

БОТАНИКА

А. Г. Араратян

Изменчивость листорасположения у *Lysimachia verticillata* Pall.

Изменчивость листорасположения свойственна большинству цветковых растений. Очень многие растения с очередным листорасположением имеют различную формулу цикла на различных частях; изменения особенно часто наблюдаются на их начальных, нижних ярусах. То же самое можно сказать о некоторых растениях с мутовчатым листорасположением (5, 10). Часто бывают и такие случаи, когда тот или другой побег имеет несвойственное виду листорасположение, случайно возникшее под влиянием различных воздействий (1, 2, 5, 12).

Среди растений с постоянной изменчивостью листорасположения выделяется группа видов, у которых этот признак выражен особенно резко. Эти виды отличаются еще тем, что иногда изменчивость у них распространяется и на верхние яруса. К этой группе растений принадлежат *Gentiana paradoxa* (3), *Polygonatum verticillatum* (6), *Ammania* (4, 6), многие виды *Lysimachia* (4, 6, 7, 8) и др. В настоящей статье привожу результаты наблюдений и опытов над листорасположением у мутовчатого вербейника, проведенных мною в течение ряда лет в различных районах Армянской ССР (Ахтинском, Кироваканском, Делижанском, Апаранском) и в Ереванском Ботаническом саду.

Вербейник мутовчатый—*Lysimachia verticillata* Pall. [= *L. punctata* var. *verticillata* (MB) Boiss.]—многолетнее, корневищное, травянистое растение из сем. Primulaceae. На Кавказе этот вид вербейника распространен преимущественно в горных районах по влажным тенистым местам—в лесах и у берегов рек.

Первое, что бросается в глаза при рассматривании мутовчатого вербейника и с первого взгляда кажется очень странным, это то, что разные стебли часто несут мутовки из различного количества листьев. Так, на одном и том же месте, недалеко друг от друга, можно встретить стебли с мутовками из двух, трех и большего количества листьев. Эта особенность мутовчатого вербейника (как и не-

которых других видов рода *Lysimachia*) используется в диагнозе вида как один из характерных признаков. При этом интересно отметить, что в разных флорах приводятся разные количества листьев для мутовки. У Буасье и Гроссгейма мы читаем, что листья у изучаемого вида расположены по 3—4 в мутовках (4, 6), у Декандоля приводится большее количество чисел—2, 3, 4 и 5 (7), у Федченко и Флерова написано (для основного вида *L. punctata* L., что нужно распространить и на *var. verticillata* (M. B.) Boiss., так как в описании отличительных признаков разновидности нет указаний о листорасположении): „Листья по 3 расположенные, нижние часто супротивные, или очередные...“ (11). Такие же разноречивые данные приводятся и в других флорах.

Примечателен факт, что некоторые особи на основании необычного количества листьев в мутовках даже получают названия как отдельные разновидности. Например в гербарии Ботанического Института Академии Наук Армянской ССР хранится экземпляр мутовчатого вербейника с пятичленными мутовками под названием *Lysimachia verticillata var. pentaphylla* Troitzky.

Естественно возникает вопрос, как объяснить неодинаковое строение мутовок у стеблей того же вида вербейника, и не являются ли растения с тем или другим строением мутовок различными систематическими единицами?

Для выяснения поставленных вопросов я предпринял ряд исследований. Прежде всего я провел всестороннее морфологическое сравнение большого количества особей мутовчатого вербейника. Оно показало, что между группами растений из различных районов или пунктов произрастания нет каких-либо достаточно резких различий, за исключением листорасположения, на основании которых можно было бы выделить систематические единицы того или другого ранга. Правда, растения из различных районов отличаются друг от друга еще мощностью—высотой надземных стеблей, величиной листьев и т. д.—однако, как увидим ниже, и этот признак не является достаточно постоянным для установления разновидностей или форм. Следовательно, для выяснения наличия б. м. резко очерченных систематических групп внутри изучаемого вида остается разобраться в листорасположении.

С этой целью мною проведено исследование стеблей по отдельным корневищам. Обычно из каждого корневища мутовчатого вербейника за лето развивается несколько надземных стеблей, имеющих в большинстве случаев одинаковое листорасположение. Однако, нередко попадают и такие корневища, которые дают надземные побеги с различным строением мутовок. Так, наряду со стеблями о трехчленных мутовках, на том же корневище вырастают единичные стебли с супротивными листьями. Или же, наряду со стеблями о четырехчленных мутовках, можно видеть и стебли с четырехчленными. Бывает и так, что эти единичные стебли несут

мутовки с листьями на один или два больше, чем у большинства стеблей на том же корневище, и т. д. Наличие на одном корневище стеблей с различным строением мутовок ясно показывает, что вопрос, — принадлежат ли растения с тем или другим строением мутовок к различным систематическим группам, — решается не в положительном смысле: само собою понятно, что раз одно и то же растение несет стебли с различным строением мутовок, то последнее (т. е. строение мутовок) в данном случае не может служить признаком, разграничивающим систематически различные группы растений. Наоборот, мы приходим к совершенно другому выводу — эти корневища являются переходными и указывают на то, что в течение времени стебли с мутовками одного строения постепенно замещаются другими.

