

Н. П. СТЕПАНЯН-ГАНДИЛЯН

К ЭВОЛЮЦИИ *PUNICA GRANATUM* L.
(*PUNICACEAE*)

В контексте эволюции цветковых рассматриваются вопросы происхождения и эволюции анцестральной формы *Punica granatum* L. Литературные данные и гипотеза о тропическом происхождении этого реликтового вида сопоставляются с материалами, полученными в результате биоморфологических наблюдений *P. granatum*. Обобщение имеющихся данных по палеоботанике вида показало, что большая часть находок ископаемого предка граната обнаружена в регионе, включающем Закавказье и Северный Кавказ. Рассматриваются атаксистические изменения у *P. granatum* (ретенции и рекапитуляции), а также тератоморфы, позволяющие лучше понять нормальную структуру граната и эволюцию вида. Применительно к *P. granatum* обсуждаются различные стратегии эволюции (прогрессивная эволюция, идиоадаптация). Черты макро- и микроморфологии современного граната критически оценены с точки зрения их эволюционной древности и адаптивной значимости. Приводятся примеры гетеробатмии у *P. granatum*, которая бывает свойственна древним представителям флоры.

Анализ данных дает возможность предположить, что происхождение предковой формы граната, приурочено к меловому или началу палеогенового периодов и связано с тропическими областями. Будучи реликтовым видом, *P. granatum* в настоящее время отнюдь не «деградирующий реликт», а весьма пластичный и приспособленный к разнообразным экологическим условиям.

Punica granatum, *P. granatum fossilis*, реликт, эволюция, атаксизмы, тератоморфы, гетеробатмия.

Ստեփանյան-Հանդիլյան Ն. Պ. *Punica granatum* L. (*Punicaceae*) տեսակի էվոլյուցիայի շուրջ: Ծաղկավոր բույսերի էվոլյուցիայի համատեքստում դիտարկվում են *P. granatum* տեսակի անցեստրալ ձևի առաջացման և էվոլյուցիայի հարցերը: Գրականության մեջ առկա տվյալները և նոնենու արևադարձային ծագման մասին թեզը համադրվում են *P. granatum*-ի կենսամորֆոլոգիական դիտարկումների ընթացքում ստացած տվյալների հետ: Ամփոփվում են տեսակին վերաբերող հնէարուսաբանական նյութեր, ըստ որոնց, նոնենու ծնողական ձևի բրածո գտածոների մեծ մասը հայտնաբերվել է Անդրկովկասի և Հյուսիսային Կովկասի շրջանում: Դիտարկվում են *P. granatum*-ի մոտ հանդիպող ատավիստական (ռետենցիաներ և ռեկապիտուլյացիաներ) փոփոխությունները, ինչպես նաև տեռատոմորֆները, որոնք թույլ են տալիս ավելի լավ հասկանալ նոնենու նորմալ կազմությունը և տվյալ տեսակի էվոլյուցիան: *P. granatum*-ի վերաբերմամբ քննարկվում են էվոլյուցիայի տարբեր ռազմավարությունները (պրոգրեսիվ էվոլյուցիա, իդիոադապտացիա): Ժամանակակից նոնենու մակրո- և միկրոմորֆոլոգիայի գծերը քննադատորեն գնահատվում են դրանց հարմարվողական արժեքի ու էվոլյուցիոն վաղեմության տեսանկյունից: Բերվում են *P. granatum*-ի մոտ արտահայտված հետերոբատմիայի օրինակները, որը բնորոշ է ֆլորայի առավել հին ներկայացուցիչներին:

Տվյալների զննումը թույլ է տալիս ենթադրել, որ նոնենու ծագումը կապված է կավճի կամ պալեոգենի դարաշրջանների հետ և առնչվում է արևադարձային

շրջաններին: Լինելով ռեիկտային (վերապրուկային), *P. granatum*-ը ներկայումս ամենևին «դեգրադացիա ապրող» ռեիկտ չէ, այլ բավականին ճկուն և փոփոխվող էկոլոգիական պայմաններին հարմարունակ տեսակ է:

Punica granatum, *P. granatum fossilis*, ռեիկտ, էվոլյուցիա, ատավիզմ, տեռատոմորֆ, հետերոբատմիա:

