

А. Г. АРАРАТЯН

ДИССИММЕТРИЯ ЛЕПЕСТКОВ ЛАДАННИКОВОЙ РЕОМЮРИИ

Лепестки ладанниковой реомюрии, как правило, являются диссимметричными. Все пять лепестков венчика одинаковы—с разрастающимся правым или левым боком. Одно и то же растение имеет оба энтантиоморфных типа венчиков. Случаи пролиферации и нарушения строения венчиков подтверждают наше объяснение причин диссимметрии лепестков. Лепестки других четырех видов реомюрии, изученных нами на гербарном материале, тоже оказались диссимметричными.

Реомюрия—род растений из сем. Гребенщиковых (*Reaumuria*, fam. *Tamnicaceae*). В ряде более 40 видов; для СССР приводится 12 [19], из них 4 встречаются на Кавказе. В Армянской ССР дико растет наиболее распространенный из этих четырех видов—реомюрия ладанниковая, *Reaumuria alternifolia* (Labill.) Britten (= *R. cristoides* Adams, *R. hypericoides* Willd.). Вид встречается и в Средней Азии. Полукустарник высотой до 50 см, с розовыми одиночными цветками на верхушках ветвей [13, 18]. Цветет с середины июня по август и дольше.

Исследования велись на растениях ладанниковой реомюрии, дико растущих в окрестностях Еревана, а также выращиваемых в Армянском отделе Ботанического сада АрмССР. По наблюдениям А. А. Ахвердова и Н. В. Мирзоевой, реомюрия в отделе распространяется также самосевом.

Все пять лепестков венчика ладанниковой реомюрии, как правило, являются неравнобокими, диссимметричными: в одних цветках увеличены правые бока, в других—левые (рис. 1). Одно и то же растение рео-

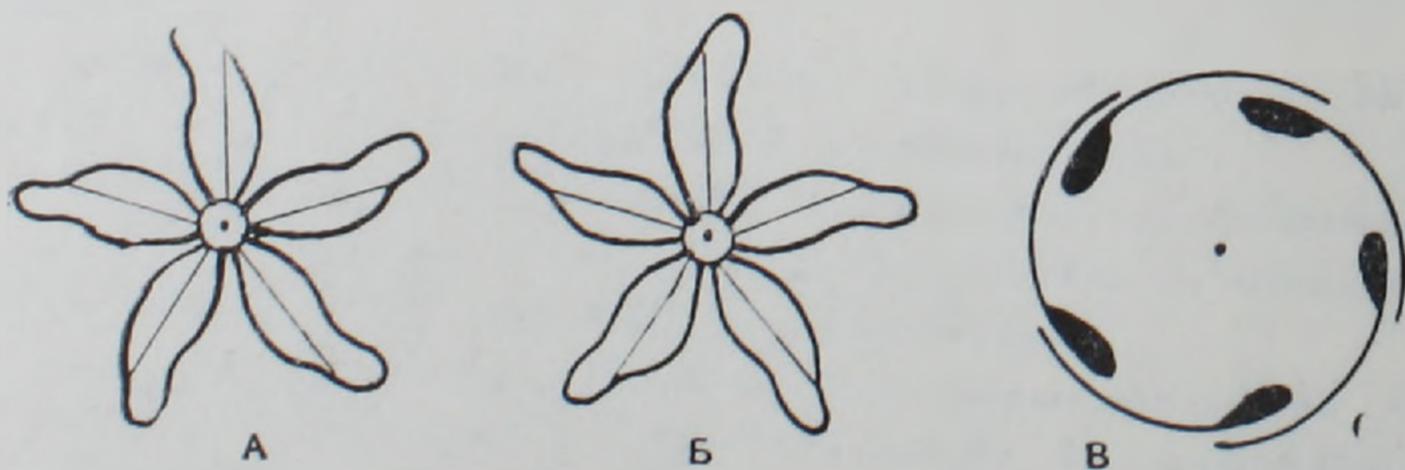


Рис. 1. Венчик ладанниковой реомюрии (схема): А—левый, Б—правый, В—диаграмма левого венчика.

мюрии имеет оба энтантиоморфных типа цветков. В этом отношении она отличается, например, от барвинка, у которого тоже все цветки неравнобокие, однако являются только леводиссимметричными и похо-

жи на зверобой и кислицу, несущие на каждом растении оба типа цветков [1]. Венчики у барвинка называются стерически левыми [7]. У реомюрии, как и у зверобоя обыкновенного и у видов кислицы, они могут быть названы рацемическими [11].

