

А. Г. АРАРАТЯН

О ДИССИММЕТРИИ ЛЕПЕСТКОВ ЗВЕРОБОЯ ОБЫКНОВЕННОГО

Зверобой обыкновенный *Hypericum perforatum* L. широкораспространенное многолетнее травянистое растение 20—60 см высоты, с золотисто-желтыми цветками. В Армянской ССР встречается почти повсюду, поднимается до 2000 м и выше н. у. м. Растет на травянистых склонах, часто заходит в посевы, особенно пышно развивается на лесных посадочных траншеях с рыхлой землей.

Венчик зверобоя обычно состоит из пяти одинаковых, длиной 13—14 (10—15) мм лепестков, расположенных веерообразно, т. е. их края заходят друг за друга [3, 4, 14]. У венчика зверобоя имеется ось симметрии п, но нет плоскостей симметрии, почему и такой венчик не может считаться актиноморфным, как неправильно приводится в некоторых руководствах по ботанике. При вращении вокруг оси симметрии венчик п раз (5 по числу лепестков) совмещается с самим собой. Следовательно, мы здесь имеем полную веерообразность [8]. На венчике лепестки расположены в определенном порядке, и под прикрытием могут быть только их правые или левые бока, что хорошо видно при рассматривании сверху. Соответственно с этим венчики называются правыми (правши) и обозначаются буквой D или левыми (левши) и обозначаются буквой L (рис. 1—а, б).

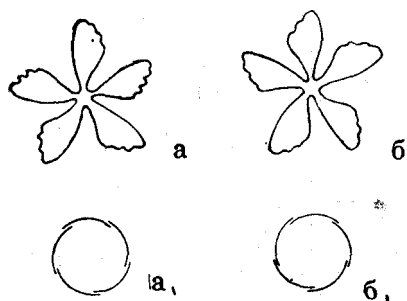


Рис. 1. Схематическое изображение венчика зверобоя обыкновенного:

а — D-форма, б — L-форма; схема срученности в бутонах:

а₁ — D-форма, б₁ — L-форма.

Зеркально равные, или энантиоморфные, венчики по расположению лепестков могут совместиться лишь при повороте одного из них на 180°.

В отличие от многих видов растений с веерообразным венчиком, состоящим из равнобоких или почти равнобоких лепестков, у зверобоя лепестки являются диссимметричными [4, 6, 12, 13]. Бока лепестков (от главной жилки до краев) в дальнейшем изложении будут называться по разнице в ширине — узкими и широкими. В данном случае нами исполь-

зован термин **неравнобокий**, принятый во «Флоре СССР» для обозначения диссимметрических лепестков [11].

Соответственно с направлением веерообразности венчика лепестки также могут быть названы правыми и левыми. У правых венчиков широкими окажутся правые бока, у левых, наоборот, левые бока лепестков. Поскольку у зверобоя обыкновенного диссимметричным является не только венчик, но также каждый его лепесток в отдельности, то для их обозначения возникает необходимость в специальных символах: с этой целью мы находим целесообразным использовать строчные буквы *d* (правый лепесток) и *l* (левый лепесток). Понятно, что

$$D = \Sigma d \quad \text{и} \quad L = \Sigma l.$$

Неравнобокие *d*- и *l*-лепестки также энантиоморфны и могут совместиться по контуру лишь при повороте на 180° вокруг главной жилки одного из них.

Уже при проведении наблюдений в природе было замечено, что обе формы венчика попадают довольно часто. Кроме того, почти на каждом цветущем растении бывают как правые, так и левые формы. Для выяснения числового отношения между ними проведен общий подсчет. В окрестностях курортного города Дилижан, в лесу, на участке с насаждением молодых сосенок 8-го августа 1967 г. нами собрано 200 цветущих растений зверобоя обыкновенного и поставлено корнями в воду. Ежедневно в течение пяти дней по утрам (в 6—7 часов) ножницами отделялись все раскрытые цветки и подсчитывались отдельно *D*- и *L*-венчики. Высчитывались также нетипичные уродливые цветки. Результаты подсчета приведены в таблице.

