

Симподиальная модель роста луковиц у *Amaryllidaceae*: сравнительно-морфологический подход

В. В. ЧУБ

Ботанический сад Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова
119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
Биологический факультет, Ботанический сад МГУ
E-mail: choob_v@mail.ru

Статья поступила 13.01.2020

После доработки 17.01.2020

Принята к печати 20.01.2020

АННОТАЦИЯ

Amaryllidaceae долгое время были хрестоматийным примером моноподиально нарастающих луковиц. Основным аргументом в пользу этого было положение первого листа почки возобновления у *Galanthus*, который не адоссирован по отношению к цветоносу. Дискуссия по поводу типа возобновления луковиц продолжалась более 150 лет и закончилась утверждением симподиальной модели возобновления. Актуальность проведенного исследования обусловлена тем, что до сих пор не получено удовлетворительного объяснения вариабельности филлотаксиса у почки возобновления *Amaryllidaceae*. Проведена гомологизация предлистьев почки возобновления в различных кладах этого семейства. С помощью методов сравнительной структурной морфологии выявлена универсальность симподиальной модели возобновления луковиц для семейства *Amaryllidaceae*. Доказано, что предлист почки возобновления может претерпевать редукцию от хорошо развитого зеленого листа через низовые чешуи к полностью абластированному (фантомному) органу. Установлено, что признаки строения предлиста являются синапоморфиями для крупных географических клад *Amaryllidaceae*, выделяемых по молекулярно-филогенетическим данным. Наибольшая вариабельность структуры предлиста отмечена для африканских *Amaryllidaceae*. Показано, что выявленный ряд морфологической редукции предлиста нельзя считать эволюционным. По-видимому, анцестральным можно принять полиморфное состояние с различной степенью развитости предлиста, а в ходе дальнейшей эволюции произошло закрепление его признаков для большинства крупных клад (кроме африканских). В ходе исследования окончательно доказана справедливость симподиальной модели возобновления луковиц для всего семейства *Amaryllidaceae*.

Ключевые слова: предлист, низовые чешуи, морфология луковиц, симподиальное возобновление.

Для семейства *Amaryllidaceae* в целом характерны туникатные луковицы, реже встречаются розетки стеблеобъемлющих листьев, формирующих ложные стебли, прикрепленные к многолетнему корневищу. При формировании цветоноса, как правило, в листовой

серии возникает характерный лист с незамкнутым основанием, который предложено обозначать как Fx (folius X) [Müller-Doblies, 1971; Чуб, Кожевникова, 1999, 2000; Choob, 1999; Чуб, 2010].

Моноподиальная и симподиальная модель возобновления луковиц

Вопрос о типе нарастания побеговой системы у Amaryllidaceae имеет более чем полуторавековую историю. При классификации луковиц А. Сент-Илер [Saint-Hilaire, 1841] разделил их на детерминированные (la bulbe déterminée, bulbi determinati) – с верхушечным цветonosом и пазушными почками возобновления, и недетерминированные (la bulbe indéterminée, bulbi indeterminati) – с пазушными цветonosами и непрерывно растущей терминальной почкой. В качестве примера недетерминированных луковиц А. Сент-Илер приводит, в частности, подснежники (*Galanthus nivalis* L.) и нарциссы (*Narcissus tazetta* L.), которые с этого момента надолго становятся хрестоматийными примерами моноподиально нарастающих луковиц (рис. 1, а, б). Ссылаясь на ранние схемы Александра Брануна, W. Troll [1954] приводит моноподиальную модель нарастания луковицы у *Galanthus*, и, по-видимому, из того же источника дана похожая схема у И. Г. Серебрякова [1952] (рис. 1, в).

Строение луковиц у Amaryllidaceae неоднократно дополнительно исследовали в ряде ра-

бот. Так, Т. Ирмиш [Irmisch, 1860] расширил круг исследуемых видов и пришел к мнению, что луковицы *Galanthus*, *Leucojum*, *Narcissus* и *Sternbergia* нарастают моноподиально, тогда как у *Crinum*, *Haemanthus*, *Nerine* и некоторых других возобновление луковиц симподиальное. Как один из центральных аргументов в пользу моноподиальной гипотезы Т. Ирмиш [1850, 1860], а в след за ним и другие авторы [Brunaud, Turlier, 1971; Артюшенко, Щепак, 1982] приводили положение первого листа почки возобновления. Если этот лист располагается нижней стороной к цветonosу (т. е. находится в адосированном положении), то его можно интерпретировать как предлист, следовательно, почка возобновления является пазушной [Чуб, 2010]. Если лист почки располагается на противоположной стороне (как бы продолжает листовую серию главного побега), то такую почку обычно считали терминальной, а нарастание – моноподиальным [Артюшенко, Щепак, 1982].

Это мнение вошло в систематические и агрономические сводки по семейству Amaryllidaceae [Pax, 1889; Rees, 1969; Артюшенко, 1970]. В частности, З. Т. Артюшенко [1970] считала, что для тропических Amaryllidaceae типично симподиальное возобновление, тог-

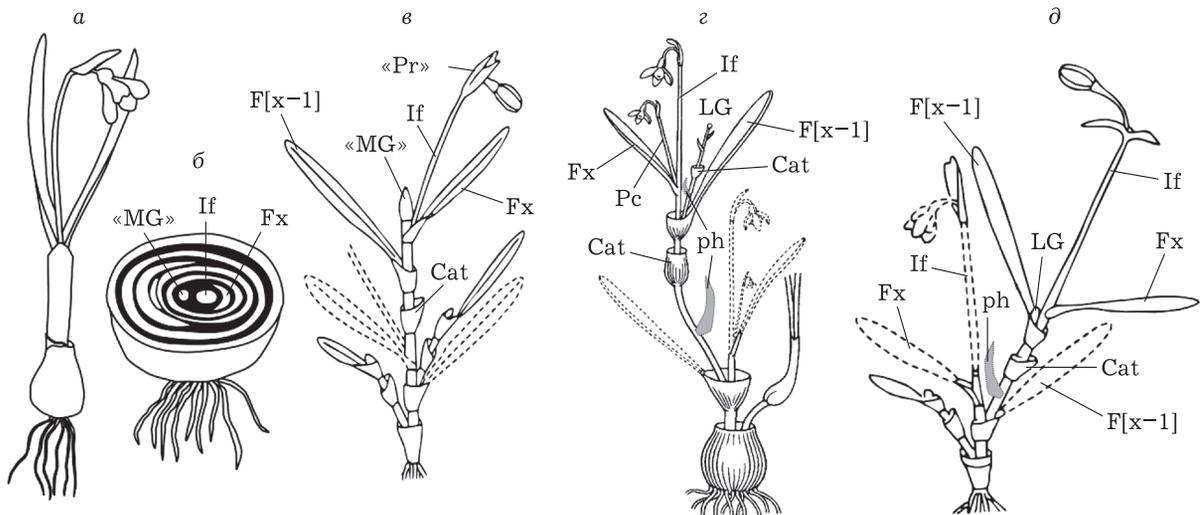


Рис. 1. Моноподиальные (а-в) и симподиальные (г, д) модели возобновления луковиц у галантуса. а, б – по [Saint-Hilaire, 1841]; в – по [Серебряков, 1952; Troll, 1954]; г – по [Luiten, Waveren, 1952]; д – по [Müller-Doblies, 1971]. Cat – катафилл, первый наблюдаемый лист почки возобновления; Fx – folius x, лист с разомкнутым основанием, предшествующий цветonosу; F[x - 1] – зеленый лист с кольцевым основанием, предшествующий Fx; If – цветonos; LG – латеральная (боковая) почка возобновления; «MG» – почка, неверно интерпретированная как моноподиально нарастающая; Pc – дополнительный цветonos в пазухе Fx (paracladium); ph – адосированный фантомный предлист почки возобновления по [Чуб, 2010]; «Pr» – две сросшиеся брактеи, неверно интерпретированные как предлист (prophyll)

да как в умеренной зоне луковицы нарастают моноподиально.

