ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXIV, № 6, 1971

УДК 581,41

А. Г. АРАРАТЯН

ДИССИММЕТРИЯ ЛЕПЕСТКОВ В РОДЕ ЗВЕРОБОЯ

Давно замечено, что лепестки зверобоя обыкновенного Hypericum perforatum L. диссимметричны, или, как называют во «Флоре СССР», неравнобоки [4]. В списках растений с веерообразным венчиком обычно приводится этот широко распространенный вид зверобоя [2]. Наша первая статья о диссиммегрии лепестков касается также этого вида [1]. Однако в роде зверобоя известны и другие виды с диссимметричными лепестками и, конечно, с веерообразным венчиком. Например, для Западной Европы, кроме зверобоя обыкновенного, указываются другие виды с диссимметричными лепестками: H. elegans Steph., H. hirsutum L., H. cari L., H. tetrapterum Fr. и др. [5]. Из более чем 50 видов, встречающихся на обширной территории Советского Союза, 7 описаны как обладающие неравнобокими, обратно „косо-продолговатыми яйцевидными" лепестками. Три из них H. perforatum L., H. elegans Steph., H. hirsutum L. приведены также выше. Остальными четырьмя видами являются H. armenum Jaub. et Spach., H. elongatum Ldb., H. komarovii Gorchk., H. jezoënse Maxim. [4].

Для АрмССР указывается 11 видов, из которых один H. eleonorae Jelen. находится под сомнением [3]. Нами изучено строение лепестков 10 видов. Нужно отметить, что с точки зрения симметрии у многих видов зверобоя не все лепестки имеют одинаковое строение. Например, нами показано, что на растениях зверобоя обыкновенного бывают не только право- и левонеравнобокие ,но также вторично-равнобокие, притом двух типов, и мниморавнобокие [1]. У H. venustum Fenzl. наряду с неравнобокими лепестками имеются и равнобокие или почти равнобокие. Такая же картина наблюдается у H. acutum Moench. и др. Эти факты указывают на то, что строение лепестков у видов зверобоя колеблется между равнобокостью и неравнобокостью с превалированием у каждого вида одного из состояний симметрии. Ниже при видовой характеристике лепестков указывается типичное строение, встречающееся не менее чем в 90% случаев.

Схематические изображения лепестков 10 видов зверобоя, растущих на территории АрмССР, даны на рисунках 1—10. Для удобства обозрения и сравнения в статье приводятся схемы правых диссимметричных лепестков. С той же целью диагнозы лепестков отдельных видов приводятся под теми же номерами, что и соответствующие рисунки.

У шести видов лепестки явно неравнобокие (рис. 2, 5—9), лишь три из них упоминаются во «Флоре СССР» как с неравнобокими лепестками (рис. 6, 7, 9). На неравнобокость лепестков трех других видов (рис. 2, 5, 8) указывается нами. У остальных четырех видов лепестки по контуру симметричные. Если же мы проследим прохождение основной жилки, то окажется, что их можно разделить на две группы. У двух видов (рис. 3, 4)

