

KAZIMIERZ BROWICZ

Monografia rodzaju *Colutea* L.¹

WSTĘP

Praca ta została wykonana w latach 1959—1962 na podstawie analizy ponad 3,5 tysięcy arkuszy zielnikowych wypożyczonych z 35 zielników europejskich, azjatyckich i afrykańskich. Niezależnie od tego, dzięki stypendium Polskiej Akademii Nauk, autor miał możliwość przeprowadzenia studiów nad rodzajem *Colutea* w zielniku i w bibliotece Royal Botanic Gardens w Kew i w Edynburgu (w 1959 r.) oraz Instytutu Botanicznego Akademii Nauk ZSRR w Leningradzie i Uniwersytetu w Moskwie (w 1960 r.).

ZARYS HISTORII BADAŃ RODZAJU *COLUTEA* L.

Nazwa *Colutea*, którą zamieścił Linneusz w 1753 roku w „Species Plantarum“ znana była już o wiele wcześniej. Po raz pierwszy użył jej w Starożytnej Grecji Teofrast z Erezu w „Historia Plantarum“. Nie wiadomo jednak jaki gatunek rośliny nazwał tą nazwą Teofrast, niemniej jest rzeczą prawie pewną, że nie był to żaden z gatunków współcześnie zaliczanych do rodzaju *Colutea*. Nieco później o *Colutea* wspomina jeszcze w czasach starożytnych, T. M. Plautus, w komedii „Persa“.

Dalsze wzmianki o *Colutea* pojawiają się dopiero w wieku XVI i dotyczą one *Colutea arborescens*. Pierwszy pisze o niej Ruellius w 1537 roku, w „De natura stirpium libri tres“, a następnie L. Fuchs (1543), Matthiolus (1565), Lobelius (1576), Bauhinus (1650), Jonston (1662). Pierwsza ilustracja *C. arborescens* ukazała się w dziele Fuchsa „New Kreuterbuch“.

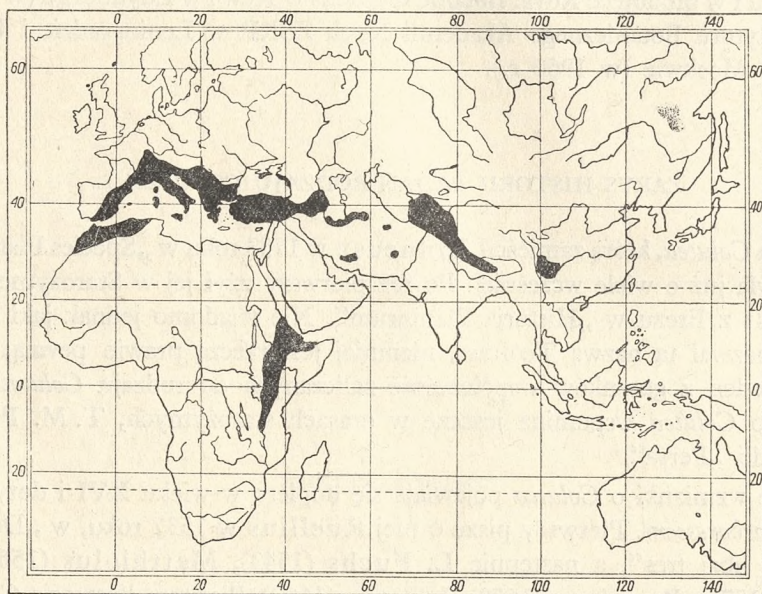
¹ Streszczenie pracy opublikowanej w języku angielskim w „Monographiae Botanicae“ IV, 1963. (The Genus *Colutea* L. — a Monograph. An extended version published in English in „Monographiae Botanicae“ IV, 1963). Pominięto w nim zupełnie opisy gatunków oraz dyskusje nad nimi, wykazy okazów zielnikowych, diagnozy nowych jednostek, indeksy nazw łacińskich, rysunki, mapki punktowe geograficznego rozmieszczenia gatunków oraz wiele fotografii typów zielnikowych.

Linneusz znał tylko jeden gatunek z rodzaju *Colutea* — *C. arborescens*, lecz już w kilkanaście lat po ukazaniu się „Species Plantarum“, Ph. Miller (1768) opisał dwa dalsze: *C. orientalis* i *C. istria*; tak że do końca wieku XVIII znane były 3 gatunki *Colutea*. W wieku XIX opisano jeszcze 11 gatunków, w tym jednego mieszańca.

Pierwszą próbę systematycznego opracowania gatunków z rodzaju *Colutea* podjął w 1872 roku E. Boissier (Flora Orientalis), który podzielił rodzaj na dwie sekcje: *Eucolutea* i *Oreophysa* (obecnie oddzielny rodzaj), a następnie w 1907 roku C. K. Schneider w „Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde“. Opracowanie Schneidera zostało oparte na wnikliwej analizie materiałów zielnikowych i opatrzone w klucz do określania gatunków.

W wieku XX nowe gatunki *Colutea* opisał J. Freyn (1904) — *C. gracilis* i *C. paulsenii*, a następnie B. Fedczenko (1937) — *C. atabajewii* A. L. Tachtadžjan (1940) — *C. komarovii*, K. K. Szaparenko (1941) — *C. hybrida*, *C. jarmolenkoi*, *C. acutifolia*, Parsa (1947) — *C. gifana* i I. A. Ali (1959) — *C. multiflora*.

Na szczególną uwagę zasługuje opracowanie rodzaju *Colutea* przygotowane dla Flory ZSRR przez Szaparenkę. Niezależnie od opublikowania nowych gatun-



Rys. 1. Ogólny zasięg geograficzny rodzaju *Colutea* L.

Fig. 1. Total geographical area of *Colutea* L.

ków, wyjaśnił on cały szereg spornych spraw odnośnie zaklasyfikowania gatunków z rodzaju *Colutea* występujących w ZSRR, szczególnie na Kaukazie i w środkowej Azji. Szaparenko projektował opracowanie monografii rodzaju *Colutea*, jednakże zginął na wojnie w 1941 roku przed zrealizowaniem swoich planów.

W wyniku swojej 3-letniej pracy, autor wyodrębnił w rodzaju *Colutea* 5 dalszych, nowych gatunków, w tym jednego naturalnego mieszańca: *C. atlantica*, *C. davisiana*, *C. insularis*, *C. afghanica*, i *C. x variabilis*, oraz kilka nowych odmian, jak: *C. arborescens* var. *gallica*, *C. cilicica* var. *shaparenkoi*, *C. abyssinica* var. *gillettii*, *C. hybrida* ssp. *longestipitata* i *C. buhsei* var. *densiflora*. Nowy jest również podział na sekcje i podsekcje. Oprócz tego autor zlikwidował niektóre gatunki (np. *C. rostrata* Gilli, *C. rostrata* Sumn., *C. orbicularis* Sumn., *C. brachyptera* Sumn.), a w stosunku do kilku obniżył rangę do odmiany (*C. canescens* Shap., *C. mesantha* Shap. ex Ali), a nawet do formy (*C. breviaolata* Lange). Tak więc, rodzaj *Colutea* liczy obecnie 26 gatunków i 2 mieszańce; jest to o wiele więcej niż do tej pory się przyjmowało.

Niezależnie od tego systematycznego opracowania autor sporządził, na podstawie przejrzanych arkuszy zielnikowych rodzaju *Colutea*, mapki punktowego rozmieszczenia wszystkich gatunków (według sekcji i podsekcji) oraz mapkę rozmieszczenia całego rodzaju.