Stepanyan-Gandilyan N. P. On the evolution of *Punica granatum* L. (*Punicaceae*). In the context of the evolution of flowering plants, the issues of the origin and evolution of the ancestral form of *Punica granatum* L. are considered. The literature data and the hypothesis of the tropical origin of that relict species compared with materials obtained during biomorphological observations of *P. granatum*. The investigation of the available palaeobotanical data on *P. granatum* showed that the majority of the known findings of the pomegranate were discovered in the region including Transcaucasia and the North Caucasus. Consideration of atavistic (retentions and recapitulations) and teratological changes at *P. granatum* L. allows to better understand the normal structure, and evolution of that species. As applied to *P. granatum* the different strategies of evolution were discussed (progressive evolution, idioadaptation). The features of the macro- and micromorphology of the contemporary pomegranate critically evaluated with relation to their evolutionary history and adaptive significance. The examples of the heterobatismia at *P. granatum*, which is typical to the ancient representatives of the flora, are considered.

The examination of the data allows assuming that the origin of the ancestor form of the pomegranate related to the Cretaceous or to the beginning of the Paleogene periods and connected with tropical areas. Being a relict species, the pomegranate now by no means could be regarded as a “degrading relict” as it is rather flexible and adaptable to various ecological conditions.

Punica granatum, *P. granatum fossilis*, relict, evolution, atavism, malformation, heterobatismia.

Вид *Punica granatum* L. является одним из двух представителей олиготипного рода *Punica* L. моно-типного семейства *Punicaceae* Bercht. et J. Presl. Будучи реликтовым видом, *P. granatum* в настоящее время продолжает произрастать в пределах своего естественного ареала, являясь весьма полиморфным. Кроме того, данный вид широко распространен в культуре, а его возделывание, как и использование дикорастущего *P. granatum*, представляет значительную практическую ценность. Все это дает основание не согласиться с встречающимся в литературе (Левин, Соколова, 1979; Левин, 2007: 186) определением *P. granatum* как «деградирующего реликта».

Приблизиться к пониманию происхождения и эволюции *P. granatum* можно, используя различные ресурсы. Так, составить представление о ранних этапах формирования анцестральной формы *P. granatum* возможно в контексте эволюции цветковых в меловой период и палеоценовую эпоху. Судить об относительно более поздних периодах (нижний эоцен – верхний плейстоцен) позволяют палеоботанические данные

по *P. granatum* L. *fossilis*. Важна также оценка эволюционной значимости различных признаков современного *P. granatum*. Поскольку данный вид обладает рядом оригинальных черт строения, тщательное изучение его макро- и микроморфологии, фенологии и пр., как и рассмотрение нарушений нормальной структуры (атавизмов и тератоморф) представляет особый интерес в свете эволюционной морфологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования *P. granatum* были предприняты в 2005–2018 гг. на гербарном и живом материале *in situ* и *ex situ*. Большая часть биоморфологических наблюдений дикорастущего граната проводилась в областях его естественного произрастания в северо-восточных (Иджеванском, Ноемберянском) и южных (Гориском, Кафанском, Мегринском) районах Армении.

Живые растения культурного *P. granatum* изучались в различных районах Армении, отдельные наблюдения проводились над гранатом, произрастающим в парковой культуре в Тбилиси, Мцхета (Грузия), Сиде (Турция), Женеве, Лугано (Швейцария).

Исследовались материалы *P. granatum* гербариев ERE, TBI, WIR, LE, W, G, G-BU, G-BOIS, G-DC. Сопоставление *P. granatum* с родственными видами *P. protopunica* Balf. проводилось на основе гербарного материала W, WIR, LE, а также гербарных образцов сокотранского граната, присланных N. Kilian-ом в дар Института ботаники НАН РА из Берлинского ботанического сада.

С применением специфических методов была изучена макро- и микроморфология дикорастущего *P. granatum*, морфогенез цветочных почек, биология опыления и кариология, проводились онтогенетические и фенологические наблюдения, исследовались формации, в которых произрастает *P. granatum* и составлена его эколого-географическая характеристика (Stepanyan, 2007; Степанян, 2011; Степанян-Гандилян, 2017а и др.). Также проведено сравнение *P. granatum* с родственными видами *P. protopunica* и рассмотрены вопросы систематики семейства *Punicaceae* (Степанян-Гандилян, 2017b).

