

И. Г. ЛЕВИЧЕВ

НЕОТЕНИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ В РОДЕ *GAGEA* (LILIACEAE)

На примере представителей рода показана общая для всех луковичных однодольных трансформация формы листа в результате неотенической дивергенции. Для царства растений актуален феномен ярусной неотении. Род *Gagea* оказался наиболее наглядным средоточием неотенической изменчивости листовых структур в процессе внутривидовой дивергенции, которая и превратила его в крупный (около 300 видов) родовой комплекс из 5 фил, разветвляющихся на 12 секций. Возникновение рода связывается с опушками гумидных лесов, а последовавший выход его представителей на открытые экстремально аридные и холодные территории обеспечил модус неотенических трансформаций, что сопровождалось нанизмом, эфемероидизацией и морфологическими новообразованиями на прикорневом уровне. В пределах «древа» рода четко прослеживается единая структура побега с параллельной и конвергентной у разных секций неотенической трансформацией прикорневой формации филломов второго цикла, что и подтверждает постродовой возраст неотенической дивергенции на этом уровне побега.

Gagea, неотеническая дивергенция, лист, побег

Լեվիչև Ի. Գ. Նեոտենիկ դիվերգենցիան *Gagea* (Liliaceae) ցեղում: Բույսերի թափափորությունում ակտուալ է յարուսային նեոտենիայի ֆենոմենը: *Gagea* ցեղը, իր սահմաններում փոփոխ ունեցող փերեսային կառուցվածքի նեոտենիկ դիվերգենցիաների շնորհիվ, ակնհայտորեն առանցքային ցեղ է հանդիսանում: Այդ դիվերգենցիաները *Gagea*-ն դարձրել են մեծ (մոտ 300 տեսակ) և կոմպլեքս ցեղ՝ 12 սեկցիաների բաժանվող 5 ֆիլերով: Ցեղի ձևավորումը փոփոխ է ունեցել խոնավ անարևոտների եզերքներում: Այնուհետև երա փերեսները փարածվել են ավելի չոր և ցուրտ վայրեր: Միջավայրի պայմանների այդ փոփոխությունները սրելով են նեոտենիկ դիվերգենցիայի մոդուլը: Այն արտահայտվել է չափերի փոքրացմամբ, էֆեմերոյդայն, նորագոյացումներով մերձարմավային մասում: Ցեղի «կենսաձախի» սահմաններում պարզորոշ երևում է ընձյուղի միափոխ կառուցվածքը՝ փարբեր սեկցիաներում II ճյղիկի մերձարմավային ֆիլոմների զուգահեռ և կոնվերգենտ նեոտենիկ փրանսֆորմացիայով, որը և ցույց է փայլուն ընձյուղի այդ մակարդակում նեոտենիկ դիվերգենցիայի փարիքը:

Gagea, նեոտենիկ դիվերգենցիա, փերես, ընձյուղ

Levichev I. G. Neotenic Divergence in Genus *Gagea* (Liliaceae). In this article genus *Gagea* serves as a pattern of a uniform for all the bulbous monocots transformation of the leaf shape caused by neotenic divergence. The phenomenon of a storied neoteny is actual for the plant kingdom. During the intrageneric divergence the neotenic divergence of leaf structures transforms the genus in a large generic complex with about 300 species of 5 phyla branched in 12 sections. The origin of the genus is connected with edges of humid forests. And the subsequent migration of its representatives to open extremely arid and cold areas provided the modus of neotenic transformations that were accompanied by nanism, ephemeroidization and formation of new morphological structures at the basal level. Within the generic “tree” there is a clearly traced uniform generic shoot structure with the neotenic transformation of basal formation phyllomes of the second cycle which is parallel and convergent in different sections. The above mentioned facts confirm the postgeneric age of the neotenic divergence at the shoot level.

Gagea, neotenic divergence, leaf, shoot

В научном наследии А. Л. Тахтаджяна тема неотении, как эволюционно важного фактора, затронута практически в каждой публикации. При этом отмечено, что конкретных примеров, сведений и обсуждений роли неотении в эволюции растений неоправданно мало (Takhtajan, 1976).

Применительно к растениям, под этим термином подразумевается не появление каких-либо органов “de novo”, а подчеркивается результат задержки морфогенеза любых конкретных структурных образований побега на разных этапах эмбрионального формирования почки, что исторически привело к разнообразным метаморфозам, включая возникновение клубней и луковиц (Тахтаджян, 1943). “Другими словами, неотения представляет остановку онтогенеза на более ранней стадии, чем у предков” (Тахтаджян, 1964). Считается, что те таксоны, которые “удержали” какие-либо органы или их объединения в ювенильном состоянии, приобретали перспективные возможности дальнейшей эволюции (Takhtajan, 1976, 1991).