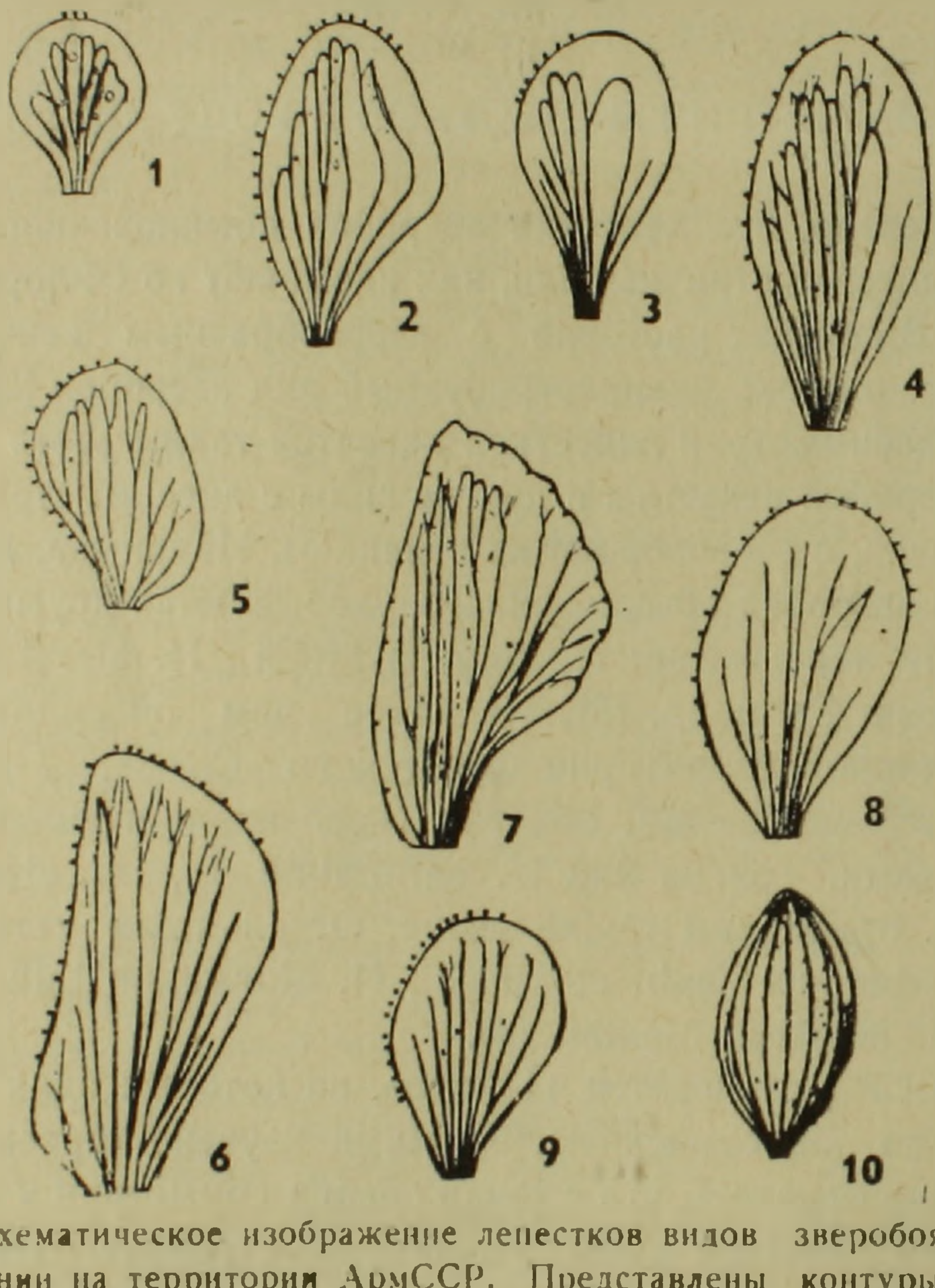

Рис. 1—10. Схематическое изображение лепестков видов зверобоя, растущих в диком состоянии на территории АрмССР. Представлены контуры, жилкование, черные краевые железки, а также светлые эфиромасличные железки между большими жилками: 1—H. scabrum, 2—H. venustum, 3—H. atropatanum, 4—H. hyssopifolium, 5—H. acutum, 6—H. hirsutum, 7—H. perforatum, 8—H. alpestre subsp. polygonifolium, 9—H. armenum, 10—H. formosissimum.

основная жилка проходит не по середине лепестка, а несколько косо и обычно заканчивается ниже наивысшей точки вершины лепестка. Вследствие этого оба бока оказываются неравными и при операции симметрии второго рода по основной жилке не покрывают друг друга. Отсутствие полной конгруэтности показывает, что лепестки у этих двух видов по сути также являются диссимметричными. Такие лепестки, по контуру симметричные, но по сути неравнобокие, нами названы мниморавнобокими [1]. У двух других видов (рис. 1, 10) основная жилка в лепестке занимает медиальное положение и оба бока энантиоморфно равны. Следовательно, среди 10 армянских видов зверобоя лишь эти два вида несут симметричные равнобокие лепестки. Уже при беглом взгляде на жилкование

лепестков (рис. 1—10) мы замечаем не только медиальное или косое направление основной жилки, но и некоторое разнообразие, важное с точки зрения симметрии. Лепестки различаются не только по количеству жилок и их ветвлению, но и по наличию петель, их числу и расположению по обоим бокам. Так, ветвление жилок, сильное в основной части лепестка, к верху слабеет и часто вновь развивается по растущей периферии. Иногда ветвление происходит только в самом основании. При подсчете больших жилок поперек середины лепестка на каждом боку их оказывается от двух до пяти, у равнобоких в равном, у неравнобоких обычно в неравном числе, например, 2 и 3, 3 и 5 и др.