Вариационно-статистическое обследование надземных стеблей также подтвердило сказанное. Обследование было проведено в трех районах, и в каждом районе было взято по несколько пунктов. Привожу результаты подсчета стеблей растений, собранных в Кирово-кане в одном пункте с б. м. одинаковыми экологическими условиями.

Таблица 1

Варианта (количество листьев в узле)	1	2	3	4	5
Частота (количество стеблей)	1	10	64	26	3

Табличка показывает, что мы здесь имеем б. м. правильную кривую с вершиной приблизительно в середине. Такая же картина с небольшими отклонениями в ту или другую сторону, получается для большей части обследованных пунктов. Распределение вариант по нормальной одновершинной кривой указывает, что количество листьев в мутовке носит индивидуальный характер и, следовательно, не может служить для разграничения отдельных систематических групп.

Эта же таблица дает ключ к объяснению, почему в большинстве определителей мутовчатому вербейнику приписываются обычно мутовки из 3—4 листьев. Ответ прост — стебли с 3—4-членными мутовками встречаются чаще всего, они составляют главную массу растений. Так же просто можно объяснить, почему лишь в некоторых флорах указываются также мутовки из 2 или 5 листьев, и почему в гербарии пятилистномутовчатое растение было отмечено как особая разновидность — это потому, что растения с двулистными или пятилисты. мутовками встречаются сравнительно редко. Очень редко встречаются также растения с очередными листьями.

Среди изучаемых районов особо выделился Апаранский район. Здесь был наблюден другой ряд вариант. Растения для вариационного изучения были собраны на открытом месте, у берега речки. Это были высокие мощные растения. Подсчет листьев показал, что здесь чрезвычайно редко попадаются экземпляры с очередным листорасположением. Редко можно видеть также стебли с супротивными листья-

ми. Чаще же всего встречаются стебли с мутовками из 3—5 листьев. Не очень часто, но попадаются также особи с 6-листными мутовками. При подсчете растений на определенной площади получилась картина, подобная приведенной выше для Кировакана, т. е. нормальная кривая с вершиной посередине. Однако, здесь мы имели чаще всего 4 и 5-листные мутовки, в то время как в приведенной выше табличке наиболее частыми являются 3 и 4-листные мутовки. Кроме того, здесь наибольшей вариантой нужно считать 6, для Кировакана же имеем 5.

Эти факты дают основание вновь ставить вопрос о разновидностях у мутовчатого вербейника. Действительно, если и говорить о разновидностях, то их скорее можно характеризовать по средним вариантам. Следовательно, может получиться так, что Апаранский мутовчатый вербейник как бы представляет особую разновидность, в то время как Кироваканский будет считаться, скажем, типичной формой. Я склонен полагать, что и в данном случае мы имеем дело не с различными расами или разновидностями, а с особями той же систематической единицы, но отличающейся по росту и мощности. К этой мысли меня привели наблюдения над растениями, произрастающими в различных условиях местообитания. Резко бросается в глаза, что экземпляры, выросшие в затененных и менее увлажненных местах (в тени лесных деревьев, на склонах), отличаются не только небольшим количеством слаброслых стеблей в 30—40 см, но и мутовками большею частью о 2—3 и очень редко о 4 листьях; среднее количество листьев в мутовке колеблется между двумя и тремя. Высота растений из более светлых и средне увлажненных мест равна 40—55 см, и мутовки состоят в среднем из 3—4 листьев (см. приведенную выше таблицу). Наконец, растения в Апаране имели рост в 65—85 см и несли в среднем по 4—5 листа в мутовке. Эти растения обитают на открытых, светлых местах, в условиях обильного увлажнения. Отсюда ясно, что количество листьев в мутовке находится в связи с мощностью растений, а эта последняя с условиями обитания. Чем лучше условия для жизни мутовчатого вербейника, тем мощнее растения, и чем более сильным ростом обладают эти последние, тем из большего количества листьев состоят их мутовки.

Резюмируя вышесказанное, мы можем сделать такое заключение: то или другое листорасположение у различных особей мутовчатого вербейника имеет индивидуальный характер и зависит от состояния растения и условий местообитания. Возникает новый, вытекающий из этого заключения вопрос—как же связываются все вариации листорасположения?

