

Листья обратнolанцетные до линейных, зубчатые до почти цельнокрайных, опушенные 2—3-раздельными волосками, с преобладанием 2- или 3-раздельных. Лепестки (7) 10—15 (18) мм дл. V—VII, VII—VIII. (600) 1000—2500 (3100) м. Сухие каменистые, щебнистые склоны, скалы. — Во всех районах. — Кавказ (Закавказье: В., Ю. — Армения, Нахичеван), С.-З. Иран **E. hajastanicum** Wissjul. et Bordz. (= *E. leptophyllum*, *E. pulchellum* auct. fl. cauc.; *E. azerbaijanicum* Kassumov, *E. nachyzevanicum* Kassumov, *E. caspicum* N. Busch) — Растение низкорослое, 5—10(15) см выс., иногда дернообразующее. Листья узко обратнolанцетно-лопатчатые, цельнокрайные, опушенные преимущественно 2-раздельными волосками с участием 3—5-раздельных, нижние образуют густую розетку. Лепестки (8—9) 11—15 мм дл. Стебель слабо облиственный. VI—VII, VIII. 1900—3200 м. Каменистые места, скалы. — Ерев. (Гортун), Севан. (Варденинский хр.). — Кавказ (Ю. Закавказье — Армения), Анатолия, З. Иран (?) **E. sintenisianum** Bornm.

Выражаю свою искреннюю благодарность Е. Vitek, куратору гербария W, за предоставленные образцы видов *E. pulchellum* (Willd.) J. Gay, *E. leucanthemum* (Steph. ex Willd.) B. Fedtsch., *E. sintenisianum* Bornm.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян В. Е. 1966. Семейство *Brassicaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.), Флора Армении, 5: 61—301, Ереван.
- Аветисян В. Е. 1991. Крестоцветные (сем. *Brassicaceae* Burnett) Кавказа // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук в виде научного доклада. Ереван. 46 с.
- Аветисян В. Е. 2009. Новые данные к флоре Армении и Кавказа (*Brassicaceae: Alyssum, Erysimum*) // Фл., растит. и раст. ресурсы Армении, 17: 20—22.
- Буш Н. А. 1939. Род *Erysimum* L. // Комаров В. Л. (ред.), Флора СССР. 8: 92—301, М.-Л.
- Гроссгейм А. А. 1950. Род *Erysimum* L. // Флора Кавказа, 4: 235—246, М.-Л.
- Дорофеев В. М. 1987. Конспект рода *Erysimum* (*Brassicaceae*) Кавказа // Бот. журн. 72, 11: 1533—1543.
- Дорофеев В. М. 2003. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Российской Кавказа // Turczaninovia, 6, 3: 5—137.
- Карягин И. И. 1953. Род *Erysimum* L. // Флора Азербайджана, 4: 302—316, Баку.
- Касумов М. 1957. Новые виды рода *Erysimum* L. из Нах. АССР // Уч. Зап. Азерб. Гос. Ун-та, 3: 67—73.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Флора Армении, 1, Ереван. 290 с.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург. 991 с.
- Brummitt R. K. & C. E. Powell. 1992. Authors of plant names. Kew, 732 p.
- Lamond J. M. 1970. Transcaucasian and Iranian collection of J. M. Szovits // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 32, 2: 239—245.
- Polatschek A. 2008. *Erysimum* (*Brassicaceae*): 15 neue Arten aus Europa, N.-Afrika und Asien // Ann. Naturhist. Mus. Wien, B, 109: 147—165.
- Polatschek A. 2010. Revision der Gattung *Erysimum* (*Cruciferae*), Teil 1: Russland, die Nachfolgestaaten der USSR (excl. Georgien, Armenien, Azerbaidzan), China. Indien, Pakistan, Japan und Korea // Ann. Naturhist. Mus. Wien, B, 111: 181—275.
- Polatschek A. 2011. Revision der Gattung *Erysimum* (*Cruciferae*), Teil 2: Georgien, Armenien, Azerbaidzan, Turkey, Syrien, Libanon, Israel, Jordanen, Irak, Iran, Afganistan // Ann. Naturhist. Mus. Wien, B, 112: 369—497.

Институт ботаники НАН РА, 0063, Ереван, ул. Ачарян 1; botanyinst@sci.am

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИИ И НАПРАВЛЕНИЙ ЭВОЛЮЦИИ ГИСТЕРАНТНЫХ И СИНАНТНЫХ ВИДОВ РОДА *COLCHICUM* S. STR. (*COLCHICACEAE*)

Юго-Восточное Средиземноморье, вероятно, является очагом происхождения видов рода *Colchicum*. В этом регионе присутствуют диплоидные виды как гистерантных ($x=7, 9, 11$), так и синантных ($x=7$) его видов. Отсюда гистерантные виды распространялись на север и северо-запад, миграция сопровождалась видообразованием на основе, главным образом, возрастания уровня пloidности, так и трансформации генеративной сферы в сторону увеличения вероятности автогамии. Для синантных видов характерны те же эволюционные тенденции изменений в морфологии и геноме, но они становятся очевидными только после формирования ими второго очага диплоидных видов с $x=9$ на Армянском нагорье и сопредельных территориях. Отсюда они могли мигрировать как в восточном, так и западном направлениях. Видовое многообразие рода *Colchicum* в Малой Азии и на Балканах объясняется тем, что именно в этом регионе встречаются мигрирующие потоки гистерантных и синантных видов рода.

Colchicum s. str., синантные, гистерантные виды, хромосомные расы, центры распространения.

Օգանեզովա Գ. Հ. *Colchicum* s. str. (*Colchicaceae*) ցեղի հիստերանտ և սինանտ տեսակների աշխարհագրական և էվոլյուցիոն տեղեկացումները: *Colchicum* ցեղի ծագման հավանական օջախ է Հարավ-արևելյան Միջերկրայրը: Այս տարածաշրջանում ներկա են ցեղի դիպլոիդ ինչպես հիստերանտ ($x=7, 9, 11$), այնպես էլ սինանտ ($x=7$) տեսակներ: Այս վայրից հիստերանտ տեսակները տարածվել են հյուսիս և հյուսիս-արևմուտք ուղղությամբ: Միգրացիան ուղեկցվել է տեսակառաջացմամբ, հիմնված պրիդոմիայի աստիճանի բարձրացմամբ և ծաղկի զենքերատիվ ոլորտում այնպիսի փոփոխմամբ, որը բարձրացրել է ինքնափոշոռման հավանականությունը: Մորֆոլոգիական և կարիոտիպային նմանատիպ էվոլյուցիոն փոփոխությունները բնորոշ են նաև սինանտ տեսակներին, բայց դրանք նկատելի են դառնում միայն Հայկական բարձրավանդակում և հարևան տարածքներում դիպլոիդ ($x=9$) տեսակների երկրորդական օջախի ձևավորումից հետո: Այդ նոր օջախից դրանք կարող էին տարածվել երկու ուղղությամբ՝ արևելք և արևմուտք: *Colchicum* ցեղի բազմազանությունը Փոքր Ասիայում և Բալկաններում բացատրվում է նրանով, որ այդ տարածաշրջանում են հանդիպում ցեղի հիստերանտ և սինանտ տեսակների երկու միգրացիոն հոսքերը:

Colchicum s. str., սինանտ, հիստերանտ տեսակներ, քրոմոսոմային տասակեր, տարածման կենտրոններ:

Oganezova G. H. Peculiarities of Geography and the Evolution trends of Hysterant and Syntant Species of Genus *Colchicum* s. str. (*Colchicaceae*). The Ancient Mediterranean genus *Colchicum* has two ecological groups, i.e. hysterant and syntant species. The area of the hysterant species is shifted towards the west of the genus area. In the east it is limited by the western part of Iran. The area of the syntant species practically coincides with the genus area. The genus on the whole is characterized by morphological variability of styles and stigmas which extends the inbreeding probability of mainly cross-pollinating species. Along with the morphological changes the species ploidy level increases. It is general knowledge, that such transformations are a mechanism of adaptation to new habitats. Hysterant species ploidy level extends towards the west of the area and comes up to a maximum of $24x$, whereas the majority of species have the characteristic chromosome number $2n=54$ ($x=9$). For syntant species of *Colchicum* the maximum level of ploidy is $6x$, $2n=54$. This number characterizes species distributed from the extreme east of the area throughout Armenian Highland to the Balkans. Hysterant species have a single centre of diploid species in South-East Mediterranean ($x=7, 9, 11$). Syntant species have two such centers, i. e. the area mentioned above with $x=7$ and the other one involves the territory of Armenian Highland and the adjacent areas ($x=7, 9$; $2n=14$; 18). Morphological changes of styles and stigmas beginning from the structures blocking inbreeding to the structures facilitating inbreeding intensify with the distance from the diploid species centre. Such transformations occur in hysterant species in South-East Mediterranean and initiate their migration to the north and west of the area with an active speciation. In case of syntant species such transformations are observed only in the second centre of diploid species, i.e. on Armenian Highland with the adjacent areas, from where they migrated to east and west of the area. South-East Mediterranean seems to be an important centre of origin of genus *Colchicum*. Anatolia and the Balkans are territories where two speciation torrents with different life cycles intersected, which accounts for the diversity of *Colchicum* species in this region.

