А. Г. АРАРАТЯН

СИММЕТРИЯ ПАРЫ СУПРОТИВНЫХ ЛИСТЬЕВ ФАСОЛИ

Молодое растение обыкновенной фасоли с ортотропным стеблем и парой супротивных листьев имеет три элемента симметрии: ось второго порядка и две взаимно перпендикулярные вертикальные плоскости. Геотропические и фототропические изгибы ведут к нарушению симметрии и одновременно к появлению новых типов симметрии.

Объектом исследования является распространенное в южных районах СССР культурное растение—обыкновенная фасоль *Phaseolus vulgaris* (L.) Savi. Важной для нашей темы особенностью этого растения является наличие узла с двумя появляющимися вслед за семедолями простыми супротивными листьями, в равномерных световых условиях располагающимися симметрично. Все остальные листья на растении являются тройственно-сложными, с очередным расположением. В нашем исследовании удалялись верхушечная и все пазушные почки.

Многоцветковая фасоль *Phaseolus multiflorus* Willd., тоже встречающееся у нас культурное растение с первой парой супротивных листьев, широко используется в исследованиях явлений циркадного ритма [1, 2]. Оно может быть использовано также для целей изучения симметрии.

Следует сказать, что в природе, включая также кристаллы, симметрия не всегда выражена математически точно, однако явные флуктуации (до 5% и более) широко распространены именно в мире живых организмов [3]. Поэтому нам приходилось проводить среди проростков по возможности строгий отбор.

Стебель фасоли с парой супротивных листьев представляет систему с группой симметрии из трех элементов—одной оси второго порядка и двух вертикальных плоскостей (рис. 1, 3 А). Ось симметрии совпадает со стеблем лишь в том случае, если последний находится в вертикальном положении. Одна из плоскостей симметрии, в дальнейшем называемая нами первой, проходит через оба листа (через их черешки и главные жилки пластинок) и стебель; эта плоскость мысленно делит листья и стебель на равновеликие и зеркально-симметричные продольные половинки (рис. 1 В). Вторая плоскость тоже проходит через стебель, но перпендикулярно к первой, при этом листья в условиях зенитного или всесторонне равномерного освещения оказываются расположенными зеркально-симметрично по обе стороны этой плоскости (рис. 1 2).

Наклюнувшиеся семена сажались в небольшие вазончики диаметром 5—6 см. В первый период всходы зеленеют равномерно, но по ме-

ре развития части, отстающие в росте, начинают терять темно-зеленую окраску. В конце концов темно-зелеными остаются лишь пластинки листьев и подушечки. Параллельно с этим стебель и средние большие части черешков постепенно лишаются способности к геотропическому и фототропическому изгибанию. Следует отметить, что верхняя подушечка становится несколько длиннее и уже более широкой нижней и дольше остается способной к движению.

Рис. 1. Горизонтальная проекция стебля с парой супротивных листьев обыкновенной фасоли (схема): А—стебель, Б—черешок с двумя подушечками, В—пластинка листа, Г—главная жилка. Элементы симметрии: 1—первая плоскость, 2—вторая плоскость, 3—ось симметрии.

Значительные различия наблюдаются также в анатомическом строении большей средней части черешка и подушечек (рис. 2). На поперечном разрезе средней части сосудисто-волокнистые пучки расположены широким кольцом, в центре тянется довольно объемистая цилиндрическая полость. В месте перехода к подушечкам пучки «воронкообразно» сходятся, образуя в самих подушечках тесно сомкнутые

Рис. 2. Внутреннее строение нижней части черешка: А—продольный разрез, Б—поперечный разрез через большую среднюю часть, В—поперечный разрез через нижнюю подушечку. 1—сосудисто-волокнистые пучки, 2—полость, 3—слабый перехват между нижней лодушечкой и средней частью черешка.

кольца, и полость здесь сильно сужена. Кольца пучков в подушечках окружены паренхимной тканью из молодых хлорофиллоносных клеток. Между каждой подушечкой и средней частью черешка имеется незначительная перстяжка. Внешний слой на этом месте и дальше по всей подушечке прозрачен, и при просматривании в проходящем свете видно тесное кольцо пучков. Средняя часть черешка крепкая не только благодаря широкотрубчатому расположению пучков, но, по-видимому, также вследствие затвердения клеточных стенок некоторых тканей, поэтому она в системе двигательного аппарата листа выполняет роль скелетного образования. Строение подушечек, наоборот, не препятствует движению черешка или пластинки, и их паренхима путем изменения напряжения той или другой ее части выполняет эти движения. Ясно, что симметричное или диссимметричное положение черешков и пластинок обусловлено поведением подушечек. По правилу П. Кюри можно сделать заключение, что симметричное положение листьев указывает на симметричное же изменение напряжений в подушечках [4]. Пластинка листа занимает соответствующее положение в пространстве благодаря функционированию обеих подушечек на концах черешков. Здесь действует обратная связь от функционирующих органов к движущимся частям, вследствие чего органы принимают приспособительное, оптимальное положение по отношению к внешним воздействиям.

