

Э. А. НАЗАРОВА

**КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ  
ИССЛЕДОВАНИЕ АРМЯНСКИХ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА  
VICIA II. СЕКЦИИ FABA,  
NARBONENSIS, PEREGRINAE  
(FABACEAE)**

В работе обсуждается таксономический статус *Vicia faba* L. Приводятся доводы в пользу включения этого вида в монотипную секцию *Faba* в пределах рода *Vicia*, как проявляющую несомненное родство с видами секции *Peregrinae*. Дается кариологическое описание видов *V. narbonensis*, *V. peregrina*, *V. michauxii*, а также выявлено отличие кариотипа *V. faba* от данных, приводимых в литературе. Намечены пути становления данного таксона.

Նազարովա Է. Ա. *Vicia* ցեղի. II. *Faba*, *Narbonensis*, *Peregrinae* սեկցիաների (*Fabaceae*) հայկական ներկայացուցիչների կարիոկարգաբանական ուսումնասիրություն: Զննարկվում է *Vicia faba* L. տեսակի վարսնոմիական կարգավիճակը: Ներկայացվում են հիմնավորումներ հոգուր այն կարծիքի, որ այդ տեսակը մոնոտիպ սեկցիա է *Vicia* ցեղի սահմաններում եւ, անկասկած, ազգակից է *Peregrinae* սեկցիայի տեսակներին: Տրվում է *V. narbonensis*, *V. peregrina* եւ *V. michauxii* տեսակների կարիոլոգիական նկարագրությունը, ինչպես նաեւ *V. faba* տեսակի կարիոտիպի մեր նկարագրության փարբերությունը գրականության մեջ ներկայացվածներին: Նշվում է ավելի վաղ տրվածի ձեւավորման առավել հավանական ուղին:

Nazarova E. A. Karyosystematical investigation of the Armenian representatives of genus *Vicia* II. sections *Faba*, *Narbonensis*, *Peregrinae* (*Fabaceae*). The subject of the discussion is the taxonomical status of *Vicia faba* L. Arguments to support the statement that this species is a monotype section within the genus *Vicia* and is undoubtedly related to the species of *Peregrinae* section are given. Karyological description of species *V. narbonensis*, *V. peregrina* and *V. michauxii*, as well as the difference in our description of karyotype of *V. faba* from those previously stated in literature, is presented. Most probable way of the formation of this taxon is specified.

Род *Vicia* L., объединяющий около 150 видов, является объектом интенсивных и разносторонних исследований. Объясняется это тем, что в состав рода входят такие виды, как широко и издревле культивируемый вид *Vicia faba* L. и другие виды, являющиеся хозяйственно ценными, прекрасными кормовыми культурами, как, *V. sativa* L., *V. ervilia* (L.) Willd., *V. pannonica* Crantz., *V. villosa* Roth., *V. narbonensis* L. и др. Представители этого рода произрастают в умеренной и субтропической зонах обоих полушарий. Однако центром видового и внутривидового разнообразия и происхождения считается Древнее Средиземноморье.

Первая обработка произрастающих в Армении вик, осуществленная С. Г. Тамашьян (1962), включала 36 видов, объединяемых в 4 секции. За прошедшие более четырех десятилетий был собран значительный гербарный материал, что позволило И. Г. Аревшатян (2004) пересмотреть состав рода *Vicia* Южного Закавказья и, основываясь исключительно на морфологических признаках, внести значительные коррективы в трактовку многих таксонов. Ею признаны 29 видов, объединяемых в 17 секций, выявлен новый для флоры Армении вид, восстановлены 2 монотипных рода, многие виды переведены в синонимы.

*Vicia* – это род, который на протяжении последних десятилетий хорошо изучен цитологами, генетиками, биохимиками и специалистами других смежных наук.

Нами кариологически изучены вики, произрастающие на территории Армении (Назарова, 2004; Назарова & Агасарян, 2002; Nazarova, 1997). В данной работе приводятся результаты изучения лишь таких линнеевских видов, как *V. faba* L. и *V. narbonensis* L., рассматриваемые некоторыми исследователями как монотипные роды *Faba* Mill. и *Bona* Medik., а также находящиеся в связке с ними виды секций *Peregrinae* и *Narbonensis*. Виды секции *Hypochusa* нами изучены ранее (Назарова, Агасарян, 2002).

Материал для кариологических исследований был собран во время экспедиционных поездок по Армении. Семена вик прорастивались в чашках Петри. Корешки проростков подвергались предобработке 0.2% раствором колхицина в течение 1.5 часов, затем фиксировались в ацет-алкоголе в течение 24 часов и промывались в 75 % спирте. После горячего гидролиза (60°) в 1N HCl в течение 10 мин. материал окрашивался реактивом Шиффа в течение 1.5 часов. После предварительного просмотра мазков (в 45° уксусной к-те) материал проводился через бутиловый спирт, ксилол и заключался в бальзам.

Семенной материал хранится в лаборатории кариосистематики Института ботаники НАН РА.

Цитологически изученные образцы:

*Vicia narbonensis* L.

Ц-3063, Сюник, Сисианский р-он, с.с. Ацаван×Аравус, h-1680м, 09.07.1999.