Colchicum s. str., syntant, hysterant species, chromosome races, distribution centres.

Дискуссия по систематике рода *Colchicum* началась с работы Б. Стефанова (1926), объединившего в единый род виды *Colchicum* L., *Merendera* Ramond, *Bulbocodium* L. Морфолого-биологический параллелизм, существующий между видами этих родов, по мнению Стефанова и ряда других авторов (Wendelbo, 1985; Persson, 1999, 2007), является аргументом в пользу их объединения. По результатам исследований молекулярно-генетическим методом в состав *Colchicum* s. l. предложено включить и виды африканского рода *Androcymbium* Willd. (Del Hoyo, Pedrolo-Montfort, 2006, 2008; Vinnersten, Manning, 2007; Manning, Forest, Vinnersten, 2007). Последнее предложение противоречит морфологическим и другим признакам рода *Colchicum* (Оганезова, 2007, 2008; Persson, 2007). Более того, в соответствии с несколько подзабытым законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (1935), явление параллелизма признаков может свидетельствовать о родстве, но не обязательно единстве таксонов, потому не является неоспоримым аргументом в пользу их объединения.

Следует констатировать существование проблемы объема рода *Colchicum* и необходимости поиска новых подходов для ее решения. В качестве такового в работе выбран метод сравнительного анализа особенностей географии, жизненного цикла, морфологии тычинок и пестиков, уровня плоидности видов спорного комплекса. Выбранные признаки во многом определяют специфику этих родов. Настоящее исследование посвящено видам рода *Colchicum* s. str.

Виды *Colchicum* делят на синантные (вегетация, цветение и плодоношение происходит в непрерывном режиме) и гистерантные (цветение отделено от вегетации и плодоношения временным промежутком). География этих групп имеет свою специфику. По Стефанову (1926), синантные виды распространены почти по всему ареалу рода за исключением Средней Европы. Ареалы гистерантных видов сосредоточены главным образом в Средиземноморье, юге Восточной Европы, и только один вид — *C. autumnale* L. — широко натурализовался и в настоящем достигает южной Скандинавии, берегов Балтики, юга Британских островов. Отличия в жизненном цикле и в распространении этих двух экологических групп рода, на мой взгляд, провоцируют необходимость проведения их отдельного анализа, с последующим сравнением результатов.

Наибольший интерес вызывают: существование в роде двух экологических групп; вариабельность длины стилодиев относительно тычинок и форма рыльца пестика; колосальный разброс характерных для рода чисел хромосом, наличие нескольких основных чисел — $x=7, 9, 11$.

По мнению Стефанова (1926), синантные виды рода первичны, а гистерантные, соответственно, производные от видов с этим жизненным циклом.

Виды *Colchicum* являются перекрестниками, о чем свидетельствует наличие довольно яркой окраски околоцветника, нектарников, приятного запаха. Но, с другой стороны, у некоторых видов есть морфологические механизмы явно допускающие автогамию. Это замечено К. Persson (1993). Она считает, что для рода в целом характерно преобладание перекрестного опыления с редкой возможностью самопыления, что связано с географией и жизненным циклом видов *Colchicum*. Еще одной важной особенностью рода является преобладание видов с основным числом $x=9$, диплоидным набором $2n=6x=54$. По Persson (2007), 75% видов рода имеет $x=9$ или число, возможно произведенное от этого основного числа. Ею отмечены варианты с основным числом $x=7$ и с другими основными числами. Persson считает, что эволюция кариотида рода происходила на основе чисел $x=7$ и $x=9$, остальные варианты основных чисел произошли за счет

перестроек, анеуплоидного сброса, полиплоидии и гибридизации.

Persson (1998, 1999, 2005, 2007) считает, что многообразие рода сконцентрировано на территории Турции, откуда ею описано много эндемичных, узколокальных видов.

Анализ особенностей синантных и гистерантных видов по ареалам (при концентрации диплоидных видов на юго-востоке Средиземноморья — Израиль, Палестина, Ливан, Сирия — и Армянском нагорье), вариабельности структур, ответственных за опыление, и чисел хромосом в роде *Colchicum* позволит, вероятно, лучше понять биологический смысл, адаптивную значимость этих отличий. Последующее сравнение, в дополнение к данным Persson, позволит уточнить очаги происхождения и пути миграции видов этих двух биологических групп рода и, возможно, станет источником новой информации об особенностях его эволюции.

Материал и методика

Материалом работы служили литературные данные по географии, экологии, морфологии и числам хромосом 94 видов рода *Colchicum* s. str., из которых 60 — гистерантных видов и 34 — синантных. Списки видов приведены в Таблицах 1¹ и 2. Видовые эпитеты, синонимика уточнялись по Persson (2007), для видов из Армении и Восточной Европы по Э. Ц. Габриэлян (2001), Н. Н. Цвелеву (1979). Источниками данных по географии, морфологии и экологии² служили работы F. Brotero (1804), E. Boissier (1859), H. Coste (1906), Стефанова (1926), E. Г. Черняховской (1935), А. А. Гроссгейма (1940), Д. И. Сосновского (1949), А. И. Введенского (1963), W. Greuter (1967), C. D. Brickell (1980, 1984), R. D. Meikle (1985), P. Wendelbo (1985), N. Feinbrun-Dothan (1986), Persson (1988, 1992, 1998, 1999a, b, c, 2000, 2001, 2005, 2007), М. Р. Бокерия (1990), Д. Курбанова (1999), A. Fridlender (1999), E. Gabrielian (2000), Kit Tan, G. Iatrou (2001), Габриэлян (1998, 2001), D. Vassiliades, Persson (2002), O. Dúşen, H. Sumbúl (2007).

Числа хромосом приводятся как по некоторым из вышеперечисленных работ, так и по справочным изданиям С. L. Darlington, A. P. Willis (1955), А. А. Федорову (1969), R. J. Moore (1975), P. Goldblatt (1981, 1984, 1985, 1988, 1990), P. H. Davis & al. (1988), Бокерия (1988, 1999), А. Л. Тахтаджяну (1990), Goldblatt, D. E. Johnson (1991, 1994, 1996), А. И. Погосяну (1997), S. Barabus (2006), Persson (2009).

В Таблицах 1, 2 виды рода сгруппированы по комплексу географических, экологических признаков и чисел хромосом. В результате гистерантные виды образовали 5 групп (I группа — Юго-Восточное Средиземноморье; II — Северо-Восточное Средиземноморье; III — Центральное и Западное Средиземноморье; IV — Субсредиземноморье-Причерноморье; V — Армянское нагорье с сопредельными территориями (восток Турции, север Ирака, запад и север Ирана). Синантные виды образовали большее число и несколько иные группы. I, II и IV, V группы те же, что у гистерантных: Юго-Восточном Средиземноморье, Северо-Восточное Средиземноморье, Субсредиземноморье-Причерноморье, Армянское нагорье с сопредельными территориями. Выделены небольшие группы IIIa и IIIb — соответственно Восточное Средиземноморье и Средиземноморье, а также VI — Центральная Азия (включая западные Гималаи, Пакистан, север Индии).

1 Подвиды рассматриваются в составе единого вида, авторы видов указаны только в таблицах.

2 Для некоторых видов сведения по анализируемым признакам не найдены, что в таблицах обозначено знаком вопроса (?).