При проведении исследований использованы световые микроскопы МБС-2, МБИ-3 и Laboval-4.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрение данных по филогении цветковых применительно к *P. granatum*

Согласно модели становления цветковых, воссозданной рядом авторов на основании широкого анализа ботанико-географических и систематических связей, магнолиофиты возникли на границе юрского

и мелового периодов и уже в начале мелового периода являлись господствующей группой в растительном мире Земли (Гроссгейм, 1936, 1940; Тахтаджян, 1978, 1987). В течение мелового периода, как известно, древнесредиземноморская флора характеризовалась значительной ролью вечнозеленых деревьев и кустарников, а также некоторых листопадных форм, что объясняется преобладанием в этот период тропического и субтропического климата, переходящего местами в теплоумеренный (Гроссгейм, 1940; Вульф, 1944; Тахтаджян, 1970). Полагают, что к меловому периоду относится возникновение многих родов древесных покрытосеменных, приобретших в дальнейшем черты ксероморфизма (Вульф, 1944), к числу которых, по всей видимости, относится и *P. granatum*. Позже – в палеогене, когда произошло разделение суперматерика Гондвана на отдельные, постепенно удалявшиеся друг от друга части, Древнесредиземноморская флора была представлена, большей частью, типично субтропической растительностью (Тахтаджян, 1970, 1978). К этому же периоду относят возникновение здесь типичных лиственных аридных редколесий (Тахтаджян, 1946; Агаханянц, 1981). Однако, *P. granatum* в этот период, как полагает Р. В. Камелин (1973), наряду с *Ficus carica*, являясь дериватом тропических предков, входил в состав прашибляка. «Во всяком случае, относить гранат к древнесредиземноморским типам (семействам) или к первично-ксерофильным субтропическим (вельвичиевым) типам, вероятно, нельзя – это первично-тропическое... семейство. Непосредственный предковый тип рода *Punica* мог быть распространен по южным островам и архипелагам Тетиса в палеогене, где он и дал в дальнейшем тип *Punica granatum*» (Камелин, 1973: 199).

Начало четвертичного периода ознаменовалось наступлением фазы великих оледенений, и в районах Передней Азии и Средиземья, холодным и континентальным ледниковым периодам Средней и Северной Европы и Азии соответствовали прохладные и влажные «плювиальные периоды», теплым же и влажным интергляциалам соответствовали, наоборот, жаркие и, в то же время, сухие климатические условия (Тахтаджян, 1946). «Эти чередующиеся влажные и сухие периоды, являвшиеся отзвуками грандиозных ледниковых явлений на севере, оказали огромное влияние на растительный мир ... и сильно изменили первоначальные плиоценовые растительные ландшафты» (Тахтаджян, 1946: 53). В результате действия сухих интерплювиальных фаз происходило выпадение из флоры Армении и прилегающих районов Малого Кавказа ряда влаголюбивых форм. Однако, в отличие от многих представителей мезофильной флоры, «сошедших с арены» в течение четвертичного периода,

P. granatum сумел приспособиться и выработать черты, позволившие ему успешно продолжить произрастание.

Рассмотрение столь древних периодов неизбежно базируется на предположениях и догадках. По выражению А. Cronquist-a (1968: 15): «Taxonomy can provide only a somewhat muddy reflection of evolution, but a reflection all the same». Однако, биоморфологические наблюдения над современными видами рода *Punica* согласуются с описанной выше картиной происхождения анцестральной формы граната. К числу признаков, подтверждающих тропическое происхождение *P. granatum* можно отнести, например, ремонтантность, растянутый вегетационный период, явление зимнезелености при соответствующих условиях, рассеяннососудистость (характерная для растений, произрастающих в областях без выраженного чередования времен года), отношение граната к термическим факторам и др. На близость к представителям флоры тропических широт указывает также его автохтонное произрастание в пределах Западногималайской провинции, характеризующейся муссонным климатом. Кроме того, большая часть родов, относящихся к наиболее родственным гранатовым семействам *Myrtaceae* Juss., *Lythraceae* J. St.-Hil., *Sonneratiaceae* Engl. & Gilg., *Melastomataceae* Juss. и др., распространены в настоящее время главным образом в тропиках, лишь незначительное их число растет во внетропической зоне. Произрастание непосредственно близкого *P. granatum* вида – *P. protopunica* также приурочено к тропической зоне.

Таким образом, необходимо согласиться с утверждением А. А. Гроссгейма (1940: 10) о том, что «в составе флоры Восточного Закавказья гранат выступает как реликт древнейшего типа флоры».

ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Об относительно недавней геологической истории произрастания предковой формы граната, охватывающей период нижнего эоцена и верхнего плейстоцена, можно судить на основании палеоботанических данных. В целом, представители рода *Punica* редко встречаются в ископаемом состоянии (Штефырца, 1989). Наиболее древними из известных находок ископаемого граната (*Punica paleogranatum* Kutuzk.) являются отпечатки листьев в слоях, относящихся к нижнему эоцену – нижнему олигоцену в Болгарии (Cernjavskaja et al., 1988). Известно нахождение граната в олигоценовых отложениях юга Франции (Тахтаджян, 1946), есть упоминания о находках ископаемого граната в третичных отложениях на территории современной Прибалтики (Кульков, 1983). Из извест-

ных миоценовых местонахождений на территории бывшего СССР наиболее богатой является находка ископаемого *P. paleogranatum* из раннесарматской (ранний миоцен) флоры Бурсука (Молдова), где было обнаружено 6 отпечатков листа (Штефырца, 1989). Отпечатки листьев *P. paleogranatum* Kutuzk. были обнаружены в верхнесарматских отложениях Армавира (Северный Кавказ), в окрестностях Апшеронска (Краснодарский край), откуда и был, собственно, описан данный ископаемый вид (Кутузкина, 1974). В окрестностях Мексимё (Франция) листья и цветки ископаемого граната были найдены в плиоценовых пластах (De Saporta, 1869, по Декандоль, 1885). Известны плиоценовые местонахождения граната в с. Боздаг в Азербайджане (Баширов, 1964), в Восточной Грузии (Долидзе, 1965). Отпечатки листьев ископаемого граната были обнаружены в отложениях, так называемого, акчагыльского возраста (верхний плиоцен), близ нефтяного промысла Керамал-Нафталан в Азербайджане (Палибин, 1915). Также, ископаемый гранат найден в слоях более позднего, плейстоценового периода в Бинагады (Азербайджан, Апшерон), где был извлечен целый куст, лишенный листьев, и, начавший развиваться в плод цветок граната (Петров, 1939).

На территории Армении ископаемые остатки граната (*Punica granatum* L. *fossilis*) обнаружены И. Г. Габриеляном близ с. Брнакот Сисианского района – это найденные в хорошей сохранности отпечаток и противоотпечаток листа граната (Габриелян, Брух, 2009). Отложения диатомитов, в которых была сделана данная находка, принадлежат сисианской свите, датированной ранним плейстоценом (1,2 – 1 млн. лет) (Bruch, Gabrielyan, 2002). Кроме того, по устному сообщению Габриеляна и А. Папикян, отпечатки листьев *Punica* cf. *granatum* были найдены в нижнеплиоценовых отложениях местонахождения Гортун-1.

Обзор палеоботанических данных позволяет заключить, что в настоящее время большая часть находок ископаемого предка граната обнаружена в регионе, включающем Закавказье и Северный Кавказ и охватывает эпохи нижнего эоцена – верхнего плейстоцена.

Атавизмы и тератоморфы у *P. granatum*

С точки зрения эволюционной морфологии большой интерес представляют атавистические изменения в строении *P. granatum*, при которых, как известно, воспроизводятся признаки, не встречающиеся у родителей или в ближайших поколениях, но имеющиеся у предковых форм. При этом, как отмечает А. Л. Тахтаджян (1943, 1954b), предковая структура никогда не воспроизводится полностью, обнаруживаются лишь отдельные более или менее видоиз-

мененные анцестральные признаки. У *P. granatum* атавизмы встречаются относительно часто, что, возможно, объясняется реликтовостью данного вида. К таковым относится, например, дихотомическое разделение центральной жилки листа, отмеченное на материале из Армении, а также на гербарном материале и живых растениях из других частей ареала граната. Раздвоение центральной жилки наблюдается как в апикальной, так и в средней части листа (рис. 1)*. Этот признак, относительно часто встречающийся у дикого и культурного граната, указывался нами для *P. granatum*, по-видимому, впервые (Степанян, 2008, 2011) и, возможно, представляет собой ретенцию (сохранение древних свойств в потомстве и их проявление у взрослых растений). Удивительно, что раздвоение средней жилки листа наблюдается также у отпечатка ископаемого листа (образец Г-514а) из местонахождения Гортун-1 (по устному сообщению Габриеляна и Папикян).

В некоторых случаях формирование «двойной» центральной жилки у граната является не атавизмом, а следствием фасциации (рис. 2)*.