Лепестки реомюрии отличаются от лепестков зверобоя направлением диссимметричного разрастания (рис. 2). У некоторых видов зверобоя разрастание одного из боков лепестка происходит в ширину, и

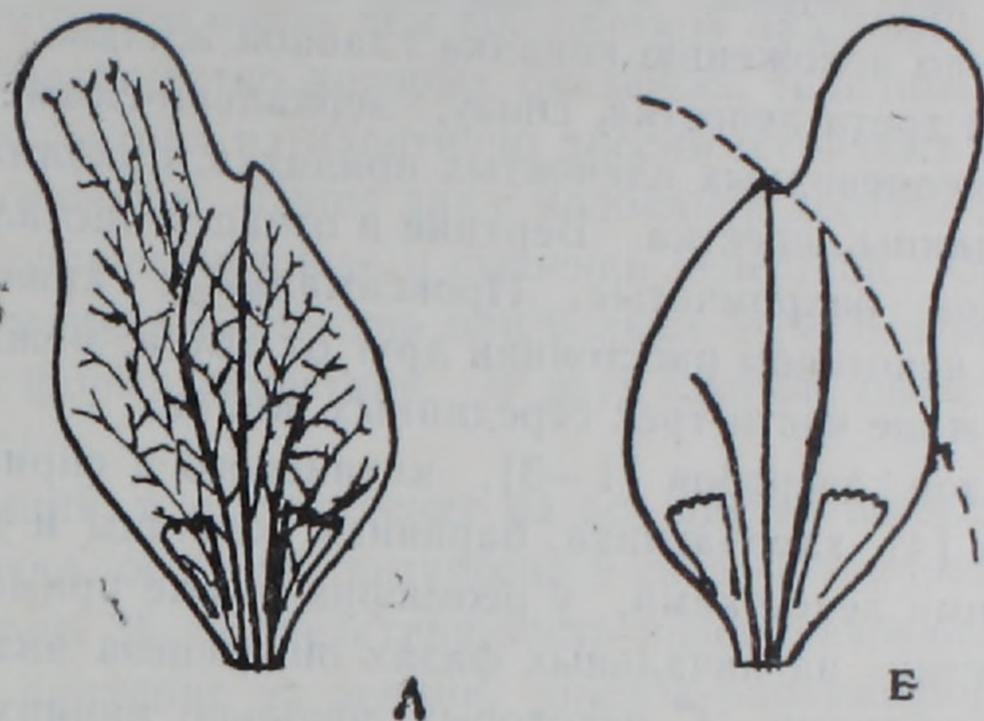


Рис. 2. Лепестки ладанниковой реомюрии (схема): А—левый, Б—правый.

продольные жилки на этом боку заметно расходятся [1—3], почему и у таких лепестков нет или почти нет вторичной вершины. У реомюрии оба бока лепестка, разрастающийся и неразрастающийся, в нижней половине остаются одинаковой ширины. Диссимметричное разрастание здесь происходит в продольном направлении, и потому только в верхней части, вследствие чего на верхнем конце образуется «язычок», приблизительно равный половине короткого бока. Таким образом, на лепестке реомюрии имеется как симметричная часть (нижняя половина), так и часть с нарушенной симметрией, на основании чего его можно охарактеризовать как обладающий диссимметрией.

На лепестке имеются 3—5 сравнительно толстых жилок, простирающихся от основания кверху. Средняя из трех наиболее длинных и кверху расходящихся жилок является главной в лепестке; она направляется к первичной вершине. Две жилки по обеим сторонам главной в диссимметричном лепестке не равны: жилка на разросшемся боку явно длиннее, чем на неразросшемся. На больших жилках имеются разветвления, соединяющиеся петлями и образующие тонкую сеть. По периферии лепестка к краям тянутся свободные, т. е. петлями не соединенные тоненькие жилки. В «язычке» имеется система тянущихся кверху и к краям жилок, соединяющихся петлями в нижней его части. Узкая полоска по краям лепестка лишена жилок. Эта полоска несколько шире в верхней части «язычка».