Ц-3538, Вайоц-дзор, Ехегнадзорский р-он, с.с. Агавнадзор×Элпин, h-1590 м, 19.07.2003.

*Vicia michauxii* Spreng.

Ц-3430, Котайкский р-он, Эребунийский заповедник, 02.07.2002.

Ц-3525, Вайоц-дзор, Ехегнадзорский р-он, с.с. Агавнадзор×Элпин, h-1590м, 19.07.2003.

Ц-3533, Наирыйский р-он, с.с. Арагюх×Зораван, 29.07.2003.

*Vicia peregrina* L.

Ц-2845, Аштаракский р-он, с.с. Дзорап×Оргов, 10.07.1998.

Ц-3153, Сюник, Капанский р-он, с.с. Арцваник×Чатин, h-1240, 15.07.1999.

Ц-3155, Вайоц-дзор, развилка на Джермук, h-1360, 07.07.1999.

*Vicia faba* L.

Ц-2270, Аштаракский р-он, с.с. Дзорап×Оргов, опыт. участок, 10.07.1995.

Ц-3547, Лори, г. Ванадзор, market, 23.07.2003.

*V. faba* – бобы, местное название – бакла. В Армении эта культура довольно редкая. Согласно В. С. Муратовой (по Столетовой, 1930), в Армении бобы возделывались в северных (Лори) и в южных районах, граничащих с Ираном и Турцией. При этом возделываемые формы проявляли зависимость от географического района и от состава населения. В Лори бобы возделывались выходцами из России. Это, по Муратовой, белые русские бобы, формы характерные для средних и западных областей России. А в южных районах Армении возделывались бобы близкие к средиземноморским формам. В настоящее время эта культура иногда возделывается на приусадебных участках лишь в сев. Армении (Лори, Степанаванский и Ванадзорский р-ны).

### Результаты исследования и обсуждение

*Vicia faba* – единственный вид в роде, сохранившийся лишь в культуре. Зарождение его связано с юго-западной Азией. Так, А. Butler (1998) указывает на нахождение семян *V. faba*, начиная с раннего неолита (Iraq el-Dubb, 9100–7300 bc; Jericho PPNB, 7300–6500 bc; Yuftan-el, 6900–6600 bc; Ain-Ghazal, 7200–6500 bc; Tell Abu Hureyга, 6200–5900 bc). Pasternak R. (1998) приводит хорошо документированные находки *V. faba* из юго-западной Турции (окрестности Urfa, Nevali Gori), относящиеся к 8400 до н. э. Все ранние находки представлены культурными мелкосемянными формами (var. *minor*). Согласно Damania A. (1998), наиболее древняя археологическая находка крупносемянных бобов относится к 1 тыс. до н. э. (Ирак). На территории Армении мелкосемянные конские

бобы (*V. faba subsp. minor*) были обнаружены при археологических раскопках урартской цитадели Кармир-Блур и датированны VII–VI вв. до н. э. (Туманян, 1944).

Дикий предок культивара не обнаружен. А. Станкевич (1978, 1999) считает конские бобы древним реликтом и тупиком эволюции, сохранившимся до наших дней благодаря длительному культивированию человеком. Согласно D. Zohary & M. Hopf (1994), дикий 12-хромосомный предок

бобов не найден, однако возможно он существует и пока не обнаружен. В работах J.I. Cubero (1974) и J.I. Cubero & M.J. Suso (1981) высказана мысль, что из 4 ныне существующих форм (*var. major*, *var. minor*, *var. equina*, *var. paucijuga*) наиболее примитивными морфологическими характеристиками обладает *var. paucijuga*.

Исходя из морфологического сходства (стебли крепкие, прямые, простые; листья крупные, малопарные, без усиков или только верхние снабжены усиками, в отличие от остальных видов, у которых стебли тонкие, вьющиеся, листья с ветвистым усиком, редко с острием) в многочисленных работах *V. faba* сближается с *V. narbonensis*. Рассматривая многовариантность таксономического положения конских бобов, J.I. Cubero & al. (1981) дали три возможных варианта: 1. *Faba* – как самостоятельный род, но родственный *Vicia*. Такая интерпретация дана в работах П. Жуковского (1971), А. Črtková-Žertová (1979), А. Станкевич, С. Репьева (1999), И. Аревшатян (2004). 2. *V. faba* – представляет монотипную секцию *Faba* в роде *Vicia*. Такого положения придерживается N. Maxted (1993, 1995). 3. *V. faba* – является одним из видов секции *Faba* рода

*Vicia* вместе с комплексом *Narbonensis*. Подобной интерпретации придерживаются в своих работах P.W. Ball (1968), U. Plitmann (1970), А. Раджи (1971, 1972), С.С. Townsend (1974), F. K. Kupicha (1976), Н. Цвелев (1980), P. Hanelt & D. Mettin (1989).