Т а б л и ц а

Раскрыто цветков		D-венчики		L-венчики	
		всего	из них уродливые	всего	из них уродливые
9-го августа	756	386	29	370	21
10-го "	367	175	10	192	13
11-го "	208	93	6	115	11
12-го "	192	81	8	111	7
13-го "	220	115	11	105	6
Всего за 5 дней	1743	850	64	893	58

Из таблицы видно, что венчики двух форм представлены почти в равных количествах. Отношение разницы к сумме всех венчиков очень мало: оно равно

$$\frac{\Sigma L - \Sigma D}{\Sigma L + \Sigma D} \cdot 100 = \frac{43}{1743} \cdot 100 = 2,5\%.$$

Обратимся к рис. 2, на котором в увеличенном виде схематически изображен диссимметрический лепесток. Взята d-форма, но с одинаковым успехом можно было взять и l-форму, так как между ними, кроме разного расположения узкого и широкого боков, существенной разницы нет. Найдем главную жилку лепестка, которая с середины нижней части простирается вверх до его вершины (концы этой жилки на рисунке продолжены в виде пунктирных линий). Мысленно проведем посередине главной жилки поперечную линию (ее продолжение вправо и влево также отмечено пунктирными линиями). По этой линии правый бок 2,2 раза шире левого. По площади же широкий бок приблизительно в 2 раза больше узкого.

Ясно видно, что жилки на широком боку расположены реже: расстояние между ними в среднем в 2 раза больше, чем на узком боку. Нами вычислены отношения длины жилок к площади отдельно на узком и широком боку. Общая для обоих боков главная жилка разделена пополам, и половинки ее длины прибавлены к суммам длины жилок отдельных боков. Оказалось, что на каждые 10 кв. мм поверхности на узком боку приходится 2,7 мм жилок, на широком — всего 1,9 мм, т. е. на первом почти в полтора раза больше.

Край верхней части широкого бока неравномерно-городчатый, а на нижней части вогнутый. По краю лепестка расположены так называемые черные (на самом деле темно-фиолетовые) точки — сидячие железки. На широком боку их почти вдвое больше и приблизительно в 10—25 раз они крупнее. В лепестках имеются также эфиромасличные железки в виде округлых, эллиптических или продолговатых, часто прерывисто-удлиненных светлых просветов в промежутках между крупными жилками (на схеме не приведены).

Как видно из описания, оба бока лепестка резко различаются по форме, величине, а также по характеру края, по жилкованию и развитию железок. Кроме того, узкий бок несколько более груб, темнее окрашен и, конечно, менее прозрачен, чем широкий.

На раскрывающихся цветках видно, что правое или левое расположение лепестков зависит от направления их скрученности в почкосложении (рис. 1—а, б). Этой скрученностью обуславливается как веерообразность венчика, так и неравнобокость лепестков. Скрученность лучше рассматривается на поперечных срезах бутонов. Здесь ясно видно, что широкие бока находятся под узкими боками соседних лепестков с правой или левой стороны. Краевая часть широкого бока прикрыта даже двумя слоями — широким боком соседнего лепестка и узким боком следующего. В почкосложении снаружи оказываются лишь узкие бока лепестков.

В период развития лепестка, вследствие неравномерного освещения в нем, возникает поперечная полярность. В находящемся снаружи и хорошо освещенном боку возникают электрически отрицательные биопотенциалы и в связи с этим на затененном боку — положительные [1]. Имеющиеся в лепестке ростовые вещества концентрируются в его затененной:

части и стимулирует рост тканей. Возможно, эти вещества вырабатываются здесь же, в краевых черных железках. Возникновение поперечной полярности отчасти обязано и тому обстоятельству, что для наружного бока лепестка создаются сравнительно более ксерофильные условия, вследствие чего повышается отношение длины проводящих пучков к соответствующей площади.

Сказанное можно выразить в виде известной общей формулы

$$y = f(x),$$

где x является независимой переменной величиной, аргументом, а y — зависимой переменной величиной, функцией. В нашем примере аргументом является скрученность лепестков в почкосложении, в определенных условиях создающая поперечную полярность. Результатом последней является неравнобокость лепестков, которая и есть функция. Функциональную зависимость между ними выражает символ f .

Понятно, что узкий и широкий бока лепестков должны отличаться друг от друга также биохимически. Кроме неодинаковой концентрации ростовых веществ, по-видимому, разные бока отличаются по содержанию воды и сухих веществ, целлюлозы, азотистых соединений и др.