Нами было показано, что в самых ранних фазах своего онтогенеза лепестки зверобоя обыкновенного всегда равнобокие, с петлями, симметрично расположенными по обеим сторонам основной жилки. В дальнейшем развитие обоих боков у неравнобоких происходит неравномерно, и в связи с этим петли на широком боку резко уменьшаются в числе вплоть до их исчезновения, в то время как на узком боку они еще долго сохраняются. Взамен петель на концах жилок появляются небольшие вилообразные разветвления. Можно признать, что наличие петель признак пуерильный, а исчезновение петель и разветвление концов жилок—темпестивный. У разных видов зверобоя лепестки достигают дефинитивного состояния, т. е. дальше не растут и не изменяются, в разных фазах онтогенеза. Так, дефинитивное состояние в наиболее ранней фазе онтогенеза наступает у лепестков H. scabrum L. (рис. 1), почему и последние характеризуются сравнительно небольшой величиной, наличием петель на обоих боках, равнобокостью. В несколько поздней фазе в дефинитивное состояние вступают лепестки H. venustum Fenzl. (рис. 2), H. atropatanum Rzazade (рис. 3) и т. д. (рис. 4, 5). В более поздних фазах раскрываются лепестки без петель или с небольшим количеством их, например, у H. hirsutum L. (рис. 6) и H. perforatum L. (рис. 7). Затем идут лепестки почти всегда без петель (рис. 8, 9).

На лепестках многих видов по краю имеются черные (вернее темно-фиолетовые) железки—сидячие или на ножках. На равнобоких лепестках они симметрично расположены на вершине. На неравнобоких их обычно больше на узком боку, за исключением зверобоя обыкновенного. Между восходящими к вершине жилками видны светлые железки. Иногда они также расположены диссимметрично.

Ниже приводим краткие диагнозы лепестков десяти видов зверобоя, растущих на территории АрмССР. Для удобства обозрения мы их делим на группы по общей характеристике лепестков.

I. *Лепестки пуерильные, равнобокие или слегка неравнобокие.*

1. H. scabrum L. Лп. 4—6 мм длины, равнобокие, округлые, с суженным основанием; почти все жилки по краю связаны петлями; несколько черных черешчатых железек на вершине; светлых железок 4—6, большей частью круглых. Являются ярким примером пуерильного строения.

2. H. venustum Fenzl. Лп. 9—14 мм длины, иногда слегка неравнобокие, часто равнобокие, округло-эллиптические; по три петли с каждой стороны основной жилки; черные железки на ножках по всему краю узкого и на вершине широкого боков; светлые железки небольшие, лишь в верхней половине лепестка.

II. *Лепестки полупцерильные, мниморавнобокие.*

3. H. atropatanum Rzazade. Лп. 7—9 мм длины, мниморавнобокие, с округлой верхней и удлиненной нижней частью (с «ноготком»); по две петли с каждой стороны основной жилки; черные железки на ножках, расположены по краю в верхней части узкого бока; светлые железки главным образом в верхней половине.

4. H. hyssopifolium Vill. Лп. 12 мм длины, типично мниморавнобокие, грушевидные (почти эллиптические); петель больше, чем у предыдущего вида, в равном числе по обе стороны основной жилки, лишь самые крайние без петель; черные железки на ножках находятся на вершине и по узкому краю; светлые железки расположены равномерно.

III. *Лепестки пуерильные, неравнобокие.*

5. H. acutum Moench. Лп. 6—8 мм длины, резко-неравнобокие, косо-эллиптические; петель на узком боку 3—4, на широком 1—2; черные железки на ножках, расположены на вершине и по узкому боку; светлые железки расположены равномерно.

IV. *Лепестки темпестивные, неравнобокие.*

6. H. hirsutum L. Лп. 14—15 мм длины, резко неравнобокие, иногда встречаются мниморавнобокие, по форме обратно косо-яйцевидные или косо-удлиненно-эллиптические; жилкование без петель, редко по одной петле по обе стороны основной жилки; черные железки на ножках по краям, на узком боку в $1^1/_2$ раза больше, чем на широком (например, 14 и 10); светлые железки мелкие, в верхней половине лепестка.