Другим примером ретенций у граната являются случаи необычного листорасположения. Для *P. granatum* типичным является супротивное листорасположение. При таком листорасположении, как отмечает Тахтаджян (1948: 112), имеют место «своего рода очень сжатые спирали, которые могут в случае атавизма вновь растягиваться и тогда листорасположение вновь становится очередным». Очередное листорасположение считается более примитивным и филогенетически первичным (Арапатьян, 1944, 1967; Тахтаджян, 1948, 1954а, 1970). У *P. granatum* при атавистическом превращении супротивного листорасположения в более примитивное очередное, листья в паре у ювенильных растений смещаются на 0,1 – 0,2 см, у взрослых растений встречается расстояние между листьями в паре 1 см (Stepanyan, 2009).

Тератоморфы (тератизмы, уродства) у граната бывают различного происхождения: некоторые из них могут быть результатом травматических повреждений, другие являются следствием грибковых заболеваний, повреждений насекомыми и пр. (рис. 3)*. Тератизмом являются и добавочные чашелистики, которые можно наблюдать на бутонах, цветках и плодах *P. granatum* (рис. 4)*, а также описанные выше фасциации листьев.

В ряду уродств особый интерес представляет единственный известный нам случай образования листьев граната с зубчатым краем листовой пластинки (рис. 5*, гербарий W, сборы Rechinger-a). У *P.*

granatum при относительно большом полиморфизме по размеру и форме листа, цельный край листовой пластинки является константным признаком, и появление листьев с зубчатым краем объясняется, возможно, мутацией.

Иногда наблюдаются листья *P. granatum*, явно отличающиеся от обычных характером жилкования. Для нормального листа *P. granatum* характерно перисто-сетчатое жилкование, при котором боковые жилки (обычно до 10 пар) отходят от главной под углом (45) 60 (85)°; боковые жилки дихотомически разветвляются и сливаются, образуя петли, идущие более или менее параллельно краю листа; недалеко от края листовой пластинки часто образуется второй ряд петлей (рис. 6)*. У листьев граната с необычным жилкованием боковые жилки в меньшем количестве, они отходят от главной жилки в основании листа, под более острым углом (15 – 30°) и располагаются параллельно главной жилке (рис. 7)*.

Тератогенез, как известно, является «поставщиком материала» для эволюции вообще и эволюции культурных растений в частности (Комаров, 1931; Федоров, 1958, 1968; Тахтаджян, 1983; Грант, 1991). Именно так возникли белоцветковые и махровые формы культурного граната (*P. granatum* f. *albescens* и *P. granatum* f. *pleno*). Возникновение махровости у граната происходит за счет превращения тычинок в лепестки, что является «классическим примером» образования таких цветков (рис. 8)*. Однако, в отличие от представителей многих других родов, в случае граната приобретение махровости отнюдь не приводит к потере фертильности – у *P. granatum* f. *pleno* наблюдается успешное завязывание плодов.

У махровых форм культурного граната единожды нам довелось наблюдать развитие второго цветка во внутренней поверхности чашечной трубки. Согласно литературным данным (Nath, Randhawa, 1959; Стребкова, 1974) у культурного граната эта, а также ряд других аномалий, как, например, превращение семянчиков в лепестки и пр., встречаются относительно часто. Как было установлено (Стребкова, 1974), махровость и белоцветковость у граната являются рецессивными признаками. Таким образом, частое появление различных тератоморф у культурных форм *P. granatum*, очевидно, объясняется явлениями инбридинга. В популяциях дикорастущего граната на территории Армении описанные аномалии не встречались. В целом у дикорастущего *P. granatum* на территории его естественного ареала явления тератизма, обусловленные нарушениями нормального морфогенеза, происходят, очевидно, реже, чем у культурного.

* Смотри цветную вкладку

Стратегии эволюции и проявления гетеробатмии у *P. granatum*

Возникновение анцестральной формы *Punica* связано с изменениями, имеющими характер прогрессивной эволюции. Таковым, например, является формирование особой структуры плода граната обыкновенного – гранатины. Своеобразная структура гинецея *P. granatum* (с двухъярусным расположением семенных камер, их обособлением пленчатыми перегородками, образованием на разросшихся плацентах многочисленных семязачатков, кожистой стенки плода) обеспечивает образование большого количества семян, их хорошее питание и надежную защиту. Таким образом, формирование подобной структуры плода повысило общую адаптированность вида.