Для решения этого вопроса прежде всего во всех четырех районах детально было рассмотрено большое количество корневищ и подземных стеблей. С первого же взгляда бросается в глаза, что надземная и подземная части прямостоячего стебля имеют различное строение. Надземная часть стебля несет хорошо развитые, эллипти-

ческие или яйцевидные, острые, зеленые, черешчатые листья, и имеет хорошо выраженные, достаточно длинные междоузлия. Обычно, надземная часть стебля по всей длине несет мутовки одного и того же строения, т. е. из того же количества листьев. Нередко и здесь мы наблюдаем изменение строения мутовок на том же стебле, к чему мы вернемся несколько позже. Совершенно другую картину видим на подземных частях этих же стеблей. Во-первых, листья здесь мелкие, чешуевидны, без черешков, в нижней части полукруглы, несколько выше лопатчаты, но все же с широким местом прикрепления к стеблю. Во-вторых, узлы расположены очень тесно, иногда образуют нечто в роде узла кушения. В-третьих, что особенно для нас интересно, листорасположение имеет своеобразный характер.

Редко, но бывают случаи, когда листорасположение у изучаемого вида по всему стеблю остается одним и тем же. В первую очередь, это касается стеблей с супротивным листорасположением—на которых все мутовки состоят из двух листьев. Во вторую очередь, это касается очень редких стеблей с мутовками из 3—5 листьев, в последнем случае стебель со второго узла несет мутовки из 3, 4 или 5 листьев, разумеется, на каждом стебле лишь одного строения. Нужно оговорить, что и эти случаи, составляющие как бы исключение, также входят в общую систему листорасположения мутовчатого вербейника, о чем будет сказано при общем разборе.

В большинстве случаев на нижних подземных частях стебля наблюдается увеличение количества членов мутовки снизу вверх. При этом замечательно, что почти всегда, даже в приведенных в виде исключения случаях, первый узел несет два супротивных листа, которые сидят или строго друг против друга, или же несколько раздвинуты в осевом направлении. Иногда, вследствие редукции одного из пары листьев, на первом узле мы видим лишь один лист. За двучленной мутовкой следуют другие более сложного строения.

Переход от супротивного расположения листьев к тройчатому и другим более сложным бывает разного характера. Часто эти переходы осуществляются очень просто—за первой или несколькими нижними супротивнолистными мутовками следуют другие из трех листьев. Затем, если трехчленная мутовка не является дефинитивной для данного стебля, следуют четырехчленные и т. д. Кстати, нужно отметить, что такие простые переходы особенно характерны для надземных частей стеблей, развивающихся полностью на свету, подземным же частям стеблей свойственны лишь частично.

На подземных частях стеблей, оформляющихся в почве, в темноте, мы большею частью видим другую картину. Опишем наиболее характерный и особенно примечательный случай (рис. 1).

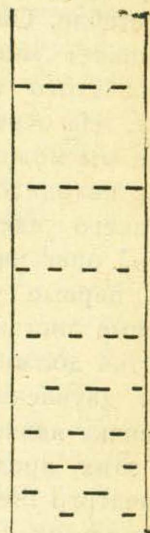


Рис. 1

Здесь также в самом нижнем узле видим чаще всего два супротивных чешуи-листа. Таких мутовок может быть несколько. В следующей измененной мутовке количество чешуй-листьев остается то же, но одна из чешуй бывает несколько, иногда почти вдвое, шире, чем обычно. Узлом выше вместо широкой чешуи мы видим пару тесно расположенных чешуй, т. е. мутовка здесь состоит фактически из трех листьев, из которых два сидят рядом и занимают по отношению к третьему супротивное положение. Еще узлом выше мы видим в мутовке три листа, расположенных уже на равных или почти равных угловых расстояниях. Таким же образом осуществляется переход от трехчленной мутовки к четырехчленной. Вначале появляется трехчленная мутовка, одна из чешуй-листьев которой шире обычного. Затем идет мутовка из четырех чешуй-листьев, два из которых расположены очень тесно. Наконец, мы видим нормальную мутовку с угловым расстоянием между листьями почти в 90° , и т. д.,

Описанные выше переходы в листорасположении осуществляются иногда за большее или меньшее количество мутовок. С сокращением переходных ступеней упрощается вся переходная часть в листорасположении, иногда до того, что за первой двулистной мутовкой следует вполне нормальная мутовка из 3, 4 или 5 листьев, то, что описано выше в качестве исключения. Понятно, что при супротивном листорасположении нет места для переходных ступеней, т. к. дефинитивная мутовка состоит из такого количества листьев, что и начальная.