7. H. perforatum L., Лп. по длине, по форме и неравнобокости, по жилкованию такие же, как у предыдущего вида. Отличаются сидячими черными железками, расположенными вдоль края, на узком боку более мелкими и редкими, на широком боку несколько более крупными, по числу их почти вдвое больше (например. 7 и 15); светлые железки крупные, в верхней половине эллиптические, в нижней—узкие, удлиненные, в большей части широкого бока их нет.

8. H. alpestre Stev. subsp. polygonifolium (Rupr.) Woronow. Лп. 13—14 мм длины, неравнобокие, обратно косо-яйцевидные; петель нет; черные железки на ножках, расположены по краю на вершине и по узкому боку; светлые железки узко-удлиненные, расположены в средней части вдоль жилок.

9. H. armenum Jaub et Spach. Отличается от предыдущего по длине лепестков—10—12 мм; светлые железки меньшей величины, удлиненно-эллиптические.

V. *Лепестки темпестивные, равнобокие.*

10. H. formosissimum Takht. Лп. 10—12 мм длины, равнобокие, эллиптические; петель нет, жилки дугообразные, к вершине сходятся; черные железки сидячие, в небольшом числе (2—4), на вершине; светлые железки небольшие, эллиптические, довольно густо расположены в верхней половине и редко в нижней. Резко отличаются от лепестков остальных девяти видов по форме и по типу жилкования.

У шести видов (рис. 1, 2, 6—9) мы видим прямую корреляцию между состоянием симметрии и характером жилкования (фазой онтогенеза): при наличии петель лепестки обычно симметричные или почти симметричные, по мере же исчезновения их становятся диссимметричными. У двух мниморавнобоких (рис. 3, 4) и у H. acutum эта корреляция нарушена: хотя у них много петель, однако они все же диссимметричные. Резко нарушена корреляция также у H. formosissimum: здесь, наоборот, петель нет, но лепестки вполне симметричные. Эти парадоксальные случаи нуждаются в дальнейшем изучении.

Если мы учтем все разнообразие признаков лепестков зверобоя—по симметрии 4, по жилкованию 4, по черным железкам 6, по длине 4, по форме 4 и др.,—то при их свободной перекомбинации можно было бы составить ключ для определения большого количества видов. Однако такое большое количество перекомбинаций невозможно получить, так как некоторые признаки находятся в более или менее постоянной положительной или отрицательной коррелятивной связи, другие встречаются очень редко, наконец, ряд признаков весьма изменчив. Вследствие этого число перекомбинаций признаков резко уменьшается и вряд ли их хватит для составления ключа по спределению всех распространенных по земному шару около 300 видов зверобоя. Но составить такой ключ для небольшого числа видов вполне возможно.

Приводим пример такого ключа для определения 10 видов зверобоя, растущих в диком состоянии на территории АрмССР.

1. Жилки лепестков дугообразные, сходящиеся на вершине; петель почти нет . . . . . 10. H. formosissimum Takht.
— Жилки лепестков не дугообразные, к вершине не сходящиеся; петли есть или их нет 2
2. Лепестки по контуру симметричные или почти симметричные; петли всегда имеются 3
— Лепестки диссимметричные; жилки оканчиваются ветвлением; петли имеются редко 6
3. Основная жилка идет по середине лепестка, жилкование симметричное 4
— Основная жилка идет косо, жилкование диссимметричное . . . 5
4. Лепестки 5—6 мм длины, равнобокие; все жилки соединены петлями . . . . . 1. scabrum L.

— Лепестки 9—10 мм длины, бывают как симметричные, так и слегка диссимметричные . . . . . 2. H. venustum Fenzl.

5. Лепестки 8—9 мм длины, по среднему поперечнику 5—6 главных жилок . . . . . 3. H. atropatanum Rzazade

— Лепестки 11—12 мм длины, по среднему поперечнику 7—8 главных жилок . . . . . 4. H. hyssopifolium Vill

6. Лепестки 6—8 мм длины, косо-эллиптические, петель 4—6 . . . . . 5. H. acutum Moench.