CHARAKTERYSTYCZNE CECHY RODZAJU *COLUTEA* L.

Niemal wszystkie gatunki *Colutea* są do siebie tak podobne na pierwszy rzut oka, że ich odróżnianie sprawia często dużą trudność. Potęguje to jeszcze znaczna ich zmienność, występowanie form przejściowych oraz być może również mieszańców. Nic więc dziwnego, że liczne okazy zielnikowe są błędnie oznaczone, a w piśmiennictwie jest dużo spornych wzmianek o poglądach na wartość systematyczną niektórych jednostek (np. *C. buhsei*, *C. melanocalyx*, *C. gracilis*). Efektem tego jest bogata synonimika.

W czasie przeprowadzania analizy materiałów zielnikowych starano się znaleźć istotne cechy pozwalające na podział rodzaju na jednostki niższego rzędu oraz na wyraźne rozgraniczenie gatunków. Cechy te uszeregowano według ich przydatności i w tej też kolejności zostały niżej podane. Trzeba jednak zaznaczyć, że żadna z tych cech wzięta pojedynczo nie może służyć dla wyznaczania granic systematycznych poszczególnych gatunków. Ważna jest przede wszystkim kombinacja cech (np. rozróżnianie *C. atlantica* i *C. arborescens*).

Celem prawidłowego określania sekcji, podsekcji i gatunków należy zwrócić uwagę na następujące 16 cech, z których 9 pierwszych (a zwłaszcza cechy kwiatu) ma podstawowe znaczenie.

1. Ciernistość pędów.
2. Zakończenie wierzchołka łódeczki.
3. Owłosienie załężni.
4. Kształt skrzydełek i ich długość.
5. Długość kwiatów.
6. Barwa kwiatów.
7. Ilość kwiatów w kwiatostanie.
8. Długość ząbków kielicha i charakter wcięć między ząbkami.

9. Ilość par listków.
10. Wielkość i kształt listków.
11. Owłosienie listków.
12. Osadzenie liści.
13. Sposób łuszczenia się kory.
14. Długość trzoneczka owocu.
15. Zakończenie wierzchołka owocu.
16. Barwa włosków kielicha.

Pozostałe cechy, jak: wielkość i kształt przylistków, przysadek i podkwiatków, długość ogonków listkowych i szypulek, długość liści, owłosienie pędów, osadki liścia i kwiatostanów, zabarwienie owoców oraz kształt, barwa i wielkość nasion, są najczęściej bez znaczenia. Nie odgrywają one prawie żadnej roli w określaniu gatunków, niemniej starano się je zawsze uwzględnić w diagnozach.

Niezależnie od cech morfologicznych dużą pomocą w określaniu, zwłaszcza okazów zielnikowych pozbawionych kwiatów i owoców, może być znajomość geograficznego rozmieszczenia gatunków i granic ich zasięgów. Wprawdzie niekiedy z braku odpowiednich danych, zasięgi te są jeszcze niedokładnie wyznaczone, to jednak o ich większości posiadamy już wystarczające wiadomości.

Według niektórych autorów (Boissier, Schneider) pomocą w określaniu mogą być takie cechy, jak pęknięcie względnie niepęknięcie dojrzałych owoców na wierzchołku oraz obecność lub brak charakterystycznych drobnych, brodawkowatych utworów na powierzchni listków. Autor jednak wykazał, że posługiwanie się tymi cechami może wprowadzać w błąd, jak np. cecha pęknięcia owoców w przypadku określania suchych okazów zielnikowych.

SYSTEMATYKA RODZAJU *COLUTEA*

COLUTEA LINNAEUS

Synonim: *Baguenaudiera* Bubani

Krzewy bezbronne, rzadziej cierniste, o liściach skrętoległych, nieparzysto, pierzasto złożonych, opadających na zimę. Przylistki drobne. Listki całobrzegie, od jajowatych do okrągławych, po spodniej stronie zwykle przylegająco owłosione, rzadziej obustronnie. Kwiaty 10–25 mm długie, przeważnie żółte, zebrane w groniaste kwiatostany. Przysadki drobne. Żagielek z dwoma małymi zgrubieniami powyżej poznockia. Skrzydełka przeważnie prawie równowąskie, sierpowate lub kolankowo załamane, w miejscu załamania zaokrąglone lub z małą ostrogą. Łódeczka na wierzchołku zaokrąglona lub też z dzióbkiem. Pręciki dwuwiązkowe (9 + 1). Zalążnia wielozalążkowa, naga lub owłosiona. Szyjka słupka na szczycie kapturkowato zagięta, w górnej części wzdłuż brzusznej strony owłosiona. Kielich owłosiony, z 5 mniej więcej równymi ząbkami, po wewnętrznej stronie gęsto owłosionymi. Podkwiatki drobne, przytulone do kielicha. Strąk rozdęty, błoniasty, niepękający lub też otwierający się w górnej części. Nasiona liczne, nerkowate.

Rozmieszczenie. Rodzaj *Colutea* obejmuje 26 gatunków występujących w południowej Europie, północno-zachodniej i wschodniej Afryce, w Zachodniej, Środkowej i Centralnej Azji; od Turcji i Izraela aż po Chiny.

Klucz do określania sekcji rodzaju *Colutea* L.

1. Krzewy cierniste. Kwiaty drobne, stoją pojedynczo lub po dwa Sekc. 4.
Armata
Krzewy bezbronne. Kwiatostany z większą ilością kwiatów 2
2. Łódeczka zakończona dzióbkiem Sekc. 3. *Rostrata*
Łódeczka bez dzióbka, zaokrąglona na wierzchołku 3
3. Kwiatostany 5–30-kwiatowe. Liście z 4–12 parami listków. Skrzydełka szerokie, kształtem zbliżone do łódeczki Sekc. 2. *Multiflora*
Kwiatostany (1) 3–5 (9)-kwiatowe. Liście z 2–7 parami listków. Skrzydełka mniej więcej równo-wąskie Sekc. 1. *Colutea*.

SEKCJA 1. *COLUTEA*

Synonimy: Sect. 1. *Eucolutea* Boiss. (p. max. p.)

Krzewy bezbronne. Liście z 2–6 (7) parami listków. Kwiatostany przeważnie krótsze lub równe podpierającym je liściom, zwykle z 3–5 kwiatami. Kwiaty najczęściej ponad 15 mm długie. Łódeczka na wierzchołku zaokrąglona, bez dzióbka. Skrzydełka mniej więcej równowąskie.

Do sekcji tej należy 13 gatunków.