А. Эйхлер [Eichler, 1875], опираясь скорее на теоретические положения о моноподиальном возобновлении, чем на реальные наблюдения, приводит дополнительный ошибочный аргумент о том, что “двукилеватая” структура прицветников *Galanthus* указывает на то, что это – “предлист” цветоноса, находящийся в адоссированном положении относительно точки роста. Наблюдения закладки листьев верховой формации у *Amaryllidaceae* полностью опровергли этот аргумент: в начале происходила закладка двух отдельных брактеей в трансверзальном положении и лишь потом – в некоторых случаях – их постгениральное срастание [Schumann, 1890].

Подробные исследования закладки цветков в луковицах *Narcissus pseudonarcissus* L. и *Leucojum aestivum* L. показали, что соцветие формируется в терминальном положении, тогда как закладка почки возобновления всегда происходит в пазухе стеблеобъемлющего листа, предшествующего Fx, и при этом позже по времени [Huisman, Hartsema, 1933; Luiten, van Waveren, 1938]. Аналогично в работе [Luiten, van Waveren, 1952] установлено, что развитие брактеей терминального цветоноса у *G. nivalis* начинается во II декаде апреля, в течение мая формируется цветок, а первый примордий почки возобновления появляется на пазушной меристеме только в июне. Здесь же впервые приведена симподиальная схема возобновления для *Galanthus* (рис. 1, 2).

В обращение были введены новые аргументы “за” симподиальное возобновление у *Amaryllidaceae*: расположение дополнительных цветоносов (паракладиев), вегетирующих почек между цветоносом и листом Fx [Luiten, van Waveren, 1938, 1952]. Даже работа в рамках моноподиальной модели нарастания, Г. Е. Капинос [1965] была вынуждена с удивлением констатировать, что у *N. tazetta* f. *flore pleno* почки возобновления часто развиваются по обе стороны от цветоноса, что заставляет признать его терминальное положение, а тип возобновления луковиц – симподиальным. Тем не менее для остальных нарциссов она считает правомерной моноподиальную модель роста [Капинос, 1965]. Прямые наблюдения за закладкой цветоноса были получены Р. М. Levacher [1970], который также при-

шел к выводу о симподиальном возобновлении у подснежников.

Несмотря на убедительность прямых наблюдений за онтогенезом соцветий и почки возобновления у *Amaryllidaceae*, авторитет фундаментальных сводок и учебников был достаточно велик, чтобы предпринять неудачные попытки “спасения” моноподиальной модели роста у подснежников [Brunaud, Turlier, 1971]. В частности, авторы предлагали считать, что цветонос занимает верхушечное положение лишь “временно” (“временная симподиализация”). В дальнейшем, по их мнению, цветонос смещается в “пазушное” положение, а терминальной становится наиболее крупная почка возобновления, которая до поры до времени “казалась” боковой.

Такая вольная интерпретация данных непосредственного наблюдения не могла не вызвать ответной реакции: в защиту симподиальной модели выступил D. Müller-Doblies [1971], который опубликовал полемический обзор “*Galanthus* ist doch sympodial gebaut!”. Он проанализировал все перечисленные выше аргументы, а также призвал не обращать внимания на положение первого листа почки возобновления у *Galanthus*, пусть этот лист даже не занимает типичного для предлистьев однодольных адоссированного положения по отношению к цветоносу (рис. 1, 2).

Для корректного и объективного сравнения симподиальной и моноподиальной моделей побеговой системы у *Amaryllidaceae* нами разработан метод фантомного анализа, который опирается на аксиоматизированные положения и полиморфизм наблюдаемых листовых серий [Чуб, Кожевникова, 1999, 2000; Choob, 1999; Чуб, 2010]. Установлено, что симподиальная модель наиболее адекватно интерпретирует все полученные данные, и может считаться универсальной для семейства *Amaryllidaceae*. Исходя из теоретических посылок, мы предположили, что почка возобновления находится в пазухе листа, предшествующего листу Fx с разомкнутым основанием (лист F[x - 1]). У тропических представителей почка возобновления развивается хорошо заметный предлист, тогда как у *Galanthus*, *Leucojum*, *Narcissus*, *Sternbergia* и близких родов из “средиземноморской” клады происходит полная редукция предлиста (абласт), из-за чего первый наблюдае-

мый лист почки возобновления находится со стороны, противоположной цветоносу (см. рис. 1, α , δ – ph).

В настоящее время представляется несомненным, что Amaryllidaceae реализуют только симподиальную модель возобновления. В диагнозе семейства R.M.T. Dahlgren с соавт. [1985] отмечают, что все представители – это симподиальные травы (sympodial herbs). К сожалению, новая точка зрения на симподиальное возобновление побеговой системы у Amaryllidaceae до сих пор не нашла достаточного отражения в современной учебной литературе.

В обобщающей сводке [Чуб, 2010] была поставлена задача средствами сравнительной морфологии проанализировать пути редукции листьев в семействе Amaryllidaceae. Кроме того, редукции оказались подверженными и другие листья, находящиеся по соседству с основанием цветоноса. Дальнейшей разработке этих вопросов посвящен предлагаемый ниже обзор.

Система семейства Amaryllidaceae

Семейство Amaryllidaceae впервые установлено J. Saint-Hilaire [1805], и с тех пор объем семейства, разделение на подсемейства и трибы и даже сам ранг семейства Amaryllidaceae неоднократно пересматривались. Традиционно Amaryllidaceae входят в порядок Asparagales, причем молекулярные данные показывают, что Amaryllidaceae довольно близки и недостаточно отграничены от Alliaceae, настолько, что в версии APG II [2003] Amaryllidaceae были включены в состав Alliaceae. Однако в более поздних версиях APG от этого предложения пришлось отказаться [Chase et al., 2009; APG IV, 2016].

В данной работе мы придерживаемся внутрисемейственной системы, разработанной A. W. Meerow и D. A. Snijman [2006], чьи данные хорошо совпадают с географическим распределением Amaryllidaceae и позволяют выделить американскую и евразийскую клады, а также клады африканского происхождения с трибами *Haemantheae*, *Callostemmateae* и трибу *Amaryllideae*, наиболее близкую к анцестральной (к группе сравнения – Alliaceae: *Agapanthus*).