Таблица 1. Гистерантные виды рода *Colchicum*

Виды	Распространение	Экология	Стило- дии	Рыльца	Цветение, вегетация	Числа хромосом	
						x	2n
I. ЮВ. Средиземноморье							
<i>C. antilibanoticum</i> Gomb.	Ливан, З.Сирия, СЗ. Иордания?	Трагакантники. 1500-2800 м.	>	Точеч.	X-XII; II- IV	7	14
<i>C. hierosolymitanum</i> Feinb.	Палестина	С/х поля, оливковые рощи, виноградники — равнинный.	>∩	Низбег	X-XI; II-IV	9	18
<i>C. cretense</i> Greuter	Крит	Фригана, горные пастбища. 1200-2300 м.	=	Точеч.	X-IX; ?	9	36
<i>C. baytopiorum</i> Brickell	ЮЗ. Анатолия, (Анталья)	Светлые леса. 50—1000 м.	=/>	Точеч.	IX-XI; II-V	9	46, 54
<i>C. davisii</i> Brickell	Ю. Анатолия (Адана).	Опушка буков. леса. 1000-1950м	>∩	Низбег.	VIII-IX; IV-VI	9	46
<i>C. cilicicum</i> (Boiss.) Dammer	Сирия, Ливан, Ю., З. Анатолия	250—2500 м.	>∩	Точеч./ слабо низбег.	VIII-XI; IV-VI	9	54
<i>C. sieheanum</i> Hausskn. ex Stef.	Ю. Анатолия (Мерсин)	1400 м.		Точеч.	Осень;?	?	?
<i>C. dolichantherum</i> K. Perss.	Ю., ЮВ. Анатолия	Опушка леса, луга, камени- стые склоны 300-1500 м.	=/>∩	Точеч./ слабо низбег.	VIII-IX;IV-VI	9	54
<i>C. inudatum</i> K. Perss.	Ю. Анатолия	Влажные луга. 1300 м.	=/>∩	Низбег.	IX-X; III-V	9	54
<i>C. imperatoris-friderici</i> Siehe ex K. Perss.	Ю. Анатолия	Дуб. скраб, маквис, сосн. леса, каменистые почвы. 30—1700 м	=/> ∩	Слабо низбег.	IX-XI; III-V	9	54
<i>C. decaisnea</i> Boiss.	Ю., З. Анатолия, Ливан, З. Сирия, С. Израиль	Маквис, редколесья, луга. 0-2000 м.	/∩	Точеч. /слабо низбег.	VIII-XI; II-V	9	54
<i>C. tunicatum</i> Feinb.	Палестина, Сирия	Гравийная и лессовая гаммада.	>∩	Коротко-низбег.	IX-X; I-II	9	54
<i>C. chlorobasis</i> K. Perss.	Ю. Анатолия (Кония)	Скраб, редколесье.1000-1750 м.	=/>	Точеч.	IX-X; ?	9	54
<i>C. troodii</i> Kotschy	Кипр	Маквис, фригана, сосновые леса. 10—1400 м.	=/> ∩	Точеч./ слабо низбег.	IX-XI; ?	9	54
<i>C. inudatum</i> K. Perss.	Ю. Анатолия	Луга. 1200—1300 м.	>∩	Низбег.	IX-X; IV-V	9	54
<i>C. heldreichii</i> K. Perss.	Ю. Анатолия (Кония, Анталья)	Луга. 1600—2400 м	>∩	Низбег.	VIII-X; II-IV	9	54
<i>C. feinbruniae</i> K. Perss.	Ливан, ЮЗ. Сирия	Ниж. гор. п..	>	Низбег.	X-XI; ?	11	22, 44
<i>C. polyphyllum</i> Boiss. & Heldr.	С. Сирия, Ю. Анатолия	Каменистые почвы, фригана, поля. До 1500 м.	>	Низбег.	X;V-VI	11	22
<i>C. sanguicole</i> K. Perss.	ЮЗ. Анатолия	Луга, опушка кедрового леса.1200-1800 м.	=/> /∩	Точеч./ слабо низбег.	IX-X;V-VI	11	22
II. СВ. Средиземноморье							
<i>C. chalcidonicum</i> Azn.	З. Анатолия, В. Греция	Под кустами, каменистые почвы. 25-1000 м.	> ∩	Низбег.	VIII-X; III-V	9	54 (50)
<i>C. macrophyllum</i> Burt	Крит, ЮЗ. Анатолия	Каменистые места среди леса из сосны, ликвидамбара, из- вестняки. 600-1400 м.	>	Низбег.	IX-XI; II-V	9	54
<i>C. turcicum</i> Janka	СЗ.Турция, СВ. Греция, ЮВ. Болгария	Ниж. гор. п.	∩	Низбег.	VIII-X; ?	9	54 (52)
<i>C. euboicum</i> (Boiss.) K. Perss.	В. Греция	Каменистые склоны, известняки. 900-1350 м.	> /∩	Низбег.	VII-VIII; IV-VI	9	54
<i>C. lingulatum</i> Boiss. & Spruner	ЮЗ. Анатолия, ЮВ. Греция	Фригана, сосновые, пихтовые леса. 50-1200 м.	> /∩	Низбег.	VIII-X; III-VI	9	54 (48, 50)
<i>C. sfikasianum</i> Kit Tan & Iatron	Греция	Фригана, маквис, сосновые леса, известняки. 20-500 м.	=/> ∩	Низбег.	IX-XI; III-V	9	54
<i>C. micranthum</i> Boiss.	СЗ. Турция	Маквис из <i>Arbutus</i> и <i>Erica</i> , скраб из дуба, луга, леса. 480-500 м.	∩	Низбег. (1мм)	VIII-X;?	9	54
<i>C. boissieri</i> Orph.	З., Ю. Анатолия, Ю. Греция	Опушки в скрабах ливанского кедра, сосны, можжевельника.	=/>	Точеч.	X-XII; II-V	9	46, 54
<i>C. pulchellum</i> K. Perss.	Греция: Пелопоннес	Каменистые места, скраб, известняки. 1400-1850 м.	=/>	Точеч./низкий слабо низбег.	VIII-IX; IV-VI	9	54
<i>C. balansae</i> Planch.	Ю. и З. Анатолия, Греция	Леса из сосны, кедра, оливы, маквис, луга. 50-2000 м.	>∩	Низбег. (1,5-4 мм)	VIII-X; III-VI	9	54, (106, 108,110)
<i>C. micaceum</i> K. Perss.	З. Анатолия	Скальные выходы, дерн. 1000-1800 м.	=/>∩	Точеч./слабо низбег.	VIII-IX; IV-VII	9	54
<i>C. parnassicum</i> Sart., Orph. & Held.	Ц., Ю. Греция	Каменистые луга, известняки. 1500-2300 м.	>∩	Низбег.	VII-VIII; IV-VII	9	54
<i>C. parlatoris</i> Orph.	Греция: СЗ., Ю. Пелопоннес	Каменистая фригана, поля, оливковые террасы, маквис, известняки. 0-900 м.	/∩	Точеч.	VIII-XI; XII-I	9	54
<i>C. rausii</i> K. Perss.	Греция (Македония): юж. склоны Пинда	Альпийские луга, известняки. 1500-1650 м.	=/>	Точеч./слабо низбег.	IX; V-VI	9	54
<i>C. macedonicum</i> Košau	Албания, Македония	Альпийские луга, известняки. 2000 м.		Точеч.	VI-VIII; IX-X	9	54
<i>C. variegatum</i> L.	ЮЗ. Анатолия, ЮВ. Греция	150-1500 м.	∩/	Низбег.	IX-XI; II-V	9	44, 54
<i>C. graecum</i> K. Perss.	Греция: С., ЮЦ. Пелопоннес	Травянистые склоны.	>∩	Низбег.	VII-IX; IV-VII	11	44 (42)

<i>C. confusum</i> K. Perss.	Греция	Луга, опушки леса из сосны, пихты, оливк. роши. 300-1400м.	>∩	Низбег.	IX-X; IV-VI	7	140
<i>C. haynaldii</i> Heuff.	Балканы (широко)	Луга, скальные выходы в скрабе, опушки леса из пихты, сосны, дуба, бука. 1500 м	=/>	Низбег.	VIII-X; III-VI	9	74, 90, 96
<i>C. bivonae</i> Guss.	Балканы, З. Анатолия	Скраб, открытые леса. 50-1350 м.		Низбег.	VIII-X(XI); III-IV	9	36, 48
III. Ц. и З. Средиземноморье							
<i>C. arenasii</i> Frial.	Сардиния, Корсика	Прибрежные луга.	>∩	Низбег.	IX-X; ?	9	162
<i>C. nanum</i> K. Perss.	Сардиния, Корсика	?	>1	Слабо низбег.	VII-IX; ?	9	54
<i>C. longifolium</i> Cast.	С-З. Италия, Сардиния, Корсика, Франция, Ба-леарские о-ва, Алжир.	Субальпийские луга. 2000 м.	∩	Низбег.	VIII-X; ?	9	144 (140)
<i>C. neapolitanum</i> (Ten.) Ten.	Ю. Италия, Сицилия.	Луга. Средн. гор. п.	<∩	Низбег.	VIII-IX; ?	9	90, 92
<i>C. alpinum</i> DC.	Альпы, Аппенины, горы Сардинии, Корсики.	Альпийские луга. 1650 м.	<	Точеч.	VIII-IX; ?	9	54, 56
<i>C. lusitanum</i> Brot.	ЮЗ. Европа до Ц. Италии, СЗ. Африки.	Кедровники, песчаные почвы. 800-1500 м.	∩	Низбег.	IX-XI; ?	9	106, 108, 162
<i>C. multiflorum</i> Brot.	Ц. Пиринейского п-ва.	?	?	Низбег.	IX-X; ?	9	140, 142, 144, 146, 164
<i>C. corsicum</i> Baker	Сардиния, Корсика.	?	1	Коротко низбег.	IX; ?	9	216
<i>C. gonarei</i> Camarda	Сардиния.	1070 м.	?	?	IX; V	9	180
IV. Субсредиземноморье — Причерноморье							
<i>C. autumnale</i> L.	Субсредиземноморье до С. Европы.	Влажные луга и горные пастбища, до 2200 м.	>∩	Низбег.	VIII-X; III-VI	9	34, 36, 38
<i>C. speciosum</i> Steven (= <i>C. giganteum</i> Lecht 2n=40, 42 = <i>C. bornmuelleri</i> Freyn & Sint. 2n=42)	Кавказ, С. Анатолия, С. Иран.	Лес, травянистые склоны, берега рек. 700-2600 м.	> 1	Низбег.	VIII-X; V-VIII	7, 11?	38, 40, 42, 44
<i>C. laetum</i> Steven	Ю. Россия, С. Кавказ	Степи, сухие луга, солончаки.	> 1	Низбег.	VIII-X; ?	7	42
<i>C. fominii</i> Bordz. (= <i>C. arenarium</i> sensu K. Perss.)	Ю., З. Украины, Молдавия, Румыния.	Степь.	>	Точеч.	IX-X; ?	7	42
<i>C. arenarium</i> Waldst. & Kit.	В., Ц. Европа.	Песчаные поля.		Точеч.	IX-X; ?	9	36, 38, 54
<i>C. woronowii</i> Bokeria	Абхазия, З. Грузия (Рача-Лечхуми).	Буково-каштановые леса. 300-1700 м.	>	Низбег.	VIII-X; II-V	7	42, 48
<i>C. umbrosum</i> Steven	Крым, Кавказ, С. Анатолия.	Леса, открытые склоны.	>1=	Слабо низбег.	VIII-IX; IV-V	12?	24
V. Армянское нагорье и сопредельные территории							
<i>C. kotschy</i> Boiss.	ЮЦ., ЮВ. Анатолия, С. Ирак, Иран.	1600-2600 (3100) м.	>1∩	Низбег.	IX-XI; IV-VI	9, 10?	20
<i>C. pashei</i> K. Perss.	ЮВ. Анатолия (г. Немрут).	Горная степь, каменистые склоны. 2000м.	=/>∩	Низбег.	VII-VIII; V-VI	12?	48
<i>C. persicum</i> Baker	Ливан, Сирия, Ю. Анатолия, СВ. Ирак, З. Иран.	Сухие склоны, иногда засоленные почвы. 1000-3300м.	>∩/1	Точеч./ слабо низбег.	VIII-XI; III-V	9	54