Klucz do określania gatunków sekcji *Colutea*

1. Załącznia naga 2
Załącznia mniej lub bardziej owłosiona 6
2. Kwiaty żółte, skrzydełka kolankowato załamane 3
Kwiaty innej barwy, skrzydełka bez kolankowatego załamania lub z załamaniem bardzo słabo zaznaczonym 5
3. Listki szeroko odwrotnie jajowate. Liście z 2–3 parami listków. Ząbki kielicha około 5 razy krótsze od rurki 12. *C. persica*
Listki przeważnie eliptyczne. Liście z 3–7 parami listków. Ząbki kielicha około 3 razy krótsze od rurki 4
4. Skrzydełka krótsze lub równe łódeczce; niekiedy nieznacznie dłuższe, lecz wtedy bez ostrogi 2. *C. arborescens* ssp. *arborescens*
Skrzydełka dłuższe od łódeczki, z ostrogą, zwykle brzegiem podwinięte 3. *C. cilicica*
5. Kwiatostany 3–5 kwiatowe. Kwiaty pomarańczowoczerwone 8. *C. acutifolia*
Kwiatostany 1–3-kwiatowe. Kwiaty ciemnobrunatne, niekiedy prawie czarne 9. *C. abyssinica*
6. Wcięcia między ząbkami kielicha ostre 7
Wcięcia między ząbkami kielicha zaokrąglone 8
7. Ząbki kielicha wąskotrójkatne, do 3 mm długie. Kielich i szypułki gęsto, nieco odstające, czarno owłosione 4. *C. melanocalyx*
Ząbki kielicha szerokotrójkatne, do 1,5 mm długie. Włoski na kielichu i szypułce przylegające, mieszane (białe i czarne) 5. *C. davisiana*

8. Liście zebrane w wiązki po kilka lub kilkanaście. Korona na starszych pędach czerwona lub czerwono-brązowa, błyszcząca 9
Liście stoją pojedynczo. Kora na starszych pędach szarobrunatna, matowa 11
9. Liście z 2—3 parami listków. Listki, odwrotnie szeroko jajowate, ponad 10 mm długie 13. *C. hybrida*
Liście z 3—6 parami listków. Listki najwyżej do 10 mm długie 10
10. Kwiaty drobne, do 16 mm długie. Ząbki kielicha 4—5 razy krótsze od rurki 11. *C. gracilis*
Kwiaty duże, 18—20 mm długie. Ząbki kielicha do 3 razy krótsze od rurki 10. *C. istria*
11. Listki okrągłe lub okrągławojajowate 7. *C. armena*
Listki eliptyczne, rzadziej nieznacznie odwrotnie jajowate lub jajowate 12
12. Kwiaty 20—25 mm długie. Skrzydełka równe łódeczce. Owoce na krótkim trzonczku tylko nieznacznie wystającym z kielicha 6. *C. insularis*
Kwiaty zwykle nie większe jak 20 mm. Skrzydełka krótsze lub równe łódeczce. Owoce na trzonczku 2—3 razy dłuższym od kielicha 13
13. Zalążnia tak gęsto owłosiona, że nie widać jej ścianek. Pędy gęsto owłosione, z owłosieniem widocznym jeszcze w drugim roku. Listki eliptyczne, bardzo regularne w kształcie 1. *C. atlantica*
Zalążnia owłosiona, lecz ścianki widoczne. Owłosienie pędów zaznaczone tylko w pierwszym roku. Listki dosyć zmienne: eliptyczne, odwrotnie jajowate lub jajowate 2a. *C. arborescens* ssp. *gallica*.

Podsekcja 1. *Arborescentes* Browicz

Kwiaty przeważnie żółte. Skrzydełko kolankowato załamane. Listki duże, przeważnie eliptyczne lub szerokoeliptyczne. Pędy delikatnie, krótko łuszczące się, po złuszczeniu kory szare lub szarobrunatne, matowe.

Do podsekcji tej należy 7 gatunków.

1. *Colutea atlantica* Browicz

Występuje w północno-zachodniej Afryce: Maroko, Algeria (góry Atlas) i w południowo-wschodniej Hiszpanii, między 500—2500 m n.p.m., najczęściej między 1000—1500 m. Rośnie w zaroślach i w widnych lasach sosnowych (*Pinetum halepensis*) lub dębowych, jak również w murawach naskalnych, na wapieniu i piaskowcu.

Ten nowy gatunek określany był do tej pory jako *C. arborescens*. W północno-zachodniej Afryce reprezentowany jest również przez jedną odmianę *C. atlantica* var. *longeracemosa* (Sennen) Browicz, charakteryzującą się dłuższymi kwiatostanami, złożonymi z 3—9 kwiatów oraz większymi listkami.

2. *Colutea arborescens* Linnaeus ssp. *arborescens*

Synonimy: *C. rubra* Medicus, *C. hirsuta* Roth., *C. florida* Salisb., *C. crocea* Hort., *C. aurantiaca* Hort., *Baguenaudiera arborea* Bubani.

Występuje w całej południowej Europie, od Hiszpanii po Turcję. Przy północnej granicy zasięgu prawdopodobnie w wielu miejscach tylko zdziczała. Rośnie

w widnych, niskich lasach liściastych, lub też nawet sosnowych oraz w zaroślach kserotermicznych na suchych, nasłonecznionych miejscach, szczególnie na wapieniach, od wybrzeży morskich do ponad 1000 m n.p.m., najczęściej jednak tylko do 900 m. Najwyższe stanowisko (około 1600 m) podaje z Tyrolu Hegi.



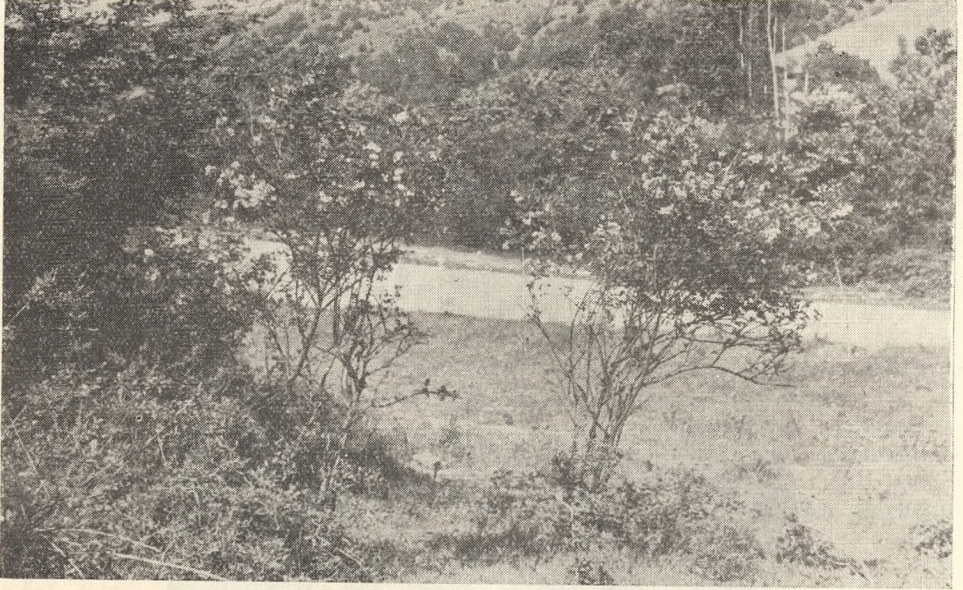
Fot. K. Browicz

Colutea arborescens L. — gałązka z kwiatami

W piśmiennictwie florystycznym i systematycznym wielokrotnie podawano, że *C. arborescens* występuje nie tylko w Europie, lecz również w Małej i Zachodniej Azji. Wszystkie te dane odnoszą się niewątpliwie do innych gatunków, przede wszystkim do *C. cilicica*.

Typowa *C. arborescens* charakteryzuje się nagą zalążnią, jednak w zachodniej części zasięgu (Hiszpania, Francja, częściowo Włochy i Szwajcaria) występuje

podgatunek o załazni owłosionej (mniej lub bardziej) — *C. arborescens* ssp. *gallica* Browicz. Podgatunek ten wytworzył bardzo charakterystyczną formę o drobnych kwiatach (do 15 mm) i skrzydełkach 2 razy krótszych od łódeczki — *f. brevialeta* (Lange) Browicz.



Fot. K. Browicz

Colutea arborescens L. na naturalnym stanowisku w Bułgarii — dolina Bistricy koło Błagojewgradu

Oprócz tego u *C. arborescens* opisano jeszcze następujące formy:

a) znalezione w dzikim stanie:

C. arborescens ssp. *arborescens* f. *macedonica* (Bornmüller) Browicz — o ząbkach kielicha około 5 razy krótszych od rurki.