Как явствует из этого описания, на диссимметричном лепестке реомюрии должны быть две вершины—первичная и вторичная. Вторичная, диссимметрично расположенная вершина находится на разросшейся

части—«язычке»: она округлая, тупая и без выемки. Первичная, обычно рудиментарная вершина находится «ниже» вторичной. Часто остаток этой вершины хорошо заметен в виде небольшого выступа, за которым, в сторону «язычка», находится небольшая выемка. В очень редких случаях «язычек» настолько мал, что его вершина находится почти на уровне выступа первичной вершины, и тогда кажется, что верхушка одна, притом несет выемку. Иногда же выемка бывает неясной, первичная вершина незаметной, и в этом случае место первичной верхушки определяется по положению кончика главной жилки.

В нижней трети лепестка, снизу, зеркально-симметрично прикреплены два трапецевидных пленчатых придатка, приблизительно равных одной трети длины лепестка. Верхние и отчасти дистальные свободные края придатков бахромчатые. Проксимальные края прикреплены к лепесткам на некотором расстоянии друг от друга; между ними просматриваются нижние части трех срединных жилок.

Как у видов зверобоя [1--3], китайского и сирийского розанов [3], олеандра [4], хлопчатника, барвинка, кислицы и других растений с неравнобокими лепестками, у реомюрии также примордии и эмбриональные лепестки на начальных фазах онтогенеза являются симметричными, равнобокими. С некоторых довольно ранних фаз развития один из боков начинает расти интенсивнее. Как правило, у всех пяти лепестков венчика разрастаются идентичные бока, правые или левые, смотря по тому, какие бока находятся под прикрытием соседних лепестков. Появление диссимметрии здесь зависит от скрученности лепестков. Во-первых, без правильной скрученности нет циклической диссимметрии и, во-вторых, получили правый или левый венчик, что полностью зависит от направления скрученности.

У П. Кюри встречается следующее рассуждение: «Когда определенные причины вызывают определенные следствия, то элементы симметрии причин должны проявляться в вызванных ими следствиях». Он делает в некотором смысле и обратный вывод: «Когда в каких-либо явлениях обнаруживается определенная диссимметрия, то эта же диссимметрия должна проявляться и в причинах, их породивших» [9, 10]. Сказанное нами о диссимметрии лепестков реомюрии показывает наличие причинной связи между нею и скрученностью, являющимися крайними звеньями причинной цепи. Промежуточные звенья объясняют переход элементов диссимметрии от начальной причины к конечному следствию. Исходя из приведенных положений П. Кюри, промежуточные звенья также должны нести элементы диссимметрии, что мы и видим на нашем примере. Так, скрученность обуславливает разное положение боков—открытое или прикрытое, чем определяется разное их освещение и увлажнение: прикрытые бока хуже освещены, но лучше увлажнены, почему и разрастаются сильнее, чем открытые, лучше освещенные, но менее увлажненные. Устанавливается следующий ряд причинной цепи:

скрученность лепестков →
 разное положение их боков—прикрытое и не прикрытое →
 неодинаковая их освещенность и увлажненность →
 диссимметрия лепестков.

Из схемы можно сделать вывод: диссимметричны не только последние три звена, но и первое—скрученность. Но и без этого вывода ясно, что скрученность—явление диссимметричное, так как имеет два энантоморфных состояния—правое и левое [7, 17, 20].

Нами просмотрено более чем 800 цветков ладанниковой реомюрии, подавляющее большинство которых оказалось типичным, т. е. венчик каждого цветка состоял из идентично диссимметричных лепестков—все пять правых или левых. Лишь два с половиной десятка цветков (около 3%) имели нарушения в числе и строении лепестков. Среди них были цветки, имевшие всего 4 лепестка или больше 5-ти. В некоторых случаях была изменена форма лепестков. В двух цветках была выявлена пролиферация.

Пролиферация, т. е. появление на оси цветка вегетативного побега или нового цветка, особенно интересна в связи с вопросом об онтогенезе лепестков (рис. 3). Вследствие роста новообразований внутри цветка происходит давление на венчик, цветок раскрывается раньше вре-