Вышеприведенное описание дает нам представление о том, как получаются многолистные мутовки из двулистных на одном и том же стебле. Оно также проливает некоторый свет на вопрос, как же возникает многообразие в строении мутовок на разных стеблях мутовчатого вербейника, хотя прямо на этот вопрос и не отвечает. На основании изучения листорасположения на стебле вербейника мы можем сделать предположение, что отдельные особи этого вида находятся в разных фазах онтогенеза, и что в процессе последнего идет нарастание количества листьев в мутовке. Кроме того, описанные выше факты, а также наблюдаемое мною явление, что первые узлы боковых побегов несут исключительно супротивные листья, говорят в пользу предположения, что и у проростков листья должны быть расположены супротивно, и что супротивное или двучленномутовчатое расположение листьев у мутовчатого вербейника является первичным типом листорасположения. Для проверки этих предположений необходимо было проращивать семена мутовчатого вербейника и следить за развитием растения в течение нескольких лет, что я и делал начиная с 1939 г.

Семена мутовчатого вербейника были собраны как в Кировакане, так и в Апаране с растений, имеющих различное строение мутовок. Посев был произведен в вазонах осенью. Семена приросли очень поздно, лишь весной следующего года. Наблюдение полностью под-

твердило предположение: все проростки и первые стебельки, выросшие из них, имели исключительно супротивные листья. В пазухах самых нижних листьев стали формироваться почки. Последние в следующем году развились в побеги с супротивными и трехчленно-мутовчатыми листьями. Годом позже трехчленномутовчатых стеблей в процентном отношении стало больше. Позже появились четырехчленные мутовки и т. д.

В общем подобная же картина была наблюдаена при размножении мутовчатого вербейника вегетативным путем. Было посажено несколько десятков черенков из боковых побегов с супротивным листорасположением. Все черенки очень быстро укоренились. В первый год они несли лишь супротивные листья. Однако, в последующем году из подземных частей стеблей, превратившихся в корневища, появились также побеги с трехчленными мутовками и т. д.

Таким образом, непосредственное наблюдение показало, что всякое растение мутовчатого вербейника, начавшее свое развитие из семени или отдельного бокового побега, претерпевает вышеописанные изменения. Вначале оно несет лишь супротивные листья. Затем из развивающегося корневища вырастают новые стебли со все более увеличенным количеством листьев в мутовке. При этом на стеблях развивающихся в последующие годы и несущих на своих дефинитивных частях мутовки из 3—6 членов, листья в нижней части бывают супротивными и постепенно или сразу переходят ко все более сложному расположению. Отсюда видно, что как целое многолетнее растение, так и однолетние его стебли с многочисленными мутовками претерпевают те же изменения в листорасположении. Каждая ветка—надземный стебель—в отношении листорасположения начинает свое развитие с проросткоподобного состояния и проходит те же изменения, что и целое растение, т. е. в сторону увеличения числа членов в мутовке. При этом необходимо отметить, что листорасположение, характерное для дефинитивного состояния начальных стеблей, выросших из молодых частей корневища, повторяется в качестве переходной стадии на нижних ярусах поздно появившихся и более развитых стеблей. Получается так, как бы *онтогенез стебля, поздно появившегося и более сложного в отношении листорасположения, в сжатом виде повторяет онтогенез всего многолетнего растения*. На самом деле, мы здесь имеем лишь повторение того же явления в силу тождества, в некотором смысле, всего растения и каждого его побега, вернее, основного стебля и его веток, т. к. каждый побег в морфологическом отношении обладает некоторой, правда, ограниченной, самостоятельностью, и начинает свое развитие заново, подобно отдельному целостному организму (1, 9).

Считаю необходимым привести результаты некоторых наблюдений, дополняющих описанную выше картину о последовательных изменениях листорасположения у мутовчатого вербейника. Во-первых,

было замечено, что усложнение мутовок на побегах из черенков происходит за более короткий срок, чем на побегах, полученных из семян. Вспомним, что эти растения находятся в различных фазах онтогенеза. Во вторых, быстрота усложнения мутовок на новых стеблях тем больше, чем с более сложномутовчатого стебля были взяты боковые побеги в качестве черенков, т. е. на таких побегах мутовки очень скоро, обычно на втором году, достигают сложности, характеризующей материнские стебли. Эти наблюдения, а также другие, приводимые ниже, показывают, что у мутовчатого вербейника ткани на разных ярусах (не только надземного стебля, но и корневища) резко различаются (по характеру морфогенеза возникших из них побегов).

В начале статьи приведена цитата, в которой говорится о случаях очередного листорасположения нашего вида вербейника. Мне также не раз приходилось встречать стебли, на которых, обычно в нижней части, листья бывали расположены нетипично для вида. Это листорасположение похоже на очередное тем, что в каждом узле имеется большею частью по одному листу. Однако, в этих случаях листья не образуют правильной спирали и вообще ни под какую формулу расположения не подходят. Повидимому, мы здесь имеем дело с нарушенным мутовчатым листорасположением, и полученное „очередное“ расположение носит атаксистический характер (2). Иногда даже удается подметить фрагменты мутовок, например— три листа в узле, расположенных под прямым углом, или два листа под прямым углом или под 120° , или полный состав мутовок, но с резко разошедшими в продольном направлении листьями и т. д.