C. arborescens ssp. *arborescens* f. *microphylla* Tommasini — o drobnych listkach, długości około 5–6 mm.

C. arborescens ssp. *arborescens* f. *nummulifera* G. Beck — o prawie okrągłych listkach, długości 1–1,5 cm.

C. arborescens ssp. *arborescens* f. *monophylla* Jávorka — o liściach zredukowanych tylko do jednego listka szczytowego.

b) formy ogrodowe:

C. arborescens *crispa* — o listkach brzegiem pofałdowanych.

C. arborescens *bullata* — o liściach zaledwie do 4 cm długich, z 2–3 parami listków łyżeczkowato wklęsłych.

2/16. *Colutea x media* Willdenow

Mieszaniec *C. arborescens* i *C. orientalis* o cechach pośrednich, otrzymany w warunkach uprawy przed 1790 rokiem. Pospolity w uprawie. Reprezentowany jest przez szereg trudnych do zidentyfikowania form zbliżonych swymi cechami raz

do jednego, raz do drugiego gatunku macierzystego. Prawdopodobnie daje z nimi wtórne mieszańce, stąd też mylnie określane. Łatwo dziczeje.

3. *Colutea cilicica* Boissier et Balansa

Synonimy: *C. longialata* Koehne

Występuje w Turcji (również w europejskiej części), w ZSRR (Krym, Armenia, Azerbejdżan), w północno-zachodnim Iranie, północnym Iraku, północnej Syrii, Libanie i w północnym Izraelu (?), być może również i w Grecji. Rośnie w niższych położeniach górskich, najczęściej między 500–1400 m n.p.m.; dochodzi jednak do 2000 m. Wschodnia i południowa granica zasięgu nie jest jeszcze dokładnie ustalona. Podawana jest z widnych lasów dębowych lub sosnowych, z zarośli kserotermicznych typu frygany lub makchii oraz ze zbiorowisk stepowych.

Gatunek ten często był mylnie określane jako *C. arborescens*. Charakterystyczną cechą różniącą te dwa blisko ze sobą spokrewnione gatunki jest kształt i długość skrzydełek. *C. cilicica* ma skrzydełka zawsze wyraźnie dłuższe i opatrzone ostrą ostrogą w miejscu załamania, podczas gdy *C. arborescens* ma skrzydełka krótsze lub równe łódeczce, czasem wyjątkowo nieznacznie dłuższe, lecz wtedy nie posiadają one ostrogi.

W niektórych regionach, a zwłaszcza na Krymie i w okolicach Noworosyjska, *C. cilicica* jest reprezentowana przez odmianę charakteryzującą się dłuższymi liśćmi z większą ilością par listków (5–8) oraz dłuższymi i bogatszymi kwiatostanami — *C. cilicica* var. *shaparenkoi* Browicz.

3/16. *Colutea x variabilis* Browicz

Naturalny mieszaniec *C. cilicica* i *C. orientalis* o cechach pośrednich. Znalezionej został na Kaukazie, w południowym Azerbejdżanie, blisko wioski Padar. Mieszaniec ten obok *C. x media* stanowi jeszcze jeden przykład zdolności krzyżowania się gatunków *Colutea* i to nawet pochodzących z różnych sekcji.

4. *Colutea melanocalyx* Boissier et Heldreich

Endemiczny gatunek dla południowo-zachodniej Turcji, znany tylko z kilku stanowisk. Wielokrotnie błędnie podawany z innych rejonów, a zwłaszcza z Półwyspu Bałkańskiego i Kaukazu. Przyczyną tych błędów było określanie gatunków *Colutea* na podstawie zabarwienia włosków kielicha. *C. melanocalyx* obok gęsto, czarno owłosionego kielicha i szypułek oraz owłosień załączni, charakteryzuje się ostrymi wcięciami między ząbkami kielicha, dzięki czemu łatwo ją odróżnić od blisko spokrewnionych gatunków jak *C. arborescens*, *C. cilicica* i *C. armena*.

5. *Colutea davisiana* Browicz

Nowy gatunek występujący w zachodniej Turcji i na wyspach Egejskich. Blisko spokrewniony z *C. cilicica* i *C. melanocalyx* i być może jest tylko ich mieszańcem. Nazwa *davisiana* została nadana na cześć dr P. H. Davisa z Edynburga, który opracowuje obecnie florę Turcji.

6. *Colutea insularis* Browicz

Gatunek endemiczny dla wyspy Rodos, wykazujący duże pokrewieństwo z *C. arborescens* i *C. cilicica*. Od pierwszego gatunku różni się przede wszystkim większymi kwiatami oraz owłosioną załącznią i owocami (na wschodzie swego zasięgu *C. arborescens* ma załącznię całkowicie nagą). Wielkością kwiatów i skrzydełkami zaostrozonymi w miejscu załamania, przypomina *C. cilicica*, jednak różni się od niej owłosioną załącznią i krótszymi skrzydełkami.

7. *Colutea armena* Boissier et Huet du Pavillon

Występuje w tureckiej Armenii oraz w ZSRR, w Azerbejdżanie, na kamienistych skłonach gór, zwykle w niższych położeniach, między 150—1350 m n.p.m., w laskach dębowo-jałowcowych i w zaroślach. Posiada wyraźnie dysjunktywny zasięg, złożony z dwóch części. Mapę punktowego rozmieszczenia tego gatunku opublikował w 1952 roku Grossheim w 5 tomie Flory Kaukazu (wyd. 2).

Gatunek bardzo charakterystyczny i łatwy do rozpoznania na podstawie wielkości i kształtu listków.

Podsekcja 2. *Acutifoliae* Browicz

Kwiatostany 3—5-kwiatowe. Kwiaty do 13 mm długie, pomarańczowoczerwone. Skrzydełka prawie dwukrotnie krótsze od łódeczki, bez kolankowatego załamania. Ząbki kielicha tak długie jak rurka. Listki eliptyczne z ościstym wyrostkiem głównego nerwu dochodzącym do 1 mm.

Do podsekcji tej należy tylko 1 gatunek.

8. *Colutea acutifolia* Shaparenko

Gatunek endemiczny dla wschodniego побереża Morza Czarnego (ZSRR), znany tylko z kilku stanowisk. Pokrewieństwo *C. acutifolia* z innymi gatunkami sekcji *Colutea* nie jest jeszcze dostatecznie jasne, toteż wydzielenie go w osobną podsekcję należy uznać tylko za prowizoryczne.

Podsekcja 3. *Africanae* Browicz

Kwiatostany 1—3-kwiatowe. Kwiaty drobne, do 15 mm długie, ciemnobrązowe, lub nawet prawie czarne. Skrzydełko łukowato wygięte, na zewnętrznym brzegu zaokrąglone, bez kolankowatego załamania.

Do podsekcji tej należy tylko 1 gatunek.

9. *Colutea abyssinica* Kunth et Bouché

Gatunek o stosunkowo dużym zasięgu, obejmującym we wschodniej Afryce: Erytreję, Abisynię, Somali, Ugandę, Kenię, Ruandę i Tanganikę. Występuje w rejonach górskich między 1600—3000 m n.p.m., najczęściej jednak między 2000—2600 m. Rośnie w zbiorowiskach stepowych, w zimozielonych zaroślach oraz na brzegach lasów. W Ruandę gatunek ten był tylko jeden raz zbierany,



Fot. K. Jakusz

Colutea insularis Browicz — isotypus (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris)

na północ od jeziora Mohasi. Na obszarze całego zasięgu *C. abyssinica* jest gatunkiem na ogół rzadkim, występującym tylko lokalnie. Posiada 2 odmiany:

C. abyssinica var. *macrophysa* (Chiov.) Browicz — o dłuższych liściach i większych listkach oraz większych kwiatach i owocach.

