой структуры в еще большей степени выявляется прогрессирующая эволюция средиземноморских родов, особенно, *Colchicum* и *Merendera* по сравнению с родом *Androcymbium*. У всех трех изученных видов *Androcymbium* характерно развитие в нектарнике 1 проводящего пучка, дифференциация активной железистой ткани на его абаксиальной поверхности и тесная структурная связь нектарника с листочком околоцветника, настолько тесная, что активная железистая ткань обнаруживается и вокруг проводящих пучков листочков околоцветника.

То есть нектарник лишь частично является автономной структурой, он связан с листочком околоцветника и структурно и функционально, его проводящая система — продолжение одного из проводящих пучков листочка околоцветника, активная железистая ткань также является продолжением активной железистой ткани листочка околоцветника, чем и определяется ее местоположение на абаксиальной поверхности. На примере всего 3 видов рода в морфологии нектарников выявляется прогрессивное развитие от "подушковиной формы" у *A. bellum*, которая по сути является незначительным разрастанием тканей листочка околоцветника в определенной области, до более оструктуренных форм у *A. dregei* и *A. palestini*.

У *Bulbocodium* тесная структурно-функциональная связь нектарника и листочка околоцветника еще сохраняется, но то, что активная железистая ткань дифференцируется на его адаксиальной поверхности, является очень важной перестройкой. В этом случае нектар должен скапливаться в узком пространстве между листочком околоцветника и основанием тычинки, что должно несколько затруднять движение опылителя и, вероятно, способствовать более эффективному опылению.

У видов *Merendera* и *Colchicum* связь листочка околоцветника и нектарника минимизирована. В случае единственного проводящего пучка нектарника, который является ответвлением одного из проводящих пучков листочка околоцветника, еще можно отмечать структурную связь последнего с нектарником. Но развитие в основании нектарника множества разных по объему, по уровню контактирования с активной железистой тканью проводящих пучков, которые по направлению к апикальной части нектарника постепенно или сливаются с образованием синтетических пучков, или слепо заканчиваются в паренхиме, свидетельствует о развитии самостоятельной, более эффективной проводящей системы нектарников, поскольку функционирование этого органа во многом определяется именно проводящей системой. Нектар — это флоэмный сок, преобразованный железистой тканью (Васильев, 1969, 2003; Vassilyev, 2002). Развитая проводящая система нектарников видов *Merendera* и *Colchicum* — безусловное свидетельство более высокого уровня функционирования этой структуры. Единственный проводящий пучок у изученных видов этих родов отмечен у осеннецветущих *M. filifolia*, *M. pyrenaica*, *C. umbrosum*, что можно объяснить как тактику, связанную с резким уменьшением цветущих растений в этот период. Как результат — увеличиваются шансы на посещение опылителями цветущих растений вне зависимости от количества производимого нектара. Менее понятны это для весеннецветущих видов высокогорного *C. luteum* и низкогорного *M. androcymbioides*. Во всех случаях функция нектарников очень тесно связана с системой размножения и потому возможны многовариантные корреляции внутри этой системы, которые следует отдельно изучать. Особо следует остановиться на местоположении активной железистой ткани. У видов *Colchicum* эта ткань может дифференцироваться по всей поверхности, особенно в основании и средней части нектарника, но у большей части изученных видов она дифференцируется адаксиально или же наибольшее число ее слоев концентрируются на адаксиальной поверхности. У видов *Merendera* те же особенности. Полости в тканях нектарников остаются функционально не совсем ясной структурой. Считаю, что они могут накапливать нектар, являясь запасниками нектара. Например, для *M. greuteri*, у которого активная железистая ткань развита по всей поверхности нектарника, полости развиваются в очень большом количестве, а вот у *M. kurdica*, у которого поверхность нектарника довольно большая, она малослойная, скудная, полостей

почти нет. С другой стороны, у *M. raddeana*, *M. trigyna* Stapf. при обильной железистой ткани и развитой проводящей системе полостей почти или вообще нет, но у этих видов объем самого нектарника значительный и его центральная часть заполнена тканью с очень большими межклетниками (Оганезова, 2002, 2004; Oganезova, 2004). Вне всякого сомнения, все эти особенности свидетельствуют о прогрессивной эволюции структуры и функции нектарников у средиземноморских родов, особенно, у *Colchicum* и *Merendera*, которая тактически иная, чем у видов *Androcymbium*. Manning et al. (2002) указывают на то, что южноафриканские виды *Androcymbium* не специализированы к опылителям и посещаются самыми разными насекомыми с длинным язычком. Думаю, что варианты структуры нектарников у средиземноморских родов свидетельствуют об эволюции в сторону специализации к опылителям.