Не менее важной для выживания граната, как и вообще, выживания древних, архаичных форм, явилась идиоадаптивная эволюция, при которой вырабатывались приспособления, связанные с частными условиями существования. К последним, например, относятся приспособления, повышающие засухоустойчивость граната (мощная корневая система и развитие ксилоподия, переход к листопадности, образование колючек, фенолитмика и т. д.), что было жизненно важно для растений граната в палеогене, и, особенно, в четвертичный период в связи с произошедшими резкими изменениями климата.

Примером идиоадаптации у граната является и эволюция его жизненной формы от деревьев (именно такую жизненную форму имеет более примитивный второй представитель рода – *P. protopunica*) к кустарникам, стелющимся кустарничкам, что, очевидно, связано с расселением граната из области возникновения и первичного развития (предположительно, в тропических областях) в районы с менее благоприятными условиями обитания.

В ходе преобразований такого рода не происходит потери пластичности, то есть, специализация не достигает того уровня, когда наблюдается уменьшение приспособляемости (Тахтаджян, 1966, 1987). Приобретение гранатом подобных ксерофильных черт, очевидно, происходило конвергентно с рядом элементов восточномедиземноморской ксерофильной дендрофлоры (Левин, 1980, 1982). Другими примерами идиоадаптивных преобразований граната являются всевозможные приспособления для опыления, распространения семян, вегетативного размножения и т. д.

Эволюция граната происходила мозаично, что привело к эволюционной разнотупенчатости (гетеробатмии). Так у *P. granatum*, наряду с прогрессивными чертами развития (простая перфорация сосудов, нижняя завязь, отсутствие эндосперма в семенах,

приспособления к засушливым условиям произрастания и пр.), наблюдаются признаки, которые большинством авторов (Тахтаджян, 1948, 1966, 1970, 1987, 2007; Takhtajan, 2009; Имс, 1964; Федоров, Артюшенко, 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Френкель, Галун, 1982 и др.) трактуются как примитивные. Так, листья граната имеют ряд черт строения, считающихся характерными для ранних *Magnoliophyta* – они простые, цельнокрайные, перистонервные, гладкие, часто кожистые. То же относится и к строению цветков *P. granatum* – крупные, актиноморфные, обоеполые. К числу примитивных признаков у *P. granatum* относится и раздельнолепестность, наличие свободных тычинок, массивный связник в пыльнике и др. Известно, что «прогрессивная эволюция... неизбежно приводит к уменьшению числа сходных (одноименных) органов и частей, их олигомеризации» (Тахтаджян, 1966: 16). У граната же, напротив, сохранилось неопределенное (нефиксированное) число лепестков, тычинок, большое число семянпочек. Семяпочки граната имеют тип строения, считающийся исходным в эволюции – краcсинуцелатный с двумя покровами (Поддубная-Арнольди, 1976). Обычная для граната эндозоохория была характерна для ранних цветковых растений. Кроме того, к числу примитивных черт у *P. granatum* относятся: тип прорастания, при котором семядоли целиком выходят из семени и берут на себя функцию фотосинтеза; двухклеточная пыльца; наличие как анемофилии, так и энтомофилии и пр.

Такая выраженная гетеробатмия особенно характерна для наиболее древних представителей цветковых растений, к которым и относится *P. granatum*.

Являясь безусловным палеогеновым реликтом, гранат на наш взгляд, в настоящее время отнюдь не деградирующий реликт – «эволюционно неперспективный», «аутсайдер эволюции», как пишет о нем Г. М. Левин (2007: 186). Еще А. А. Гроссгейм (1940: 40; 1960) отмечал, что «представление о реликте, как об обязательно вымирающем растении, узко и неверно. Реликты – биологически и экологически весьма разнообразная группа, из которой можно черпать материал для культуры, не боясь вырождения и вымирания»; «самые древние по происхождению реликты могут в настоящее время выступать как адаптанты..., так что один только возраст реликта сам по себе вовсе не может служить показателем его роли в современной флоре». Это в полной мере относится к *P. granatum*, распространившемуся из области своего естественного распространения и ныне произрастающему в культуре на довольно обширных площадях. Гранат, будучи персистентным видом, является одновременно весьма пластичным и, очевидно, не подвержен деградации.

ВЫВОДЫ

Возникновение предковой формы современного рода *Punica* происходило, по-видимому, в меловом или начале палеогенового периодов и связано с тропическими областями. Предположение о тропическом происхождении анцестральной формы граната подтверждается данными по географии рода, а также биоморфологическими наблюдениями над современными видами рода *Punica*. В частности, для *P. granatum* характерны такие свойственные тропическим видам признаки, как ремонтантность, растянутый вегетационный период, явление зимнезелености, рассеяносудистость и пр.