Сближение *V. faba* с *V. narbonensis*, на основе сходства некоторых морфологических признаков, привели к ошибочным выводам. Ряд работ последних десятилетий указывает на значительные отличия между *V. faba* и *V. narbonensis*. Выявлены отличия по белкам семян (G. Ladizinsky, 1975; P. Perrino & D. Pignone, 1981; I. Przybylska & Z. Zimniak-Przybylska, 1995), в структуре изоэнзимов (K. Yamamoto, 1986; I. Przybylska & al., 1998) и глюкозидов (P. Perrino & al., 1989), по рибосомальной ДНК (S. Riana & Y. Ogihara, 1995) и ДНК хлоропластов (S. Raina & Y. Ogihara, 1994).

Между видами *V. faba* и *V. narbonensis* существует стойкий репродуктивный барьер. Многочисленные попытки скрещивания между этими видами оканчивались неудачей (H. I. Schäfer, 1973; G. Ramsay & B. Pickersgill, 1986; K. Yamamoto, 1986). Исследования ядерной RFLP и митохондриальной ДНК, проведенные van de Ven & al. (1996), выявили не только отличия *V. faba* от секции *Narbonensis*, но и значительную близость конских бобов к секции *Peregrinae*. Согласно этим исследованиям, молекулярные данные говорят в пользу того, что *V. faba* представляет монотипную секцию *Faba* в роде *Vicia*. Это согласуется с классификацией N. Maxted (1993, 1995).

К таким же выводам пришел и V. Jaaska (1997), исследуя аллозимы. Им установлено, что *V. faba* проявляет родство с секцией *Peregrinae*, в то время как секция *Narbonensis* составляет монофилетическую группу с секцией *Hypochusa*. Как отмечает V. Jaaska, этот результат означает, что в противоположность взгляду, ранее высказанному D. Zohary & M. Hopf (1973), *V. faba*

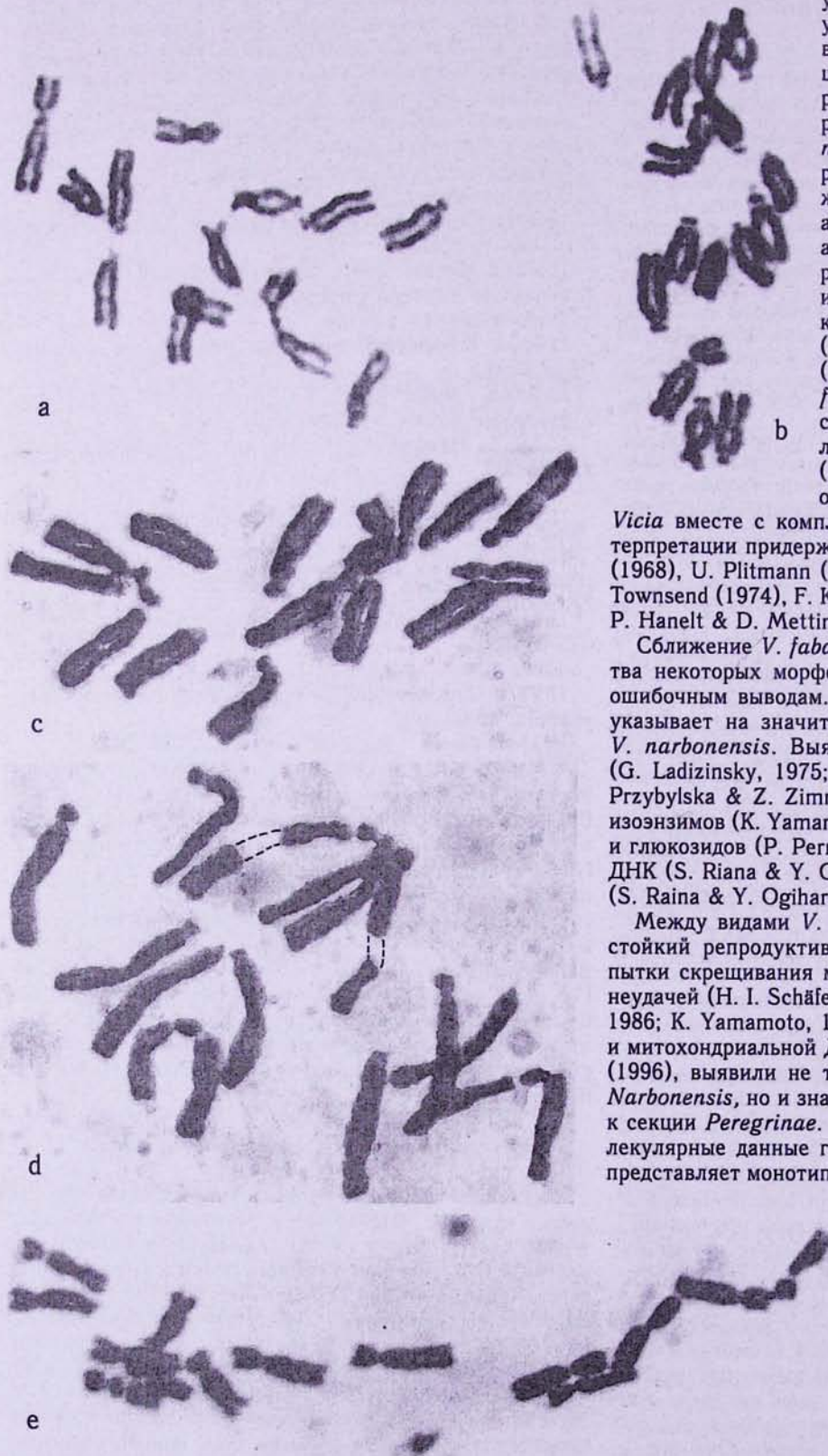


Рис. 1. Метафазные пластинки:  
a, b – *Vicia peregrina* L. ( $2n=14$ ); c, d – *V. michauxii* Spreng. ( $2n=14$ ); e – *V. narbonensis* L. ( $2n=14$ ).