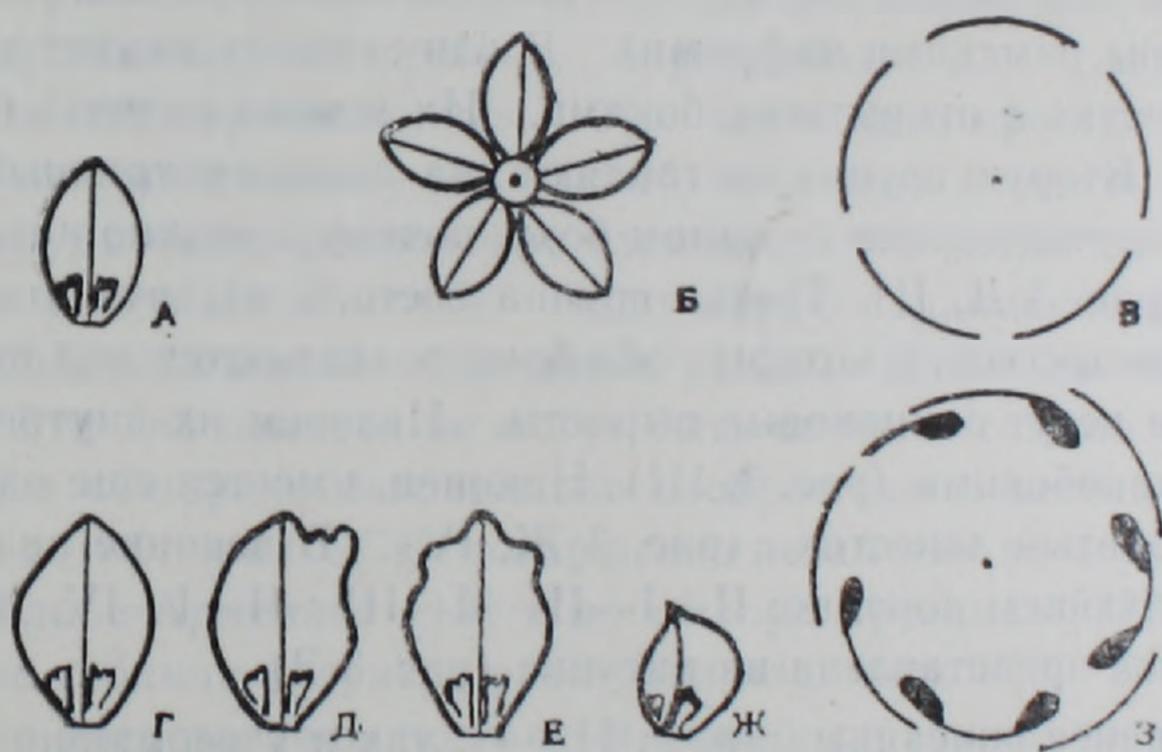


Рис. 3. Лепестки и венчики вследствие пролиферации рано распустившихся цветков. Верхний ряд: А—форма лепестка очень рано раскрывшегося цветка, Б—схема венчика, В—диаграмма венчика. Нижний ряд: Г, Д, Е, Ж—формы лепестков несколько позже раскрывшегося цветка, З—диаграмма венчика.

мени, лепестки расходятся, их бока попадают в одинаковые условия освещения и увлажнения. Один из дисфакторов выпадает, и венчик становится, вернее остается, симметричным. Степень симметричности зависит от стадии онтогенеза, когда происходит раскрытие цветка. При очень раннем раскрытии цветка, пока лепестки еще вполне симметричные, они свободно располагаются вокруг оси, причем бока соседних лепестков не прикрывают друг друга. Венчик получается в виде одно-

сторонней розетки и обладает не только осью, но и плоскостями симметрии по числу лепестков. Именно такой венчик и может быть назван актиноморфным. Венчики, не обладающие плоскостями симметрии и имеющие только ось симметрии, называются аксиальными [17]. Последние имеют несколько форм [3]. При сравнительно более позднем вынужденном раскрытии лепестки аксиальных цветков могут быть в той или другой степени неравнобокими.

Один из двух цветков с пролиферацией раскрылся в очень ранней фазе развития, пока лепестки были вполне симметричными. При дальнейшем их росте в новых условиях они так и остались равнобокими (рис. 3 А, Б, В). В этом цветке лепестки были небольшие—5 мм в длину и 3 мм в ширину, между тем как типичные для вида диссимметричные лепестки обычно имеют 10—11 мм длины и 5—6 мм ширины.