Рассмотрение нарушений нормальной структуры *P. granatum* важно для понимания эволюции этого вида. У граната наблюдаются аномальные структуры, относящиеся к трем основным типам: ретенции, рекапитуляции и тератоморфы. Первые два из них имеют атавистическую природу и представляют наибольший интерес с точки зрения эволюционной морфологии. Так, например, дихотомическое разветвление центральной жилки, относительно часто встречающееся у *P. granatum*, является наиболее примитивным типом жилкования и в целом нетипично для современных *Magnoliophyta*. Эта и другие рассмотренные атавистические изменения характерны для представителей эволюционно древних родов, к которым и относится *P. granatum*.

Явления тератизма наиболее часто отмечаются у культурного, а не у дикорастущего граната (особенно у его махровых и белоцветковых форм), и объясняются явлением инбридинга. Образование тератоморф играет важную роль в эволюции культурных растений, что справедливо и в отношении *P. granatum*.

В эволюции *P. granatum* прослеживаются следующие основные стратегии: прогрессивная и идиоадаптивная. Для граната характерна гетеробатмия – наряду с прогрессивными чертами развития у *P. granatum* наблюдается ряд примитивных признаков. Подобная выраженная гетеробатмия бывает характерна для наиболее древних представителей флоры.

В целом, будучи реликтовым видом, *P. granatum* является одновременно весьма пластичным, приспособленным к разнообразным экологическим условиям и, следовательно, эволюционно перспективным.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаханиянц О. Е. 1981. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза. Москва. 269 с.
- Арапатьян А. Г. 1944. Три случая атавизма в листорасположении // Докл. АН Арм ССР, 1, 4: 5-7.
- Арапатьян А. Г. 1967. Листорасположение и числа Фибоначчи // Биол. ж. Арм., АН Арм ССР, 20, 11: 69-84.
- Баширов О. М. 1964. Новые данные об апшеронской флоре Азербайджана (Боздаг, Ширакская степь) // Доклады АН Азерб. ССР, 20, 7: 47-50.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. Изд. АН СССР. М., Л. 545 с.
- Габриелян И. Г., Брух А. А. 2009. Ископаемый гранатник (*Punica granatum fossilis*, *Punicaceae*) из сисианской свиты южной Армении (ранний плейстоцен) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 17: 81-83.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. Москва. 488 с. (V. Grant. 1985. The Evolutionary Process. A Critical Review of Evolutionary Theory. New York).
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку. 259 с.
- Гроссгейм А. А. 1940. Реликты Восточного Закавказья. Баку. 41 с.
- Гроссгейм А. А. 1960. В горах Талыша. Изд. АН СССР. Москва. 120 с.
- Декандоль А. 1885. Местопроисхождение возделываемых растений. Санкт-Петербург. 490 с.
- Долидзе Ж. Ш. 1965. Новые данные об акчагыльской флоре Грузии // Сообщ. АН Груз. ССР, 40, 2: 375-379.
- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. Москва. 496 с.
- Камелин Р. В. 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. 354 с.
- Комаров В. Л. 1931. Происхождение культурных растений. Москва-Ленинград. 238 с.
- Кульков О. П. 1983. Культура граната в Узбекистане. Ташкент. 191 с.
- Кутузкина Е. Ф. 1974. Некоторые представители средиземноморской флоры в верхнем сармате Краснодарского края // Бот. журн., 59, 2: 251-260.
- Левин Г. М. 1980. Материалы к познанию семейства *Punicaceae* // Бот. журн. 65, 3: 427-430.
- Левин Г. М. 1982. Материалы к познанию эволюции семейства *Punicaceae* // Бот. журн. 67, 5: 610-617.
- Левин Г. М. 2007. *Punica granatum* (*Punicaceae*): биология, экология и география вида // Бот. журн. 92, 2: 185-211.
- Левин Г. М., Соколова Е. А. 1979. Материалы к изучению *Punica protopunica* Balf. (*Punicaceae*) // Бот. журн. 64, 7: 998-1005.
- Палибин И. В. 1915. Некоторые данные о плиоценовой флоре восточного Закавказья // Изв. Кавказск. Музея. VIII. 3-4: 267-272.
- Петров В. А. 1939. Растительные остатки закированного слоя Бинагадов // Изв. Азерб. Филиала АН