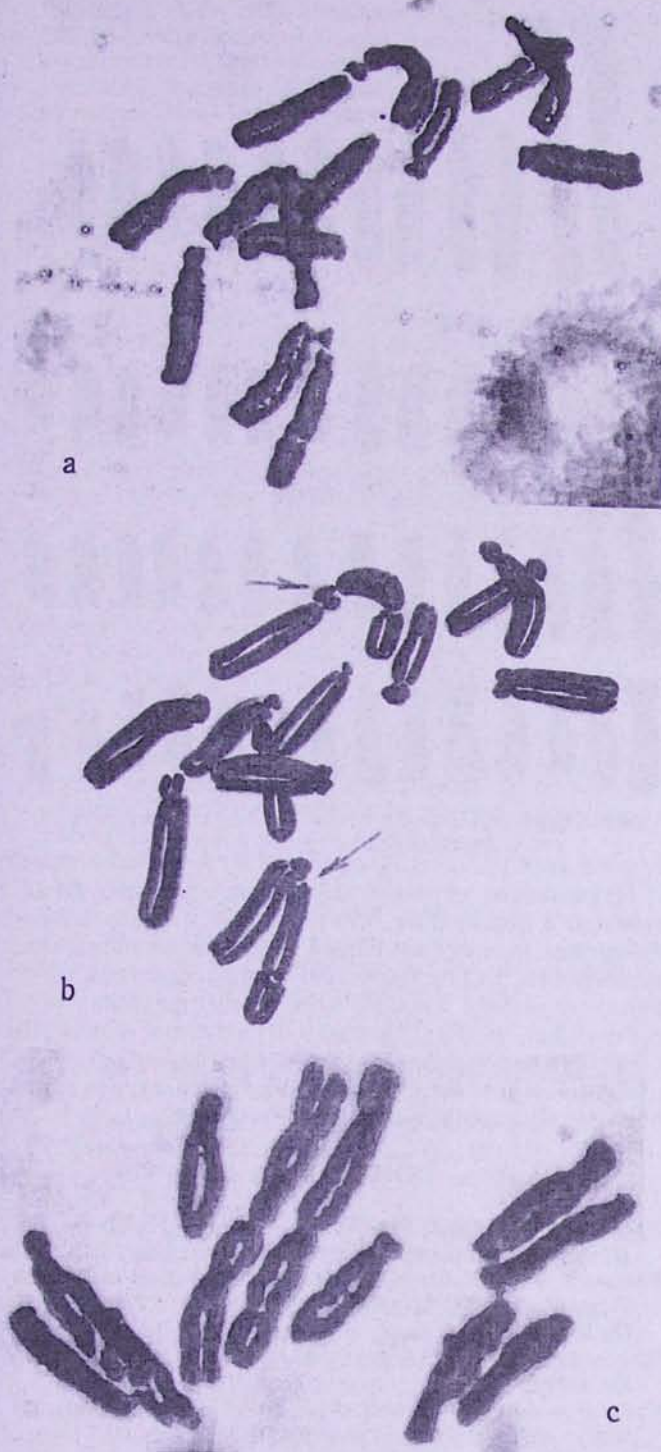


Рис. 2. Метафазные пластинки: а-с – *Vicia faba* L. ( $2n = 12$ ).

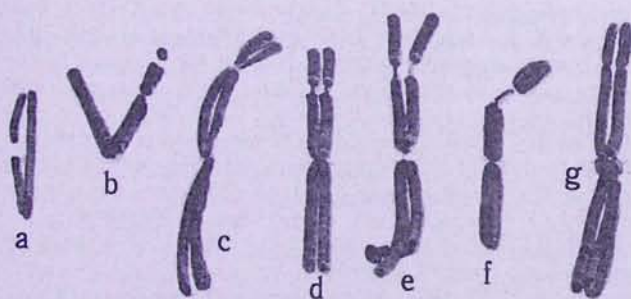


Рис. 3. Хромосома I пары набора *Vicia faba* L. (в работах исследователей: а – Heitz, 1931; б – Сенининова-Корчагина, 1932; в – Darlington, 1955; Evans, Bigger, 1961; е – Станкевич, 1970; ф – Stebbins, 1971; г – Nazarova).

была доместичирована не от видов группы *Narbonensis*, а скорее всего от неизвестного (или несохранившегося) предка общего с секцией *Peregrinae*.

Близкородственные связи *V. faba* с секцией *Peregrinae* также доказаны RAPD анализом полного генома ДНК и PCR-RFLP анализом хлоропластов (Е. Potokina & al., 1999).