Это способствовало, например, появлению цветка (Agber, 1937), зародышевого мешка (Васильченко, 1965), эволюции травянистых растений от древесных форм (Краснов, 1899; Jeffrey, 1899; Hallier, 1901; Sinnott, Bailey, 1914; Попов, 1983а; Тахтаджян, 1943, 1980), появлению нанизма и других экстравагантных жизненных форм (Tomlinson, 1995) и т. д. Возникновение покрытосемянности также напрямую связывается с неотенией (Тахтаджян, 1943, 1954, Takhtajan, 1976). Перечисленные примеры выдвигают феномен неотении в число ведущих тенденций эволюционного процесса, которое заслуживает особого внимания и целенаправленных исследований.

Для царства растений, принципиально отличного от царства животных, актуален феномен ярусной неотении (Тахтаджян, 1943: 90), который первоначально был обозначен как “этажность”, адекватная возведению здания (Jeffrey, 1917; Sahnii, 1925; Козо-Полянский, 1937). Любое растение демонстрирует противонаправленность роста побега и корневой системы, а также ярусную и метамерную организацию надземной оси¹. Организация в форме надстройки «...одной структуры над другой..., над метамерой — метамера...» (Тахтаджян, 1943: 75) предопределяет образование каждого следующего фитомерного модуля от предшествующего (материнского) и приводит к формированию строго последовательной, «колониально-фитомерной структуры» (Камелин, 2004: 128). Своеобразие линейного, в виде цепи (Козо-Полянский, 1937), расположения модулей однодольных растений² создает все предпосылки для проявления ярусности и несколько не препятствует ветвлению, поскольку вегетативного типа фитомерный модуль — комплексная, биполярно развивающаяся структура. У однодольных осевой участок (междоузлие) такого модуля имеет четыре (по две сверху и снизу) ростовые инициалы, которые реализуются согласно своей дихоподиальной природе со специфическим запаздыванием — сначала одна из агеотропных (верхних) инициалей формирует примордий адвентивного, облигатно конечного (никогда не продолжающегося) органа — листа, позже из парной инициалей моноподиально (правильнее — дихоподиально) формируется следующий (вышерасположенный) фитомерный модуль. Полярно расположенные геотропные инициалей в аналогичном порядке реализуются у семенного проростка экзогенно — в корень, а у всех последующих фитомерных модулей — в элементы проводящей системы, с помощью которых формируется очередной адвентивный корень эндогенной природы (Du Petit-Thouars, 1809; Gaudichaud, 1841; Tomlinson, 1995). Парная ей инициаль оформляется в симподиальную боковую почку. Геотропная ориентация такой почки создает уникальную ориентацию профила симподия: дорзальной (абаксиальной) поверхностью к материнской оси — адоссиальное (от французского «а dos» — спиной) положение, что часто сопровождается появлением у профила двух килей (Левичев, 2005; Levichev, 2005). Два килей наглядный, но не обязательный признак, который зависит от многих обстоятельств морфогенеза.

Оригинальность ярусной и неотенической специфики особо разнообразно представлена у луковичных однодольных в крупных, сильно неотенизированных родах *Allium*, *Gagea*, *Ornithogalum*, *Amaryllis*, *Galanthus*, *Narcissus*, *Leucojum* и др. Так например: у всех луков (*Allium*) листья принципиально отличны от спаты —

1 Метамерия у некоторых таксонов специфична и не всегда ясно представлена, например у луковичных.

2 В работе обсуждаются исключительно однодольные растения, у двудольных иная структура побега — цепь снопов.

1—2-листного образования, покрывающего соцветие. По ориентировочным подсчетам, более 90% луков имеют листья неотенизированной природы. В роде *Gagea* у 58% его представителей оба прикорневых листа (в отличие от нижнего подсоцветного; Рис.1, g) и в дефинитивном возрасте сохраняют ювенильный облик, проявляя предельную (Рис. 1, 13d), сильную (Рис. 1, 11—13) или малую степень (постродовой) (Левичев 2001) неотенизации (Рис.1, 5—10). Остальным видам рода присуща слабая степень неотениции, выражающаяся в линейной форме прикорневых бифациальных листовых пластинок (Рис. 1, 1—4), в отличие от ланцетных, бифациальных подсоцветных (Рис.1, g) и прицветных филломов.