Сокращения и условные обозначения: С — север, В — восток, З — запад, Ю — юг, Ц — центр; Низбег. — низбегающее рыльце, Точеч. — точечное рыльце; > — стилодии длиннее тычинок, < — стилодии короче тычинок, = — стилодии равны тычинкам, / — или, || — стилодии прямые, 1 — верхушки стилодиев слегка изогнуты, ∩ — верхушки стилодиев изогнуты, ниж. гор. п. — нижний горный пояс, сред. гор. п. — средний горный пояс. В скобках даны числа хромосом, характерные для редких циторас.

Таблица 2. Синантные виды рода *Colchicum*

Виды	Распространение	Экология	Стило- дии	Рыльца	Цвете- ние, ве- гетация	Числа хромосом	
						x	2n
I. ЮВ. Средиземноморье							
<i>C. ritchi</i> R. Br.	Саудовская Аравия, Из- раиль, Палестина, Сирия	Пустыня	>	Точеч.	XI-I	7	14
<i>C. tuviae</i> Feinb.	Израиль, Палестина	Пустыня	>	Точеч.	XI-I	7	14
<i>C. fasciculare</i> (L.) R. Br.	С. Сирия, Ливан, (Антиливан), Иордания	Степи		Точеч.	XII-III	7	14
<i>C. shimperi</i> Janka	П-ов Синай, Израиль, Иордания, С., З. Саудов- ской Аравии, Сирия, С. Ирак, З., Ю. Иран.	Скальные выходы в пустыне.	>	Точеч.	I-IV	7	14
<i>C. antepense</i> K. Perss.	Ю. Анатолия (Газиантеп)	Степные склоны 600-1000 м.	>	Точеч.	I-III	7	28
<i>C. minutum</i> K. Perss.	ЮЗ. Анатолия	Опушки колючих дубняков, влажные места 1400-1800 м.	=/> /1	Точеч.	I-V	11	44

II. СБ. Средиземноморье							
<i>C. diampolis</i> Delip. & Cheshm.	Болгария	?	>	Точеч.	III-?	9	18
<i>C. chimonanthum</i> K. Perss.	СВ. Греция	Нижн. гор. п. ~200 м.	>	Точеч.	XII-II	8, 9?	32
<i>C. asteranthum</i> Vassil. & K. Perss.	Греция: В. Пелопоннес	ЮЗ. каменистые склоны. 950-1450 м.	/1	Точеч.	XII-I	9	36
<i>C. peloponessiacum</i> Rech. f. & Davis	Греция: С. Пелопоннес.	Сосняки, травянистые склоны, каменистые почвы. 35-500 (800) м.		Точеч.	X-XI	11	44
<i>C. burtii</i> Meikle	З. Анатолия, Греция	Каменистые склоны. 1000-1400 м (изредка субсинантный).		Точеч.	I-III	9	54
<i>C. psaridis</i> Heldr. ex Halácsy	Греция: С. Пелопоннес	Поля, оливковые рощи, каменистая фригана. 500-900 м.	∩	Точеч.	IX-X(XII)	9	54
<i>C. doerflery</i> Halácsy	Греция, Македония, Албания, Болгария.	1500 м.		Точеч.	IV-VI	9	54
<i>C. pusillum</i> Sieber	Греция, Крит, Кипр, Циклады.	Открытые каменистые места. 100 м.		Точеч.	X-XI	9	54
<i>C. hungaricum</i> Janka	Черногория, Македония, Ю. Венгрия.	Каменистые, сухие места.	/1	Точеч.	XII-IV	9	54
IIIа. В. Средиземноморье							
<i>C. stevenii</i> Kunth	Израиль, Ливан, З. Сирия, Кипр, З., Ю. Анатолия, Греция.	Каменистые склоны, маквис. 0-1500м. (изредка субсинантный)	=>	Точеч.	X-XII	9	54
IIIб. Средиземноморье							
<i>C. cupanii</i> Guss.	По побережью Греции, Италии, Сицилии, Сардинии, Франции, Алжира, Туниса.	До 1000 м.	>	Точеч.	IX-XII	9	54
<i>C. triphyllum</i> Kunze	Болгария, Румыния, Средиземноморье до З. Ирана.	Скальные выходы, каменистые степи, у тающих снегов. 700-3000 м.	< /1	Точеч.	XII-IV (Европа) IV-V (Иран)	9	20, 21 (Европа?) 60-62 (Болгария); 42, 50-54 (Турция); 40 (Иран)
IV. Субсредиземноморье-Причерноморье							
<i>C. ancyrensis</i> Burt (= <i>C. biebersteinii</i> Rouy)	ЮВ. Европа, Балканский п-ов Причерноморье. 100-2100 м.	Степь, редколесье.	>	Точеч.	II-IV	9, 10, 11?	20, 21
V. Армянское нагорье и сопредельные территории							
<i>C. szovitsii</i> Fisch. & C. A. Mey.	Ю. Кавказ, С. Анатолия, С. Ирак, С. Иран, З. Копет-Даг.	Луга. 1600-2200 м.	>	Точеч.	III-IV	9	18
<i>C. bifolium</i> Freyn & Sint.	Ю. Закавказье, СВ. Ирак, С. Иран.	Луга. 1800-3200 м.	= /1	Точеч./слабо низбег.	III-IV	9	18
<i>C. zangezorum</i> Grossh.	Ю. Закавказье (Армения, Нахичеван).	Открытые склоны. 400-2000 м..	> =	Точеч.	II-IV	9	18, 54
<i>C. ninae</i> Sosn.	Ю. Армения.	Избыточно увлажненные места. 2000-2100 м.	> = /1	Низбег./слабо низбег., точеч.	IV-VII	?	?
<i>C. goharae</i> Gabr.	С. Армения.	Лес. 300-1800 м.	>	Низбег.	IV-VI	?	?
<i>C. leptanthum</i> K. Perss	СВ. Анатолия.	Каменистые степи. 600-700 м	>	Точеч.	II- III?	9	18
<i>C. serpentinum</i> Woronow ex Misz.	СВ. Анатолия (Артвин).	Степь, голые известняковые склоны. 250-1800 м	= />	Точеч.	I-II	9	18, 20, 22
<i>C. crocifolium</i> Boiss.	ЮЦ. Анатолии, Иран, Ирак, С. Сирия.	Сухие, открытые места. 250-2100 м.	> /1	Точеч.	XII-III	7	14
<i>C. hirsutum</i> Stef.	ЮВ. Анатолии: между Тигром и Ефратом.	Субальпийские луга.		Точеч.	IV-V	7	14
<i>C. lagotum</i> K. Perss.	СВ. Анатолия (Эрзрум).	Серпентиновые склоны. До 1900 м.	>	Точеч.	III-IV	7	14
<i>C. munzurense</i> K. Perss.	ЦВ. Анатолии (Тенсели).	Светлые дубовые леса, известняки. 950-1000 м.	=>	Точеч.	I-III	7? 12?	24
<i>C. freynii</i> Bornm.	С. Иран.	400-1600 м.	=>	Точеч.	I-IV	9	54
<i>C. varians</i> (Freyn & Bornm.) Dyer (= <i>C. bakhtiaricum</i> Mati & Iranshahr)	З. Иран.	Каменистые открытые места, пески.	>	Точеч.	II-V	11?	46
VI. Центральная Азия							
<i>C. kesselringii</i> Regel	Ц. Азия, Иран.	Открытые склоны. 900-4000 м.	>	Точеч.	II-VI(VII)	9	54
<i>C. luteum</i> Baker	Ц. Азия, Гималаи, С. Индия, Пакистан.	Опушка леса, луга. 800-3400 м.	=> /1	Точеч.	VI-VIII	9	38, 54

Результаты работы

Гистерантные виды рода *Colchicum*. В соответствии с данными по гистерантным видам (Таблица 1, Карта 1) выявляется непрерывность их ареалов в средиземноморском регионе, начиная с его юго-восточной части, через западную Турцию, Балканский полуостров и далее до Италии, юга Франции, Пиренейского полуострова и Северной Африки. Ареал *C. autumnale* делает почти непрерывным распространение рода и в Субсредиземноморье. Несколько видов имеют типичный эвксинский тип ареала. С другой стороны, вид *C. speciosum* кроме Причерноморья приводится и для Северного Ирана, что, вероятнее всего связано с его приуроченностью к реликтовым лесам кавказской флоры. Что же касается V географической группы, связанной с Армянским нагорьем, то она самая малочисленная — представлена всего тремя видами.