C. abyssinica var. *gillettii* Browicz — o mniejszych, żółtych kwiatach i mniejszych owocach (do 4 cm długości).

Podsekcja 4. *Graciles* Browicz

Kwiaty żółte lub pomarańczowożółte. Skrzydełka kolankowato załamane. Listki przeważnie odwrotnie jajowate. Liście często zebrane w wiązki po kilka lub kilkanaście. Kora złuszcząca się w formie długich włókien, po złuszczeniu czerwona, lub czerwono-brunatna, połyskująca.

Do podsekcji tej należą 4 gatunki.

10. *Colutea istria* Miller

Synonimy: *C. halepica* Lam., *C. Pocockii* Ait., *C. pallida* Salisb.

Gatunek po raz pierwszy opisany z uprawy, z Chelsea Physic Garden w Anglii. Występuje w południowej Turcji (góry Amanus), zachodniej Syrii, Libanie, zachodniej Jordanii, Izraelu oraz w północno-wschodnim Egipcie (półwysep Synaj). Rośnie na skalistych zboczach i urwiskach, w pobliżu źródeł, mniej więcej między 700—1500 m n.p.m. Zasięg *C. istria* przypada na rejony wybitnie suche, gdzie ilość opadów w ciągu roku wynosi tylko 90 mm.

11. *Colutea gracilis* Freyn et Sintenis

Występuje w ZSRR (w Turkmenii) oraz w północno-zachodnim Iranie, w górach Kopet-Dag, na zboczach gór i w jarach rzek, między 1000—1500 m n.p.m. Prawdopodobnie tworzy mieszańce z *C. buhsei* (Boiss.) Shap., na co mogą wskazywać niektóre okazy zielnikowe z Turkmenii. Podawana jest błędnie z Afganistanu.

12. *Colutea persica* Boissier

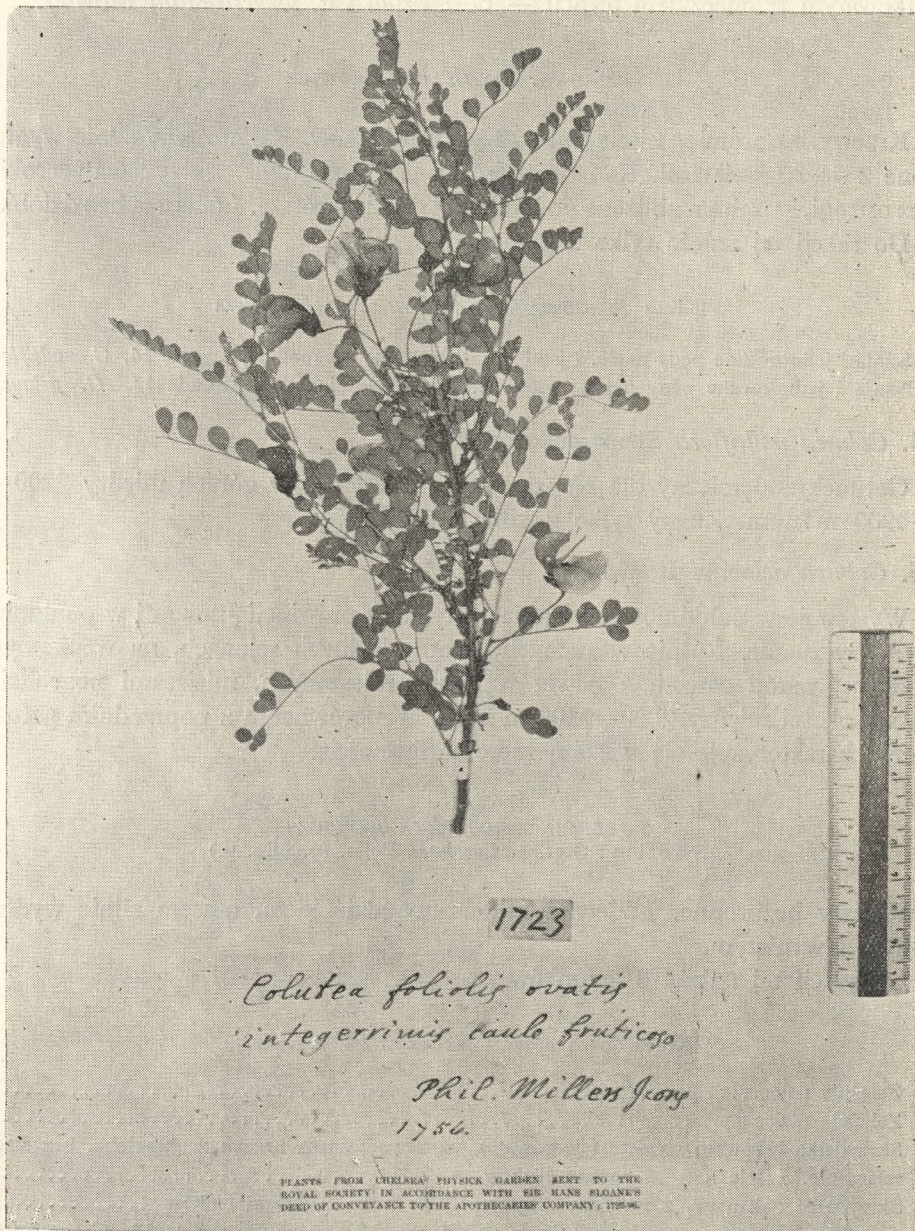
Gatunek endemiczny dla południowego Iranu, gdzie rośnie w górach między 2600—3000 m n.p.m. Znany tylko z kilku rozrzuconych stanowisk.

Jeden z wcześniej opisanych gatunków *Colutea*, a zarazem jeden z najczęściej mylonych i najmniej poznanych. Większość okazów zielnikowych *Colutea* ze Środkowej i Zachodniej Azji figuruje właśnie pod tą nazwą. Ważną cechą diagnostyczną *C. persica* jest naga załącznia i nagi owoc.

13. *Colutea hybrida* Shaparenko

Synonimy: *C. orbicularis* Sumniewicz

Jak dotąd gatunek znany tylko z Azji Środkowej, gdzie występuje w południowo-wschodnim Uzbekistanie oraz w Tadżykistanie. Rośnie w górach między 1000—2200 m n.p.m. Gatunek blisko spokrewniony z *C. persica*, jednak różni się od



Fot. K. Jakusz

Colutea istria Mill. — jeden z klasycznych okazów Ph. Millera (British Museum)

2 Arboretum Kórnickie

niej głównie owłosioną załącznią i nieco dłuższymi ząbkami kielicha. W Tadżykanie występuje również jego odmiana charakteryzująca się długim i cienkim, nitkowatym trzoneczkiem owocu — *C. hybrida* var. *longestipitata* Browicz.

SEKCJA 2. *MULTIFLORA* BROWICZ

Krzewy bezbronne. Liście z 4—12 parami listków. Kwiatostany silnie wydłużone z 5—30 kwiatami. Kwiaty małe, 12—15 mm długie. Skrzydełka szerokie, bez ostrogi, kształtem zbliżone do łódeczki i od niej krótsze. Łódeczka bez dzióbka.

Do sekcji tej należą tylko 2 gatunki.