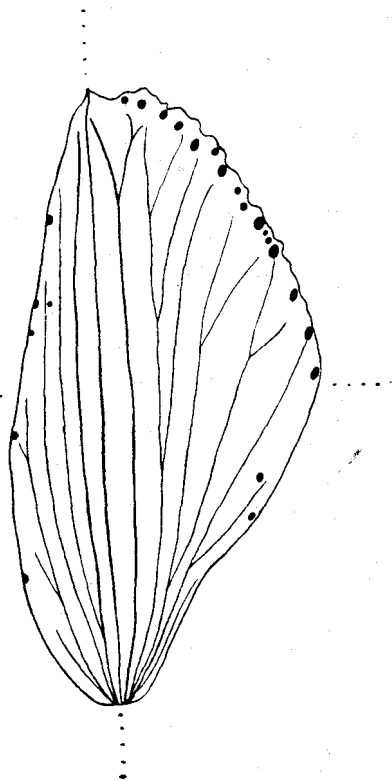


Рис. 2. Схема нормального неравнобокого лепестка. Увеличение $6\times$.

Морфологическая, физиолого-биохимическая и экологическая диссимметрия у растений, да и у животных, изучается с середины XIX столетия. О правых и левых формах биохимических веществ, живых организмов и их отдельных органов, элементов анатомического строения, биологического поля и др. писали Пастер, Вант-Гоф, Фишер, П. Кюри, Вернадский, Людвиг, Гаузе и др. [2, 4, 7, 9, 12]. Сопряженность, имеющаяся между диссимметрией и другими сторонами организмов, повышает значение морфологических изысканий, особенно в области биосимметрии [6]: она создает возможность делать ценные выводы, напри-

мер, в вопросах ускоренного отбора животных и растений по биохимизму [9].

Рассмотрев несколько тысяч цветков зверобоя обыкновенного, мы

констатировали некоторое разнообразие контуров лепестков как правых, так и левых форм. Выше описана наиболее типичная форма с явной неравнобокостью (рис. 1, 2, 3-а). Из гораздо реже встречающихся нетипичных форм нами приведена одна (рис. 3-б). По контуру, на первый взгляд, лепесток кажется почти равнобоким. Однако, если мы отметим главную жилку, то станет ясно, что такой лепесток мниморавнобокий. На самом деле он также неравнобокий: один из его боков, на рисунке правый, приблизительно в 1,6 раза больше другого. Кроме того, край широкого бока, как и у типичных лепестков, несколько волнистый в верхней части и вогнутый в нижней.



Рис. 3. Лепестки из раскрытых цветков (схема): а — неравнобокий, б — мниморавнобокий, в — узкоравнобокий, г — широкоравнобокий; последние две формы встречаются лишь у уродливых венчиков.

В различных литературных источниках на рисунках неравнобокость лепестков зверобоя передана не всегда правильно. Она хорошо выражена на рисунке, приведенном у Галлиира [13]. Хотя во «Флоре СССР» в тексте отмечено наличие неравнобокости лепестков у зверобоя обыкновенного и на соответственном рисунке можно заметить ее признаки, тем не менее жилкование здесь дано весьма неточно [11], несмотря на то, что оно является важным морфологическим признаком [15]. Приблизительно такую же картину мы видим в III томе издания «Сорные растения СССР» [5]. Неправильно передана форма лепестков зверобоя обыкновенного во «Флоре Армении» [10]. У цветущего растения лепестки изображены равнобокими. Там же на рисунке отдельного лепестка (1-форма) показана некоторая неравнобокость, но и здесь жилкование передано неправильно. Кстати, лепестки всех просмотренных нами экземпляров зверобоя обыкновенного в Гербарии им. В. Л. Комарова БИН АН АрмССР, в том числе и того растения, с которого сделан рисунок [10], а также живых растений из разных районов республики были неравнобокими.

Из приведенной таблицы видно, что среди 1743 цветков 7% оказались уродливыми. Нарушения касаются величины отдельных чашелистиков, их числа, строения венчика, числа и формы лепестков и др. Мы остановимся на некоторых случаях, касающихся симметрии лепестков. На рис. 4 приведены схематические изображения трех случаев нарушения нормального строения венчика. В одном из них (рис. 4-а), в примере наиболее часто встречаемой формы уродливости венчика, вместо пяти неравнобоких лепестков мы видим лишь три, а взамен остальных двух — два симметричных, но разной величины и формы (рис. 3-в, г). У одного из последних оба бока узкие, у другого широкие, будто два неравнобоких лепестка обменялись неодинаковыми боками, причем эти последние были повернуты вокруг центральной жилки на 180°. На самом деле здесь