По морфологическим признакам (Рис. 1) — длины стилодиев относительно тычинок и формы рылец, из 19 видов I группы (Юго-Восток Средиземноморья) 6 имеют стилодии превышающие тычинки (иногда равны им) и точечную форму рылец, что сводит к минимуму возможность самоопыления, у 6 видов вершины стилодиев изогнуты и рыльце низбегающее, что наоборот повышает вероятность самоопыления, остальные представлены промежуточными формами.

Во II группе (Северо-Восточное Средиземноморье — Западная Анатолия и Балканский полуостров) 20 видов *Colchicum*. Из них у 5 видов довольно четко выражены морфологические механизмы, способствующие самоопылению, еще у 6, наоборот, препятствующих самоопылению. У остальных эти признаки вероятнее всего не исключают полностью самоопыления, но снижают его вероятность — отмечено много примеров коротко низбегающих рылец, вариабельность по длине стилодиев — они могут быть как равны тычинкам, так и выше них.

В III группе из Центрального и Западного Средиземноморья 9 видов. Из них 4 вида обладают или более короткими, чем тычинки, стилодиями, или же достаточно выраженным низбегающим рыльцем, то есть морфологическими признаками, увеличивающими вероятность самоопыления. Только у *C. nanum* и *C. corsicum* особенности стилодиев, наоборот, уменьшают возможность самоопыления (стилодии превышают тычинки, рыльце слабо низбегающее). К сожалению, не для всех видов удалось уточнить морфологию стилодиев.

IV Субсредиземноморско-Причерноморская группа представлена 7 видами, из которых только *C. fominii* и *C. arenarium* обладают морфологией стилодиев и рылец, снижающей вероятность самоопыления, которая у остальных видов сохраняется.

Сходная ситуация в V группе (Армянское нагорье с сопредельными территориями — 3 вида), где только у *C. persicum* стилодии с промежуточной морфологией и в какой-то мере могут быть препятствием для самоопыления.

Особый интерес представляют числа хромосом обсуждаемых гистерантных видов. В I группе (Юго-Восточное Средиземноморье) можно с определенностью говорить о 3 вариантах основного числа — $x=7$, $x=9$ и $x=11$. В группе по одному диплоидному виду с $x=7$ и $x=9$ (*C. antilibanoticum*, *C. hierosolymitanum*) и 3 — с $x=11$ (*C. feinbruniae*, *C. polyphyllum*, *C. sanguicole*). Одиннадцать видов этой группы гексаплоиды с основным числом $x=9$ ($2n=54$), *C. cretense* — тетраплоид ($2n=36$). У *C. davisii* и части популяций *C. baytopiorum* $2n=46$, то есть можно предположить какие-то генетические перестройки, возможно связанные с анеуплоидией или гибридизацией. Диплоидные виды приурочены как к равнинной местности, нижнему горному поясу, так и высокогорьям (*C.*

antilibanoticum), при этом только *C. antilibanoticum* и *C. sanguicole* являются явными перекрестниками, тогда как для остальных диплоидов вероятность самоопыления сохраняется. Время цветения у видов этой группы охватывает период от сентября (реже августа) до октября-ноября (реже — позже).

Таким образом, гистерантные виды I группы демонстрируют значительное многообразие признаков морфологии, значительную экологическую амплитуду и вариабельность не только по основному числу хромосом, но и генетическим перестройкам на их основе. В этой группе уже можно говорить о выраженной тенденции к полиплоидии.

Во II группе (Северо-Восточное Средиземноморье) нет диплоидов, в основном это гексаплоиды с $x=9$ ($2n=54$) и только у *C. balansae* есть популяции с $12x$ ($2n=54, 108, 106, 110$). Для 4 видов этой группы несколько трудно определиться с основным числом, здесь возможны варианты — $x = 7, 11, 12$. Вероятность самоопыления, обусловленная соответствующей морфологией, для многих видов этой группы также сохраняется. Они, в основном, приурочены к нижнему и среднему горным поясам, сроки их цветения более ранние по сравнению с видами I группы — август-сентябрь (у *C. macedonicum* даже июль), что возможно связано со сдвинутостью этой области относительно I группы к северу и к большим высотам.

Сходная ситуация характеризует виды III группы из Центрального и Западного Средиземноморья — для них характерна гиперполиплоидия на основе $x=9$. Только в этой части ареала рода отмечен уровень пloidности $24x$ (*C. corsicum* — $2n=216$). Здесь преобладают морфологические типы стилодиев, рылец пестиков, способствующие самоопылению. Амплитуда сроков цветения для видов этой группы сравнима с таковыми в I группе, что также, вероятно обусловлено географией.

Для видов из IV и V групп (Субсредиземноморье-Причерноморье, Армянское нагорье с сопредельными территориями), если судить по морфологическим признакам стилодиев и рылец пестиков, сохраняется выраженная тенденция к самоопылению. В то же время уровень пloidности гистерантных видов в этой части ареала ниже, чем в Средиземноморье — это тетраплоиды с $x=7, 9$. Анеуплоидия характеризует многие виды IV группы. В V группе следует отметить *C. kotschyi* с $2n=20$. Вероятнее всего это анеуплоидная перестройка или результат гибридизации. *C. kotschyi* — единственный вид, который можно считать диплоидом, произрастающим вне территории Юго-Восточного Средиземноморья.

Синантные виды. Для синантных видов (Таблица 2, Карта 2) по всем обсуждаемым признакам выявляются несколько иные закономерности. Ареал синантных видов *Colchicum*, как на это указывал еще Стефанов (1926), практически совпадает с ареалом рода, не считая севера и запада Европы. Но из 34 видов наибольшее число сосредоточено на достаточно компактной территории, охватывающей Юго-Восточное Средиземноморье (5 видов), Армянское нагорье с сопредельными территориями (13 видов), Анатолию и Балканский полуостров (12 видов). Виды *C. stevenii*, *C. cupanii* и *C. triphyllum* выделены в отдельные группы IIIa, IIIб, так как по ареалу они не вписываются ни в одну из основных групп. *C. stevenii* распространен по всему Восточному Средиземноморью, у двух других видов ареал охватывает все Средиземноморье (*C. triphyllum* доходит до запада Ирана). Два вида *C. kesselringi* и *C. luteum* из Центральной Азии также образуют новую VI группу.

По морфологии стилодиев, их длине относительно тычинок и форме рылец пестиков отмечено следующее. В I группе видов, ареалы которых ограничены Юго-Восточным Средиземноморьем, следует говорить о полном или почти полном отсутствии морфологических предпосылок,

способствующих самоопылению. У них точечные рыльца пестиков, стилодии прямые или слегка с изогнутым апексом, обычно превышающие тычинки.

Время вегетации этих видов, которая начинается с цветения, приурочено к глубокой осени (ноябрь) или началу зимы (декабрь-январь), что вероятнее всего связано с началом влажного сезона для этих обитателей пустынь и других аридных местообитаний.

Во II группе видов с Северо-Восточного Средиземноморья ситуация несколько иная — у двух видов (*C. diampolis*, *C. chimomanthim*) те же закономерности, что и в предыдущей группе. У остальных — морфология не исключает возможности самоопыления, несмотря на наличие прямых стилодиев и точечного рыльца, так как длина стилодиев относительно тычинок неопределенная. Есть вид с изогнутым апексом стилодиев (*C. psaridis*).

Начало вегетации в этой группе сильно варьирует. Она начинается или в декабре-январе, или в марте, или же вся вегетация начинается и завершается осенью — в сентябре—декабре. Зимне-весеннецветущий вид *C. burtii* изредка ведет себя как субсинантный, то есть листья у него могут появляться с запозданием, а не одновременно с цветками. Осенне-зимняя вегетация обычна для видов нижнего горного пояса, весенняя — для более высокогорных.

C. stevenii и *C. cupanii*, выделенные в IIIa (Восточное Средиземноморье) и IIIб (Средиземноморье) группы, характеризуются морфологией, препятствующей самоопылению. Их вегетация приходится на сентябрь-декабрь. Листья у *C. stevenii* могут появляться позже — по наблюдениям Feinbrum-Dothan (1986) это связано с запаздыванием осенних дождей. То есть этот вид также может быть субсинантным.