Klucz do oznaczania gatunków sekcji *Multiflora*

Załącznia i jednoroczne pędy nagie. Listki owłosione tylko po spodniej stronie 14. *C. multiflora*
Załącznia i jednoroczne pędy gęsto owłosione. Listki owłosione obustronnie 15. *C. delavayi*

14. *Colutea multiflora* Shaparenko ex Ali

Gatunek endemiczny dla Nepalu, gdzie występuje w górach między 2200—4900 m npm. Znany tylko z kilku stanowisk.

15. *Colutea delavayi* Franchet

Występuje w południowych Chinach; tylko w prowincji Jünnan i w południowym Syczuanie. Rośnie w suchych, subtropikalnych rejonach, na wapiennym podłożu, wśród zarośli, a nawet w lasach mieszanych, miejscami pospolicie, na wysokości między 2000—3300 m npm. W porównaniu z poprzednim gatunkiem charakteryzuje się większą kseromorficznością.

SEKCJA 3. *ROSTRATA* BROWICZ

Synonimy: Sect. 1. *Eucolutea* Boiss. (p. min. p.)

Krzewy bezbronne. Łódeczka zakończona dzióbkiem, czasem silnie wydłużonym i wygiętym.

Do sekcji tej należy 8 gatunków.

Klucz do oznaczania gatunków sekcji *Rostrata*

1. Załącznia naga 2
Załącznia owłosiona 4
2. Skrzydełko łukowato wygięte (sierpowate), na zewnętrznym brzegu zaokrąglone, bez śladu załamania. Liście z 3—4 parami listków 3
Skrzydełko załamane, z maleńką ostrogą. Liście z 1—2 parami listków 18. *C. atabajewii*
3. Kwiaty zaledwie 11—13 mm długie, pomarańczowoczerwone. Owoc na końcu charakterystycznie zagięte do góry 16. *C. orientalis*
Kwiaty większe, żółte. Owoc bez zagiętego końca 17. *C. jarmolenkoi*
4. Skrzydełka krótsze od łódeczki, łukowato wygięte, bez śladu załamania. Kwiaty do 16 mm długie 17a. *C. jarmolenkoi* var. *hirsuta*



Fot. K. Jakusz

Colutea multiflora Shap. ex Ali, okaz z British Museum, Natural History — London

- Skrzydółka dłuższe lub prawie równe łódeczce, wyraźnie załamane. Kwiaty większe 5
5. Zalążnia słabo owłosiona, tak że jej ścianki są widoczne. Kwiatostany 1—3-kwiatowe 21. *C. afghanica*
Zalążnia gęsto owłosiona, tak że jej ścianki są niewidoczne. Kwiatostany z większą ilością kwiatów 6
6. Łódeczka z długim dzióbkiem (2—3 mm), charakterystycznie wygiętym do góry. Owoce na końcu zaokrąglone, z krótkim, ostrym wierzchołkiem 23. *C. nepalensis*
Łódeczka z małym dzióbkiem. Owoce stopniowo zwężające się w wyraźny, ostry wierzchołek 7
7. Ząbki kielicha co najmniej 5 razy krótsze od rurki, szerokokrójkatne. Skrzydółka z ostrogą 19. *C. buhsei*
Ząbki kielicha tak długie jak rurka, lub tylko 2—3 razy krótsze. Skrzydółka przeważnie bez ostrogi 8
8. Kwiatostany 18—25 cm długie. Liście z 2 parami listków. Listki obustronnie nagie 20. *C. gifana*
Kwiatostany o połowę krótsze. Liście z 2—4 parami listków. Listki po spodniej stronie owłosione, czasem i po górnej 22. *C. paulsenii*

Podsekcja 1. *Orientalis* Browicz

Kwiaty małe, 11—16 mm, przeważnie wielobarwne. Skrzydółka krótsze od łódeczki. Zalążnia naga. Listki okrągławe, lub odwrotnie szeroko jajowate.

Do podsekcji tej należą 3 gatunki.

16. *Colutea orientalis* Miller

Synonimy: *C. aperta* Moench, *C. humilis* Scop., *C. sanguinea* Pallas, *C. cruenta* Ait., *C. versicolor* Salisb., *C. purpurea* Hort.

Gatunek opisany przez Millera w 1768 roku z uprawy, z Chelsea Physic Garden w Anglii, lecz znany już o wiele wcześniej Tournefortowi, który go wprowadził do uprawy. Występuje w ZSRR, we wschodnim i południowym Azerbejdżanie, południowo-wschodniej Armenii, we wschodniej Gruzji i w Dagestanie. Rośnie na suchych, kamienistych skłonach gór między 500—2000 m n.p.m., przeważnie jednak nie wyżej jak 1500 m. Obok *C. arborescens* i *C. x media*, jeden z najczęściej uprawianych gatunków z rodzaju *Colutea*.

17. *Colutea jarmolenkoi* Shaparenko

Znana tylko ze Środkowej Azji, gdzie występuje w Uzbekistanie i w Kirgizji (Dolina Fergańska, pasmo Ałajskie). Na tym samym obszarze występuje jej odmiana o owłosionej zalążni i owocach — *C. jarmolenkoi* var. *hirsuta* Browicz (= *C. brachyptera* Sumniewicz).

18. *Colutea atabajewii* B. Fedstchenko

Synonimy: *C. kopetdaghensis* Shaparenko

Endemiczny gatunek dla Turkmenii, rośnie na bardzo ograniczonym terenie w górach Kopet-Dag, poniżej obszaru występowania *C. buhsei*. Łatwy do odróżnienia od dwóch poprzednich gatunków, gdyż posiada liście tylko z jedną, wyjątkowo z dwoma parami listków.



Fot. K. Jakusz

Colutea jarmolenkoi Shap. — okaz z Instytutu Botanicznego w Leningradzie

Podsekcja 2. *Centralasiaticae* Browicz

Kwiaty duże, zwykle ponad 18 mm długie, jednobarwne, żółte lub pomarańczowożółte. Zalążnia owłosiona. Skrzydełka dłuższe od łódeczki, wyjątkowo równe. Liście często zebrane w wiązki. Listki okrągławe, odwrotnie szeroko-jajowate lub eliptyczne.

Do podsekcji należy 5 gatunków.

19. *Cloutea buhsei* (Boiss.) Shaparenko

Synonimy: *C. persica* var. *Buhsei* Boissier

Występuje w górach Elbursu i Kopet-Dag, w Turkmenii i w północnym Iranie. Rośnie na zboczach gór, w wąwozach i w dolinach rzek, między 800—2600 m npm. Podawany błędnie z Afganistanu, z Tadżykistanu i Uzbekistanu. Z terenu Turkmenii autor opisał nową odmianę *C. buhsei* o gęstych kwiatostanach, z większą ilością kwiatów — *C. buhsei* var. *densiflora* Browicz.

20. *Colutea gifana* Parsa

Gatunek endemiczny dla północnego Iranu, gdzie rośnie w górach Kopet-Dag, na wysokości około 1300 m npm. Znany tylko z jednego stanowiska. Od pozostałych gatunków podsekcji *Centralasiaticae* różni się wyraźnie bardzo długimi kwiatostanami i ostrymi wycięciami między ząbkami kielicha.

21. *Colutea afghanica* Browicz

Endemiczny gatunek dla Afganistanu, gdzie występuje w północno-zachodniej części kraju, między 1600—1900 m npm., znany tylko z kilku stanowisk. Charakteryzuje się bardzo słabo owłosioną zalążnią.