листовой пластинки с односторонне и трансверзально расположенными многочисленными проводящими пучками (тип листа, квалифицируемый как проявление наименьшей степени неотенизации; Рис. 1, 1—4, g) в направлении перехода к квазибифациальной пластинке, линейно-уплощенной, но со двоянным рядом пучков — свидетельство уже значительной степени неотенизации (Рис. 1, 5—7) (Левичев, 2001), а далее — к разной формы унифациальным листьям (Рис.1, 8—13), вплоть до нитевидного, семядолеподобного образования с единственным проводящим пучком в центре — одна из наибольших степеней неотенизации (Рис.1, 13d). Еще большую степень неотенизации листовой структуры конкретного фитомера от-

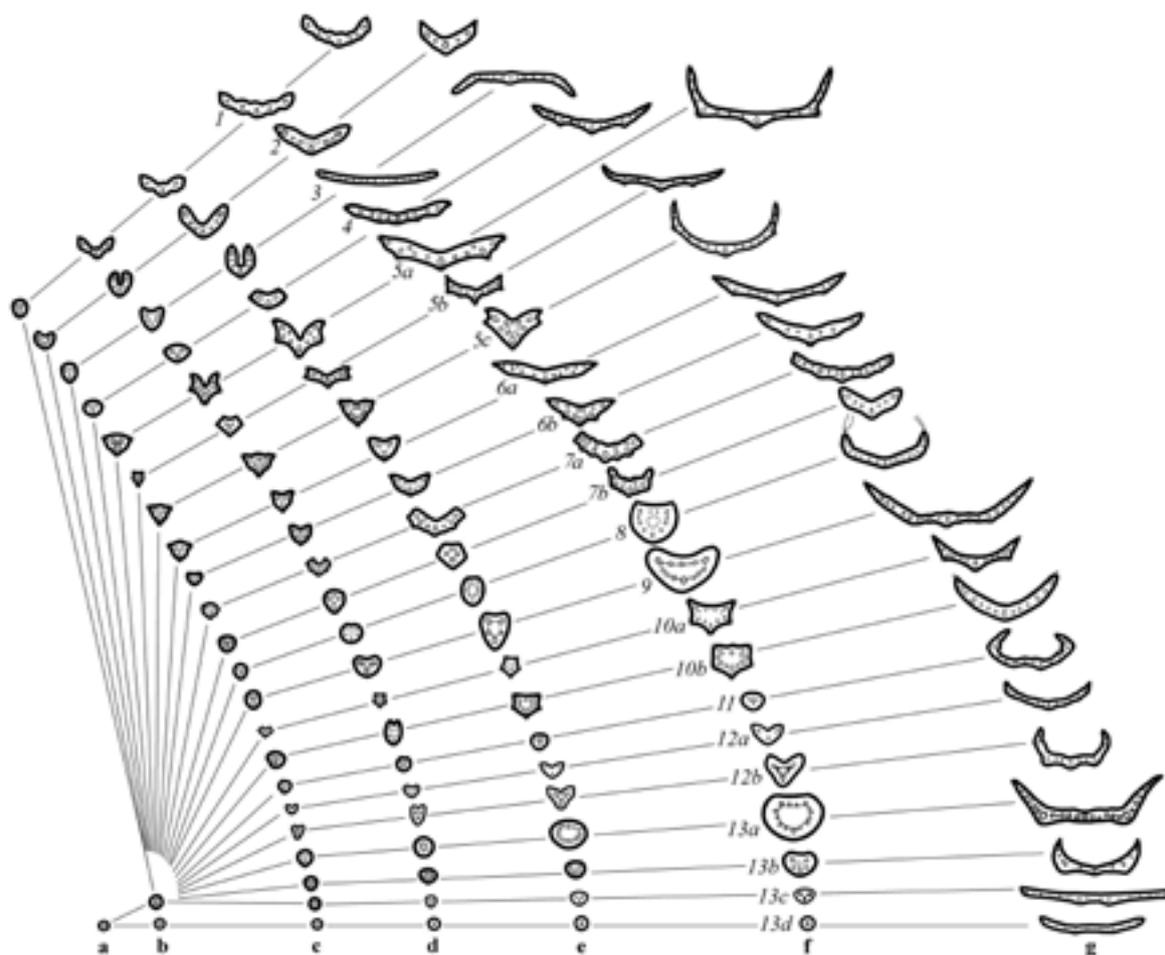


Рис.1. Сопоставление поперечного сечения листовых пластинок в онтогенезе представителей рода *Gagea*.