C. triphyllum — единственный вид IIIб группы при точечном рыльце, прямых стилодиях со слабо изогнутым апексом, характеризуется тычинками, превышающими стилодии, то есть вполне способен к механическому самоопылению. У этого вида с очень протяженным ареалом, местообитания варьируют с большой высотной амплитудой от 700 до 3000 м, вероятно потому у него варьирует и время начала вегетации от декабря до апреля.

IV Субсредиземноморско-Причерноморская группа также составлена всего одним видом *C. ancyrensis*, морфология стилодиев и рыльца которого не способствует самоопылению. Весеннецветущий вид нижнего и среднего горных поясов.

В V группе (Армянское нагорье и сопредельные территории) 13 видов, из которых только у самого высокогорного *C. bifolium*, и также высокогорного *C. ninae* морфология стилодиев и рыльца пестика позволяет предположить возможность самоопыления. В этой группе четко прослеживается корреляция между высотой местообитаний и сроками начала вегетации. В январе-феврале могут зацвести виды из нижнего пояса, более высокогорные — позже.

Что же касается центрально-азиатских видов из VI группы, то морфологический механизм, дающий возможность самоопыления, обнаружен у *C. luteum*, ареал которого практически определяет границу ареала рода на востоке. По срокам начала вегетации эту группу характеризуют те же закономерности, что и предыдущую.

Синантные виды, в отличие от гистерантных, имеют два центра распространения видов с диплоидным числом хромосом. Первый центр, как и у гистерантных, это Юго-Восточное Средиземноморье. Здесь сосредоточены виды I группы с основным числом $x=7$ ($2n=14, 28$). Второй центр — Армянское нагорье с сопредельными территориями, где $x=7$ и 9 ($2n=14, 18$).

У видов II группы преобладает полиплоидное число $2n=54$ ($x=9$). Один вид *C. diampolis*, который по мнению

ряда авторов, в том числе и Persson (2007), является синонимом *C. szovitsii*, с чем абсолютно не согласна Габриэлян (2001) — диплоид с тем же основным числом $x=9$, $2n=18$. Есть также тетраплоиды *C. asteranthum* $2n=36$ ($x=9$), *C. minutum* $2n=44$ ($x=11$), и, очевидно, анеуплоид, *C. chimonanthum* $2n=32$. *C. stevenii* (из IIIa) и *C. cupanii* (из IIIб) с хромосомными числами $2n=54$ по этому признаку сближаются со II группой.

Для *C. triphyllum* (из IIIб) приводится варьирование хромосомных чисел — $2n=20, 21$ (Brickell, 1980), $2n=40$ (Иран), $2n=45, 50—54$ (Турция), $2n=60—62$ (Болгария) (Persson, 2009). У вида огромный ареал, большая высотная амплитуда, что, возможно, явилось причиной такого разброса хромосомных чисел, являющихся, вероятно, результатом полиплоидии-анеуплоидии на основе $x=9$. Вид заслуживает отдельного, серьезного исследования. Хромосомное число $2n=20, 21$ характерно и для Субсредиземноморско-Причерноморского вида *C. ancyrensis* (IV группа).

Среди видов V группы, как отмечено выше, есть диплоиды с основным числом $x=9$ ($2n=18$) и с $x=7$ ($2n=14$). Остальные виды, хромосомные числа которых изучены, являются полиплоидами или, возможно, анеуплоидами с основным числом $x=9$. Из этого ряда вычлениаются виды *C. varians* ($2n=46$) и *C. munzurense* ($2n=24$), которые, возможно, являются гибридными видами или анеуплоидами. Именно V группа отмечена наибольшим генетическим многообразием, разными формами генетических перестроек.

Центральноазиатская группа, безусловно, сформировалась на основе $x=9$ ($2n=54$).

Обсуждение результатов и выводы

По результатам анализа гистерантных и синантных видов рода *Colchicum* s. str. выявилось следующее.

Для гистерантных видов рода в Юго-Восточном Средиземноморье представлено практически все многообразие анализируемых признаков: варибельность стилодиев от прямых до слабо или сильно изогнутых в апексе; длина стилодиев превышающая тычинки или равная им; рыльца от точечных до слабо или сильно низбегающих. В этом регионе представлены диплоидные виды с основными числами $x=7, 9, 11$. Выявляется основное направление геномных перестроек — полиплоидия на основе $x=9$ и $x=11$. Из этого региона, вероятно, происходила миграция этих видов с сопутствующим видообразованием в направлении север и запад. Эволюция гистерантных видов протекала с усилением выявленных тенденций в генеративной сфере и по числу хромосом. Для некоторых видов кроме полиплоидизации на основе $x=7, 9, 11$, наблюдаются и другие типы геномных перестроек — анеуплоидия, гибридизация.

Особо надо выделить 3 вида *Colchicum*, которые достигают восточного края ареала гистерантных видов — Армянского нагорья с сопредельными территориями. В этой группе не выражены характерные для рода эволюционные перестройки, что, вероятно, объясняется ее малочисленностью. Эти виды демонстрируют удивительную разнонаправленность как в морфологии стилодиев и рылец, так и в числах хромосом. У видов *C. pashei*, *C. kotschyi* низбегающий тип рылец пестиков, у *C. persicum* — точечный или слабо низбегающий. У *C. kotschyi*, *C. persicum*, стилодии превышают тычинки, у *C. pashei* они или равны или превышают. У видов *C. pashei*, *C. kotschyi* апексы стилодиев изогнуты, у *C. persicum* — слабо изогнуты. Что же касается чисел хромосом, то по этому параметру еще большая неясность. У *C. kotschyi* $2n=20$, вероятнее всего его можно считать диплоидом, результатом хромосомной перестройки, возможно анеуплоидии от $x=9$. У *C. pashei* $2n=48$. Это число отмечено у двух



Карта 1. Распространение хромосомных рас гистерантных видов рода *Solchisium*.

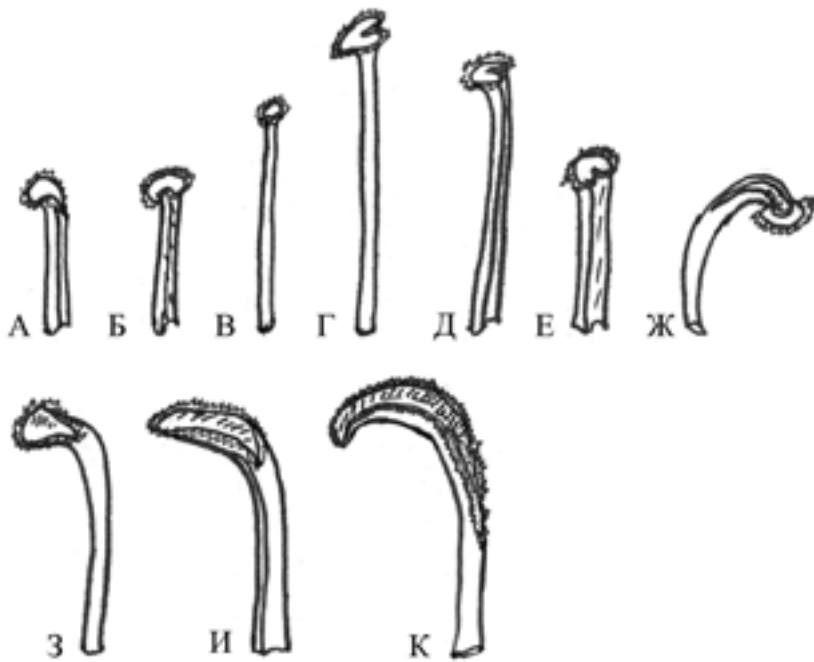
Использован фрагмент карты из книги А. Л. Тактаджаня «Флористические области Земли». Условные обозначения: зеленые точки — виды с $x=7$; красные точки — виды с $x=9$; синие точки — виды с $x=11$; фиолетовые точки — виды с неясным основным числом.

Увеличение диаметра точек соответствует увеличению уровня плоидности видов.



Карта 2. Распространение хромосомных рас синантных видов рода *Solchisium*.

Условные обозначения те же, что на Карте 1.



Схематическое изображение точечных (Б, В, Г, Д, Е), слабо низбегающих (А, З), низбегающих (Ж, И, К) типов рылец у видов рода *Colchicum*: А, Б — *C. bifolium*, В — *C. zangezorum*, Г, Д — *C. szovitsii*, Е, Ж — *C. ninae*, З — *C. umbrosum*, И — *C. autumnale*, К — *C. luzitanum*

видов из II и IV групп как один из вариантов хромосомных чисел у циторас видов с основным числом $x=9$. У *C. persicum* $2n=54$, $x=9$.