В евразийской кладе с хорошей поддержкой можно выделить преимущественно сре-

диземноморскую группу с родами *Galanthus*, *Leucojum*, *Acis* (выделенный из предыдущего рода), *Narcissus*, *Sternbergia* и несколько отстоящий род *Pancratium*, который многие систематики склонны относить к отдельной трибе *Pancratiae*. Остальные роды либо группировали в две трибы (*Narcisseae* и *Galantheae*), либо относили к одной из них [Meerow, Snijman, 2006]. В основании средиземноморской клады отделяется триба *Lycoriidae*, включающая роды *Lycoris* и *Ungernia* с преимущественно азиатским распространением.

В американской кладе представлены “гиппеастроидная” и “андская тетраплоидная” ветви. В последнее время в соответствии с молекулярными данными наметилась тенденция к укрупнению родов, в частности, ранее относившиеся к отдельным родам виды “гиппеастроидной” ветви (*Habranthus*, *Zephyranthes*, *Sprekelia* и др. – как выяснилось, полифилетическими) недавно предложено объединить в составе *Zephyranthes* s. l. [García et al., 2014, 2019]. Тетраплоидные андские Amaryllidaceae представлены трибами *Eustephieae*, *Hymenocallideae*, *Clinantheae* и *Eucharideae* [Meerow et al., 2000].

С хорошей поддержкой выделяются африканские Amaryllidaceae с ягодообразными сочными плодами. По-видимому, этот признак возник в эволюции лишь однажды и сейчас представлен у трибы *Hemantheae* [Meerow, Snijman, 2006]. Впрочем, иногда эту кладу разбивают на отдельные трибы и/или подтрибы: *Hemantinae* (с родами *Haemanthus*, *Scadoxus*), *Cliviinae* (*Clivia*, *Cryptostephanus*) и *Gethyllidinae*/*Gethylleae* (*Gethyllis*, *Apodolirion*) [Meerow, Clayton, 2004].

Сестринскими группами по отношению к трибы *Hemantheae* оказались трибы *Cyrtantheae* (африканского происхождения) и *Calostemmateae* (австрало-азиатская) [Meerow, Snijman, 2006].

Триба *Amaryllideae* содержит как типовой южноафриканский род *Amaryllis* с двумя видами (подтриба *Amaryllidinae*), так и обширный пантропический род *Crinum* (в составе подтрибы *Crininae*). В подтрибу *Strumariinae* входит, в числе прочих, такой экономически значимый род, как *Nerine*, а в небольшой трибе *Voophoninae* представлено всего два вида рода *Voophone* [Meerow, Snijman, 2006].

Для выявления структурных типов организации побеговой системы у Amaryllidaceae выбирали виды из различных триб и исследовали/повторно исследовали состав листовых серий, тогда как для редких в культуре видов, где это было возможно, были собраны данные литературы (таблица).

Последовательно удаляли чешуи луковиц, фотографировали снятые чешуи и оставшиеся части луковиц, регистрировали положение чешуй (справа или слева от меристемы самой крупной почки возобновления). Особенно тщательно исследовали листья, прикрепленные вблизи от основания цветоноса и в начале листовой серии почек возобновления.

Для реконструкции структуры побеговой системы использовали фантомный метод, описанный ранее [Choob, 1999; Чуб, 2010].

Морфология предлиста

В соответствии с предложенной симподиальной моделью возобновления наиболее крупная почка возобновления у Amaryllidaceae всегда располагается в пазухе листа, предшествующего Fx. В дальнейшем будем обозначать этот лист как F[x - 1]. Листовая серия почек возобновления начинается с предлиста, который всегда находится в адоссированном положении по отношению к цветоносу.

Форма предлиста может варьировать. Так, он может развивать полноценную зеленую листовую пластинку (Laubblatt-Vorblatt, photoprophyll), представлять собой чешую без листовой пластинки разной степени редукции (Niedreblatt-Vorblatt, cataprophyll), abortироваться на ранних этапах развития (prophyll

Виды, использованные для морфологического анализа структуры предлиста почки возобновления

Клада	Триба	Вид	Источник
Евразийская	<i>Galantheae</i>	<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.	Никитский ботанический сад (г. Ялта)
		<i>Galanthus nivalis</i> L.	Ботанический сад МГУ
		<i>Leucojum aestivum</i> L.	Никитский ботанический сад (г. Ялта)
	<i>Narcisseae</i>	<i>Leucojum vernum</i> L.	Ботанический сад МГУ
		<i>Narcissus</i> L. (различные виды и сорта)	Коммерческий материал
		<i>Sternbergia lutea</i> Ker-Gawl. ex Schult. f.	Никитский ботанический сад (г. Ялта)
Американская	<i>Hipeastreae</i>	<i>Hippeastrum hybridum</i> hort.	Коммерческий материал
		<i>Zephyranthes candida</i> (Lindl.) Herb.	Коммерческий материал
		<i>Zephyranthes carinata</i> Herb. syn.	Коммерческий материал
		<i>Zephyranthes grandiflora</i> Lindl.	Коммерческий материал
	<i>Eucharideae</i>	<i>Sprekelia formosissima</i> (L.) Herb.	Коммерческий материал
		<i>Eucharis grandiflora</i> Planch. et Lindl.	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород)
Африкано-австралазийская	<i>Hymenocallideae</i>	<i>Eucharis sanderi</i> Baker	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород)
		<i>Ismene festalis</i> Worsley	Коммерческий материал
		<i>Cyrtanthus elatus</i> (Jacq.) Traub syn. <i>Vallota purpurea</i> Herb.	Кафедра физиологии растений МГУ
Анцестральная (базальная)	<i>Haemantheae</i>	<i>Haemanthus albiflos</i> Jacq.	Кафедра физиологии растений МГУ
		<i>Clivia gardenii</i> Hook.	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород)
		<i>Clivia miniata</i> (Lindl.) Bosse	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород)
Анцестральная (базальная)	<i>Amaryllideae</i>	<i>Crinum moorei</i> Hook f.	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород), Ботанический сад МСХА (г. Москва)
		<i>Crinum asiaticum</i> L.	Ботанический сад МГУ (Аптекаровский огород)
		<i>Crinum × powellii</i> hort. ex Baker	Коммерческий материал

rudiment) или никак не проявляться в процессе развития (ablasted prophyll, phantom prophyll) [Чуб, Кожевникова, 1999; 2000; Choob, 1999; Чуб, 2010]. Кроме того, любые чешуевидные листья, которые по длине не превышают запаасающие чешуи луковец, предложено называть низовыми чешуями [Асатрян, 1993].

Американская клада: предлист как лист срединной формации

Строение предлиста самой крупной почки возобновления у Amaryllidaceae коррелирует с географическими кладами, предложенными в работе [Meerow, Snijman, 2006], и, соответственно, является достаточно важной синапоморфией, физиологическое значение которой пока что недостаточно исследовано. Например, Amaryllidaceae из американской клады, включающей трибы *Hipeastreae*, *Eucharideae* и *Hymenocallideae*, всегда развивают предлист с развитой листовой пластинкой. В целом можно сказать, что низовые чешуи у наиболее известных представителей американской клады достаточно редки.

Более подробное описание предлистьев с листовыми пластинками для трибы *Hipeastreae* можно найти в работах [Irmisch, 1850, 1860], где исследованы *Habranthus tubispathus* (L'Hér.) Traub (syn. *Zephyranthes tubispatha*), *Sprekelia formosissima* (syn. *Amaryllis formosissima*), *Hippeastrum aulicum*. Наши повторные исследования полностью подтверждают данные Ирмиша.

