

А. Г. АРАРАТЯН

## КРИОГЕННОЕ НАРУШЕНИЕ В ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИИ

В кажущемся «полном беспорядке» в расположении листьев на растениях Теофраст двадцать три столетия назад выявил наличие порядка: он описал двулистно-мутовчатое («супротивное») листорасположение у мирта [9]. Спустя четыре столетия Плинием Старшим был описан один из типов очередного листорасположения с двулистным циклом, а еще через четырнадцать столетий Леонардо да Винчи изучил строение некоторых более сложных типов его [8]. В дальнейшем были выявлены и другие типы—в начале прошлого столетия от «полного беспорядка» древних авторов почти не осталось следа. Именно в отношении листорасположения в первой половине XIX века в ботанике впервые был применен математический метод [6, 10, 11].

После установления основных типов листорасположения стали замечать и разные отклонения в нем. Дело в том, что в большинстве случаев в сфере срединных листьев растениям свойствен один тип листорасположения с постоянным (для каждого вида) числом листьев в цикле. Однако в этом правиле оказалось много исключений. Например, у видов можжевельника на одном и том же побеге можно наблюдать несколько типов листорасположения—от очередного в нижней части до мутовчатого в верхней. Подобную же картину нам удалось выявить на стеблях многих покрытосеменных растений: мутовчатого вербейника [4], восточного норичника [5] и др. Среди них встречаются также растения с двумя типами листорасположения на побегах—начальным, обычно примитивным, и дефинитивным [3]. Такая изменчивость в листорасположении оказывается присущей всем особям вида, почему и может иметь таксономическое значение. Некоторые виды, например, жен-шень [7], имеют неопределенное листорасположение.

Есть случаи, когда изменению подвергаются единичные особи вида, притом лишь отдельные побеги их или части последних; здесь встречаются случаи, носящие атавистический характер [2], а также другие—с морфогенетическими изменениями [1].

В настоящей статье разбираются изменения в листорасположении, связанные с сезонным понижением температуры. В Ереване они наблюдались осенью, когда температура падала до 10° и ниже. В этом отношении особенно благоприятны периодические изменения температуры—понижения ночью и значительные повышения днем.

Наблюдения проведены на распространенном растении—фуксии с темно-красными цветками (*Fuchsia coccinea* Ait.), выращенной из черенка в 1963 г. Весною следующего года этому растению была придана штамбовая форма путем декапитации на высоте 32 см от уровня почвы и удаления всех веток ниже 22 см. На верхней части, в пределах 10 см, из пазушных почек появилось шесть пар супротивных веток, одна из которых (в третьем узле снизу, в таблицах—№ 6) погибла вследствие случайных причин. Вазон с растением в течение всего лета находился на открытом месте. Все 11 веток нормально развивались и до половины октября обильно цвели.

Листорасположение у фуксии, как правило, двулистно-мутовчатое («супротивное»), но на нашем растении два верхних побега были трехлистно-мутовчатыми. За все время цветения до наступления холодов в середине октября ни в одной мутовке в расположении листьев каких-либо изменений не наблюдалось.

Наблюдения продолжались по 1969 г. Больше всего нарушений было в первый год наблюдений (1964—1965)—именно эти нарушения разбираются ниже. Наблюдения фиксировались два раза: 15-го ноября 1964 г. и 15-го февраля 1965 г., после 3-месячного содержания растения в отапливаемой комнате с постоянной температурой 20—25°.

На приростах, появившихся за холодный период, после прекращения цветения до дня записи наблюдений, произошли изменения: скрюченные вправо и влево стебли побегов (иногда на одном и том же побеге в нижней части—вправо, в верхней—влево); на некоторых побегах неравные по величине пары супротивных листьев (иногда один из листьев двулистной мутовки почти в 10 раз меньше сестринского листа); обычно более блестящие листья и т. д. Мы остановимся на изменениях в листорасположении (табл. 1).