Супротивные листья фасоли не остаются неподвижными в течение суток: они ритмически проделывают никтинастические движения (рис. 3). Процесс постепенного расширения углов длится до 12—15 час.

Рис. 3. Никтинастические движения листьев обыкновенной фасоли: А—дневное положение, Б и В—ночное положение.

(рис. 3 А), затем углы начинают медленно смыкаться, и к полуночи угол между черешком и стеблем уменьшается до 5° — 10° , а между черешком и пластинкой еще меньше, так что пластинки принимают почти висячее положение (рис. 3 Б). Через несколько дней способность к движению нижней подушечки заметно ослабевает, и пара супротивных листьев ночью принимает несколько иное положение (рис. 3 В). В дальнейшем слабеет способность к движению и у верхней подушечки.

Как сохранение симметрии, так и ее нарушение зависят также от разных внешних агентов. Мы остановимся на двух из них—на земном тяготении и солнечном свете и будем иметь дело с двумя видами тропизмов—геотропизмом и фототропизмом, явлениями векторными.

Земное тяготение действует с постоянной силой и в одном и том же вертикальном направлении. Поэтому при опытах с геотропизмом нам приходится изменять положение растения в пространстве. Придавая

стеблю наклонное положение в пределах первой плоскости симметрии, например, под верхним углом $40\text{--}50^\circ$ к вертикали, мы увидим следующее (рис. 4 А): через некоторое время (в наших опытах за 1—2 дня)

Рис. 4. Геотропическое положение листьев: А—при наклоне стебля под углом 50° к вертикали, Б—при горизонтальном положении стебля, В—при антивертикальном положении стебля.

листья опять станут занимать зеркально-симметричное положение по отношению к вертикали, при этом нарушится симметрия по отношению к стеблю. Это значит, что симметричное положение листьев как при ортотропном, так и наклонном стебле определяется геотропизмом, и ось симметрии в обеих ситуациях принимает вертикальное положение. При большем наклонении стебля, например, под верхним углом $70^\circ\text{--}80^\circ$, листья начинают терять симметрию также по отношению к вертикали. Еще разительнее диссимметрия при горизонтальном положении стебля (рис. 4 Б). Растения в вазончиках с помощью подставки были установлены в темном месте в горизонтальном положении; при этом первая плоскость имела вертикальное, а вторая, естественно, горизонтальное положение. За несколько час., приблизительно к полуночи, оба листа поднялись и приняли диссимметричное положение как к стеблю, так и к вертикали: лист, оказавшийся наверху, принял почти вертикальное, другой же лист—почти горизонтальное положение. Была сохранена лишь первая плоскость симметрии: произошло обеднение элементами симметрии—диссимметризация [4, 5].

Совершенно иной была картина при расположении растения вниз листьями и вверх корнями, при этом стебель вновь стал вертикальным, но в противоположном направлении (по сути, антивертикальным). Листья, конечно, оказались в «антидиатропическом» положении. Однако необычное положение пластинок длилось недолго. Угол между обоими черешками постепенно увеличился и стал равным примерно 180° , так что в пространстве черешки заняли почти горизонтальное положение. Внутренние углы между черешками и пластинками уменьшились, вследствие чего листья загнулись вверх и к стеблю и вновь заняли нормальное «диатропическое» положение (рис. 4 В): черешки вынужденно остались в «антидиатропическом» положении, т. е. нижней стороной вверх. Таким образом, как при наклонном, так и антивертикальном

стебле пластинки листьев вновь приходят в выработанное за миллионы лет «нормальное» симметричное состояние. В горизонтальном положении стебля они также проявляют тенденцию занять симметричное положение, но в данной ситуации вступают в действие ограничивающие факторы структурной и, возможно, также функциональной природы.

Нами регулировалось лишь направление света. Нужное для опытов более или менее фиксированное одностороннее освещение достигалось помещением растения перед светлым окном.

Из разных возможных положений растения по отношению к одностороннему свету мы давали предпочтение двум, в обеих ситуациях учитывая положение плоскостей симметрии вдоль или поперек световых лучей. В одном случае растение становится первой плоскостью перпендикулярно к лучам света, вследствие чего оба супротивных листа оказываются в «равных» условиях освещения. Но того же мы не можем сказать о продольных симметричных половинках пластинок. В данной ситуации главная жилка как бы выполняет функцию оси: пластинка листа вместе с этой жилкой поворачивается вокруг воображаемой оси к свету, при этом половинки обоих листьев, находящиеся на стороне источника света, несколько опускаются, а теньевые, естественно, поднимаются на тот же угол (рис. 5 Б). При таком косом положении

Рис. 5. Фототропическое положение пластинок листьев фасоли: А—при первой плоскости симметрии вдоль лучей света, Б—при первой плоскости симметрии поперек лучей света (верхняя косо расположенная часть—проекция пластинки листа). Стрелки показывают направление лучей света.