a — семядоля сразу после прорастания; b — семядоля в конце первого вегетационного периода; c — первый настоящий лист во втором вегетационном периоде особи (аналогичен листу на первом году жизни от вегетативной луковички); d — первый прикорневой лист на первом году жизни от вегетативной луковички; e — первый прикорневой лист в иматурной стадии; f — первый прикорневой лист в генеративной стадии (1—13 — порядковый номер секций; a—d — разные виды из одной секции); g — нижний подсоцветный лист. 1. Sect. *Anthericoides*, *G. graeca* (L.) Irmisch; 2. Sect. *Bulbiferae*, *G. calantha* Levichev; 3. Sect. *Dschungaricae*, *G. dschungarica* Regel; 4. Sect. *Minimae*, *G. filiformis* (Ledeb.) Kar. et Kir.; 5. Sect. *Gagea*, *G. brevistolonifera* Levichev (5a), *G. terraccianoana* Pascher (5b), *G. pedata* Levichev (5c); 6. Sect. *Graminifoliae*, *G. graminifolia* Vved. (6a), *G. ludmilae* Levichev (6b); 7. Sect. *Plecostigma*, *G. jaeschkei* Pascher (7a), *G. olgae* Regel (7b); 8. Sect. *Incrustatae*, *G. circumplexa* Vved.; 9. Sect. *Fistulosae*, *G. liotardii* (Sternb.) Schult. et Schult. f.; 10. Sect. *Platyspermum*, *G. takhtajanii* Levichev (10a), *G. divaricata* Regel (10b); 11. Sect. *Spathaceae*, *G. spathacea* (Hayne) Salisb.; 12. Sect. *Didymobolbos*, *G. tenera* Pascher (12a), *G. ayvudagica* Levichev (12b); 13. Sect. *Stipitatae*, *G. reinhardii* Levichev (13a), *G. ova* Stapf (13b), *G. minutiflora* Regel (13c), *G. neotenica* Levichev (13d).

Многообразие типов и амплитуда морфологической изменчивости листовой пластинки, как на разных уровнях побега, так и вдоль оси каждого листового образования (наглядно демонстрируемых на поперечных сечениях Рис.1), легко ранжируется в сериальном ряду (Левичев, 2003), который отражает одновременно последовательность изменения формы листовых пластинок в онтогенезе и в процессе индивидуального морфогенеза листа. Такой сериальный ряд демонстрирует этапы модификации от анцестральной формы плоской, типично бифациальной

ражают: укорочение фрагмента такой, подобной семядоле, пластинки до рудиментарного образования (Ali, Levichev, 2007; Рис.1, 26, b, c) и далее — полное исчезновение этой аппендикулярной структуры у «молчащего» фитомера (Левичев, 2005a, 2006; Levichev, 2005; Levichev, Krasovskaya, 2005).

Перечисленная серия форм листовых пластинок (наиболее короткая в онтогенезе сильно неотенизированных таксонов и в индивидуальном морфогенезе листа унифациального типа) как типологическая последователь-

ность с большей или меньшей степенью выраженности присутствует в любых группах однодольных и особенно наглядна на начальных этапах онтогенеза. Даже в группах с перисто-рассеченными листьями и с другими таксономическими формами пластинки (продольная ребристость, мечевидные типы и др.) все, часть или отдельные виды имеют унифациальную семядолю и последовательную серию из 3—5 цельных листьев проростка, а также упрощенные профиллы в основании новых побегов. Изменчивость формы листовой пластинки в онтогенезе может быть генерализована формулой: от унифициальной к бифациальной. Соответственно, увеличение степени неотенизации органа принимает «обращенную» очередность: от бифациальной к унифициальной. Именно в «обратном» порядке происходит морфогенез каждого конкретного листового образования, протекающий в базипетальной последовательности (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1972) — от унифициального апикального заострения, фактически — «застывшего» примордия, к бифациальной пластинке (от фиг. 13 d к фиг. 1) и далее к листовому влагалищу. Выявленность или отсутствие последнего также напрямую зависит от степени неотенизации таксона, принадлежности к определенному ярусу на побеге и степени неотенизации конкретного фитомерного модуля. Противоположной, «хаотичной» или какой-либо иной очередности онтогенеза и морфогенеза форм пластинок настоящего листа не известно.