Интересная закономерность наблюдается в листорасположении боковых побегов, которая мною подмечена как в естественных, так и в опытных условиях. Обычно надземные стебли мутовчатого вербейника не разветвляются. Ветвление у этого вида, на подобие большинству злаков, происходит над землей—разветвляется лишь корневище. Но мутовчатый вербейник в пазухах всех, в том числе и надземных, листьев несет ясно видимые почечки. В естественных условиях почечки развиваются очень редко, обычно же вместе со стеблями погибают в конце вегетационного сезона. Однако, в некоторых случаях эти почки двигаются в рост и дают боковые побеги. Пазушные почечки могут развиваться в веточки в зависимости от разных условий—удаления верхушки, удаления листьев, временной задержки в подаче воды и т. д.

Иногда в природе можно видеть растения мутовчатого вербейника с обломанной или объединенной скотом верхушкой. На таких растениях из пазушных почек вырастают боковые веточки с совершенно отличным листорасположением. Во всех случаях, наблюдаемых мною в природных условиях, боковые веточки по всей длине несли исключительно двулистные мутовки, независимо от листорасположения материнского стебля.

С целью выяснения, насколько это явление закономерно, я провел ряд опытов по удалению верхушки мутовчатого вербейника. Опыты были проведены на стеблях с различным строением мутовок. Верхушки удалялись на различных высотах от места ответвления. Большое количество фактов, полученных в результате этих опытов, показали, что наблюдаемое в природе супротивное расположение листьев является лишь частным случаем листорасположения на боковых побегах, на самом деле, более сложным. Этот материал позволил нам сделать следующие выводы:

Во-первых, стебли с супротивными листьями несут боковые веточки тоже с супротивными листьями.

Во-вторых, стебли с многочисленными мутовками дают боковые веточки с мутовками различного строения.

В-третьих, эти последние вначале несут супротивные листья и лишь кверху мутовки усложняются.

В-четвертых, замечается определенный порядок расположения различных боковых веточек на стеблях с многочисленными мутовками. Нижние веточки в своей нижней части имеют переходное строение и быстро достигают дефинитивного листорасположения, характерного для материнского стебля. Верхние веточки по всей длине несут лишь супротивные листья. Между ними, ближе к нижнему концу стебля, наблюдаются побеги с мутовками переходного строения (рис. 2).

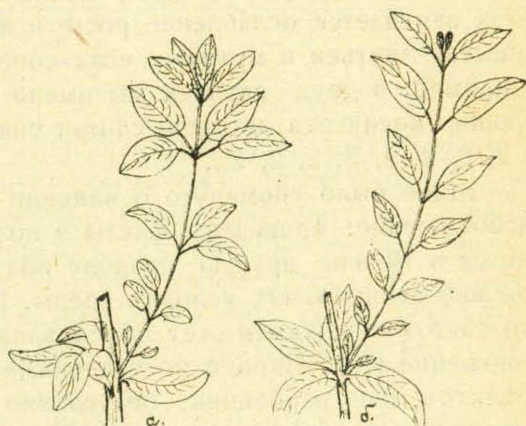


Рис. 2. Боковые побеги: а—с нижнего яруса, б—с верхнего яруса стебля.

В-пятых, переход из двулистной мутовки в дефинитивную осуществляется за большее или меньшее число узлов, подчас даже скачками, например из двулистной мутовки прямо в четырехлистную и т. д.

Резюмируя эти выводы, можно признать, что ярусность в отношении листорасположения у мутовчатого вербейника выражена резко, что нижние боковые побеги имеют тенденцию быть похожими на материнский стебель, и что верхние как бы теряют способность к усложнению и дают мутовки лишь первичного строения.

Заслуживающие внимания результаты были получены в опытах по черенкованию боковых побегов. Последние хорошо укореняются даже в очень молодом возрасте, при 1—2 пар листиков и при длине в 4—5 мм. Следует отметить, что как нижние, так и верхние побеги после укоренения продолжали расти, не меняя строения.

Так, растеньица, полученные из верхних боковых побегов, несли яйцевидные, островершинные, черешчатые листья и сравнительно длинные междоузлия, как это характерно для верхней части стебля. Наоборот, растеньица из нижних боковых побегов имели короткочерешчатые листья с округлой пластинкой и тупой вершиной и более короткие междоузлия, что свойственно нижней части стебля. Различия эти так резки, что бросаются в глаза с первого же взгляда. Следует отметить, что имеется резкое различие между нижними боковыми побегами, неотделенными и отделенными от материнского стебля. Как это было изложено выше, нижние побеги на материнском стебле развиваются на подобие последнего, т. е. к верху мутовки усложняются и листья становятся эллиптическими, в то время как отделенные побеги долго остаются в ювенильном состоянии. Из нижних частей таких ювенильных форм в следующем году появляются такие же или очень мало разнящиеся побеги.