На близость *V. faba* с секцией *Peregrinae* указывают и кариологические данные (рис. 1, 2, 4). Род *Vicia* довольно хорошо изучен кариологически (Станкевич & Репьев, 1999: 267–283). В роде *Vicia* зафиксировано три основных числа:  $x=7, 6, 5$ . Большинство видов диплоиды с  $2n=14, 12, 10$ . Несколько многолетних видов представлены полиплоидными рядами, как  $2n=12, 24$  и  $2n=14, 28, 42$ . Широко распространенный вид *V. sativa* характеризуется гетероплоидией ( $2n=10, 12, 14$ ). Установлено, что в роде *Vicia* кариотипическая эволюция происходила как путем хромосомных перестроек, так и путем слияний и делений хромосом, что сопровождалось изменением их числа. Значительна роль редукции ДНК, что хорошо проявляется при сравнении кариотипов различных видов вик, например, при сравнении кариотипов таких видов как *V. monantha* с *V. faba* или *V. peregrina*.

Начало планомерным кариологическим исследованиям вик было положено работами И. Свешниковой (1927, 1929, 1930, 1941, 1979). Рассматривая такие признаки кариотипа, как число хромосом, число двуплечих хромосом в наборе с определенным соотношением плеч, число головчатых и спутничных хромосом, И. Свешникова пришла к выводу, о видоспецифичности кариотипа. Ею был даже составлен ключ параллельного описания по морфологическим и кариологическим признакам. За основу был взят ключ для определения видов Р. Ascherson & Р. Graebner (1909) с добавлением некоторых признаков по А. Тупиковой (1933). Дальнейшими многочисленными кариологическими исследованиями вик было получено много сведений об их строении и путях эволюции.

*V. faba* кариологически исследовался многократно и все исследователи, за небольшим исключением (о чем ниже), приводят  $2n=12$ . В наборе 1 пара крупных субметацентрических хромосом с линейным спутником на проксимальном плече и 5 пар субтело- и телоцентрических хромосом. Хромосомы *V. faba* самые крупные в роде *Vicia*. Высокое содержание ядерного ДНК у конских бобов по сравнению с другими видами вик приводятся в многочисленных работах (S. Raina & H. Rees, 1983; S. Raina & R. Narayan, 1984; К. Ефимов, 1988; S. Raina & M. S. Bisht, 1988; S. Raina, 1990 и др.).

А. Станкевич и С. Репьев (1999) в подтверждение самостоятельности *V. faba*, как монотипного рода *Faba*, говорят о четких отличиях кариотипа конских бобов от кариотипов других вик. Ошибка кроется в том, что сравнение проводилось с видами секций *Narbonensis* и *Hypochaeris*, у которых в наборе преобладают двуплечие хромосомы. Тогда как сравнение должно было проводиться с видами секции *Peregrinae*, с которыми конские бобы проявляют сходство по множеству признаков. У видов *V. peregrina* и *V. michauxii* в наборе 14 хромосом, из которых 1 пара субметацентрических хромосом с крупным линейным спутником на проксимальном плече и 6 пар субтело- и телоцентрических хромосом. Тем более неправомерно сравнение кариотипа конских бобов с кариотипом такого далеко от него филогенетически отстоящего вида, как вика посевная – *V. sativa*. А. Караванов и А. Иорданский (1971), исследовавшие эту пару видов, пришли к выводу, что геном *V. faba* характеризуется избыточностью ДНК за счет многократного повторения нуклеотидных последовательностей, т. е. имеет природу истинного полиплоида. Как отмечает А. Станкевич (1999: 281), "геном *Faba* представляет 6-кратное повторение всех генов *V. sativa*

за счет тандемных дубликаций." Это явилось доводом в пользу самостоятельности рода *Faba*. Было даже сделано предположение, что *Faba* и *V. sativa* могли возникнуть от общего предка, а геном *V. sativa* возник в результате множественных делеций у предковой формы.

Вероятнее всего, хромосомные перестройки лежат в основе дивергенции и эволюции *V. sativa* и других вик, но методически правильным было бы сравнение генома *V. faba* не с *V. sativa*, а с видами секции *Peregrinae*, с которыми *V. faba* проявляет явное родство.

В многочисленных исследованиях кариотипа *V. faba*, как правило, приводится  $2n=12$ . Однако интерес представляют те немногочисленные работы, где приводятся иные данные. Так, в работе Singh D. & Singh U. (1966) указывается число хромосом  $2n=12+2B$ . В некоторых работах также приводится  $2n=14$ , но не за счет добавочных хромосом, а за счет значительных хромосомных перестроек.

Еще Т. Sakamura (1920), исследуя кариотип *V. faba*, считал возможным разрыв крупных метацентрических хромосом на два или три куса, вследствие более «сильного натяжения». Это могло привести к изменению числа хромосом. Например, вместо 12 хромосом могли возникнуть 14. Он же допускал у *V. faba* «склеивание концами» двух нерасчлененных и возникновение крупных хромосом. Это предположение, впервые высказанное Robertson в 1911 г., значительно позже получило подтверждение и названо Робертсоновским центрическим соединением (или разделением) – «Robertsonian centric fusion and fission».