Неотенически трансформированные листовые пластинки на прикорневом уровне побега дефинитивного возраста (*Helikomorphie sensu Diels, 1906*) — закрепленная в геноме наследственная особенность. Внутри некоторых родов виды отличаются друг от друга, в том числе, и по степени неотенической трансформации листьев прикорневой формации (Левичев, 2001). Это наиболее наглядный пример проявлений неотенической дивергенции (Левичев 2005a, Levichev, Krasovskaya, 2005, Levichev, 2006; Левичев, 2006). Из других проявлений можно назвать степень ветвистости соцветия (метельчатое, зонтиковидное, одноцветковое), особенности подсоцветного листа (спаты) и вегетативного размножения, заостренность и отличие формы наружных и внутренних листочков околоцветника и т. д.

Для отдельного органа и для растения в целом критерии неотенизации принципиально едины, но отличаются сферой анализа. Цветок или луковица — результат древней неотенизации, но теперь это норма для цветковых и для луковичных. Когда у луковичного цветкового появляется серия видов с неотенизированными прикорневыми листьями, мерой неотенизации таких фитомеров служит их габитуальное подобие какому-либо из гомологов на ювенильных этапах онтогенеза таксона или данной таксономической группы. Степень неотенизации таксона в целом (дополнительно к «цветку», «луковице» и т. д.) — комплексная оценка. Сфера такого анализа включает также: присутствие ярусной неотениции (совмещение на одном побеге метамеров с органами юношеской и дефинитивной природы), степень их габитуальной дискретности и метаморфоза, степень одревеснения, выраженность эфемероидной природы, нанизм, наличие вегетативного размножения (с прогрессированием до обильного), при обязательном генеративном воспроизводстве во второй половине онтогенеза. Возможны редкие исключения, например, как у сильно неотенизированной *G. spathacea* (Hayne) Salisb., с конца миоцена, по-видимому, размножающейся исключительно вегетативно (Левичев и др., 2010).

Иным типом предельно неотенизированной листовой структуры у луковичных однодольных является кольцевая низовая чешуя замещающей луковицы, фактически подобная листовому примордию, замкнутому в кольцо

и сильно увеличенному в размерах из-за совмещения специфики неотенизации и специализации в качестве запасающего органа побега. Можно полагать, что возникновение в филогенезе запасающего многолистного органа типа «луковица» и последующая трансформация этого образования до единственной низовой чешуи (1-й цикл дициклического побега *Gagea, Tulipa, etc.*), сопровождались олигомеризацией числа метамеров, а также сменой полициклическости на три- и дициклическость посредством многократных актов неотенизации метамеров прикорневого уровня до состояния молчащих фитомеров. Одним из подтверждений скрытого присутствия на побеге молчащих фитомеров является, в частности, периодическое возникновение вегетативных луковичек на нестандартно разных уровнях лишнего узлов цветonoса однодольных (фактически филлокладия). Об этом также свидетельствует регулярно образующаяся группа инфрабазальных луковичек (*G. spathacea, G. dshungarica* Regel, *G. chomutowae* (Pascher) Pascher, etc.), расположенная ниже первого прикорневого листа, но выше низовой чешуи (между 1-м и 2-м циклами побега).

Основание побега, начиная с самых нижних его метамеров, область наиболее частого и максимального проявления неотенизации. Показательно, что не известны цветки с листочками околоцветника унифициального типа. Консервативность и стабильность флоральных структур в трибе, семействе, роде — общеизвестны. При однотипности, а часто практическом сходстве цветков в роде (например у родов *Gagea, Lilium, Tulipa, etc.*), значимость и количество разграничительных признаков у неотенизированных таксонов прогрессирующе возрастает по направлению к основанию побега. Например, при сходной структуре цветка в одной таксономической группе могут присутствовать: ветвистые и мутовчатые соцветия, черешчатые, сидячие или стеблеобъемлющие листья с пластинками от бифациальной до унифициальной формы (в соцветии и на прикорневом уровне), многообразие типов и особенностей органов вегетативного размножения, разные типы луковиц, столонообразования, даже разные типы (подземный или надземный) первичного побега и разного типа семядоли.

В миниатюрном донце луковицы сосредоточены все стеблевые междоузлия и потому вышерасположенную часть побега называют «ложный стебель» (Тахтаджян, 1982: 60), или «pseudostem» (Tamura, 1999: 7), но фактически — это филлокладий, а в обиходном значении — цветonoс, стрелка. В прикорневой области сейчас известно наибольшее число примеров полной редукции группы базальных метамеров — так называемый переход их в состояние «молчащих», когда запись в геноме частично или полностью заблокирована и кодированные этой записью структурные образования фенотипически проявляются лишь частично, или при особых обстоятельствах (например, в форме терат), или не проявляются вовсе. И как опосредованное следствие неотенизации и редукции — филогенез таксонов сопровождают: метаморфозы, нанизм, эфемероидизация, олигомеризация циклов развития и общего числа метамеров. Даже семядоли однодольных отражают множественные градации филогенетической неотениции. Щиток злаков, никогда не покидающий пределов семени, наименее дифференцированный и наиболее неотенизированный тип семядоли, редуцированной до гаустория. Семядоли большинства однодольных покидают пределы семени и участвует в формировании первичного побега, либо сохраняя унифациальность своей структуры, либо разворачиваясь в бифациальную пластинку, в обоих случаях выполняя роль связника между эндоспермом семени и последующими фитомерами, а часто и фотосинтезирующую функцию.