Как видно из данных табл. 1, встречаются нарушения исключительно в строении мутовок. Мутовки фуксии, как и у всех мутовчатых растений, имеют сложное строение и по числу листьев состоят из нескольких простых узлов. При изменении в листорасположении сложные узлы нарушаются, и разобщенные простые узлы расходятся вдоль стебля. При слабом расхождении листьев в таблице приводится их число в мутовке, условно обозначаемое буквами *сл*. При более сильном удалении друг от друга отдельных листьев двулистной, или трехлистной, мутовки, или одного из листьев трехлистной, но если разошедшиеся листья все еще составляют более или менее ясные группы, мы употребляем знак +, например, 1+1, 1+1+1, 1+2. Если же расстояние между разошедшимися листьями довольно большое, почти такое же, как между нормальными мутовками, то выражающие их числа отделяем запятыми, например, 1, 1, 2, 1, 1. При повторении вдоль стебля нормальных или измененных мутовок, а также простых (однолистных) узлов, рядом с числом листьев в скобках приводим число повторений со знаком умножения, например, 2. (3×).

Таблица 1

Листорасположение на приростках побегов фуксии после осеннего похолодания  
(объяснения в тексте)

№ узлов на стебле снизу	№ побегов снизу	15-го ноября 1964 г.		15-го февраля 1965 г.	
		нарушения	установившиеся мутовки	последствие	установившиеся мутовки
VI	12	3·(2×), 1+1+2	3·(5×)		3·(9×)
	11	3·(2×), 1+2, (1+2 сб)·(3×), 1, 2 1·(2×)	2		2·(12×)
V	10	3 сл·(2×), 1·(6×)		2·(2×), 2 сл	2·(9×)
	9	2·(2×), 2 сл, 2, 2 сл	2·(4×)		2·(9×)
IV	8	2·(2×), 1+2 сб, 2 сл, 2 сб, 1·(2×)	2		2·(9×)
	7	2, 1+1+1, 2 сб·(2×), 2 сл, 1·(10×)		2 сл, 1·(3×), 2 сл	2·(8×)
III	6	погиб от случайных причин			
	5	2 сл, 1+2, 1·(6×), 2 сл	2		2·(9×)
II	4	1+2, 1+2 сл, 2 сл·(3×)		2 сл	2·(12×)
	3	2·(2×), 1·(3×), 2, (1+1+1)·(2×), 1·(3×)	2	1+2	3·(12×)
I	2	2·(4×), 1·(4×)		2 сл	2·(11×)
	1	2, 3, 1, 2, 1·(4×)		2 сб, 1·(4×), 2 сл	2·(4×)

Просмотрим левую часть табл. 1, где приведены наблюдения, зафиксированные 15-го ноября 1964 г. Листорасположение нарушено на всех 11 побегах, но в разной степени. Так, на побеге 12 мы видим расхождение листьев лишь в третьей снизу мутовке—1+2, остальные 7 сложных узлов несут обычные для побега трехлистные мутовки. На побегах 1, 3, 5, 7, 8, 10, 11 имеет место много изменений в строении мутовок.

В качестве примера опишем листорасположение на побеге 8. Первые два сложных узла—нормально-двулистные, затем идет группа из трех листьев, формула 1+2сб (сближенные, т. е. угловое расстояние между двумя листьями заметно меньше 180°), затем—мутовка с двумя несколько разошедшимися вдоль стебля листьями (2сл), мутовка с двумя сближенными листьями (2сб), два узла по одному листу на каждом 1·(2×). Наконец последняя мутовка несет два нормально расположенных листа (2).

Нарушения начинаются то с первого же сложного узла, то со второго, но большей частью (на пяти побегах) с третьего, а на одном побеге—с пятого. В девяти случаях из одиннадцати нарушения на побеге занимают последовательно весь измененный участок, и лишь на двух побегах (3 и 9) среди нарушений имеется по одной нормальной мутовке. На верхних концах шести побегов (3, 5, 8, 9, 11, 12) мы видим установившиеся узлы с двулиственными (или трехлиственными) мутовками.

На седьмом побеге, в его верхней части, есть 10 узлов с одиночными листьями, что явилось благоприятным моментом для выяснения вопроса о возможности расположения разошедшихся вследствие нарушения мутовок одиночных листьев по спирали. Оказалось, что спираль хотя и не очень правильная, все же имеется. Кроме того, выяснилось, что самые нижние листья расположены почти по циклу  $1/2$ , несколько выше переходящему в  $2/5$ , а дальше в другой цикл—с меньшим углом расхождения. Следовательно, «очередное листорасположение» здесь носит изменчивый характер, к тому же угол расхождения снизу вверх уменьшается, приближаясь к предельному ( $137,14^\circ$ ). Приблизительно такая же картина наблюдается у побегов 5 и 10—на участках с шестью однолистными узлами.