Другой цветок с пролиферацией, по всей вероятности, раскрылся позже. Во-первых, лепестки здесь были длиннее, 8 мм. Кроме того, некоторые из них несли признаки начала диссимметризации. Этот цветок имел необычное число лепестков—8, на три больше обычного числа. По всей вероятности, и после вынужденного раскрытия цветка лепестки не вполне разошлись. Наконец, по-видимому, здесь был нарушен обычный порядок расположения лепестков: скрученность была неправильной. Все лепестки этого цветка по строению можно разделить на 4 группы (отмечены римскими цифрами). В одну группу входят три симметричных лепестка с открытыми боками. Их можно назвать наружными (рис. 3 Г, I). Вторую группу составляют два диссимметричных лепестка: «язычок» имеется только на одном боку, почему и можно назвать неравнобокими (рис. 3 Д, II). Третья группа состоит из двух вторично-симметричных лепестков, у которых оба бока развиваются под прикрытием, поэтому они несут одинаковые выросты. Назовем их внутренними или вторично-равнобокими (рис. 3, III). Наконец, имеется еще один маленький недоразвитый лепесток (рис. 3 Ж, IV). В венчике они расположены в следующем порядке: II—I—III—I—III—II—I—IV. Диаграмма этого венчика представлена на рисунке (рис. 3 З).

Как у ранее описанных видов [1—4], так и у реомюрии иногда порядок скрученности частично нарушается также при нормальном числе лепестков в венчике. Следствием этого является изменение отдельных лепестков (рис. 4). О путях изменения единичных лепестков или небольших их групп говорится в нашей ранее опубликованной статье [1].

На весьма ограниченном материале нами изучались лепестки четырех других видов реомюрии. У трех из них—*R. persica*, *R. turkestanica*, *R. palestina* (зарубежный вид)—лепестки приблизительно такой же величины, что и у ладанниковой реомюрии. У *R. soongolica* они длиной 3—4 мм. У всех четырех видов лепестки заметно неравнобокие.

Из 12 видов реомюрии, приводимых для флоры СССР [19], лишь у двух лепестки названы неравнобокими. О шести видах сказано, что лепестки у них неправильные. О лепестках остальных четырех видов в отношении строения ничего не сказано: вероятно, их лепестки считаются

симметричными. На основании наших данных, видов с неравнобокими лепестками не 2, а 6. Что касается других шести видов, симметрия их лепестков не изучена.

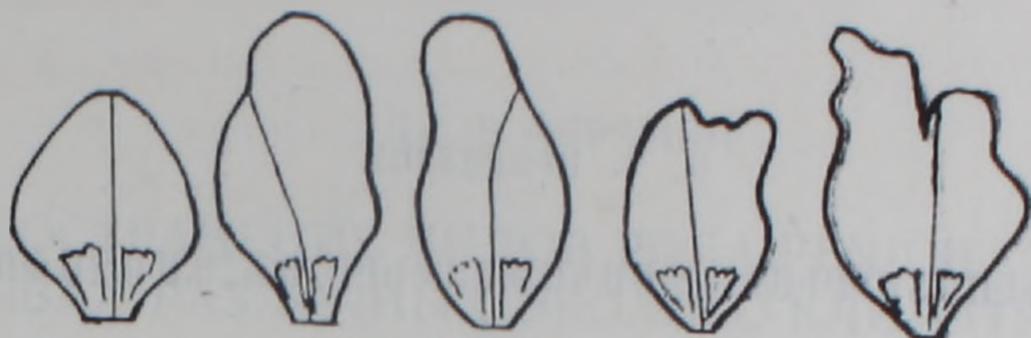


Рис. 4. Единичные измененные лепестки в некоторых венчиках.

Приведенные факты дают нам основание высказать предположение, что неравнобокими являются лепестки также других видов из того же рода.

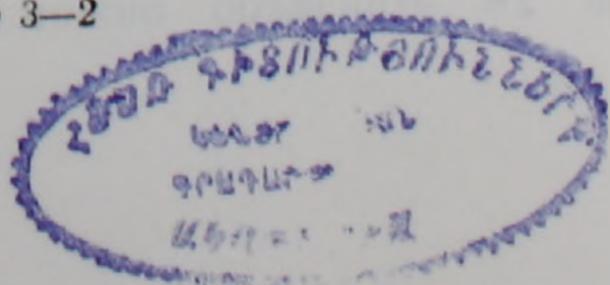
Следует сказать, что, если под словом **неравнобокий** мы представляем вполне определенное строение, то того же нельзя сказать о слове **неправильный**, которое в ботанике иногда употребляют весьма произвольно, не вкладывая в него точную информацию.