Ряд авторов [Irmisch, 1860; Blaauw, 1931; Артюшенко, Щепак, 1982] отмечают, что для *Hippeastrum* характерна высокая стабильность образования цветоносов, которые закладываются после формирования каждой четырех листьев срединной формации (начиная со стеблеобъемлющего предлиста почки возобновления и заканчивая листом Fx с разомкнутым основанием).

Зеленые предлистья почки возобновления описаны для рода *Zephyranthes* [Дзидзигури, 1979; Paula, 2006], что подтверждается нашими собственными наблюдениями на *Z. candida* и *Z. carinata*. Кроме того, такие же предлистья отмечены у *Habranthus robustus* Herb. ex Sweet [Paula, 2006].

Для трибы *Hymenocallideae* характерны цветки с короной тычиночного происхожде-

ния. Похожий тип морфологии цветка встречается у *Pancratium* [Артюшенко, 1970], поэтому в ранних сводках представителей *Hymenocallideae* ошибочно относили к роду *Pancratium* или старались сближать их с ним на основании строения цветка.

Наши исследования предлиста почки возобновления у *Ismene festalis* показали, что в данном случае, как и у других разновидностей американской клады, предлист относится к листьям срединной формации, что резко отличает строение луковички от *Pancratium*, где предлист представлен низовой чешуей [Артюшенко, 1970; Артюшенко, Щепак, 1982]. Признак строения предлиста почки возобновления можно считать диагностическим, хорошо отличающим *Hymenocallideae* от *Pancratiaea* и имеющим большую валидность, чем развитие короны в цветке.

Для трибы *Eucharideae* характерна дифференцировка зеленых листьев на черешок и пластинку [Meerow, 1989]. К сожалению, в доступной литературе нет сведений о структуре луковец в этой трибе. Наши исследования двух видов *Eucharis grandiflora* Planch. et Lindl. и *E. sanderi* Baker подтвердили положение о том, что предлист почки возобновления имеет типичную для зеленых листьев структуру. В обоих случаях он был адоссирован к цветоносу, на поздних этапах развития был дифференцирован на кольцевую стеблеобъемлющую часть (влагалище листа, которое в дальнейшем превращается в запаасающую часть луковичной чешуи), черешок и листовую пластинку, которая у примордия подвернута на абаксиальную сторону (рис. 2).

Таким образом, можно констатировать, что предлист почки возобновления у всей американской клады (включающей трибы *Hipeastreae*, *Hymenocallideae* и *Eucharideae*) представлен типичным зеленым листом со стеблеобъемлющим основанием.

Африканские трибы: ряд морфологической редукции предлиста

У африканских Amaryllidaceae предлист почки возобновления всегда есть, при этом во всех известных нам случаях этот лист был представлен низовой чешуей.

Из-за широкого распространения в культуре наиболее изученным видом из три-

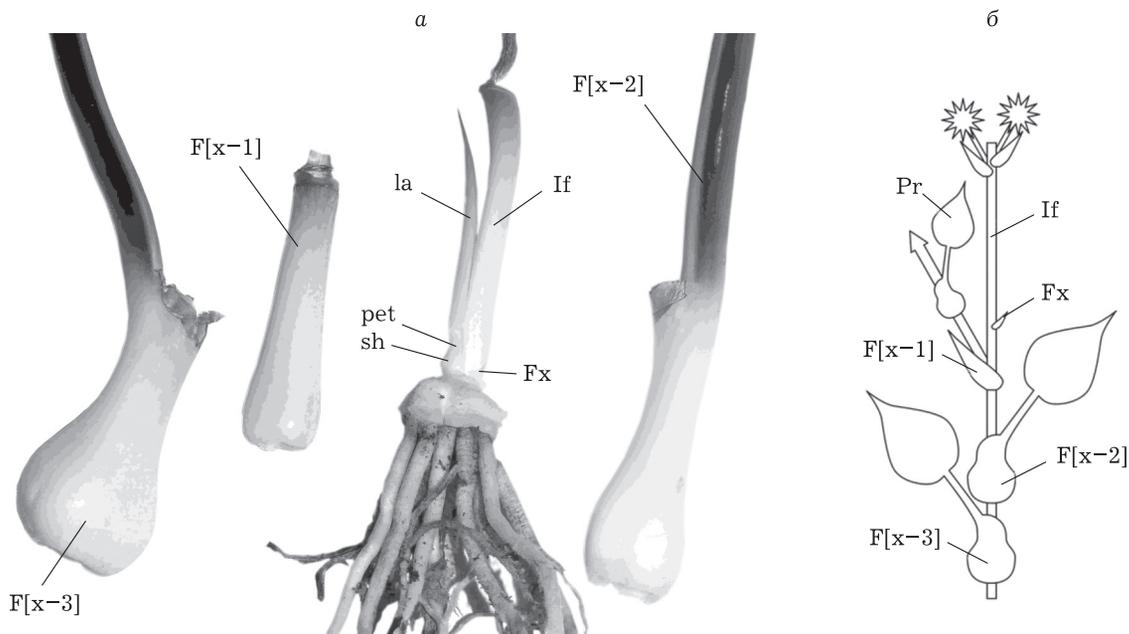
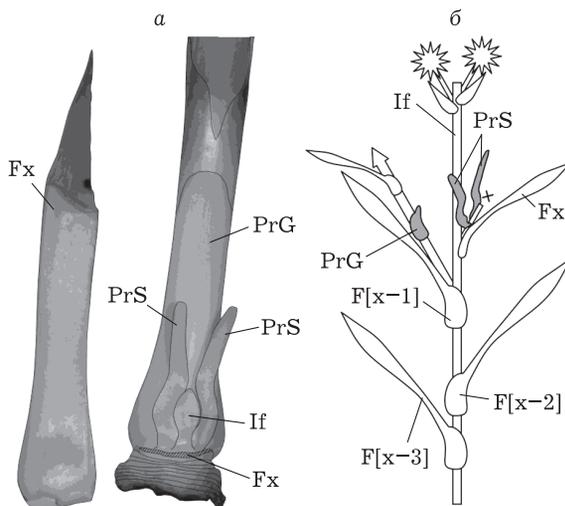


Рис. 2. Листовая серия цветущего побега *Eucharis grandiflora* и предлист почки возобновления. а – фото; б – схема побеговой системы. If – цветонос; Fx – редуцированный до небольшой чешуи лист, предшествующий цветоносу; F[x - 1] – предшествующий лист, представленный нижней чешуей; F[x - 2] и F[x - 3] – предшествующие зеленые листья (срединной формации); Pr – адоссированный предлист почки возобновления (la – листовая пластинка; pet – черешок; sh – кольцевое влагалище)

бы *Cyrtantheae* оказался *Cyrtanthus elatus* (Jacq.) Traub, известный также под названием валлота пурпурная (*Vallota purpurea* Herb.). М. Я. Асатрян [1993] отмечала, что одна из низовых чешуй представлена кольцевым листом, однако не указала на расположение этого листа в побеговой системе. М. М. Slabbert [1997] указывает на ритмичность в закладке соцветий у растений, выращенных в окрестностях Претории: они закладываются через каждые 3–6 зеленых листьев, один из которых – лист Fx, который неполностью охватывает ось своим основанием (semi-sheathing leaf base). Указаний на низовую чешую в начале листовой серии нового симподия в работе М. М. Slabbert [1997] не приведено.