К моменту второй записи, 15-го февраля 1965 г., все побеги в утепленных условиях сильно возросли: прирост составлял от 9 до 14 мутовок на побеге. В правой части табл. 1, где приведены результаты этих наблюдений, видно, что нормальных мутовок здесь гораздо больше, и если в нижних частях некоторых побегов все же имеются нарушения, то в верхних их уже нет. Так, в пяти из 11 побегов (5, 8, 9, 11, 12) все мутовки нормальные—двулистные или трехлистные, на других четырех нарушенными являются по одной мутовке, из них в трех случаях первые снизу, в одном—третья. Несколько больше нарушений на остальных двух побегах (1 и 7), однако даже тут не менее половины каждого побега занимают установившиеся мутовки. По всему видно, что при продолжении роста в утепленных условиях появляется тенденция к нормализации. Аналогичное мы видим на боковых побегах, выросших из пазушных почек в тех же условиях: все они, даже появившиеся из пазушных почек измененных мутовок, без исключения, имеют вполне нормальные двулистные мутовки.

Но на упомянутых шести побегах даже в утепленном помещении все еще появляются нарушения в листорасположении, в этом сказывается фактор последствия: здесь пока имеются некоторые внутренние изменения, которые продолжают выявляться и после удаления внешней причины. Это обстоятельство дает основание предполагать, что в процессе нарушения в листорасположении имеются не менее чем две фазы: внутритканевая и морфогенетически выраженная.

С целью вычисления коэффициентов нарушений для отдельных побегов нам пришлось данные табл. 1 подвергнуть некоторым преобразованиям. Мы исходили из положения, что чем больше нарушено мутовок на побеге, тем больше будет общее количество узлов—простых и сложных вместе взятых. При этом будут учтены все разобщенные узлы, независимо от степени расхождения.

Для определения коэффициента нарушений необходимо сумму всех простых и сложных узлов на побеге разделить на число нормальных мутовок. Последнее, которое невозможно определить простым подсчетом на нарушенных побегах, находим путем деления общего числа листьев на число листьев в нормальной мутовке (в нашем случае на 2

или 3). Например, на побеге 7, исходя из данных табл. 1, сумма всех реальных узлов составляет 18, возможное же число двулистных мутовок—10,5.

Таким образом, получается следующий алгоритм:

1. подсчитывание количества листьев на измененном побеге (n);
2. определение общего числа нормальных мутовок (p) путем деления числа листьев (n) на количество листьев в нормальной мутовке (v);
3. подсчитывание суммы всех простых и сложных узлов на измененном побеге (p<sub>1</sub>);
4. определение коэффициента нарушений (K) в листорасположении путем деления числа, полученного в пункте 3, на число, полученное в пункте 2:

$$K = \frac{p_1}{p} = \frac{p_1 \cdot v}{n}$$

Таблица 2

Данные о нарушениях в листорасположении фуксии в обобщенном виде

№ узлов на главном стебле снизу	№ побегов снизу	Число листьев в мутовках до нарушений и после установления, v*	15-го ноября 1964 г.				15-го февраля 1965 г.			
			общее число листьев, n	число условных сложных узлов, p	число реальных узлов, p <sub>1</sub>	коэффициент нарушений, K	общее число листьев, n	число условных сложных узлов, p	число реальных узлов, p <sub>1</sub>	коэффициент нарушений, K
VI	12	3—3	24	8	9	1,1	27	9	9	1,0
	11	3—2	25	8,3	15	1,8	24	12	12	1,0
V	10	2—2	12	4	8	2,0	24	12	13	1,1
	9	2—2	18	9	11	1,2	18	9	9	1,0
IV	8	2—2	15	7,5	10	1,3	18	9	9	1,0
	7	2—2	21	10,5	18	1,7	23	11,5	15	1,4
III	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	5	2—2	15	7,5	13	1,7	18	9	9	1,0
II	4	2—2	12	6	11	1,8	26	13	14	1,1
	3	2—3	20	10	16	1,6	39	13	14	1,1
I	2	2—2	12	6	8	1,3	24	12	13	1,1
	1	2—2	12	6	8	1,3	16	8	10	1,2

\* До нарушений — летом и ранней осенью 1964 г., после установления — конец февраля 1965 г. до подрезки в апреле того же года.