Следует особо подчеркнуть, что неотения не только связана с остановкой морфогенеза на одной из эмбриональных стадий и последующим функционированием в юношеском по форме облике, но и с обязательным грандицированием такой структуры до пропорционального соответствия размерам зрелого побега. Такая специфика наделяет неотенизированные таксоны не только новым габитусом (как у *Tillandsia usneoides* (L.) L. или *Crassula ovata* (Mill.) Druce cv. 'Hobbit' — 'ушки Шрека'), но и сопровождается повышением уровня адаптации к неблагоприятным факторам среды. Сокращение общего числа метамеров (из-за перехода в состояние молчащих) укорачивает цикличность, сроки вегетации и продолжительность жизни, что способствует ускорению смены поколений и темпов эволюции.

Эволюционные преимущества неотенизации достаточно наглядны: освоение территорий с периодически неблагоприятным климатом. Регионы с наиболее лимитированными климатическими факторами (высокие широты и горы), освоены в разной степени неотенизированными древесными (мелкие кустарники и кустарнички), преимущественно — полукустарничковыми, каудексиальными и травянистыми таксонами покрытосемянных. Исключительно интересно, что среди них нет неотенизированных древесных форм однодольных, но чрезвычайно широко представлены неотенизированные дериваты однодольных трав (злаки, осоки, *Sasa* на Курилах и т. д.). В гумидных областях это разного типа корневищные травы, в аридных к ним добавляются луковичные растения. Миграции из тропического оптимума (Попов, 1930, опубл.: 1983б: 285) в зоны с менее или более продолжительным абиотическим периодом осуществлялись по принципу «экваториальной помпы» (Darlington, 1957; Дарлингтон, 1966) или фитоспрединга в понимании С. В. Мейена (1984, 1987), а также вследствие естественной территориальной и географической экспансии и разноса диаспор, реакций на глобальные климатические колебания (Valentine, 1969; Яблоков-Хнзорян, 1972; Красилов, 1977), а скорее — как совокупный результат перечисленных факторов и дрейфа континентальных плит (Вегенер, 1925; Лобковский и др., 2004). Миграция континентальных плит приводит не только к редукции океанов, осушению или затоплению территорий, масштабным орогенезам, но осуществляет также контакты и слияние изолированных ранее флор, способствуя «вспышкам» гибридогенеза.

Молекулярные исследования рода *Gagea* (Peterson et al., 2009) подтвердили, что от одной и той же родительской пары с разной степенью неотенизации прикорневых листьев в географически удаленных регионах может стабилизироваться неопределенно разное количество гибридогенных видов, как с листьями промежуточной степени неотенизации, так и с отсутствовавшим у родителей, например, двулистным типом. Гибридизация в эволюции рода и вообще у однодольных несомненно играла выдающуюся роль, в том числе и в качестве «инструмента», который способен осуществлять неотенические трансформации и формировать неотенический тип дивергенции. Не снижая роли мутагенеза, дрейфа и горизонтального переноса генов и любого другого «инструментария» из генетического арсенала эволюции, приходится констатировать высокую эффективность гибридогенеза, как эволюционного модуля, формирующего институт неотенической дивергенции и способного создавать и оперативно материализовать неотенические ароморфозы.

Совершенно очевидно, что появление нового таксона, с принципиально новой морфологической структурой и биолого-физиологическими свойствами, невозможно без формирования конкретной наследственной измененной «записи в геноме». Это происходит при половом воспроизводстве (как и при гибридогенезе), поскольку в

этом случае обязательна разная степень рекомбинации фрагментов родительских геномов. Несомненно, что возрастные состояния этапов онтогенеза (семенного, ювенильного, имматурного и т. д.) у любого таксона также закодированы в геноме. Раз такие блоки информации «считываются» для построения каждого конкретного возрастного набора органов, нельзя исключить того, что эта информация также способна быть элементом обмена, подобного кроссинговеру. Именно перемещение (или активация) блоков наследственной информации, кодирующих возрастные особенности, способно «неожиданно», в качестве масштабного ароморфоза, изменить ярусную структуру побега, добавив, например, к репродуктивному «верху» семядолеподобный прикорневой уровень (Рис.1, 13d).