Кроме того, по причине ранений на укорененных боковых побегах замечается ослабление роста и иногда даже уменьшение количества листьев в мутовке, если конечно оно было не менее трех. Например, в двух случаях мы имели побеги с мутовками из следующих количеств листьев, считая снизу: 1) 2, 3, 2, 2, 2 , 2) 2, 2, 2, 3, 3, 2, 2, 2...

Выше было упомянуто о влиянии внешних факторов на листорасположение: приведены факты в пользу того, что последнее меняется в ту или другую сторону под воздействием благоприятных или неблагоприятных условий среды. В литературе есть указания, что световой режим может обуславливать то или другое листорасположение (10). Широко поставленные опыты с таким пластичным объектом, как вербейник, безусловно дадут ценные данные для выяснения различных условий среды на листорасположение. Мною проведены небольшие опыты, результаты которых считаю небесполезным привести в настоящей статье.

Сущность одного из опытов заключается в том, что некоторое количество черенков с боковых, двухлистномутовчатых и трехлистномутовчатых побегов было посажено в вазоны с хорошей садовой землей и в разводочный ящик с промытым песком. Череновый материал был приблизительно одинаков для тех и других почвенных условий, поливались растения мягкой водопроводной водой с очень малым содержанием минеральных веществ.

Как и следовало ожидать, черенки в вазонах с садовой землей развились в довольно крупные растения в 35—40 см высотой и с хорошо оформленными листьями. Черенки же в промытом песке дали небольшие, слабо развитые растения 20—25 см высоты. В следующем году первые дали сильные кусты с 6—10 стеблями, в то время как вторые образовали слабые кусты с 1—2 стеблями каждый и лишь 2 кустика несли 4 и 7 побегов. Что касается листорасположения,

можно подметить прямую сопряженность между мощностью растений и количеством листьев в мутовке.

Выше было описано, как по мере развития из года в год мутовки усложнялись. На второй год развития растений из черенков около 10% стеблей имели первоначальное строение мутовок и лишь 1 стебель мутовки с пониженным числом. Большая часть стеблей несла мутовки с повышенным количеством членов.

Другую картину видим у растений, выращенных в песке. Здесь также на второй год наблюдается некоторый рост числа членов в мутовке, но не менее одной третьей части стеблей от всего их количества. Между тем как 42% стеблей имели первоначальное строение и 29% даже пониженное (таблица 2)

Таблица 2

Число листьев в мутовках на черенках, посаженных в песок	Количество стеблей на второй год с мутовками из следующего числа листьев		
	2	3	4
2	7	5	2
3	9	6	2

На основании приведенных данных можно предварительно сделать такой вывод: между почвенными условиями и количеством листьев в мутовке у изучаемого вида имеется прямая корреляция. Чем лучше почва, тем сильнее рост растений, и тем быстрее осуществляется переход из мутовок простого состава в мутовки более сложного состава. Наоборот, в неблагоприятной почве растения получают хилые и мутовки усложняются очень вяло, наблюдается даже их упрощение.

Эти же данные, особенно те, которые получены из опыта выращивания в песке, показывают, что причиной усложнения мутовок являются не только внешние условия,—тенденция к усложнению мутовок лежит в самом растении. Упрощение мутовок можно объяснить так. Как известно, всякий стебель мутовчатого вербейника вначале несет супротивные листья и лишь кверху образует сложные мутовки. При неблагоприятных условиях надолго закрепляется юношеская стадия—двулистная мутовка.

То же самое явление иллюстрируется следующим опытом. В вазоне было укоренено несколько черенков с четырехчленными мутовчатыми стеблями, затем листья были удалены, стебли пригнуты к почве и засыпаны землей. Вследствие этого стебель превратился в корневище и начал давать новые надземные побеги. В первый год укоренения эти побеги были хилые и несли лишь двухлистные и трехлистные мутовки, конечно, последние ближе к морфологически нижней части стеблей-корневищ. В следующем году из этих корневищ появились надземные стебли с двухлиственными мутовками, которые на высоте 5—7 узлов от земли перешли в трехлистные, а

эти последние еще выше—в четырехлистные и пятилистные. На некоторых из этих стеблей можно было видеть переходные мутовки с тесно расположенными или в той или другой степени сращенными листьями, что в природных условиях наблюдается очень редко. Такой слишком растянутый переход к дефинитивному состоянию ясно указывает, что тенденция перейти к четырехлистным мутовкам заложена в самом растении, однако, недостаточно благоприятные условия задерживают проявлению этой тенденции. Растущие на постоянном месте экземпляры мутовчатого вербейника за несколько лет образует мощное корневище и корневую систему, наши же экземпляры за год не успели достаточно развиваться, чтобы обеспечить переход мутовок в дефинитивное состояние с нормальной скоростью.