нет ни обмена частями, ни поворота. Произошло лишь изменение в положении боков развивающихся в бутоне двух соседних лепестков «внутри-наружу»: в одной паре (рис. 4-а₁, показано стрелкой) внешний при нормальном расположении бок оказался под прикрытием, а другой, по нормальной схеме внутренний, оказался наружу. Таким образом, один лепесток целиком попал под свет, и потому оба его бока развились в уз-

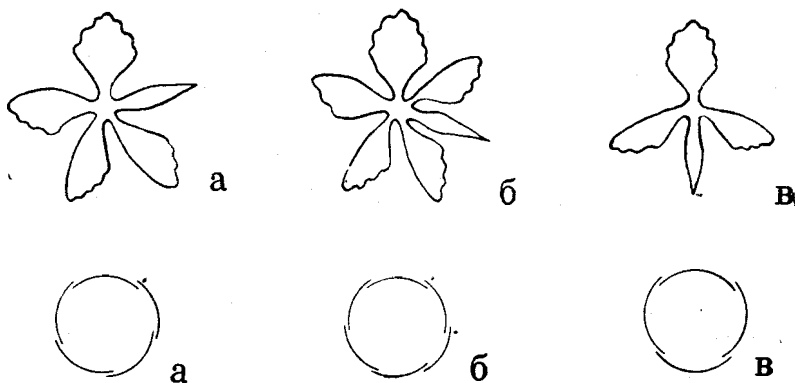


Рис. 4. Схема уродливых венчиков — а, б, в: соответственные схемы расположения лепестков в бутонах — а₁, б₁, в₁.

кие $|m_s|$, второй весь остался в тени, вследствие чего оба его бока стали широкими $|m_p|$. Формулой данного измененного венчика будет

$$1-1-1-m_s-m_p.$$

Не менее интересен другой случай, более редкий (рис. 4-б). Здесь венчик состоит из шести лепестков, что уже является нарушением. Но нас интересует другое. Как и в предыдущем случае, в венчике имеется два симметричных лепестка — с узкими и широкими боками. Между этими двумя симметричными, но неравными лепестками находится «повернутый» на 180° , энантиоморфный, неравнобокий лепесток. Все становится ясным, когда мы рассматриваем схему соответствующего почкосложения (рис. 4-б₁). Имеет место не одно перемещение «внутри-наружу», а два (указаны стрелками) и, как следствие, получилось три измененных лепестка — два по форме и величине, один по расположению. Формула такого венчика с шестью лепестками имеет следующий вид

$$1-1-1-m_s-d-m_p.$$

Подобное сочетание из трех измененных лепестков иногда можно встретить также у пятилепесткового венчика. Формула будет выражена в следующем виде

$$1-1-m_s-d-m_p \text{ или } d-d-m_s-1-m_p.$$

То же сочетание из трех измененных лепестков мы видим в единственном своеобразном случае среди наблюдаемых 122 уродливых цветков (рис. 4-в). Все имеющиеся четыре лепестка разные. Два из них симметричные, но разной формы и величины, расположены супротивно.

Между ними по обеим сторонам есть по одному неравнобокому лепестку l и d . Формулой этого венчика будет

$$l - m_s - d - m_p.$$

Просмотр соответствующей схемы почкосложения (рис. 4-в₁) показывает, что здесь также имеет место перемещение боков лепестков «внутри-наружу» в двух точках, хотя неясно в каких—на правой или левой стороне схемы. На рис. 4-в видно также следующее. Из веерообразного венчика с осевой симметрией, вследствие уменьшения числа лепестков до четырех и изменения трех лепестков, образовался несвойственный для нашего вида «зигоморфный» венчик, появилась необычная для венчика зверобоя плоскость симметрии.

Разбор строения измененных венчиков показывает, что формула, примененная нами для обозначения функциональной зависимости между «скрученностью» лепестков в почкосложении и их формой, справедлива также в отношении лепестков с измененной симметрией. Получится ли лепесток неравнобоким или симметричным (с узкими или широкими боками) — зависит от его положения в почкосложении.