Кариотипическая эволюция в роде *Vicia*, сопровождаемая изменением числа хромосом, весьма вероятно шла в двух направлениях:  $2n=14 \leftrightarrow 12 \leftrightarrow 10$ . Однако, уже начиная с работы Heitz (1931), исследователи склонялись к положению, что хромосомные числа  $2n=12$  и  $2n=10$ , которые встречаются в роде *Vicia* значительно реже, чем  $2n=14$ , возникли в результате Робертсоновского слияния акро- или телоцентрических хромосом. Так, Raina (1990) отмечал, что подобные транслокации могут привести к превращению двух телоцентрических хромосом в одну большую мета- или субметацентрическую хромосому и, соответственно, к редукции числа хромосом в роде *Vicia*.

В этом плане интересны работы I. Schubert & R. Rieger (1985, 1990). Ими на материале из Перу обнаружены две расы *V. faba* – с  $2n=12$  и  $2n=14$ . У 14-хромосомной расы в наборе отсутствовала пара крупных субметацентрических хромосом, но появились 2 пары истинных телоцентриков. Эти данные были подтверждены и картиной окраски по Giemsa.

Все исследователи указывают на наличие в кариотипе *V. faba* одной пары крупных субметацентрических хромосом. Однако, есть отличия в описании этой пары хромосом у разных исследователей (рис. 3). Большинство называют ее просто трехчленистой. М. Сенянинова-Корчагина (1932) приводит маленький спутник на дистальном плече хромосомы. Stebbins (1971) приводит не вторичную перетяжку, а отчетливую спутничную нить. В работе V. Kotseruba & al. (2000) дана морфологическая оценка конденсации хроматина по длине каждой хромосомы *V. faba*. По оптической плотности возможно определение ГХ фракций. На приводимом рисунке у I пары хромосом отчетливо видны первичная и вторичная перетяжки, но не спутничная нить.

На изученных нами метафазных пластинках *V. faba* (рис. 2 а, б) I пара хромосом имеет очень интересное, ранее не приводимое строение. В районе первичной перетяжки между длинными плечами хорошо просматривается головка и две перетяжки, из которых одна, очевидно, центромерная, а вторая не функционирующая. Именно такое строение хромосомы обычно преобладают в результате Робертсоновского слияния.

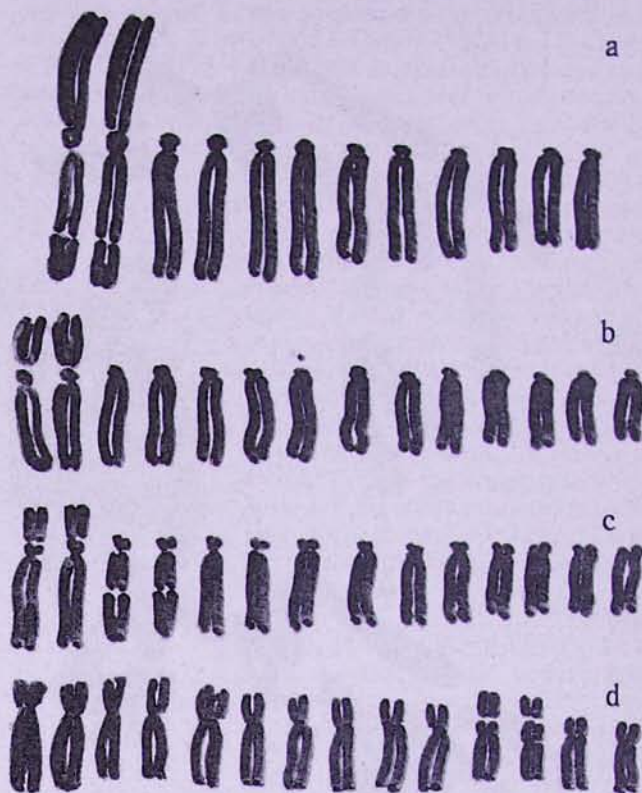


Рис. 4. Кариотипы видов: а – *Vicia faba* L.; б – *V. peregrina* L.; в – *V. michauxii* Spreng.; д – *V. narbonensis* L.