Третий опыт той же серии заключается в следующем. Было посажено в песок несколько верхушек вербейника с четырехлистыми и пятилистыми мутовками. Верхушки укоренились быстро, но росли очень слабо. Но что для нас особенно интересно, во всех случаях мутовки кверху постепенно упростились до двулистных. При этом, большею частью уменьшение количества листьев осуществлялось приближением и сращением последних друг с другом. На переходных мутовках можно было видеть пару листьев, сращенных 1) черешками, 2) черешками и частями пластинок, 3) всеми частями, но имеющих две главные жилки и т. д. Опишем две такие верхушки:

1) Нормальная мутовка из четырех листьев, следующая—переходная, трехлистная—один лист сращенный из двух, с рассеченной верхушкой и двумя главными жилками, два других нормальные, но сидят совсем рядом, узлом выше двухлистная мутовка—один лист нормальный, но несколько округлый, другой сращенный из двух с двумя главными жилками;

2) нормальная пятилистная мутовка, узлом выше 4 члена в мутовке, один из членов состоит из двух наполовину сращенных листьев, еще выше 4 нормальных листа в следующем узле 2 крупных листа, затем 2 небольших листа.

Уменьшение числа членов мутовки на верхушке стебля наблюдалось также на растениях, выращиваемых корнями в воде.

Нужно сказать, что явление уменьшения состава мутовок на верхушке стебля вообще свойственно мутовчатому вербейнику. На верхней цветущей части вербейника очень часто наблюдается не только уменьшение самых листьев, но и их количества в мутовках. Кроме того, уменьшение состава мутовки, правда, очень редко, наблюдается и на нецветущей верхушке, особенно у растений, содержащихся в теплице (кстати, в тепличных условиях мне ни разу не приходилось видеть мутовчатый вербейник в цвету). На высоте 20—25 узлов, когда в нормальных условиях должны появляться цветы, мутовки начинают упрощаться обычным способом, внезапным переходом или путем постепенных изменений—сближения и сращения

листьев. В нескольких случаях было наблюдеено внезапное уменьшение мутовки с четырех или пяти листьев до двух, причем в пазухе одного листа из нижней пары появился двухлистномутовчатый побег: общий вид был таков, как будто верхушка раздвоилась. Наконец описанный выше факт, что боковые побеги, вырастающие на верхней части стебля, всегда несут двухлистные мутовки, тоже показывает, что кверху стебель стареет, ослабляется и становится склонным к уменьшению листьев в мутовке.

Таким образом небольшая серия опытов подтверждает наблюдение, сделанное в природе, что внешние условия воздействуют на скорость изменений состава мутовки, присущих самым растениям мутовчатого вербейника.

Вышеизложенное дает нам основание признать, что все изменения в строении мутовок у мутовчатого вербейника связаны в онтогенезе растения в единую систему листорасположения.

Описанные факты показывают, что более сложный мутовчатый тип листорасположения возник из супротивного, т. к. все побеги свое развитие начинают с двухлистной мутовки. Это положение поддерживается еще тем, что вообще все виды с мутовчатым листорасположением имеют родственные виды и роды с супротивными и даже с очередными листьями. Так из 38 видов вербейника, приведенных у Декандоля, лишь 13 имеют мутовчатое месторасположение, из остальных же—6 видов с очередными и 19 с супротивными листьями (7). Несомненно, что самым примитивным и первичным типом является очередное, более поздним—супротивное, и самым поздним по происхождению—мутовчатое листорасположение.

Как у некоторых растений с мутовчатым листорасположением, так и у нашего вида, мы видим мутовки переходного типа особенно часто на нижних ярусах стеблей. Некоторые из этих мутовок, нормальные по своему строению, повторяют анцестральные признаки и, следовательно, являются ретенциями (2). Однако, имеются и другого типа мутовки со сближенными и сращенными листьями. Такие мутовки являются переходными и не имеют значения ретенции в вышеприведенном смысле—они являются задержаниями при переходе из мутовки одного типа в другой.

Институт Генетики растений
Академии Наук Арм. ССР

ЛИТЕРАТУРА

1. Араптян А. Г.—Некоторые случаи изменчивости листорасположения. ДАН Арм. ССР, 1—2. 1944.
2. Араптян А. Г.—Три случая атавизма в листорасположении. ДАН Арм. ССР, 4. 1944.
3. Альбов Н.—Материалы для флоры Колхиды, 1895.
4. Boissier E.—Flopa orientalis, IV. 1875.
5. Velenovsky F.—Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II. 1907.

6. Гроссгейм А. А.—Флора Кавказа, III, 1932.
7. De Candoll A.—Prodromus, VIII, 1844.
8. Iterson van G.—Matematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellung, 1907.
9. Кренке Н. П.—Теория циклического старения и омоложения растений. 1940.
10. Tighem van Ph.—Traité de botanique, I, 1891.
11. Федченко Б. А. и Флеров А. Ф.—Флора Европейской России, 1910.
12. Worsdell W. C.—The principles of plant-teratology, I, 1945.