По нашим данным, у *Cyrtanthus elatus* предлист почки возобновления действительно представлен замкнутым кольцевым листом с зачаточной листовой пластинкой, которая обращена в сторону цветоноса. В наших условиях листовая пластинка предлиста никогда не развивается в достаточной мере и не приобретает зеленой окраски, хотя к моменту перехода в состояние покоя верхушка предлиста отмирает вместе с зачаточной листовой пластинкой (рис. 3, а). Листовая серия пред-

Рис. 3. Листовая серия цветущего побега *Cyrtanthus elatus* и предлист почки возобновления. а – фото; б – схема побеговой системы. If – цветонос; Fx – редуцированный до небольшой чешуи лист, предшествующий цветоносу; F[x - 1], F[x - 2] и F[x - 3] – предшествующие зеленые листья (срединной формации); PrG – предлист почки возобновления; PrS – расщепленный на две доли предлист побега в пазухе Fx



ставлена 5–6 листьями, из которых один (начальный) – предлист (в данном случае его можно отнести к листьям низовой формации, cataphophyll). Таким образом, мы подтверждаем и уточняем данные М. Я. Асатрян [1993]. Что касается работы М. М. Slabbert [1997], то ее основной целью было изучение закладку цветков. Возможно, на низовой лист не обратили должного внимания. Однако также возможно, что в условиях открытого грунта Южной Африки предлист может развивать полноценную листовую пластинку. Можно также предположить, что развитие чешуевидного предлиста – клоновая особенность тех растений *Cyrtanthus elatus*, которые выращивают в оранжерейном фонде.

Так или иначе, предлист почки возобновления у *Cyrtanthus elatus* можно рассматривать как пограничный случай между полностью развитым предлистом и низовой чешуей (см. рис. 3).

В трибе *Haemantheae* особый интерес представляет род *Clivia*. Специфику строения предлиста у *Clivia nobilis* Lindl. отмечал еще Т. Irmisch [1860]: полностью замкнутый, пленчатый, с двумя зубцами на спинной стороне и при этом – существенно меньший по размерам, чем последующие листья срединной формации. Предлист (лист низовой формации, cataphophyll) обращен спинной стороной к цветоносу, т. е. занимает положение, типичное для предлиста однодольных.

М. Я. Асатрян [1993] для низовых чешуй у *C. miniata* (Lindl.) Bosse указывала, что их основание разомкнуто, и они могут охватывать стебель на $1/4 - 3/4$ длины дуги окружности. Это совпадает с нашими наблюдениями, которые подтверждают, что речь идет именно о предлисте почки возобновления (других низовых чешуй у *C. miniata* не было обнаружено). Стоит добавить, что предлист почки возобновления пленчатый, с острыми зубцами, слабывьемчатый, на стороне, обращенной к цветоносу, может иметь дополнительные боковые зубцы.

У *C. gardenii* Hook. предлист еще менее развит, чем у двух предыдущих видов, охватывает стебель не более чем на $1/4$, с двумя округлыми зубцами и небольшой выемкой между ними.

Также часто исследовали строение луковиц типового рода трибы – *Haemanthus*. Так, Т. Irmisch [1860] показал предлист почки во-

зобновления у *H. albiflos* Jacq. (syn. *H. virescens* Herb.) как пленчатую чешую с двумя округлыми лопастями и более-менее глубокой выемкой, соответствующей по положению цветоносу. Аналогичные результаты получены Н. Н. Афанасьевой [1995] и нами [Чуб, 2010]. Следует отметить, что форма предлиста может варьировать: по нашим наблюдениям, может редуцироваться одна из половин предлиста, и тогда развивается только одна лопасть. Кроме того, предлист бывает представлен abortированной узкой пленкой в основании почки. Эти вариации в степени развития предлиста могут наблюдаться на одной и той же луковице на разных элементах симподия.

У Т. Irmisch [1860] также описано строение *Scadoxus puniceus* (L.) Friis et Nordal (syn. *H. puniceus* L.). Хотя Ирмиш приходит к выводу о терминальном положении почки возобновления, положение ее первого листа не оставляет сомнений в том, что это – предлист, расположенный между цветоносом и почкой. Предлист небольшой по размерам и охватывает почку примерно на $1/3$, но при этом на верхушке нет выемки.

Резюмируя строение предлиста у африкано-австралазийской клады, можно отметить, что в норме он представлен низовой чешуей с разной степенью редукции. Наиболее близкими к зеленым листьям следует считать кольцевые предлистья (*Cyrtanthus elatus* и *Clivia nobilis*), далее в ряду следуют предлистья с заметным охватом почки возобновления (*Clivia miniata*) и замыкают ряд пленчатые чешуевидные предлистья небольших размеров (*Haemanthus*, *Scadoxus*). Представленный морфологический ряд нельзя считать эволюционным, поскольку, судя по молекулярным данным [Meerow, Clayton, 2004; Meerow, Snijman, 2006], перечисленные представители находятся на параллельных ветвях. Структурная морфология луковиц представителей этих клад изучена крайне неравномерно: если у кливии из 6 видов исследовано 3, то из примерно 60 видов циртантусов достаточно подробно изучен только один. Многие роды с уникальными морфологическими особенностями совершенно не изучены. При большом морфологическом разнообразии предлистьев почки возобновления проведенных исследований явно недостаточно, чтобы гово-

ритель об эволюционных преобразованиях этого признака у африканской клады.

Базальная клада: слабо развитый или редуцированный предлист

Если рассмотреть типовой род семейства – *Amaryllis*, то выяснится, что листовая серия почки возобновления начинается с зеленого листа, противоположного цветоносу (этим он отличается от рода *Hippeastrum*, где зеленый лист адоссирован). Эта особенность *Amaryllis belladonna* L. породила дискуссию о положении цветоноса. Тем не менее данные по закладке соцветия позволили утверждать, что у этого вида оно находится в терминальном положении, а возобновление луковиц – симподиальное [Hartsema, Leuren, 1942]. По нашему мнению, первый лист почки возобновления в данном случае нельзя считать предлистом, правильнее интерпретировать его как второй лист в серии бокового побега, тогда как первый (предлист) абластирован и представлен фантомным органом [Чуб, 2010].

Строение луковиц у близкого к *Amaryllis* рода *Crinum* неоднократно исследовали многие авторы. Так, Т. Irmisch [1850, 1860] привел данные для *C. bulbispermum* (Burm.f.) Milne-Redh. et Schweick. (syn. *C. capense* Herb.), отмечая небольшую двукилеватую чешую на почке возобновления, адоссированную к цветоносу. Аналогичные данные для *C. moorei* Hook. f. получены в работах Э. Т. Артюшенко и А. В. Щепак [1982] и подтверждаются нашими личными наблюдениями. Предлист в виде узкой пленчатой чешуи характерен для *C. × powellii* hort. ex Baker и *C. asiaticum* L. (рис. 4).