У 34 синантных видов иные закономерности эволюции. Виды первого очага — Юго-Востока Средиземноморья — выделяются константностью анализируемых признаков. Почти все они диплоиды с $x=7$ ($2n=14$), один вид *C. antepense* тетраплоид $x=7$ ($2n=28$). Их ареал ограничен только этим регионом за исключением довольно широкоареальных *C. shimperi* и *C. crocifolium*. Второй очаг синантных диплоидных видов располагается на Армянском нагорье и сопредельных территориях. При относительном морфологическом однообразии, отражающем стратегию на снижение вероятности самоопыления, в этом регионе представлены как диплоидные виды ($x=7$; $2n=14$; $x=9$; $2n=18$), так и гексаплоиды ($x=9$; $2n=54$), анеуплоиды, а также виды с числами хромосом, не отмеченными в других частях ареала рода — $2n=24$ (*C. munzurensis*), $2n=46$ (*C. varians*).

По сравнению с первым очагом синантные виды Армянского нагорья выделяются своей эволюционной активностью в сфере геномных перестроек. Вероятно именно из этого очага начался процесс дальнейшей иррадиации синантных на восток и запад ареала рода.

Можно считать доказанным, что основным вектором эволюции в генеративной сфере видов *Colchicum* является постепенная смена морфологии стилодиев и рылец пестиков от структур, снижающих возможность самоопыления, через переходные формы к структурам, способствующим автогамии. Это сопровождается геномными перестройками типа полиплоидии, возможно, анеуплоидии и гибридизации. Активность перестроек такого рода увеличивается по мере отдаления от очагов происхождения как синантных, так и гистерантных видов рода. Возникает вопрос об эволюционной значимости таких трансформаций.

Существует довольно обширная современная литература, в которой обсуждаются вопросы взаимоотношений перекрестного опыления и самоопыления, генетический контроль за этими процессами. Еще Н. В. Первухина (1970), ссылаясь как на работы других авторов, так и собственные наблюдения, указывала на лабильность

способов опыления покрытосемянных, на возможность совмещения перекрестного и самоопыления как компенсаторных механизмов. R. W. Cruden (1977) указывает на автогамию, как адаптацию к разрушенным типам местообитаний. При этом в местообитаниях промежуточного типа наблюдается баланс между двумя типами опыления. По D. W. Schemske & al. (1978), переход к автогамии очень характерен для видов, цветки которых раскрываются в конце зимы — начале весны, когда насекомые мало активны. К. Фегри, Л. Пэйл (1982) считают, что аутбридинг безусловно является важным фактором эволюции и видообразования. Инбридинг может приводить к вырождению гибридов, но и может дать начало новым успешным видам. Они согласны с компенсаторным характером этих типов скрещивания. По А. М. Агаджаняну (1987) переход к самоопылению — характерная особенность популяций на краю ареала вида или при слабой активности энтомофауны. На сходные явления для орхидных указывают А. Dafni, P. Bernhardt (1990). То есть практически все сходится в мнении об адаптивности самоопыления, как компенсаторного механизма для видов, оказавшихся в новых условиях среды, что в конечном итоге может дать начало эволюционным процессам. Это во многом объясняет выявленные тенденции морфологических перестроек у видов *Colchicum* по мере отдаления от очагов происхождения и активного видообразования.

Что же касается увеличения уровня плоидности, то существуют обзорные работы (Агаджанян, 1992), в которых приводятся доказательства того, что полиплоидизация способствует снижению уровня самонесовместимости или даже переходу полностью на самоопыление. Это способствует расширению ареала и повышению адаптивности таксона (Базилевская, 1965). Макроэволюция высших растений, переход от менее сложных групп к более сложным неоднократно сопровождалась увеличением генома (Bennet, Leitch, 2001). Есть работы, которые доказывают адаптивность этого признака (Gregory, 2005; Гамалей, Шереметьев, Пахомова, 2009). Постоянное увеличение уровня плоидности видов *Colchicum* по мере удаления от очагов происхождения и активного видообразования, с уверенностью можно считать адаптацией к новой среде обитания, сопровождающей эволюцию рода.

Гистерантных видов почти вдвое больше, чем синантных. Возникает вопрос — какие преимущества дает гистерантность по сравнению с синантностью? Время вегетативной фазы в жизненных циклах обеих экологических групп примерно одинаково. Изменение жизненного цикла в сторону гистерантности увеличивает время формирования плодов, семян. Это, в свою очередь, может быть связано со степенью дифференциации зародыша. Мною изучены типы зародыша у видов *C. richii*, *C. szovitsii*, *C. speciosum* (Оганезова, 1993, 2008). У синантных видов *C. richii*, *C. szovitsii* зародыш представлен на стадии проэмбрио (недифференцированный), тогда как у гистерантного *C. speciosum* в зародыше дифференцированы корешок, семядоля с проводящими пучками, конус нарастания первых листьев. Дифференцированный зародыш дает колоссальное преимущество — повышает выживаемость проростка, ювенильного растения и соответственно вида в целом. Однако, развитие гистерантности требует особых параметров среды — характерное для рода приземное (близко к поверхности почвы) созревание плодов и семян не может осуществляться в континентальном климате восточной

части ареала рода с довольно холодными, морозными зимами. Именно поэтому гистерантность могла развиваться только в собственно Средиземноморье, включая достаточно умеренное Субсредиземноморье-Причерноморье. То, что гистерантность является производной от синантности, на мой взгляд, является очевидным фактом, так как среди синантных есть виды с переходным к гистерантности жизненным циклом — субсинантные — листья развиваются с некоторым запозданием после цветения; виды с осенним цветением, которые начинают и завершают вегетацию в осенне-зимнее время. Все переходные между синантными и гистерантными видами формы приурочены к Восточному Средиземноморью.

Выводы. Можно утверждать, что синантные виды Юго-Восточного Средиземноморья, с основным числом $x=7$ являются первичными для рода *Colchicum* s. str. В этом регионе контактируют ареалы видов *Colchicum* с ближайшим родственным таксоном южноафриканского происхождения — родом *Androcymbium*. Вероятнее всего, отсюда виды рода мигрировали как на север и далее на запад, так и на восток. Направления миграции определялись особенностями их жизненных циклов. Миграционные процессы на север, северо-запад могли захватить только гистерантные виды, которые уже существовали в первичном очаге происхождения рода. Климатические условия этой части Средиземноморья позволяли видам рода, используя возможность самоопыления, успешно осваивать разные сезоны года. Эволюционные перестройки этой экологической группы видов усиливаются по мере отдаления от первичного очага происхождения. Эволюция гистерантных видов носит линейный характер. Для них, наиболее перспективным оказалось основное число $x=9$ и оптимальный уровень пloidности — гексаплоидный ($2n=54$).

Синантные виды с основным числом $x=7$, достигая Армянского нагорья и сопредельных территорий, сформировали новый очаг диплоидных видов с основным числом $x=9$. Дальнейшие морфологические и геномные эволюционные перестройки дали возможность иррадиации видов из этого очага как в восточном, так и западном направлениях, сопровождающейся видообразованием. В процессе своей эволюции синантные виды также достигли оптимального для рода уровня пloidности $6x$ ($2n=54$) и заняли обширный ареал. Наибольшее число их видов сконцентрировано на территории Армянского нагорья, Анатолии, Балканского полуострова. Таким образом синантные виды в отличие от гистерантных стали активнее эволюционировать только после основания второго очага диплоидных видов с основным числом $x=9$ — их эволюция нелинейна.

Формирование второго очага видообразования синантных видов объясняет почему эволюция этих двух экологических групп, несмотря на первичность синантного жизненного цикла, протекала параллельно (Стефанов, 1926).

Юго-Восточное Средиземноморье, вероятнее всего, является очагом происхождения видов *Colchicum* и одновременно очагом видообразования гистерантных видов. Активным очагом видообразования синантных *Colchicum* с большой вероятностью следует считать Армянское нагорье с сопредельными территориями. Направления миграции гистерантных видов на север—северо-запад, а синантных — на восток скрещиваются на территории Анатолии, что объясняет отмеченное Persson (2007) многообразие видов рода *Colchicum* s. str. в этом регионе.