Если K получается равным 1,0, это значит, что вообще нарушений нет, и побег по всей длине несет нормальные узлы. Если же для двулистно-мутовчатого побега K равен 2,0, а для трехлистного—3,0, это означает, что мы имеем максимум нарушений. Коэффициенты побегов с нарушениями некоторой части мутовок по величине являются промежуточными между минимальным и максимальным значениями, т. е.  $1,0 < K < 2,0$  (или 3,0). Столбцы в обеих половинах табл. 2 соответствуют пунктам приведенного алгоритма.

Сравнение данных, приведенных в первых столбцах обеих частей табл. 2, показывает, что к 15-му ноября прирост побегов после прекращения цветения был неодинаков, так же, как и 15-го февраля. Число листьев при первой регистрации колебалось в пределах 12—25. Суммарное количество вновь появившихся листьев при содержании в теплом помещении возросло более, чем на 30%, но этот прирост неравномерен. В одном случае во второй части табл. 2 мы видим то же число, что и в первой части (побег 9), в других случаях вдвое или почти вдвое больше (побеги 2, 3, 4, 10), а на остальных побегах прирост промежуточный между этими величинами. То же самое можно сказать о коэффициентах нарушений.

Обратимся к случаям, когда на побегах наблюдается превращение трехлистных мутовок в двулистные, и наоборот. Как было сказано выше, на двух побегах (11 и 12) в течение всего вегетационного сезона мутовки были трехлиственными. Побег 12 остался таким же, а у побега 11, имеющего много нарушений осенью, состав мутовок изменился: они стали двулиственными (табл. 1).

Обратное наблюдается на двулистно-мутовчатом побеге 3. Здесь уже наблюдавшийся признак трехлистности в дальнейшем укрепился, и побег стал трехлистно-мутовчатым. Нечто подобное отмечено на двулистно-мутовчатом побеге 10. Уже на его осеннем приросте были видны признаки трехлистности, дальше изменения стали более неопределенными, а в подобном случае возможно появление как трехлистной мутовки, так и двулистной. Данные второй половины табл. 1 показывают, что произошло последнее, и мутовки на побеге вновь стали двулиственными. Эти данные показывают, что переход мутовок одного состава в другой происходит через состояние нарушения, после чего возникает измененный состав или восстанавливается прежний по следующей схеме:

двулиственность—нарушения—двулиственность (побеги 1, 2 и др.),  
двулиственность—нарушения—трехлиственность (побег 3),  
трехлиственность—нарушения—двулиственность (побег 11).

Под термином нарушение, применительно к разбираемому вопросу, не нужно понимать простое передвижение вдоль стебля определенного количества нормально заложенных листьев. Нам думается, что вследствие воздействия пониженной температурой, по всей вероятности, происходят глубокие изменения в конусе нарастания, отчего меняются ее морфогенетические свойства. К такому пониманию нас побуждают не только описанные явления, в том числе превращение через состояние нарушения двулистных мутовок в трехлистные, и наоборот. Основанием для выдвинутой концепции может служить также то обстоятельство, что не всегда общее количество листьев в нарушенной части побега (между начальным и конечным нормальными участками) делится без остатка на число листьев в мутовке. Так, на основании данных табл. 1 в нарушенной части у четырех побегов из одиннадцати получаются неожиданные числа листьев. На побегах 5, 7, 8, 11 они соответственно равны 13,

19, 9, 17 (здесь учтены числа листьев лишь измененных узлов): эти числа не делятся на 2, а три из них также — на 3. Вот почему условное количество сложных узлов для этих побегов выражено не в целых числах, а в дробных—7,5, 10,5 и 11,5, 7,5, 8,3.

Таким образом, осеннее постфлоральное нарушение листорасположения фуксии, по всей вероятности, зависит от резкого понижения температуры. Суть нарушения заключается в разобщении и расхождении вдоль стебля однолистных узлов, из которых состоят сложные узлы.

Нарушения возникали во все годы наблюдения (1964—1969), но в неодинаковой степени, по-видимому, в зависимости от температурных условий. Неодинаковы они также на разных побегах за один и тот же год, в одних и тех же условиях внешней среды.

После перенесения растения в утепленное помещение на новом приросте побегов, как правило, появляются нормально—двулистные (или трехлистные) мутовки.