В роде *Nerine* предлист почки возобновления также представлен пленчатыми низовыми чешуями небольшого размера. Так, К. I. Theron и G. Jacobs [1994] при анализе строения луковиц *N. bowdenii* W. Watson, чтобы подчеркнуть габитус этого листа, вводят специальный термин – “четвертьлист” (quarter leaf), хотя и не вполне адекватно оценивают его положение на побеговой системе. Исследования Т. Irmisch [1860] затрагивают ряд представителей этого рода: *N. undulata* (L.) Herb., *N. humilis* (Jacq.) Herb., *N. curvifolia* Herd. Для всех видов указана характерная чешуя в положении, адоссированном

к цветоносу, с узким основанием, со слабо выраженной двузубчатой структурой на верхушке (либо даже совсем без зубцов) [Irmisch, 1860, Табл. VII, лист b].

Таким образом, у базальных Amaryllidaceae предлист почки возобновления либо слабо развит (*Crinum*, *Nerine*), либо полностью абластирован (*Amaryllis belladonna*).

Евразийская клада: фантомный предлист почки возобновления

Базальной в этой группе Amaryllidaceae является триба *Lycorideae*, из которой были исследованы некоторые представители родов *Lycoris* и *Ungernia*. Так, в работе [Mori, Sakanishi, 1976] японские исследователи приводят данные о морфологических и ритмологических особенностях роста луковиц у *L. albiflora* Koidz., *L. aurea* Herb., *L. radiata* Herb., *L. incarnata* Worsley, *L. sanguinea* Maxim. и *L. squamigera* Maxim. Не указывая различий между видами, для всех *Lycoris* на обобща-

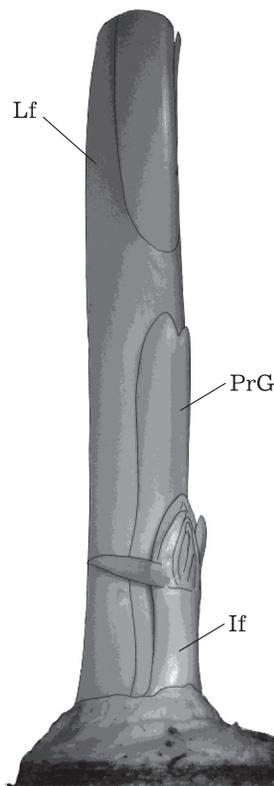


Рис. 4. Предлист почки возобновления у *Crinum asiaticum*. If – цветонос; Lf – зеленый лист (срединной формации); PrG – предлист почки возобновления

ющей диаграмме приводится предлист почки возобновления с охватом стебля от 1/3 до 1/2, а в описании – что этот лист у всех представителей пленчатый. По-видимому, можно считать, что предлист почки возобновления у *Lycorideae* более-менее хорошо развит.

Более подробных исследований удостоилась *Ungernia tadschicorum* Vved. ex Artjush. [Müller-Doblies, Müller-Doblies, 1978]. Авторы отмечают, что предлист почки возобновления претерпел расщепление и представлен двумя отдельными зубцами, находящимися справа и слева от цветоноса. Такое строение можно объяснить механическим давлением цветоноса на предлист в процессе развития [Чуб, 2010].

Судя по молекулярным данным, промежуточное положение между *Lycorideae* и *Narcisseae* занимает род *Pancraticum* [Meerow, Snijman, 2006]. У *Pancraticum maritimum* L. подробно описан адоссированный к цветоносу предлист почки возобновления в форме узкой двукилеватой чешуи с двумя зубцами на верхушке [Irmisch, 1860, Табл. V, лист N; Артюшенко, 1970; Артюшенко, Щепак, 1982]. Симиодальная модель возобновления у этого вида никогда не вызывала никаких сомнений.

Клада, включающая *Narcisseae/Galanthaeae*, характеризуется тем, что первый видимый лист почки возобновления расположен с углом дивергенции 180° относительно листа Fx и не занимает адоссированного положения. Впервые это отмечено для *Galanthus* [Saint-Hilaire, 1841], затем круг объектов расширился на *Narcissus*, *Sternbergia*, *Leucojum* и *Acis* [Irmisch, 1850, 1860; Luiten, Waveren, 1938, 1952; Капинос, 1965; Rees, 1969; Артюшенко, 1970; Vogel, Müller-Doblies, 1975; Mori et al., 1990; и др.]. Наши собственные наблюдения, проведенные на видах этой группы, находятся в хорошем соответствии с фактическими данными, приведенными в литературе, однако мы предлагаем новую теоретическую интерпретацию [Чуб, 2010]. Согласно нашей гипотезе, предлист в данном случае представлен полностью абластированным органом *sensu* A. W. Eichler [1875] или фантомом в нашей интерпретации, который невозможно прямо наблюдать при закладке боковой почки, но, тем не менее, этот орган вносит вклад в позиционные сигналы, определяющие филлотаксис в листовой серии нового элемента симподия [Чуб, Кожевникова, 1999, 2000; Choob, 1999;

Чуб, 2010]. В редких случаях этот предлист виден как абортированный рудимент в основании почки возобновления [Чуб, 2010].

Интересное исключение из описанной выше закономерности отметил Т. Irmisch [1860]. Для *N. campbellii* hort. ex Haw. (группа нарциссов-жонкилей) он показал, что в основании находятся две узкие чешуи [Irmisch, 1860, Табл. IV, лист x], что было впоследствии подтверждено нашими собственными наблюдениями. Т. Ирмиш высказал обоснованные сомнения в моноподиальной модели роста для данного вида нарциссов, но не провел соответствующего обобщения для всего рода *Narcissus*.

Суммируя данные для евразийской клады *Amaryllidaceae*, можно отметить, что полная редукция предлиста почки возобновления (абласт) можно расценивать как синапоморфию для группы, включающей трибу *Narcisseae* (incl. *Galanthaeae*), и дает дополнительные основания для сближения родов, входящих в эту кладу. В то же время *Pancraticum* оказывается достаточно обособленным: от *Narcisseae* – по признаку наличия предлиста у почки возобновления, от *Lycorideae* – как географически, так и по молекулярным данным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный обзор строения предлиста почки возобновления у *Amaryllidaceae* позволяет предложить следующий структурно-морфологический ряд переходов, который ни в коем случае нельзя интерпретировать как эволюционный. В начале ряда – полностью развитый филлом с зеленой листовой пластинкой, основание которого превращается в кольцевую запасующую чешую луковицы (вся американская клада *Amaryllidaceae*).

Далее можно представить лист с более-менее редуцированной листовой пластинкой, но с полноценным стеблеобъемлющим основанием, развивающимся как кольцевая запасующая чешуя (*Cyrtanthus elatus*). У *Clivia nobilis* можно видеть стеблеобъемлющий предлист в виде низовой чешуи, полностью лишенный запасующей функции.

Разомкнутый предлист без запасующей функции, обнимающий почку возобновления на 1/4 – 3/4 длины окружности, харак-

терен как для африканской клады (*Clivia*, *Nerine bowdenii*), так и для евразийской (род *Lycoris*). Далее можно представить редукцию предлиста до узкой цельной двузубчатой (*Nerine*, *Crinum*, *Scadoxus*, *Pancrtium*) или более-менее глубоко двулопастной чешуи (*Haemanthus*).