листьев к свету нарушаются два элемента симметрии—ось и первая плоскость—и остается одна вторая плоскость: опять происходит диссимметризация.

При втором избранном положении растения—первой плоскостью вдоль лучей света—листья резко меняют симметричное положение. Через некоторое время после установки растения в новом положении пластинка листа, находящаяся на световой стороне, несколько опускается, а пластинка теньевой листа, наоборот, поднимается (рис. 5 А). В этой ситуации также происходит диссимметризация, так как из трех элементов симметрии остается первая плоскость. Отметим, что в обеих ситуациях остается плоскость, находящаяся вдоль лучей света.

Однако при всяком нарушении типа симметрии одновременно появляется новое симметричное состояние. Это хорошо выражено в крылатых словах П. Кюри: «Диссимметрия творит явление». В опытах с боковым освещением, являющимся в данном случае дисфактором, при нарушении геометрической симметрии частей растения проявляется новый тип—функциональная симметрия: пластинки обоих листьев приходят в положение, перпендикулярное к лучам света. Так, симметрия по отношению к вертикали переходит в симметрию к лучам света, так как пластинки представляют следящую систему, стремящуюся прийти в перпендикулярное положение к лучам, чем отчасти обеспечивается оптимальное для жизни растения состояние—гомеостазис.

В конце статьи мы кратко остановимся на двух моментах, тесно связанных с вопросами симметрии: на природе подушечки и на диатропичности листьев.

Своей способностью к движениям подушечки, с одной стороны, аналогичны мышцам в костно-мышечных двигательных системах позвоночных животных. С другой стороны, они выполняют роль суставов. Подушечки являются сравнительно примитивными и многофункциональными образованиями. Каждая мышца в костно-мышечной системе выполняет сокращение в одном направлении, между тем как кольцеобразная подушечка может напрягаться своими разными частями в разных направлениях. Подушечка—это оставшееся молодым и обладающее своеобразным строением продолжение черешка [6].

Как известно, и геотропизм, и фототропизм могут быть положительными или отрицательными. Осевые органы—корень и стебель—в основном в своем росте направлены вниз и вверх: они имеют полярное положение. Но того же не принято говорить о листе, считающемся диатропическим органом. Лист является боковым органом, растет главным образом в сторону, хотя имеются листья и с другим положением в пространстве—ортотропным, висячим, компасным и др. Приток веществ в лист и отток из него, естественно, происходят в горизонтальном направлении. Однако, если исходить из выполняемых листом специальных функций в связи с негентропией, то и здесь мы видим полярное строение: столбчатая, или ассимиляционная, паренхима обычно расположена на верхней стороне, обращенной к свету, а губчатая, или вентиляционная,—на нижней. Но это явно полярное и вертикальное строение завуалировано приспособительной плоской формой и экологически обусловленным положением листа. Таким образом, лист в основном является таким же функционально вертикально ориентированным органом, как и осевые органы—корень и стебель.

Поступило 4.VI 1976 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՅԱՆ

ՍՈՎՈՐԱԿԱՆ ԼՈՐՈՒ ԶՈՒՅԳ ՀԱԿԱԴԻՐ
ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՀԱՄԱԶԱՓՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Լորու առաջին երկու տերևները պարզ են ու հակադիր: Երիտասարդ բույսի ցողունը և զույգ տերևները միասին կազմում են մի համակարգ, որն ունի համաչափության երեք տարր՝ մեկ առանցք և իրար ուղղահայաց երկու ուղղաձիգ հարթություններ:

Երկրի ձգողական ուժի ազդեցության տակ զույգ տերևները միշտ դասավորվում են հայելային համաչափությամբ՝ ցողունի տարբեր դիրքերում: Տերևների համաչափությունը խախտվում է միայն այն դեպքում, երբ ցողունը հորիզոնական դիրքով է:

Միակողմանի լուսավորության պայմաններում երկու տարբեր դիրքերով տեղավորված բույսի զույգ տերևների համաչափությունը խախտվում է. անհետանում են առանցքը և հարթություններից մեկը: Դիսիմետրիայի հետեվանքով առաջանում է նոր՝ ֆունկցիոնալ համաչափություն տերևների և լույսի ճառագայթների միջև:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бюнинг Э. Ритмы физиологических процессов. М., 1961.
2. Биологические часы. М., 1964.
3. Шубников А. В., Копчик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М., 1972.
4. Мария Кюри. Пьер Кюри. М., 1968.
5. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974.
6. Араптян А. Г. Биологический журнал Армении, 20, 12, 1967.