— Лепестки не менее чем 8 мм длины, петель в меньшем числе или их нет 7

7. Лепестки 12—14 мм длины, иногда с петлями 8

— Лепестки 8—11 мм длины, петель нет 9

8. Железки по краю на ножках . . . . . 6. H. hirsutum L.

— Железки по периферии сидячие . . . . . 7. H. perforatum L.

9. Длина лепестков 10—11 мм . . . . . 8. H. alpestre Stev. subsp. polygonifolium (Rupr.) Woronow.

— Длина лепестков 8—9 мм . . . . . 9. H. armenum Jaub. et Spach.

Приведенные в начале статьи примеры видов с диссимметричными лепестками показывают, что среди приблизительно 90 видов, растущих на территории Западной Европы и Советского Союза, имеется много видов с диссимметричными лепестками. Думается, что на указанных территориях таких видов гораздо больше, чем указывается в соответствующих источниках [4, 5]. Как выглядят лепестки остальных 200 видов, растущих в других странах земного шара, и какая их часть обладает диссимметричными лепестками. Для выяснения этого вопроса было бы желательно рассмотреть лепестки хотя бы еще одной небольшой группы видов. В нашем распоряжении такая возможность была.

Нами просмотрены лепестки еще 11 видов зверобоя, растущих в диком состоянии за пределами АрмССР: 1 вид—кустарник, собранный нами в 1922 г. в лесах Абхазии (H. inodorum Willd.), 1 вид из Финляндии (H. maculatum Cr.) и 9 из различных пунктов Анатолии. Приводим описание лепестков этой группы видов.

11. H. laeve Boiss et H. Единственный вид из 11, у которого многие лепестки равнобокие, но встречаются также неравнобокие. На рис. 11 приведено изображение диссимметричного лепестка. Лп. 6 мм длины, слегка удлиненно-округлые, с суженной нижней частью; на вершине имеется выемка; петель на равнобоких по 2—3 с каждой стороны основной жилки ,на неравнобоких только на узком боку.

На лепестках двух следующих видов, по контуру почти равнобоких, бока резко различаются по наличию петель: здесь диссимметрия замечается главным образом в жилковании лепестков.

12. H. orientale L. Лп. 11 мм длины; на пуерильном (соответствующем узкому) боку 3 петли, на темпестивном 1 или вовсе нет.

13. H. inodorum Willd. Лп. 16—18 мм длины; на пуерильном боку име-

ется 3—4 петли, на темнестивном их нет: первый бок грубее и более темного цвета, второй более тонкий и светлый.

Рис. 11—21. Схематическое изображение лепестков некоторых видов зверобоя, растущих вне пределов АрмССР. Представлены контуры, жилкование, черные краевые железки; для одного вида (рис. 14) также характерные для данного вида черные эфиромасличные железки; у остальных 10 видов они светлые, на рисунках не приведены: 11—H. laeve, 12—orientale, 13—H. inodorum, 14—maculatum, 15—H. serpillifolium, 16—H. pruniosum, 17—H. ternatum, 18—H. repens, 19—H. thymbriofolium, 20—H. triquetrifolium, 21—H. thymopsis.

14. H. maculatum Cr. Лепестки этого вида отличаются тем, что у них все межжилковые железки являются черными. Лп. 11—12 мм длины, явно диссимметричные; на узком боку и на концах центральных жилок есть петли—их всего 6—8; по краю широкого бока на периферии есть 3—4 сидячие черные железки.

Лепестки следующих двух видов более или менее миниравнобокие, так как основная жилка отклонена от медиального положения в сторону пуерильного бока и заканчивается ниже вершины лепестка.

15. H. serpillifolium Lam. Лп. 7 мм длины; петель по обе стороны от основной жилки по 3—4; вершина округлая; на лепестке одна единственная черная железка на ножке, находится на продолжении основной жилки.

16. H. pruniosum. Лп. 9—10 мм длины; петель по обе стороны основ-

ной жилки по 4—5; крайние жилки на широком боку раздвинуты; вершина удлиненная.

Лепестки следующих пяти видов зверобоя более или менее диссимметричные, жилкование темпестивное, т. е. петель нет или почти нет.