Приведенное описание кариотипа еще одно свидетельство в пользу того, что у *V. faba* и видов секции *Peregrinae* должен быть общий предок. Кариотипическая эволюция состояла в уменьшении групп сцепления путем Робертсоновского слияния двух телоцентрических (или субтелоцентрических) хромосом. В результате возник вид с  $2n=12$ , а изменение числа хромосом сопровождалось и изменением ряда морфологических признаков, что затем было поддержано искусственным отбором.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аревшатян И. Г. 2004. Род *Vicia* L. (*Fabaceae*) в Южном Закавказье // Фл., растит., раст. рес. Армении, 15: 37–43.
- Ефимов К. Ф. 1988. Кариологическое исследование видов рода *Vicia* (*Fabaceae*) Центрального Кавказа // Бот. журн., 73, 6: 641–651.
- Жуковский П. М. 1971. Культурные растения и их сородичи. Ленинград. 750 с.
- Караванов А. А., Иорданский А. Б. 1971. Сравнительный анализ геномов *Vicia faba* и *V. sativa* // Молек. биол., 5, 6: 878–882.
- Назарова Э. А. 2004. К кариологическому исследованию вик (*Vicia* L., *Fabaceae* Lindl.) Армении // Фл., растит., раст. рес. Армении, 15: 95–97.
- Назарова Э. А., Агасарян А. С. 2002. Кариологическое исследование армянских вик. I. Секция *Hypochusa* (*Vicia*, *Fabaceae*) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 57–62.
- Муратова В. С. 1926. Материалы для определения важнейших кормовых вик // Тр. прикл. бот., ген., сел., 16: 99–150.
- Раджи А. Д. 1971. Конспект системы кавказских видов рода *Vicia* L. // Новости сист. высш. раст., 7: 228–240.
- Раджи А. Д. 1972. К систематике рода *Vicia* L. // Новости сист. высш. раст., 9: 215–223.
- Свешникова И. Н. 1927. Кариологический очерк рода *Vicia*. // Тр. прикл. бот., ген., сел., 17, 3: 37–72.
- Свешникова И. Н. 1929. *Vicia sativa* и *V. cracca* (к вопросу о значении кариотипа в систематике) // Изв. с.-х. акад. им К. А. Тимирязева, 4: 1–22.