22. *Colutea paulsenii* Freyn

Synonimy: *C. rostrata* Sumniewicz, *C. rostrata* Gilli p. max. p.

Występuje na znacznym obszarze obejmującym południowo-wschodni Uzbekistan, południową Kirgizję, Tadżykistan, północno-wschodni Afganistan i Kaszmir. Rośnie na zboczach gór, w wąwozach i dolinach rzek, na kamienistym (piaskowiec, wapień) lub lessowym podłożu, między 700—3600 m npm., im dalej na wschód tym wyżej. Gatunek przez wiele lat zupełnie zapomniany i często mylony z *C. persica* Boiss. i *C. buhsei* Shap. Wytworzył dwie odmiany, z których pierwsza — *C. paulsenii* var. *canescens* (Shap.) Browicz, występuje w południowym Tadżykistanie, a druga — *C. paulsenii* var. *mesantha* (Shap. ex Ali) Browicz, w południowym Tadżykistanie i w Kaszmirze.

23. *Colutea nepalensis* Sims

Synonimy: *C. arborescens* var. *nepalensis* Baker, *C. kunawarensis* Lipsky, *C. rostrata* Gilli p. min p.

Opisany w 1826 roku na podstawie krzewu znajdującego się w uprawie w Anglii. Krzew ten został otrzymany z nasion przywiezionych z Nepalu. Występuje we wschodnim Afganistanie, w północnym Pakistanie, Kaszmirze, północnych



Colutea afghanica Browicz — holotypus (Botanical Museum, Copenhagen)

Indiach i w Nepalu (skąd jednakże brak okazów zielnikowych). Rośnie w górach między 2000—3800 m n.p.m.; we wschodnich Himalajach nawet powyżej 4000 m. Gatunek bardzo charakterystyczny, gdyż łódeczka opatrzona jest długim i wygiętym dzióbkiem.

SEKCJA 4. *ARMATA* BROWICZ

Krzewy cierniste. Liście z 1—2(3) parami listków. Listki drobne, obustronnie owłosione. Kwiaty małe, stoją pojedynczo lub po dwa. Łódeczka z dzióbkiem. Owoce szerokojajowate, krótko zaostrome.

Do sekcji tej należą 3 gatunki.

Klucz do oznaczania gatunków sekcji *Armata*

- | | |
|---|-------------------------|
| 1. Owoce nagie. Listki najwyżej do 5,5 mm długie, jajowatookrągłe | 26. <i>C. komarovii</i> |
| Owoce owłosione. Listki większe, eliptyczne lub odwrotnie jajowate | 2 |
| 2. Liście do 6 cm długie, a kwiaty do 15 mm. Krzewy słabo cierniste | 24. <i>C. uniflora</i> |
| Liście do 2,5 cm długie, a kwiaty do 10 mm. Krzewy silnie cierniste | 25. <i>C. armata</i> |

24. *Colutea uniflora* G. Beck.

Gatunek endemiczny dla północnego Iranu (prowincja Gilan), Występuje na kilku stanowiskach w zachodniej części gór Elbursu, między 500—1200 m n.p.m.

25. *Colutea armata* Hemsley et Lace

Gatunek endemiczny dla Pakistanu, znany z 3 stanowisk w Beludżystanie, gdzie rośnie w górach między 2300—3000 m n.p.m.

26. *Colutea komarovii* Takhtadzhan

Gatunek endemiczny dla południowego Zakaukazia. Opisany na podstawie okazów zielnikowych pozbawionych kwiatów. Znany tylko z jednego stanowiska.

WIADOMOŚCI O KOPALNYCH GATUNKACH RODZAJU *COLUTEA* L.

Znanych jest 18 gatunków kopalnych rodzaju *Colutea*, opisanych przeważnie z Ameryki Północnej, Grenlandii i z Europy (Szwajcaria, Niemcy, Francja, Włochy); tylko jeden gatunek — *C. cordata* Krysh. podawany jest ze Wschodniej Azji. Opisy tych gatunków zostały sporządzone na podstawie nielicznych odisków i to przeważnie pojedynczych listków, toteż autor ustosunkowuje się krytycznie do ich przynależności systematycznej. W związku z powyższym gatunki kopalne nie mogą być brane pod uwagę przy określaniu wieku, pochodzenia i ewolucji rodzaju *Colutea*.

Poniżej podany jest zestaw tych gatunków kopalnych oraz zaznaczona data ich opisanie:

1. *Colutea antiqua* Heer (1859)
2. *C. boweniana* Lesquereux (1883)
3. *C. cordata* Kryštofovich (1941)
4. *C. coronilloides* Heer (1882)
5. *C. debilis* Heer (1859)
6. *C. edwardsiaefolia* O. Webber (1856)
7. *C. Langeana* Heer (1882)
8. *C. macrophylla* Heer (1859)
9. *C. obovata* Berry (1906)
10. *C. oregonensis* Lesquereux (1883)
11. *C. parcefoliata* Saporta (1862)
12. *C. primordialis* Heer (1882)
13. *C. protozea* Heer (1883)
14. *C. Rinkiana* (Heer)? (1890)
15. *C. Salteri* Heer (1859)
16. *C. sp.* Krassnow (1911)
17. *C. speciosa* Knowlton (1917)
18. *C. valde-inaequalis* Heer (1882).

GEOGRAFICZNE ROZMIESZCZENIE, EWOLUCJA I MIGRACJA

Określenie wieku, pochodzenia i rozwoju rodzaju *Colutea* jest sprawą trudną, zwłaszcza jeśli nie można w tym celu wykorzystać danych kopalnych. W związku z powyższym we wnioskowaniu oparł się autor wyłącznie na pokrewieństwie rodzaju *Colutea* z innymi rodzajami i ich rozmieszczeniu, na współczesnym zasięgu całego rodzaju, jak również zasięgach sekcji, podsekcji i gatunków, oraz analizie cech morfologicznych. Cechy te znajdują się w ściślejszej zależności z warunkami środowiska i podlegają różnego rodzaju zmianom, które najwłaściwiej obrazują główne kierunki ewolucji.

Rodzaj *Colutea* należy do podplemienia *Coluteinae* Taub. (plemię *Galegeae*, rodzina *Leguminosae*). Do podplemienia tego zalicza się oprócz niego jeszcze 8 dalszych rodzajów: *Clanthus* Soland (4 gat., Australia, Nowa Zelandia, Indochiny, Filipiny), *Sutherlandia* R. Br. (1 gat., południowa Afryka), *Eremosparton* Fisch. et Mey. (3 gat., Dagestan, rejon dolnej Wołgi, Azja Środkowa), *Lessertia* DC. (około 40 gat., południowa Afryka, Gwinea), *Sphaerophysa* DC. (2 gat., od Turcji i Kaukazu po wschodnią Syberię, Mongolię i północne Chiny), *Swainsonia* Salisb. (około 50 gat., Australia, Tasmania, Nowa Zelandia), *Smirnowia* Bge. (1 gat., Azja Środkowa) i *Oreophysa* Bornm. (1 gat., północny Iran).

Największe pokrewieństwo wykazuje rodzaj *Colutea* z rodzajem *Oreophysa* z Iranu i rodzajem *Swainsonia* z Australii.

Zasięg rodzaju *Colutea* przypada głównie na Holarctis, podczas gdy zasięgi

większości gatunków z podplemienia *Coluteinae* związane są z *Paleotropis*, *Australis*, *Capensis*, a nawet *Antarctis*. Tak więc zasięg całego podplemienia *Coluteinae*, jak również pokrewieństwo z rodzajem *Swainsonia*, wskazuje w pewnym stopniu na „starość“ rodzaju *Colutea*.