Эффективность и скорость проявления последствий гибридогенной рекомбинации не сопоставимы с вероятностью получения подобного же результата путем накопления спонтанных мутаций. Однотипность и сходство серий неотенизированных структур в таксономически удаленных (и разновозрастных по происхождению) группах, органически объединяют закон гомологических рядов с биогенетическим законом и с закономерностями морфо- и эмбриогенеза, а репродуктивный процесс и, тем более, гибридогенез позволяют относить к «инструментам» эволюции и неотенической дивергенции.

«Неотенией как бы пронизывается вся иерархия растительного мира» (Васильченко, 1965: 74), она «...имеет несомненно универсальное значение для трансформации сложных систем» (Тахтаджян, 1998: 59), «стратегическое значение» (Koestler, 1967: 167). В процессе филогенеза луковичных и многих других однодольных растений, исторически многократно, параллельно и автономно в разных филах, независимо и одновременно на отдельных участках вдоль оси побега (от корневой шейки до зародышевого мешка), неотения принимала участие в ароморфозах фитомерных модулей как вегетативного (наиболее часто и лабильно), так и репродуктивного (консервативно редко) типа. Любые структурные составляющие вегетативных модулей (ось, лист, боковая почка, инициали) в филогенетической истории конкретной таксономической группы единожды или многократно останавливались в своем морфогенезе на разных этапах эмбрионального развития, интеркалярно увеличиваясь на внепочечном этапе роста до соразмерности со зрелым побегом. У современных растений это сложилось в мультимножество видоспецифических особенностей с индивидуальным и уникальным сочетанием морфологически разнообразных признаков структуры, по которым распознаются виды. Можно заключить, что изменчивость неотенического типа, на равных с прочими филогенетическими ароморфозами, ответственна за габитуальную и биологическую специфику конкретного таксона.

По стечению обстоятельств, гусиные луки оказались наиболее наглядным средоточием неотенической изменчивости, которая и превратила этот молодой, возникший предположительно в конце олигоцена — начале миоцена (Левичев и др., 2010) род в крупный (около 300 видов) родовой комплекс из 5 филлов, разветвляющихся на 12 секций. Однако, в пределах этого разветвленного «древа» четко прослеживается единая родовая структура побега (например: 1 низовая чешуя, 2 прикорневых листа, лишенный узлов цветонос (не стебель) и т. д.) и монофилетическое происхождение (Peterson et al., 2008) с параллельной и конвергентной у разных секций неотенической трансформацией прикорневой формации филломов второго цикла, что и подтверждает внутриродовой возраст неотенической дивергенции на этом уровне побега.

На примере приведенной выше неотенической изменчивости листовых структур *Gagea* охарактеризован далеко не полный перечень неотенических ароморфозов, идентичных или однотипных как для лилейных s. str. и s. l., так и для других однодольных, покрытосемянных и разных представителей растительного царства, которые прозорливо и заслуженно выделялись Арменом Леоновичем Тахтаджяном среди прочей совокупности модусов эволюции под обобщающим термином «неотения».