Если мы раздельно подсчитаем одинаковые бока всех лепестков нормального венчика, то, естественно, в сумме получим пять узких и пять широких боков. Такой же результат получится при лепестках с измененной симметрией (рис. 4). По числу лепестков для первого случая имеем по 5, для второго по 6, для последнего по 4 узких и широких боков. Причина заключается в том, что в почкосложении расположены пары боков соседних лепестков, и каждая пара дает один узкий и один широкий бок. При перестановке краев лепестков «внутри-наружу» количество узких и широких боков не меняется. Если узкий бок обозначить s , широкий p , то неравнобокий лепесток будет $s + p$ (или $p + s$), узкоравнобокий $2s$, широкоравнобокий $2p$. Обозначим число лепестков n . Формула нормального венчика примет такой вид

$$n(s + p) = ns + np,$$

а любого из описанных уродливых венчиков

$$(n - 2)(s + p) + 2s + 2p = ns + np.$$

На основании этих формул можно прийти к заключению, что при всех других равных условиях, несмотря на изменение размеров отдельных лепестков, общая площадь венчика не меняется.

Исходя из факта функциональной зависимости неравнобокого строения лепестков, от их расположения в почкосложении и легкой изменчивости при перемещении боков «внутри-наружу», естественно напрашивается предположение, что, по всей вероятности, в какой-то ранней фазе онтогенеза молодые лепестки должны быть равнобокими и что нарушение симметрии начинается впоследствии.

Для проверки высказанного предположения нами просмотрены молодые лепестки из бутонов разной величины. На рис. 5 приводятся схематические изображения трех первых из них. Лепестки из бутона длиной

в 1 мм совершенно равнобокие (рис. 5-а), симметрична также их васкулярная система. На лепестке из бутона в 2 мм замечается некоторая неравнобокость: один из боков слегка шире другого и по краю имеет четыре черные железки, на другом всего одна железка (рис. 5-б). Третий на рисунке лепесток из бутона длиной в 3,5 мм уже явно неравнобокий: оба бока довольно резко отличаются друг от друга как по форме и ве-

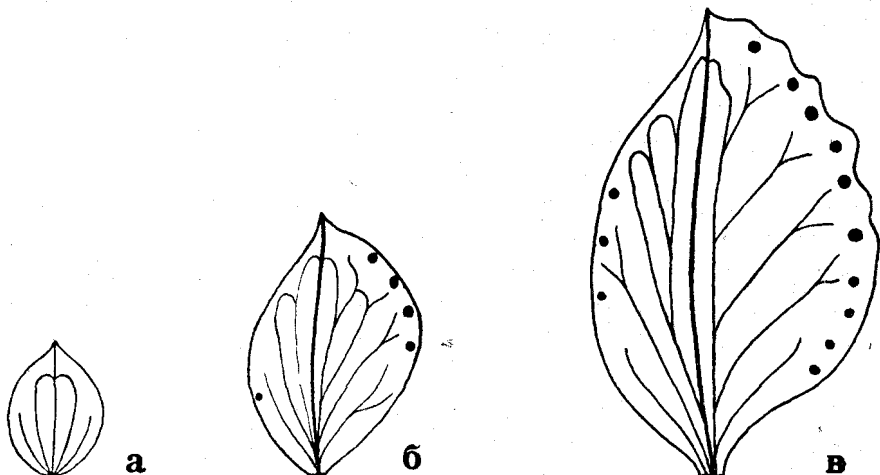


Рис. 5. Схематические изображения лепестков из бутонов различной величины: а — 1 мм, б — 2 мм, в — 3,5 мм. Увеличение 20×.

личине, так и по расположению жилок и черных железок (рис. 5-в). Дальше, чем из более крупного бутона извлечен растущий лепесток, тем сильнее различаются его бока и тем больше он походит на вполне оформленный неравнобокий лепесток.

Симметричность лепестков на ранних стадиях их развития является первичной. Она свойственна всем лепесткам зверобоя обыкновенного с момента их появления. Впоследствии в нормальных для изучаемого вида условиях лепестки становятся диссимметричными. В некоторых случаях лепестки развиваются симметричными, как следствие нарушения нормального расположения боков лепестков в почкосложении. Как было описано выше, эта вторичная симметричность бывает двух родов и касается лишь некоторых лепестков.