В некоторых «Флорах» в диагнозе рода реомюрии допущено неправильное выражение: «Лепестки... неравнобокие или равные» [18], «лп... равные или неравнобокие» [19]. Здесь явно кроется логическая ошибка. **Лепестки равные**—это значит, что один лепесток равен другому лепестку, а слово **равнобокие** означает, что равны их части—два бока одного и того же лепестка. Например, у ладанниковой реомюрии в типичных цветках все пять лепестков равны, хотя и являются неравнобокими. Эти два понятия не могут быть связаны союзом **или**.

В тех же «Флорах» неправильно изображены лепестки реомюрии. На рисунке во «Флоре СССР» совершенно незаметна их неравнобокость [19]. Во «Флоре Армении» [18] и во «Флоре Еревана» [13] приведена одна и та же таблица рисунков реомюрии ладанниковой. В ней лепестки почему-то представлены под двумя далеко стоящими номерами—1 и 5, а между ними помещены изображения гинеция, тычинок и чашечки. После просмотра той же таблицы, впервые опубликованной в 1946 г. [12], оказалось, что под номером пять приведен рисунок не лепестка, а семени.

Изображение лепестка на рис. 1 [12, 13, 18] не идентично оригиналу: неправильно дана общая форма, вовсе не выражена разница между боками, искажена картина нервации, не показан выступ первичной вершины, нет никакой выемки, о которой говорится в диагнозах, нет и следов пары придатков, которые тоже описаны в диагнозе рода.

Причина этой нежелательной погрешности, по всей вероятности, заключается не только в том, что, возможно, как у авторов, так и у художников под рукой был не совсем доброкачественный материал. Гораздо важнее, что ботаники часто недооценивают вопросы морфогенеза



и симметрии. Явлениями симметрии в биологии и в настоящее время интересуются немногие ученые [5—11, 14—17, 20].

Поступило 30.V 1975 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԽՆԿԱՅԻՆ ՌԵՈՄՅՈՒՐԻԱՅԻ ՊՍԱԿԱԹԵՐԹԵՐԻ ԱՆՀԱՄԱԶԱՓՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հետազոտվել են կարմրանազգիների ընտանիքին պատկանող խնկային ռեոմյուրիայի պսակաթերթերը: Դիտված 800 ծաղիկների մեծագույն մասի (775) պսակները բաղկացած են միակերպ դասավորված հնգական անհավասարակողք պսակաթերթերից (10—12 մմ), որոնք դասավորված էին երկու հակառակ դիրքով՝ աջ և ձախ: Ռեոմյուրիայի առանձնյակի վրա կան էնանտիոմորֆ ծաղիկներ:

Մնացած 25 ծաղիկների պսակները անսովոր կազմություն ունեն: Երկուսի մեջ տեղի է ունեցել պրոլիֆերացիա, որի հետևանքով ծաղիկները սովորականից վաղ են փթթել: Դրանցից մեկի պսակաթերթերը (5 մմ) հավասարակողք են ու սրածայր: Երկրորդ ծաղկի ութ պսակաթերթերը (8 մմ) չորս տիպի կազմություն ունեն:

Մյուս 18 ծաղիկների պսակաթերթերը տարբեր ձևերի են, որովհետև պսակի ոլորվածությունը խախտվել է և պսակաթերթերին կից զույգ կողքերը փոխել են իրենց տեղերը «ներս-զուրս»:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 21, 11, 1968.
2. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 24, 6, 1971.
3. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 27, 1, 1974.
4. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 27, 5, 1974.
5. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1, М., 1964.
6. Вейль Герман. Симметрия. М., 1968.
7. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965.
8. Дубров А. П. «Симметрия в природе» (тез. докл.), 361, Л., 1971.
9. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1, М., 1964.
10. Кюри П. Избр. труды. М.—Л., 1966.
11. Пастер Л. Избранные труды. М., 1960.
12. Тахтаджян А. Л. и Федоров Ан. А. Атлас рисунков к «Флоре Еревана». Ереван, 1946.
13. Тахтаджян А. Л. и Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972.
14. Урманцев Ю. А. Биофизика, 8, 1, 1963.
15. Урманцев Ю. А. Вопросы философии, 4, 1964.
16. Урманцев Ю. А. Изв. АН СССР, серия биол., 1, 1965.
17. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974.
18. Флора Армении, 5, Ереван, 1966.
19. Флора СССР, 15, М.—Л., 1949.
20. Шубников А. В., Копчик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М., 1972.