17. H. ternatum Cr. Лп. 9 мм длины; на узком боку несколько сидячих черных железок (5—8).

18. H. repens L. Лп. 7—8 мм длины; по поперечнику в средней части 11 жилок; черные железки на ножках на узком боку ниже половины, на широком—в верхней части.

19. H. thymbriofolium Boiss. et Noe. Лп. 9—10 мм длины; нижняя часть лепестка сужена; по поперечнику в средней части 6 жилок; черные железки на ножках на узком боку до половины, на широком—в вершинной части.

20. H. triquetrifolium Turra. Лп. 5—6 мм длины, несколько диссимметричные.

21. H. thymopsis Boiss. Лп. 7—8 мм длины, в нижней части сужены.

Из приведенных данных видно, что среди 11 видов, растущих вне Армении, с равнобокими лепестками имеется один вид, у которого много диссимметричных лепестков, несколько неравнобокими—3 вида, и явно неравнобокими 7 видов, из коих 2 мниморавнобокие. Можно привести еще один: декоративный кустарник из Центрального Китая H. hookerianum Wight et Arn., разводимый в Ботаническом саду АН АрмССР. Крупные—до 30 мм длины лепестки этого вида являются мниморавнобокими.

Приведем все рассмотренные нами виды зверобоя, сгруппированные по типам симметрии лепестков.

	Типы симметрии лепестков	Число видов зверобоя из АрмССР	Число видов зверобоя из других мест	Вид декоративный	Сумма	
Симметричные	равнобокие и почти равнобокие	3	3	—	6	
Диссимметричные	мниморавнобокие	2	2	1	5	16
	неравнобокие	5	6	—	11	
Итого		10	11	1	22	

Таким образом, числовое соотношение видов зверобоя с равнобокими, мниморавнобокими и неравнобокими лепестками равно

6 : 5 : 11 или 27% : 23% : 50%

Поскольку мниморавнобокие по сути также являются неравнобокими, то приведенное соотношение можно выразить также в следующем виде

3 : 8 или 27% : 73%

Приведенные в статье факты дают нам основание полагать, что, по всей вероятности, видов с диссимметричными лепестками в роде зверобоя должно быть примерно в 2—3 раза больше, чем с симметричными.

Поступило 26.XII 1969 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ՊՍԱԿԱԹԵՐԹԵՐԻ ԱՆՀԱՄԱՉԱՓՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՐԵՎՓՈՒՐԻԿԻ ՑԵՂՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ջննել ենք արևքուրիկի՝ Հայաստանում աճող 10 և այլ վայրերում տարածված 12 տեսակների պսակաթերթերը։ 22 տեսակները կարելի է բաժանել 3 խմբի՝ հավասարակողք [6], կեղծհավասարակողք [5] և անհավասարակողք [11] պսակաթերթերով։ Կեղծհավասարակողք պսակաթերթերը ըստ էության նույնպես անհավասարակողք են։

Պսակաթերթերի ջղավորությունը լինում է երկու տիպի՝ ջղերը իրար կապող հանգույցներով և առանց հանգույցների։ Հանգույցները հատուկ են օնտոգենեզի վաղ փուլերին, որոնք ուշ փուլերում սկսում են վերանալ։ Վաղ փուլերում ձևավորված պսակաթերթերը կարելի է անվանել վաղհասակային (մանկահասակային, պուերիլ), իսկ ուշ փուլերում ձևավորվածները՝ ուշհասակային (հասունացած տեմպևստիվ)։

Պսակաթերթերի համաչափության և ջղավորության միջև կա օնտոգենետիկական հարաբերակցություն (կոռելյացիա)։ Հանգուցավոր պսակաթերթերը սովորաբար լինում են հավասարակողք կամ կեղծհավասարակողք, իսկ անհանգույց պսակաթերթերը՝ անհավասարակողք։ Քննված տեսակներից 7-ի պսակաթերթերում համաչափության և ջղավորության միջև գոյություն ունի բացառիկ հարաբերակցություն։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Араратян А. Г.* Биологический журнал Армении, XXI, 11, 1968.
2. *Урманцев Ю. А.* Известия АН СССР, 1, 1965.
3. Флора Армении, 5, 1966.
4. Флора СССР, XV, 1949.
5. Hallier Ernst, Flora von Deutschland, XXI, 1885.