Благодарности. Благодарю Э. А. Назарову, Е. М. Навасардян за ценные советы при обсуждении рукописи этой работы. Особая благодарность Г. Ю. Конечной и К. Persson, которые помогли мне с литературными источниками.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. М. 1987. Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // Успехи соврем. биол., 103, 2: 298—313.
- Агаджанян А. М. 1992. К вопросу об эволюции самосовместимости у покрытосеменных: геномные мутации // Бот. журн., 77, 7: 1—11.
- Базилевская Н. А. 1965. Роль полиплоидии в акклиматизации растений // Проблемы соврем. бот., 2: 61—65. Москва-Ленинград.
- Бокерия М. Р. 1988. Числа хромосом некоторых представителей родов *Colchicum* и *Merendera* (*Melanthiaceae*) с Кавказа // Бот. журн., 73, 3: 453—454.
- Бокерия М. Р. 1990. О забытом виде *Colchicum* (*Colchicaceae*) из Абхазии // Бот. журн., 75, 2: 199—203.
- Бокерия М. Р. 1999. Карисистематика представителей семейства *Colchicaceae* DC. на Кавказе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 36 с.
- Вавилов Н. И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теорет. основы селекции раст., 1: 75—128. Москва-Ленинград.
- Введенский А. И. 1963. *Colchicum* L. // Флора Таджикской ССР, 2: 184—186. Москва-Ленинград.
- Габриэлян Э. Ц. 1998. Новый эндемичный вид *Colchicum goharae* (*Colchicaceae*) из Армении // Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 12: 16—17.
- Габриэлян Э. Ц. 2001. Род *Colchicum* L. // Флора Армении, 10: 42—52. А. R. G. Gantner Verlag K. G. Ruggel.
- Гамалей Ю. В., Шереметьев С. Н., Пахомова М. В. 2009. Климатический контроль эволюции двудольных // Науч. чтения памяти А. А. Яценко-Хмелевского. Тезисы докл.: 15. Санкт-Петербург.
- Гроссгейм А. А. 1940. *Colchicum* L. // Флора Кавказа, 2: 93—95. Баку.
- Курбанов Д. 1999. *Colchicum szovitsii* (*Liliaceae*) во флоре Копетдага // Бот. журн., 84, 2: 85—87.
- Оганезова Г. Г. 1993. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн., 78, 12: 9—23.
- Оганезова Г. Г. 2007. К вопросу о комплексе родов *Androcymbium*, *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* // Флора, раст., раст. ресурсы, 16: 39—47.
- Оганезова Г. Г. 2008. Структура семени и система лилейных. Ереван. 248 с.
- Оганезова Г. Г. 2008. О проблеме таксономической категории род (на примере комплекса родов *Androcymbium-Colchicum* s.l., сем. *Colchicaceae*) // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Матер. межд. конф.: 149—152. Ереван.
- Первухина Н. В. 1970. Проблемы морфологии и биологии цветка. Ленинград. 168 с.
- Погосян А. И. 1997. Числа хромосом видов однодольных из Закавказья // Бот. журн., 82, 6: 117—118.
- Сосновский И. Д. 1949. О нескольких новых видах и формах армянской флоры // Труды Бот. сада АН АрмССР, 11: 5—10.
- Стефанов Б. 1926. Монография на роды *Colchicum*. София. 100 с.
- Тахтаджян А. Л. (ред.) 1990. Числа хромосом цветковых растений СССР. Москва. 508 с.
- Фегри К., Пейл Л. 1982. Основы экологии опыления. Москва. 377 с.
- Федоров Ан. А. (ред.) 1969. Хромосомные числа цветковых растений. Ленинград. 927 с.
- Цвелев Н. Н. 1979. *Colchicum* L. // Флора Европейской части СССР, 4: 218—220. Ленинград.
- Черняховская Е. Г. 1935. *Colchicum* L. // Флора СССР. 4: 23—30. Москва-Ленинград.
- Bennet M. D., Leitch J. 2001. Nuclear DNA amount in *Pteridophytes* // Ann. Bot., 87: 335—345.
- Boissier E. 1859. *Colchicum polyphyllum* Boiss. & Heldr. // Diagnoses plantarum orientalium novarum, 4, 2: 121. Lipsilae-Parisiis.

- Brickell C. D. 1980. *Colchicum* L. // Flora Europea, 5: 21—25. Cambridge.
- Brickell C. D. 1984. *Colchicum* L. // Flora of Turkey, 8: 329—360. Edinburgh.
- Brotero F. M. A. 1804. *Colchicum multiflorum* // Flora Lusitanica, 1: 597. Olissipone.
- Coste H. 1906. *Colchicum* L. // Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes: 298—300. Paris.
- Cruden R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution, 31, March: 32—46.
- Dafni A., Bernhardt P. 1990. Pollination of terrestrial orchids of southern Australia and the Mediterranean region: systematic, ecological and evolutionary implication // Evolutionary biology, 24:193—252. New York.
- Darlington C. D., Wilie A. P. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. London. 519 p.
- Davis P. H., Mill R. R. & Kit Tan (eds.). 1988. Index to Turkish Plant chromosome numbers. *Colchicum* // Flora of Turkey, 10 (suppl.): 389—390. Edinburgh.
- Diñç Düşen O., Sumbul H. 2007. A morphological investigation of *Colchicum* L. (*Liliaceae*) species in the Mediterranean region in Turkey // Turkish Journ. Bot., 31, 5: 373—419.
- Feinbrun-Dothan N. 1986. *Colchicum* L. // Flora Palestina, 4: 26—31. Jerusalem.
- Fridlender A. 1999. Une nouvelle espèce corse de Colchique: *Colchicum arenasii* sp. nov. (*Liliaceae*) // Acta Bot. Gallica, 146: 157—167.
- Gabrielian E. 2000. The genus *Colchicum* in Southern Transcaucasia // Bot. Chron., 13: 229—239.
- Gregory T. R. 2005. The C-value enigma in plants and animals: a review of parallels and an appeals for partnership // Ann. Bot., 95, 1: 133—146.
- Greuter W. 1967. Contributiones floristicae austro-aegeae 10—12 // Candollea, 22: 233—253.
- Goldblatt P. (ed.) 1981. Index to plant chromosome numbers. 1975—1978. 553 p.
- Goldblatt P. (ed.) 1984. Index to plant chromosome numbers. 1979—1981. 427 p.
- Goldblatt P. (ed.) 1985. Index to plant chromosome numbers. 1982—1983. 224 p.
- Goldblatt P. (ed.) 1990. Index to plant chromosome numbers. 1986—1987. 243 p.
- Goldblatt P., Johnson D. E. (eds.) 1991. Index to plant chromosome numbers. 1988—1989. 238 p.
- Goldblatt P., Johnson D. E. (eds.) 1994. Index to plant chromosome numbers. 1990—1991. 238 p.
- Goldblatt P., Johnson D. E. (eds.) 1996. Index to plant chromosome numbers. 1992—1993. 276 p.
- Hoyo A. D., Pedrolo-Montfort J. 2006. Missing links between disjunct population of *Androcymbium* (*Colchicaceae*) in Africa using chloroplast DNA noncoding sequence // Aliso, 22: 606—618.
- Hoyo A. D., Pedrolo-Montfort J. 2008. Phylogeny of *Androcymbium* (*Colchicaceae*) based morphology and DNA sequences // Plant Syst. Evol., 273: 151—167.
- Kit Tan, Iatrou G. 2001. Endemic plant of Greece. The Peloponnese. *Liliaceae* (*Colchicum*): 406—412. København.
- Manning J., Forest F., Vinnersten A. 2007. The genus *Colchicum* L. redefined to include *Androcymbium* Willd. based on molecular evidence // Taxon, 56, 3: 872—882.
- Meikle R.D. 1985. Flora Cyprus. *Colchicum* L., 2: 1593—1596. Kew.
- Moore R.J. 1973. Index to plant chromosome numbers. 1967—1971. *Colchicum* L.: 113—114. Utrecht.
- Persson K. 1988. New species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) from Greek mountains // Willdenowia, 18, 1: 29—46.
- Persson K. 1992. *Colchicum* L. // Flora Iranica, 170: 24—37. Graz.
- Persson K. 1993. Reproductive strategies and evolution in *Colchicum* // Procced. 5th OPTIMA meeting Istanbul, 8—15 Sept. 1986: 397—414. Istanbul.
- Persson K. 1998. Comments on some tessellated *Colchicum* species in the East Mediterranean area // Candollea, 53: 399—418.
- Persson K. 1999a. New and revised species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) from the Balkan peninsula // Plant Syst. Evol., 217: 55—80.
- Persson K. 1999b. The genus *Colchicum* in Turkey. I. New species // Edinb. Journ. Bot., 56, 1: 25—102.
- Persson K. 1999c. The genus *Colchicum* in Turkey. II. Revision of the large-leaved autumnal species // Edinb. Journ. Bot., 56, 1:103—142.
- Persson K. 2000. *Colchicum* L. // Güner A., Özhatay N., Ekim T., Başer (eds.) Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 11 (suppl. 2): 246—265.
- Persson K. 2001. A new soboliferous species of *Colchicum* in Turkey // Bot. Journ. Linn. Soc., 135: 85—88.
- Persson K. 2005. A new Turkish species of *Colchicum* (*Colchicaceae*) related to *C. boissieri* // Edinb. Journ. Bot., 62, 3: 181—192.
- Persson K. 2007. Nomenclature synopsis of the genus *Colchicum* (*Colchicaceae*) with some new species and combinations // Bot. Jahrb. Syst., 127, 2: 166—242.
- Persson K. 2009. *Colchicaceae. Colchicum* // Marhold K. (ed.) IAPT/IOPB chromosome data 7. Taxon, 58.1: 181—183.
- Schemske D.W., Wilson M. F., Melampy M. N., Littler L. L., Werner L. B. 1978. Flowering ecology of some spring woodlands herbs // Ecology, 59: 351—366.
- Vassiliades D. & Persson K. 2002. A new winter-flowering species of *Colchicum* from Greece // Preslia, Praha, 74: 57—65.
- Vinnersten A., Manning J. 2007. A new classification of *Colchicaceae* // Taxon, 56, 1: 171—178.
- Wendelbo P. 1985. Genus *Colchicum* L. // Townsend C.C., Guest & al. (eds.) Flora of Iraq, 8: 44—53. Baghdad.

Институт ботаники НАН РА, 0063, Ереван,
ул. Ачарян 1; marina-oganezova@rambler.ru