В случае сильной редукции предлист может расщепляться посередине и быть представленным двумя отдельными зубцами (*Ungernia tadschicorum*, *Narcissus campornelli*). Интересно отметить, что расщепленный надвое лист, но в другом положении – между цветоносом и листом Fx, есть у *Haemanthus* [Irmisch, 1860, Табл. IX, лист v; Чуб, 2010], а также, согласно нашим наблюдениям, у *Cyrtanthus elatius*. Анатомическое исследование пучков, проходящих в каждом из зубцов, позволило ориентировать этот лист адаксиальной стороной к цветоносу. Это означает, что данный лист принадлежит оси, находящейся в пазухе листа Fx. Таким образом, его можно расценивать либо как предлист недоразвитой боковой почки, либо как предлист паракладия [Чуб, 2010] (см. рис. 3). О предлистах паракладиев в форме одиночной (асимметричной) чешуи неоднократно сообщали для клады *Narcisseae/Galanthae*: *Galanthus nivalis* [Чуб, Кожевникова, 1999; Чуб, 2010], *Sternbergia colchiciflora* Waldst. & Kit. [Irmisch, 1860], *Sternbergia lutea* [Капинос, 1965], *Lecojum vernum* [Luiten, Waveren, 1938; Müller-Doblies, 1971]. Эти факты свидетельствуют о том, что пазуха листа Fx может быть активной и дает боковые побеги/параклады, листовая серия которых начинается либо расщепленным, либо утратившим одну из долей предлистом.

Завершает морфологический ряд полный абласт предлиста и превращение его в фантомный орган (*Amaryllis belladonna*, клада *Narcisseae/Galanthae*). В данном случае нельзя расценивать исчезновение предлиста как простое “выпадение” листа из состава листовой серии (deletion), как это предлагал D. Müller-Doblies [1971], поскольку при делеции изменяется позиционная информация, и филлотаксис почки возобновления должен коррелятивно измениться. Так как второй лист почки возобновления остается на том же месте, что и у других *Amaryllidaceae*, он получает позиционный сигнал от “невидимого”

органа (фантома), который изредка можно обнаружить у *Galanthus* при прицельном изучении и расширении выборки [Чуб, 2010].

Что касается эволюции морфологических признаков предлиста почки возобновления, важно отметить, что у базальных *Amaryllidaceae* встречается как ситуация с чешуевидным узким предлистом (большинство изученных представителей), так и с полностью абластированным (*Amaryllis belladonna*). Представители близкой африкано-австралийской клады демонстрируют широкое разнообразие в строении предлиста (см. рис. 3, 4), многие роды из этой группы либо не исследованы вообще, либо исследованы крайне фрагментарно. Однако именно эта клада важна для понимания путей морфологической эволюции предлиста почки возобновления.

Диаметрально противоположные тенденции прослеживаются у поздней отходящих клад *Amaryllidaceae*: в американской кладе закрепляется хорошо развитый предлист (как лист срединной формации), тогда как в евразийской кладе проявляется выраженная тенденция к “фантомизации” предлиста, находящая полное завершение у средиземноморских представителей *Amaryllidaceae*.

Если в качестве эволюционной группы сравнения взять *Alliaceae*, то можно отметить, что среди их представителей характерно заметное разнообразие строения предлиста почки возобновления. В некоторых случаях (*Allium sera* L.) предлист не отличается по строению от обычных зеленых листьев, тогда как для *A. sativum* L. характерны предлистья в виде низовых пленчатых чешуй со стеблеобъемлющим основанием (без запасяющей функции). Отметим, что для *Alliaceae* специально в обзорном плане вопрос разнообразия строения предлиста почки возобновления не рассматривался. По-видимому, полиморфное состояние было характерно для общих предков *Alliaceae* и *Amaryllidaceae*, и в дальнейшем в разных эволюционных линиях *Amaryllidaceae* произошло закрепление того или иного состояния степени редукции предлиста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение можно отметить, что все семейство *Amaryllidaceae* характеризуется

достаточно консервативным строением побеговой системы. Во всех случаях цветение знаменует переход от моноподиального нарастания к симподиальному возобновлению. Цветонос всегда занимает терминальное положение, а почка возобновления – пазушное (в пазухе листа F[x – 1]).

Предлист почки возобновления во всех случаях можно обнаружить либо при тщательном анализе чешуй луковицы рядом с основанием цветоноса, либо формально-аксиоматическим фантомным методом [Чуб, 2010]. Сравнительно-морфологический анализ позволил нам построить полный ряд редукции предлиста почки возобновления от хорошо развитого зеленого листа срединной формации через низовые чешуи различной степени развитости (лист низовой формации) до полного абласта (фантомного органа).

К сожалению, современные представления о симподиальном возобновлении луковиц у Amaryllidaceae до сих пор не нашли достаточного освещения в учебной литературе.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З. Т. Амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР. Морфология, систематика и использование. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 180 с.
- Артюшенко З. Т., Щепак А. В. Ветвление побега у представителей семейства Amaryllidaceae // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 8. С. 1074–1082.
- Асатрян М. Я. Низовые чешуи в луковицах некоторых представителей семейства Amaryllidaceae // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 52–57.
- Афанасьева Н. Н. Морфолого-анатомические особенности и систематика *Haemanthus* (Amaryllidaceae) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 30–40.
- Дзидзигури Л. К. Ветвление побега у *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae) // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 1. С. 64–68.
- Капинос Г. Е. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965. 240 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Чуб В. В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. М.: Бином, 2010. 264 с.
- Чуб В. В., Кожевникова А. Д. Сравнительный анализ моноподиальной и симподиальной моделей возобновления луковиц у *Galanthus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 1999. № 3. С. 294–320.
- Чуб В. В., Кожевникова А. Д. Структура луковиц карликовых нарциссов (*Narcissus bulbocodium* L. и *N. triandrus* L., Amaryllidaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 4. С. 53–59.
- APG II (Angiosperm Phylogeny Group II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Botanical Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
- APG IV (Angiosperm Phylogeny Group IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181, N 1. P. 1–20.
- Blaauw A. H. De orgaanvorming und periodiciteit van *Hippeastrum hybridum* // Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., Natuurk. 1931. Sect. II. Vol. 29, N 1. S. 1–90.
- Brunaud A., Turlier M. F. Monopodial and sympodial structures: some instances under discussion // Bulletin de la Societe Botanique de France. 1971. Vol. 118, N 7–8. P. 543–560.
- Chase M. W., Reveal J. L., Fay M. F. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 161. P. 132–136.
- Choob V. V. Phantom leaves: a new look to the old problem of branching in *Galanthus* (Amaryllidaceae) // Syst. Geogr. Pl. 1999. Vol. 68. P. 67–72.
- Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Verl. Berlin: Springer, 1985. 520 p.
- Eichler A. W. Blütendiagramme. Verl. W. Engelmann. Leipzig, 1875. T. 1. 345 S.
- García N., Meerow A. W., Arroyo-Leuenberger S., Oliveira R. S., Dutilh J. H., Soltis P. S., Judd W. S. Generic classification of Amaryllidaceae tribe *Hippeastreae* // Taxon. 2019. Vol. 68, N 3. P. 481–498.
- García N., Meerow A. W., Soltis D. E., Soltis P. S. Testing deep reticulate evolution in Amaryllidaceae tribe *Hippeastreae* (Asparagales) with ITS and chloroplast sequence data // Syst. Bot. 2014. Vol. 39, N 1. P. 75–89.
- Hartsema A. M., Leupen F. F. Orgaanvorming en periodiciteit van *Amaryllis belladonna* // Meded. Van de Landb. Wageningen. 1942. D. 46. Vbd. 4. 30 S.
- Huisman E., Hartsema A. M. De periodieke Ontwikkeling van *Narcissus pseudonarcissus* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. 1933. D. 37. Vbd. 1. 55 S.
- Irmisch T. Zur Morphologie der monokotylyschen Knollen- und Zwiebelgewächse. G. Reimer, Berlin. 1850. 284 S.
- Irmisch T. Beiträge zur Morphologie der Amaryllideen. Berlin: Gustav-Fischer Verl., 1860. 76 S.
- Levacher P. M. La croissance sympodique du perce-neige (*Galanthus nivalis* L.), et la position superposée de la prefeuille du bourgeon de remplacement // Comptes Rendus hebdomadaires des seances de l'Academie des Sciences (France, Paris). 1970. T. 217. Ser. D, N 13. P. 1079–1082.
- Luiten I., van Waveren J. M. De orgaanvorming van *Leucojum aestivum* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. 1938. D. 42, Vbd. 1. 31 S.
- Luiten I., van Waveren J. M. De orgaanvorming van *Galanthus nivalis* L. // Meded. Van de Landb. Wageningen. 1952. D. 52, Vbd 4. S. 105–124.
- Meerow A. W. Systematics of the Amazon Lilies, *Eucharis* and *Caliphruria* (Amaryllidaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 76. P. 136–220.
- Meerow A., Clayton J. Generic relationships among the baccate-fruited Amaryllidaceae (tribe *Haemantheae*) inferred from plastid and nuclear non-coding DNA sequences // Plant Syst. Evol. 2004. Vol. 244. P. 141–155.