Na podstawie dokładnej analizy zasięgów poszczególnych sekcji i podsekcji oraz oceny cech morfologicznych pod kątem ich dostosowania do warunków środowiska, w jakich gatunki rodzaju *Colutea* występują, autor dochodzi do wniosku, że ewolucja rodzaju przebiegała pod wpływem pogłębiania się suchości klimatu i prowadziła do zaniku cech mezomorficznych na korzyść kseromorficznych.

Przemiany te szły w następujących kierunkach:

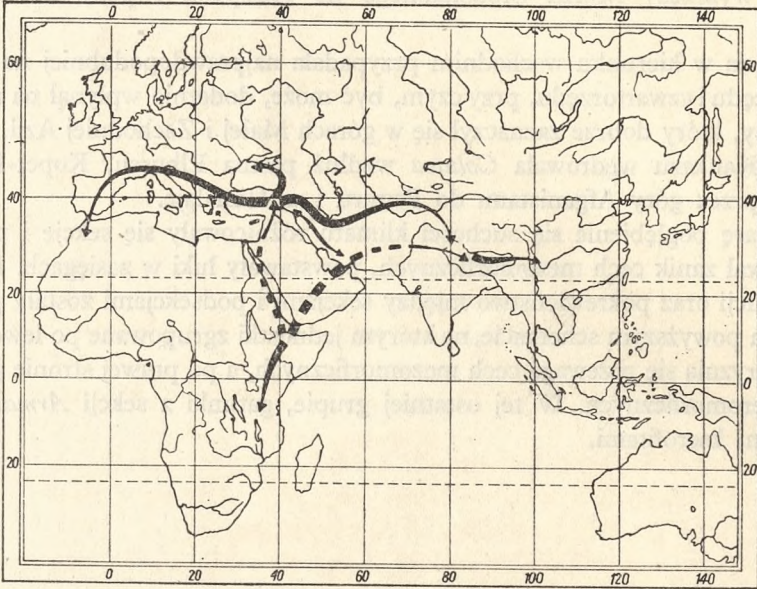
- 1) zmniejszania wysokości krzewów,
- 2) skracania międzywęźli (liście zebrane w wiązki) i pojawienia się cierni,
- 3) zwiększania owłosienia pędów,
- 4) silniejszego złuszczenia się kory, która po złuszczeniu z matowej stała się błyszcząca,
- 5) zmniejszania wielkości liści i ilości par listków aż do jednej pary,
- 6) zmniejszania wielkości listków aż do listków o długości 3 mm.
- 7) zwiększania owłosienia listków aż do obustronnego,
- 8) zwiększania pomarszczenia listków i zaniku widoczności nerwów bocznych,
- 9) zmniejszania ilości kwiatów w kwiatostanach aż do jednego kwiatu oraz długości kwiatów aż do 10 mm,
- 10) pojawienia się owłosienia załąźni i owoców,
- 11) wytworzenia się dzióbka na szczycie łódeczki,
- 12) zmniejszania wielkości owoców,
- 13) pękania owoców na szczycie (łatwiejsze rozsiewanie nasion).

Ewolucja rodzaju *Colutea* i zmiany cech w nakreślonych powyżej kierunkach zachodziły w miarę postępu migracji i to niekoniecznie kompleksowo. Pewne cechy mogły u niektórych gatunków stać się stabilne (np. naga załąźnia u *C. persica*), inne w miarę upływu czasu ulegały daleko idącym zmianom (np. liście i listki u *C. armata*).

Opierając się na powyższych wnioskach oraz na znacznym podobieństwie *Colutea abyssinica* ze wschodniej Afryki i gatunków *Colutea* z sekcji *Multiflora* dziś znacznie od siebie oddalonych (stara dysjunkcja afrykańsko-himalajska), autor przedstawia historię rodzaju *Colutea* w następujący sposób.

Rodzaj *Colutea* pojawił się w trzeciorzędzie, co najmniej w miocenie (jeśli nie wcześniej). Jego ośrodkiem powstania były zapewne górzyste obszary położone między Abisynią a południowym Iranem, które dopiero w pliocenie zostały rozdzielone basenem Morza Czerwonego i Zatoką Perską. Pierwotne gatunki *Colutea*, były to zapewne mezofity względnie półkserofity, wysokie krzewy, które występowały w górach, prawdopodobnie w zbiorowiskach zbliżonych do sawann lub też ciepłych i widnych lasów.

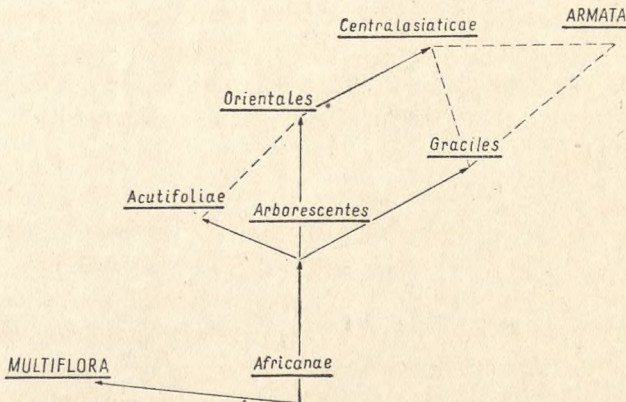
Z pierwotnego ośrodka, być może, że właśnie z gór Abisynii, migracja prowadziła na północ i to w dwóch kierunkach: na północny wschód i północny zachód. Czas tej pierwszej migracji nie mógł być późniejszy jak początek pliocenu. Star-



Rys. 2. Główne kierunki migracji rodzaju *Colutea* L.

Fig. 2. Main migration trend of the species *Colutea* L.

szym szlakiem migracyjnym był szlak północno-wschodni, który prowadził przez południowy Iran, Beludżystan i Indie do Himalajów. Ostatnim śladem tej migracji są rozproszone stanowiska *C. persica* w Iranie.



Rys. 3. Główne kierunki ewolucji oraz pokrewieństwo między sekcjami i podsekcjami w rodzaju *Colutea* L.

Fig. 3. Scheme showing phylogenetical relation of sections and subsections within the genus *Colutea* L.

Drugi szlak prowadził wzdłuż gór pobrzeży Morza Czerwonego i półwysp Synaj do Małej Azji. Z tego obszaru ten główny szlak rozdzielił się na dwie części. Wędrując na zachód przedostała się *Colutea* na Półwysp Bałkański, a następnie wzdłuż wybrzeży Morza Śródziemnego do Hiszpanii i północno-zachodniej Afryki.

Migracja w kierunku wschodnim przypadła najprawdopodobniej na przełom trzeciorzędu i czwartorzędu, przy czym, być może, dodatnio wpłynął na nią okres pluwialny, który dobrze zaznaczył się w górach Małej i Zachodniej Azji. Począwszy od Kaukazu wędrowała *Colutea* wzdłuż pasma Elbursu, Kopet-Dag, następnie przez góry Afganistanu do Pamiru i w Himalaje.

W miarę pogłębienia się suchości klimatu różnicowały się sekcje i podsekcje następował zanik cech mezomorficznych, powstawały luki w zasięgach. Kierunek tej ewolucji oraz pokrewieństwo między sekcjami i podsekcjami zostały przedstawione na powyższym schemacie, na którym jednostki zgrupowane po lewej stronie charakteryzują się przewagą cech mezomorficznych, a po prawej stronie przewagą cech kseromorficznych. W tej ostatniej grupie, gatunki z sekcji *Armata* są już typowymi kserofitami.