Что же касается структуры связника, то и в этом случае выявлена ее многовариантность для средиземноморских родов по сравнению с *Androcymbium*. У 2 южноафриканских видов (с базальным у *A. bellum* и латеральным у *A. dregei* типами сочленения) единственный проводящий пучок развивается акропетально. У *A. palestini* кроме акропетального, на очень короткое расстояние развивается и базипетальный проводящий пучок. У *B. versicolor* сочленение приходится на среднюю часть спинки пыльника и, кроме акропетального, есть 2 сближенных, небольших по объему, базипетальных коротких проводящих пучков. Вероятно, в данном случае проводящий пучок тычиночной нити, не объединяясь с таковым связника, направляется базипетально. У видов *Colchicum*, *Merendera* отмечены все из вышеописанных вариантов сочленения и направления развития проводящих пучков, но кроме того у *M. ghalgana*, например, связник настолько короткий, что тычинка остается подвижной, несмотря на базальный тип сочленения, у *M. raddeana* акропетальный пучок разветвляется на три отдельных пучка, у всех видов *Colchicum*, *Merendera* в месте сочленения образуется синтетический пучок, который в базипетальном направлении может разветвляться и продолжаться на разное расстояние, но может и не разветвляться (Оганезова, 2000, 2004; Оганезова, 2002, 2004).

Тип сочленения имеет важное функциональное значение. D'Arcy (1996), Hufford (1996), рассуждая о значимости типа сочленения тычиночной нити и пыльников, считают, что базальная фиксация приводит к ригидности, такие пыльники не раскачиваются и не могут с легкостью разбрасывать пыльцу. По мнению Hufford (1996) этот тип часто характеризует примитивные цветковые и, возможно, это плезиоморфный тип, то есть из такого могли произойти другие типы фиксации. У всех изученных таксонов интрорзный тип вскрывания пыльников, то есть пыльца высыпается ко внутри цветка. При базальной фиксации это хорошо коррелирует с абаксиальным типом расположения активной железистой ткани. Опылитель проникает в глубь цветка, задевая малоподвижные пыльники, и получает одновременно порцию пыльцы на спинку и нектар, который накапливается там же. Но когда нектар накапливается между листочком околоцветника и нектарником, такая фиксация становится неэффективной, в этом случае только подвижные пыльники могут увеличить эффективность опыления. На мой взгляд, именно эта корреляция выявляется у средиземноморских родов, при этом развитость системы проводящей ткани связника, безусловно, значима для эффективности раскачивания. Именно в этом регионе выявляются разные образцы приспособления и скоррелированности продуцирования нектара и подвижности пыльников, способствующие достижению максимального успеха в перекрестном опылении. Особо следует отметить, что такая тактика эво-

люции особенно активна для видов *Merendera* Армянского нагорья. Наиболее распространенный в этом регионе, диплоидный вид *M. trigyna* обнаруживает тенденцию к формированию однополых цветков (Тонян, 1949; Габриэлян, 2001), тогда как в крайних точках ареала, для полиплоидных видов с западной (*M. filifolia*, *M. androcymbioides*) и восточной (*M. robusta*) окраин ареала рода с базальной фиксацией пыльников и абаксиально-адаксиальным местоположением активной железистой ткани, уровень этой корреляции снижен. Возможно, это свидетельство меньшей актуальности перекрестного опыления и увеличения значимости самоопыления, что является характерной тенденцией для полиплоидных видов по краю ареала рода (Агаджанян, 1992).

Выводы

Таким образом, на примере сравнительного морфологического анализа трех структур — листа, листочка околоцветника с тычиночным нектарником и связника установлено, что средиземноморские роды *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* при большом сходстве с родом *Androcymbium* значительно более специализированы. Развитие механической ткани листа отражает адаптивную эволюцию каждого из средиземноморских родов в отдельности, в соответствии с их экологией, что не характерно для *Androcymbium*. Иная, чем у *Androcymbium*, стратегия характерна и в эволюции комплекса: листочек околоцветника — тычиночный нектарник — связник. Структура нектарника усложняется, он в большей степени автономизируется от листочка околоцветника, продублирование нектарника в большей степени коррелирует с экологией видов и родов, то же относится к структуре связника. Считающийся примитивным его тип с базальной фиксацией у этих родов коррелирует со всей системой размножения, с одной стороны, и экологией вида, с другой стороны.

Выявленные структурно-функциональные различия между родами *Androcymbium*, с одной стороны, *Bulbocodium*, *Merendera*, *Colchicum*, с другой, не только дополняют список отличительных признаков, но и отражают специфические особенности эволюции средиземноморских родов по сравнению с африканским *Androcymbium*. Безусловно, средиземноморские роды *Bulbocodium*, *Merendera*, *Colchicum* произошли от африканского рода *Androcymbium*, что никем не оспаривается. Но их специализация на основе адаптивной эволюции увеличивает степень дивергенции с родом *Androcymbium* на уровень на много превышающей внутривидовой статус, что отрицает возможность объединения обсуждаемых таксонов в единый род. Это нашло отражение в данных молекулярно-генетического анализа и вызвало некоторое недоумение у его авторов (Vinnersten, Reeves, 2003).