- Свешникова И. Н. 1930. Редукционное деление у гибридов *Vicia* // Тр. Всесоюз. съезда ген., 1.
- Свешникова И. Н. 1941. Морфология хромосом растений как метод систематики // Успехи соврем. биологии, 14, 2.
- Свешникова И. Н. 1979. Цитогенетика рода *Vicia*. Москва. 152 с.
- Сенянинова-Корчагина М. В. 1939. Кариологическое исследование вопроса о происхождении *Vicia faba* L. // Труды прикл. бот., ген., сел.: 28.
- Станкевич А. К. 1978. О систематическом положении бобов (*Vicia faba* L.) // Новости сист. высш. раст., 15: 181–183.
- Станкевич А. К. & Репьев С. И. 1999. Зерновые бобовые культуры. 2. Вика // «Культурная флора», 4: 1–491.
- Столетова Е. А. 1930. Полевые и огородные культуры Армении // Тр. прикл. бот., ген., сел., 23, 4: 1–376.
- Тамашян С. Г. 1962. Род *Vicia* L. // Флора Армении, 4: 275–299.
- Туманян М. Г. 1944. Культурные растения урартского периода в Арм ССР // Изв. АН СССР, общ. науки, 1–2: 73–82.
- Тупикова А. Ю. 1933. Вика // «Растениеводство», 1, 4. Москва – Ленинград.
- Цвелев Н. Н. 1980. Система видов рода *Vicia* L. Европейской части СССР // Новости сист. высш. раст., 17: 200–208.
- Ascherson P., Graebner P. 1909. Genus *Vicia* L. // Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 6: 902–995.
- Ball P.W. 1968. Genus *Vicia* L. // Flora Europaea, 2: 129–136.
- Butler F. 1998. Grain legumes. Evidence of these important Ancient Food resources from Early-Pre-agrarian and agrarian sites in southwest Asia // Proceedings of the Harlan symposium. – The origins of agriculture and crop domestication, 102–117.
- Črhtková-Žertová A. 1979. Genus *Vicia* L. // Flora Iranica, 140: 1–89.
- Cubero J. I. 1974. On the evolution of *Vicia faba* // Theor. Appl. Genet., 45: 47–51.
- Cubero J. I., Suso M. J. 1981. Primitive and modern forms of *Vicia faba* // Die Kulturpflanze, 24: 137–145.
- Damanian A. B. 1998. Diversity of major cultivated plants domesticated in the Near-East // "Proceedings of the Harlan symposium. The origins of agriculture and crop domestication," 51–64.
- Hanelt P., Mettin D. 1989. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (*Leguminosae*) // Ann. Rev. Ecol. Syst., 20: 199–223.
- Heitz E. 1931. Nukleolen und chromosomen in der Gattung *Vicia* // Planta, 15: 495–505.
- Jaaska V. 1997. Isoenzyme diversity and phylogenetic affinities in *Vicia* subgenus *Vicia* (*Fabaceae*) // Genet. Res. Crop. Evol., 44: 557–574.
- Kotscherba V.V., Venora G., Blangifort S., Ruffini Castiglione M., Cremonini R. 2000. Cytology of *Vicia* species. IX. Nuclear DNA amount chromatin organization and computer aided karyotyping of a Russian accession of *Vicia faba* L. // Caryologia, 53, 3–4: 195–204.
- Kupicha F. K. 1976. The infrageneric structure of *Vicia* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34: 287–326.
- Ladizinsky G. 1975. On the origin of the broad bean, *Vicia faba* L. // Israel J. Bot., 24: 80–88.
- Leht M., Jaaska V. 2002. Cladistic and phenetic analysis of relationships in *Vicia* subgenus *Vicia* (*Fabaceae*) by morphology and isozymes // Plant Syst. Evol., 232: 237–260.
- Maxted N. 1993. A phenetic investigation of *Vicia* L. subgenus *Vicia* (*Leguminosae*, *Vicieae*) // Bot. Journ. Linnean Soc., 3, 2: 155–182.
- Maxted N. 1995. An ecogeographical study of *Vicia* subgenus *Vicia* // Syst. and ecogeogr. studies on Crop Genepools, IPGRI, Roma. 1–184.
- Nazarova E. A. 1997. Chromosome numbers of Armenian representatives of flowering plants (Fam. *Fabaceae*) // Fl. Mediterranea, 7: 213–218.
- Pasternak R. 1998. Investigation of botanical remains from Nevali Gori PPNB, Turkey. A short interim report // "Proceedings of the Harlan symposium. The origins of agriculture and crop domestication," 170–177.
- Perrino P. & Pignone D. 1981. Contribution to the taxonomy of *Vicia* species belonging to the section *Faba* // Die Kulturpflanze, 29: 311–319.
- Perrino P., Maruca G., Linsalata V., Bianco V. J., Lester R. N., Lattanzio V. 1989. Flavonoid taxonomic analysis of *Vicia* species of section *Faba* // Can. J. Bot., 67: 3529–3533.
- Plitmann U. 1970. Genus *Vicia* L. // Flora of Turkey, 3: 274–325.
- Potokina E., Tomooka N., Duncan A. Vaughan, Alexandrova T., Ru-Qiang Xu. 1999. Phylogeny of *Vicia* subgenus *Vicia* (*Fabaceae*) based on analysis of RAPDs and RFLP of PCR-amplified chloroplast genes // Genetic Res. and Crop Evol., 46: 149–161.
- Przybylska I., Zimniak-Przybylska Z. 1995. Electrophoretic seed albumin patterns and species relationships in *Vicia* sect. *Faba* (*Fabaceae*) // Pl. Syst. Evol., 198: 179–194.
- Przybylska I., Zimniak-Przybylska Z., Krajewski P. 1998. Isoenzyme variation in the wild relatives of *Vicia faba* (*Fabaceae*) // Pl. Syst. Evol., 213, 3–4: 173–186.
- Raina S. 1990. Genome organisation and evolution in the genus *Vicia* L. // Biological approaches and evolutionary trends in plants. London. 183–201.
- Raina S., Bisht M. S. 1988. DNA amounts and chromatin compactness in *Vicia* // Genetica, 77: 65–77.
- Raina S., Narayan R. K. I. 1984. Changes in DNA composition in the evolution of *Vicia* species // Theor. Appl. Genet., 68: 187–192.
- Raina S., Ogihara Y. 1994. Chloroplast DNA diversity in *Vicia faba* and its close wild relatives: implications and reassessment // Theor. Appl. Genet., 88: 261–266.
- Raina S., Ogihara Y. 1995. Ribosomal DNA repeat unit polymorphism in *Vicia* // Theor. Appl. Genet., 90: 477–486.
- Raina S., Rees H. 1983. DNA variation between and within chromosome complements of *Vicia* species // Heredity, 51: 335–346.
- Raina S., Yamamoto K., Murakami M. 1989. Intraspecific hybridization and its bearing on chromosome evolution in *Vicia narbonensis* (*Fabaceae*) // Pl. Syst. Evol., 167: 201–217.
- Ramsay G., Pickersgill B. 1986. Interspecific hybridization between *Vicia faba* and other species of *Vicia*. Approaches to delaying embryo abortion. // Biol. Zentralbl., 105: 171–179.
- Sakamura T. 1920. Experimentelle Studien über die Zell und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 39.
- Schäfer H. I. 1973. Zur Taxonomie der *Vicia narbonensis* Gruppe // Die Kulturpflanze, 21: 211–273.
- Schubert I., Rieger R. 1985. A new mechanism for altering chromosome number during karyotype evolution // Theor. Appl. Genet., 70: 213–221.
- Schubert I., Rieger R. 1990. Alteration by centric fusion of the diploid chromosome number in *Vicia faba* L. // Genetica, 81, 1: 67–69.
- Singh D., Singh U. 1966. Supernumerary chromosomes in *Vicia faba* // Genetic Iberica, 18: 205–214.
- Stebbins G. L. 1971. Chromosome evolution in higher plants. London. 216 p.
- Townsend C. C. 1974. Genus *Vicia* L. // Flora of Iraq, 3: 512–544.
- van de Ven W. T. G., Duncan N., Ramsay G., Phillips M. S., Powell W., Waugh R. 1996. Genetic variation and systematic relationships in *Vicia* // B. Pickersgill, M. Lock (Ed.) Advances in Legume Systematics. 8. Legumes of Economic Importance, 31–40.
- Yamamoto K. 1986. Interspecific hybridization among *Vicia narbonensis* and its related species // Biol. Zbl., 105: 181–197.
- Zohary D., Hopf M. 1994. Domestication of plants in the Old World. New York. 279.
- Zohary D., Plitman U. 1979. Chromosome polymorphism, hybridization and colonization in the *Vicia sativa* group (*Fabaceae*) // Pl. Syst. Evol., 131: 143–156.