- Meerow A. W., Snijman D. A. The never-ending story: multigene approaches to the phylogeny of Amaryllidaceae // *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 355–366.
- Meerow A. W., Guy C. L., Li Q.-B., Yang S.-L. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences // *Syst. Bot.* 2000. Vol. 25, N 4. P. 708–726.
- Mori G., Kawabata H., Imanishi H., Sakanishi Y. Growth and Flowering of *Leucojum aestivum* L. and *L. autumnale* L. grown outdoors // *Engei Gakkai Zasshi*. 1990. Vol. 59. P. 815–821.
- Mori G., Sakanishi Y. Studies on the Growth and Flowering of Bulbous Plants of Amaryllidaceae // *Engei Gakkai Zasshi*. 1976. Vol. 45, N 4. P. 389–396. (яп.)
- Müller-Doblies D. *Galanthus* ist doch sympodial gebaut! // *Ber. Deut. Bot. Ges.* 1971. Bd. 84, N 11. S. 665–682.
- Müller-Doblies D., Müller-Doblies U. Zum Bauplan von *Ungernia*, der einzigen endemischen Amaryllidaceen-Gattung Zentralasiens // *Bot. Jahrb. Syst.* 1978. Bd. 99, N 2-3. S. 249–263.
- Paula C. B. Morphological analysis of tropical bulbs and environmental effects on flowering and bulb development of *Habranthus robustus* and *Zephyranthes* spp. PhD Thesis. Univ. of Florida, 2006. 127 P.
- Pax F. Amaryllidaceae // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* von A. Engler und K. Prantl. Teil II. Engelmann, Leipzig, 1889. S. 97–124.
- Rees A. R. The initiation and growth of *Narcissus* bulbs // *Ann. Bot.* 1969. Vol. 33, N 130. P. 277–288.
- Saint-Hilaire A. Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétale, la terminologie, la botanique comparée, l'examen de la valeur des caractères dans les diverses familles naturelles / P.-J. Loss, Libraire-éditeur. Paris, 1841. 930 p.
- Saint-Hilaire J. Les Amaryllidées // Exposition des familles naturelles et de la germination des plantes. V. I. Treuttel et Würtz. Paris, 1805. P. 134–142.
- Schumann K. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Verl. von Engelmann. Leipzig, 1890. 519 S.
- Slabbert M. M. Inflorescence initiation and development in *Cyrtanthus elatus* (Jacq.) Traub // *Scientia Horticulturae*. 1997. Vol. 69. P. 61–71
- Theron K. I., Jacobs G. Periodicity of inflorescence initiation and development in *Nerine bowdenii* W. Watson (Amaryllidaceae) // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1994. Vol. 119, N 6. P. 1121–1126.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I. Der vegetative Aufbau. Verl. "VEB Gustav Fischer". Jena, 1954. 258 S.
- Vogel S., Müller-Doblies D. Eine nachtblütige Herbst-Narzisse. Zwiebelbau und Blütenökologie von *Narcissus viridiflorus* Shoesboe // *Bot. Jahrb. Syst.* 1975. Bd. 96, N 1-4. S. 427–447.

The sympodial model of bulb growth in Amaryllidaceae: a comparative morphological approach

V. V. CHOOB

*Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University
119991, Moscow, Leninskiye Gory, 1, b. 12
Biological Faculty, Botanical Garden
E-mail: choob_v@mail.ru*

For a long time Amaryllidaceae served as a textbook example of monopodially growing bulbs. The main argumentation in favor of this viewpoint was the position of the first leaf of the innovation bud in *Galanthus*: it was not placed with its abaxial side to the inflorescence stalk. The discussion on monopodial or sympodial innovation was continued for more than 150 years, and was completed by the victory of the sympodial model. Nevertheless, the variability of phyllotaxis of the innovation bud in Amaryllidaceae did not receive satisfactory explanation by nowadays, that brings actuality to our research. We have reviewed and re-discovered the prophylls of the innovation bud throughout all the Amaryllidaceae family, leading to strict homologization of these leaves in different clades of the family. By the means of comparative structural morphology we rendered the universality of the sympodial model of bulb innovation in all the members of Amaryllidaceae. Based on the results of the provided study, we have postulated, that the prophyll of the innovation bud undergoes the reduction from well-developed green leaf (photoprophyll) through lower scales (cataprophylls) to complete ablation (phantom prophyll). Moreover, we revealed, that the prophyll morphological characters are synapomorphies for the principal geographical clades of Amaryllidaceae (established according to molecular phylogeny data). The major variability of the prophyll structure we documented for the African tribes of Amaryllidaceae. It is important to mention, that the postulated row of morphological reduction of the prophyll could not be referred to as the row of evolutionary events. As for the common ancestor of Amaryllidaceae, we propose the polymorphic state with different degree of the prophyll development. Further evolution lead to stabilization of the prophyll morphology in the majority of geographical clades, but African Amaryllidaceae. Correspondingly, our data undoubtedly proved the model of sympodial innovation for the bulbs in all the Amaryllidaceae family.

Key words: prophyll, lower scales, bulb morphology, sympodial innovation.