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. М. 1992. К вопросу об эволюции самонесовместимости у покрытосемянных: геномные мутации // Бот. журн., 77, 7: 1–11.
Василевская В. К. 1965. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Проблемы современной ботаники, 2: 5–17. Москва–Ленинград.
Васильев А. У. 1969. Субмикроскопическая морфология клеток нектарников // Бот. журн., 54, 7: 1015–1031.
Васильев А. Е. 2003. Структура проводящей системы нектарников некоторых двудольных // Бот. исслед. в Азиатской России. 2: 23–24. Барнаул.
Введенский А. И. 1963. Роды *Merendera*, *Colchicum* // Флора Таджикской ССР, 2: 181–186. Москва–Ленинград.
Габриэлян Э. Ц. 2001. Роды *Merendera*, *Colchicum* // Флора Армении, 10: 31–51. Ruggell.

Гроссгейм А. А. 1940. Роды *Merendera*, *Colchicum* // Флора Кавказа, 2: 92–95. Баку.
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.
Оганезова Г. Г. 2004. Дополнения к анатомо-морфологическому исследованию видов рода *Merendera* (*Colchicaceae*) в связи с их систематикой // Фл., растит., раст. ресурсы Армении, 15: 50–54.
Стефановъ Б. 1926. Монография на роды *Colchicum*. София.
Тонян Ц. Р. 1949. О различных формах цветка у *Merendera trigyna* // Докл. АН АрмССР, 10, 4: 183–188.
Цвелев Н. Н. 1979. Роды *Bulbocodium*, *Colchicum* // Флора Европейской части СССР, 4: 218–220. Ленинград.
Черняховская Е. Г. 1935. Роды *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* // Флора СССР, 4: 16–30. Ленинград.
Brickell C. D. 1980. *Colchicum* L. // Flora Europaea, 5: 21–25. Cambridge.
Brickell C. D. Genus *Colchicum*, *Merendera* // Flora of Turkey, 8: 329–360. Edinburgh.
D'Arcy W. G. 1996. Anthers and stamens and what they do // D'Arcy & Keating (eds.) The anther: form, function and phylogeny: 1–24. Cambridge.
Dyer R. A. 1956. *Androcymbium roseum* // The flowering plants of Africa, 33, 3: 1225.
Feinbrun-Dothan N. 1986. *Colchicum*, *Androcymbium* // Flora Palaestina, 4: 26–32. Jerusalem.
Heller D., Heyn C. C. 1991. Conspectus Florae Orientalis. An annotated catalogue of the flora of the Middle East. Jerusalem.
Heywood V. H. 1980. *Androcymbium* Willd. // Flora Europaea, 5: 21. Cambridge.
Hufford L. 1996. The origin and early evolution of angiosperm stamen // D'Arcy & Keating (eds.) The anther: form, function and phylogeny: 58–91. Cambridge.
Manning J., Goldblatt P., Snijman D. 2002. The color encyclopedia of Cape bulbs. Portland – Cambridge.
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.
Muller-Dobles H. & D. 1984. Zur kenntnis der gattung *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in südlichen Africa: zwei synonyma und fünf neue arten // Willdenowia, 14, 1: 179–197.
Oganезова G. 2000. Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // Botanica Chronica, 3: 217–227.
Oganезова G. H. 2004. The genus *Merendera* (*Colchicaceae*). Systematics on the anatomical data // Fl., veget., plant resour. of Armenia, 15: 43–49.
Persson K. 1992. *Colchicum* L. // Flora Iranica, 170: 24–37. Graz.
Valdés B. 1980. *Merendera* Ramond // Flora Europaea, 5: 25. Cambridge.
Valentine D. H. 1980. *Bulbocodium* L. // Flora Europaea, 5: 25. Cambridge.
Vassilyev A. E. 2002. Structural bases of nectary functioning // Proceedings II Intern. Conf. on plant anatomy and morphology: 353–354. St.-Petersburg.
Vinnersten A., Reeves G. 2003. Phylogenetic relationships within *Colchicaceae* // Amer. Journ. Bot., 90, 10: 1455–1462.
Vinnersten A., Reeves G., Manning J. 2003. Intrafamilial relationships within *Colchicaceae* // Monocots III. Abstracts: 92. Santa-Ana.
Wendelbo P. 1985. *Colchicum* L. // Flora of Iraq, 8: 44–53. Baghdad.