Ա. Գ. Արարատյան

ՕՂԱԿԱՎՈՐ ՏՄՆՏԱՇԻ (*Lysimachia verticillata* Pall.) ՏԵՐԵՎԱԴԱՍԱՎՈՐՈՒԹՅԱՆ ՓՈՓՈԽԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

1. Օղակավոր տմնտաշը խիստ փոփոխական տերևադասավորություն ունեցող բույսերից է:
2. Այս տեսակի ծիլերը և առաջին ցողուններն ունեն հակադիր տերևներ:
3. Հետագա տարիներում կոճղարմատից առաջանում են նոր ցողուններ ափսի ու ավելի բարդ տերևադակներով՝ յուրաքանչյուրը 3, 4, 5 և նույնիսկ 6 տերևով: Բնության մեջ հանդիպում ենք զանազան օղակներով ցողուններ. դրանք օղակավոր տմնտաշի զարգացման զանազան ստադիաներն են:
4. Բարդ տերևադակներ ունեցող յուրաքանչյուր ընձյուղ իր ամենաստորին մասում ունի միայն հակադիր տերևներ: Այնուհետև զալիս են միջանկյալ կազմության տերևադակներ և վերջապես վերջնակազմ տերևադակներ:
5. Սկզբնական և միջանկյալ տերևադակները կարելի է համարել ուստեցիաներ:
6. Կողքի ընձյուղները զարգանում են անթաքողոցներից ցողունի գագաթը հեռացնելուց հետո կամ այլ աղդեցությունների ներքո:
7. Կողքի ընձյուղները նույնպես սկզբում միշտ ունենում են հակադիր տերևներ: Ցողունի վերին մասում կողքի ընձյուղների տերևադասավորությունն այդպես էլ մնում է՝ մինչև ծայրը հակադիր տերևներով: Ստորին մասերից դուրս եկած ընձյուղների վրա տերևադակները դեպի վեր աստիճանաբար բարդանում են: Ամենաստորին կողքի ընձյուղները զարգանում են գլխավոր ցողունների նման:
8. Բնական պայմաններում ցողունի գագաթնային՝ ծաղկող մասում հաճախ տերևադակների պարզեցում է նկատվում:
9. Զերմատնային պայմաններում ծաղկառաջացումը ճնշված է և գագաթին տերևադակները պարզանում են մինչև հակադիր տերևադասավորություն:
10. Նրբեմն հանդիպում է նաև հերթական տերևադասավորություն, սովորաբար ցողունի ստորին մասում: Հերթական դասավորությունը առաջանում է տերևադակների խախտման հետևանքով և ատավիստական ընույթ ունի:

11. Օղակավոր տնկատաշի տերևադասավորության բոլոր դեպքերը իրար հետ կապվում են բույսի ծնողենեղի միասնական սխեմանում:

12. Տերևադասավորության փոփոխումներն ընթանում են ավելի արագ կամ դանդաղ, երբեմն խիստ ճնշված՝ նայած միջավայրի պայմաններին:

A. G. Araratian

Variability of phyllotaxis in whorled loosestrife—*Lysimachia verticillata*

S u m m a r y

1. The whorled loosestrife belongs to the group of plants with sharply expressed variability of phyllotaxis.

2. The seedlings and the first shoots of this species bear opposite leaves.

3. In the subsequent years from the rhizome there appear new upground stems with more and more complicating whorls of 3, 4, 5 and even 6 leaves. Under natural conditions there are shoots with different quantity of leaves in a whorl: these shoots present different stages of the development in the whorled loosestrife.

4. Each shoot with the complicated whorls in the lowest part bears only opposite leaves. Further we see the whorls of intermediary construction up to the definitive ones.

5. It is possible to determine the intermediary whorls as retentions.

6. The lateral shoots develop from the axillary buds after the removal of the shoot tops or under other influences.

7. At first the lateral shoots also bear the opposite leaves. The shoots on the top part of the stem along the whole length of the latter have only opposite leaves. The lower ones have gradually complicating whorls. The lowerest lateral shoots behave such as the main stem.

8. In vivo on the stem top in the flowering part of the latter we observe the decrease of the leaf number in a whorl.

9. Under the greenhouse conditions the flowerformation is suppressed and on the stem top there takes place a simplification of the whorls up to the opposite leafarrangement.

10. Sometimes it is possible to observe an alternate phyllotaxis, usually in the lower part of the stem. It results from disturbances in the whorls and has an atavistic character.

11. All the different types of leafarrangement in the whorled loosestrife are joined into a single system in the ontogeny of the plant.

12. The variations of phyllotaxis take place more or less rapidly, sometimes having sharply suppressed character in connection with the environmental conditions and are in direct correlation with the latter.