- СССР. Баку. 6: 100-107.
- Поддубная-Арнольди В. А. 1976. Цитозмбриология покрытосеменных растений. Москва. 507 с.
- Степанян Н. П. 2008. К морфологии *Punica granatum* L. (*Punicaceae*) в Армении // Мат. межд. конф. «Актуальные проблемы ботаники в Армении», Ереван: 167 – 171.
- Степанян Н. П. 2011. Дикорастущий гранат (*Punica granatum*) в Армении. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Ереван, 26 с.
- Степанян-Гандилян Н. П. 2017а. Кариологическое изучение дикорастущего граната Армении (*Punica granatum* L.) // Биолог. журн. Армении, 69, 4: 74-78.
- Степанян-Гандилян Н. П. 2017б. Таксономическая ревизия семейства Punicaceae // Новости систематики высших растений. Санкт-Петербург. [публ. 2018]. 48: 110-117.
- Стребкова А. Д. 1974. Махровый пестро-розовый гранат и его происхождение // Доклады АН АзССР, Баку, 3: 84-87.
- Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволюционной морфологии) // Тр. Ереван. Гос. ун-та. 22: 71-176 в сб. Тахтаджян А. Л. 2007. Грани эволюции. Статьи по теории эволюции. Санкт-Петербург. С. 20-80.
- Тахтаджян А. Л. 1946. К истории развития растительности Армении // Тр. Бот. инст. АН АрмССР. Ереван, 4: 51-107.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Москва. 300 с.
- Тахтаджян А. Л. 1954а. Вопросы эволюционной морфологии растений. Ленинград. 214 с.
- Тахтаджян А. Л. 1954б. Аномалии и атавизмы (принципы эволюционной тератологии) // Вопросы эволюционной морфологии растений. Ленинград: 152-179 (в сб. Грани эволюции. Статьи по теории эволюции. 1943-2006. 326 с.).
- Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Москва. Ленинград. 611 с.
- Тахтаджян А. Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Ленинград. 146 с.
- Тахтаджян А. Л. 1978. Флористические области Земли. Ленинград. 248 с.
- Тахтаджян А. Л. 1983. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн., 68, 12: 1593-1602.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Ленинград. 439 с.
- Тахтаджян А. Л. 2007. На пути к универсальной эволюционной науке // Грани эволюции. Статьи по теории эволюции. Санкт-Петербург. С. 209-285.
- Федоров Ал. А. 1958. Тератология и формообразование у растений // Комаровские чтения, 11, 28 с.
- Федоров Ал. А. 1968. Тератология и закон гомологических рядов Н. И. Вавилова // Бот. журн., 53, 4: 461-469.
- Федоров Ал. А., Артющенко З. Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Ленинград. 349 с.
- Френкель Р., Галун Э. 1982. Механизмы опыления, размножения и селекции растений. Москва. 383 с.
- Штефырца А. Г. 1989. Представители родов *Myrtila*, *Carya*, *Punica* и *Persea* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн., 74, 11: 1552-1558.
- Bruch A., Gabrielyan I. 2002. Quantitative Data of the Neogene Climatic Development in Armenia and Nakhichevan // Acta Universitatis Carolinae. Geologica. 46(4): 41-48.
- Cernjavskaja S., Palamarev E., Petkova A. 1988. Micropaleobotanical and Macropaleobotanical Characteristics of the Paleogene Sediments in Hvojna Basin (Central Rhodopes) // Paleontol. Stratigr. Litol., 26: 26-36.
- Cronquist A. 1968. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Boston. 555 p.
- De Saporta, 1869 (по Декандоль, 1885)
- Nath N., Randhawa G. 1959. Some interesting floral abnormalities in the pomegranate (*Punica granatum* L.) // Indian J. Hort., 16, 1: 20-22.
- Stepanyan, 2007. Armenian wild pomegranate: a rare and relic fruit // Bioversity International. Newsletter for Europe. Rome, 34: 6.
- Stepanyan N. P. 2009. To phenology of seedlings of the wild pomegranate (*Punica granatum* L., *Punicaceae*) // Fl., veg. and plant res. of Armenia, 17: 88 – 92.
- Takhtajan A. L. 2009. Flowering Plants (II Edition). 871 p.

Институт Ботаники НАН РА, Ачаряна 1, 0063 Ереван
E-mail: ninastep.gand1@gmail.com