Литература

- Васильченко И. Т. 1965. Неотенические изменения у растений. М.-Л. 84 с.
- Вегенер А. 1925. Происхождение материков и океанов // Современные проблемы естествознания. М.-Л. 145 с.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография: Географическое распространение животных. М. 520 с.
- Камелин Р. В. 2004. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул. 226 с.
- Козо-Полянский Б. М. 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж. 255 с.
- Красилов В. А. 1977. Эволюция и биостратиграфия. М. 256 с.
- Краснов А. Н. 1899. География растений. Законы распределения растений и описание растительности земного шара. СПб.: 499 с.
- Левичев И. Г. 2001. Дицикличность и возрастная изменчивость гомологичных листовых структур побега *Gagea* (*Liliaceae*) как показатель неотенизации // Гомология в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: 280—283.
- Левичев И. Г. 2003. Об бифациальном и унифациальном строениях листовой пластинки // Ботанические исследования в Азиатской России, 2. Барнаул: 72—74.
- Левичев И. Г. 2005. О критериях ревизии рода *Gagea* (*Liliaceae*) флоры Восточной Европы // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тезисы докладов международной конференции (Санкт-Петербург, 23—28 мая 2005г.). СПб.: 51.
- Левичев И. Г. 2006. Обзор видов рода *Gagea* (*Liliaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн., 91, 6: 917—951.
- Левичев И. Г., Туниев Б. С., Тимухин И. Н. 2010. О происхождении *Gagea spathacea* (*Liliaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн., 95, 4: 464—482.
- Лобковский Л. И., Никишин А. М., Хаин В. Е. 2004. Современные проблемы геотектоники и геодинамики. М. 612 с.
- Мейен С. В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: 7—32.
- Мейен С. В. 1987. Основы палеоботаники. М. 405 с.
- Попов М. Г. 1983а. Основы флорогенетики. Избранные труды. Ч. 1. Киев: 132—237.
- Попов М. Г. 1983б. Происхождение и эволюция покрытосемянных растений. Избранные труды. Ч. 2. Киев: 281—290.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 391 с.
- Серебрякова Т. И. 1971. Морфогенез и эволюция жизненных форм злаков. М.: 360 с.
- Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений // Научные труды Ереванского государственного университета, 22. 71—176.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. 214 с.
- Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. М.—Л. 236 с.
- Тахтаджян А. Л. 1980. Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений, 5(1): 8—11.
- Тахтаджян А. Л. 1998. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: 118 с.
- Яблоков-Хнзорян С. М. 1972. Экосистема и эволюция // Журн. общ. биол., 33 (6): 725—732.
- Ali S. I., Levichev I. G. 2007. *Gagea* // Flora of Pakistan. *Liliaceae*. 215: 17—81, 98.
- Arber A. 1937. The interpretation of the flower: A study of some aspects of morphological thought // Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc., 12: 157—184.
- Darlington P. J., jr. 1957. Zoogeography: The geographical distribution of animals. L.: 675 p.
- Diels L. 1906. Jugendformen und Blütenreife in Pflanzenreich. Berlin. 130 p.
- Du Petit-Thouars A. 1809. Essais sur la végétation considérée dans développement des bourgeons. Paris. 304 p.
- Gaudichaud Ch. 1841. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. // Extrait des Mémoires de l'Académie des Sciences, 8: 130 p. 18 Pl.
- Hallier H. 1901. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen den polyphyletischen Ursprung der Symptalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen 16: 1—112.
- Jeffrey E. C. 1899. The morphology of the central cylinder of the angiosperms // Trans. Canad. Inst., 6: 599—636.
- Jeffrey E. C. 1917. The anatomy of woody plants. Chicago. 478 p.
- Koestler A. 1967. The ghost in the Machine. New York. 339 p.
- Levichev I. G. 2005. On the phylogenetic continuity of the telome of *Rhyniophyta* and the phytomer of monocotyledons // XVII International Botanical Congress. Abstracts. Vienna: 321—322.
- Levichev I. G., Krasovskaya L. S. 2005. On the modes of neotenic divergence in limits of genus *Gagea* (*Liliaceae*) // XVII International Botanical Congress. Abstracts. Vienna. P. 340.
- Peterson A., Harpke D., Peruzzi L., Levichev I. G., Tison J.-M., Peterson J. 2009. Hybridization drives speciation in *Gagea* (*Liliaceae*) // Plant. Syst. Evol. 287: 133—148.
- Peterson, A., Levichev I. G., Peterson J. 2008. Systematics of *Gagea* and *Lloydia* (*Liliaceae*) and infrageneric classification of *Gagea* based on molecular and morphological data // Molecular Phylogenetics and Evolution, 46: 446—465.
- Sahn B. 1925. The ontogeny of vascular plants and the theory of recapitulation // J. Ind. Bot. Soc., 4 (6): 202—216.
- Sinnot E. W., Bailey I. W. 1914. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. IV. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms // Ann. Bot., 28: 547—600.
- Takhtajan A. 1976. Neoteny and the origin of flowering plants. In C. B. Beck (ed.) Origin and early evolution of angiosperms. New York: 207—219.
- Takhtajan A. L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. New York. 241 p.
- Tamura M. N. 1998. *Liliaceae*. In: Kubitzki K. (ed.) The families and genera of vascular plants. Berlin. 3: 343—353.
- Tomlinson P. B. 1995. Non-homology of vascular organisation in monocotyledons and dicotyledons. In P. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler & C. J. Humphries (eds). *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 589—622. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Valentine, J. W. 1969. Niche diversity and niche size patterns in marine fossils // J. Paleontol., 1969, 43, 4: 905—915.

Ботанический Институт им В. Л. Комарова РАН.
Санкт-Петербург. ilevichev@yandex.ru