Поступило 13.V 1968 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ՍՈՎՈՐԱԿԱՆ ԱՐԵՎՈՒՐԻԿԻ ՊԱԿԼԱԹԵՐԹԵՐԻ ԽԱՆՏՎԱԾ ՀԱՄԱԶԱՓՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Սովորական արևըուրիկի ծաղկապսակը հովհարած է. համաչափության առանցքի շուրջը պտտելիս այն ունի անգամ (պակաթերթերի թվով) համընկնում է ինքն իր հետ: Ակտինոմորֆ համարել չի կարելի, որովհետև համաչափության հարթություններ չունի: Նրա պակաթերթերն ունեն խախտված համաչափություն (դիսսիմետրիա): Պակաթերթի երկու կողքերը համաչափ չեն: Նրանցից մեկը շատ ավելի լայն է, վերևի մասում կլոր ատամնաեզր, անոթախրձերը

նորսր են, եզրի երկարությամբ կան սև գեղձեր: Մյուս կողքը ոչ միայն նեղ է, այլև մի փոքր ավելի մուգ գույնի և կոպիտ:

Նորմալ պսակի բոլոր հինգ թերթերը դասավորված են միանման՝ լայն կողքերը ժամացույցի սլաքի ուղղությամբ (աջ) կամ հակառակը (ձախ): Հովհարաձև պսակը նույնպես լինում է աջ և ձախ: Այդ երկու ձևերը բնության մեջ հանդիպում են մոտավորապես հավասար քանակությամբ: Աջ կամ ձախ կազմությունը և դասավորությունը կախված են նրանից, թե պսակաթերթերը ծաղկաբողբոջում ինչ ուղղությամբ են ոլորված:

Ծաղկաբողբոջում պսակաթերթերի մեկական կողքերը գտնվում են արտաբուստ՝ լույսի տակ, իսկ մյուսները հարևան թերթերի արտաքին կողքերի տակ: Առաջանում է լայնակի բևեռականություն, որի հետևանքով արտաքին կողքերը բառնում են նեղ, իսկ ծածկվածները՝ լայն. ստացվում է վերևում նկարագրված անհավասարակողբությունը:

Երբեմն հանդիպում են առաջին հայացքից համաչափ թվացող պսակաթերթեր, սակայն, երբ որոշում ենք նրանց գլխավոր ջիղը, պարզվում է, որ դրանք նույնպես անհավասարակողբ են:

Նեղ և լայն կողքերը իրարից տարբերվում են նաև քիմիապես:

Երբեմն պսակի հովհարաձևությունը խախտվում է. հարևան թերթերի իրար վրա ընկած կողքերը փոխում են իրենց սովորական տեղերը՝ արտաքին կողքը ներքին դիրք է զբաղում և ընդհակառակը: Մեկական կողքերի տեղերը փոխանակող հարևան զույգ պսակաթերթերը ամբողջովին ընկնում են սովերի կամ լույսի տակ. առաջինները դառնում են լայնահամաչափ, իսկ երկրորդները՝ նեղահամաչափ: Հազվագյուտ դեպքերում տեղի է ունենում հետևյալը. երկու համաչափ (նեղ և լայն) պսակաթերթերի միջև հանդես է գալիս շրջված դիրք ունեցող (էնանտիոմորֆ) անհավասարակողբ պսակաթերթ:

Թե՛ նորմալ հովհարաձև և թե՛ խախտված պսակի մեջ նեղ և լայն կողքերը միշտ հավասարաթիվ են:

Պսակի զարգացման սկզբնական շրջանում բոլոր թերթիկները համաչափ են: Դա առաջնային համաչափություն է: Բողբոջի զարսվածքի խախտման հետևանքով առաջացող համաչափությունը երկրորդային է. այն լինում է երկու տեսակի (նեղ և լայն) և վերաբերում է միայն որոշակի պսակաթերթերին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Արարատյան Ա. Գ. Բույս և էլեկտրականություն, Երևան, 1966.
[Араратян А. Г. Растение и электричество, Ереван (на арм. языке), 1966].
- Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии. IV. О правизне и левизне, 1940.
- Голенкин М. И. Курс высших растений, 1937.
- Молотковский Г. Х. и Молотковский Ю. Г. Ботанический журнал, т. 46, вып. 4, 1961.
- Сорные растения СССР, т. III, 1934.
- Урманцев Ю. А. ДАН СССР, т. 133, вып. 2, 1960.
- Урманцев Ю. А. Сб. «О сущности жизни», 1964.
- Урманцев Ю. А. Изв. АН СССР, 1, 1965.
- Урманцев Ю. А., Труссов Ю. П. Вопросы философии, 6, 1958.
- Флора Армении, т. 5, 1966.
- Флора СССР, т. XV, 1949.
- Шубников А. В. Симметрия, 1940.
- Hallier Ernst. Flora von Deutschland, Bd. XXI, 1855.
- Tieghem Ph. van. Traité de botanique, II, Paris, 1891.
- Troll Wilhelm. Organisation und Gestalt in bereich der Blüte, Berlin, 1928.