Лишь на нескольких побегах нарушения продолжают появляться также в утепленном помещении—последствие, наблюдаемое обычно на первом, редко—на нескольких первых узлах.

Все вновь появляющиеся из пазушных почек побеги в утепленном помещении являются вполне нормальными, двулистно-мутовчатыми («супротивными»), даже те, которые вырастают из пазух листьев измененных мутовок.

Тенденция растения (в нашем случае — фуксии) к нарушению в строении мутовок под воздействием похолодания и к нормализации в условиях утепления подсказывает эффективный метод для экспериментального исследования ряда вопросов, касающихся листорасположения.

Поступило 10.VII 1970 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ՏԵՐԵՎԱԳԱՍԱՎՈՐՈՒԹՅԱՆ ԿՐԻՈԳԵՆ ԽԱԽՏՈՒՄԸ

Ա. մ փ ո փ ու մ

Տերևադասավորության խախտման շատ դեպքեր կան, որոնց պատճառները ստույգ հայտնի չեն: Այդ առումով հետաքրքրական է տարածված սենյակային ծաղկաբույս ֆուքսիայի (աղվեսուկ, ականջող) տերևադասավորության խախտումը աշնանային ցրտեցման ժամանակ, երբ այն դադարում է ծաղկել, բայց նրա ընձյուղները դեռևս շարունակում են աճեցողությունը: Զերմաստիճանի անկման պատճառով նրա երկտերև ու եռատերև շատ օղակներ խախտվում են և տերևների ցողունի երկարությամբ իրարից հեռանում են. առաջանում է խախտված՝ սովորաբար անկանոն տերևադասավորություն:

Խախտումներն առաջացել են մեր դիտողության ընթացքում բոլոր տարիներին (1964—1969), սակայն, նայած ջերմային պայմաններին՝ տարբեր ու-

ժով: Խախտումները միանման չեն եղել նաև տարբեր ընձյուղների վրա՝ նույնիսկ միևնույն տարին:

Ուշ աշնանը, բույսը տաքացվող շենք փոխադրելուց հետո, սկսում է փոխվել նաև տերևադասավորության բնույթը. նոր աճի վրա հայտնվում են նորմալ տերևողակներ: Միայն մի քանի ընձյուղների վրա՝ տաք սենյակ փոխադրելուց հետո ևս, սկզբում առաջանում են դարձյալ խախտված հանգույցներ: Սա հետազոտության երևույթ է, որն այստեղ շատ երկար չի տևում: Մեկ կամ մի քանի հանգույցից հետո այս ընձյուղների ծայրերից նույնպես առաջանում են նորմալ երկտերև և եռատերև օղակներ:

Ինչ վերաբերվում է տերևածոցային բողբոջներից աճած երիտասարդ ընձյուղներին, ապա նրանք բոլորը, առանց բացառության, ունենում են նորմալ տերևադասավորություն: Այդպես է լինում նաև այն դեպքերում, երբ երիտասարդ ընձյուղներն առաջանում են խախտված հանգույցների տերևածոցային բողբոջներից:

Ամենայն հավանականությամբ, ցածր ջերմաստիճանի ազդեցության տակ ընձյուղների աճման կոնում, կատարվում են խոր փոփոխություններ, որոնց հետևանքով փոխվում են նրա մորֆոգենետիկական հատկությունները: Զերմաստիճանը բարձրանալու հետևանքով խախտված վիճակը հետզհետե վերանում է, աճման կոնը վերստին նորմալանում է, այսինքն՝ վերականգնում է աճման սովորական պայմաններում ունեցած իր հատկությունները:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 1, 1—2, стр. 35—41, 1944.
2. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 1, 4, стр. 5—8, 1944.
3. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 2, 1, стр. 21—23, 1945.
4. Араратян А. Г. Известия АН АрмССР (естеств. науки), 2, 17—31, 1945.
5. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 3, 5, стр. 145—149, 1945.
6. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 20, 11, 69—84, 1967.
7. Грушевицкий И. В. Сообщения дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова АН СССР, 7, 39—47, 1955.
8. Леонардо да Винчи. Избранные естественнонаучные произведения. Ботаника, 835—864, 1955.
9. Теофраст. Исследование о растениях, 38, 1951.
10. Braun L. Flora, 35, s. 145, 1835.
11. Schimper C. F. Verhandl. Schweiz. Ges., s. 113, 1836.